

**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO EN BOTÁNICA**



***“CARACTERIZACIÓN REPRODUCTIVA DE LAS
ANGIOSPERMAS DE UN HUMEDAL DE LA COSTA
ORIENTAL DEL LAGO DE MARACAIBO, ESTADO
ZULIA, VENEZUELA”***

Tesis Doctoral presentada ante la ilustre Universidad Central de Venezuela por la Licenciada Yeni Celeste Barrios Orozco, para optar al título de Doctora en Ciencias, Mención Botánica.

Tutor: Dr. Nelson Ramírez.

Caracas – Venezuela
21 de julio del 2017



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
COMISIÓNE DE ESTUDIOS DE POSTGRADO**

VEREDICTO

Quienes suscriben, miembros del jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias y el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad Central de Venezuela, para examinar la **Tesis Doctoral** presentada por: **Yeni Barrios Orozco, Cédula de identidad N° 17.006.455**, bajo el título "Caracterización reproductiva de las angiospermas de un humedal de la costa oriental del lago de Maracaibo, estado Zulia, Venezuela", a fin de cumplir con el requisito legal para optar al grado académico de **DOCTOR EN CIENCIAS, MENCIÓN BOTÁNICA**, dejan constancia de lo siguiente:

1.- Leído como fue dicho trabajo por cada uno de los miembros del jurado, se fijó el día 21 de Julio de 2017 a las 09:00 AM., para que la autora lo defendiera en forma pública, lo que ésta hizo en El Instituto de Biología Experimental, UCV, mediante un resumen oral de su contenido, luego de lo cual respondió satisfactoriamente a las preguntas que le fueron formuladas por el jurado, todo ello conforme con lo dispuesto en el Reglamento de Estudios de Postgrado.

2.- Finalizada la defensa del trabajo, el jurado decidió **APROBARLA**, por considerar, sin hacerse solidario con la ideas expuestas por la autora, que se ajusta a lo dispuesto y exigido en el Reglamento de Estudios de Postgrado.

Para dar este veredicto, el jurado estimó que el trabajo examinado presenta un aporte significativo a la caracterización reproductiva de plantas de humedales tropicales, ecosistemas muy pocos estudiados en el país.

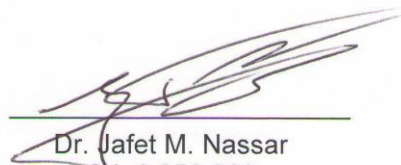
En fe de lo cual se levanta la presente ACTA, a los 21 días del mes de Julio del año 2017, conforme a lo dispuesto en el Reglamento de Estudios de Postgrado, actuó como Coordinador del jurado el Dr. Nelson Ramírez.

El presente trabajo fue realizado bajo la dirección del Dr. Nelson Ramírez



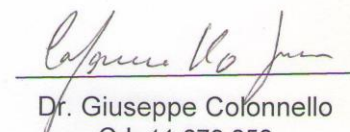
Dra. Elisabeth Gordon Colón
C.I. 3.336.998
IZET-UCV

Jurado designado por el Consejo
de la Facultad



Dr. Jafet M. Nassar
C.I. 6.858.263
IVIC

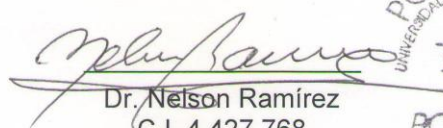
Jurado designado por el Consejo
de la Facultad



Dr. Giuseppe Colonnello
C.I. 11.679.858
Fundación La Salle de Ciencias
Naturales
Jurado designado por el Consejo
de Estudios de Postgrado



Dra. Omaira Hokche
C.I. 4.788.642
UCV- Instituto Experimental
Jardín Botánico
Jurado designado por el Consejo
de Estudios de Postgrado



Dr. Nelson Ramírez
C.I. 4.427.768
IBE UCV
Tutor



Mh/ 21/7/2017

Página 2 de 2

RESUMEN

La reproducción de las angiospermas está limitada por varios factores, entre ellos el régimen hídrico, la actividad de los polinizadores, el número y costo de las estructuras reproductivas. En este trabajo se exploró la importancia de estas variables en la reproducción de 39 spp. de un humedal tropical estacional. Específicamente, se estudió la relación de la fenología reproductiva con el régimen hídrico y las interacciones bióticas; las características de la red de polinización; y las variables relacionadas con la eficiencia reproductiva. Para estudiar la fenología reproductiva (Capítulo I), se realizó el seguimiento mensual de las fenofases yemas florales (YFI), flores (FI), frutos inmaduros (FrI) y frutos maduros (FrM) durante dos años y medio. Los patrones fenológicos fueron correlacionados con los promedios mensuales de evaporación, precipitación y profundidad del agua en el área de estudio. También se realizaron simulaciones de Monte Carlo entre las especies con clases de polinizadores y/o dispersores de semillas en común para examinar si la distribución temporal de las fenofases FI y FrM reflejaba procesos de facilitación o competencia interespecifica. Para estudiar la composición de la fauna polinizadora (Capítulo II) se realizaron observaciones directas durante el período de antesis en una muestra de 22 spp. de plantas. La frecuencia de visitas, cargas de polen y las características morfológicas de las especies permitieron distinguir a los polinizadores potenciales y efectivos. Tanto para las plantas como para los polinizadores se estimaron los niveles de especificidad de las interacciones y de solapamiento interespecífico. A nivel de la red se calcularon los índices de especialización, anidación, modularidad y C-score. El análisis de modelos nulos permitió estimar la significancia de cada índice y seleccionar el patrón más cercano a la estructura de la red. Se evaluaron cuatro posibles procesos generadores de la red: (1) la morfología, (2) los horarios de antesis y de actividad de polinizadores, (3) la combinación de 1 y 2, y (4) el azar. Por último se modeló el efecto de la remoción de nodos en la estructura de la red. La eficiencia reproductiva de las especies (Capítulo III) fue analizada entre categorías de forma de vida, sistema sexual, tipo de visita, sistemas reproductivos y síndromes de dispersión de semillas; y correlacionada con el nivel de especificidad de polinización, el número de óvulos por flor y la

biomasa asignada a frutos y semillas. Los resultados mostraron que la fenología reproductiva está principalmente determinada por el régimen hídrico. La expresión de las fenofases FI y FrI está relacionada con la disminución de la evaporación y el aumento de la precipitación y profundidad del agua. Estos parecen ser los eventos ambientales de corto plazo que desencadenan la respuesta fenológica. Las causas “últimas” no están tan claras. La distribución al azar que presentaron las fenofases FI y FrM sugiere que las fuerzas evolutivas que han generado estos patrones fenológicos son especie-específicas. En cuanto a la polinización, la composición de la fauna polinizadora fue similar a la registrada en otras comunidades tropicales de tierras bajas. La simetría en el número de especies de plantas y animales, así como en los niveles de especificidad de ambas partes, coincide con lo esperado en comunidades poco diversas. La estructura de la red de polinización sustenta la premisa de que las interacciones en los humedales están organizadas de forma altamente especializada, en parte por las restricciones fenotípicas de las especies. Dada la baja conectancia entre especies y la alta especificidad global de las interacciones, la red puede ser poco robusta frente a eventos estocásticos de pérdida de especies y/o de interacciones. Aunque no se descarta que ante estos escenarios se lleven a cabo nuevos enlaces o que las especies puedan hacer frente a la extinción de su mutualista gracias a otras adaptaciones. En cuanto a la eficiencia reproductiva, la producción de frutos y semillas en esta comunidad está principalmente determinada por el costo de estas estructuras. Las especies herbáceas, autógamas y/o con dispersión abiótica, producen frutos y semillas de bajo costo y se reproducen más eficientemente, en concordancia con una estrategia r. Las especies arbóreas, xenógamas y/o zoocóricas, en cambio, producen frutos y semillas de alto costo energético a elevados niveles de aborto de flores-frutos, en concordancia con una estrategia k. Estas serían las especies más vulnerables frente a perturbaciones ambientales en los humedales, sobre todo si estas involucran la pérdida de hábitat, de individuos y/o de las interacciones mutualistas con sus agentes de polinización y/o dispersión de semillas.

Palabras clave: biología floral, eficiencia reproductiva, fenología reproductiva, polinización, redes de interacción.

ÍNDICE GENERAL

Índice de figuras	11
Índice de tablas	12
Índice de anexos	14
Introducción	15
Objetivos	16
Hipótesis	19
Área de estudio	20
Capítulo I – Fenología Reproductiva	21
Resumen	22
Introducción	23
Métodos	25
Selección y clasificación de las especies	25
Fenología reproductiva	25
Regimen hídrico	26
Análisis estadísticos	27
Patrones de interacción entre especies que comparten vectores bióticos de polinización y/o dispersión de semillas.	28
Resultados	29
Fenología reproductiva y régimen hídrico	29
Fenología reproductiva e interacciones bióticas	30
Discusión	31
Literatura citada	34
Figuras	43
Tablas	47
Anexos	57

Capítulo II – Patrones de interacción planta-polinizador	62
Resumen	63
Introducción	64
Métodos	65
Selección y clasificación de las especies de plantas	66
Visitantes florales y polinizadores	66
Niveles de especificidad de plantas y polinizadores	68
Solapamiento interespecífico	69
Conectancia y especificidad global de la red de interacciones	69
Topología de la red	70
Procesos generadores	71
Efecto de las extinciones locales en la estructura de la red	72
Resultados	73
Visitantes florales y polinizadores	73
Niveles de especificidad de plantas y polinizadores	74
Solapamiento interespecífico	75
Conectancia y especificidad global de la red de interacciones	75
Topología de la red	76
Procesos generadores	76
Efecto de las extinciones locales en la estructura de la red	76
Discusión	77
Visitantes florales y polinizadores	77
Frecuencia de visitas, carga y transporte de polen	78
Niveles de especificidad de plantas y polinizadores	81

Solapamiento interespecífico, conectancia, especificidad global y topología de la red	81
Procesos generadores	83
Efecto de las extinciones locales en la estructura de la red	86
Conclusiones	87
Literatura citada	88
Figuras	94
Tablas	101
Anexo	110
Capítulo III – Eficiencia Reproductiva	123
Resumen	124
Introducción	125
Métodos	127
Selección y clasificación de las especies	127
Biología floral	129
Relación polen/óvulo (P/O)	129
Características morfológicas de frutos y semillas	130
Eficiencia natural en la producción de frutos y semillas	130
Análisis estadísticos	131
Resultados	132
Biología floral	132
Características morfológicas de frutos y semillas	132
Eficiencia natural en la producción de frutos y semillas	133
Análisis estadísticos	133

Discusión	134
Literatura citada	138
Figuras	144
Tablas	146
Conclusiones generales	157
Literatura citada en introducción y área de estudio	159

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo I – Fenología Reproductiva

Figura 1. Relación de la forma de vida de las especies con la tolerancia a la inundación/deseccación (A) y el síndrome de dispersión de semillas (B). 44

Figura 2. Promedios mensuales de frecuencia (A) e intensidad (B) de las fenofases reproductivas en la comunidad de plantas estudiada. 45

Figura 3. Valores promedios mensuales de evaporación, precipitación y profundidad del agua en el área de estudio. 46

Capítulo II – Patrones de interacción planta-polinizador

Figura 1. Distribución de las frecuencias de visitas de las especies de animales antófilos (A) y en las especies de plantas (B). 95

Figura 2. Estructura de la red de plantas (22 spp.) y polinizadores (49 spp.) de la comunidad estudiada. 96

Figura 3. Robustez de las especies de polinizadores ante la pérdida de especies de plantas por orden creciente de abundancia. 97

Figura 4. Robustez de las especies de plantas ante la pérdida de especies polinizadoras por orden creciente de abundancia. 98

Figura 5. Robustez de las especies de plantas ante la pérdida aleatoria de especies polinizadoras. 99

Figura 6. . Robustez de las especies polinizadoras ante la pérdida aleatoria de especies de plantas. 100

Capítulo III – Eficiencia reproductiva

Figura 1. Porcentaje de flotabilidad de las diásporas de las 12 especies hidrocoricas estudiadas en este trabajo. 145

ÍNDICE DE TABLAS

Capítulo I – Fenología Reproductiva

Tabla 1. Características de las especies de plantas estudiadas.	48
---	----

Tabla 2. Prueba Kolmogorov – Smirnov entre las dos distribuciones anuales observadas de frecuencia e intensidad de las fenofases reproductivas a nivel general, de forma de vida, tolerancia a la inundación/desecación y síndrome de dispersión de semillas.	50
---	----

Tabla 3. Prueba Kolmogorov – Smirnov entre los promedios mensuales de frecuencia e intensidad de las fenofases reproductivas a nivel general, de forma de vida, tolerancia a la inundación/desecación y síndrome de dispersión de semillas, y un patrón teórico regular que representa lo esperado conforme a la hipótesis nula de homogeneidad.	51
--	----

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Spearman (R_s) entre los promedios mensuales de tres variables ambientales (evaporación, precipitación y profundidad del agua) y la frecuencia de las fenofases reproductivas a nivel general, de forma de vida, tolerancia a la inundación/desecación y síndrome de dispersión de semillas.	52
--	----

Tabla 5. Coeficientes de correlación de Spearman (R_s) entre los promedios mensuales de tres variables ambientales (evaporación, precipitación y profundidad del agua) y la intensidad de las fenofases reproductivas a nivel general, de forma de vida, tolerancia a la inundación/desecación y síndrome de dispersión de semillas.	54
--	----

Tabla 6. Valores promedio de solapamiento fenológico de las especies que comparten clases de polinizadores y/o dispersores de semillas.	56
---	----

Capítulo II – Patrones de interacción planta-polinizador

Tabla 1. Criterios para la selección de las especies estudiadas	102
---	-----

Tabla 2. Visitantes florales y polinizadores de las especies de plantas estudiadas. En cada caso se señala la función de cada agente, las dimensiones del cuerpo, así como de la probóscide o pico, y el índice de discriminación (d) de los polinizadores	104
--	-----

Tabla 3. Dimensiones y formas florales, clases de polinizadores, tipos de visitas recibidas e índices de discriminación (d) de las especies de plantas estudiadas	109
---	-----

Capítulo III – Eficiencia reproductiva

Tabla 1. Formas de vida y sistemas sexuales de las 25 especies de plantas estudiadas.	147
Tabla 2. Aspectos de la biología floral de las especies hermafroditas en este estudio.	148
Tabla 3. Características morfológicas de los frutos y semillas de las 25 especies de plantas estudiadas.	150
Tabla 4. Estimadores de la eficiencia reproductiva natural de las especies de plantas estudiadas: relación fruto/flor, relación semilla/óvulo, fracción de semillas abortadas y fecundidad relativa.	152
Tabla 5. Comparación de los estimadores de la eficiencia reproductiva natural entre formas de vida, sistemas sexuales, sistemas reproductivos, tipos de visita y síndromes de dispersión de semillas.	154
Tabla 6. Coeficientes de correlación de Spearman (R_s) entre el número de flores por inflorescencia, el número de óvulos por flor, la biomasa asignada a frutos y semillas, la relación pericarpio/semilla y los estimadores de la eficiencia reproductiva natural: relación fruto/flor, relación semilla/óvulo y fecundidad relativa.	155
Tabla 7. Comparación de los valores de biomasa asignada a frutos y semillas y de la relación pericarpio/semilla de las especies a nivel de formas de vida, sistemas reproductivos y síndromes de dispersión de semillas.	156

ÍNDICE DE ANEXOS

Capítulo I – Fenología Reproductiva

Anexo 1. Registros mensuales de las fenofases reproductivas en 39 especies de angiospermas de un bosque inundable con *Copernicia tectorum*. 59

Anexo 2. Clases de polinizadores y dispersores de semillas de 26 especies de angiospermas en el área de estudio. 61

Capítulo II – Patrones de interacción planta-polinizador

Anexo 1. Visitantes florales y polinizadores de 22 de especies de plantas. 111

INTRODUCCIÓN

Los humedales constituyen zonas de transición entre ecosistemas acuáticos y terrestres que están temporal o permanentemente inundadas, y por lo tanto, fuertemente influenciadas por el efecto del hidroperíodo (Mitsch & Gosselink 2007). Esta variable, que involucra la frecuencia, duración e intensidad de la inundación (Mitsch & Gosselink 2007), determina los cambios espaciales y temporales en la composición y distribución de las especies de plantas a través de procesos ecológicos como la dispersión de semillas, las oportunidades para la germinación y establecimiento de las plántulas (Gordon 2000; Mitsch & Gosselink 2007; Torres *et al.* 2015). También afecta los eventos que conllevan a la producción de semillas. La inundación, por ejemplo, limita el crecimiento y la producción de estructuras reproductivas en muchas especies de plantas (Daubenmire 1974; Gordon & Feo 2007; Mitsch & Gosselink 2007; López 2009; Herrera 2013). Del mismo modo, está relacionada con la fenología de muchas especies de animales que funcionan como polinizadores y/o dispersores de semillas (Sarmiento *et al.* 2016). Cualquier alteración en el régimen hídrico de los humedales puede causar la disrupción de los procesos e interacciones que intervienen en la reproducción de las plantas, y en consecuencia, cambios en la dinámica estacional, o incluso sucesional, de estas comunidades debido a las variaciones en la disponibilidad de semillas.

Las interacciones entre plantas y polinizadores, al igual que entre plantas y dispersores de semillas, forman parte de una red compleja de interacciones que garantiza el mantenimiento de la diversidad en los ecosistemas (Jordano *et al.* 2009). Las especies inmersas en estas redes generalmente están anidadas o encajadas en la red (Bascompte *et al.* 2003; Jordano *et al.* 2009). Esto quiere decir que están ancladas, independientemente de su nivel de especificidad, a un núcleo central de interacciones generalistas que forma una estructura altamente cohesiva y robusta frente a las perturbaciones (Bascompte *et al.* 2003; Lewinsohn & Prado 2006; Jordano *et al.* 2009). Aunque bajo situaciones de heterogeneidad ambiental pueden generarse otras configuraciones (Ulrich 2009; Jordano *et al.* 2009). En los humedales, por ejemplo, el recambio temporal en la disponibilidad de estructuras reproductivas y de animales dispersores de polen y/o semillas puede minimizar la conectancia entre especies (Olensen *et al.* 2007). Asimismo, la diversidad de adaptaciones morfológicas y etológicas en estos ambientes puede acotar las posibilidades de interacción planta-animal y aumentar la especificidad global de las redes de interacción (Olensen *et al.* 2007). Esto sugiere que las redes de interacción planta-animal en los humedales, al igual que la mayoría de los procesos ecológicos en estos ecosistemas (Mitsch & Gosselink 2007), pueden ser muy vulnerables frente a perturbaciones ambientales, sobre todo, si estas involucran la pérdida de especies generalistas o con alta conectividad en el sistema.

La estabilidad de las redes de interacción planta-animal es particularmente importante para la reproducción de las especies leñosas en los humedales. Las especies leñosas suelen ser altamente dependientes de los animales para la polinización y dispersión de semillas ya que prevalecen en ellas los sistemas reproductivos xenogamos (Cruden 1977) y los síndromes de dispersión de semillas zoocóricos (Howe & Smallwood 1982). Ambas adaptaciones relacionadas con el mantenimiento de la variabilidad genética en las poblaciones (Howe & Smallwood 1982; Herrera 2002). En el caso de las especies herbáceas, la dependencia de las interacciones con animales durante el evento reproductivo es menor. Estas especies suelen poseer sistemas de autocompatibilidad y/o autogamia y síndromes de dispersión de semillas hidrocoricos (Sculthorpe 1967; Cruden 1977; Raven 1979; Sutherland 1986; Wiersema 1988; Ramírez & Brito 1990; Lemus-Jiménez & Ramírez 2005; Barrios & Ramírez 2008), adaptaciones que les permiten a las plantas responder rápidamente a las variaciones del régimen hídrico. Aunque posiblemente a una menor tasa de supervivencia de las semillas por la baja variabilidad genética y cantidad de biomasa asignada a estas diásporas (Howe & Smallwood 1982).

La reproducción de las especies de plantas, además de estar limitada por las interacciones mutualistas, está limitada por otros factores. Entre ellos se ha señalado el número y costo de las estructuras reproductivas (Sutherland 1986; Ramírez 1992, 1993; Ramírez & Berry 1993). También se ha indicado que las especies hermafroditas producen un exceso de flores que contribuye únicamente a aumentar la aptitud masculina de la planta (hipótesis de donación de polen) (Sutherland & Delph 1984) y que la reacción de autoincompatibilidad bloquea la germinación de tubos polínicos compatibles en el estigma (hipótesis de autoincompatibilidad) (Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986). Todos estos factores pueden causar diferencias en la eficiencia reproductiva de las especies a nivel de formas de vida, sistemas sexuales, sistemas reproductivos y síndromes de dispersión de semillas (Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986; Ramírez 1993; Ramírez & Berry 1993). En este sentido, la eficiencia reproductiva suele ser menor en las especies leñosas que en las herbáceas, y en las especies zoocóricas que en las dispersadas por medios abióticos, debido principalmente al alto costo de las estructuras reproductivas (Sutherland 1986; Ramírez 1992, 1993; Ramírez & Berry 1993). Asimismo, suele ser menor en las especies hermafroditas que en las diclinas (monoicas y dioicas), y en las especies xenogamas que en las autogamas, por el efecto de la donación de polen y de la reacción de autoincompatibilidad respectivamente (Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986). Este parece ser el costo asociado con la producción de semillas longevas y de alta calidad genética, así como con los beneficios de la dispersión por animales (Howe & Smallwood 1982; Herrera 2002).

En las planicies aluviales de los ríos que desembocan en el lago de Maracaibo se originan numerosos humedales estacionales (Velásquez 1994; Medina & Barboza 2003; 2006). En el sector central de la depresión de Maracaibo, estas planicies están cubiertas por palmares de *Copernicia tectorum* (Kunth) Mart. o por bosques secos ralos con dominancia de esta especie (Medina & Barboza 2003; 2006, Huber 2008). El tipo de vegetación al parecer depende de la duración e intensidad de inundación de los suelos arcillosos (Torres *et al.* 2015). En este sentido, *C. tectorum* ha sido descrita como una especie pionera de planicies inundables que promueve la acreción y en consecuencia la colonización posterior de especies de sustratos más secos (Torres *et al.* 2015). Los bosques con *Copernicia* representan estados sucesionales más avanzados (Torres *et al.* 2015). Estas comunidades, constituyen áreas de refugio, alimentación y zonas de paso para la fauna entre distintos fragmentos de vegetación y/o cuerpos de agua (Rial & Lasso 2014; Sarmiento *et al.* 2016). Desde el punto de vista fitogeográfico, la presencia de estas comunidades en la cuenca del lago de Maracaibo también es interesante ya que representan, junto con áreas pequeñas de sabana, relictos de vegetación pleistocénica en esta zona (Huber 2008). A pesar de la importancia de estos fragmentos, están sujetos a perturbaciones constantes de origen antrópico que pueden comprometer su estabilidad en el corto plazo. Durante el período seco, por ejemplo, el fuego penetra frecuentemente en estos ambientes y contribuye, junto con la deforestación y el pastoreo, al mantenimiento de una biota relativamente empobrecida. El drenado durante el período de inundación tiene un efecto similar sobre la riqueza de especies acuáticas (plantas y animales) y posiblemente también afecte la reproducción de las plantas leñosas por la reducción del flujo de agua y nutrientes. De aquí, la importancia de dilucidar las características relacionadas con la biología reproductiva de las especies de plantas en estas comunidades: desde la relación entre la fenología reproductiva y el régimen hídrico, la estructura de las redes de interacciones planta-animal y su robustez frente a las perturbaciones, hasta las variables relacionadas con la eficiencia reproductiva.

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar la biología reproductiva de las angiospermas de un humedal de la Costa Oriental del Lago de Maracaibo.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Describir la fenología reproductiva de las angiospermas y su relación con el régimen hídrico y las interacciones bióticas.
2. Examinar la composición y estructura de la red de polinización, las variables relacionadas con los patrones de interacción planta-animal y el grado de robustez de esta red frente a las perturbaciones.
3. Evaluar la eficiencia natural en la producción de frutos y semillas de las especies y su relación con las variables: forma de vida, sistema sexual, sistema reproductivo, tipo de visita y especificidad de la polinización, costo de los frutos y síndrome de dispersión de semillas.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

1. La fenología reproductiva de las angiospermas en los humedales está principalmente determinada por el régimen hídrico. No obstante, la optimización de las interacciones bióticas puede causar patrones agregados o segregados entre las especies que comparten polinizadores y/o dispersores de semillas.
2. La composición de la fauna polinizadora en esta comunidad debe ser similar a la registrada en otras comunidades con clima estacional. La estructura de la red de polinización, dada la heterogeneidad ambiental de los humedales y la diversidad de adaptaciones en estos ambientes, debe ser altamente especializada y poco robusta frente a perturbaciones ambientales.
3. La eficiencia reproductiva en los humedales debe ser mayor en plantas herbáceas por su relación con la autogamia y con la producción de semillas de bajo costo dispersadas por medios abióticos. Las especies leñosas, deben presentar menor eficiencia reproductiva por su relación con la xenogamia y con la producción de frutos y semillas costosos, mayormente zoocóricos. La eficiencia reproductiva de las especies xenogamas también puede variar dependiendo del sistema sexual, tipo de visita y especificidad de la polinización.

Área de estudio:

El estudio fue realizado en un humedal boscoso de aproximadamente 80.83 ha. de superficie, formado por la desembocadura del Río Mene, de caudal intermitente, en terrenos arcillosos de poca pendiente en la costa oriental del Lago de Maracaibo, Venezuela (10° 27' Lat.N., 71° 27' Long. O.). El clima del área es cálido y seco. De acuerdo con los datos de la estación climatológica Cabimas-Hospital (10° 25' 17" Lat. N y 71° 27' 43" Long. O), la precipitación media anual es 570,46 mm (años 1979-2000 y 2002-2004), la evapotranspiración media anual es 2430,72 mm (años 1989-1995) y la temperatura media mensual es 28,70° C (años 1989-1995). El promedio mensual de la profundidad del agua es 12,3 cm (años 2009-2011). Aunque en ciertas zonas puede alcanzar los 200 cm después del aumento de las precipitaciones (noviembre-diciembre) y desaparecer completamente al llegar la sequía (enero-marzo). La salinidad del agua varía entre 0,1-1,2 g/l, el pH entre 6,8-8,32 y la concentración de oxígeno disuelto entre 1,62-3 g/l. Por otra parte, el sustrato sobre el que se desarrolla la vegetación presenta pH ácido (4,25-5,57) y bajo porcentaje de carbono orgánico (0,39-1,02%) (Barrios 2007).

El inventario florístico del humedal incluye un total de 109 especies pertenecientes a 41 familias de angiospermas. El elemento más representativo de la flora es *Copernicia tectorum*. Esta especie, emblemática de los esteros llaneros, también es característica de las planicies costeras, estacionalmente anegadas, del Lago de Maracaibo. Por lo general forma manchas mono-específicas de tamaño y densidad variable conocidas como palmares. Aunque puede estar igualmente entremezclada con especies típicas de bosque muy seco tropical, de bosque ribereño y de herbazales inundables (Barrios 2007).

La vegetación presenta dos estratos: uno superior, discontinuo, de 8–20 metros de altura, en el que además de *Copernicia tectorum* predominan *Capparis hastata* f. *coccolobifolia*, *Coccoloba caracasana*, *Cordia dentata*, *Geoffraea spinosa*, *Pithecellobium lanceolatum*, *Guazuma ulmifolia* y *Ruprechtia ramiflora*; y uno inferior, de hasta 3 metros, dominado por *Hecatostemon completus* y *Rosenbergiodendron formosum*. En áreas anegadas y con baja densidad de árboles prevalecen especies helófitas e hidrófitas. En estas zonas las plantas emergentes como *Cyperus articulatus*, *Eleocharis mutata* y *Typha domingensis*, forman extensas manchas de 2-3 m de alto que se corresponden con zonas de colonización concéntricas alrededor de los cuerpos de agua. Entre las hidrófitas enraizadas de hojas flotantes, las especies de *Nymphaea* monopolizan el espejo de agua. Lo mismo sucede con las hidrófitas libres flotantes como *Pistia stratiotes* y las lemnoideas (Barrios 2007).

CAPÍTULO I
FENOLOGÍA REPRODUCTIVA

FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LAS ANGIOSPERMAS DE UN BOSQUE INUNDABLE: INFLUENCIA DEL RÉGIMEN HÍDRICO Y DE LAS INTERACCIONES BIÓTICAS.

RESUMEN

La fenología reproductiva en comunidades de plantas tropicales ha sido principalmente relacionada con el régimen hídrico. No obstante, el uso compartido de polinizadores y/o dispersores de semillas también puede ser determinante. Con el objetivo de esclarecer el efecto de ambas variables, fueron estudiadas las fenofases yemas florales (YFI), flores (FI), frutos inmaduros (Frl) y frutos maduros (FrM) de 39 spp. de un bosque inundable. La variación intra-anual e inter-anual de la frecuencia e intensidad de las fenofases fue analizada a nivel general, de formas de vida, hábito y de síndromes de dispersión de semillas. La profundidad del agua, registrada durante cada censo, conjuntamente con los promedios mensuales de evaporación y precipitación del área de estudio, fueron utilizadas como variables independientes. La existencia de esquemas organizados en la fenología de especies que comparten polinizadores y/o dispersores de semillas fue puesta a prueba mediante simulaciones de Montecarlo. Con este método fue posible examinar si las fenofases FI y FrM estaban temporalmente más agregadas o segregadas de lo esperado por efecto del azar, es decir, si su distribución reflejaba procesos de facilitación o competencia inter-específica. Los resultados mostraron que las variaciones en la disponibilidad de agua están positivamente relacionadas con la frecuencia e intensidad de las fenofases en los meses posteriores. En este sentido, las fenofases de floración (FI) y fructificación (Frl) en la comunidad estuvieron relacionadas con la precipitación y la profundidad del agua. El desarrollo de yemas florales en los arbustos; la antesis (FI) en arbustos, hierbas y plantas de humedales; la fructificación en árboles y plantas tolerantes a la inundación; mostraron una correlación similar con la disponibilidad de agua. El desarrollo de yemas florales en plantas de humedales, la antesis y la fructificación en los árboles estuvieron negativamente relacionadas con la evaporación. La fenofase FrM fue la única que no dio indicios de estar limitada por el recurso hídrico. De hecho, en árboles, arbustos y especies zoocoras esta fenofase estuvo negativamente relacionada con la precipitación. La distribución temporal de las fenofases FI y FrM no difirió significativamente de un esquema de aleatoriedad. De acuerdo con lo anterior, el régimen hídrico parece ser el factor determinante de la fenología reproductiva en esta comunidad. No existen evidencias que demuestren que el uso compartido de los recursos bióticos ha causado exclusión y/o solapamiento en la fenología de las especies.

Palabras clave: competencia, facilitación, floración, fructificación, humedales.

INTRODUCCIÓN

Los eventos de floración y fructificación en las angiospermas están determinados por factores abióticos (luz, temperatura, humedad) (Daubenmire 1972; Frankie *et al.* 1974; Lieberman 1982; Borchert 1983; Bullock & Solis-Magallanes 1990; Friedel *et al.* 1993; Bhat & Murali 2001; Marques & Oliveira 2004; Ramírez 2009; Ferreira *et al.* 2012) y bióticos (polinizadores, dispersores de semillas, depredadores, patógenos) (Stiles 1977, 1978; Waser 1979, 1983; Brody 1997; Henderson *et al.* 2000), así como por la interacción entre ellos (Rathcke & Lacey 1985; vain Shaik *et al.* 1993; Boulter *et al.* 2006). En comunidades tropicales con clima estacional, la floración frecuentemente responde a la reducción de los niveles de estrés hídrico, ya sea por la pérdida de superficie foliar o aumento de las precipitaciones (Bullock & Solis – Magallanes 1990; Murali & Sukumar 1994; Seghieri *et al.* 1995; Boulter *et al.* 2006; Ramírez 2009). La respuesta varía de acuerdo con la forma de vida de las especies. Las especies arbóreas y trepadoras generalmente florecen en la estación seca o inicio de la lluviosa mientras que las arbustivas y herbáceas lo hacen durante la estación lluviosa (Daubenmire 1972; Frankie *et al.* 1974; Monasterio & Sarmiento 1976; Sarmiento & Monasterio 1983; Bullock & Solis – Magallanes 1990; Guevara de Lampe *et al.* 1992; Seghieri *et al.* 1995; Wright & Calderon 1995; Morellato & Leitao-Filho 1996; Justiniano & Fredericksen 2000; Ramírez 2002; Batalha & Martins 2004; Selwyn & Parthasarathy 2006, 2007; Ramírez 2009; Ferreira *et al.* 2012). Esto ha sido asociado con la profundidad del sistema radical de cada forma de vida así como con la acumulación de sustancias de reserva en tallos y raíces (Sarmiento & Monasterio 1983; Borchert 1994; Seghieri *et al.* 1995; Morellato & Leitao - Filho 1996; Bhat & Murali 2001). La fructificación, en cambio, tiende a coincidir con la aparición de condiciones ambientales favorables para la dispersión (Rathcke & Lacey 1985). Las especies anemócoras, por ejemplo, suelen fructificar durante la estación seca (Morellato & Leitao - Filho 1996; Bhat & Murali 2001; Ramírez 2002; Ferreira *et al.* 2012) y aquellas dispersadas por animales frugívoros en la estación lluviosa (Seres & Ramírez 1993; Murali & Sukumar 1994; Ramírez 2002; Batalha & Martins 2004; Reys *et al.* 2005; Ramírez 2009; Ferreira *et al.* 2012).

En los humedales, la inundación constituye otra variable abiótica a considerar en la fenología reproductiva de las angiospermas. Esta causa una reducción inmediata en el intercambio de gases en tallos y raíces (Daubenmire 1974; Armstrong *et al.* 1991; Parolin & Wittman 2010). Además, afecta la disponibilidad de nutrientes para las plantas (Mitsch & Gosselink 2007; Gordon & Feo 2007). La hipoxia que se genera durante una inundación prolongada disminuye la tasa de descomposición de la materia orgánica y dificulta la absorción activa de nutrientes minerales por las raíces (Daubenmire 1974; Herrera 2013). Esto limita la síntesis de proteínas y clorofila, en consecuencia

también el crecimiento y la formación de estructuras reproductivas (López 2009). De aquí, que los eventos de floración en estos ambientes se concentren en la estación de aguas bajas (Ramírez & Brito 1987; Kinnaird 1992; van Dulmen 2001; Haugaasen & Peres 2005; Reys *et al.* 2005; Valle Ferreira & Parolin 2007; Ramírez & Briceño 2011). Las funciones de las raíces y rizomas (respiración, soporte, almacenamiento de reservas, absorción de nutrientes), así como de la biomasa aérea en especies de porte bajo (actividad fotosintética y suministro de oxígeno), son menos afectadas en este período (Gordon & Feo 2007). Aunque algunos autores han argumentado que la inundación no constituye un factor de estrés en estas comunidades puesto que las especies presentan adaptaciones que les permiten mantener sus procesos fisiológicos ante la falta de oxígeno (Herrera 2013). De acuerdo con esto, la floración previa a la inundación puede representar una estrategia para sincronizar la fructificación con el flujo de agua y nutrientes.

Lo anterior no significa que la fenología reproductiva en comunidades inundables esté completamente modelada por el régimen hídrico. La optimización de las interacciones mutualistas entre plantas y animales también puede ser determinante (van Shaik *et al.* 1993). En este sentido, si los polinizadores y/o dispersores de semillas no son limitantes, las especies probablemente presenten fenofases de floración y/o fructificación superpuestas o solo ligeramente desplazadas dentro del período favorable para la reproducción (Rathcke & Lacey 1985). Esta estrategia, en concordancia con la hipótesis de facilitación, redundaría en un beneficio colectivo de atracción entre las especies de plantas que comparten vectores bióticos de polinización y/o dispersión de semillas (Rathcke 1983). No obstante, si existe competencia entre las especies de plantas por el uso de estos recursos (polinizadores y/o dispersores de semillas) puede generarse exclusión y en consecuencia la separación de los eventos de anthesis y/o fructificación (Stiles 1975, 1977, 1978; Cole 1981; Rathcke 1988; Henderson *et al.* 2000; Lobo *et al.* 2003). Aunque la segregación de los eventos de floración de las especies que comparten vectores de polinización ha sido igualmente atribuida al efecto negativo de la contaminación estigmática con polen heteroespecífico (Waser 1978, 1983; Rathcke & Lacey 1985; Murali & Sukumar 1994).

Con el fin de dilucidar cuáles son los factores que han seleccionado los patrones fenológicos de las angiospermas en comunidades periódicamente inundadas fue planteada la siguiente interrogante: ¿La distribución temporal de los eventos de floración y fructificación en esta comunidad está estrictamente limitada por el régimen hídrico o existe además un esquema de organización (agregación/segregación) entre especies que comparten polinizadores y/o dispersores de semillas que permita sugerir la influencia de las interacciones bióticas en la fenología reproductiva?

MATERIALES Y MÉTODOS

Selección y clasificación de las especies:

La selección de las especies estuvo determinada por el número de individuos disponibles en el área de estudio (Barrios 2007). En este sentido, se consideraron principalmente las especies abundantes. Las especies fueron clasificadas con base en sus formas de vida como árboles, arbustos, trepadoras, sufrútices, hierbas y epifitas. Los árboles incluyeron especies leñosas con ramificación por encima del nivel del suelo o no ramificadas como las palmas arborescentes. Los arbustos comprendieron especies leñosas de bajo porte ramificadas a nivel del suelo. Las trepadoras abarcaron especies leñosas y volubles con el carácter común del hábito trepador. Las hierbas estuvieron representadas por plantas de consistencia blanda en todos sus órganos. Aquellas con la base lignificada fueron consideradas sufrútices y las establecidas sobre otra planta portadora sin obtener nutrimento de ellas como epifitas. El hábito también fue considerado. Las especies de plantas de humedales (helófitas e hidrófitas) fueron diferenciadas de aquellas de sustratos secos o solo temporalmente inundados, es decir, de las plantas tolerantes, por el deterioro rápido e irreversible que sufre el vástago cuando las condiciones de saturación del suelo o la lámina de agua desaparecen, aunque persistan estructuras de latencia tales como bulbos y rizomas (Velásquez 1994).

I. Fenología reproductiva:

La fenología reproductiva fue estudiada durante 30 meses (febrero 2009 - junio 2011, diciembre 2011) en 39 especies de angiospermas (27 familias) (Tabla 1). Las observaciones fueron realizadas mensualmente en al menos 10 individuos en estado reproductivo por especie. No obstante, en las especies herbáceas con amplia reproducción vegetativa se optó por la utilización de cuadrantes (1 m²) como unidades de muestreo ya que esto facilitó el seguimiento de las fenofases en esta forma de vida. En el caso particular de las hidrófitas libres flotantes fueron utilizados cuadrantes de 100 cm² para especies minúsculas como las lemnoideas y de 200 cm² para aquellas de mayores dimensiones (>1 cm²) como *Pistia* y *Limnobium*. Tanto los individuos como los cuadrantes fueron ubicados en distintos puntos del humedal para minimizar el riesgo de describir una misma unidad genética. En las Lemnoideas, la determinación de las especies e identificación de las fenofases fue realizada en el laboratorio a partir de las muestras tomadas en el campo y preservadas en alcohol isopropílico (70%).

Las fenofases examinadas fueron las siguientes: yemas florales (YFI), flores abiertas (FI), frutos inmaduros (FrI) y frutos maduros (FrM). La antesis indicó el paso de la fenofase yemas florales a la fenofase de floración (FI), mientras que la presencia de frutos inmaduros estuvo enmarcada entre la senescencia floral y la dehiscencia del fruto (FrM). En frutos indehiscentes, la madurez (FrM) fue evidenciada por el desarrollo óptimo de estructuras, señales de atracción y/o recompensas asociadas con la dispersión de semillas. Para distinguir los síndromes de dispersión de semillas se utilizó el criterio de van der Pijl (1972). En este sentido, se discriminó entre especies adaptadas a la dispersión por animales (zoocoricas), por el viento (anemocoricas) y por el agua (hidrocoricas). Las primeras fueron reconocidas por la presencia de unidades de dispersión con colores, aromas y/o sustancias de reservas atractivas para los animales (endozoocoricas) o con ganchos y/o sustancias pegajosas especializadas para adherirse a su pelo o plumaje (epizoocoricas). Las segundas fueron diferenciadas por la presencia de diásporas pequeñas, livianas y/o con adaptaciones estructurales para el vuelo (pelos, alas) mientras que las últimas se distinguieron por la capacidad de flotación de las unidades dispersantes.

La frecuencia mensual de cada fenofase fue establecida como la proporción de especies en un mismo estado reproductivo. La intensidad fue cuantificada a través de la escala de Fournier (1974). Esta escala varió entre 0 y 4: *0 indicó ausencia de la fenofase, *1 presencia del fenómeno con una intensidad de 1-25%, *2 intensidad entre 26 -50%, *3 intensidad entre 51-75%, y *4 entre 76-100%. La intensidad mensual de las fenofases reproductivas a nivel de especie fue estimada a través de la relación entre la suma de los valores de intensidad de los individuos o cuadrantes y la intensidad máxima posible de cada especie. En este sentido, la intensidad máxima de cada especie sería igual a 40 si cada uno de los 10 individuos o cuadrantes estudiados tuviese una intensidad fenológica igual a 4. Las estimaciones de intensidad de las especies fueron promediadas mensualmente y utilizadas para analizar la variación temporal en la comunidad. Dado que las observaciones fueron realizadas durante dos años y medio, la frecuencia e intensidad fenológica fueron expresados como el promedio de las dos o tres replicas de cada mes.

II Régimen hídrico:

Los promedios mensuales de evaporación, precipitación y profundidad permitieron establecer los patrones temporales de disponibilidad de agua en el sistema. Los datos de evaporación (años 1989-1995) y precipitación (años 1979-2000 y 2002-2004) fueron tomados de la estación climatológica "Cabimas-Hospital". La profundidad del agua, en cambio, fue registrada

mensualmente alrededor de cada uno de los individuos o cuadrantes seleccionados para el estudio y posteriormente promediada.

Análisis estadísticos:

Los patrones fenológicos de los dos años de estudio fueron contrastados a través de la prueba de dos muestras independientes de Kolmogorov-Smirnov (KS). La prueba KS examina la proximidad de dos distribuciones acumulativas observadas (Siegel & Castellan 2001). En este caso, representadas por los promedios mensuales de frecuencia e intensidad de las fenofases reproductivas de cada año. La desviación máxima (D_{max}) entre ambas distribuciones permitió determinar si la variación interanual fue más extrema de lo esperado por efecto del azar. Es decir, si los patrones fenológicos de los dos años de estudio eran significativamente diferentes.

La distribución intra-anual de los promedios mensuales de frecuencia e intensidad de las fenofases reproductivas, así como de precipitación, evaporación y profundidad, fue examinada con la prueba de una muestra de Kolmogorov-Smirnov. Esta prueba contrasta las distribuciones acumulativas de estas variables con un patrón regular que representa lo esperado conforme a la hipótesis nula de homogeneidad. Así, el punto en que ambas distribuciones, la teórica y la observada, muestran mayor divergencia (D_{max}) indica si la magnitud de ésta tiene base en el azar o no (Siegel & Castellan 2001). Es decir, si el régimen hídrico y la fenología intra-anual difieren de un patrón de homogeneidad.

El grado de asociación entre la frecuencia e intensidad de las fenofases reproductivas y las variables independientes (precipitación, evaporación y profundidad) fue determinado con el coeficiente de correlación de rango de Spearman (R_s) (STATISTICA, 8.0). Las correlaciones con la data fenológica desplazada uno y dos meses permitieron examinar posibles efectos *a posteriori* de las variables predictivas. Es decir, si existía una asociación entre las variables relacionadas con el régimen hídrico y la frecuencia e intensidad de las fenofases reproductivas en los dos meses posteriores.

Todos los análisis fueron realizados a nivel general (comunidad) y de acuerdo con la forma de vida, hábito y síndrome de dispersión de semillas de las especies. Esto permitió evaluar las limitaciones estructurales, fisiológicas y/o funcionales de cada grupo particular ante las variaciones del régimen hídrico. Aunque hay que señalar dos excepciones de forma de vida que por su escasa representación en la muestra de especies no fueron estudiadas de manera independiente: los sufrútices, que fueron analizados en conjunto con las herbáceas, y las epífitas.

El nivel de significancia (α) de todos los análisis fue establecido en 0,005. De acuerdo con Johnson (2013), valores más altos solo aportan evidencia modesta a favor de la hipótesis alternativa al tiempo que maximizan la probabilidad de cometer error tipo I. En otras palabras, un nivel de significancia más conservador permitió dilucidar cuales son las correlaciones verdaderamente importantes entre las variables ambientales y fenológicas minimizando el “ruido” que pueden aportar las correlaciones débiles.

III. Patrones de interacción entre especies que comparten vectores bióticos de polinización y/o dispersión de semillas:

Para explicar el efecto de las interacciones bióticas en la fenología reproductiva, las especies de plantas fueron asociadas con una o varias clases de agentes polinizadores (abejas, aves, avispas, escarabajos, mariposas y moscas) y dispersores de semillas (aves, mamíferos). Esta clasificación tuvo como base las visitas legítimas observadas durante los eventos de floración y fructificación así como las características morfológicas de flores y frutos descritas con mayor detalle en los capítulos II y III.

Las especies polinizadas por abejas fueron además clasificadas con base en el tamaño de estos agentes (ligeramente modificado de Bawa *et al.* 1985). Es decir, se discriminó entre la polinización por abejas grandes (*Xylocopa*), medianas (*Centris*, *Ceratina*, *Euglossa*, *Exomalopsis*, *Melissodes*, *Melitoma*, *Apis*, *Megachilidae* y *Meliponae*) y pequeñas (*Halictidae*). Esta categorización permitió precisar los gremios de especies de plantas que comparten polinizadores. Sin embargo, muchas especies de plantas fueron polinizadas por más de un agente. Por esta razón, el número total de especies de plantas por clase de polinizador fue superior al de especies de plantas evaluadas.

La distribución temporal de las fenofases FI y FrM en cada grupo de especies con polinizadores y/o dispersores comunes fue contrastada con la de un modelo nulo de aleatoriedad. Esta comparación permitió esclarecer si los patrones observados eran más agregados o segregados de lo esperado por efecto del azar, es decir, si podían ser atribuidos a procesos de facilitación o competencia interespecífica.

El algoritmo empleado para generar matrices nulas ($n=10000$) fue ROSARIO (Castro-Arellano *et al.* 2010). Esta secuencia de pasos conserva el patrón temporal de actividad reproductiva de cada una de las especies y únicamente intercambia su posición dentro del espacio disponible de recursos, es decir, el tiempo. En consecuencia, la variación resultante en las matrices generadas por efecto del azar solo afecta el nivel de solapamiento interespecífico lo que permite realizar una comparación más conservadora con el conjunto original de datos.

El grado de solapamiento en las fenofases FI y FrM fue calculado entre todos los pares de especies de las matrices nulas y originales de acuerdo con los índices simétricos de Pianka (O_{jk}) (1973) y Czekanowski (Cz_{jk}) (Feisinger *et al.* 1981). La posición del solapamiento interespecífico promedio de la matriz original de datos en la distribución de solapamientos promedios de las matrices permutadas arrojó la probabilidad exacta, en una prueba de dos colas, de obtener índices menores o mayores de lo esperado por efecto del azar ($\alpha=0.005/2$). La permutación de las matrices, la estimación de los índices y de los valores de probabilidad fue realizada por el programa "TimeOverlap".

RESULTADOS

La forma de vida de vida, hábito y síndrome de dispersión de semillas de las especies estudiadas están definidas en la tabla 1 y los registros mensuales de las fenofases reproductivas en el anexo 1. Las especies de plantas examinadas fueron mayormente herbáceas y arbóreas. Las hierbas fueron predominantemente plantas de humedales, de síndrome hidrocoro o anemocoro, mientras que los árboles fueron plantas tolerantes a la inundación y zoocóricas (Figura 1).

I. Fenología reproductiva y régimen hídrico:

Los promedios mensuales de frecuencia e intensidad de las fenofases reproductivas fueron menores a 35 y 20 % respectivamente. Estos valores fueron más o menos constantes durante el año. No obstante, se observó un ligero aumento de la floración (FI) y la fructificación (FRI) durante el último trimestre (Figura 2).

Los patrones temporales de frecuencia e intensidad de las fenofases reproductivas no mostraron diferencias significativas entre los dos años de estudio (Tabla 2). La distribución intra-anual de los promedios de frecuencia e intensidad de cada una de las fenofases tampoco difirió significativamente de un patrón teórico regular (Tabla 3). La proximidad de las dos distribuciones anuales, así como la homogeneidad de los valores intra-anuales, fue constante a nivel general, de forma de vida, hábito y síndrome de dispersión de semillas.

Los promedios mensuales de evaporación y precipitación mostraron poca variación temporal (figura 3). Los niveles de profundidad del agua fueron un poco más variables. Sin embargo, la distribución intra-anual de este parámetro, al igual que la correspondiente con la fenología reproductiva, la precipitación y la evaporación, no difirió significativamente de un patrón de homogeneidad: $D_{\max}(\text{evaporación})= 0.0946$ ($p > 0.005$), $D_{\max}(\text{precipitación})= 0.2247$ ($p > 0.005$) y $D_{\max}(\text{profundidad})= 0.2659$ ($p > 0.005$).

La fenología reproductiva y el régimen hídrico, aunque variaron muy poco, estuvieron positivamente relacionadas. Esta relación en la mayoría de los casos estuvo desfasada por uno o dos meses. Esto sugiere que cambios muy leves en la entrada de agua al sistema influenciaron la expresión de las fenofases reproductivas de las especies durante los meses posteriores. En este sentido, la frecuencia de especies con flores y frutos inmaduros a nivel general estuvo relacionada con la profundidad del agua de los meses precedentes. Asimismo sucedió con la frecuencia de especies de arbustos con yemas florales y flores. La frecuencia de especies de árboles y plantas tolerantes a la inundación con frutos inmaduros mostró una correlación similar. No obstante, la frecuencia de especies de árboles con frutos inmaduros estuvo adicionalmente relacionada con la profundidad del mismo mes y al igual que en las plantas tolerantes con la precipitación de los meses precedentes (Tabla 4).

En el mismo orden de ideas, la intensidad de la floración a nivel general, en las hierbas y plantas de humedales estuvo relacionada con la profundidad del agua del mismo mes y exceptuando las plantas de humedales, con la precipitación de los dos meses precedentes. La intensidad de las fenofases yemas florales y floración en los arbustos así como de la fructificación en los árboles también estuvo relacionada con la precipitación y profundidad de los meses anteriores. No obstante, en el caso de las plantas tolerantes, predominantemente arbóreas, la fructificación solo estuvo relacionada con la profundidad de los dos meses precedentes (Tabla 5).

La evaporación, en concordancia con lo anterior, presentó asociaciones negativas con las fenofases YFI, FI y FRI en algunos grupos. Este parámetro estuvo inversamente relacionado con la frecuencia de especies de árboles en anthesis (Tabla 4), con la intensidad de yemas florales en plantas de humedales y de frutos inmaduros en árboles, en este último caso con desfase de dos meses (Tabla 5). La aparición de frutos maduros fue el único evento que no dio indicios de estar limitado por el recurso hídrico. De hecho, la frecuencia de especies de arbustos con diásporas aptas para la dispersión (Tabla 4) y la intensidad de esta fenofase en especies arbóreas y zoocoras (Tabla 5) fue inversamente proporcional a la precipitación del mismo mes.

II. Fenología reproductiva e interacciones bióticas:

Las clases de polinizadores y dispersores de semillas de las especies de plantas zoófilas (n= 26) y zoocóricas (n= 15) están especificadas en el anexo 2. La mayoría de las especies (84.61 %) estuvieron asociadas con la polinización por abejas mientras que la dispersión de semillas fue realizada por aves (46.66 %) y mamíferos (53.33 %).

La distribución temporal de los eventos de floración y fructificación de las especies con polinizadores y dispersores comunes no difirió significativamente de un modelo de aleatoriedad ($p > 0.0025$) (Tabla 6). De acuerdo con esto, no existe evidencia de que el uso compartido de los recursos bióticos haya causado exclusión o solapamiento en la fenología reproductiva de las especies de esta comunidad.

DISCUSIÓN

La relación entre el régimen hídrico y la fenología reproductiva en la comunidad de plantas estudiada es bastante notable. La entrada de agua por precipitación o escorrentía superficial está asociada con el desarrollo de yemas florales, la antesis y fructificación, en tanto que el déficit de este recurso lo está con la fenofase de dispersión de semillas (FrM). Sin embargo, ni la producción de flores y frutos se circunscribe estrictamente al período de inundación, ni la aparición de estructuras o señales de atracción relacionadas con la dispersión de semillas se restringe a la estación de aguas bajas. Las fenofases reproductivas se expresan durante todo el año a un ritmo prácticamente constante. Este patrón es similar al registrado en ambientes terrestres con condiciones climáticas poco cambiantes (Opler *et al.* 1980; Hilty 1980; Heideman 1989; Seres & Ramírez 1993; Berlin *et al.* 2000; Custodio & Morellato 2000; San Martín-Gajardo & Morellato 2003; Reys *et al.* 2005; Ramírez & Briceño 2011) y sugiere que la disponibilidad casi permanente de agua, incluida la no contemplada en la subsuperficie, así como la baja variabilidad temporal que presenta el balance hídrico en el humedal, son atenuantes de la estacionalidad fenológica.

El efecto positivo que ejerce el agua sobre la fenología de floración ha sido ampliamente documentado (Opler *et al.* 1976; Augspurger 1981; Borchert 1994; Ferraz *et al.* 1999; Ramírez 2009) y relacionado con la ruptura de la latencia de los primordios florales. Cuando la humedad en el ambiente es baja, o existe un balance hídrico negativo, la antesis puede ser inducida por la rehidratación temporal asociada con la pérdida de hojas, precipitaciones aisladas o inicio del período de lluvias (Reich & Borchert 1984; Borchert 1994). La inundación también puede ser un estímulo; tal como se observó a nivel de la comunidad, de las hierbas y plantas de humedales. Sin embargo, la respuesta de la floración ante estas variables no siempre es inmediata. En la comunidad estudiada, así como en los arbustos y las hierbas, la antesis incrementó en los dos meses siguientes a la entrada de agua en el humedal. La producción de yemas florales en los arbustos mostró un patrón similar. Estos desfases sugieren que una vez inducida la floración las plantas requieren cierto tiempo para el desarrollo y maduración de las yemas (Opler *et al.* 1976). Además, es posible que los recursos para la reproducción sean limitantes y que la floración

no se inicie hasta que estos estén garantizados (Rathcke & Lacey 1985; Marques & Oliveira 2004). En este sentido, durante los primeros cien días de inundación, la fragmentación y el lavado de materia orgánica liberan en el medio una gran cantidad de nutrientes (Swift *et al.* 1979; Chimney & Pietro 2006; Longhi *et al.* 2008; Gordon & Feo 2009; Torres *et al.* 2013). Estos recursos pueden ser tomados por las plantas e invertidos en la producción de estructuras reproductivas (Mitsch & Gosselink 2007; Gordon & Feo 2009). En los arbustos y las hierbas esta captura es particularmente importante. El patrón estructural de estas formas de vida limita el acceso al agua y a los nutrientes durante los meses secos, situación que no enfrentan sus contrapartes arbóreas y trepadoras (Rathcke & Lacey 1985). De aquí, que la floración en la comunidad, especialmente en las especies herbáceas y arbustivas, esté estrechamente relacionada con la profundidad del agua y tienda a expresarse con mayor intensidad en los meses subsiguientes al inicio de la inundación.

La disponibilidad de agua y nutrientes, sin embargo, también estuvo relacionada con la frecuencia e intensidad de la fructificación (F_{ri}) en árboles y plantas tolerantes a la inundación. Aunque esto posiblemente se deba al elevado costo que presentan los frutos de las especies arbóreas (Ramírez 1993) y no a las características de sus raíces. La forma de vida arbórea en este humedal está asociada con el hábito tolerante y con la producción de diásporas ricas en agua y nutrientes (zoocóricas). Este tipo de fruto demanda gran cantidad de recursos para su maduración los cuales pueden estar asequibles en el medio durante los meses inmediatos a la inundación (Mitsch & Gosselink 2007). De hecho, la fructificación en bosques muy húmedos o inundables, caracterizados por presentar una alta proporción de especies zoocóricas (Howe & Smallwood 1982), tiende a coincidir con el pico de máxima precipitación y/o profundidad del agua. Así ha sido señalado en bosques ribereños (Kinnaird 1992; Funchet *et al.* 2002; Reys *et al.* 2005), en el bosque tropical montano (Sun *et al.* 1996; Funch *et al.* 2002), en los bosques inundables de la Amazonía (Kubitzki & Ziburski 1994; Haugaasen & Peres 2005; Valle Ferreira & Parolin 2007) y en la mata atlántica brasilera (Morellato *et al.* 2000; Marques & Oliveira 2004; Scarpatti *et al.* 2013). Esto sugiere que a diferencia de la floración en los árboles, la fructificación en esta forma de vida depende del ingreso reciente del recurso hídrico. Aunque la frecuencia de especies con frutos inmaduros a nivel general también mostró una correlación similar con la profundidad del agua pero posiblemente promovida por el elevado número de especies arbóreas en la comunidad o por la cercanía entre las fenofases de floración y fructificación.

La aparición de estructuras o señales de atracción asociadas con la dispersión de semillas en la comunidad fue independiente de la disponibilidad de agua. No obstante, en árboles, arbustos y especies zoocóricas estuvo negativamente relacionada con la precipitación del mismo mes. Esto coincide con lo descrito en bosques lluviosos tropicales (Opler *et al.* 1980; Custodio &

Morellato 2000; San Martín-Gajardo & Morellato 2003) y en un arbustal de la Gran Sabana Venezolana (Ramírez 2009). Es posible que este patrón también esté determinado por la producción de diásporas zoocóricas en especies arbóreas y arbustivas así como por la relación antagónica que mantienen con estas los hongos y otros patógenos. La actividad de estos agentes se favorece en condiciones de humedad y alta temperatura por lo que la susceptibilidad de los frutos, si son carnosos, y consecuentemente de las semillas, debe ser mayor durante el máximo de lluvias (Shaik 1986). Esto explica la relación negativa entre la precipitación y la fenofase FrM. Aunque como la variación de la precipitación es tan baja esto no afecta considerablemente la disponibilidad de frutos durante este período.

La distribución temporal de los períodos de antesis y producción de frutos maduros de las especies no parece estar relacionada con el uso compartido de polinizadores y/o dispersores de semillas. El patrón de aleatoriedad que mostraron estos eventos puede haber sido generado por otros factores. Entre ellos pueden señalarse la estocasticidad ambiental, las restricciones ecofisiológicas de cada una de las especies y las impuestas por efecto de la filogenia (Kochmer & Hendel 1986). Las diferencias en las historias de vida de las especies también son importantes (van Schaik *et al.* 1993). La evasión al parasitismo en las yemas florales, el tiempo necesario para la maduración de los frutos, el escape a depredadores y/o patógenos de semillas, las condiciones para la germinación y sobrevivencia de las plántulas varían de especie a especie por lo que pueden redundar en este tipo de situaciones (Rathcke & Lacey 1985; Brody 1997; Elzinga *et al.* 2007). De hecho, la ausencia de esquemas organizados en la fenología reproductiva de especies que comparten vectores bióticos de polinización y/o dispersión de semillas ha sido ampliamente registrada (Poole & Rathcke 1979, Stiles 1979, Rabinowitz *et al.* 1981; Rathcke 1984; Díaz *et al.* 1994; Wright & Calderon 1995; Brody 1997; Boulter *et al.* 2006). Esto sugiere que las presiones de selección para maximizar la tasa de visitas, evitar los efectos perjudiciales de la competencia y/o de la contaminación estigmática con polen heteroespecífico deben afectar más frecuentemente otros caracteres. Estos pueden ser la cantidad, calidad y forma de presentación de las recompensas ofertadas en flores y frutos (Howe & Smallwood 1982; Bosh *et al.* 1997). En el caso de la floración, también puede promoverse divergencia en los horarios de antesis (Stone *et al.* 1998). Aunque algunos autores argumentan que la propia aleatoriedad es suficiente para minimizar la competencia y/o la transferencia de polen entre especies (Boulter *et al.* 2006).

Los resultados de esta investigación indican que la fenología de floración y fructificación en la comunidad está estrechamente relacionada con el régimen hídrico. La expresión de estas fenofases es favorecida por la disminución de la evaporación y el aumento de la precipitación y profundidad del agua. Estos

parecen ser los eventos ambientales de corto plazo que desencadenan la respuesta fenológica en la mayoría de las especies. Las causas "últimas" no están tan claras. La distribución al azar que presentaron los períodos de antesis y frutos maduros de las especies con polinizadores y/o dispersores de semillas en común sugiere que las fuerzas evolutivas que han generado estos patrones son especie-específicas. De cualquier manera, la baja variabilidad temporal que muestra el recurso hídrico en este humedal permite que la floración y la fructificación se lleven a cabo todo el año lo que garantiza la disponibilidad de flores y frutos para la fauna de polinizadores y dispersores de semillas. El régimen hídrico es, por lo tanto, un factor de suma importancia en esta comunidad. Cualquier cambio que altere la frecuencia y/o duración de las precipitaciones y/o inundaciones en el humedal puede tener efectos imprevistos en la reproducción de las plantas así como en la persistencia de las poblaciones de animales que dependen de sus flores y frutos.

LITERATURA CITADA

Armbruster, W.S. 1986. Reproductive interactions between sympatric *Dalechampia* species: are natural assemblages "random" or organized?. *Ecology*. 67(2): 522-533.

Armstrong, W.S.H., F.W. Justin, P.M. Beckett & S. Lythe. 1991. Root adaptation to soil water lagging. *Aquatic Bot.* 39: 57-73.

Barríos, Y. 2007. Vegetación y flora acuática vascular de la Ciénaga "El Mene", Municipio Santa Rita, estado Zulia, Venezuela. Trabajo especial de grado para optar al título de Licenciada en Biología. Universidad del Zulia. Maracaibo.

Batalha, M. A. & Martins, F. R. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (Central Brazil). *Australian J. Bot.* 52: 149-161.

Bawa, K.S., Bullock, S.H, Perry, D.R., Coville, R.E & Grayum, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *Amer. J. Bot.* 72(3): 346-356.

Berlin. K.E., Pratt, T.K., Simon, J.C. & Kowalsky, J.R. 2000. Plant phenology in a cloud forest on the Island of Maui, Hawaii. *Biotropica*. 32(1): 90-99.

Bhat D.M. & Murali, K.S. 2001. Phenology of understory species of tropical moist forest of Western Ghats region of Uttara Kannada district in South India. *Current Science*. 81: 799–805.

- Bolmgren, K., Eriksson, O. & Linder, P. 2011.** Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. *Evolution*. 57(9):2001-2011.
- Borchert, R. 1983.** Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*. 15:81-89.
- Borchert, R. 1994.** Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*. 75(5):1437-1449.
- Bosch, J., Retana, J. & Cerdá, X. 1997.** Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia*. 109:583-591.
- Boulter, S.L., Kitching, R. L. & Howlett, B. G. 2006.** Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forests of northern Australia. *Journal of Ecology*. 94: 369-382.
- Brody, A. 1997.** Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology*.78(6): 1624-1631.
- Bullock, S. & Solis – Magallanes, J. 1990.** Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. 22 (1): 22-35.
- Castro-Arellano, I., Lacher, T., Willi, M. & Rangel, T. 2010.** Assessment of assemblage-wide temporal niche segregation using null models. *Methods in Ecology and Evolution*. 1:311-318.
- Chimney, M. & Pietro, K. 2006.** Decomposition of macrophyte litter in a subtropical constructed wetland in south Florida (USA). *Ecological engineering*. 27(4):201-321.
- Cole, B. J. 1981.** Overlap, regularity, and flowering phenologies. *Amer. Nat.* 117: 993-997.
- Custodio Talora, D. & Morellato, P. 2000.** Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 23 (1): 13-26.
- Daubenmire, R. 1972.** Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *Journal of Ecology*. 60(1):147-170.
- Daubenmire, R. 1974.** Plants and environment. Third Edition. Wiley International Editions. New York. 422 pp.
- Díaz, S., Acosta, A. & Cabido, M. 1994.** Grazing and the phenology of flowering and fruiting in a montane grassland in Argentina: a niche approach. *Oikos*. 70:287-295.

Elzinga, J.A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A. & Bernascon, G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *TREE*. 22 (8): 432-439.

Faegri, K. & van der Pijl, L. 1978. Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press. New York. 242 pp.

Feisinger, P., Spears, E.E. & Poole, R.W. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology*. 62:27-32.

Ferraz, D.K., Artes, R., Mantovani, W. & Magalhães, L.M. 1999. Fenologia de árvores em fragmento de mata em São Paulo, SP. *Rev. Brasil. Biol.*, 59 (2):305-317.

Ferreira, Y., Rodrigues da Luz, G. & de Lima Braga, L. 2012. Phenology of tree species populations in tropical dry forests of southeastern Brazil. En: Zhang, X. (Ed.). Phenology and climate change, ISBN: 978-953-51-0336-3, InTech, Disponible en: <http://www.intechopen.com/books/phenology-and-climate-change/phenological-patterns-of-arboreal-species-in-tropical-dry-forests-in-southeastern-brazil>.

Fournier, L. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*. 24(4): 422-423.

Frankie, G.W., Baker, H.G. & Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Ecology*. 62: 881-919.

Friedel, M.H., D.J. Nelson, A.D. Sparrow, J.E. Kinloch & R. Maconochie. 1993. What induces Central Australian arid zone trees and shrubs to flower and fruit?. *Australian J. Bot.* 41: 307-319.

Funch, L., Funch, R. & Barroso, G. 2002. Phenology of gallery and montane forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Biotropica*. 34(1):40-50.

Gordon, E. & Feo, Y. 2009. Dinámica del nitrógeno en un humedal herbáceo (Estado Miranda, Venezuela) dominado por *Hymenachne amplexicaulis*. *Acta Bot. Venez.* 32 (2): 311-331.

Guevara de Lampe M, Bergeron Y, McNeil R, Leduc, A. 1992. Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semi-arid vegetation of Northeastern Venezuela. *Biotropica*. 24: 64–76.

Hamann A. 2004. Flowering and fruiting phenology of a Philippine submontane rain forest: climate factors as proximate and ultimate causes. *Journal of Ecology*. 92: 24–31.

- Haugaasen, T. & Peres, C. 2005.** Tree Phenology in Adjacent Amazonian Flooded and Unflooded Forests. *Biotropica*. 37 (4): 620-630.
- Heideman P.D. 1989.** Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Ecology*. 77: 1059–1079.
- Henderson, A., Fischer, B., Scariot, A., Whitaker, M. & Pardini, R. 2000.** Flowering Phenology of a Palm Community in a Central Amazon Forest. *Brittonia*. 52 (2): 149-159.
- Herrera, A. 2013.** Responses to flooding of plant water relations and leaf gas exchange in tropical tolerant trees of a black-water wetland. *Front. Plant Sci*. 4:106.doi: 10.3389/fpls.2013.00106
- Hilty S.L. 1980.** Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica*. 12: 292–306.
- Howe, H. & Smallwood, J. 1982.** Ecology of seed dispersal. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 13:201-28.
- Johnson, V.E. 2013.** Revised standards for statistical evidence. *PNAS*. 110 (48):19313–19317.
- Justiniano, M. J. & Fredericksen, T.S. 2000.** Phenology of tree species in Bolivian dry forest. *Biotropica*. 32: 276-281.
- Kinnaird, M.F. 1992.** Phenology of flowering and fruiting of an East African Riverine Forest Ecosystem. *Biotropica*. 24(2a): 187-194.
- Kochmer, J.P. & Handel, S.N. 1986.** Constraints and competition of flowering phenology. *EcolMonogr*. 56:303–325.
- Kubitzki, K. & Ziburski, A. 1994.** Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica*. 26:30-43.
- Lemus-Jiménez L. & Ramírez, N. 2002.** Fenología reproductiva en tres tipos de vegetación de la planicie costera de Paraguaná , Venezuela. *Acta Cient. Venez.* 53: 301–313.
- Lieberman D. 1982.** Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Journal of Ecology* 70: 791–806.
- Lobo, J., Quesada, M., Stoner, K., Fuchs, E., Herrerías-Diego, Y., Rojas, J. & Saborío, G. 2003.** Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forest in Costa Rica and Mexico. *Amer. J. Bot.* 90 (7): 1054-1063.

Longhi, D.; Bartoli, M. & Viaroli, P. 2008. Decomposition of four macrophytes in wetland sediments: Organic matter and nutrient decay and associated benthic processes". *Aquatic Botany*. 89: 303-310.

López, O. 2009. Fisiología y ecología de comunidades arbóreas en hábitats inundables. *Acta Biologica Panamensis*. 1: 68-86.

Marques, M. & Oliveira, P.E. 2004. Fenologia de especies do dossel e do subbosque de duas Florestas de Restinga no Ilha de Mel, sul do Brasil. *Revista Brasil. Bot.* 27: 713-723.

Mitchell, R., Flanagan, R., Brown, B., Waser, N. & Karron, J. 2009. New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany* .103: 1403–1413.

Mitsch, W.J. and J. G. Gosselink, 2007. Wetlands. John Willey & Sons Inc. NY. USA.

Monasterio, M. & Sarmiento, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi - deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography*. 3:325-356.

Mosquin, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos*. 22:398-402.

Morellato, L.P., Leitao-Filho, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian Forest. *Biotropica*. 28: 180–191.

Morellato, L.P., Talora, D.C, Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & Zipparro, V.B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica*. 32:811-823.

Murali, K. S. & Sukumar, R. 1994. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudamalai, southern India. *J. Ecol.* 82: 759-767.

Oliveira, P.E. & Gibbs, P. E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of central Brazil. *Flora* 195:311-329.

Opler, P., Frankie, G. & Baker, H. 1976. Rainfall as a Factor in the Release, Timing, and Synchronization of Anthesis by Tropical Trees. *Journal of Biogeography*. 3 (3): 231-236.

Opler, P., Frankie, G. & Baker, H. 1980. Comparative phenological studies of tree and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68, 167-188.

Parolin, P. & Wittman, F. 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB PLANTS*. 2010: plq003, doi:10.1093/aobpla/plq003.

- Pianka, E. 1973.** The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4:53-74.
- Poole, R. W. & Rathcke, B. J. 1979.** Regularity, randomness, and aggregation in flowering phenologies. *Science.* 203: 470-471.
- Putz, F. E. 1979.** Aseasonality in Malaysia tree phenology. *Malay. For.* 42:1-24
- Rabinowitz, D., Rapp, V.L., Sork, B.J., Rathcke, B.J., Reese, A. & Weaver, J.C. 1981.** Phenological properties of wind and insect pollinated prairie plants. *Ecology.*62:49-56.
- Ramírez, N. 1993.** Produccion y costo de frutos y semillas entre formas de vida. *Biotropica.* 25(1): 46-60.
- Ramírez, N. 2002.** Reproductive phenology, life-forms, and habitats of a Venezuelan Central Plain. *Amer. J. Bot.* 89:836-842.
- Ramírez, N. 2004.** Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variations in time and space. *Botanical Journal of the Linnean Society.* (145) 1-16.
- Ramírez, N. 2005.** Temporal overlap of flowering species with the same pollinating agent class: the importance of habitats and life forms. *International Journal of Botany.* 1(1): 27-33.
- Ramírez, N. 2009.**Correlaciones entre la fenología reproductiva de la vegetación y variables climáticas en los altos llanos centrales venezolanos. *Acta Bot. Venez.* 32 (2): 333-362.
- Ramírez, N. y Brito, Y. 1987.** Patrones de floración y fructificación en una comunidad pantanosa tipo morichal (Calabozo-Guárico, Venezuela). *Acta Científica Venezolana.* 38:376-381.
- Ramírez, N. & Briceño, H. 2011.** Reproductive phenology of 233 species from four herbaceous–shrubby communities in the Gran Sabana Plateau of Venezuela. *AoB PLANTS* 2011 plr014 doi:10.1093/aobpla/plr014.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. 1985.** Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- Rathcke, B. 1988.** Flowering phenologies in a shrub community competition and constraints. *Journal of Ecology.* 76: 975-994.
- Reich, P.B. & Borchert, R. 1984.** Water stress and tree phenology in a tropical dry Forest in the low land of Costa Rica. *Journal of Ecology.* 72:61-74.

Reys, P., Galetti, M., Morellato, P. & Sabino, J. 2005. Fenologia reproductiva e disponibilidade de frutos de espécies arbóreas em Mata Ciliar No Rio Formoso, Mato Grosso Do Sul. *Biota Neotropica*. 5(2):1-10.

San Martin-Gajardo, I. & Morellato, P. 2003. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Rev. bras. Bot.* 26(3):299-309.

Sarmiento, G. & Monasterio, M. 1983. Life Forms and Phenology. In: Bourliere, F. Ecosystems of the world, Tropical Savannas. Elsevier, Amsterdam. pp: 79-108.

Scarpatti, H., Custódio, D. & Márcio, A. 2013. Phenological synchrony and seasonality of understory Rubiaceae in the Atlantic Forest, Bahia, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*. 27(1): 195-204.

Schaik, C.P. 1986. Phenological changes in a Sumatran rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 2:327:347.

Seghier, J., Floret, Ch. & Pontanier, R. 1995. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 11: 237-254.

Selwyn M. A. & Parthasarathy N. 2006. Reproductive traits and phenology of plants in tropical dry evergreen forest on the Coromandel coast of India. *Biodiversity and Conservation*. 15: 3207–3234.

Selwyn, M. A. & Parthasarathy, N. 2007. Fruiting phenology in a tropical dry evergreen forest on the Coromandel Coast of India in relation to plant life-forms, physiognomic groups, dispersal modes, and climatic constraints. *Flora*. 202: 371–382.

Seres, A. & Ramírez, N. 1993. Floración y fructificación de monocotiledóneas en un bosque nublado venezolano. *Revista de Biología Tropical*. 41: 27–37.

Shukla, R.P. & Ramakrishnan, P.S. 1982. Phenology of trees in a sub-tropical humid forest in north-eastern India. *Plant Ecology*. 49(2):103-109.

Siegel, S. & Castellan, N.J. 2001. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. México, D.F. 437 pp.

Silveira, L., Funch, R. & Maciel, G. 2002. Phenology of gallery and montane forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Biotropica*. 34(1):40-50.

Howe, H. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 13:201-28.

StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA. (Data analysis software system). Version 8.0. www.statsoft.com.

Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*. 56:285- 10.

Stiles, F. G. 1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird pollinated plants in a tropical forest. *Science*. 196 (1): 177-78.

Stiles, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. *Biotropica*. 10: 194- 10.

Stone, G., Willmer, P. & Rowe, J.A. 1998. Partitioning of pollinators during flowering in an African *Acacia* community. *Ecology*. 79:2808–2827.

Sun, Ch., Kaplin, B.A., Kristensen, K.A., Munyaligoga, V., Mvukiyumwami, J., KaKajondo, K. & Moermond, T. C. 1996. Tree Phenology in a Tropical Montane Forest in Rwanda. *Biotropica*. 28 (4): 668-681.

Swift, M.J., Heal, O.W. & Anderson, J.M. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in Ecology, Volume 5. University of California Press. Los Angeles.

Talora, D.C. & Morellato, P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Rev. bras. Bot.* 23(1):13-26.

TimeOverlap program.

<http://hydrodictyon.eeb.uconn.edu/people/willig/Research/activity%20pattern.html>

Torres, R., Lugo, C., Gordon, E. & Suárez-Villasmil, L. 2013. Descomposición foliar in situ de *Heliconia marginata* en un humedal herbáceo (Barlovento, Venezuela). *Polibotánica*. 35: 21-40.

Valle Ferreira, L. & Parolin, P. 2007. Tree phenology in central amazonian floodplain forests: effects of water level fluctuation and precipitation at community and population level. *Pesquisas Botânica*. 58: 139-156.

van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Second edition. Springer-Verlag. Berlin. 161 pp.

vanDulmen, A. 2001. Pollination and phenology of flowers in the canopy of two contrasting rainforest types in Amazonia, Colombia. *Plant Ecology*. 153: 73–85.

vanSchaik, C.P., Terborgh, J.W. & Wright, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annu. Rev. Eco. Syst.* 24:353-377.

Velásquez, J. 1994. Plantas acuáticas vasculares de Venezuela. Universidad Central de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Caracas, Venezuela

Waser, N.M. 1978a. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers. *Ecology*. 59:934-944.

Waser, N.M. 1978b. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia*. 36:223-236.

Waser, N.M. 1979. Pollinator availability as a determinant of flowering time in Ocotillo (*Fouqueria splendens*). *Oecologia*. 39:107-121.

Waser, N.M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. In: Handbook of experimental pollination ecology (Jones, C.E. & R.J. Little, eds.), pp. 277-293. van Nostrand Reinhold, New York.

Wright, S. J. & Calderon, O. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology*. 83:937-948.

FIGURAS - CAPÍTULO I
FENOLOGÍA REPRODUCTIVA

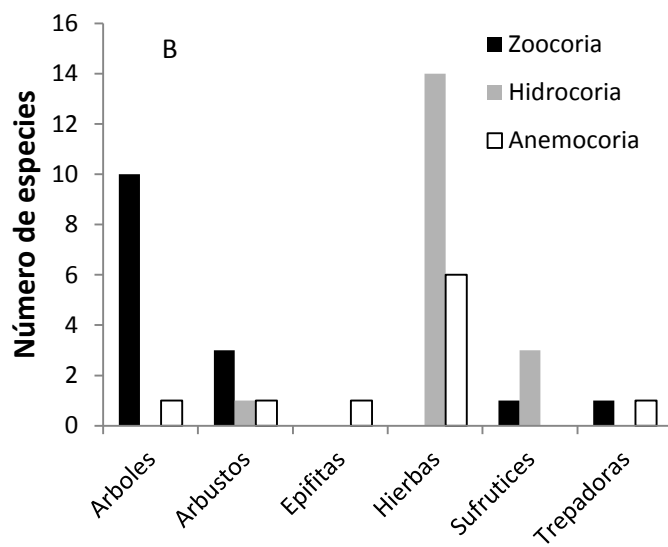
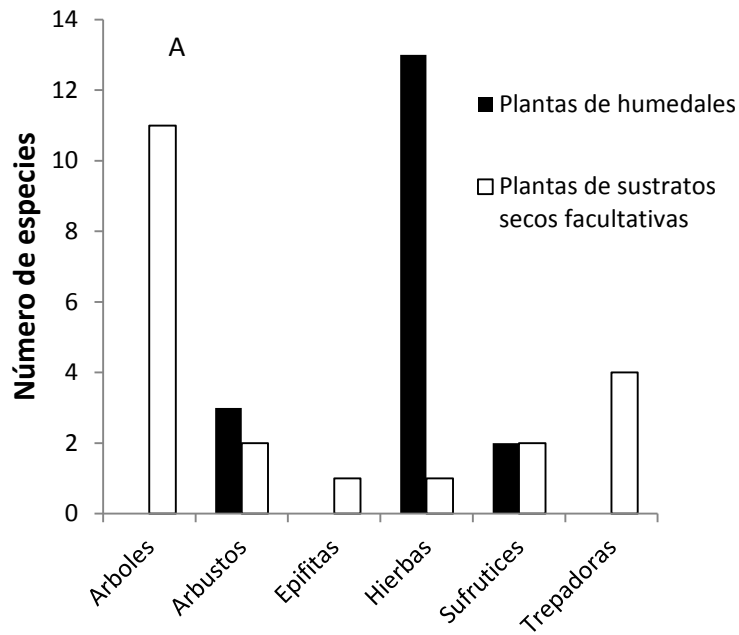


Figura 1. Relación de la forma de vida de las especies con la tolerancia a la inundación/desecación (A) y el síndrome de dispersión de semillas (B) (N= 39 spp.).

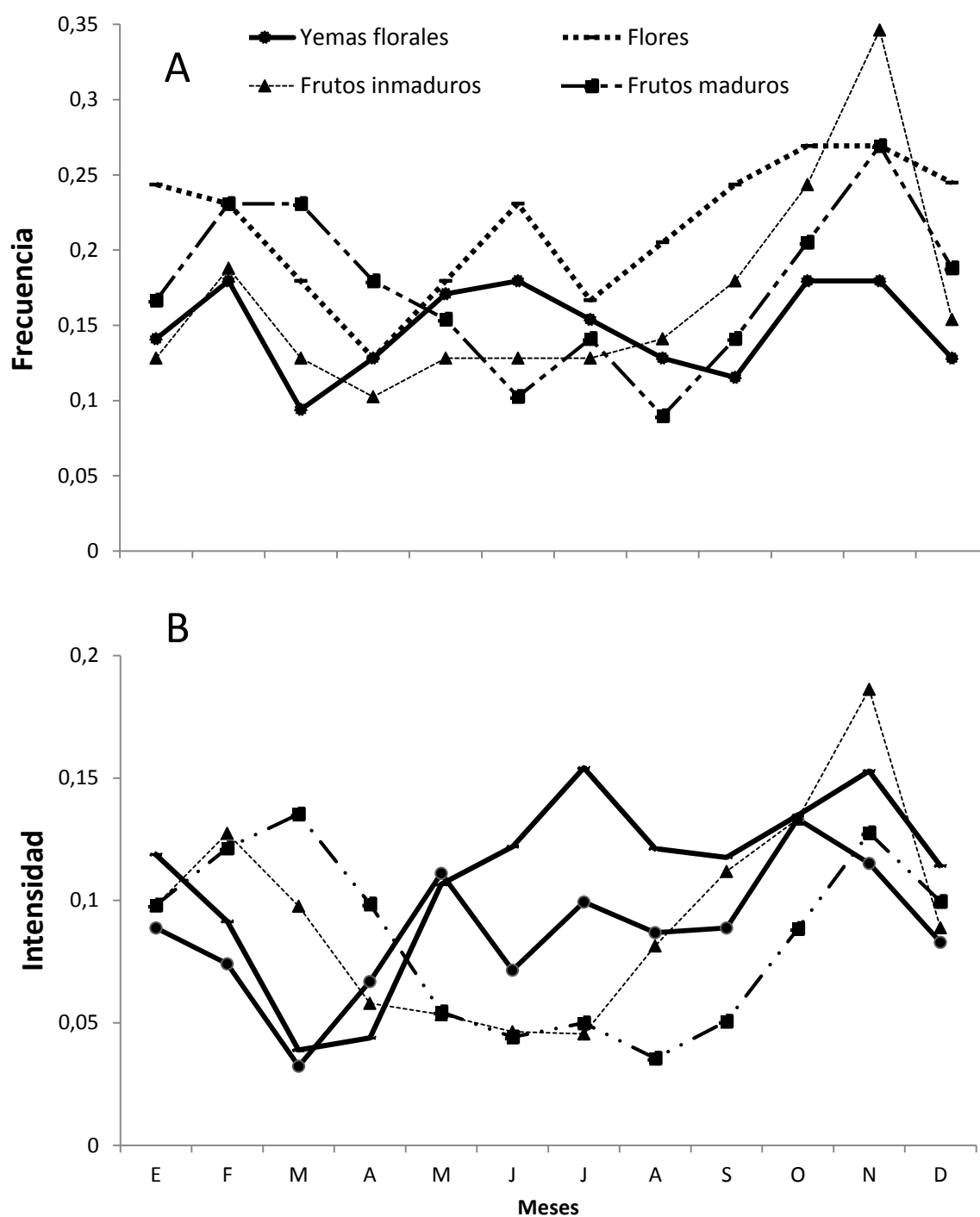


Figura 2. Promedios mensuales de frecuencia (A) e intensidad (B) de las fenofases reproductivas en la comunidad de plantas estudiada (N= 39 spp.).

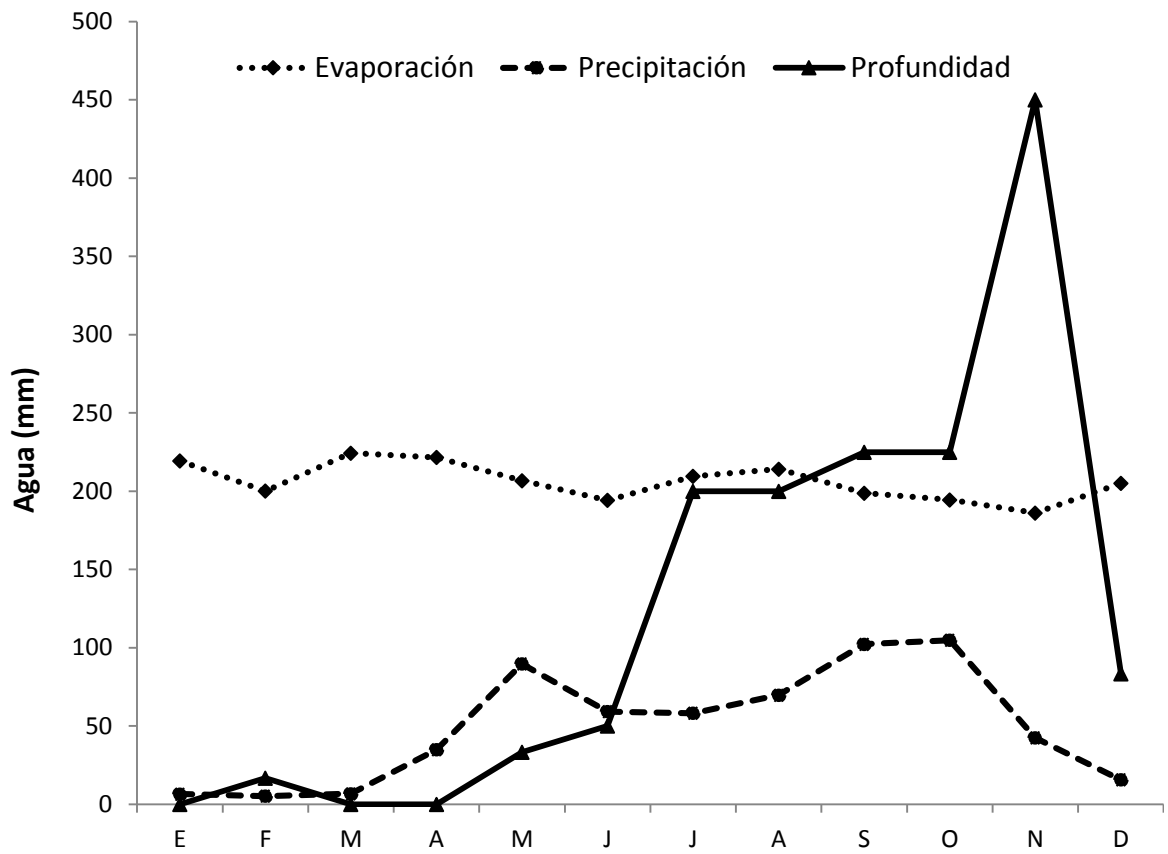


Figura 3. Valores promedios mensuales de evaporación, precipitación y profundidad del agua en el área de estudio.

TABLAS - CAPÍTULO I
FENOLOGÍA REPRODUCTIVA

Tabla 1. Características de las especies de plantas estudiadas. En cada caso es señalada la familia, forma de vida, tolerancia a la inundación/desecación y síndrome de dispersión de semillas.

Familia	Especie	Forma de vida	Tolerancia a la inundación/desecación	Síndrome de dispersión de semillas
Acanthaceae	<i>Ruellia paniculata</i> L.	Sufrútice	Planta de sustrato seco facultativa	Epizoocoria
Alismataceae	<i>Echinodorus floribundus</i> (Seub.) Seub.	Hierba	Planta de humedal	Hidrocoria
Apocynaceae	<i>Cryptostegia grandiflora</i> R. Br.	Trepadora	Planta de sustrato seco facultativa	Anemocoria
Araceae	<i>Lemna aequinoctialis</i> Welwitsh	Hierba	Planta de humedal	Hidrocoria
Araceae	<i>Lemna ecuadoriensis</i> Landolt. s.l.	Hierba	Planta de humedal	Hidrocoria
Araceae	<i>Pistia stratiotes</i> L.	Hierba	Planta de humedal	Hidrocoria
Arecaceae	<i>Copernicia tectorum</i> (Kunth) Mart.	Árbol	Planta de sustrato seco facultativa	Zoocoria
Asteraceae	<i>Spilanthes urens</i> Jacq.	Hierba	Planta de sustrato seco facultativa	Anemocoria
Boraginaceae	<i>Cordia dentata</i> Poir.	Árbol	Planta de sustrato seco facultativa	Zoocoria
Bromeliaceae	<i>Tillandsia flexuosa</i> Sw.	Epífita	Planta de sustrato seco facultativa	Anemocoria
Capparaceae	<i>Capparis hastata</i> f. <i>coccolobifolia</i> (Mart. ex Eichler) H.H.Iltis & Dugand.	Árbol	Planta de sustrato seco facultativa	Zoocoria
Capparaceae	<i>Quadrella odoratissima</i> (Jacq.) Hutch.	Árbol	Planta de sustrato seco facultativa	Zoocoria
Convolvulaceae	<i>Ipomoea carnea</i> spp. <i>fistulosa</i> (Choise) D' Austin.	Arbusto	Planta de humedal	Anemocoria
Convolvulaceae	<i>Jacquemontia pentanthus</i> (Jacq.) G. Don	Trepadora	Planta de sustrato seco facultativa	Autocoria
Cyperaceae	<i>Cyperus articulatus</i> L.	Hierba	Planta de humedal	Anemocoria-Hidrocoria
Cyperaceae	<i>Cyperus odoratus</i> L.	Hierba	Planta de humedal	Anemocoria-Hidrocoria
Cyperaceae	<i>Eleocharis mutata</i> (L.) Roem. & Schult.	Hierba	Planta de humedal	Anemocoria-Hidrocoria
Fabaceae	<i>Caesalpinia coriacea</i> Pépin	Árbol	Planta de sustrato seco facultativa	Zoocoria
Fabaceae	<i>Geoffroea spinosa</i> Jacq.	Árbol	Planta de sustrato seco facultativa	Zoocoria
Fabaceae	<i>Neptunia plena</i> (L.) Benth.	Sufrútice	Planta de humedal	Hidrocoria
Fabaceae	<i>Pithecellobium lanceolatum</i> (Humb. & Bonpl. Ex Willd.) Benth.	Árbol	Planta de sustrato seco facultativa	Zoocoria
Fabaceae	<i>Senna bicapsularis</i> (L.) Irwin and Barneby.	Arbusto	Planta de humedal	Zoocoria
Fabaceae	<i>Sesbania exasperata</i> H.B.K.	Arbusto	Planta de humedal	Hidrocoria
Fabaceae	<i>Vachellia macracantha</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Seigler & Ebinger	Árbol	Planta de sustrato seco facultativa	Zoocoria
Flacourtiaceae	<i>Hecatostemon completus</i> (Jacq.) Sleumer	Arbusto	Planta de humedal	Zoocoria

Continuación Tabla 1

Familia	Especie	Forma de vida	Nivel de tolerancia a la inundación	Síndrome de dispersión de semillas
Hydrocharitaceae	<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl. ex. Willd) Heine	Hierba	Planta de humedal	Hidrocoria
Lythraceae	<i>Ammannia auriculata</i> Willd.	Hierba	Planta de humedal	Hidrocoria
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Árbol	Planta de sustrato seco facultativa	Zoocoria
Menispermaceae	<i>Odontocarya hastata</i> Barneby	Trepadora	Planta de sustrato seco facultativa	No disponible
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea</i> aff. <i>amazomun</i> Mart. & Succ.	Hierba	Planta de humedal	Hidrocoria
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea pulchella</i> DC.	Hierba	Planta de humedal	Hidrocoria
Onagraceae	<i>Ludwigia erecta</i> (L.) Hara	Sufrútice	Planta de humedal	Hidrocoria
Onagraceae	<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.) Hara	Sufrútice	Planta de humedal	Hidrocoria
Poaceae	<i>Sporobolus virginicus</i> (L.) Kunth	Hierba	Planta de sustrato seco facultativa	Anemocoria
Polygonaceae	<i>Coccoloba caracasana</i> Meisn.	Árbol	Planta de sustrato seco facultativa	Zoocoria
Polygonaceae	<i>Ruprechtia ramiflora</i> (Jacq.) C.A.Mey.	Árbol	Planta de sustrato seco facultativa	Anemocoria
Rubiaceae	<i>Rosenbergiodendron formosum</i> (Jacq.) Fagerl.	Arbusto	Planta de sustrato seco facultativa	Zoocoria
Sapindaceae	<i>Paullinia cururu</i> L.	Trepadora	Planta de sustrato seco facultativa	Zoocoria
Typhaceae	<i>Typha domingensis</i> Pers.	Hierba	Planta de humedal	Anemocoria

Tabla 2. Prueba Kolmogorov – Smirnov entre las dos distribuciones anuales observadas (febrero 2009 - enero 2010 y febrero 2010 - enero 2011) de frecuencia e intensidad de las fenofases reproductivas a nivel general, de forma de vida, tolerancia a la inundación/desecación y síndrome de dispersión de semillas.

	Frecuencia				Intensidad			
	Yemas florales	Flores	Frutos inmaduros	Frutos maduros	Yemas florales	Flores	Frutos inmaduros	Frutos maduros
	D _{max}	D _{max}	D _{max}	D _{max}	D _{max}	D _{max}	D _{max}	D _{max}
General	0,1439	0,2373	0,1482	0,2085	0,1561	0,1910	0,2287	0,2302
Forma de vida								
Arboles	-0,2190	0,2067	0,1666	-0,3321	-0,2625	0,2586	-0,2017	-0,4872
Arbustos	0,1883	0,2028	0,1547	0,2301	-0,2112	-	0,3627	0,4213
						0,2728		
Hierbas	0,2443	0,1909	0,2318	0,3815	0,2209	0,2638	0,2571	0,2951
Trepadoras	0,75	0,75	1	1	0,8148	0,9159	1	1
Tolerancia a la inundación/desecación								
Plantas de humedales	-0,2859	0,2050	0,2319	0,3358	0,2833	0,3444	0,3427	0,4143
Plantas de sustratos secos	-0,1302	0,1802	0,0784	0,0346	-0,2186	0,1152	-0,1090	-0,1936
facultativas								
Síndrome de dispersión de semillas								
Hidrocoria	—	—	—	0,4121	—	—	—	0,3763
Anemocoria	—	—	—	0,2962	—	—	—	0,3468
Zoocoria	—	—	—	-0,1865	—	—	—	-0,1610

Los valores registrados en la tabla no fueron significativos ($p > 0.005$).

Tabla 3. Prueba Kolmogorov – Smirnov entre los promedios mensuales de frecuencia e intensidad de las fenofases reproductivas a nivel general, de forma de vida, tolerancia a la inundación/desección y síndrome de dispersión de semillas, y un patrón teórico regular que representa lo esperado conforme a la hipótesis nula de homogeneidad.

	Frecuencia				Intensidad			
	Yemas florales	Flores	Frutos inmaduros	Frutos maduros	Yemas florales	Flores	Frutos inmaduros	Frutos maduros
	D _{max}	D _{max}	D _{max}	D _{max}	D _{max}	D _{max}	D _{max}	D _{max}
General	0,0252	-0,0736	-0,1376	-0,0617	-0,0725	-	-0,1378	0,1038
						0,1199		
Forma de vida								
Arboles	0,1132	-0,0904	-0,1635	-0,1176	0,1216	-	-0,2485	-0,2045
						0,1016		
Arbustos	-0,1975	-0,1821	-0,1351	-0,0972	-0,2275	-	-0,1413	-0,1469
						0,2766		
Hierbas	0,0210	-0,0478	-0,0861	0,0785	-0,0738	-	0,0954	0,1063
						0,1135		
Trepadoras	-0,3746	-0,4290	0,4080	0,4080	-0,4554	-	0,6737	0,6773
						0,5768		
Tolerancia a la inundación/desección								
Plantas de humedales	0,0853	0,0757	0,1086	0,1340	0,2001	-	0,0849	0,0743
						0,0898		
Plantas de sustratos secos facultativas	0,0833	0,0666	-0,1149	0,1114	-0,0997	-	-0,2233	0,1975
						0,1247		
Síndrome de dispersión de semillas								
Hidrocoria	—	—	—	-0,0838	—	—	—	-0,1026
Anemocoria	—	—	—	0,1835	—	—	—	0,1794
Zoocoria	—	—	—	-0,1144	—	—	—	-0,1762

Los valores registrados en la tabla no fueron significativos ($p > 0.005$).

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Spearman (Rs) entre los promedios mensuales de tres variables ambientales (evaporación, precipitación y profundidad del agua) y la frecuencia de las fenofases reproductivas a nivel general, de forma de vida, tolerancia a la inundación/desección y síndrome de dispersión de semillas. Los encabezados numerados indican que las correlaciones fueron realizadas con información fenológica del mismo mes (0) o con desfase de uno (1) o dos meses (2) posteriores a la medida de referencia de la variable ambiental.

	Evaporación			Precipitación			Profundidad		
	0	1	2	0	1	2	0	1	2
Yemas florales									
General	-0,6596	0,0463	0,1604	0,1105	0,3494	0,1248	0,2378	0,0234	0,2883
Forma de vida									
Arboles	-0,1904	0,5502	0,3880	0,4374	0,1728	-0,4232	0,0160	-0,2263	-0,1711
Arbustos	-0,5153	-0,5761	-0,3006	-0,2970	0,3041	0,5690	0,3309	0,5172	0,7722
Hierbas	-0,3646	-0,1522	0,0601	0,1132	0,2265	0,3044	0,2236	0,0339	0,0518
Trepadoras	-0,3129	-0,4198	-0,5038	0,1297	0,5190	0,5496	0,3780	0,6905	0,5786
Tolerancia a la inundación/desección									
Plantas de humedales	-0,6584	-0,1026	0,3858	0,0318	0,3186	0,1097	0,2415	-0,1055	-0,1109
Plantas de sustratos secos facultativas	-0,2237	0,2097	-0,0489	0,4195	0,3706	-0,0069	0,0671	0,1554	-0,0070
Floración									
General	-0,6901	-0,4683	-0,2429	0,1302	0,5704	0,6373	0,5622	0,7775	0,7633
Forma de vida									
Arboles	-0,7314	0,0388	0,3993	0,5795	0,6219	0,1978	0,5589	0,2785	-0,0535
Arbustos	-0,1298	-0,3052	-0,6175	-0,5157	-0,0912	0,3263	-0,0088	0,4698	0,8475
Hierbas	-0,4358	-0,1757	-0,2038	-0,0035	0,2987	0,2847	0,3516	0,3570	0,5399
Trepadoras	-0,3153	-0,2049	-0,0473	0,2680	0,3547	0,2798	0,1952	0,5059	0,5119
Tolerancia a la inundación/desección									
Plantas de humedales	-0,1922	0,1201	0,3772	-0,0106	-0,0818	-0,1672	0,0287	-0,3453	-0,2625
Plantas de sustratos secos facultativas	-0,4585	0,5349	0,3930	0,4367	0,2183	-0,2292	0,2482	-0,2813	-0,1930
Frutos inmaduros									
General	-0,6525	-0,4326	-0,2837	0,0993	0,5106	0,5944	0,7025	0,6523	0,7383

Tabla 4. Continuación.

	Evaporación			Precipitación			Profundidad		
	0	1	2	0	1	2	0	1	2
Frutos inmaduros									
Forma de vida									
Arboles	-0,5760	-0,6784	-0,3392	0,4028	0,8269	0,9293	0,8214	0,8767	0,5964
Arbustos	0,6358	-0,3000	0,4179	0,1536	0,3893	0,2107	0,2960	0,2075	0,0469
Hierbas	-0,2887	-0,1549	-0,2429	-0,2464	0,0669	0,1793	0,2562	0,2900	0,5818
Trepadoras	-0,0230	-0,0598	0,3130	-0,1012	-0,2163	-0,1933	-0,0977	-0,0977	-0,0744
Tolerancia a la inundación/desección									
Plantas de humedales	-0,3581	0,1986	0,2447	-0,1950	-0,1063	-0,1048	-0,1021	-0,3207	0,1943
Plantas de sustratos secos facultativas	-0,5319	-0,5958	-0,4823	-0,0354	0,4681	0,8156	0,6630	0,7526	0,7526
Frutos maduros									
General	-0,1848	-0,2280	-0,0583	-0,4294	-0,1110	0,0620	0,1910	0,0775	0,2346
Forma de vida									
Arboles	-0,4651	-0,4617	-0,1928	0,0127	0,4270	0,5411	0,6207	0,6028	0,3217
Arbustos	0,1525	-0,2188	-0,1807	-0,8418	-0,5162	-0,1184	-0,3808	-0,1227	0,2540
Hierbas	-0,1757	0,0885	0,1141	-0,1890	-0,1051	-0,1496	0,2396	-0,2277	0,0722
Trepadoras	-0,0772	-0,0572	0,3338	-0,0204	-0,0381	-0,2125	-0,0950	-0,0950	-0,0597
Tolerancia a la inundación/desección									
Plantas de humedales	0,0950	0,2007	0,4401	-0,4295	-0,4119	-0,5457	-0,4181	-0,6565	-0,4555
Plantas de sustratos secos facultativas	0,1675	0,0320	-0,0463	-0,5990	-0,5455	-0,2816	-0,4036	-0,1297	0,1027
Síndrome de dispersión									
Hidrocoria	-0,0633	-0,1936	-0,2500	-0,5493	-0,2640	0,0457	-0,1103	0,1298	0,4163
Anemocoria	0,0456	0,2421	0,6175	0,1754	-0,1228	-0,4947	-0,1134	-0,3404	-0,3723
Zoocoria	-0,3012	-0,3537	-0,3712	-0,3117	0,0630	0,3537	0,1823	0,5079	0,7115

Valores en negrita indican prueba de significancia del coeficiente $p < 0.005$.

Tabla 5. Coeficientes de correlación de Spearman (Rs) entre los promedios mensuales de tres variables ambientales (evaporación, precipitación y profundidad del agua) y la intensidad de las fenofases reproductivas a nivel general, de forma de vida, tolerancia a la inundación/desección y síndrome de dispersión de semillas. Los encabezados numerados indican que las correlaciones fueron realizadas con información fenológica del mismo mes (0) o con desfase de uno (1) o dos meses (2) posteriores a la medida de referencia de la variable ambiental.

	Evaporación			Precipitación			Profundidad		
	0	1	2	0	1	2	0	1	2
Yemas florales									
General	-0,5244	-0,0279	-0,0279	0,4895	0,5664	0,3636	0,5654	0,3604	0,4593
Forma de vida									
Arboles	0,0489	0,6503	0,0489	0,3762	0,0139	-0,3916	-0,1519	-0,2014	0,0035
Arbustos	-0,6553	-0,6363	-0,2937	0,1398	0,6783	0,7522	0,6396	0,7844	0,7986
Hierbas	-0,4055	-0,2937	0,0139	0,3286	0,3986	0,5454	0,5159	0,2827	0,1236
Trepadoras	-0,3814	-0,4899	-0,5011	0,0785	0,5497	0,5983	0,4138	0,7256	0,6500
Tolerancia a la inundación/desección									
Plantas de humedales	-0,7902	-0,1538	0,4335	0,2027	0,4615	0,2447	0,4947	0,0565	0,0106
Plantas de sustratos secos facultativas	-0,2233	0,2097	-0,0489	0,4195	0,3706	-0,0069	0,0671	0,1554	-0,0070
Floración									
General	-0,5524	-0,5524	-0,1258	0,4405	0,8531	0,7342	0,7350	0,5689	0,3251
Forma de vida									
Arboles	-0,6339	0,3187	0,3222	0,5954	0,5744	0,0525	0,4531	0,0000	-0,1150
Arbustos	-0,5034	-0,5804	-0,5454	-0,0139	0,5384	0,8041	0,5548	0,7703	0,9293
Hierbas	-0,5034	-0,5174	-0,1258	0,4825	0,7622	0,7622	0,8056	0,5901	0,2402
Trepadoras	-0,2767	-0,5160	-0,6320	-0,0934	0,4188	0,6133	0,2910	0,7219	0,6992
Tolerancia a la inundación/desección									
Plantas de humedales	-0,4477	-0,2027	-0,1258	0,5524	0,6083	0,5874	0,7703	0,4947	0,4629
Plantas de sustratos secos facultativas	-0,3006	-0,1748	0,3772	0,3216	0,5734	-0,1672	0,5795	0,4134	-0,2625
Frutos inmaduros									
General	-0,3286	-0,2377	-0,3216	-0,1328	0,1748	0,3216	0,3604	0,4558	0,6996
Forma de vida									
Arboles	-0,3286	-0,5034	-0,7692	-0,1538	0,3916	0,7412	0,4311	0,7208	0,9187
Arbustos	-0,5008	-0,1436	0,3537	0,0630	0,1266	0,0140	0,1646	0,0654	0,0725
Hierbas	-0,0665	0,1926	0,0175	-0,3117	-0,2697	-0,2732	-0,0902	-0,1094	0,2354

Tabla 5. Continuación

	Evaporación			Precipitación			Profundidad		
	0	1	2	0	1	2	0	1	2
Frutos inmaduros									
Forma de vida									
Trepadoras	0,1101	-0,0183	0,3120	-0,2753	-0,3946	-0,3120	-0,2458	-0,2272	-0,1716
Tolerancia a la inundación/desecación									
Plantas de humedales	-0,3776	0,0979	0,4752	-0,1328	0,0069	-0,3723	0,0777	-0,0600	-0,1989
Plantas de sustratos secos facultativas	-0,3216	-0,5384	-0,5524	-0,0139	0,3706	0,6853	0,5229	0,8198	0,8869
Frutos maduros									
General	0,0810	-0,1982	-0,1946	-0,6868	-0,3504	-0,0864	-0,0727	0,0183	0,2641
Forma de vida									
Arboles	0,0684	-0,3250	-0,3424	-0,8018	-0,3448	0,0364	-0,1438	0,1565	0,4468
Arbustos	-0,0161	-0,3517	-0,4164	-0,7146	-0,2757	0,1525	-0,0633	0,2179	0,4467
Hierbas	-0,0149	0,0612	0,0726	-0,2384	-0,1258	-0,2001	0,1480	-0,1965	0,0409
Trepadoras	0,1535	0,0773	0,2943	-0,4174	-0,4248	-0,4380	-0,3234	-0,3227	-0,2286
Tolerancia a la inundación/desecación									
Plantas de humedales	0,0139	0,0419	-0,2027	-0,6293	-0,3566	-0,2237	-0,3003	-0,1130	0,2791
Plantas de sustratos secos facultativas	0,2697	-0,0980	-0,1716	-0,7215	-0,5989	-0,2311	-0,5274	-0,0761	0,2371
Síndrome de dispersión									
Hidrocoria	-0,2662	-0,1821	-0,0735	-0,3957	-0,0875	0,0490	-0,0070	0,1238	0,3770
Anemocoria	-0,0209	0,0419	0,2097	-0,1608	-0,0909	-0,3286	-0,1272	-0,0848	-0,0247
Zoocoria	0,2307	-0,1608	-0,6013	-0,7972	-0,4615	-0,0069	-0,4523	0,1166	0,4417

Valores en negrita indican prueba de significancia del coeficiente $p < 0.005$.

Tabla 6. Valores promedio de solapamiento fenológico de las especies que comparten clases de polinizadores y/o dispersores de semillas. El solapamiento en cada caso fue calculado de acuerdo con los índices de Pianka (O_{jk}) y Czekanowski (Cz_{jk}). Además se señala la probabilidad asociada (p) con la hipótesis nula de aleatoriedad en la distribución temporal de las fenofases reproductivas.

	Valores promedio de solapamiento			
	O_{jk}	(p)	Cz_{jk}	(p)
Fenofase de floración (FI)				
Clase de polinizador (especies de plantas):				
Abejas (n= 22 spp.)	0.32	(> 0.0025)	0.26	(> 0.0025)
Abejas grandes (n= 6 spp.)	0.39	(> 0.0025)	0.35	(> 0.0025)
Abejas medianas (n= 20 spp.)	0.32	(> 0.0025)	0.26	(> 0.0025)
Abejas pequeñas (n= 8 spp.)	0.29	(> 0.0025)	0.25	(> 0.0025)
Aves (n= 1 sp.)	—		—	
Avispas (n= 3 spp.)	0.42	(> 0.0025)	0.37	(> 0.0025)
Moscas (n= 1 sp.)	—		—	
Mariposas nocturnas (n= 2 spp.)	0.02	(> 0.0025)	0.02	(> 0.0025)
Fenofase de frutos maduros (FrM)				
Clase de dispersor de semillas:				
Aves (n= 7 spp.)	0.27	(> 0.0025)	0.22	(> 0.0025)
Mamíferos (endozoocoria) (n=7 spp.)	0.39	(> 0.0025)	0.33	(> 0.0025)

**ANEXOS- CAPÍTULO I
FENOLOGÍA REPRODUCTIVA**

Anexo 1. Registros mensuales de las fenofases reproductivas en 39 especies de angiospermas de un bosque inundable con *Copernicia tectorum*.

Especie	Mes											
	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>Acacia macracantha</i>	—	—	—	—	YFI, FI	S.I.	S.I.	YFI, FI	YFI, FI	S.I.	S.I.	—
<i>Ammannia auriculata</i>	FI, FrI, FrM	FrI, FrM	—	—	—	—	—	—	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM
<i>Caesalpinia coriacea</i>	FrI, FrM	FrI, FrM	FrI, FrM	—	—	—	YFI, FI	FrI	FrI	FrI	FrI, FrM	FrI, FrM
<i>Capparis hastata f. coccolobifolia</i>	—	—	YFI, FI	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	FrM	—	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	FI, FrI, FrM
<i>Coccoloba caracasana</i>	YFI	FI	FI, FrI, FrM	FI, FrI, FrM	—	—	—	—	—	YFI, FI	FrI, FrM	—
<i>Copernicia tectorum</i>	FI, FrI	YFI, FI, FrI, FrM	FI, FrI, FrM	FI, FrI, FrM	FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	FI, FrI, FrM	FI, FrI, FrM	FI	FI	FI	FI
<i>Cordia dentata</i>	—	—	—	YFI	YFI, FI, FrI, FrM	FI, FrI, FrM	FI, FrI, FrM	FI, FrI, FrM	FrM	YFI, FI, FrM	FrI, FrM	FrM
<i>Cryptostegia grandiflora</i>	FrI	FrI	FrM	—	—	—	—	—	—	YFI, FI	FI	FrI
<i>Cyperus articulatus</i>	—	YFI, FI, FrI	FrI, FrM	YFI, FI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI	YFI, FI, FrI, FrM	FI, FrI	FrI, FrM	YFI, FI	YFI, FI, FrI, FrM	—
<i>Cyperus odoratus</i>	—	YFI, FI	FI, FrI, FrM	FrM	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Equinodorus floribundus</i>	FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	FrM	—	YFI	FI	FrI, FrM	YFI, FI	FrI, FrM	—	YFI, FI	YFI, FI
<i>Eleocharis mutata</i>	—	—	—	—	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI	YFI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	FrM	—
<i>Geoffroea spinosa</i>	—	YFI, FI	FI	YFI, FI	YFI, FI	YFI, FI, FrI	FrI	FrI	FrI, FrM	FrI, FrM	FrI, FrM	FrM
<i>Guazuma ulmifolia</i>	YFI, FI, FrI	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	FrI, FrM	FrI, FrM	FrI, FrM	YFI, FI, FrI	YFI, FI, FrI	YFI, FI, FrI	YFI, FI, FrI
<i>Hecatostemon completus</i>	FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	FrI, FrM	YFI, FI	YFI, FI, FrI	FI, FrI, FrM	FI, FrI, FrM
<i>Ipomoea carnea spp. fistulosa</i>	YFI, FI	YFI, FI, FrI	YFI, FI, FrI, FrM	YFI, FI, FrI, FrM	FrM	—	—	—	—	—	YFI	YFI, FI
<i>Jacquemontia pentantha</i>	YFI, FI	S.I.	S.I.	—	—	—	—	—	—	—	YFI, FI	YFI, FI

Especie	Mes											
	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>Lemna aequinoctialis</i> *	—	—	—	FI	—	—	—	—	—	—	Frl, FrM	—
<i>Lemna ecuadoriensis</i> *	—	YFI, FI, Frl, FrM	FI, Frl, FrM	—	—	—	—	—	—	—	Frl	—
<i>Limnobium laevigatum</i> *	—	YFI, FI	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ludwigia erecta</i>	FrM	YFI, FI, Frl, FrM	Frl, FrM	FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	—	—	—	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	—	—	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	FrM	—	—	—	—
<i>Neptunia plena</i>	—	YFI, FI, Frl, FrM	FrM	FrM	FrM	YFI, FI, Frl	FrM	—	—	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	—
<i>Nymphaea</i> aff. <i>amazonum</i>	YFI, FI	YFI, FI	—	—	—	YFI	YFI, FI	YFI, FI	YFI, FI	YFI, FI	YFI, FI	YFI, FI
<i>Nymphaea pulchella</i>	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM
<i>Odontocarya hastata</i>	—	—	—	—	—	—	—	YFI, FI	S.I.	—	—	—
<i>Paullinia cururu</i>	Frl	Frl, FrM	Frl, FrM	—	—	YFI FI	Frl	Frl	Frl	Frl, FrM	YFI, FI	Frl
<i>Pistia stratiotes</i>	—	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pithecellobium lanceolatum</i>	FrM	—	—	YFI	YFI, FI	YFI, FI, Frl, FrM	FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	FI, Frl, FrM	FI, Frl, FrM	Frl, FrM
<i>Quadrella odoratissima</i>	—	—	—	YFI	FI	S.I.	S.I.	—	—	—	—	—
<i>Rosenbergiodendron formosum</i>	FrM	FrM	—	—	—	YFI	YFI, FI	FI	Frl	Frl	Frl	Frl, FrM
<i>Ruellia paniculata</i>	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	—	—	—	—	—	—	—	YFI, FI, Frl, FrM
<i>Ruprechtia ramiflora</i>	Frl	FrM	FrM	FrM	—	—	—	—	—	—	—	YFI, FI
<i>Senna bicapsularis</i>	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	FrM	—	—	—	—	—	YFI, FI, Frl	YFI, FI, Frl	YFI, FI, Frl	YFI, FI, Frl, FrM
<i>Sesbania exasperata</i>	FrM	YFI, FI, Frl, FrM	Frl, FrM	Frl, FrM	Frl, FrM	Frl, FrM	—	—	YFI, FI	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	FrM
<i>Spilanthes urens</i>	—	YFI, FI, Frl	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	Frl, FrM	YFI, FI, Frl	YFI, FI, Frl	YFI, FI, Frl	YFI, FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	Frl, FrM	—

Especie	Mes											
	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>Sporobolus virginicus</i>	Frl	FrM	FrM	FrM	FrM	YFI, FI, Frl	Frl	Frl	FrM	YFI, FI	Frl	Frl
<i>Tillandsia flexuosa</i>	Frl, FrM	Frl, FrM	FrM	YFI	YFI	YFI, FI	FI	Frl	Frl	Frl	Frl	Frl, FrM
<i>Typha domingensis</i>	FI	YFI, FI, Frl, FrM	FI, Frl, FrM	FI, Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	FI, Frl, FrM	FI, Frl, FrM	FI, Frl, FrM	Frl, FrM	YFI, FI, Frl, FrM	FI, Frl, FrM	FI

YFI: yemas florales, FI: floración, Frl: frutos inmaduros, FrM: frutos maduros, S.I.: sin información.

* Especies con fenofases efímeras.

Anexo 2. Clases de polinizadores y dispersores de semillas de 26 especies de angiospermas en el área de estudio.

Especie	Polinizadores	Dispersores de semillas
<i>Acacia macracantha</i>	Abejas medianas	Mamíferos
<i>Ammannia auriculata</i>	Abejas medianas y pequeñas	Dispersión abiótica
<i>Caesalpinia coriacea</i>	Abejas grandes y medianas	Mamíferos
<i>Capparis hastata f. coccolobifolia</i>	Mariposas nocturnas	Aves
<i>Coccoloba caracasana</i>	Abejas medianas y pequeñas	Mamíferos
<i>Copernicia tectorum</i>	Abejas medianas y pequeñas	Mamíferos
<i>Cordia dentata</i>	Abejas medianas	Aves
<i>Cryptostegia grandiflora</i>	Abejas grandes	Dispersión abiótica
<i>Echinodorus floribundus</i>	Abejas medianas	Dispersión abiótica
<i>Geoffroea spinosa</i>	Abejas grandes, medianas y pequeñas	Mamíferos
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Avispas	Mamíferos
<i>Hecatostemon completus</i>	Abejas medianas	Aves
<i>Ipomoea carnea</i> spp. <i>fistulosa</i>	Abejas grandes, medianas y pequeñas - Avispas	Dispersión abiótica
<i>Jacquemontia pentantha</i>	Abejas medianas	Dispersión abiótica
<i>Ludwigia erecta</i>	Abejas medianas y pequeñas	Dispersión abiótica
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	Abejas medianas y pequeñas	Dispersión abiótica
<i>Neptunia plena</i>	Abejas medianas y pequeñas	Dispersión abiótica
<i>Paullinia cururu</i>	Abejas medianas	Aves
<i>Pithecellobium lanceolatum</i>	Abejas medianas	Aves
<i>Quadrella odoratissima</i>	Abejas medianas	Aves
<i>Rosenbergiodendron formosum</i>	Mariposas nocturnas	Aves
<i>Ruellia paniculata</i>	Abejas medianas	Mamíferos (Epizoocoria)
<i>Senna bicapsularis</i>	Abejas grandes	Mamíferos
<i>Sesbania exasperata</i>	Abejas grandes y medianas	Dispersión abiótica
<i>Spilanthes urens</i>	Abejas medianas - Moscas – Avispas	Dispersión abiótica
<i>Tillandsia flexuosa</i>	Aves	Dispersión abiótica

CAPÍTULO II
PATRONES DE INTERACCIÓN PLANTA-POLINIZADOR

PATRONES DE INTERACCIÓN PLANTA-POLINIZADOR EN UN BOSQUE INUNDABLE: ANÁLISIS DE LA RED

RESUMEN

Las plantas y los polinizadores forman parte de una red compleja de interacciones que garantiza el mantenimiento de la diversidad en los ecosistemas. Las especies que interactúan generalmente lo hacen a bajos niveles de interdependencia aunque bajo ciertas condiciones las interacciones pueden ser más especializadas. En los humedales, por ejemplo, la heterogeneidad espacial, el hidropériodo y/o la distancia filogenética de las especies pueden minimizar el solapamiento interespecífico y aumentar la especificidad de las interacciones. Con la finalidad de dilucidar cómo están organizadas las interacciones planta-polinizador en los humedales, explorar los procesos que generan los patrones de interacción y qué tan robustas (estables) pueden ser estas redes frente a las perturbaciones, se estudiaron las características de la red de polinización de una comunidad inundable. La composición de la fauna antófila fue determinada mediante observaciones directas en una muestra de 22 spp. de plantas. La frecuencia de visitas, cargas de polen y las características morfológicas de las especies permitieron distinguir a los polinizadores potenciales y efectivos. Tanto para las plantas como para los polinizadores se estimaron los niveles de especificidad de las interacciones y el solapamiento interespecífico. A nivel de la red se calcularon los índices de especialización, anidación, modularidad y C-score (número de unidades tipo tablero de ajedrez). El análisis de modelos nulos permitió estimar la significancia de cada índice y seleccionar el patrón más cercano a la estructura de la red. Se evaluaron cuatro posibles procesos generadores: (1) la morfología, (2) los horarios de antesis y de actividad de polinizadores, (3) la combinación de 1 y 2, y (4) el azar. Por último se modeló el efecto de la remoción de nodos en la estructura de la red. La fauna antófila estuvo compuesta por 83 spp., la mayoría con baja frecuencia de visitas. 58.33 % (49 spp.) de los visitantes fueron polinizadores potenciales o legítimos. Las abejas constituyeron la clase de polinización más importante (62.06 %), seguidas de avispa (13.79 %), dípteros (10.34 %), esfíngidos (6.89 %) y aves (6.89%). El polinizador más común en cuanto al número de especies polinizadas (n= 14 spp.) y su abundancia en la red (27.72 %) fue la abeja introducida *Apis mellifera*. El resto de los polinizadores interactuaron con 1-5 especies de plantas y fueron poco frecuentes (0.07-8.29 %). Los polinizadores presentaron niveles bajos de especificidad de interacciones y niveles altos de especificidad de carga y transporte de polen. Las plantas mostraron interacciones más especializadas que los animales. Sin embargo, la asimetría en los niveles de especialización de plantas y de polinizadores, así como en el número de especies de ambas partes, fue muy baja. Los niveles de especificidad de las especies estuvieron positivamente relacionados con su abundancia en la red y

en el caso de las plantas también con el largo floral. El solapamiento promedio de los patrones de interacción de las plantas y de los polinizadores fue bajo. La estructura de la red fue altamente especializada y próxima a una configuración de tipo tablero de ajedrez. La disyunción de las interacciones puede ser explicada, en parte, por las restricciones fenotípicas de las especies, aunque la relación con la fenología debe ser explorada. En cuanto a la robustez, las secuencias aleatorias de remoción de nodos ocasionaron una cascada de extinciones secundarias en la red. Estos resultados sugieren que la alta especificidad de las interacciones en estos ecosistemas puede disminuir la robustez de las redes de polinización, sobre todo frente a eventos estocásticos de pérdida de especies.

Palabras Clave: humedales, mutualismos, niveles de especificidad, patrón de tablero de ajedrez, redes de polinización.

INTRODUCCIÓN

Las plantas y los polinizadores forman parte de una red compleja de interacciones mutualistas, generalmente de baja especificidad, que garantiza el mantenimiento de la diversidad en los ecosistemas (Waser *et al.* 1996; Bascompte *et al.* 2006; Jordano *et al.* 2009). De estos sistemas complejos depende en gran parte la reproducción de las especies de plantas así como la subsistencia de la fauna antófila que aprovecha los recursos presentes en las flores (polen, néctar, resinas, partes florales, etc.). Sobre todo de las abejas, por ser estos los visitantes florales más frecuentes y los polinizadores más importantes a nivel de comunidades (Frankie 1975; Bawa *et al.* 1985, Bawa 1990; Ramírez & Brito 1992; Ramírez 1993, 2004; Oliveira & Gibbs 2001; van Dulmen 2001; Lemus-Jiménez & Ramírez 2003; Machado & López 2004).

Uno de los patrones de interacción más comunes en redes de polinización es la anidación o encajamiento (Bascompte *et al.* 2003; Lewinsohn & Prado 2006; Jordano *et al.* 2009). En una red perfectamente anidada las especies con pocas interacciones (especialistas) se encuentran preferencialmente relacionadas con aquellas que presentan la mayor cantidad de interacciones. Estas especies (generalistas) también interactúan entre sí generando un núcleo central y estable de interacciones que ancla al resto de la comunidad y garantiza la persistencia de las especies más vulnerables (Bascompte *et al.* 2003, 2006; Jordano *et al.* 2009). Por esto se considera un patrón altamente robusto frente a las perturbaciones. Al estar tan conectadas en la red, la mayoría de las especies pueden enfrentar la extinción de otras especies mutualistas y/o las variaciones espacio-temporales de los recursos utilizados (Jordano *et al.* 2009).

Entre los factores que generan la anidación se ha señalado el efecto de la abundancia local de las especies (Lewinsohn & Prado 2006; González-Castro *et al.* 2015). Las especies abundantes interactúan más entre ellas que las especies raras y estas últimas tienen mayor posibilidad de encuentro con las especies abundantes (Cocucci *et al.* 2009). Las restricciones morfológicas y/o fenológicas que acotan las posibilidades de interacción también son determinantes de este patrón (González-Castro *et al.* 2015). Las especies de plantas con fenofases de floración extensas y flores generalistas interactúan más frecuentemente con animales que presentan largos períodos de actividad y fenotipos poco especializados. Del mismo modo, las especies con fenofases de floración o períodos de actividad cortos y fenotipos especializados suelen interactuar con aquellas de nichos más amplios (Cocucci *et al.* 2009; Jordano *et al.* 2009). En algunos casos pueden presentarse desviaciones de este patrón. Por ejemplo, pueden aparecer módulos, subredes o cliques, que son subconjuntos de especies que interactúan más entre ellas que con el resto de la red. Estos pueden reflejar heterogeneidad espacial, regímenes de selección divergente o agrupaciones de especies filogenéticamente relacionadas (Guimarães *et al.* 2007; Olensen *et al.* 2007; Santamaría & Méndez 2013). También pueden aparecer unidades de tipo tablero de ajedrez (Ulrich 2009). Estas unidades están formadas por pares de especies que difieren totalmente en sus patrones de interacción. Entre las posibles causas de estas disyunciones se ha señalado a la competencia inter-específica (Diamond 1975). Aunque también podría mencionarse el efecto de la contaminación estigmática con polen heteroespecífico en las especies de plantas. De cualquier manera, esta configuración (tablero de ajedrez) constituye el extremo opuesto a la anidación en un gradiente de patrones de interacción modelados por diferentes estrategias específicas (Ulrich 2009). Cada uno con mayor o menor nivel de especificidad de interacciones y por lo tanto más o menos sensibles ante perturbaciones que involucren la pérdida de especies.

Los humedales estacionales constituyen ecosistemas idóneos para explorar patrones de interacción planta-polinizador no anidados. La heterogeneidad espacial de estos ambientes, la diversidad filogenética de las especies que allí coexisten y el recambio temporal de especies que ocasionan los ciclos de sequía e inundación (Downing 1991; Mitsch & Gosselink 2007; Andrade *et al.* 2012), son factores que pueden redundar en una alta especificidad de interacciones y en consecuencia en redes modulares y/o de tipo tablero de ajedrez, configuraciones poco robustas frente a perturbaciones ambientales (Jordano *et al.* 2009). Con la finalidad de dilucidar como están organizadas las interacciones planta-polinizador en estos ecosistemas, se seleccionó como área de estudio un bosque inundable. Las preguntas que se formularon fueron las siguientes: 1) ¿Cuáles son las características de la fauna antófila en esta comunidad, en términos de grupos taxonómicos, frecuencia de visitas,

especificidad de interacciones, de carga y de transporte de polen?, 2) ¿Los niveles de especificidad de las plantas y de los polinizadores están relacionados con la abundancia de las especies, con sus características morfológicas o con el tipo de visita recibida en el caso de las plantas?, 3) ¿Las especies de plantas y de polinizadores coinciden en sus patrones de interacción o muestran disyunciones en sus preferencias?, 4) ¿La estructura de la red puede ser explicada por las características morfológicas y/o de los horarios de actividad que acotan las posibilidades de interacción entre las especies o acaso otros procesos pueden ser más determinantes? y 5) ¿Cuál sería la robustez de esta red frente a perturbaciones que involucren la pérdida de especies?.

MÉTODOS

Selección y clasificación de las especies de plantas:

La polinización fue estudiada durante dos años y medio en 22 de las 39 especies de angiospermas descritas en el Capítulo I (Tabla 1). El criterio de selección de las especies fue la presencia de características morfológicas florales asociadas con la polinización biótica (zoófilas) (Faegri & van der Pijl 1979): unidades de polinización conspicuas, señales químicas (perfumes) u ópticas (colores) de atracción, y recompensas florales (néctar, polen, u otros). El sistema reproductivo también fue considerado por ser esta una característica indicativa del nivel de dependencia de la planta por la interacción para mejorar su aptitud biológica. *Nymphaea pulchella*, por ejemplo, no fue incluida en el estudio debido a su independencia total de la actividad de los polinizadores para la reproducción. En esta especie, los granos de polen propios cubren totalmente el estigma en el momento previo a la antesis y existe depresión por exogamia (Barrios & Ramírez 2008). Todo esto evidencia que no mantiene una interacción de carácter mutualista con sus visitantes florales. En el resto de las especies, las observaciones de campo y las pruebas de exclusión de polinizadores (Capítulo III) permitieron dilucidar la importancia de estos agentes en la reproducción de las plantas. Aquellas especies cuyos registros de observaciones no fueron suficientes para establecer cuáles eran los polinizadores potenciales o legítimos no fueron incluidas en el estudio (Tabla 1).

I. Visitantes florales y polinizadores:

Los visitantes florales de las especies seleccionadas para el estudio fueron registrados mediante observación directa durante toda la antesis floral y cuando fue posible en diferentes momentos del período de floración hasta que el número de especies visitantes permaneciera constante. Los insectos fueron capturados con redes aéreas, sacrificados en cámara de cianuro de potasio y preservados en seco para su posterior estudio. El reconocimiento de las aves fue realizado *in situ* mediante comparación con la guía de Phelps & Meyer de

Schauensee (1994). La frecuencia de visitas de las especies visitantes en cada especie de planta fue establecida como el número de individuos registrados por unidad de tiempo.

El número de cargas de polen, la posición de cada carga y la abundancia de granos de polen fueron examinadas en al menos 10 individuos por especie de insecto. Para tal fin, cada sección del cuerpo (probóscide, cabeza, tórax, abdomen, extremidades) fue suspendida por separado en una solución de glicerina al 50 % (0.2 ml) y posteriormente agitada en un vórtex. Cinco alícuotas de cada una de estas preparaciones fueron observadas en un hematocitómetro bajo microscopio compuesto lo que permitió determinar el número de cargas de polen y cuantificar su abundancia. La comparación directa (400 X) con el polen de la planta visitada y con el de las especies que estuviesen simultáneamente en floración fue suficiente para facilitar el reconocimiento de las cargas de polen.

La abundancia de polen en cada especie visitante fue estimada como el número promedio de granos de polen por individuo y la carga de polen en cada individuo fue la suma del número promedio de granos de polen en probóscide, cabeza, tórax, abdomen y extremidades. En el caso de los colibríes, cuando fue posible observar de cerca la interacción, se valoró cualitativamente la abundancia de granos de polen mediante tres categorías: abundante, poco o nulo.

Para designar a un agente como polinizador fueron consideradas las siguientes variables: el número de visitas registradas (1), la presencia de polen de la planta visitada en el cuerpo del visitante (2), la relación de la forma (plato, cepillo, tubo, embudo, bandera, etc.) (Faegri & van der Pijl 1979) y tamaño (diámetro y largo) de la flor con la del visitante floral (largo y ancho) y/o con el largo de su probóscide o pico (3) y el contacto de la carga de polen con el estigma durante la visita (4). Aquellos visitantes que mostraron más de un registro de visitas, es decir, que fueron fieles a la interacción, que presentaron polen de la planta visitada entre sus cargas de polen, y cuya forma, tamaño y/o comportamiento les permitió hacer contacto con el estigma o los estigmas de la flor durante la visita fueron considerados polinizadores legítimos. En el caso contrario fueron considerados visitantes florales. Por otra parte, cuando el número de individuos examinados por especie no fue suficiente para evidenciar la presencia de cargas de polen pero se observó al visitante contactando anteras y estigma(s) durante la visita se utilizó el calificativo de polinizador potencial para ese agente.

Tomando en cuenta los polinizadores legítimos y los potenciales se asoció a cada una de las especies de plantas con una o varias clases de agentes polinizadores: abejas, avispas, dípteros, esfíngidos, aves, etc. Además, se

distinguió entre los siguientes tipos de visitas: 1- polifilia, polinización por diferentes órdenes taxonómicos de polinizadores, 2- oligofilia, polinización por más de una familia del mismo orden taxonómico, y 3- monofilia, polinización por una sola especie, un género o diferentes géneros de la misma familia taxonómica (Ramírez 2004a, ligeramente modificada de Faegri & van der Pijl 1979).

II. Niveles de especificidad de plantas y polinizadores:

Los niveles relativos de especificidad de plantas y de polinizadores fueron estimados mediante tres índices cuyos valores varían entre 0 y 1 a medida que aumenta la especificidad y/o eficiencia en el transporte de polen:

1. El índice de discriminación (d) (Blüthgen *et al.* 2006, 2007), refleja que tanto se desvía el patrón de utilización de recursos de una especie de una selección aleatoria de los recursos disponibles en el ambiente. Es una medida estandarizada de la distancia Kullback-Leibler que básicamente cuantifica la diferencia entre dos distribuciones de probabilidad: la proporción de interacciones observadas con cada una de las especies del otro nivel (plantas/polinizadores) (p'_{ij}) y la “abundancia” de cada una de esas especies (q_j). Este último valor (q_j) basado en el número total de interacciones registradas en cada especie (j). La distancia de Kullback-Leibler fue calculada mediante la expresión $d_i = \sum_{j=1}^c [p'_{ij} \ln (p'_{ij}/q_j)]$ y su normalización se realizó algorítmicamente con la función “Specieslevel” de “Bipartite” (Dormann *et al.* 2008) en “R 3.1.3”.

Los índices de discriminación (d) de plantas y polinizadores fueron comparados mediante la prueba U de Mann-Whitney. La relación entre el índice de discriminación y la “abundancia” de las especies en la red fue establecida mediante el coeficiente de correlación de rango de Spearman (R_s). Esta medida (R_s) fue igualmente calculada entre los valores de d de las especies de plantas y el largo promedio de al menos diez flores por especie y entre los valores de d de los polinizadores y el largo promedio del cuerpo y de la probóscide o pico de al menos diez individuos por especie. Esto con el fin de dilucidar si los patrones de interacción de las especies estaban asociados con restricciones fenotípicas. Del mismo modo, para determinar si la discriminación de las especies de plantas estaba asociada con la forma floral (plato, cepillo, tubo, embudo, bandera, etc.) (Faegri & van der Pijl 1979) y/o con el tipo de visita recibida (polifilia, oligofilia, monofilia) (Ramírez 2004a, ligeramente modificada de Faegri & van der Pijl 1979) también se realizaron análisis de varianza entre ambas variables (discriminación x forma floral y discriminación x tipo de visita recibida) ($\alpha = 0.05$).

2. El índice de especificidad de cargas de polen (IECP) (Ramírez 1988) estima el número de sitios de transporte de polen sobre el cuerpo del animal en relación con el número de cargas transportadas (especies de plantas). La fórmula matemática es n/N donde n es el número de sitios con polen (ej: cabeza, tórax y extremidades) y N es el número total de cargas (especies de plantas) encontradas sobre el cuerpo del polinizador. Hay que agregar que el número de sitios está dado por el número de cargas encontradas sobre el cuerpo del polinizador, pero si más de una carga de polen está en un sitio, esto es considerado como un solo lugar de transporte.

3. El índice de especificidad de transporte de polen (IETP) (Ramírez 1988) estima la capacidad de transporte de polen de los animales y evalúa los diferentes sitios de transporte separadamente. Su expresión matemática es $1/N$ siendo N el número de cargas de polen transportadas en un mismo sitio.

III. Solapamiento interespecífico:

El grado de solapamiento en las interacciones de plantas y de polinizadores fue estimado mediante el índice simétrico de Pianka (1973). Este índice se calculó entre todos los pares de especies (plantas/polinizadores) con el modulo "Nicheoverlap" de EcoSimR 1.00 (Gotelli & Ellison 2013). Para determinar la significancia de los valores observados fueron utilizados modelos nulos. Se realizaron 9999 aleatorizaciones de la matriz de interacciones planta-polinizador que conservaron el número de interacciones observadas para cada especie (algoritmo RA3). En cada una de estas matrices nulas fue calculado el solapamiento interespecífico. La posición del solapamiento promedio de la matriz observada en la distribución de frecuencias de los promedios de las matrices nulas permitió dilucidar si los patrones de interacción de plantas y de polinizadores estaban más agregados o segregados de lo esperado por efecto del azar ($\alpha \leq 0.05$).

IV. Conectancia y especificidad a nivel de la red de interacciones:

La conectancia de la red ($C = I/PA$) fue definida como la proporción de interacciones registradas (I) del total de interacciones posibles dado el número de especies de plantas (P) y polinizadores (A) (Jordano 1987; Jordano *et al.* 2009). Esta medida, ampliamente utilizada y frecuentemente interpretada como indicativa de la especificidad de la red, no considera la intensidad de las interacciones y está negativamente relacionada con el tamaño de la matriz de plantas y animales ($P \times A$). Por esta razón, fue igualmente calculado el índice de especificidad " H_2 " (Blüthgen *et al.* 2006, 2007). H_2 considera la intensidad de las interacciones y permite hacer comparaciones directas entre redes de diferentes tamaños. Su expresión matemática está dada por la fórmula $H_2 = - \sum_{i=1}^I \sum_{j=1}^C p_{ij} \ln(p_{ij})$ donde p_{ij} representa la intensidad de la interacción entre las

especies j e i en cada fila (r) y columna (c) de la matriz de interacción. Una vez normalizados, los valores de H_2 cercanos a 0 indican predominancia de interacciones generalistas y los cercanos a 1 de interacciones especializadas.

El algoritmo para calcular H_2 fue desarrollado con la función "Networklevel" de "Bipartite" (Dormann *et al.* 2008) en "R 3.1.3". Posteriormente, la función "swap.web" de este mismo programa permitió determinar la significancia del valor observado. Se calculó el índice H_2 en 9999 aleatorizaciones de la matriz original de datos que no alteraron la conectancia de la red ni el número de interacciones totales por especie (Bascompte *et al.* 2003). El contraste del valor de H_2 observado con los de las matrices artificiales permitió determinar si el nivel de especificidad de la red difería de lo esperado en redes generadas por procesos aleatorios ($\alpha \leq 0.05$).

V. Topología de la red de plantas y polinizadores:

Para dilucidar la topología de la red de interacciones fueron estimados tres índices que describen los patrones estructurales más frecuentemente encontrados en redes bipartitas:

1. La anidación o encajamiento (wNODF) (Almeida-Neto *et al.* 2008, 2010) refleja el grado en el cual todas las especies se encuentran ancladas a un núcleo central de interacciones (Jordano *et al.* 2009). En un intervalo de 0-100, 100 representa un patrón completamente anidado y 0 refleja un patrón de interacciones aleatorio o desordenado. El índice de anidación fue calculado con la función "networklevel" del paquete "Bipartite" (Dormann *et al.* 2008) de "R 3.1.3".
2. La modularidad (M) (Newman & Girvan 2004) indica si las especies están organizadas en módulos claramente delimitados. En un intervalo de 0-1, $M=0$ es indicativo de una red altamente conectada, es decir, de una red que no contiene grupos definidos de especies que interactúan más entre ellas que con el resto de la red, mientras $M=1$ representa la máxima modularidad o compartimentalización posible en una red de interacción. Para calcular este índice fue utilizado el programa MODULAR (Marquitti *et al.* 2013) y se desarrolló el algoritmo "simulated annealing" (SA) para optimizar la búsqueda de módulos (Guimera & Amaral 2005).
3. El "C-score" indica si la estructura de la red se aproxima a un patrón de tablero de ajedrez. Esta es una medida normalizada (0-1) del número promedio de "unidades de tablero de ajedrez" que existen entre cada par de especies de un mismo nivel (plantas/polinizadores). Una unidad de tablero de ajedrez es una sub-matriz de 2 x 2 especies en la que la especie A interactúa con la especie 1, pero no con la especie 2, mientras

que la especie B lo hace con la especie 2, pero no con la especie 1. Valores de C-score cercanos a uno indican que la estructura de la red se aproxima a un patrón de tablero de ajedrez y aquellos más próximos a cero que las especies se desvían de este patrón. Esta medida fue calculada con la función “C.score” del paquete “Bipartite” (Dormann *et al.* 2008) de “R 3.1.3”.

La significancia de los valores observados de anidación, modularidad y C-score fue determinada mediante el análisis de modelos nulos. Cada índice fue calculado en 9999 aleatorizaciones de la matriz original de datos que no alteraron la conectancia ni el número de interacciones por especie (Bascompte *et al.* 2003). El algoritmo empleado para generar las matrices artificiales fue distinto en cada caso. Las matrices cuantitativas en las que se calculó la anidación fueron desarrolladas con la función “swap.web” del paquete “Bipartite” (Dormann *et al.* 2008) de “R 3.1.3”. Las matrices binarias en las que se calculó la modularidad fueron desarrolladas con el programa “MODULAR” (Marquitti *et al.* 2013). Para buscar evidencia de exclusión competitiva (C-score) en las interacciones de plantas y de polinizadores se utilizó la función “oecosimu” del programa “Vegan” (Oksanen *et al.* 2013) de “R 2.0-10” como algoritmo de aleatorización. El contraste de los valores observados con los de las matrices artificiales permitió determinar cuál de los patrones (anidación, modularidad o tablero de ajedrez) explicaba más consistentemente la estructura de la red. Es decir, cuál de los índices presentaba valores significativamente mayores ($\alpha \leq 0.05$) a los esperados en redes construidas mediante procesos aleatorios.

VI. **Procesos estructuradores de la red:**

Se exploró la influencia de cuatro factores en la estructura de la red de interacciones: (1) el acoplamiento morfológico de las especies, (2) la coincidencia en el horario de antesis y de actividad de los animales, (3) la combinación de acoplamiento morfológico y coincidencia en el horario de antesis y de actividad y (4) la estocasticidad de las interacciones:

- (1) Para determinar si la topología de la red está influenciada por las restricciones morfológicas de las especies se construyó una matriz de complementariedad de rasgos fenotípicos. Esta matriz reflejó la posibilidad de acoplamiento entre cada par de especies conducente a una polinización exitosa. Es decir, la posibilidad de que los animales pudiesen acceder a la recompensa de las flores contactando sus estructuras reproductivas. A cada interacción prohibida fenotípicamente entre plantas y animales se le asignó el valor de cero y a cada interacción posible el valor de uno.

- (2) Las coincidencias en los horarios de antesis y de actividad de los polinizadores fueron registradas en otra matriz binaria. Cuando la antesis fue coincidente con el período diario de actividad de los polinizadores la interacción se consideró posible y cuando no hubo sincronía se consideró prohibida. En cada caso se le asignó el valor de uno y cero respectivamente a cada interacción.
- (3) Las matrices de morfología y horario de actividad fueron combinadas en una tercera matriz. Cuando las especies no presentaron restricciones fenotípicas para la polinización y además coincidían en su actividad diaria la interacción se consideró posible (uno). En caso de impedimento morfológico y/o de horario para el encuentro la interacción se consideró prohibida (cero).

Las matrices (1), (2) y (3) fueron normalizadas y en una última matriz (4) se le asignó a todas las interacciones la misma probabilidad de éxito ($p_{(matriz\ 4)} = 1/(P \cdot A)$) (siendo P y A igual al número de especies de plantas y animales respectivamente). El AIC (“Akaike’s information criterio”) (Sakamoto *et al.* 1986) fue calculado para cada una de estas matrices lo que permitió seleccionar el modelo más verosímil, es decir, aquel con menor AIC, para explicar la matriz observada. Esto fue realizado con la función “mlik” del paquete “ecolnet” (Vázquez 2012) de R 2.15.2. La probabilidad relativa de cada modelo (j) de minimizar la pérdida de información del patrón observado fue estimada mediante la fórmula $p = \exp [(AIC_{min} - AIC_j)/2]$ donde AIC_{min} representó el menor AIC de los cuatro modelos explorados (Burnham & Anderson 2002).

VII. Efecto de las extinciones locales en la estructura de la red:

Para predecir el efecto de las extinciones locales en la estructura general de la red de interacciones se modelaron dos escenarios de pérdida de especies (Memmott *et al.* 2004):

En el primer escenario se eliminaron las especies de plantas y de polinizadores en orden creciente de abundancia, es decir, del número total de interacciones que presentaron en la red, siendo entonces las especies raras o con menor frecuencia de aparición las primeras en desaparecer.

En el segundo escenario, se eliminaron las especies de plantas y de polinizadores aleatoriamente en 10000 secuencias de extinciones.

El número de extinciones secundarias posteriores a cada nodo removido fue determinado en cada uno de los modelos y promediado en el caso del modelo número dos (n= 10000). Estos valores se normalizaron y se representaron gráficamente con ajuste a una función hiperbólica. El área bajo la curva de esta

función permitió estimar la robustez (R) de las plantas a la pérdida de polinizadores y de los polinizadores a la pérdida de plantas en cada uno de los escenarios. En un intervalo de 0-1, R= 0 fue indicativo de una red con poca estabilidad y R= 1 de un sistema robusto frente a la remoción de nodos. La simulación de las extinciones y la estimación del área bajo la curva de extinciones secundarias fueron realizadas con las funciones “second.extinct”, “slope.bipartite” y “robustness” del paquete “Bipartite” (Dormann *et al.* 2008) de “R 3.1.3”.

RESULTADOS

III. Visitantes florales y polinizadores:

Los visitantes florales estuvieron representados por 83 especies pertenecientes a los órdenes Coleoptera, Diptera, Himenoptera y Lepidoptera de la clase Insecta y al orden Apodiformes de la clase Aves (Tabla 2). Los himenópteros constituyeron el grupo más grande en cuanto a número de especies (n= 55 spp., 66.26 %), seguidos por lepidópteros (n= 21 spp., 25.30 %), dípteros (n= 5 spp., 6.02 %), y en menor proporción coleópteros (n= 1 spp., 1.20 %) y aves (n= 1 sp., 1.20 %). El largo promedio de los insectos fue de 1.45 cm (\pm 0.81) y el ancho de 1.54 cm (\pm 1.98). El largo promedio de la probóscide fue de 1.67 cm (\pm 3.10). Los lepidópteros presentaron las mayores dimensiones tanto en el cuerpo como en la probóscide (Tabla 2).

El número promedio de visitas/hora en las especies de plantas fue igual a 9.05 (\pm 9.33) y el de cada una de las especies visitantes en las especies de plantas fue igual a 1.06 (\pm 3.21). Los visitantes más frecuentes fueron las abejas *Trigona* sp. (\bar{x} = 6.53 visitas/hora) y aff. *Dialictus* sp. (\bar{x} = 4.44 visitas/hora), seguidos de la avispa *Polybia* aff. *occidentalis* (\bar{x} = 3.35 visitas/hora) (Anexo 1). El resto de los agentes mostraron una frecuencia de visitas más baja, la mayoría menor o igual a 1 visita por hora de observación (Figura 1A) (Anexo 1). Las plantas más visitadas fueron *Jacquemontia pentanthos* (41.98 visitas/hora), *Hecatostemon completus* (19.85 visitas/hora), *Ruellia paniculata* (16.66 visitas/hora) y *Quadrella odoratissima* (15.56 visitas/hora) (Anexo 1). Las visitas en las demás especies de plantas fueron menos frecuentes (Figura 1B, Anexo 1).

Los insectos presentaron un promedio de 165925.65 granos de polen por individuo (\pm 1431218.7). Las abejas *Megachile* sp.1 y *Xylocopa* spp. mostraron las mayores cargas ($> 1 \times 10^6$ granos de polen) (Anexo 1). El polen estuvo localizado en la probóscide, cabeza, tórax, abdomen y extremidades, generalmente del lado ventral de los animales. En la mayoría de los insectos analizados (n= 37, 67.27 %) se encontró una sola carga y esta fue correspondiente con la especie de planta visitada (Anexo 1).

De acuerdo con los criterios establecidos, 58.33 % (49 spp.) de los visitantes fueron polinizadores potenciales o legítimos. La mayoría fueron abejas de las familias Antophoridae (n= 18 spp., 36.73 %), Halictidae (n= 8, 16.32 %), Megachilidae (n= 3 spp., 6.12 %), Meliponae (n= 3 spp., 6.12 %) y Apidae (n= 2 spp., 4.08 %). El resto fueron véspidos (n= 7 spp., 14.28 %), esfíngidos (n= 4 spp., 8.16 %), sírfidos (n= 3 spp., 6.12 %) y aves (n= 1 sp., 2.04 %) (Tabla 2).

En concordancia con lo anterior, las abejas constituyeron la clase de polinización más importante: 18 spp. de plantas (62.06 %) fueron polinizadas por estos agentes, 4 spp. (13.79 %) por avispas, 3 spp. (10.34 %) por dípteros, 2 (6.89 %) por esfíngidos y 2 (6.89%) por aves (Tabla 3). El polinizador más común en cuanto al número de especies polinizadas (n= 14 spp.) y su abundancia en la red fue la abeja introducida *Apis mellifera* (Figura 2). Esta especie estuvo presente en 27.72 % de las interacciones registradas (Figura 2). El resto de los polinizadores interactuaron con 1-5 especies de plantas y mostraron porcentajes de abundancia entre 0.07-8.29 (Figura 2).

Los mayores ensambles de especies polinizadoras los presentaron *Ipomoea carnea* ssp. *fistulosa* (n= 16 spp.), *Ludwigia leptocarpa* (n= 12 spp.), *Geoffraea spinosa* (n= 11 spp.), *Ammannia auriculata* (n= 8 spp.) y *Spilanthus urens* (n= 8 spp.) (Anexo 1, Figura 2). El resto de las especies de plantas fueron polinizadas por 1-5 especies de animales (Anexo 1, Figura 2). Las especies con mayores porcentajes de interacciones en la red también fueron *I. carnea* ssp. *fistulosa* (17.60 %), *L. leptocarpa* (10.18 %), *S. urens* (9.20 %), *A. auriculata* (8.62 %) y *G. spinosa* (7.95 %) (Figura 2). Las demás especies de plantas estuvieron presentes entre 0.35-6.98 % de las interacciones registradas (Figura 2).

Las dimensiones de las flores estuvieron comprendidas entre 0.23–6.57 cm de diámetro (\bar{x} = 1.99) y 0.29–8.32 cm de largo (\bar{x} = 1.97) (Tabla 3). La forma floral más frecuente fue el tipo plato a tazón (n= 8 spp., 36.36 %), las flores de tipo embudo (n= 5 spp., 22.72 %), cepillo (n= 4 spp., 18.18 %), bandera (n= 3 spp., 13.63 %) y tubo (n= 2 spp., 9.09) estuvieron representadas en menor proporción (Tabla 3). En cuanto al tipo de visita recibida, prevaleció la oligofilia (n= 10 spp., 45.45 %) seguida de la monofilia (n= 7 spp., 31.81 %) y de la polifilia (n= 5 spp., 22.72 %) (Tabla 3).

IV. Niveles de especificidad de plantas y polinizadores:

Las medianas (Md) de los índices de discriminación (d) de polinizadores y plantas fueron 0.37 y 0.57 respectivamente. Estos valores reflejan niveles de especificidad bajos para los polinizadores y medios para las plantas. Las plantas mostraron interacciones más especializadas que los animales y esta

diferencia fue significativa ($U= 343.5$, $p= 0.0152$) (ver índices en Tablas 2 y 3). Los valores de d y el número de interacciones registradas para cada especie estuvieron positivamente relacionados, aunque esta asociación fue más fuerte en el caso de los polinizadores (Plantas: $R_s= 0.44$, $p= 0.0400$, Polinizadores: $R_s= 0.87$, $p< 0.0000$). Lo anterior sugiere que las especies abundantes, o más visitadas en el caso de las plantas, son más especialistas mientras que las especies raras, o menos visitadas, son más oportunistas en sus interacciones.

Los niveles de discriminación (d) de los polinizadores no estuvieron relacionados con sus dimensiones (d vs. largo cuerpo: $R_s= 0.16$, $p= 0.34$; d vs. largo probóscide: $R_s= 0.14$, $p= 0.57$). Tampoco se encontraron asociaciones entre el diámetro de las flores y el nivel de discriminación de las plantas ($R_s= 0.21$, $p= 0.39$). El largo floral, en cambio, estuvo positivamente relacionado con $d_{plantas}$ ($R_s= 0.49$, $p= 0.0379$). Esta correlación sugiere que la especificidad del sistema de polinización de las especies de plantas aumenta con la longitud del tubo de la corola. Aunque contrario a lo esperado, los valores de d no difirieron entre categorías de formas florales, es decir, desde formas abiertas a tubulares (plato, cepillo, embudo, bandera, tubo) ($F= 0.71$, $p= 0.59$). Tampoco difirieron entre especies polifílicas, oligofílicas y monofílicas ($F= 0.29$, $p= 0.87$).

El transporte de polen y la distribución de las cargas sobre el cuerpo de los animales, a diferencia del índice de discriminación (d) de estos, fueron muy específicos (IECP $\bar{X}= 0.87 \pm 0.20$, IETP $\bar{X}= 0.88 \pm 0.20$) (Anexo 1). Esto indica que la especificidad de la polinización puede mantenerse aún si los polinizadores visitan varias especies de plantas.

V. Solapamiento interespecífico:

El solapamiento promedio de las plantas y de los polinizadores fue bajo pero significativamente mayor que los valores arrojados por el modelo nulo (Plantas $\bar{X}_{obs}= 0.21$, $\bar{X}_{matrices\ nulas}= 0.03$, Intervalo modelo nulo $_{(2.5-97.5\%)}= 0.02-0.05$, $p= 0.0001$; Polinizadores $\bar{X}_{obs}= 0.11$, $\bar{X}_{matrices\ nulas}= 0.05$, Intervalo modelo nulo $_{(2.5-97.5\%)}= 0.04-0.07$, $p= 0.0001$). Esto indica que las especies de plantas y de polinizadores coinciden más en sus patrones de interacción de lo esperado por efecto del azar.

VI. Conectancia y especificidad global de la red de interacciones:

La red de plantas ($n= 22$ spp.) y polinizadores ($n= 49$ spp.) presentó una conectancia de 0.08, es decir, que se observaron 8 % de las interacciones posibles entre especies de plantas y animales. En concordancia con este valor, el índice de especialización de la red (H_2) fue alto y significativamente mayor que el intervalo de confianza del modelo nulo ($H_{2obs}= 0.73$, $\bar{X}_{matrices\ nulas}= 0.59$, Intervalo modelo nulo $_{(0-99.5\%)}= 0.52-0.65$, $p= 0.0000$). Esto quiere decir que las

interacciones, a nivel general, fueron más especializadas de lo que se esperaría si la red se hubiese generado por procesos aleatorios.

VII. Topología de la red de plantas y polinizadores:

Las interacciones no estuvieron más anidadas ni compartimentalizadas que en las redes generadas por el modelo nulo ($wNODF_{obs} = 7.62$, $\bar{X}_{matrices\ nulas} = 10.58$, Intervalo modelo nulo_(0-99.5%) = 7.35-13.21, $p = 0.99$; $M_{obs} = 0.55$, $\bar{X}_{matrices\ nulas} = 0.54$, Intervalo modelo nulo_(0-99.5%) = 0.42-0.64, $p = 0.35$). Estas mostraron más bien una tendencia a la disyunción tal como lo reflejan los valores normalizados de C-score ($C-score_{plantas} = 0.65$; $C-score_{polinizadores} = 0.77$). De hecho, el número promedio de unidades “tablero de ajedrez” en la matriz observada fue significativamente mayor que el registrado en las matrices nulas (Plantas $C-score_{obs} = 12.15$, $\bar{X}_{matrices\ nulas} = 11.23$, Intervalo modelo nulo_(0-99.5%) = 10.54-12.26, $p = 0.010$; Polinizadores $C-score_{obs} = 2.38$, $\bar{X}_{matrices\ nulas} = 2.20$, Intervalo modelo nulo_(0-99.5%) = 2.06-2.40, $p = 0.009$). Estos resultados sugieren que la estructura de la red se aproxima más a un patrón de tablero de ajedrez que a un modelo anidado o modular (Figura 2).

VIII. Procesos estructuradores de la red:

El modelo basado en la posibilidad de acoplamiento morfológico entre los polinizadores y las flores presentó el menor AIC: morfología = 7222.00 ($p = 1$), morfología/horario de actividad = 7240.23 ($p = 0.0001$), horario de actividad = 7340.39 ($p = 1.95 \times 10^{-26}$) y azar = 7580.64 ($p = 1.32 \times 10^{-78}$). Este resultado indica que la estructura de la red está más determinada por las restricciones fenotípicas que por la influencia del horario de antesis y actividad de los animales o de procesos aleatorios.

IX. Efecto de las extinciones locales en la estructura de la red:

En el primer escenario de pérdida de especies (remoción por orden creciente de abundancia), la robustez (R) de los polinizadores fue igual a 0.84 y la de las plantas fue 0.94. En ambos casos, fue necesario remover más del 60 % de las especies para desencadenar una cascada de extinciones secundarias (Figuras 3 y 4). En el segundo escenario (remoción aleatoria), la robustez (R) de los polinizadores fue igual a 0.60 y la de las plantas fue 0.73. La secuencia de extinciones aleatorias ocasionó una caída abrupta en la proporción de nodos de la red (Figura 5 y 6). Estos resultados indican que la red puede ser muy estable frente a la pérdida de especies raras pero susceptible frente a eventos estocásticos de remoción de nodos.

DISCUSIÓN

I. Visitantes florales y polinizadores:

La composición de la fauna polinizadora registrada en este trabajo fue similar a la de otras comunidades tropicales de clima estacional en las que las abejas (Hymenoptera) constituyeron el grupo más importante de especies, sobre todo las abejas de tamaño mediano a grande de las familias Anthophoridae, Apidae, Halictidae y Megachilidae (Frankie 1975; Gottsberger *et al.* 1988; Ramírez & Brito 1992; Ramírez 1993, 2004; Oliveira & Gibbs 2001; van Dulmen 2001; Lemus-Jiménez & Ramírez 2003; Machado & López 2004, Ramírez 2004ab). Estos insectos han sido descritos como polinizadores muy activos, versátiles en el uso de los recursos, y eficientes debido a su capacidad de transportar cargas grandes de polen y alcanzar distancias largas de vuelo (\approx 1-2 Km) (Janzen 1971; Frankie *et al.* 1976; Faegri & van der Pijl 1979; Heithaus 1979; Ramírez 1989). En el caso de la comunidad estudiada, además, fueron muy específicos en la carga y transporte del polen, condición determinante para garantizar la efectividad del proceso de polinización ya que reduce el malgaste de polen en el caso de abejas poliléticas así como la deposición de polen heteroespecífico sobre los estigmas de las especies de plantas visitadas (Ramírez 1989).

En cuanto a la representatividad de cada grupo de abejas, la elevada proporción de especies de Anthophoridae en esta comunidad coincide con lo señalado por Heithaus (1979) y Frankie *et al.* (1983) en el bosque seco de Costa Rica. Estos autores asociaron la alta riqueza de especies de este grupo de insectos con la estacionalidad climática e indicaron que su actividad es mayor durante la estación seca. La estacionalidad climática y la disminución de la lámina de agua durante la estación seca en el área de estudio (Capítulo I – Fenología), por lo tanto, podrían condicionar la dominancia de estas abejas en cuanto a número de especies. En el caso de los Halictidae, otro grupo numeroso, su presencia ha sido asociada con la estructura de la vegetación y con el estado sucesional de la comunidad (Parrish & Bazzaz 1979). Estos insectos son característicos de estados sucesionales tempranos y/o comunidades estructuralmente poco complejas (Parrish & Bazzaz 1979; Ramírez 1989; Ramírez & Brito 1992; Xena de Enrech & Madriz 1994). En la comunidad estudiada, de hecho, interactuaron principalmente con especies herbáceas, sufruticasas y arbustivas por lo que es posible que la dominancia de estas formas de vida y la baja complejidad estructural de la comunidad esté relacionada con la alta frecuencia que mostró este grupo de polinizadores.

Las avispas (Vespidae) también estuvieron muy bien representadas entre la entomofauna polinizadora. Estos himenópteros son generalmente conocidos como visitantes casuales de flores alofílicas, con fácil acceso al néctar, aunque su dieta es solo en parte cubierta por este recurso (Faegri & van der Pijl 1979).

A pesar de su baja fidelidad y poca eficiencia en el transporte de polen, pueden contribuir con la polinización de algunas especies (Faegri & van der Pijl 1979). Sobre todo en áreas abiertas o semiabiertas donde interactúan con un amplio espectro de especies de plantas (Ramírez 1989; Ramírez & Brito 1992; Xena de Enrech & Madriz 1994; Lemus-Jiménez & Ramírez 2003; Ramírez 2004b; Barrios & Ramírez 2011; Mello *et al.* 2011). Es posible entonces que su importancia como polinizadoras en este humedal, al igual que la de las abejas Halictidae, esté relacionada con la baja complejidad estructural de la vegetación. La mayoría de estos agentes, de hecho, fueron visitantes florales frecuentes en la comunidad y mostraron bajos niveles de discriminación por las especies de plantas polinizadas.

Otro grupo de polinizadores común en áreas abiertas son las mariposas diurnas (Lepidoptera) (Percival 1974; Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988; Ramírez 1989; Ramírez & Brito 1992; Oliveira & Gibbs 2001; Lemus-Jiménez & Ramírez 2003; Ramírez 2004b). Estos insectos nectarívoros estuvieron muy bien representados entre la entomofauna antófila de la comunidad estudiada, sin embargo, su importancia como polinizadores no quedó evidenciada. La ineficacia que mostraron para contactar las estructuras reproductivas de las flores posiblemente esté relacionada con la ausencia de especies de plantas psicófilas en la comunidad. Aunque en el estudio de Xena de Enrech & Madriz (1994), que incluyó un 15 % de especies psicófilas, tampoco se encontraron cargas de polen sobre estos insectos. Este resultado y lo señalado por Xena de Enrech & Madriz (1994), por lo tanto, contrasta con reportes previos en los que se describen cargas de polen en la probóscide y extremidades de estos insectos, además de un transporte eficaz a los estigmas de las especies visitadas (Ramírez 1989; Ramírez & Brito 1992; Lemus-Jiménez & Ramírez 2003; Barrios & Ramírez 2011).

Los esfíngidos, lepidópteros de hábitos nocturnos, también suelen ser polinizadores muy eficientes. Estos insectos son capaces de llevar cargas grandes de polen, cubrir distancias largas en corto tiempo y moverse fácilmente entre las plantas (Haber & Frankie 1989; Ramírez *et al.* 2015), sobre todo en los estratos inferiores de comunidades leñosas (Bawa 1990; Ramírez 2004b). Su importancia como polinizadores a nivel de comunidades, sin embargo, suele ser baja ya que está restringida a las especies de floración nocturna. El porcentaje de especies polinizadas por estos insectos en la comunidad estudiada fue similar al registrado en los llanos centrales venezolanos (6.2 %) (Ramírez 2004b), en la caatinga brasilera (7.2 %) (Machado & López 2004), en el bosque seco (10 %) (Frankie 1975; Haber & Frankie 1989) y en el bosque lluvioso costarricense (8 %) (Bawa *et al.* 1985). Las interacciones estuvieron restringidas al período húmedo (Capítulo I – Fenología) al igual que lo señalaron Frankie (1975) y Haber & Frankie (1989). Estos autores asociaron la

estacionalidad de los esfíngidos con la mayor disponibilidad de hojas para las larvas durante este período.

Los sírfidos (Diptera) pueden ser comparados con las avispas en cuanto a su eficiencia como polinizadores. Estos insectos de probóscide corta también son visitantes casuales de flores alofílicas y están poco especializados en su interacción con las flores (hemitróficos) (de acuerdo con Faegri & van der Pijl 1979). Sus cargas de polen, de hecho, suelen ser escasas (Ramírez 1989; Ramírez & Brito 1992; Lemus-Jiménez & Ramírez 2003; Barrios & Ramírez 2011). En este trabajo, sin embargo, constituyeron la tercera clase de polinización más importante, después de los véspidos. El porcentaje de especies polinizadas por estos agentes fue similar al de otras comunidades con clima estacional: planicie costera de la península de Paraguaná (13.5 %) (Lemus-Jiménez & Ramírez 2003), llanos centrales venezolanos (12.7 %) (Ramírez 2004b), pantano de morichal (11.4 %) (Ramírez & Brito 1992) y cerrado brasileiro (10.4 %) (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988). Aunque en la mayoría de los casos, las especies polinizadas por estos agentes mostraron más de una clase de polinizadores. Posiblemente por la baja especificidad de interacciones y de carga y transporte de polen que presentaron estos agentes.

El único orden de insectos que no incluyó especies polinizadoras fue Coleoptera. Este grupo estuvo representado por una sola especie de meloideo (Meloidae), familia de insectos distróficos y/o alotróficos (de acuerdo con Faegri & van der Pijl 1979) consumidores de polen y néctar (Cardel & Koptur 2010). Sin embargo, la importancia de este grupo de polinizadores en comunidades con clima estacional generalmente es baja. Lemus-Jiménez & Ramírez (2003) señalan que el grupo de los coleópteros es el menos abundante entre la entomofauna antófila de la planicie costera de la península de Paraguaná y que está representado exclusivamente por agentes visitantes consumidores de partes florales. El porcentaje de especies polinizadas por estos insectos también fue bajo en la caatinga brasileira (0.7 %) (Machado & López 2004), en los llanos centrales venezolanos (2.3 %) (Ramírez 2004b), en el cerrado de Brasil (2.8 %) (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988) y en un pantano de morichal (2.9 %) (Ramírez & Brito 1992). En contraste, fue el modo de polinización más importante entre las monocotiledóneas de un bosque nublado venezolano (35.1 %) (Seres & Ramírez 1995), el segundo en un bosque húmedo de la India (17 %) (Devy & Davidar 2003) y el cuarto en el bosque lluvioso de Costa Rica (12.7 %) (Kress & Beach 1994). Al parecer la humedad y menor incidencia de luz en el sotobosque de los bosques húmedos tropicales favorecen la polinización por estos insectos (Ramírez 2004b). La estacionalidad climática y del régimen de inundación en el humedal estudiado, por lo tanto, deben ser condiciones desfavorables para esta clase de polinizadores.

La baja representatividad que mostraron los vertebrados, específicamente colibríes y murciélagos, entre la fauna polinizadora fue igualmente coincidente con lo registrado en las comunidades estacionales anteriormente citadas: planicie costera de Paraguaná (Lemus-Jiménez & Ramírez 2003), cerrado brasileiro (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988), llanos centrales venezolanos (Ramírez 2004b) y pantano de morichal (Ramírez & Brito 1992). Estos animales demandan grandes cantidades de energía por lo que su riqueza es mayor en ambientes más húmedos y productivos (Faegri & van der Pijl 1979; Fleming *et al.*, 2009). Los colibríes, por ejemplo, están muy bien representados entre los polinizadores del bosque nublado (Cruden 1972; Seres & Ramírez 1995) y al igual que los murciélagos, en bosques húmedos de tierras bajas (Stiles 1975; Kress & Beach 1994; Fleming *et al.* 2009). Aunque esto no desestima su importancia como polinizadores en zonas secas. A pesar de la menor riqueza de especies que presentan en estos ambientes polinizan un gran número de especies de bosques deciduos y cardonales (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988; Nassar *et al.* 1997; Machado & López 2004; Fleming *et al.* 2009). De hecho, la ausencia de especies quiropterófilas en la muestra estudiada puede estar determinada por el bajo número de especies de plantas ya que al menos una de las especies no incluidas en la selección (*Ceiba pentandra*) muestra este síndrome de polinización (observación personal).

I.I. Frecuencia de visitas, carga y transporte de polen:

Los patrones de visitas florales registrados en este trabajo fueron coincidentes con los esquemas de abundancia y actividad que se han descrito para los insectos antófilos, sobre todo para abejas y avispas, en comunidades climáticamente similares (Heithaus 1979; Frankie *et al.* 1976). Los mismos indican que existe una alta proporción de especies poco abundantes, representadas por uno o dos individuos por muestra, y una baja proporción de especies abundantes con alta frecuencia de visitas (Heithaus 1979; Frankie *et al.* 1976). Entre estas últimas destacan las abejas eusociales por sus altos requerimientos de energía (Heithaus 1979; Frankie *et al.* 1976; Faegri & van der Pijl 1979). Las especies de *Trigona* y *Apis mellifera*, por ejemplo, son visitantes florales muy frecuentes (Percival 1974; Heithaus 1979; Oliveira & Gibbs 2001) y polinizadores efectivos de muchas especies (Percival 1974; Gottsberger *et al.* 1988; Ramírez 1989; Ramírez & Brito 1992; Xena de Enrech & Madriz 1994; Oliveira & Gibbs 2001; Lemus-Jiménez & Ramírez 2003). Aunque se ha resaltado que sus visitas pueden ser perjudiciales para la planta por su carácter de colectoras de polen y por el robo de néctar (Faegri & van der Pijl 1979; Roubik 1982; Ramírez *et al.* 2015). En el caso de *A. mellifera*, especie introducida, también se ha dicho que puede desplazar por competencia a los polinizadores nativos (Percival 1974; Valido *et al.* 2011) e incrementar el transporte de polen heteroespecífico mediante las visitas a varias especies de plantas (Vidal & Ramírez 2005).

La habilidad de las abejas de transportar grandes cantidades de polen ha sido ampliamente señalada (Ramírez 1989; Ramírez & Brito 1992; Xena de Enrech & Madriz 1994). Sobre todo la de las abejas de tamaño mediano a grande (Faegri & van der Pijl 1979) como *Megachile* spp. y *Xylocopa* spp. Estas especies mostraron las mayores cargas en este estudio. Las zonas de transporte de polen, al igual que en el resto de los insectos, fueron predominantemente el tórax y el abdomen, preferentemente en posición ventral, lo que en este trabajo se explica por la dominancia de unidades de polinización con estructuras sexuales ubicadas en posición central y/o difusa (forma floral tipo plato a tazón). También se encontró polen en la cabeza y en las patas de estos insectos, principalmente en el tercer par de patas, siendo este probablemente polen recolectado no disponible para la polinización (Ramírez 1989; Ramírez & Brito 1992; Xena de Enrech & Madriz 1994; Lemus-Jiménez & Ramírez 2003). Aunque Ramírez (1989) señala que las corbículas de muchas abejas hacen contacto con la zona estigmática durante el proceso de colección de polen por lo que los himenópteros que transportan solo polen corbicular no deben ser excluidos de proporcionar alguna polinización.

En cuanto a los niveles de especificidad de carga y transporte de polen de los insectos, estos fueron similares a los registrados en otros estudios comunitarios (Ramírez 1992; Ramírez & Brito 1992; Vidal & Ramírez 2005). Las referencias indican que es más común encontrar polinizadores con cargas puras que con cargas mixtas de polen. Entre las causas de este patrón se ha señalado la baja superposición del sistema de polinización de las especies de plantas y la tendencia de los polinizadores de visitar pocas especies de plantas simultáneamente (Vidal & Ramírez 2005). También se ha discutido el efecto de la fenología reproductiva, ya que la floración en distintos periodos del año reduce la posibilidad de transportar cargas mixtas de polen (Ramírez 1992; Ramírez & Brito 1992; Vidal & Ramírez 2005). Todos estos argumentos son válidos en el caso de la comunidad estudiada. Los bajos niveles de solapamiento en las interacciones de plantas y de polinizadores, y la distribución al azar de los períodos de floración de las especies (Capítulo I- Fenología), son características que pueden minimizar la interferencia en el transporte de polen.

II. Niveles de especificidad de plantas y polinizadores:

Las diferencias registradas entre los índices de discriminación (d) de plantas y de polinizadores han sido relacionadas con los compromisos evolutivos que enfrentan ambos grupos de especies (Blüthgen *et al.* 2007): si los recursos son similares, la selección favorece la generalización en los animales, en las plantas, en cambio, la especialización garantiza un flujo de polen más eficiente. También han sido relacionadas con la proporción de especies de animales y plantas que interactúan en la red (Blüthgen *et al.* 2007; Dormann *et al.* 2009):

cuando existe mayor número de especies de animales, las plantas son más especializadas que estos y viceversa. En este sentido, la relación spp. de polinizadores/spp. de plantas en la comunidad estudiada fue igual a 2.22 y los niveles de especificidad de las especies de plantas, en coherencia con esta relación, fueron mayores que los de los polinizadores. Aunque al igual que la relación spp. de polinizadores/spp. de plantas, no reflejaron la asimetría esperada entre ambos grupos de especies. La mayoría de las redes descritas en la literatura presentan hasta cuatro veces más especies de animales que de plantas y una mayor brecha entre los niveles de especificidad de plantas y de polinizadores (Blüthgen *et al.* 2007; Vásquez *et al.* 2009). Lo anterior sugiere que el nivel de especificidad de las especies de plantas de esta comunidad, además de estar limitado por las características fenotípicas, fenológicas y/o espaciales de las especies, está limitado por los atributos estructurales de la red, específicamente por el bajo número de especies polinizadoras disponibles. Esta parece ser una característica de comunidades poco diversas (Jordano 1987; Ramírez 1992; Ramírez & Brito 1992; Lemus-Jiménez & Ramírez 2003; Jordano *et al.* 2009): prevalecen las interacciones de especificidad baja a media ya que incrementan el número de mutualistas potenciales por especie.

Los índices de discriminación (d) de las especies de plantas y de polinizadores han sido asociados con el número de interacciones registradas para cada especie, es decir, con su “abundancia” en la red de interacciones. Blüthgen *et al.* (2007) encontraron una correlación positiva entre d y la abundancia de los polinizadores, y a diferencia de lo registrado en este trabajo, una correlación negativa entre d y la abundancia de las plantas. Esta última explicada por la mayor vulnerabilidad que presentan las especies raras, o poco visitadas, frente a la interacción con polinizadores generalistas debido a la eventual pérdida de polen en estigmas heteroespecíficos y/o bloqueo estigmático con polen impropio. El hecho de que tanto las plantas como los polinizadores de esta comunidad mostraran una relación positiva entre la abundancia de las especies y sus niveles de especificidad, al igual que lo señalaron Blüthgen *et al.* (2007) para los polinizadores, indica que existe una mayor especialización en las interacciones de las especies más abundantes y/o activas, posiblemente mediada por la competencia interespecífica. Las especies con interacciones menos frecuentes, en cambio, interactúan de manera más oportunista. Aunque en el caso de las plantas, la baja correlación entre d y los valores de abundancia puede sugerir que existe cierto costo asociado con una escasa discriminación en las especies raras (Blüthgen *et al.* 2007).

La mayoría de las especies polinizadoras en esta comunidad presentaron niveles bajos a medios de discriminación (d) independientemente de las dimensiones del cuerpo y/o de la probóscide. Este resultado difiere de otros estudios que indican que los insectos de probóscides largas son más

generalistas que los de probóscides cortas ya que acceden al néctar tanto de flores cortas como largas (Percival 1974; Haber & Frankie 1989; Cocucci *et al.* 2009). Posiblemente la dominancia de especies de plantas con formas florales abiertas y/o poco profundas esté relacionada con el comportamiento generalista mostrado por la mayoría de los insectos en este estudio. Aunque el hecho de que insectos muy frecuentes, tanto pequeños (Ej: *Trigona* sp. y *Polybia* aff. *occidentalis*) como grandes (Ej: *Aellopos fadus fadus*), mostraran altos niveles de discriminación en el uso de los recursos, y que insectos poco frecuentes, grandes (Ej: *Eumorpha vitis vitis* y *Erinnys obscura*) y pequeños (Ej: la mayoría de las abejas) fueran más oportunistas, refleja más bien la correlación positiva entre d y la abundancia de las especies.

La asociación entre el largo de las flores y la especificidad del sistema de polinización de las especies de plantas también ha sido señalada con anterioridad: las flores tubulares incrementan la especificidad excluyendo polinizadores, mientras que las flores de formas “abiertas” tienden a ser menos específicas (Percival 1974, Jordano 1987; Haber & Frankie 1989; Ramírez 1992; Cocucci *et al.* 2009). De aquí la correlación positiva entre el índice de discriminación d y el largo floral de las especies estudiadas. El hecho de que esto no se reflejara entre las distintas categorías de formas florales (plato, cepillo, tubo, embudo, bandera) probablemente está relacionado con otras características que pueden restringir las interacciones en especies con formas florales abiertas. Por ejemplo, las dimensiones pequeñas de *Ammannia auriculata* y *Guazuma ulmifolia* (platos), la antesis nocturna de *Capparis hastata* f. *coccolobifolia* (cepillo) y la polinización por vibración en *Senna bicapsularis* (bandera). Respecto al carácter de la visita recibida, la ausencia de diferencias entre los valores de d de especies polifílicas, oligofílicas y monofílicas parece estar relacionada con el hecho de que muchas especies monofílicas y oligofílicas son polinizadas por *Apis mellifera*, un polinizador supergeneralista. Esta situación disminuye los índices de discriminación de estas especies al nivel de especies polifílicas, ya que d es una medida que refleja que tanto se desvía el patrón de utilización de recursos de una especie de una selección al azar de los recursos disponibles en el ambiente (Blüthgen *et al.* 2007).

III. Solapamiento interespecífico, conectancia (c), especificidad global (h_2) y topología de la red de interacciones:

El solapamiento promedio de los patrones de interacción de las especies de plantas y de polinizadores, así como el índice de especificidad global (H_2) de la red, pueden ser relacionados con la baja conectancia entre especies. Cuando la conectancia es baja, las interacciones están segregadas entre pares de especies, grupos semi-aislados o módulos de especies que interactúan más entre ellos que con el resto de la red (Olesen *et al.* 2007; Ulrich 2009). Esto explica la baja superposición en los patrones de interacción de las especies de

plantas y de polinizadores. El nivel de especialización global (H_2) también suele ser alto en estas redes ya que la distribución de las interacciones a nivel general se desvía de un patrón de homogeneidad (Blüthgen *et al.* 2008). En este sentido, el valor del índice H_2 registrado en este trabajo, fue superior a la mediana de 21 redes de polinización analizadas por Blüthgen *et al.* (2007). De hecho, se ubicó por encima del tercer cuartil de datos lo que indica que el nivel de especificidad de la red es bastante alto. La red, por lo tanto, puede ser descrita como un sistema conformado por especies de plantas y de polinizadores, con especificidad baja a media, cuyos patrones de interacción, si bien coinciden más de lo esperado por efecto del azar, están poco superpuestos. La proximidad de la red estudiada con un patrón de tablero de ajedrez es acorde con esta descripción. Este tipo de ordenación, al igual que las características anteriores, refleja una disyunción de los patrones de interacción de las especies de plantas y de polinizadores que puede ser causada por restricciones fenotípicas, etológicas, fenológicas y/o espaciales que acotan las posibilidades de interacción (Ulrich 2009). Los procesos relacionados con estas disyunciones y sus implicaciones se discuten en los próximos párrafos.

IV. Procesos estructuradores de la red:

La influencia de la morfología en los patrones de interacción de las especies ha sido demostrada en varias redes mutualistas (Stang *et al.* 2006, 2007; Rezende *et al.* 2007a; Cocucci *et al.* 2009; Vizentin-Bugoni *et al.* 2014; González-Castro *et al.* 2015). En las redes de polinización, las interacciones están principalmente limitadas por las dimensiones de la corola y de la probóscide/pico y/o cuerpo de los animales (Jordano 1987). Estas son las características que les permiten a los visitantes florales acceder a las recompensas ofertadas contactando las estructuras sexuales de las flores (Jordano 1987). La mayoría de las especies de plantas en la comunidad estudiada, por ejemplo, presentaron flores de formas abiertas (plato, embudo, cepillo) accesibles para diversos vectores. Las interacciones estuvieron limitadas en especies como *Rosenbergiodendron formosum* y *Tillandsia flexuosa* que mostraron flores tubulares accesibles solo para polinizadores con probóscides o lenguas largas como los esfíngidos y los colibríes respectivamente. La misma situación se observó en *Capparis hastata* f. *coccolobifolia*: sus flores tipo cepillo, aunque permiten el acceso al polen y al néctar a un grupo variado de visitantes, solo pueden ser polinizadas por esfíngidos y colibríes debido a sus dimensiones. La estructura de la red observada, por lo tanto, puede ser explicada por la probabilidad de ajuste fenotípico entre las especies. De hecho, la correlación positiva entre el largo floral y el índice de discriminación de las especies de plantas sugiere que esta variable restringe el número de especies polinizadoras.

La morfología, sin embargo, no es suficiente por si sola para explicar la alta especificidad que mostró la red de polinización estudiada en este trabajo. Hubo muchas interacciones posibles desde el punto de vista morfológico que no se vieron realizadas. Especies como *Coccoloba caracasana* y *Copernicia tectorum*, ambas con flores de pequeñas dimensiones, coincidentes fenológicamente (capítulo I - fenología), mostraron ensambles de polinizadores totalmente distintos. Esto puede deberse a diferencias en otras características posiblemente relacionadas con los atractivos y/o recompensas de las flores. En este sentido, las señales visuales (colores, guías florales), la composición química de los aromas, el tipo, cantidad y/o calidad de las recompensas ofertadas por las flores pueden ocasionar disyunciones en los patrones de interacción de las especies de plantas (Johnson *et al.* 2005; Van der Niet *et al.* 2010; Peter & Johnson 2014). El modo de polinización y/o el comportamiento de los polinizadores también pueden ser determinantes de interacciones más especializadas (Vásquez *et al.* 2009). En las flores tipo bandera de *Senna bicapsularis*, por ejemplo, solamente las abejas zumbadoras del género *Xylocopa* pueden liberar el polen de las anteras poricidas y contactar el estigma. Lo anterior sugiere que las variaciones relacionadas con los atractivos y/o recompensas de la flor, así como con las características etológicas de los animales, en ocasiones pueden ser iguales o incluso más determinantes de los patrones de interacción observados que la morfología de las especies.

Las variaciones espacio-temporales de las especies, aunque no fueron exploradas en este trabajo, también pueden estar relacionadas con los patrones de interacción observados (Jordano 1987; Johnson 2008; Santamaría & Méndez 2013; Peter & Johnson 2014; Vizentin-Bugoni *et al.* 2014). Las posibilidades de encuentro interespecífico, por ejemplo, pueden verse reducidas si la distribución al azar que mostraron los períodos de floración de las especies con formas florales y clases de polinizadores comunes (capítulo I - fenología) va de la mano con un patrón fenológico similar o más segregado dentro de las clases de polinizadores. Esto explicaría la baja conectancia entre especies. Asimismo, si los polinizadores pueden desplazarse más allá de la zona inundable probablemente utilicen recursos de la vegetación xerófila circundante. Es decir, pueden disponer de más recursos que los representados en la comunidad estudiada lo que también explicaría la baja conectividad de esta red. La conectancia incluso podría ser menor a la registrada en este trabajo ya que se sabe que este parámetro disminuye a medida que aumenta el número de especies que interactúan en la red (Jordano *et al.* 2009).

La disyunción de los patrones de interacción de las especies, bien sea por restricciones fenotípicas, etológicas, fenológicas y/o espaciales, ha sido relacionada con varios procesos o causas últimas. Por ejemplo, con la disminución de la pérdida de polen en estigmas heteroespecíficos, del bloqueo

estigmático con polen impropio y de la formación de híbridos estériles o poco vigorosos en las especies de plantas. Así como con la reducción de la competencia interespecífica en plantas y polinizadores (Blüthgen *et al.* 2007; Ulrich 2009; Blüthgen 2010; Dormann *et al.* 2011). La distancia filogenética entre las especies también ha sido relacionada con esta configuración (Vásquez *et al.* 2009). El efecto de la filogenia se refleja en la diversidad de adaptaciones para la polinización en las especies de plantas y de recursos utilizados por los polinizadores, así como en la fenología y en la distribución de las especies (Vásquez *et al.* 2009). Sin embargo, su influencia suele ser menor que la de los procesos ecológicos subyacentes (Rezende *et al.* 2007b; Vásquez *et al.* 2009). De cualquier manera, los resultados de este trabajo sugieren que los patrones de interacción observados no fueron generados por efecto del azar, sino que obedecen a procesos ecológicos y/o filogenéticos que promovieron la disyunción de las interacciones, en parte, por las restricciones fenotípicas de las especies. Estas serían las causas próximas de la estructura de la red de polinización. Aunque no se descarta, dada la heterogeneidad ambiental de los humedales (Downing 1991), el efecto de las variaciones espacio-temporales de las especies. Estas variaciones pueden disminuir el solapamiento en los patrones de interacción de las especies y en consecuencia la conectancia entre plantas y polinizadores.

V. Efecto de las extinciones locales en la estructura de la red:

La proximidad de los valores de robustez de las plantas y de los polinizadores frente a la pérdida de sus mutualistas refleja la simetría que caracteriza a esta red de polinización tanto en el número de especies de animales y plantas como en los niveles de especificidad de ambos grupos. El efecto de las extinciones locales, ya sea que se produzcan por orden creciente de abundancia o de manera aleatoria, fue más o menos similar entre ambos grupos de especies, y tanto para las plantas como para los polinizadores fue mayor en el segundo escenario. Esto se debe a que en las secuencias de extinciones aleatorias se extraen de manera indiscriminada especies con muchos y pocos enlaces lo que aumenta el número de extinciones secundarias, más aún si las redes están poco conectadas. En este sentido, la robustez de la red estudiada, en ambos escenarios, fue menor que la registrada en otras redes mutualistas más conectadas y con interacciones anidadas (Memmott *et al.* 2004; Santamaría & Méndez 2013). La robustez de estas redes fue máxima (0.9-1) ante una secuencia favorable de extinciones (en orden creciente de abundancia) y mayor que 0.8 ante una secuencia de extinciones aleatorias (Memmott *et al.* 2004; Santamaría & Méndez 2013). Esto evidencia que una baja redundancia disminuye la robustez de las redes frente a perturbaciones que involucren la pérdida de especies.

Más allá de las extinciones locales, existe otra perturbación que puede afectar la estructura de las redes de interacción: la invasión de especies (Vidal

& Ramírez 2005; Morales *et al.* 2009; Valido *et al.* 2011). Las especies invasoras pueden desplazar por competencia a las nativas provocando una simplificación estructural en la red y aumentando la dependencia de sus mutualistas en el agente invasor. De hecho, esta puede ser la causa de que la abeja introducida *Apis mellifera* aglutine la mayoría de las interacciones con las especies de plantas estudiadas. *A. mellifera* es muy eficiente en la explotación de polen y néctar, recursos que requiere para mantener sus colonias (Valido *et al.* 2011). La presencia de esta especie en la red también puede ser la causa de la proximidad del patrón de interacción observado con una configuración de tablero de ajedrez ya que este patrón ha sido asociado con la competencia interespecífica (Diamond 1975).

Desde otro punto de vista, la presencia de una especie invasora supergeneralista puede ser positiva para la biota. Si la especie invasora es capaz de reemplazar a las especies extintas o en retroceso posiblemente atenúe el efecto de la pérdida de mutualistas para el resto de la comunidad (Morales *et al.* 2009; Valiente-Banuet *et al.* 2015). La robustez de la comunidad de plantas estudiada entonces podría ser más alta que lo previsto en las secuencias de extinciones ya que muchas especies que pierden a sus polinizadores podrían librarse de la extinción local gracias a la presencia de *Apis mellifera* en la red de interacciones. Aunado a esto, existen especies que pueden hacer frente a la extinción de su mutualista gracias a otras adaptaciones (Bond 1994; Waser *et al.* 1996). Por ejemplo, las especies de plantas con reproducción vegetativa, agamospermia y/o autopolinización (Ej: *Ludwigia leptocarpa*, ver Capítulo III) y los polinizadores que pueden incluir en sus dietas recursos distintos a las flores (Ej: algunas avispas, dípteros y lepidópteros) (Faegri & van der Pijl 1979). Estas características también estarían subestimando la robustez predicha en las secuencias de extinciones. Aunque esto no desestima que la pérdida de las interacciones originales pueda tener efectos perjudiciales en los niveles de adecuación de los organismos así como en la dinámica y persistencia de las comunidades en el tiempo ecológico.

CONCLUSIONES

La composición de la fauna polinizadora en este humedal es similar a la registrada en otras comunidades tropicales de tierras bajas. La simetría en el número de especies de plantas y animales, así como en los niveles de especificidad de ambas partes, coincide con lo esperado en comunidades poco diversas. La estructura de la red de polinización sustenta la premisa de que las interacciones en los humedales están organizadas de forma altamente especializada. La morfología parece ser una de las causas próximas de este patrón, sin embargo, la relación con la fenología también debe ser explorada. Dada la baja conectancia entre especies y la alta especificidad global de las

interacciones, la red puede ser poco robusta frente a eventos estocásticos de pérdida de especies y/o interacciones. Si este patrón es común en los humedales deberían priorizarse las acciones de conservación en estos ecosistemas, no solo las dirigidas a la protección de especies individuales, sino también las destinadas a preservar la diversidad de interacciones mutualistas y sus servicios ecosistémicos derivados.

LITERATURA CITADA

Almeida-Neto, M., Loyola, R.D., Ulrich, W., Guimarães, P. & Guimarães, Jr. P. R. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*. 117: 1227–1239

Almeida-Neto, M. & Ulrich, W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*. 26: 173–178.

Andrade, G., Damasceno-Júnior, G.A., Casagrande, J. C. & Bagnatori, A.L. 2012. Structure of two communities dominated by *Copernicia alba* and associations with soil and inundation in pantanal wetland, Brazil. *Oecologia Australis*. 16(4): 846-858.

Barrios, Y. 2007. Vegetación y flora acuática vascular de la ciénaga “El Mene”, Municipio Santa Rita, Estado Zulia, Venezuela. Trabajo especial de grado para optar al título de Licenciada en Biología. Universidad del Zulia. Maracaibo, Venezuela.

Barrios, Y. & Ramírez, N. 2008. Depresión por exogamia y biología reproductiva de *Nymphaea ampla* (Salisb.) DC. (Nymphaeaceae). *Acta Bot. Venez.* 31 (2): 539-556.

Barrios, Y. & Ramírez, N. 2011. Caracterización reproductiva de la comunidad de plantas de una isla coralina (Cayo Borracho, Parque Nacional Morrocoy, Venezuela). *Acta Bot. Venez.* 34 (2): 257-287.

Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C. J. & Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 100: 9383-9387.

Bascompte, J., Jordano & Olesen, J. M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*. 312: 431-433.

Bawa, K.S., Bullock, S.H, Perry, D.R., Coville, R.E & Grayum, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *Amer. J. Bot.* 72(3): 346-356.

Bawa, K.S. 1990. Plant-Pollinator Interactions in Tropical Rain Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21: 399-422.

Blüthgen, N., Menzel, F. & Blüthgen, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*. 6 (9): 1-12.

Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B. & Blüthgen N. 2007. Specialization, constraints and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology*. 17: 1–6.

Blüthgen, N., Frund, J. Vásquez, D. & Menzel, F. 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits?. *Ecology*. 89(12): 3387–3399.

Blüthgen, N. 2010. Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist’s guide. *Basic and Applied Ecology*. 11: 185–195.

Bond, W.J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 344: 83-90.

- Burnham, K. P. & Anderson, D.R. 2002.** Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach (2nd ed.), Springer-Verlag.
- Cardel, Y. & Koptur, S. 2010.** Effects of florivory on the pollination of flowers: an experimental field study with a perennial plant. *Int. J. Plant Sci.* 171(3):283–292.
- Cocucci, A., Morcé, M. & Sérsic, A. 2009.** Restricciones mecánicas en las interacciones planta-polinizador: estudio de casos en plantas polinizadas por esfíngidos. En: Medel, R., Aizen, M. & Zamora, R. (editores). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile. 399 pp.
- Cruden, R. W. 1972.** Pollinators in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees. *Science*. 176:1439-40
- Devy, M. S. & Davidar, P. 2003.** Pollination systems of trees in Kakachi, a mid-elevation wet evergreen forest in Western Ghats, India. *Amer. J. Bot.* 90(4): 650–657.
- Diamond, J. M. 1975.** Assembly of species communities. In: Cody, M. & Diamond, J.M. Eds. *Ecology and Evolution of Communities*, Belknap Press, Harvard, MA, 342-444.
- Dormann, C., Gruber, B. & Fründ, J. 2008.** Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*. 8(2): 8-11.
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N. & Gruber, B. 2009.** Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*. 2: 7-24.
- Dormann, C. F. 2011.** How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology*. 1, 1–20.
- Downing, J. A. 1991.** Biological Heterogeneity in Aquatic Ecosystems. In: Kolasa, J. & Pickett, S. *Ecological Heterogeneity*. Springer-Verlag New York, Inc.
- Dunne, J. A., Williams, R. J. & Martínez, N. D. 2002.** Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Science USA*. 99: 12917–12922.
- Erdos, P. & Renyi, A. 1959.** On random graphs. *Publicationes Mathematicae Debrecen*. 6, 290-297.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979.** *Principles of Pollination Ecology*. 3rd. Ed. (Ser. Ed. Pergamon Press), New York. 291 pp.
- Theodore H. Fleming, T. H., Geiselman, C. & Kress, J. 2009.** The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany*. 104: 1017–1043.
- Frankie, G. W. 1975.** Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. pp. 192–209. In: Gilbert, L. E. & Raven, P. H. (eds). *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin.
- Frankie, G. W., Opler, P. A. & Bawa, K.S. 1976.** Foraging behavior of solitary bees: implications for outcrossing of a neotropical forest tree species. *J. Ecol.* 64: 1049-57.
- Frankie, G., Haber, W., Opler, P. & Bawa, K. 1983.** *Characteristic and organization of the large bee pollination system in the Costa Rica dry forest*. In: Handbook of experimental pollination biology. (Eds: Jones, C; Little, R) Van Nostrand Reinhold Inc. New York, pp. 411-447.

- Gómez, J. M. & Perfectti, F. 2009.** Diversidad de polinizadores, generalización ecológica y conservación de plantas. En: Medel, R., Aizen, M. & Zamora, R. (editores). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile. 399 pp.
- Gómez, J. M. & Zamora, R. 2006.** Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. En: Waser, N. & Ollerton, J. *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization*. The University of Chicago Press. 445 pp.
- González-Castro, A., Yang, S., Nogales, M. & Carlo, T. 2015.** Relative importance of phenotypic trait matching and species' abundances in determining plant–avian seed dispersal interactions in a small insular community. *AoB PLANTS*. 7: plv017; doi:10.1093/aobpla/plv017
- Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. 2013.** EcoSimR. Version 1.00. <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>
- Gotelli, N. J. & Ulrich, W. 2012.** Statistical challenges in null model analysis. *Oikos* 121: 171-180.
- Gottsberger, G., Camargo, M. F. & Silberbauer-Gottsberger, I. 1988.** A bee-pollinated tropical community: The beach dune vegetation of Ilha de Sao Luis, Maranhao, Brazil. *Bot. Jahrb. Syst.* **109**:469-500.
- Guimarães, P. R., Rico-Gray, V., Oliveira, P. S., Izzo, T. J., dos Reis, S. F. & Thompson, J. N. 2007.** Interaction structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current Biology*. 17: 1797-803.
- Guimera, R. & Amaral, L. A. N. 2005.** Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*. 433: 895-900.
- Haber, W. A & Frankie, G. W. 1989.** A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica*. 21:155-72.
- Heithaus, E. R. 1979.** Community structure of neotropical flower visiting bees and wasp: diversity and phenology. *Ecology*. 60:190-202.
- Horn, H. S. 1996.** Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *Amer. Nat.* 100: 419-424.
- Janzen, D. H. 1971.** Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. *Science*. 171:203-5
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E. 2000.** Generalization versus specialization in plant pollination systems. *TREE*. 15(4): 140-143.
- Johnson, S.D., Steiner, K.E. & Kaiser, R. 2005.** Deceptive pollination in two subspecies of *Disaspathulata* (Orchidaceae) differing in morphology and floral fragrance. *Plant Syst. Evol.* 255(1):87-98.
- Johnson, S.D. 2008.** Pollination ecotypes of *Satyriumhallackii* (Orquidaceae) in South Africa. *Bot. J. Linn. Soc.* 123(3):225 - 235.
- Jordano, P. 1978.** Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am. Nat.* (129):657-667.
- Jordano, P, Vásquez, D & Bascompte, J. 2009.** Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: Medel, R., Aizen, M. & Zamora, R. (editores). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile. 399 pp.

- Kress, W.J. & Beach, J.H. 1994.** Flowering plant reproductive systems. In: McDade LA, Bawa KS, Hespdenheide H, Hartshorn G, eds. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. Chicago: University of Chicago Press, 161–182.
- 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
- Levin, S.A. 1970.** Community equilibria and stability, and extension of the competitive exclusion principle. *Amer. Naturalist* 104: 413-423.
- Lewinsohn, T. M & Prado, P.I. 2006.** Structure in plant-animal interaction assemblages. *OIKOS*. 113:174-784.
- Machado, I.C. & Lopes, A.V. 2004.** Floral Traits and Pollination Systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. *Annals of Botany*. 94: 365–376.
- Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Pires, M. M. & Bittencourt, L. F. 2013.** MODULAR: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets. arXiv:1304.2917.
- Mello, M.A., de Mendonça Santos, G.M., Mechi, M.R. & Hermes, M.G. 2011.** High generalization in flower-visiting networks of social wasps. *Acta Oecologic.* 37:37-42.
- Memmott, J., Waser, M. N. & Price, M. P. 2004.** Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London*. B 271: 2605-2611.
- Mitsch, W.J. & Gosselink, J.G. 2007.** *Wetlands*. John Wiley & Sons Inc. NY. USA.
- Morales, C., Traveset, A. & Ramírez, N. 2009.** Especies invasoras y mutualismos planta-animal. En: Medel, R., Aizen, M. & Zamora, R. (editores). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile. 399 pp.
- Nassar, J. M., Ramírez, N. & Linares, O. 1997.** Comparative pollination biology of Venezuelan columnar Cacti and the role of nectar-feeding bats in their reproduction. *Amer. J.Bot.* 84:918-927.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L. & Jordano, P. 2007.** The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 104: 19891-19896.
- Oliveira, P.E. & Gibbs, P.E. 2001.** Pollination and Reproductive Biology in Cerrado Plant Communities. *Plant Ecology*. 153:73–85.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, P. M. H. & Wagner, H. 2013.** *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Parrish, J. & Bazzaz, F. 1979.** Difference in Pollination niche relationship in early and late successional plant communities. *Ecology*. 60:597-610.
- Peter, C. & Johnson, S. 2014.** A pollinator shift explains floral divergence in an orchid species complex in South Africa. *Annals of Botany*. 113: 277–288.
- Phelps, W. H. & Meyer de Schauensee, R. 1994.** *Una guía de las aves de Venezuela*. Editorial Ex Libris. Caracas. 484 pp.
- Pianka, E. 1973.** The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4:53-74.
- R Development Core Team. 2008.** *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <http://www.R-project.org>.

- Ramírez, N. 1989.** Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la alta Guayana Venezolana. *Biotropica*. 21:319-330.
- Ramírez, N. 1992.** Especificidad de los sistemas de polinización en una comunidad arbustiva de la Guayana Venezolana. *Ecotropicos*. 5(1):1-19.
- Ramírez, N. & Brito, Y. 1992.** Pollination biology in a palm swamp community in the Venezuelan Central Plain. *Bot. J. Linn. Soc.* 110 (4):277 - 302.
- Ramírez, N. 1993.** Estratificación de los sistemas de polinización en un arbustal de la Guayana Venezolana. *Rev. Biol. Trop.* 41 (3): 471-481.
- Ramírez, N. 2004a.** Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variations in time and space. *Bot. J. Linn. Soc.* 145: 1–16.
- Ramírez, N. 2004b.** Ecology of pollination in a tropical Venezuelan savanna. *Plant Ecology*. 173: 171–189.
- Ramírez, N., Nassar, J., Salas, G., Briceño, H., Valera, L. & Garay, V. 2015.** Reconsideración de la biología floral y polinización de *Pachira quinata* (Jacq.) W. Alverson (Malvaceae: Bombacoideae). *Acta Bot. Venez.* 38 (1): 19-37.
- Rezende, E., Jordano, P. & Bascompte, J. 2007a.** Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos*. 116: 1919–1929.
- Rezende, E., Lavabre, J., Guimarães, P., Jordano, P. & Bascompte, J. 2007b.** Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*. 448: 925–928.
- Roubik, D.W. 1982.** The ecological impact of nectar-robbing bee and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. *Ecology*. 63: 354-360.
- Sakamoto, Y., Ishiguro, M. & Kitagawa G. 1986.** Akaike Information Criterion Statistics. D. Reidel Publishing Company.
- Santamaría, S. & Méndez, M. 2013.** Cómo conservar las interacciones entre polinizadores y plantas en ecosistemas de alta montaña con ayuda de la teoría de redes complejas. *Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012*. pp. 111-122.
- Seres, A. & Ramírez, N. 1995.** Biología floral y polinización de algunas monocotiledóneas de un bosque nublado venezolano. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 61-81.
- Silberbauer-Gottsberger, L. & Gottsberger, G. 1988.** A polinização das plantas do Cerrado. *Rev. Bras. Biol.* 48:651–663.
- Stang, M., Klinkhamer, P.G.L. & van der Meijden E. 2006.** Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant–flower visitor web. *Oikos*. 112: 111–121.
- Stang, M., Klinkhamer, P.G.L. & van der Meijden E. 2007.** Asymmetric specialization and extinction risk in plant–flower visitor webs: a matter of morphology or abundance?. *Oecologia*. 151: 442–453.
- Stevens, H. & Wagner, H. 2013.** Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Stiles, F. G. 1975.** Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*. 56:285- 10.

- Stone, L. & Roberts, A. 1992.** Competitive exclusion or species aggregation? An aid in deciding. *Oecologia*, 91, 419-24.
- Ulrich, W. 2009.** Ecological interaction networks: prospects and pitfalls. *EcologicalQuestions*.11: 17 – 25. DOI: 10.2478/v10090-009-0014-z
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M.C. & Jordano, P. 2011.** Interacciones entre plantas y polinizadores en el Parque Nacional del Teide: consecuencias ecológicas de la introducción masiva de la abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae). *Proyectos de investigación en parques nacionales: 2007-2010*. pp. 205-231.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcantara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M. B., García, D., Gómez, J.M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J.R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P.J., Traveset, A., Verdú, M. & Zamora, R. 2015.** Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*. 29: 299–307.
- Van Der Niet, T., Jürgens, A. & Johnson, S.D. 2010.** Pollinators, floral morphology and scent chemistry in the southern African orchid genus *Schizochilus*. *South African Journal of Botany*. 76: 726–738.
- van Dulmen, A. 2001.** Pollination and phenology of flowers in the canopy of two contrasting rain forest types in Amazonia, Colombia. *Plant Ecology*. 153:73–85.
- Vazquez, D., Blüthgen, N., Cagnolo, L. & Chacoff, N. 2009.** Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*. 103: 1445–1457.
- Vazquez, D. 2012.** Ecolnet: Miscellaneous functions for analysis of ecological interaction networks. R package version 0.1-9. <http://www.mendoza-conicet.gov.ar/interaccio/cursos/redes2012>.
- Vidal, M. & Ramírez, N. 2005.** Especificidad y nicho de polinización de especies de plantas de un bosque deciduo secundario. *Ecotropicos*. 18(2):73-88.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P.K. & Sazima, M. 2014.** Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proc. R. Soc. B*. 281: 20132397.
- Waser, N.M, Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M. & Ollerton, J. 1996.** Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*. 77(4): 1043-1060.
- Xena de Enrech, N. & Madriz, R. 1994.** Aspectos de la biología de polinización en el bosque enano de la cima del “Cerro Copey” (Isla de Margarita). *Acta Bot. Venez.* 17:35-68.

FIGURAS - CAPÍTULO II
PATRONES DE INTERACCIÓN PLANTA-POLINIZADOR

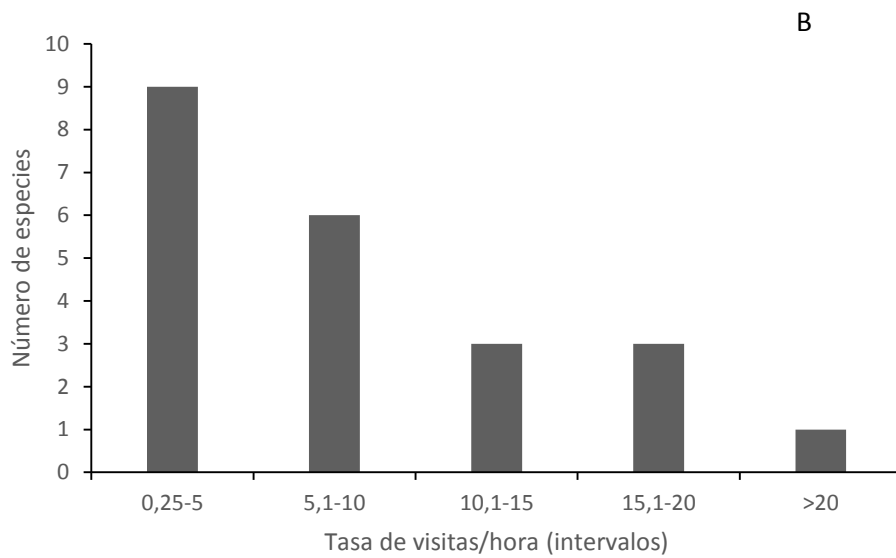
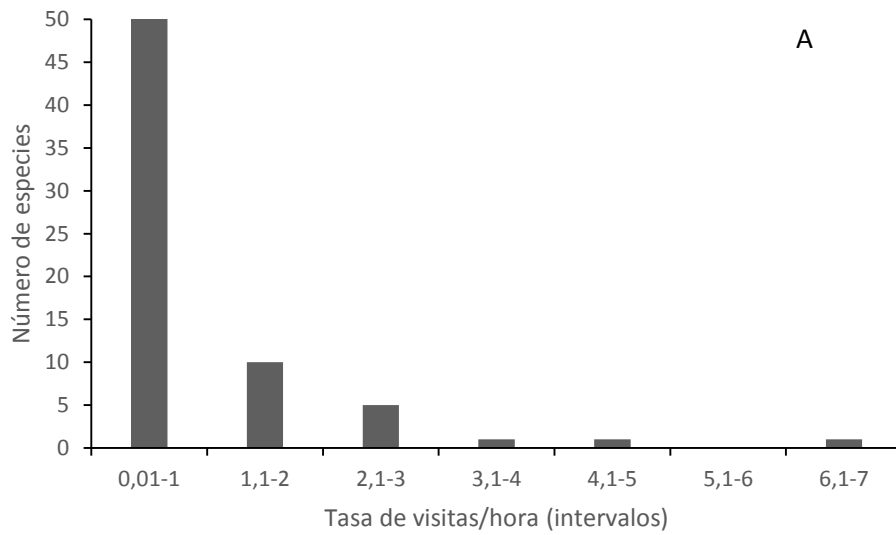


Figura 1. Distribución de las frecuencias de visitas de las especies de animales antófilos (A) y en las especies de plantas (B).

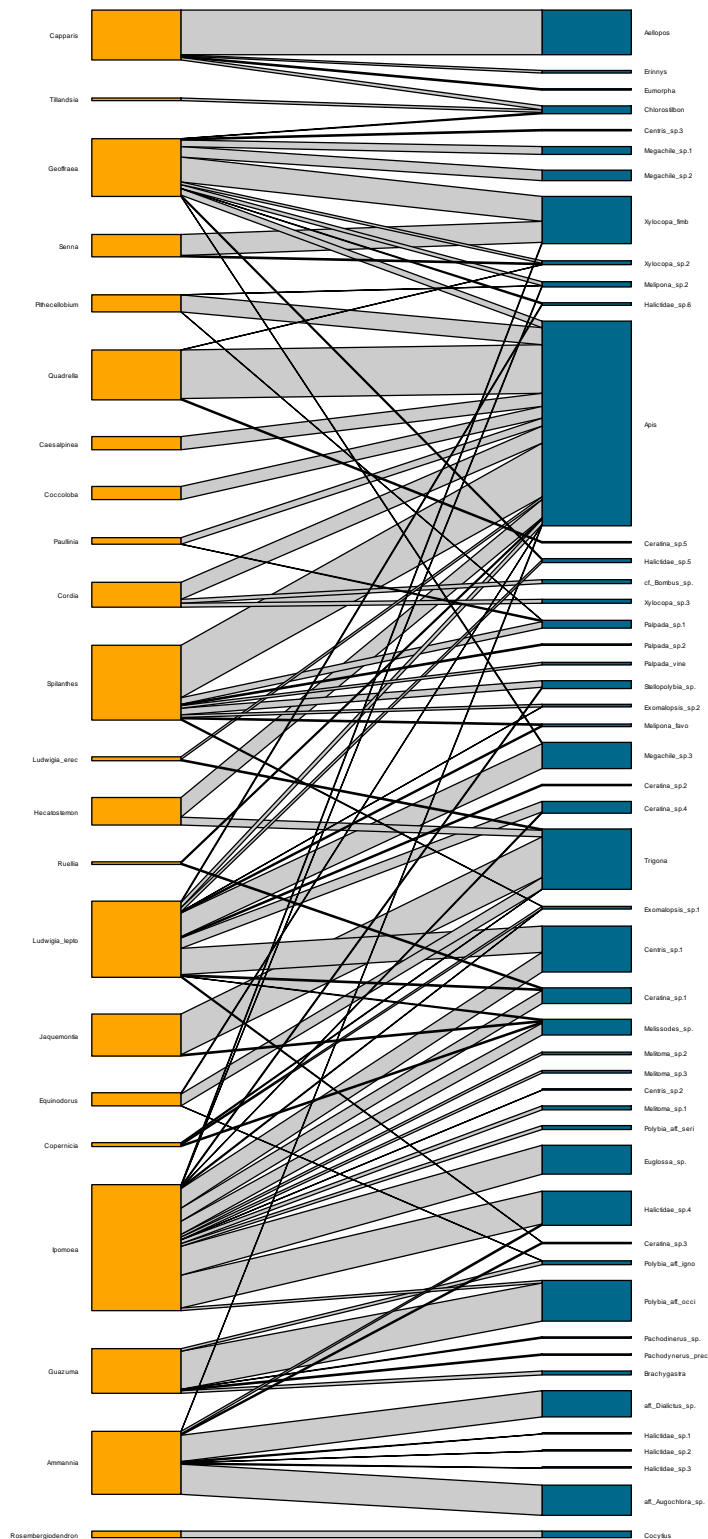


Figura 2. Estructura de la red de plantas (22 spp.) y polinizadores (49 spp.) de la comunidad estudiada. Los nodos de la izquierda representan las especies de plantas y los de la derecha las especies polinizadoras. El grosor de cada nodo es proporcional al número de interacciones registradas para cada especie. Los nombres completos de las especies pueden consultarse en las tablas 2 y 3. La red está representada de acuerdo con el método “cca” de la función “plotweb” del paquete “Bipartite” de R 2.05.

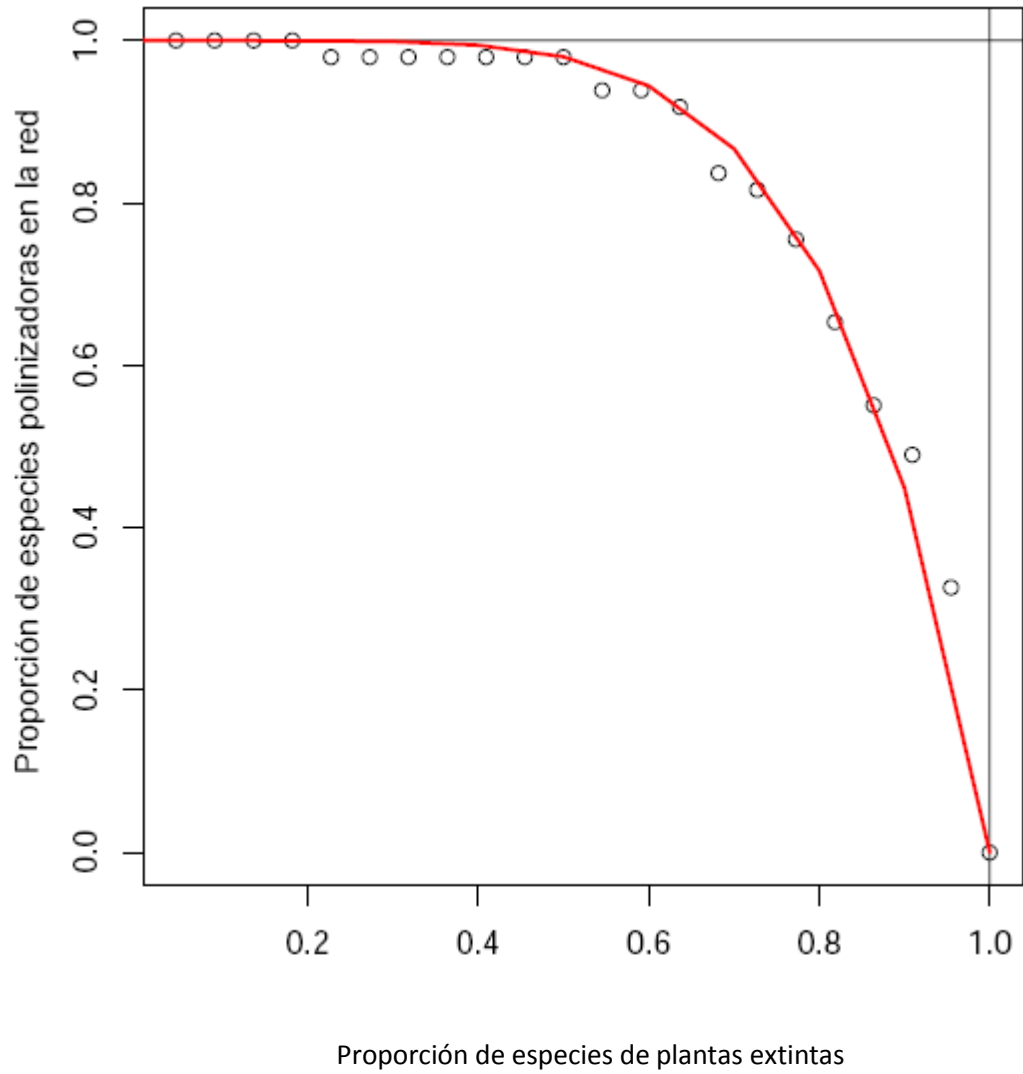


Figura 3. Robustez de las especies de polinizadores ante la pérdida de especies de plantas por orden creciente de abundancia.

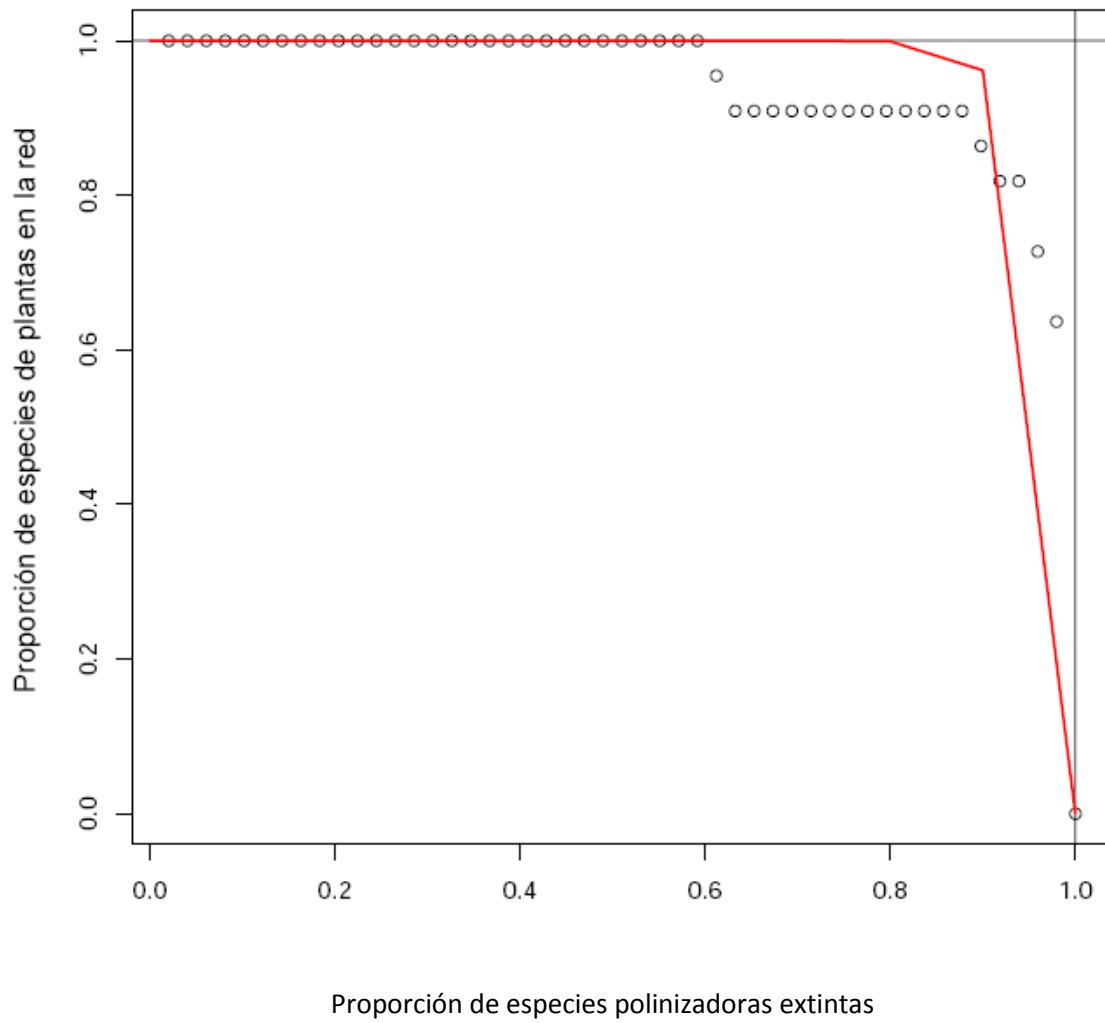


Figura 4. Robustez de las especies de plantas ante la pérdida de especies polinizadoras por orden creciente de abundancia.

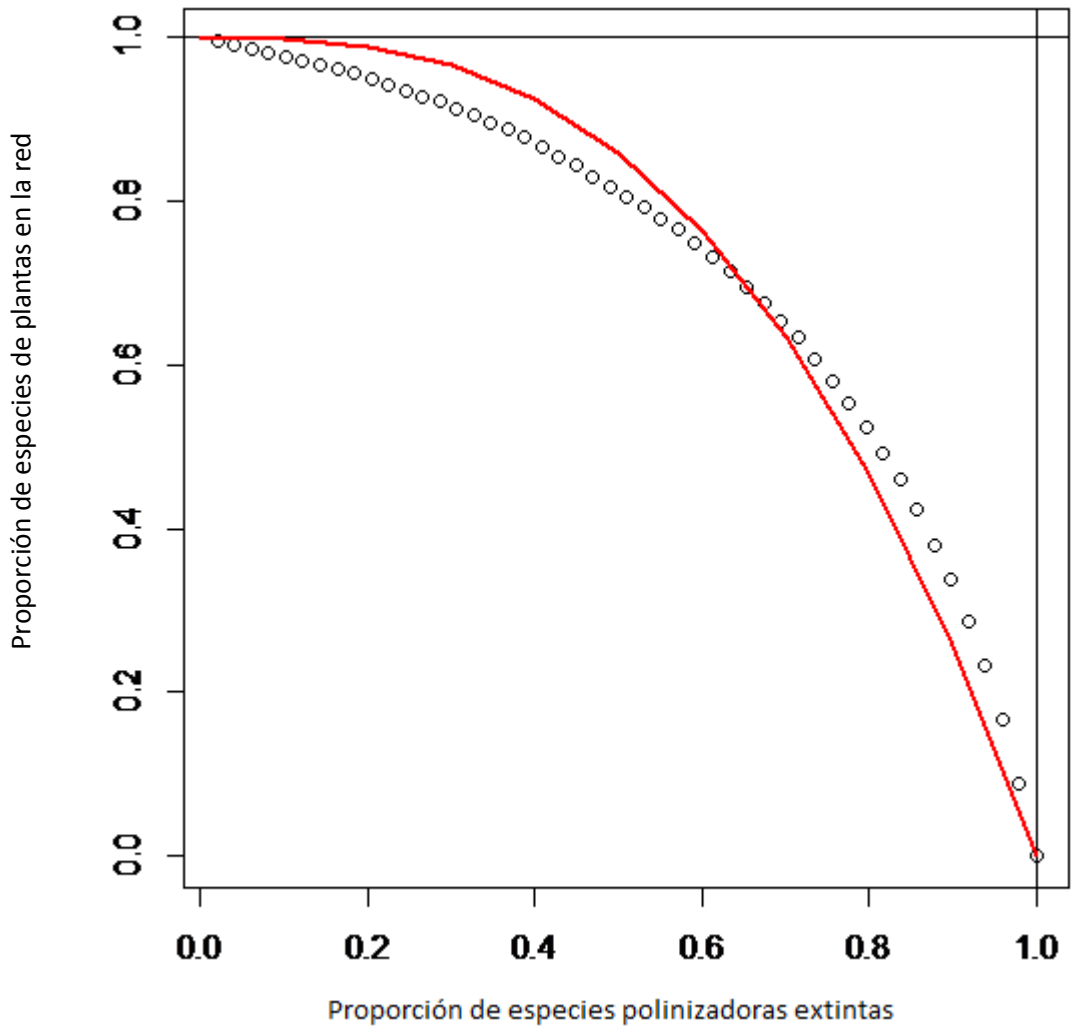


Figura 5. Robustez de las especies de plantas ante la pérdida aleatoria de especies polinizadoras.

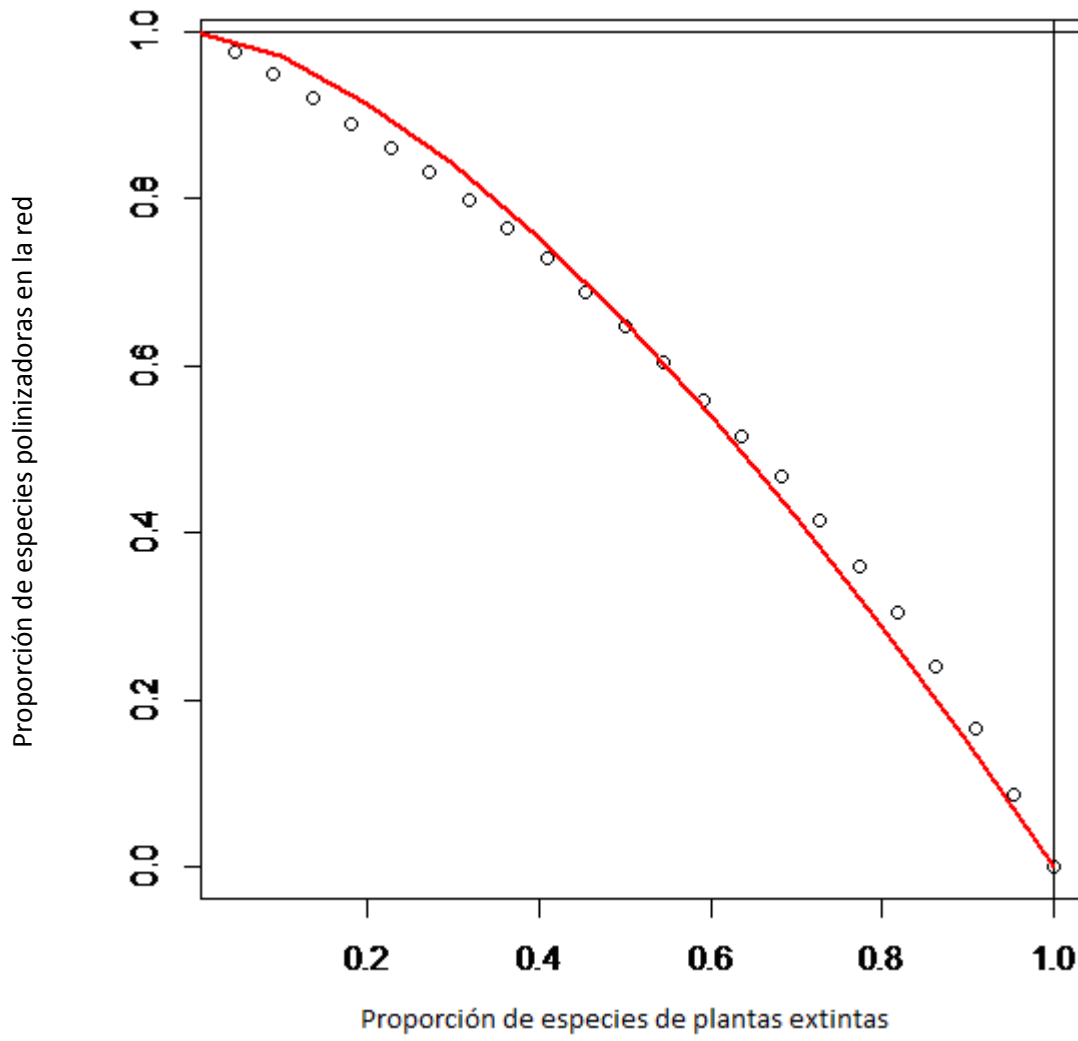


Figura 6. Robustez de las especies polinizadoras ante la pérdida aleatoria de especies de plantas.

TABLA - CAPÍTULO II
PATRONES DE INTERACCIÓN PLANTA-POLINIZADOR

Tabla 1. Criterios para la selección de las especies estudiadas. En cada caso es señalada la familia, forma de vida y tipo de polinización. Las especies escogidas presentaron características morfológicas florales asociadas con la polinización biótica (zoófilas), fueron total o parcialmente dependientes de los polinizadores para la reproducción y contaron con suficientes registros de observaciones. Las mismas son señaladas con un asterisco (*).

Familia	Especie	Forma de vida	Tipo de polinización
Acanthaceae	<i>Ruellia paniculata</i> L. *	Sufrútice	Biótica
Alismataceae	<i>Echinodorus floribundus</i> (Seub.) Seub. *	Hierba	Biótica
Apocynaceae	<i>Cryptostegia grandiflora</i> R. Br.	Trepadora	Biótica (registros insuficientes)
Araceae	<i>Lemna aequinoctialis</i> Welwitsch	Hierba	Autopolinización (registros insuficientes)
Araceae	<i>Lemna ecuadoriensis</i> Landolt. s.l.	Hierba	Autopolinización (registros insuficientes)
Araceae	<i>Pistia stratiotes</i> L.	Hierba	Autopolinización (registros insuficientes)
Arecaceae	<i>Copernicia tectorum</i> (Kunth) Mart. *	Árbol	Biótica
Asteraceae	<i>Spilanthes urens</i> Jacq. *	Hierba	Biótica
Boraginaceae	<i>Cordia dentata</i> Poir. *	Árbol	Biótica
Bromeliaceae	<i>Tillandsia flexuosa</i> Sw. *	Epífita	Biótica
Capparaceae	<i>Capparis hastata</i> f. <i>coccolobifolia</i> (Mart. ex Eichler) H. H. Iltis & Dugand. *	Árbol	Biótica
Capparaceae	<i>Quadrella odoratissima</i> (Jacq.) Hutch. *	Árbol	Biótica
Convolvulaceae	<i>Ipomoea carnea</i> spp. <i>fistulosa</i> (Choise) D' Austin. *	Arbusto	Biótica
Convolvulaceae	<i>Jacquemontia pentanthos</i> (Jacq.) G. Don *	Trepadora	Biótica
Cyperaceae	<i>Cyperus articulatus</i> L.	Hierba	Abiótica (viento)
Cyperaceae	<i>Cyperus odoratus</i> L.	Hierba	Abiótica (viento)
Cyperaceae	<i>Eleocharis mutata</i> (L.) Roem. & Schult.	Hierba	Abiótica (viento)
Fabaceae	<i>Caesalpinia coriacea</i> Pépin *	Árbol	Biótica
Fabaceae	<i>Geoffraea spinosa</i> Jacq. *	Árbol	Biótica
Fabaceae	<i>Neptunia plena</i> (L.) Benth.	Sufrútice	Biótica (registros insuficientes)
Fabaceae	<i>Pithecellobium lanceolatum</i> (Humb. & Bonpl. Ex Willd.) Benth. *	Árbol	Biótica

Fabaceae	<i>Senna bicapsularis</i> (L.) Irwin and Barneby. *	Arbusto	Biótica
Fabaceae	<i>Sesbania exasperata</i> H.B.K.	Arbusto	Biótica (registros insuficientes)
Fabaceae	<i>Vachellia macracantha</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Seigler & Ebinger	Árbol	Biótica (registros insuficientes)
Flacourtiaceae	<i>Hecatostemon completus</i> (Jacq.) Sleumer *	Arbusto	Biótica
Hydrocharitaceae	<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl. ex. Willd) Heine	Hierba	Abiótica (viento)
Lythraceae	<i>Ammannia auriculata</i> Willd. *	Hierba	Biótica
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. *	Árbol	Biótica
Menispermaceae	<i>Odontocarya hastata</i> Barneby	Trepadora	¿?
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea</i> aff. <i>amazomun</i> Mart. & Succ.	Hierba	Biótica (registros insuficientes) Autopolinización previa a la antesis (Autógama obligada)(Barrios & Ramírez 2008)
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea pulchella</i> DC.	Hierba	Biótica
Onagraceae	<i>Ludwigia erecta</i> (L.) Hara *	Sufrútice	Biótica, Autopolinización tardía (Capítulo III)
Onagraceae	<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.) Hara *	Sufrútice	Abiótica (viento)
Poaceae	<i>Sporobolus virginicus</i> (L.) Kunth	Hierba	Biótica
Polygonaceae	<i>Coccoloba caracasana</i> Meisn. *	Árbol	Biótica (registros insuficientes)
Polygonaceae	<i>Ruprechtia ramiflora</i> (Jacq.) C.A.Mey.	Árbol	Biótica
Rubiaceae	<i>Rosenbergiodendron formosum</i> (Jacq.) Fagerl. *	Arbusto	Biótica
Sapindaceae	<i>Paullinia cururu</i> L. *	Trepadora	Biótica
Typhaceae	<i>Typha domingensis</i> Pers.	Hierba	Abiótica (viento)

Tabla 2. Visitantes florales y polinizadores de las especies de plantas estudiadas. En cada caso se señala la función de cada agente, las dimensiones del cuerpo, así como de la probóscide o pico, y el índice de discriminación (d) (Blüthgen *et al.* 2006) de los polinizadores.

Orden	Función	Dimensiones (\bar{X}) (cm)			d
		Largo cuerpo	Ancho cuerpo	Largo probóscide/pico	
Familia					
Especie					
Coleoptera					
Meloidae					
Indet. sp. 1	V	ND	ND	ND	—
Diptera					
Bibionidae					
Indet. sp. 1	V	ND	ND	ND	—
Stratiomyidae					
Indet. sp.1	V	ND	ND	ND	—
Syrphidae					
<i>Palpada</i> sp. 1	P	1.4 ± 0	0.5 ± 0	ND	0.42
<i>Palpada</i> sp. 2	P	1.2 ± 0	0.5 ± 0	ND	0.19
<i>Palpada vinetorum</i> (Fabricius)	P	1.3 ± 0	0.7 ± 0	ND	0.30
Hymenoptera					
Antophoridae					
<i>Centris</i> sp. 1	P	1 ± 0	0.6 ± 0	1.0	0.49
<i>Centris</i> sp. 2	PP	ND	ND	ND	0.00
<i>Centris</i> sp. 3	PP	ND	ND	ND	0.14
<i>Ceratina</i> sp. 1	P	1 ± 0	0.5 ± 0	0.3	0.41
<i>Ceratina</i> sp. 2	P	ND	ND	ND	0.09
<i>Ceratina</i> sp. 3	P	ND	ND	ND	0.15
<i>Ceratina</i> sp. 4	P	1 ± 0	0.3 ± 0	ND	0.46
<i>Ceratina</i> sp. 5	P	0.8 ± 0	0.3 ± 0	ND	0.17
<i>Euglossa</i> sp.	P	1.1 ± 0	0.6 ± 0	1.0	0.53

Continuación Tabla 2.

Orden	Función	Dimensiones (\bar{X}) (cm)			d
		Largo cuerpo	Ancho cuerpo	Largo probóscide/pico	
Familia					
Especie					
<i>Exomalopsis</i> sp. 1	P	ND	ND	ND	0.49
<i>Exomalopsis</i> sp. 2	PP	ND	ND	ND	0.18
<i>Melissodes</i> sp.	P	1.3 ± 0	0.7 ± 0	0.6	0.37
<i>Melitoma</i> sp. 1	P	1 ± 0	0.5 ± 0	0.5	0.23
<i>Melitoma</i> sp. 2	P	0.9 ± 0	0.5 ± 0	0.5	0.19
<i>Melitoma</i> sp. 3	P	0.8 ± 0	0.5 ± 0	0.5	0.19
<i>Xylocopa fimbriata</i> Fabricius	P	3 ± 0.2	2 ± 0	1.0	0.77
<i>Xylocopa</i> sp. 2	P	2.5 ± 0	1.6 ± 0.2	0.9	0.30
<i>Xylocopa</i> sp. 3	P	ND	ND	1.0	0.59
Apidae					
<i>Apis mellifera</i> L.	P	1 ± 0	0.5 ± 0	0.6	0.74
cf. <i>Bombus</i> sp.	P	ND	ND	ND	0.59
Crabronidae					
<i>Trypoxylon</i> sp.	V	ND	ND	ND	—
Halictidae					
aff. <i>Augochlora</i> sp.	P	0.7 ± 0	0.3 ± 0	ND	0.76
aff. <i>Dialictus</i> sp.	P	0.5 ± 0	0.3 ± 0	ND	0.73
Indet sp. 1	PP	ND	ND	ND	0.13
Indet sp. 2	PP	ND	ND	ND	0.13
Indet sp. 3	PP	ND	ND	ND	0.13
Indet sp. 4	P	0.8 ± 0	0.3 ± 0	ND	0.51
Indet sp. 5	PP	1 ± 0	0.3 ± 0	ND	0.28
Indet sp. 6	PP	0.6 ± 0	0.2 ± 0	ND	0.14
Megachilidae					
<i>Megachile</i> sp. 1	P	1.2 ± 0	0.5 ± 0	0.5	0.52

Continuación Tabla 2.

Orden	Función	Dimensiones (\bar{X}) (cm)			d
		Largo cuerpo	Ancho cuerpo	Largo probóscide/pico	
Familia					
Especie					
<i>Megachile</i> sp. 2	P	0.9 ± 0	0.3 ± 0	0.4	0.57
<i>Megachile</i> sp. 3	P	1.2 ± 0	0.5 ± 0	0.5	0.63
Meliponae					
<i>Melipona favosa</i> (Fabricius)	P	1 ± 0	0.5 ± 0	0.5	0.18
<i>Melipona</i> sp. 2	P	1 ± 0	0.5 ± 0	0.4	0.32
<i>Trigona</i> sp.	P	0.8 ± 0	0.4 ± 0	ND	0.9
Sphecidae					
<i>Campsomeris</i> sp.	V	ND	ND	ND	—
Indet sp. 1	V	ND	ND	ND	—
Indet sp. 2	V	1.4 ± 0	0.5 ± 0	ND	—
Vespidae					
<i>Brachygastra</i> aff. <i>lecheguana</i> (Latreille)	P	0.8 ± 0	0.5 ± 0	ND	0.44
Indet sp. 2	V	1.3 ± 0	0.5 ± 0	ND	—
<i>Omicron</i> sp. 1	V	1 ± 0	0.4 ± 0	ND	—
<i>Omicron</i> sp. 2	V	ND	ND	ND	—
<i>Pachodynerus</i> sp.	P	1.1 ± 0	0.5 ± 0	ND	0.19
<i>Pachodynerus</i> <i>praecox</i> (Saussure)	P	0.9 ± 0	0.4 ± 0	ND	0.19
<i>Pepsis</i> sp.	V	ND	ND	ND	—
<i>Polybia</i> aff. <i>ignobilis</i> (Haliday)	P	1.4 ± 0	0.4 ± 0	ND	0.42
<i>Polybia</i> aff. <i>occidentalis</i> (Olivier)	P	1.1 ± 0	0.3 ± 0	ND	0.84
<i>Polybia myrmecophila</i> Ducke	V	ND	ND	ND	—
<i>Polybia</i> aff. <i>sericea</i> (Olivier)	P	ND	ND	ND	0.23
<i>Stellopolybia</i> sp.	P	1.5 ± 0	0.5 ± 0	ND	0.39
<i>Zethus</i> sp. 1	V	ND	ND	ND	—

Continuación Tabla 2.

Orden	Función	Dimensiones (\bar{X}) (cm)			d
		Largo cuerpo	Ancho cuerpo	Largo probóscide/pico	
Familia					
Especie					
<i>Phoebis sennae</i> (L.)	V	ND	ND	ND	—
Indet. sp. 1	V	ND	ND	ND	—
Riodinidae					
Indet. sp. 1	V	0.8 ± 0	2.4 ± 0.1	0.8	—
Sphingidae					
<i>Eumorpha vitis vitis</i> (L.)	PP	ND	4.8 ± 0.3*	4.3*	0.17
<i>Cocytius antaeus</i> (Drury)	P	ND	8.5 ± 0.2*	13.9*	1
<i>Aellopos fadus fadus</i> (Cramer)	P	2.9 ± 0.1	6.3 ± 0.2	1.7	0.95
<i>Erinnys obscura</i> (Fabricius)	PP	3 ± 0	5.9 ± 0	2.1	0.33
Apodiformes (aves)					
Trochilidae					
<i>Chlorostilbon mellisugus</i> L.	P	6.8**	ND	1.5**	0.62

Indet: especie indeterminada, ND: información no disponible, P: polinizador legítimo, PP: polinizador potencial, V: visitante floral.

*De acuerdo con Haber & Frankie (1989).

** De acuerdo con Phelps & Meyer de Schauensee (1994).

Tabla 3. Dimensiones y formas florales, clases de polinizadores, tipos de visitas recibidas e índices de discriminación (*d*) (Blüthgen *et al.* 2006) de las especies de plantas estudiadas.

Especie	Dimensiones florales (cm)		Forma floral	Clases de polinizadores	Tipo de visita recibida	<i>d</i>
	Diámetro externo ($\bar{X} \pm DE$)	Largo ($\bar{X} \pm DE$)				
<i>Ammannia auriculata</i>	0.30 ± 0.03	0.53 ± 0.06	Plato a tazón	Abejas	Oligofílico	0.93
<i>Caesalpinia coriacea</i>	ND	ND	Bandera	Abejas	Monofílico	0.27
<i>Capparis hastata</i> f. <i>coccolobifolia</i>	6.57 ± 1.95	5.15 ± 1.17	Cepillo	Esfíngidos-Aves	Polifílico	0.98
<i>Coccoloba caracasana</i>	0.50 ± 0.00	0.50 ± 0.00	Plato a tazón	Abejas	Monofílico	0.27
<i>Copernicia tectorum</i>	0.23 ± 0.02	0.29 ± 0.01	Plato a tazón	Abejas	Oligofílico	0.59
<i>Cordia dentata</i>	1.27 ± 0.17	1.19 ± 0.16	Embudo	Abejas	Monofílico	0.47
<i>Echinodorus floribundus</i>	2.52 ± 0.63	0.84 ± 0.25	Plato a tazón	Abejas – Avispas	Oligofílico	0.50
<i>Geoffraea spinosa</i>	0.89 ± 0.13	1.26 ± 0.19	Bandera	Abejas-Aves	Polifílico	0.67
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0.39 ± 0.04	0.60 ± 0.01	Plato a tazón	Avispas	Monofílico	0.97
<i>Hecatostemon completus</i>	1.38 ± 0.21	1.00 ± 0.07	Cepillo	Abejas	Oligofílico	0.28
<i>Ipomoea carnea</i> spp. <i>fistulosa</i>	5.38 ± 0.82	5.44 ± 0.43	Embudo	Abejas - Avispas	Oligofílico	0.81
<i>Jacquemontia pentanthos</i>	ND	ND	Embudo	Abejas	Oligofílico	0.84
<i>Ludwigia erecta</i>	0.75 ± 0.18	0.93 ± 0.17	Plato a tazón	Abejas	Oligofílico	0.05
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	1.44 ± 0.24	1.3 ± 0.14	Plato a tazón	Abejas	Oligofílico	0.75
<i>Paullinia cururu</i>	0.31 ± 0.05	0.37 ± 0.04	Plato a tazón	Abejas-Dípteros	Polifílico	0.21
<i>Pithecellobium lanceolatum</i>	4.33 ± 1.14	1.5 ± 0.50	Cepillo	Abejas-Dípteros	Polifílico	0.29
<i>Quadrella odoratissima</i>	1 ± 0	1.5 ± 0	Cepillo	Abejas	Oligofílico	0.45
<i>Rosenbergiodendron formosum</i>	5.72 ± 1.00	8.32 ± 0.81	Tubo	Esfíngidos	Monofílico	1
<i>Ruellia paniculata</i>	ND	ND	Embudo	Abejas	Oligofílico	0.20
<i>Senna bicapsularis</i>	1.83 ± 0.28	1.44 ± 0.44	Bandera	Abejas	Monofílico	0.75
<i>Spilanthes urens</i>	1.37 ± 0.24	1.32 ± 0.14	Embudo	Abejas-Avispas-Dípteros	Polifílico	0.55
<i>Tillandsia flexuosa</i>	0.49 ± 0.02	3.67 ± 1.00	Tubo	Aves	Monofílico	0.82

ND: no disponible

ANEXO - CAPÍTULO II
PATRONES DE INTERACCIÓN PLANTA-POLINIZADOR

Anexo 1. Visitantes florales y polinizadores de 22 de especies de plantas. Para cada especie de planta se señala el número de horas de observación, la tasa de visitas de cada agente, el número promedio de granos de polen por individuo, el lugar de transporte, si la carga contacta con el estigma receptivo, la función del visitante con base en las características anteriores, la proporción del polen transportado correspondiente con el de la especie de planta visitada, el índice de especificidad de cargas (IECP) y el índice promedio de especificidad de transporte de polen (IETP) de los animales.

Especie de planta	Horas de observación	Visitante floral	Nº visitas/hora	Polen/individuo	Lugar de transporte	Contacta estigma receptivo	Función	Proporción de polen transportado	IECP	IETP
<i>Ammannia auriculata</i>	9	aff. <i>Augochlora</i> sp.	5.11	12944.44	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1
		aff. <i>Dialictus</i> sp.	4.44	27208.33	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1
		<i>Apis mellifera</i>	0.11	2750	T, Ext (v)	Si	P	1	1	1
		<i>Ceratina</i> sp. 3	0.22	0	—	Si	PP	—	—	—
		Halictidae Indet. sp. 1	0.11	0	—	Si	PP	—	—	—
		Halictidae Indet. sp. 2	0.11	0	—	Si	PP	—	—	—
		Halictidae Indet. sp. 3	0.11	0	—	Si	PP	—	—	—
		Halictidae Indet. sp. 4	0.33	2000	Ab (v)	Si	P	1	1	1
		<i>Polybia</i> aff. <i>occidentalis</i>	2	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia myrmecophila</i>	0.22	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Zethus</i> sp. 2	0.11	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Zethus</i> sp. 3	0.11	0	—	No	VF	—	—	—
<i>Caesalpinia coriacea</i>	3	<i>Apis mellifera</i>	6.33	ND	ND	Si	P	—	—	—
<i>Capparis hastata</i> f. <i>coccolobifolia</i>	23	<i>Aellopos fadus fadus</i>	2.91	7475	Pr, C, T, Ext	Si	P	0.99	0.4	0.45
		<i>Ceratina</i> sp. 2	0.13	Abundante	T, Ab, Ext (v)	No	VF	—	—	—

Continuación Anexo 1.

Especie de planta	Horas de observación	Visitante floral	Nº visitas/hora	Polen/individuo	Lugar de transporte	Contacta estigma receptivo	Función	Proporción de polen transportado	IECP	IETP
		<i>Ceratina</i> sp. 3	0.13	Abundante	T, Ab, Ext (v)	No	VF	—	—	—
		<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	0.21	ND	C	Si	PP	—	—	—
		<i>Erinnys obscura</i>	0.13	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Eumorpha vitis vitis</i>	0.04	0	—	Si	PP	—	—	—
		Hesperiidae Indet. sp. 1	0.43	0	—	No	VF	—	—	—
		Hesperiidae Indet. sp. 2	0.21	0	—	No	VF	—	—	—
		Hesperiidae Indet. sp. 3	0.04	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Melissodes</i> sp.	0.13	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Pepsis</i> sp.	0.04	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Phoebis sennae</i>	0.47	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Spodoptera</i> sp. 1	1	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Trigona</i> sp.	0.47	Abundante	T, Ab, Ext (v)	No	VF	—	—	—
		<i>Xylocopa fimbriata</i>	0.04	ND	ND	No	VF	—	—	—
<i>Coccoloba caracasana</i>	3	<i>Apis mellifera</i>	6.33	ND	ND	Si	P	—	—	—
<i>Copernicia tectorum</i>	10	<i>Exomalopsis</i> sp. 1	0.3	1000	—	Si	P	1	1	1
		<i>Melissodes</i> sp.	0.2	1000	—	Si	P	1	1	1
		<i>Polybia</i> aff. <i>ignobilis</i>	0.2	0	—	No	VF	—	—	—

Continuación Anexo 1.

Especie de planta	Horas de observación	Visitante floral	Nº visitas/hora	Polen/individuo	Lugar de transporte	Contacta estigma receptivo	Función	Proporción de polen transportado	IECP	IETP
<i>Cordia dentata</i>	6	<i>Polybia sericea</i>	0.5	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Stellopolybia</i> sp.	0.2	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Trigona</i> sp.	0.1	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Agraulis vanillae</i>	0.33	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Anartia amathea</i>	0.33	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Anartia jatrophae</i>	0.33	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Apis mellifera</i>	4.5	20000	—	Si	P	1	1	1
		<i>Ascia monuste monuste</i>	0.66	0	—	No	VF	—	—	—
		cf. <i>Bombus</i> sp.	1	ND	ND	Si	P	—	—	—
		Hesperiidae Indet. sp. 1	0.5	0	—	No	VF	—	—	—
		Hesperiidae Indet. sp. 2	0.5	0	—	No	VF	—	—	—
		Hesperiidae Indet. sp. 3	0.33	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Phoebis sennae</i>	1.83	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia myrmecophila</i>	0.66	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Xilocopa</i> sp. 3	1	ND	ND	Si	P	—	—	—
<i>Equinodorus floribundus</i>	5	<i>Apis mellifera</i>	0.2	89750	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.99	0.5	0.87
		<i>Polybia</i> aff. <i>ignobilis</i>	0.2	0	—	Si	PP	—	—	—

Continuación Anexo 1.

Especie de planta	Horas de observación	Visitante floral	Nº visitas/hora	Polen/individuo	Lugar de transporte	Contacta estigma receptivo	Función	Proporción de polen transportado	IECP	IETP
<i>Geoffraea spinosa</i>	9.5	<i>Trigona</i> sp.	3.4	84250	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.99	0.7	0.75
		<i>Apis mellifera</i>	1.05	54375	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1
		<i>Centris</i> sp. 3	0.1	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	0.1	ND	ND	Si	PP	—	—	—
		Halictidae Indet. sp. 5	0.1	0	—	Si	PP	—	—	—
		Halictidae Indet. sp. 6	0.1	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Megachile</i> sp. 1	1.15	2698000	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.99	0.8	0.87
		<i>Megachile</i> sp. 2	1.57	473350	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1
		<i>Megachile</i> sp. 3	0.1	20000	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1
		<i>Melipona</i> sp. 2	0.63	106875	T, Ab, Ext	Si	P	1	1	1
		<i>Stellopolybia</i> sp.	0.1	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Xylocopa fimbriata</i>	3.89	5389350	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.99	0.4	0.35
		<i>Xylocopa</i> sp. 2	0.42	2037750	C,T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.99	0.8	0.87
<i>Guazuma ulmifolia</i>	14.5	<i>Brachygastra</i> aff. <i>lechehuana</i>	0.34	1000	T (d, v)	Si	P	1	1	1
		<i>Omicron</i> sp. 1	0.06	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Omicron</i> sp. 2	0.06	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Pachodynerus praecox</i>	0.06	3500	T (d, v)	Si	P	1	1	1
		<i>Pachodynerus</i> sp.1	0.06	15000	T, (d, v)	Si	P	1	1	1

Continuación Anexo 1.

Especie de planta	Horas de observación	Visitante floral	Nº visitas/hora	Polen/individuo	Lugar de transporte	Contacta estigma receptivo	Función	Proporción de polen transportado	IECP	IETP
		<i>Polybia aff. ignobilis</i>	0.34	2200	T, Ext (d, v)	Si	P	1	1	1
		<i>Polybia aff. occidentalis</i>	3.86	175	Ext	Si	P	1	1	1
		<i>Polybia myrmecophila</i>	0.27	0	—	No	VF	—	—	—
		Sphecidae Indet.	0.06	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Zethus sp. 2</i>	0.06	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Zethus sp. 3</i>	0.06	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Zethus sp. 4</i>	0.06	0	—	No	VF	—	—	—
<i>Hecatostemon completus</i>	13.5	<i>Apis mellifera</i>	2.14	45350	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1
		<i>Brachygastra aff. lecheguana</i>	0.51	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia aff. ignobilis</i>	1.33	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia aff. occidentalis</i>	12.81	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia sericea</i>	1.55	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Trigona sp.</i>	0.81	25000	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1
		<i>Zethus sp.1</i>	0.59	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Zethus sp. 4</i>	0.07	0	—	No	VF	—	—	—
<i>Ipomoea carnea spp. fistulosa</i>	18	Bibionidae Indet.	0.05	0	—	No	Vf	—	—	—
		<i>Campsomeris sp.</i>	0.05	0	—	No	VF	—	—	—

Continuación Anexo 1.

Especie de planta	Horas de observación	Visitante floral	Nº visitas/hora	Polen/individuo	Lugar de transporte	Contacta estigma receptivo	Función	Proporción de polen transportado	IECP	IETP
		<i>Centris</i> sp. 1	1.61	131.2	C, T, Ab, Ext (d, v)	Si	P	1	1	1
		<i>Centris</i> sp. 2	0.05	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Ceratina</i> sp. 1	1.11	383.33	C,T, Ab, Ext (d, v)	Si	P	1	1	1
		<i>Ceratina</i> sp. 4	0.05	5750	T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.99	1	1
		<i>Euglossa</i> sp.	2.38	345	C, T, Ab, Ext (d, v)	Si	P	0.38	0.7	0.75
		<i>Exomalopsis</i> sp. 1	0.05	0	—	Si	PP	—	—	—
		Halictidae Indet. sp. 4	2.72	1200	T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.98	0.5	0.5,
		Hesperiidae Indet. sp. 1	0.05	0	—	No	VF	—	—	—
		Hesperiidae Indet. sp. 2	0.05	0	—	No	VF	—	—	—
		Hesperiidae Indet. sp. 3	0.05	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Melipona</i> sp. 2	0.05	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Melissodes</i> sp.	1.05	166.66	Ab (v)	Si	P	1	1	1
		<i>Melitoma</i> sp. 2	0.22	820.42	C,T, Ab, Ext (d, v)	Si	P	1	1	1
		<i>Melitoma</i> sp.1	0.27	64.2	C,T, Ab, Ext (d, v)	Si	P	1	1	1
		<i>Melitoma</i> sp.3	0.22	42.75	C,T, Ab, Ext (d, v)	Si	P	1	1	1
		Meloidae Indet.	0.05	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia</i> aff. <i>ignobilis</i>	0.66	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia</i> aff. <i>occidentalis</i>	0.22	10	T, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1

Continuación Anexo 1.

Especie de planta	Horas de observación	Visitante floral	Nº visitas/hora	Polen/individuo	Lugar de transporte	Contacta estigma receptivo	Función	Proporción de polen transportado	IECP	IETP
		<i>Polybia myrmecophila</i>	0.22	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia sericea</i>	0.27	72.4	C,T, Ab, Ext (d, v)	Si	P	1	1	1
		<i>Stellopolybia</i> sp.	0.05	44	C,T, Ab, Ext (d, v)	Si	P	1	1	1
		<i>Trypoxylon</i> sp.	0.11	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Xylocopa fimbriata</i>	0.11	1000	C,T, Ab, Ext (d, v)	Si	P	1	1	1
<i>Jacquemontia pentanthos</i>	1.5	<i>Melissodes</i> sp.	0.66	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Stellopolybia</i> sp.	0.66	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Trigona</i> sp.	40.66	0	—	Si	PP	—	—	—
<i>Ludwigia erecta</i>	10	<i>Apis mellifera</i>	0.4	ND	ND	Si	PP	—	—	—
		<i>Polybia</i> aff. <i>occidentalis</i>	0.8	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Trigona</i> sp.	0.1	5750	T, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	13	<i>Apis mellifera</i>	0.53	20000	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1
		<i>Brachygastra</i> aff. <i>lecheguana</i>	0.3	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Centris</i> sp. 1	3.07	20000	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1
		<i>Ceratina</i> sp. 1	0.07	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Ceratina</i> sp. 2	0.07	Abundante	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	—	—	—
		<i>Ceratina</i> sp. 3	0.07	Abundante	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	—	—	—
		<i>Ceratina</i> sp. 4	1.23	Abundante	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	—	—	—

Continuación Anexo 1.

Especie de planta	Horas de observación	Visitante floral	Nº visitas/hora	Polen/individuo	Lugar de transporte	Contacta estigma receptivo	Función	Proporción de polen transportado	IECP	IETP
		<i>Exomalopsis</i> sp. 2	0.07	0	—	Si	PP	—	—	—
		Halictidae Indet. sp. 5	0.38	0	—	Si	PP	—	—	—
		Halictidae ndet. sp. 6	0.15	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Megachile</i> sp. 3	2.84	20000	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1
		<i>Melipona favosa</i>	0.07	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Melissodes</i> sp.	0.07	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Polybia</i> aff. <i>ignobilis</i>	0.07	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Stellopolybia</i> sp.	0.53	0	—	No	VF	—	—	—
<i>Paullinia cururu</i>	3	<i>Apis mellifera</i>	3.33	58700	Ext	Si	P	1	1	1
		<i>Palpada</i> sp.1	0.33	0	—	Si	PP	—	—	—
<i>Pithecellobium lanceolatum</i>	5	<i>Apis mellifera</i>	5	143200	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.99	0.6	0.62
		<i>Brachygastra</i> aff. <i>lechehuana</i>	2.4	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Melipona</i> sp. 2	0.2	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Palpada</i> sp.1	0.2	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Polybia</i> aff. <i>ignobilis</i>	0.4	0	—	No	VF	—	—	—
		Stratiomyidae indet.	0.2	0	—	No	VF	—	—	—
<i>Quadrella odoratissima</i>	11.5	<i>Apis mellifera</i>	6.34	47825	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.99	0.8	0.87

Continuación Anexo 1.

Espece de planta	Horas de observación	Visitante floral	Nº visitas/hora	Polen/individuo	Lugar de transporte	Contacta estigma receptivo	Función	Proporción de polen transportado	IECP	IETP
		<i>Brachygastra</i> aff. <i>lechehuana</i>	0.17	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Ceratina</i> sp. 5	0.08	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Pachodinerus praecox</i>	0.34	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Pachodynerus</i> sp. 1	0.26	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Palpada</i> sp. 1	0.08	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia</i> aff. <i>ignobilis</i>	2.26	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia</i> aff. <i>occidentalis</i>	4.34	0	—	No	VF	—	—	—
		Sphecidae Indet. sp. 2	0.08	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Stellopolybia</i> sp.	0.17	0	—	No	VF	—	—	—
		Vespidae Indet. sp. 2	0.08	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Xylocopa</i> sp. 2	0.08	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Zethus</i> sp. 1	0.08	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Zethus</i> sp. 2	0.43	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Zethus</i> sp. 3	0.08	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Zethus</i> sp. 4	0.34	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Zethus</i> sp. 5	0.43	0	—	No	VF	—	—	—
<i>Rosenbergiodendron formosum</i>	8	<i>Cocytius antaeus</i>	1.12	5000	T (v)	Si	P	1	1	1
<i>Ruellia paniculata</i>	7.5	<i>Agraulis vainillae</i>	0.66	0	—	No	VF	—	—	—

Continuación Anexo 1.

Especie de planta	Horas de observación	Visitante floral	Nº visitas/hora	Polen/individuo	Lugar de transporte	Contacta estigma receptivo	Función	Proporción de polen transportado	IECP	IETP
		<i>Anartia amathea</i>	0.26	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Anartia jatrophae</i>	0.13	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Apis mellifera</i>	0.26	20000	—	Si	P	1	1	1
		<i>Ascia monuste monuste</i>	3.2	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Ceratina</i> sp. 1	0.26	500	Ext	Si	P	1	1	1
		<i>Eurema venusta</i>	0.4	0	—	No	VF	—	—	—
		Hesperiidae Indet sp. 1	2.66	0	—	No	VF	—	—	—
		Hesperiidae Indet sp. 2	2	0	—	No	VF	—	—	—
		Hesperiidae Indet sp. 3	0.4	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Junonia evarete</i>	0.13	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Phoebis sennae</i>	3.86	0	—	No	VF	—	—	—
		Riodinidae Indet.	2	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Urbanus</i> sp.	0.4	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Zethus</i> sp. 5	0.13	0	—	No	VF	—	—	—
<i>Senna bicapsularis</i>	15	<i>Xylocopa fimbriata</i>	2.13	18723250	C, Ab, Ext (v)	Si	P	0.99	0.6	0.5
		<i>Xylocopa</i> sp. 2	0.13	1000000	C, Ab, Ext (v)	Si	P	1	1	1
<i>Spilanthes urens</i>	14.5	<i>Agraulis vanillae</i>	0.41	0	—	No	VF	—	—	—

Continuación Anexo 1.

Especie de planta	Horas de observación	Visitante floral	Nº visitas/hora	Polen/individuo	Lugar de transporte	Contacta estigma receptivo	Función	Proporción de polen transportado	IECP	IETP
		<i>Anartia amathea</i>	0.13	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Anartia jatrophae</i>	0.34	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Apis mellifera</i>	5.44	8700	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.17	0.4	0.41
		<i>Ascia monuste monuste</i>	0.41	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Dryadula phaetusa</i>	0.06	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Exomalopsis</i> sp. 1	0.06	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Exomalopsis</i> sp. 2	0.2	0	—	Si	PP	—	—	—
		<i>Heliconius eratus</i>	0.06	0	—	No	VF	—	—	—
		Hesperiidae Indet sp. 1	1.35	0	—	No	VF	—	—	—
		Hesperiidae Indet sp. 2	0.68	0	—	No	VF	—	—	—
		Hesperiidae Indet sp. 3	0.34	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Junonia evarete</i>	0.34	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Melipona favosa</i>	0.2	7916.66	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.66	0.5	0.5
		<i>Palpada</i> sp. 1	0.68	32225	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.36	0.4	0.45
		<i>Palpada</i> sp. 2	0.13	223750	C, T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.98	0.5	0.5
		<i>Palpada vinetorum</i>	0.27	750	T, Ab, Ext (v)	Si	P	0.82	0.66	0.5
		<i>Phoebis sennae</i>	0.06	0	—	No	VF	—	—	—

Continuación Anexo 1.

Especie de planta	Horas de observación	Visitante floral	Nº visitas/hora	Polen/individuo	Lugar de transporte	Contacta estigma receptivo	Función	Proporción de polen transportado	IECP	IETP
		Pieridae Indet.	0.06	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia aff. ignobilis</i>	0.06	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia aff. occidentalis</i>	0.13	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Polybia myrmecophila</i>	0.13	0	—	No	VF	—	—	—
		Riodinidae Indet.	0.75	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Stellopolybia</i> sp.	0.68	200	T, Ext (d, v)	Si	P	0.38	0.66	0.5
		Stratiomyiidae Indet.	0.2	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Urbanus</i> sp. 1	0.06	0	—	No	VF	—	—	—
		<i>Urbanus</i> sp. 2	0.34	0	—	No	VF	—	—	—
<i>Tillandsia flexuosa</i>	3.5	<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	1.42	Abundante	C	Si	P	—	—	—
		<i>Phoebis sennae</i>	1.42	0	—	No	VF	—	—	—

Ab: abdomen, C: cabeza, d: dorsal, Ext: extremidades, ND: no disponible, P: polinizador, PP: polinizador potencial, Pr: probóscide, T: tórax, v: ventral, VF: visitante floral.

CAPITULO III
EFICIENCIA REPRODUCTIVA: FACTORES LIMITANTES.

EFICIENCIA REPRODUCTIVA DE LAS ANGIOSPERMAS DE UN BOSQUE INUNDABLE: FACTORES LIMITANTES.

RESUMEN

La producción de frutos y semillas en las angiospermas puede estar limitada por varios factores. Entre ellos se han señalado la insuficiencia de polen y el costo de las estructuras reproductivas. También se ha indicado que las especies hermafroditas producen un exceso de flores que contribuye únicamente a aumentar la aptitud masculina de la planta (hipótesis de donación de polen) y que la reacción de autoincompatibilidad bloquea la germinación de tubos polínicos compatibles (hipótesis de autoincompatibilidad). En este trabajo se exploró la asociación de estos factores con la eficiencia reproductiva de 25 spp. de plantas de una comunidad inundable. Para explorar el efecto de la insuficiencia de polen se comparó la producción de frutos y semillas entre categorías de visitas (polifilia, oligofilia y monofilia), bajo el supuesto de que la disponibilidad de tubos polínicos compatibles aumenta desde especies polifílicas a monofílicas. Igualmente se hicieron comparaciones a nivel de formas de vida y de síndromes de dispersión de semillas para explorar si el aumento del costo de las estructuras reproductivas desde especies herbáceas a arbóreas, y desde especies anemócoras/hidrocoras a zoocoras, efectivamente disminuye la eficiencia reproductiva. Las comparaciones a nivel de sistemas sexuales (hermafroditismo, monoecia, y dioecia) y de sistemas reproductivos (autogamia, xenogamia) permitieron examinar las hipótesis de donación de polen y de autoincompatibilidad respectivamente. Asimismo las correlaciones entre la eficiencia reproductiva y el nivel de especificidad de polinización, el número de óvulos por flor y la biomasa asignada a frutos y semillas permitieron dilucidar cuáles son las variables asociadas con la producción de frutos y semillas. Las hipótesis de insuficiencia de polen y de donación de polen estuvieron poco sustentadas en este trabajo ya que la producción de frutos no varió significativamente entre tipos de visitas ni entre sistemas sexuales. Los resultados indicaron que la eficiencia reproductiva de las especies en esta comunidad está principalmente limitada por el número y costo de las estructuras reproductivas, específicamente por el número de flores por inflorescencia, de óvulos por flor y por la biomasa asignada a frutos y semillas. Los bajos valores de biomasa de los frutos y/o semillas de las especies herbáceas, autogamas y/o con dispersión abiótica parecen determinar la mayor eficiencia reproductiva que presentaron estas especies en comparación con sus contrapartes arbóreas, xenogamas y/o zoocóricas. Aunque no se descarta el efecto negativo de las reacciones de autoincompatibilidad en las especies xenogamas, hermafroditas, adicogamas y no hercogamas.

Palabras clave: Producción de frutos y semillas, niveles de aborto, biomasa de frutos y semillas.

INTRODUCCIÓN

La producción de frutos y semillas en las angiospermas puede estar limitada por varios factores. Entre ellos se han señalado la insuficiencia de polen por la escasez de polinizadores y/o la baja especificidad de la interacción, la sobreproducción de flores como atracción y/o compensación ante la impredecibilidad del ambiente, y el aborto selectivo de frutos y semillas (Stephenson 1981; Bawa & Web 1984; Sutherland & Delph 1984; Galen *et al.* 1985; Richards 1986; Sutherland 1986, Wiens *et al.* 1987; Fenster 1991; Burd 1994, 2004, 2009; Ramírez 1995; Ashman *et al.* 2004; Harder *et al.* 2008). También se ha señalado el efecto del costo de las estructuras reproductivas (Sutherland 1986; Ramírez 1992, 1993; Ramírez & Berry 1993): la producción de frutos y semillas puede estar limitada por los recursos disponibles para la planta por lo que un aumento en el número y/o costo de estas estructuras generalmente resulta en una reducción de la eficiencia reproductiva. Estas son las hipótesis basadas en la aptitud femenina de las especies de plantas (Sutherland & Delph 1984). Las mismas predicen que la producción de frutos debe ser similar entre especies hermafroditas, monoicas y dioicas ya que estos factores afectan por igual a las especies independientemente de su sistema sexual. La hipótesis de donación de polen, en cambio, plantea que las especies hermafroditas producen un exceso de flores que contribuye únicamente a aumentar la aptitud masculina de la planta y que a esto se debe la menor producción de frutos que presentan en comparación con sus contrapartes monoicas y dioicas (Sutherland & Delph 1984). En estos sistemas sexuales (monoecia y dioecia), 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 de las especies de plantas.

Otro de los factores que afectan negativamente la producción de frutos de las especies hermafroditas, más aún si no existe separación temporal o espacial de las funciones sexuales, es la autoincompatibilidad genética (Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986). La reacción de incompatibilidad iniciada por la presencia de polen propio en el estigma de especies autoincompatibles puede inhibir la germinación del polen coespecífico reduciendo las posibilidades de fertilización y en consecuencia la eficiencia reproductiva (Sutherland & Delph 1984; Richards 1986; Sutherland 1986). La producción de frutos puede ser hasta 3.5 veces menor que en las especies autocompatibles y autogamas (Sutherland 1986). Estas últimas, además de presentar una alta tasa de fertilización, muestran un aumento en la aptitud femenina como resultado de la menor asignación de recursos a la función masculina que se deriva de la autopolinización (Charlesworth & Charlesworth 1987; Brunet 1992). También reducen las bases para el aborto selectivo de frutos y semillas común en individuos heterocigóticos (Charnov 1979; Bawa &

Beach 1981; Stephenson 1981; Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986; Wiens *et al.* 1987; Burd 1994; Nielsen *et al.* 2003; Philipp & Nielsen 2010). Todo esto aumenta la relación fruto/flor con relación a las especies autoincompatibles, aunque en algunos casos la pérdida de variabilidad genética puede generar depresión por endogamia en estas especies (Richards 1986; Charlesworth & Charlesworth 1987, 1990; Fenster 1991; Husband & Schemske 1996).

La forma de vida también está relacionada con la eficiencia reproductiva (Sutherland 1986; Ramírez 1993). Al menos en las especies autoincompatibles, la producción de frutos suele ser significativamente menor en las formas de vida leñosas que en las herbáceas (Sutherland 1986). Entre los factores que han sido señalados para explicar estos patrones se encuentran en primer lugar las diferencias temporales que existen entre las fenofases floración y fructificación en ambos grupos de especies (leñosas y herbáceas) y en segundo lugar el efecto del costo energético de los frutos (Herrera 1987; Ramírez 1993). Las especies leñosas frecuentemente producen frutos costosos que requieren un largo período de fructificación y están sujetos a las variaciones temporales en la disponibilidad de recursos. Las especies herbáceas, en cambio, producen frutos económicos, madurados en corto tiempo. Estas últimas pueden ajustar la producción de flores a la cantidad de recursos disponibles aumentando la predictibilidad de la producción de frutos con relación a las especies leñosas (Sutherland 1986; Ramírez 1993).

El síndrome de dispersión de las semillas, por su correlación con el costo de las estructuras reproductivas, ha sido igualmente relacionado con la eficiencia reproductiva. Ramírez & Berry (1993) señalan que las especies epizoocóricas y mirmecocóricas muestran los menores niveles de flores-frutos abortados y los mayores niveles de semillas producidas en asociación con bajos valores de biomasa asignada en frutos y semillas. Las especies mamalocóricas, en cambio, presentan los mayores niveles de aborto de flores-frutos y los menores niveles de producción de semillas asociados con una alta asignación de biomasa en frutos y semillas (Ramírez & Berry 1993). Aunque según el criterio de Sutherland (1986), la relación entre la producción y el costo de los frutos es más marcada en las especies autocompatibles.

La vegetación de las planicies inundables de las costas del Lago de Maracaibo se caracteriza por presentar una alta proporción de especies herbáceas, sufruticasas y arbustivas (Velasquez 1994) y un estrato arbóreo dominado por *Copernicia tectorum* (Barrios *et al.* 2007). Las formas de vida herbáceas y sufruticasas, al igual que el hábito acuático, han sido asociadas con la presencia de sistemas de autocompatibilidad y autogamia (Sculthorpe 1967; Cruden 1977; Raven 1979; Sutherland 1986; Wiersema 1988; Ramírez & Brito 1990; Lemus-Jiménez & Ramírez 2005; Barrios & Ramírez 2008) así

como con la producción de frutos y semillas de bajo costo (Sutherland 1986; Ramírez 1993) dispersados principalmente por medios abióticos (Howe & Smallwood 1982; Ramírez & Brito 1988). Dadas estas características, la eficiencia reproductiva del sotobosque de estas comunidades debe ser alta. En el estrato arbóreo la situación es distinta. Aunque la especificidad de la polinización puede ser alta (ver Capítulo II – Polinización) y esto supone baja limitación por polen, existe una asociación entre el hábito arbóreo y la zoocoria (Howe & Smallwood 1982, ver Capítulo I - Fenología) que puede afectar negativamente la eficiencia reproductiva marcando una diferencia entre formas de vida, sistemas reproductivos y síndromes de dispersión de semillas en estas comunidades. Con el fin de poner a prueba esta hipótesis, se evaluó la eficiencia natural en la producción de frutos y semillas de las especies en una comunidad inundable de la Costa Oriental del Lago de Maracaibo y su relación con las variables: forma de vida, sistema sexual, sistema reproductivo, tipo de visita y especificidad de la polinización, costo de los frutos y síndrome de dispersión de semillas. Las preguntas que se formularon fueron las siguientes: 1. ¿La producción de frutos y semillas varía entre clases de forma de vida, sistema sexual, sistema reproductivo, tipo de visita recibida, nivel de especificidad de las interacciones y/o síndrome de dispersión de semillas?, 2. ¿Varía la biomasa asignada a frutos y semillas entre clases de forma de vida, sistema sexual, sistema reproductivo y/o síndrome de dispersión de semillas?, 3. ¿Está relacionada la eficiencia reproductiva con el número de flores por inflorescencia, de óvulos por flor y/o con la biomasa asignada a frutos y semillas? y 4. ¿Cuáles podrían ser las hipótesis explicativas de la producción de frutos y semillas en comunidades inundables?.

MÉTODOS

Selección y clasificación de las especies:

La selección de las especies estuvo determinada por el número de individuos disponibles en el área de estudio: >100 individuos/ha para las especies leñosas y >10 individuos/100 m² para las especies herbáceas, estimados visualmente. Las especies fueron clasificadas con base en sus formas de vida como árboles, arbustos, trepadoras, sufrútices, hierbas y epifitas. Los árboles incluyeron especies leñosas con ramificación por encima del nivel del suelo y además a las palmas arborescentes. Los arbustos comprendieron especies leñosas de bajo porte ramificadas a nivel del suelo. Las trepadoras abarcaron especies leñosas y volubles con el carácter común del hábito trepador. Las hierbas estuvieron representadas por plantas de consistencia blanda en todos sus órganos. Aquellas con la base lignificada

fueron consideradas sufrútices y las establecidas sobre otra planta portadora sin obtener nutrimento de ellas como epífitas.

Las clases de sistemas sexuales fueron establecidas de la siguiente manera: hermafroditismo, monoecia y dioecia. Las especies hermafroditas se reconocieron por la presencia de flores bisexuales, las especies monoicas por la presencia de flores unisexuales femeninas y masculinas en la misma inflorescencia o individuo, y las dioicas por la presencia de flores femeninas o masculinas por individuo. Para efectos de los análisis estadísticos, las especies monoicas y dioicas fueron reunidas en una sola categoría bajo el término diclinas.

Las especies hermafroditas fueron clasificadas como autogamas y xenogamas. Para distinguir estos sistemas reproductivos se consideraron cuatro características que se describen en la sección de biología floral: 1) el número de granos de polen por óvulo (relación polen/óvulo) (Cruden 1977), 2) la coincidencia o no coincidencia temporal de la dehiscencia de las anteras con la receptividad estigmática (adicogamia o dicogamia), 3) la distancia entre anteras y estigmas (hercogamia) y 4) la posibilidad de autopolinización espontánea. Se consideraron autogamas las especies que produjeron frutos por autopolinización espontánea y/o que mostraron el conjunto de las siguientes características: adicogamia, no hercogamia y baja relación polen/óvulo (Cruden 1977). Se consideraron xenogamas las especies que no produjeron frutos por autopolinización espontánea y/o que mostraron las siguientes características: dicogamia y/o hercogamia, y elevada relación polen/óvulo (Cruden 1977). En algunos casos, esta información fue complementada con referencias disponibles en la literatura sobre los sistemas de compatibilidad de las especie.

Los modos de polinización de las especies hermafroditas xenogamas (y zoófilas) fueron extraídos de la información recogida en el Capítulo II (Polinización). En tal sentido, se distinguió entre los siguientes tipos de visitas: 1- polifilia, polinización por diferentes órdenes taxonómicos de polinizadores, 2- oligofilia, polinización por más de una familia del mismo orden taxonómico, y 3- monofilia, polinización por una sola especie, un género o diferentes géneros de la misma familia taxonómica (Ramírez 2004a, ligeramente modificada de Faegri & van der Pijl 1979).

Los síndromes de dispersión de semillas se definieron de acuerdo con el criterio de van der Pijl (1979) tomando en cuenta las características morfológicas de frutos y semillas: 1) La anemocoria incluyó a las especies con diásporas pequeñas, livianas y/o con adaptaciones estructurales para el vuelo (pelos, alas); 2) La hidrocoria incluyó a las especies con diásporas flotantes; 3) La ornitocoria incluyó a las especies con diásporas carnosas atractivas para las aves, generalmente rojas, negras, blancas, azules o con una mezcla

contrastante de estos colores; 4) La mamalocoria incluyó a las especies con diásporas carnosas atractivas para los murciélagos y mamíferos no voladores, estas se reconocieron por la presencia de aromas fuertes y colores poco llamativos.

Biología floral:

Los sistemas reproductivos de las especies hermafroditas fueron inferidos con base en el estudio de la biología floral en condiciones naturales. En un mínimo de 10 flores por especie se hicieron anotaciones sobre la receptividad estigmática, presencia de polen y turgencia de los pétalos a intervalos de dos horas desde el inicio de la antesis hasta la senescencia de la flor. La dicogamia fue considerada la separación temporal de las funciones sexuales: protógina cuando la función femenina precedió a la función masculina y protandra en el caso contrario. La hercogamia fue definida como la separación de más de 3 mm entre las anteras y estigmas de las flores más pequeñas y de más de 10 mm en las flores grandes. La posibilidad de autopolinización espontánea fue examinada mediante la exclusión de un mínimo de 15 yemas florales con bolsas de material sintético. La producción de frutos bajo este tratamiento se consideró una evidencia de reproducción autogama, aunque también podría reflejar agamospermia.

Relación polen/óvulo (P/O):

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

La relación P/O refleja la probabilidad de que suficientes granos de polen se depositen en el estigma, por lo tanto, mientras más eficiente resulta la transferencia del polen, la relación P/O se hace menor (Cruden 1977). Así, valores P/O altos indican xenogamia y valores bajos autogamia (Cruden 1977). Aunque las plantas que presentan polen agrupado en tétradas, poliadas o polinios (Cruden 1977, 2000) y las agamospérmicas también suelen presentar baja relación P/O. Para efectos de este trabajo, se consideraron bajos los

valores $P/O \leq 400$ por ser esta cifra aproximada al límite superior de los valores registrados por Cruden (1977) para las plantas autogamas facultativas. Los valores $P/O > 400$ fueron considerados indicativos de alta relación P/O .

Características morfológicas de los frutos y semillas:

Los frutos y semillas de las especies estudiadas fueron caracterizados morfológicamente, incluyendo las dimensiones, peso seco, relación pericarpio-semilla, tipo de unidad de dispersión y adaptaciones para la diseminación. Las dimensiones (largo y ancho) fueron medidas en 20 frutos y 20 semillas por especie. El peso fue determinado en 40 frutos y 40 semillas de cada especie secadas en una estufa a 60°C. La relación pericarpio/semilla se estimó restando al peso promedio del fruto el peso de semillas por fruto y el resultado obtenido se dividió entre el peso de semillas por fruto. Esta relación proporciona una medida relativa del costo de la inversión materna/progenie (Ramírez & Berry 1993). Las unidades de dispersión fueron reconocidas mediante las observaciones de campo: cuando la diáspora estuvo representada por la semilla esta fue la unidad de dispersión y cuando el fruto o parte de este fue dispersado junto con la semilla, el fruto fue la unidad dispersante. Los colores, olores y sabores de las diásporas y de sus recompensas fueron examinados en condiciones naturales. Asimismo, la factibilidad de la dispersión por el aire en aquellas unidades livianas y/o con pelos, alas u otras estructuras aerodinámicas. 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.

Eficiencia natural en la producción de frutos y semillas:

Para estimar la eficiencia natural en la producción de frutos fueron cuantificados el número de flores funcionalmente femeninas y el número de frutos formados en al menos 50 inflorescencias por especie. En el caso de las especies con flores solitarias, se realizó el seguimiento de al menos 30 flores en anthesis hasta la maduración de los frutos. La relación fruto/flor fue expresada como la relación entre el número promedio de frutos/infrutescencias y el número promedio de flores/inflorescencia o como la relación entre el número de frutos formados y el número inicial de flores marcadas en las especies con flores solitarias. Para estimar la eficiencia en la producción de semillas se cuantificaron el número de semillas totales y abortadas por fruto en un mínimo de 100 frutos por especie. Las semillas mal formadas, de tamaño

reducido, aplastadas o carentes de embrión fueron consideradas abortadas. La relación semilla/óvulo se calculó dividiendo el número promedio de semillas totales por fruto entre el número promedio de óvulos por flor (ver relación polen/óvulo). 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 fecundidad relativa (fracción de semillas sanas producidas por inflorescencia) fue determinada de acuerdo a la expresión propuesta por Ramírez (1992) que proporciona un estimado más adecuado de la eficiencia reproductiva comparada con la proporción de frutos/flores:

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

Análisis estadísticos:

La variabilidad de los estimadores de la eficiencia reproductiva natural (relación fruto/flor, relación semilla/óvulo y fecundidad relativa) fue analizada entre clases de formas de vida (árboles, arbustos, hierbas, trepadoras), sistemas sexuales (hermafroditismo, diclinia), sistemas reproductivos (xenogamia, autogamia), tipos de visita (monofilia, oligofilia, polifilia) y síndromes de dispersión de semillas (anemocoria, hidrocoria, ornitocoria, mamalocoria) mediante las pruebas H de Kruskal-Wallis o U de Mann Whitney dependiendo del número de categorías de cada variable. La variabilidad de la biomasa asignada a frutos y semillas así como de la relación pericarpio/semilla fue igualmente analizada entre clases de forma de vida, sistema sexual, sistema reproductivo y/o síndrome de dispersión de semillas. Para efectos de la prueba H de Kruskal-Wallis, se combinaron, cuando fueron afines, las categorías (g) que mostraron bajo número de especies ($n < 5$) por ser este uno de los requisitos del ajuste a la distribución chi-cuadrada con $g-1$ grados de libertad. En el caso de la prueba U de Mann Whitney, se utilizaron permutaciones de Monte Carlo ($n = 9999$) para controlar el valor de la aproximación asintótica a la distribución normal. Este es el procedimiento indicado cuando se comparan pares de muestras pequeñas ($n^1 + n^2 \leq 30$) (Hammer *et al.* 2001). Las comparaciones múltiples fueron analizadas *a posteriori* mediante el test secuencial de Bonferroni (Holm 1979). Esta prueba permite ajustar el nivel de significancia al número de comparaciones realizadas (Hammer *et al.* 2001). El grado de asociación entre la eficiencia reproductiva y el nivel de especificidad de las especies de plantas (índice *d* de Blüthgen *et al.* 2006) (ver Capítulo II – Polinización), el número de flores por inflorescencia, de óvulos por flor y la biomasa asignada a frutos y semillas fue determinado con el coeficiente de correlación de rango de Spearman (R_s). Todos los análisis fueron realizados con el programa PAST 3.01 (Hammer *et al.* 2001) y el nivel de significancia establecido fue igual a 0.05.

RESULTADOS

La forma de vida de vida y el sistema sexual de las especies estudiadas están especificados en la tabla 1. Las especies de plantas examinadas fueron mayormente árboles (n= 8, 32.00 %) y hierbas (n= 7, 28.00 %); los sufrutices (n= 3, 12.00 %), arbustos (n= 5, 20.00 %), trepadoras (n= 1, 4.00 %) y epifitos (n= 1, 4.00 %) estuvieron representados en menor proporción. El sistema sexual más frecuente fue el hermafroditismo (n= 21, 84.00 %); la monoecia (n= 2, 8.00 %) y dioecia fueron poco comunes (n= 2, 8.00 %).

Biología floral:

La mayoría de las especies y morfotipos mostraron alta relación P/O (P/O > 400: n= 14, 70.00 %; P/O < 400: n= 6, 30.00 %), fueron adicogamas (adicogamia: n= 18, 90.00 %; dicogamia: n= 2, 10.00 %), no hercogamas (no hercogamas: n= 18, 81.81 %; hercogamas: n= 4, 18.18 %) e incapaces de producir frutos por autopolinización espontánea (AE) (sin AE n= 16, 88.88 %; con AE n= 2, 11.11 %). Al menos seis de las especies que no mostraron AE, tienen registros de ser total o parcialmente autoincompatibles (Tabla 2). De acuerdo con estos resultados, las especies analizadas son predominantemente xenogamas (xenogamia n= 16, 76.19 %; autogamia n= 5, 23.80 %). La polinización de estas especies (xenogamas) es principalmente monofilica o polifilica, la oligofilia está representada en menor proporción (monofilia n= 6, 42.85 %, oligofilia n= 3, 21.42 %; polifilia n= 5, 35.71 %) (Tabla 2).

Características morfológicas de los frutos y semillas:

Los frutos de las especies estudiadas midieron en promedio 3.30 (\pm 4.03) cm de largo y 1.03 (\pm 0.90) cm de ancho. Las dimensiones promedio de las semillas fueron 6.63 (\pm 9.44) mm de largo y 3.19 (\pm 3.39) mm de ancho. Los valores promedio de peso seco de frutos y semillas fueron 1160,45 mg (\pm 1919.38) y 152.11 mg (\pm 384.09) respectivamente. El promedio de la relación pericarpio/semilla fue 1.93 (\pm 2.68) lo que sugiere una inversión relativamente baja de biomasa en la producción de pericarpio respecto a la inversión de biomasa en progenie (Tabla 3).

La semilla fue la unidad de dispersión predominante en esta comunidad (semilla n= 15, 60.00 %; fruto n= 10, 40.00 %). La mayoría de las diásporas mostraron adaptaciones para la flotación, aunque el período de flotación en pocos casos fue mayor a una semana (Figura 1). Otras mostraron recompensas carnosas con colores y/o aromas atractivos para los frugívoros; o adaptaciones estructurales para el vuelo. En algunos casos, las diásporas con

estas características también fueron flotantes lo que sugiere el uso del agua como agente complementario de dispersión en estas especies (Hidrocoria n= 12, 42.85 %; Ornitocoria n= 7, 25.00 %, Anemocoria n= 5, 17.85 %, Mamalocoria n= 4, 14.28 %) (Tabla 3).

Eficiencia natural en la producción de frutos y semillas:

La proporción de frutos producidos en condiciones naturales fue baja en la mayoría de las especies (relación fruto/flor $\bar{X}= 0.33 \pm 0.32$). La producción de semillas por fruto, en cambio, fue alta (relación semilla/óvulo $\bar{X}= 0.70 \pm 0.28$) y los niveles de aborto casi nulos (fracción de semillas abortadas $\bar{X}= 0.00 \pm 0.00$). Estos niveles de eficiencia redundaron en una baja producción de semillas sanas por inflorescencia (Fecundidad relativa $\bar{X}= 0.28 \pm 0.31$) (Tabla 4).

Análisis estadísticos:

La comparación de los estimadores de la eficiencia reproductiva natural entre formas de vida, sistemas sexuales, sistemas reproductivos, tipos de visita y síndromes de dispersión de semillas se encuentra resumida en la tabla 5. La relación fruto/flor fue mayor en las hierbas que en los árboles. Al igual que la fecundidad relativa, fue mayor en las plantas autogamas que en las xenogamas y en las especies hidrocoras y/o anemócoras que en las zoocoras. La relación semilla/óvulo también mostró variaciones. Esta fue mayor en las plantas diclinas (monoicas y dioicas) que en las hermafroditas, y en las especies anemócoras que en las zoocoras. Las categorías de visitas fueron las únicas que mostraron valores similares de producción de frutos y semillas. Esto aunado a la ausencia correlaciones significativas entre el índice de especificidad de polinización (d) y la relación fruto/flor ($R_s= -0.04$, $p= 0.86$), relación semilla/óvulo ($R_s= -0.36$, $p= 0.20$) y fecundidad relativa ($R_s= -0.08$, $p= 0.77$) de estas especies indica que, a diferencia de las otras variables independientes, ni el grado de discriminación de las plantas, ni la distancia filogenética de los polinizadores, están relacionados con la eficiencia reproductiva (Tabla 5).

La eficiencia reproductiva natural estuvo negativamente relacionada con el número y costo de las estructuras reproductivas: la relación fruto/flor estuvo relacionada con el número de flores por inflorescencia, el peso del fruto y de la semilla; la relación semilla/óvulo lo estuvo con el número de óvulos por flor y con el peso del fruto; la fecundidad relativa lo estuvo con el peso del fruto y de la semilla (Tabla 6).

Los valores de peso seco de los frutos y de las semillas estuvieron

positivamente relacionados entre sí ($R_s = 0.63$, $p = 0.0036$). Estas variables mostraron diferencias a nivel de formas de vida, sistemas sexuales, sistemas reproductivos y síndromes de dispersión de semillas. En este sentido, el peso seco de los frutos fue mayor en las especies hermafroditas que en las diclinas y, al igual que el peso de las semillas, en las especies zoocoras que en las que presentaron síndromes de dispersión abióticos (Tabla 7). El peso seco de las semillas fue mayor en las especies arbóreas y arbustivas que en las herbáceas y en las especies xenogamas respecto a las autogamas (Tabla 7). La inversión de biomasa en pericarpio (relación pericarpio/semilla) también fue mayor en las especies xenogamas y/o zoocóricas que en las que mostraron autogamia y/o dispersión de semillas por medios abióticos (Tabla 7). Dada la relación negativa entre la biomasa asignada a frutos y semillas y la eficiencia reproductiva natural (Tabla 6), estas diferencias pueden explicar la mayor producción de frutos y/o semillas que mostraron en las especies herbáceas, diclinas, autogamas y/o con dispersión abiótica respecto a sus contrapartes arbóreas, hermafroditas, xenogamas y/o zoocóricas.

DISCUSIÓN

La eficiencia reproductiva de las especies estudiadas a nivel general coincide con los resultados de Ramírez (1992). Este autor señaló que aproximadamente el 50 % de las especies incluidas en su estudio ($n = 247$) muestran niveles de flores-frutos abortados entre 60-100 % y en consecuencia baja producción de frutos. Asimismo, señaló que aproximadamente el 50 % de las especies analizadas ($n = 254$) tienen niveles de aborto de óvulos menores al 20 % lo que se traduce en una elevada producción de semillas. La fracción de semillas abortadas en este trabajo también fue coincidente con los resultados de Ramírez (1992) quien resaltó que más de 1/3 de las especies en su muestra ($n = 325$) tienen niveles de semillas abortadas entre 0-20 %. La disminución de los niveles de aborto desde flores-frutos > óvulos > semillas, al igual que lo establece Ramírez (1992), indica que la abscisión de flores-frutos constituye el mayor límite en la producción de semillas sanas por inflorescencia.

La producción de frutos de las especies, dada la ausencia de diferencias en la relación fruto/flor a nivel de sistemas sexuales, puede ser explicada por las hipótesis basadas en la aptitud femenina de las plantas, específicamente por el número y costo de las estructuras reproductivas. A medida que aumenta el número de flores por inflorescencia disminuye el número de frutos que pueden ser desarrollados. Lo mismo pasa con la biomasa asignada a frutos y semillas ya que los recursos disponibles para la planta son limitados (Sutherland 1986; Ramírez 1992, 1993; Ramírez & Berry 1993). La variabilidad de la biomasa asignada a frutos y semillas, de hecho, puede explicar las diferencias registradas en la eficiencia reproductiva de las especies a nivel de formas de

vida, sistemas reproductivos y síndromes de dispersión de semillas. Respecto a la forma de vida, Ramírez (1993) señala que la baja asignación de biomasa a frutos y semillas, así como los altos valores de peso flor en comparación con el peso fruto y peso de las semillas por fruto, favorece la fecundidad relativa en las hierbas. En los árboles, en cambio, se producen frutos y semillas de alto valor energético a elevados niveles de flores-frutos abortados ya que el costo de los frutos impone un límite al número de frutos que pueden ser producidos por inflorescencia. Los valores de peso seco de frutos y semillas y la eficiencia reproductiva de las especies herbáceas y leñosas estudiadas en este trabajo apoyan este planteamiento. Aunque en el caso del peso de los frutos, las diferencias registradas a nivel de forma de vida solo fueron marginalmente significativas.

La variabilidad del costo de los frutos a nivel de sistemas reproductivos también está relacionada con la forma de vida. El bajo peso que presentaron las semillas de las especies autogamas en este trabajo, al igual que la escasa inversión de biomasa en pericarpio (materna), refleja el menor costo asociado con las estructuras reproductivas de las especies herbáceas y está relacionado con la mayor producción de frutos y semillas por inflorescencia que muestran las especies autogamas frente a las xenogamas. La asociación entre la autogamia y el hábito herbáceo ha sido ampliamente señalada (Mulligan & Findlay 1970; Pojar 1974; Cruden 1977; Ramírez & Brito 1990; Lloyd & Schoen 1992; Lemus-Jiménez & Ramírez 2005), igual que la de la autogamia con el bajo peso del pericarpio y de las semillas (Galen *et al.* 1985; Galen & Weger 1986; Uma Shaanker *et al.* 1988; Fenster 1991; Götzenberger *et al.* 2006, 2008; Burd 2011). Sin embargo, este no es el único factor relacionado con las diferencias registradas en la producción de frutos y semillas a nivel de sistemas reproductivos. La seguridad de la autopolinización va acompañada de un incremento en la aptitud femenina (Cruden 1977; Brunet 1992) y de bajos niveles de aborto de frutos y semillas (Sutherland 1986). Las especies hermafroditas xenogamas, en cambio, invierten mayor cantidad de recursos en la función masculina (Cruden 1977; Brunet 1992), sufren los efectos negativos de las reacciones de autoincompatibilidad y abortan los frutos y semillas de baja calidad genética (Sutherland & Delph 1984; Sutherland 1986; Richards 1986; Wiens *et al.* 1987; Uma Shaanker *et al.* 1988). Todo esto incide en la menor eficiencia reproductiva que muestran las especies xenogamas en comparación con sus contrapartes autogamas.

La ausencia de relaciones entre la especificidad de la polinización y la producción de frutos y semillas de las especies xenogamas coincide con los resultados de Sutherland (1986) y Ramírez (1995). Aunque estos autores compararon la producción de frutos entre modos de polinización y no entre los niveles de especificidad de polinización de las especies de plantas, concluyeron que el modo de transferencia del polen no tiene importancia si la

aptitud femenina no está limitada por polen. Esto puede extenderse a los patrones de interacción. Aun si las plantas interactúan con varias especies polinizadoras, incluso no relacionadas filogenéticamente, puede mantenerse la calidad de la polinización si los polinizadores son eficientes. De hecho, esto representa una mejor adaptación ecológica ya que las interacciones altamente especializadas entre plantas y animales pueden ser refractarias al cambio evolutivo y vulnerables ante eventos estocásticos de extinción de especies (Levin 1970; Bascombe *et al.* 2003; Jordano *et al.* 2009).

La hipótesis del costo de las estructuras reproductivas es consistente con las diferencias registradas entre síndromes de dispersión de semillas. La baja relación fruto/flor y fecundidad relativa que presentaron las especies zoocóricas en este trabajo refleja el alto costo asociado con la producción de frutos y semillas dispersadas por vertebrados. Estas diásporas requieren de ciertos atributos morfológicos (tamaño, forma) y bioquímicos (color, olor, composición nutricional de la recompensa) que promuevan la atracción y el consumo por parte de los animales dispersores (Ramírez & Berry 1993; Herrera 2002). Los frutos y semillas de dispersión abiótica, más pequeños y livianos, en cambio, resultan más económicos energéticamente lo que explica los mayores niveles de eficiencia reproductiva en las especies anemócoras e hidrocoras.

En cuanto a los niveles de aborto de óvulos y semillas que se observaron a nivel general pueden señalarse algunas hipótesis explicativas. En el caso de los óvulos, la asociación negativa entre la relación semilla/óvulo y el peso del fruto sugiere que la producción de frutos costosos, además de afectar el número de frutos producidos, afecta la proporción de semillas producidas por fruto. Esto se evidencia claramente en las especies hermafroditas y zoocóricas cuya relación semilla/óvulo fue menor que la de las especies con flores unisexuales y dispersión abiótica que presentaron frutos más económicos. Posiblemente la mayor inversión de recursos a nivel de percarpio que demandan los frutos costosos, sobre todo los zoocóricos, minimiza la cantidad de progenie que puede ser desarrollada (Uma Shaanker *et al.* 1988). Además, la biomasa asignada a las semillas de las especies zoocóricas es alta lo que apoya la hipótesis de limitación de recursos tanto a nivel de frutos como de semillas en estas especies (Stephenson 1981; Bawa & Webb 1984; Galen & Weger 1986; Ramírez 1992, 1993).

Otra hipótesis propuesta para explicar la diferencia entre el número de semillas por fruto y el número de óvulos por flor establece que al igual que existe una sobreproducción de flores que funcionan como compensación ante la disponibilidad de polinizadores, existe un exceso de óvulos en las flores que permite compensar las variaciones en la disponibilidad de tubos polínicos y al mismo tiempo seleccionar la calidad genética de la progenie (Lloyd 1980; Stephenson 1981; Bawa & Webb 1984; Marshall & Ludlam 1989; Ramírez 1992; Burd 1994, 1995, 2009; Porcher & Lande 2005). Esta es seleccionada a

través de la competencia entre óvulos antes y/o después de la fertilización y depende en gran medida de los recursos disponibles en el ovario (Mogensen 1975; Lloyd 1980; Stephenson 1981; Bawa & Webb 1984; Guth & Weller 1986; Hossaert & Valero 1988; Marshall & Ellstrand 1988; Nakamura 1988; Uma Shaanker *et al.* 1988; Fenster 1991). La polinización suplementaria en varias especies ha demostrado esta hipótesis (Burd 1994; Ashman *et al.* 2004). Sin embargo, la producción de semillas en la comunidad de plantas estudiada no parece estar limitada por polen. Las visitas florales en la mayoría de las especies fueron frecuentes y los polinizadores mostraron altos niveles de especificidad de carga y transporte de polen (Capítulo II – polinización). Esto explica la ausencia de correlaciones entre la especificidad de la interacción y la eficiencia reproductiva, y sugiere que la disponibilidad de polen compatible no es un factor limitante en esta comunidad. Las variaciones en la disponibilidad de recursos disponibles para la planta pueden ser más importantes para explicar el exceso de óvulos (Lloyd 1980; Stephenson 1981; Bawa & Webb 1984; Harder *et al.* 2008). De hecho, la asociación negativa entre la relación semilla/óvulo y el número de óvulos por flor es consistente con este argumento. En especies con numerosos óvulos por flor los recursos pueden volverse limitantes de forma impredecible y causar competencia entre los miembros de la progenie (Lloyd 1980; Bawa & Webb 1984; Uma Shaanker *et al.* 1988). Cuando el número de óvulos es bajo, en cambio, el fruto entero puede ser la unidad de selección de tal modo que abortaría si los recursos son limitados (Uma Shaanker *et al.* 1988; Ramírez 1992; Ramírez & Berry 1993).

A diferencia del aborto de óvulos, el aborto de semillas, por ser prácticamente nulo, puede ser considerado un evento de menor importancia durante la reproducción de las especies estudiadas. Ramírez (1992) lo asocia con factores extrínsecos, energéticamente no previstos durante la fertilización de los óvulos y el desarrollo de las semillas. Es más conveniente para la planta abortar óvulos y no malgastar energía en semillas que aborten ya que los recursos invertidos no son del todo recuperables (Lloyd 1980; Stephenson 1981; Marshall & Ludlam 1989). Wiens *et al.* (1987), por otra parte, asocian el aborto de semillas con la expresión de alelos deletéreos y subletales en estados avanzados de desarrollo del embrión, otro evento que escapa del control materno en las especies xenogamas. Aunque es más probable que se manifieste en etapas más tempranas como aborto de óvulos (Wiens *et al.* 1987). De cualquier manera, comparado con el aborto de flores-frutos y de óvulos, el aborto de semillas muestra bajo valor selectivo en la producción de semillas sanas por inflorescencia.

Los resultados de este trabajo indican que la producción de frutos y semillas está principalmente determinada por el costo de estas estructuras. Las especies herbáceas, autogamas y/o con dispersión abiótica, dado el bajo costo de sus frutos y semillas, se reproducen más eficientemente en concordancia

con una estrategia r (MacArthur & Wilson 1967; Taylor 1990). Las especies arbóreas, xenogamas y/o zoocóricas, en cambio, invierten mayor cantidad de recursos en las estructuras reproductivas pero presentan elevados niveles de aborto de flores-frutos. Aunque esto posiblemente se compensa con la mayor variabilidad genética y longevidad de las semillas así como con la especificidad de la dispersión por vertebrados (Howe & Smallwood 1982; Herrera 2002), estrategia k (MacArthur & Wilson 1967; Taylor 1990). Ambos tipos de estrategias (r y k) son importantes en la comunidad estudiada. La elevada eficiencia reproductiva de las especies herbáceas, autógamas y/o con dispersión abiótica, siendo estas mayormente plantas de humedales (Capítulo I – Fenología), representa una ventaja adaptativa frente al régimen hídrico. Las plantas pueden dejar suficiente cantidad de prole tras cada ciclo de sequía/inundación. En tanto que la mayor inversión de recursos en las estructuras reproductivas de especies arbóreas, xenogamas y/o zoocóricas, la mayoría de sustratos secos o inundados por corto tiempo (Capítulo I – Fenología), puede garantizarle mayor probabilidad de sobrevivencia a las semillas de estas especies en hábitats boscosos que son más competitivos (Taylor 1990). La reproducción de las especies en estas comunidades entonces, además de estar limitada por el costo de las estructuras reproductivas, refleja la heterogeneidad ambiental de los humedales. Dependiendo de las variaciones espaciales y temporales en la disponibilidad de agua podría variar la relación entre la cantidad y calidad de semillas producidas por las especies.

LITERATURA CITADA

Ashman, T.L., Knight, T.M., Steets, J., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, R., Dudash, M.R. et al. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: Ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*. 85: 2408-2421.

Barrios, Y., J.O. Zambrano, D. Pacheco, M. Pietrangeli & J. Fuenmayor. 2007. Flora acuática vascular de la ciénaga El Mene, municipio Santa Rita, estado Zulia, Venezuela. *Revista Fac. Agron. (LUZ)*. 24(1): 360-365.

Barrios, Y. & Ramírez, N. 2008. Depresión por exogamia y biología reproductiva de *Nymphaea ampla* (Salisb.) DC. (Nymphaeaceae). *Acta Bot. Venez.* 31 (2): 539-556.

Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C. J. & Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 100: 9383-9387.

- Bawa, K. S. 1974.** Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*. 28: 85-92.
- Bawa, K.S. & J. Beach. 1981.** Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 254-274.
- Bawa, K.S. & Weeb, C.J. 1984.** Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: Implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *Amer. J. Bot.* 71: 736-751.
- 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.
- Burd, M. 1995.** Ovule packaging in stochastic pollination and fertilization environments. *Evolution*. 48: 55-68.
- Burd, M. 2004.** Offspring quality in relation to excess flowers in *Pultenaea gunnii* (Fabaceae). *Evolution*. 58(10): 2371–2376.
- Burd, M. 2009.** Ovule number per flower in a world of unpredictable pollination. *Amer. J. Bot.* 96(6): 1159-1167.
- Burd, M. 2011.** Are relationships between pollen–ovule ratio and pollen and seed size explained by sex allocation?. *Evolution*. 65-10: 3002–3005
- Charlesworth, D. & B. Charlesworth. 1987.** Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *A. 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. 1977.** Pollen - ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*. 31:32-46.
- Cruden, R. 2000.** Pollen grains: why so many?. *Plant Syst. Evol.* 222:143-165.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1978.** Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press. New York. 242 pp.
- Fenster, C. 1991.** Effect of male pollen donor and female seed parent on allocation of resources to developing seeds and fruit in *Chamaecrista fasciculata* (Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 78(1): 13-23.

- Galen, C., Plowright, R.C. & Thomson, J.D. 1985.** Floral biology and regulation of seed set and seed size in the lily; *Clintonia borealis*. *Amer. J. Bot.* 72(10): 1544-1552.
- Galen, C. & Weger, H. 1986.** Re-evaluating the significance of correlations between seed number and size: evidence from a natural population of the lily, *Clintonia borealis*. *Amer. J. Bot.* 73(3): 346-352.
- Gorchov, D.L. 1988.** Effects of pollen and resources on seed number and other fitness components in *Amelanchier arborea* (Rosaceae: Maloideae). *Amer. J. Bot.* 75(9): 1275-1285.
- Götzenberger L., Durka W., Kühn I. & Klotz S. 2006.** The relationship of pollen-ovule ratio and seed size: a comparative test of a sex allocation hypothesis. *Evol. Ecol. Res.* 8: 1101–1116.
- Götzenberger, L., Kühn, I. & Klotz, S. 2008.** Effects of habitat disturbance and pollination type on the interspecific variation in pollen-ovule ratios. *Preslia.* 80: 423–437.
- Gut, C. & Weller, S. 1986.** Pollination, fertilization and ovule abortion in *Oxalis magnifica*. *Amer. J. Bot.* 73(2): 246-253.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001.** PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica.* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Harder, L. D., Richards, S.A. & Routley, M.B. 2008.** Effects of reproductive compensation, gamete discounting and reproductive assurance on mating-systems diversity in hermaphrodites. *Evolution.* 62:157-172.
- Herrera, J. 1987.** Flower and fruit biology in Southern Spanish Mediterranean Shrublands. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 74: 69-78.
- Herrera, C. 2002.** Seed dispersal by vertebrates. En: Herrera, C. & Pellmyr, O. Plant-Animal interactions. An evolutionary approach. Blackwell Science. Great Britain.
- Holm S, 1979.** A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scand. J. Stat.* 6:65–70.
- Hossaert, M. & Valero, M. 1988.** Effect of ovule position in the pod on patterns of seed formation in two species of *Lathyrus* (Leguminosae, Papilionoidae). *Amer. J. Bot.* 75:1714-1731.
- Howe, H. & Smallwood, J. 1982.** Ecology of seed dispersal. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 13:201-28.

Husband, B. C., and D. W. Schemske. 1996. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution* **50**:54–70.

Jordano, P, Vásquez, D & Bascompte, J. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: Medel, R., Aizen, M. & Zamora, R. (editores). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile. 399 pp.

Lemus-Jiménez, J.L. & N. Ramírez. 2005. Sistemas reproductivos de las plantas en tres hábitats de la planicie costera de Paraguaná. *Rev. Biol. Trop.* **53**(3-4): 415-430.

Levin, S.A. 1970. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *Amer. Naturalist* **104**: 413-423.

Lloyd, D. 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contr. Gray Herb.* **195**: 3 -134.

Lloyd, D.G. 1980. Sexual strategies in plants II. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytol.* **86**:69-80.

Lloyd, D. & D. Schoen. 1992. Self-and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *Int. J. PlantSci.* **153**(3): 358-369.

Marshall, D. & Ellstrand, N. 1988. Effective mate choice in wild radish: Evidence for selective seed abortion and its mechanism. *Amer. Nat.* **131**: 739-756.

Marshall, D. & Ludlam, D. 1989. The pattern of abortion of developing seeds in *Lolium perenne* L. *Annals of Botany.* **63**: 19-27.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Mogensen, H.L. 1975. Ovule abortion in *Quercus* (Fagaceae). *Amer. J. Bot.* **62**: 160-165.

Mulligan, G.A. & Findlay, J.N. 1970. Reproductive systems and colonization in Canadian weeds. *Can. J. Bot.* **48**: 859-860.

Nakamura, R.R. 1988. Seed abortion and seed size variation within fruits of *Phaseolus vulgaris*: pollen donor and resource limitation effects. *Amer. J. Bot.* **75**(7): 1003-1010.

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.

- Ockendorn, D.J. & Currah, L. 1977.** Self-pollen reduces the number of cross-pollen tubes in the styles of *Brassica oleracea*. *New phytologist*. 78: 675-680.
- Opler, P. A., H. G. Baker & G. W. Frankie. 1975.** Reproductive biology of some Costa Rican *Cordia* species (Boraginaceae). *Biotropica*. 7:234-247.
- Oziegbe, M. & Faluyi, J.O. 2012.** Reproductive biology of *Ludwigia leptocarpa* and *L. adscendens* subsp. *diffusa* in Ile Ife, Nigeria. *Turk J. Bot.* 36: 167-173. doi:10.3906/bot-1101-21
- 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.
- Pojar, J. 1974.** Reproductive dynamics of four plant communities of southwestern British Columbia. *Can. J. Bot.* 52: 1819-1834.
- Porcher, E. & Lande, R. 2005.** Reproductive compensation in the evolution of plant mating systems. *New Phytologist*. 166: 673-684.
- 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. 2004.** Pollination specilaization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variations in time and spice. *Bot. J. Linn. Soc.* (145) 1-16.
- Ramírez, N. & Berry, P. 1993.** Producción y costo de frutos y semillas relacionados a los tipos morfológicos de frutos, unidad de dispersión y síndrome de dispersión. *Ecotropicos*. 6(1): 43-61.
- Ramírez, N. & Berry, P. 1997.** Effect of sexual systems and dichogamy on levels of abortion and biomass allocation in plant reproductive structures. *Can. J. Bot.* 75: 457-461.
- Ramírez, N. & Brito, Y. 1988.** Síndromes de dispersión de una comunidad de pantanos de palmeras (morichal) en los Altos Llanos Centrales Venezolanos. *Revista Chilena de Historia Natural*. 61: 53-60.
- Ramírez, N. & Brito, Y. 1990.** Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. *Amer. J. Bot.* 77(19): 1260-1271.

Raven, P. H. 1979. A survey of reproductive biology in Onagraceae. *New Zealand Journal of Botany*. 17(4): 575-593. DOI: 10.1080/0028825X.1979.10432572

Ruiz-Zapata, T. & Arroyo, M.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous forest in Venezuela. *Biotropica*.10: 221-230.

Sculthorpe, C.D. 1967. The biology of aquatic vascular plants. Arnolf, London, 610 pp.

Sutherland, S. & L. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit set. *Ecology*. 65(4): 1092-1104.

Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: What controls fruit-flower ratios in plants?. *Evolution*. 40:117-128.

Stephenson, A. 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 12: 252-279.

Taylor, 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: A new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*. 58: 239–250.

Uma Shaanker, R., Ganeshiah, K.N. & Bawa, K.S. 1988. Parent-Offspring Conflict, Sibling Rivalry, and Brood Size Patterns in Plants. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 19: 177-205.

van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Second edition. Springer-Verlag. Berlin. 161 pp.

Velásquez, J. 1994. Plantas acuáticas vasculares de Venezuela. Universidad Central de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Caracas, Venezuela. 992 pp.

Wiersema, J. 1988. Reproductive biology of Nymphaea (Nymphaeaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 795-804.

Wiens, D., Calvin, C.L., Wilson, C.A., Davern, C.I., Frank, D. & Seavey, S.R. 1987. Reproductive success, espontaneous embryo abortion and genetic load in flowering plants. *Oecologia*. 71:501-509.

FIGURAS- CAPITULO III
EFICIENCIA REPRODUCTIVA: FACTORES LIMITANTES.

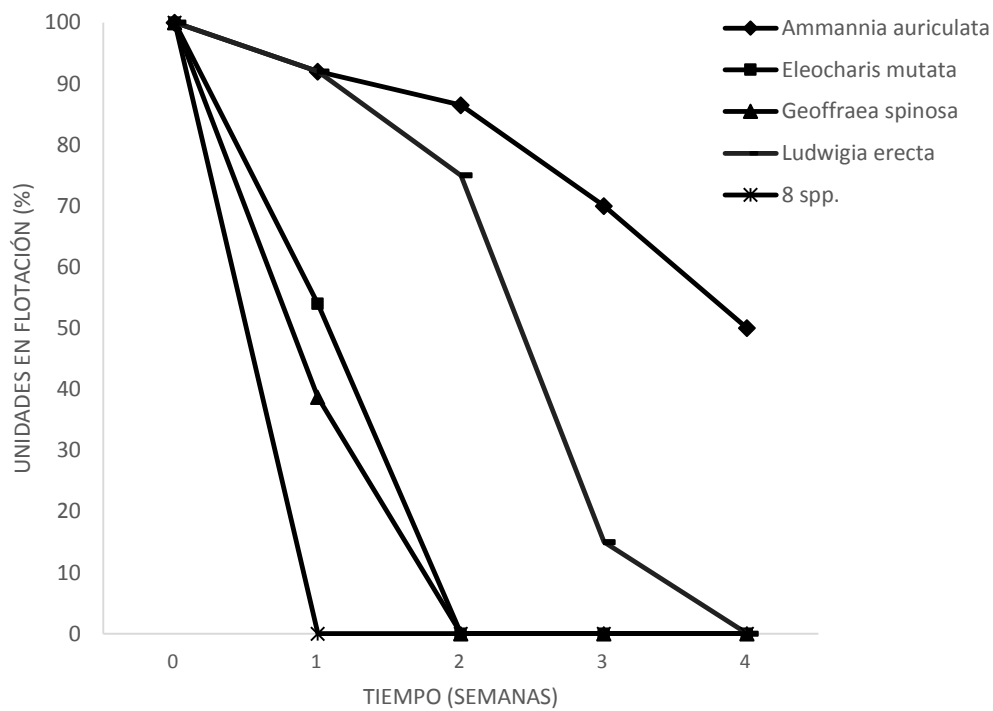


Figura 1. Porcentaje de flotabilidad de las diásporas de las 12 especies hidrocoricas estudiadas en este trabajo. El grupo de 8 spp. está conformado por *Guazuma ulmifolia*, *Lemna aequinoctialis*, *Ludwigia leptocarpa*, *Neptunia plena*, *Nymphaea* aff. *amazomun*, *N. pulchella*, *Pistia stratiotes* y *Sesbania exasperata*.

TABLAS- CAPITULO III
EFICIENCIA REPRODUCTIVA: FACTORES LIMITANTES.

Tabla 1. Formas de vida y sistemas sexuales de las 25 especies de plantas estudiadas.

Familia Especie	Forma de vida	Sistema sexual
Araceae		
<i>Lemna aequinoctialis</i> Welwitsch	Hierba	Monoico
<i>Pistia stratiotes</i> L.	Hierba	Monoico
Arecaceae		
<i>Copernicia tectorum</i> (Kunth) Mart.	Árbol	Hermafrodita
Asteraceae		
<i>Spilanthes urens</i> Jacq.	Hierba	Hermafrodita
Boraginaceae		
<i>Cordia dentata</i> Poir.	Árbol	Hermafrodita
Bromeliaceae		
<i>Tillandsia flexuosa</i> Sw.	Epífita	Hermafrodita
Capparaceae		
<i>Capparis hastata</i> f. <i>coccolobifolia</i> (Mart. ex Eichler) H.H. Iltis & Dugand.	Árbol	Hermafrodita
Convolvulaceae		
<i>Ipomoea carnea</i> spp. <i>fistulosa</i> (Choise) D' Austin.	Arbusto	Hermafrodita
Cyperaceae		
<i>Eleocharis mutata</i> (L.) Roem. & Schult.	Hierba	Hermafrodita
Fabaceae		
<i>Geoffraea spinosa</i> Jacq.	Árbol	Hermafrodita
<i>Neptunia plena</i> (L.) Benth.	Sufrútice	Hermafrodita*
<i>Pithecellobium lanceolatum</i> (Humb. & Bonpl. Ex Willd.) Benth.	Árbol	Hermafrodita
<i>Senna bicapsularis</i> (L.) Irwin and Barneby.	Arbusto	Hermafrodita
<i>Sesbania exasperata</i> H.B.K.	Arbusto	Hermafrodita
Flacourtiaceae		
<i>Hecatostemon completus</i> (Jacq.) Sleumer	Arbusto	Hermafrodita
Lythraceae		
<i>Ammannia auriculata</i> Willd.	Hierba	Hermafrodita
Malvaceae		
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Árbol	Hermafrodita
Nymphaeaceae		
<i>Nymphaea</i> aff. <i>amazonun</i> Mart. & Succ.	Hierba	Hermafrodita
<i>Nymphaea pulchella</i> DC.	Hierba	Hermafrodita
Onagraceae		
<i>Ludwigia erecta</i> (L.) Hara	Sufrútice	Hermafrodita
<i>Ludwigia leptocarpa</i> (Nutt.) Hara	Sufrútice	Hermafrodita
Polygonaceae		
<i>Coccoloba caracasana</i> Meisn.	Árbol	Dioico
<i>Ruprechtia ramiflora</i> (Jacq.) C.A. Mey.	Árbol	Dioico
Rubiaceae		
<i>Rosenbergiodendron formosum</i> (Jacq.) Fagerl.	Arbusto	Hermafrodita
Sapindaceae		
<i>Paullinia cururu</i> L.	Trepadora	Hermafrodita

* Aunque la inflorescencia también presenta flores estériles con estaminodios.

Tabla 2. Aspectos de la biología floral de las especies hermafroditas en este estudio. Para cada especie es señalado el número promedio de granos de polen por antera, de anteras, granos de polen y óvulos por flor, el número de granos de polen por óvulo (relación P/O), la presencia de dicogamia y hercogamia, la proporción de frutos producidos por autopolinización espontánea (AE), el sistema de compatibilidad descrito en la literatura, el sistema reproductivo inferido con base en las características anteriores y el tipo de visita recibida por las especies xenogamas.

Espece	Nº granos de polen/antera	Nº anteras/flor	Nº granos de polen/flor	Nº óvulos/flor	Relación P/O	Dicogamia	Hercogamia	Proporción de frutos producidos por AE	Sistema de compatibilidad	Sistema reproductivo	Tipo de visita recibida
	($\bar{X} \pm DE$)	($\bar{X} \pm DE$)		($\bar{X} \pm DE$)							
<i>Ammannia auriculata</i>	787.40 ± 142.69	4 ± 0	3149.60	392.18 ± 79.93	8.03	No	No	ND	ND	Autogamia	—
<i>Capparis hastata</i>	27229.16 ± 6396.23	106.57 ± 13.69	2901811.58	70.95 ± 11.11	40899.38	No	No	0	Parcialmente AI ₁	Xenogamia	Polifílico
<i>Copernicia tectorum</i>	440 ± 242.16	6 ± 0	2640	1 ± 0	2640.00	ND	No	0	ND	Xenogamia	Oligofílico
<i>Cordia dentata</i> (morfo longistilo)	5183.33 ± 1505.01	5 ± 0	25916.65	4 ± 0	6479.16	No	Si	0	AI ¹²	Xenogamia	Monofílico
<i>Cordia dentata</i> (morfo brevistilo)	1611.11 ± 552.47	5 ± 0	8055.55	4 ± 0	2013.88	No	Si	0	AI ¹²	Xenogamia	Monofílico
<i>Eleocharis mutata</i>	545.22 ± 109.97	3 ± 0	1635.66	1 ± 0	1635.66	Si (pg)	No	0	ND	Xenogamia	Anemofílico
<i>Geoffraea spinosa</i>	3816.66 ± 879.65	10 ± 0	38166.60	2 ± 0	19083.30	No	No	0	ND	Xenogamia	Polifílico
<i>Guazuma ulmifolia</i>	1106.66 ± 352.47	11.84 ± 2.73	13102.85	61.35 ± 0	213.57	Si (pg)	Si	0	AI ¹³⁴	Xenogamia	Monofílico
<i>Hecatostemon completus</i>	2526.66 ± 2888.82	79.16 ± 15.19	200010.40	41.68 ± 0	4798.71	No	No	0	ND	Xenogamia	Oligofílico
<i>Ipomoea carnea</i>	2516.66 ± 1005.54	5 ± 0	12583.30	4 ± 0	3145.82	No	No	0	Parcialmente AI ₅	Xenogamia	Oligofílico
<i>Ludwigia erecta</i>	1530.18 ± 423.50	8 ± 0	12241.44	1390.58 ± 307.83	8.80	No	No	ND	ND	Autogamia	—
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	1369.5 ± 645.58	10.93 ± 1.59	14968.63	216.51 ± 57.43	69.13	No	No	0.70	AC ⁶	Autogamia	—
<i>Neptunia plena</i>	313.33 ± 182.70	10 ± 0.67	3133.33	16.45 ± 3.01	190.47	No	No	ND	ND	Autogamia	—
<i>Nymphaea</i> aff. <i>amazomun</i>	—	—	—	22814.98 ± 11534.14	—	No	No	0	ND	Xenogamia	ND
<i>Nymphaea pulchella</i>	28455.6	61.30 ± 7.20	1743187.6	8903.1 ± 3636.3	195.8	No	No	1	AC ⁷	Autogamia	—
<i>Paullinia cururu</i>	830 ± 241.12	8 ± 0	6640	3 ± 0	2213.33	ND	No	0	ND	Xenogamia	Polifílico
<i>Pithecellobium ligustrinum</i>	301.60 ± 70.96	28.39 ± 5.76	8562.42	8.81 ± 1.56	971.89	No	No	0	ND	Xenogamia	Polifílico
<i>Rosenbergiodendron formosum</i>	—	—	—	32.4 ± 6.07	—	No	No	0	Parcialmente AI ₁	Xenogamia	Monofílico
<i>Senna bicapsularis</i>	91700 ± 16921.76	7 ± 0	641900	92.26 ± 62.69	6957.51	No	Si	0	ND	Xenogamia	Monofílico
<i>Sesbania exasperata</i>	4600 ± 541.16	10 ± 0	46000	34.97 ± 5.03	1315.41	No	No	ND	ND	Xenogamia	ND
<i>Spilanthes urens</i>	741.40 ± 160.54	5 ± 0	3707	1 ± 0	3707	No	No	0	ND	Xenogamia	Polifílico
<i>Tillandsia flexuosa</i>	7427.77 ± 1549.72	6 ± 0	44566.62	98.75 ± 22.05	451.30	No	No	0	AI ¹	Xenogamia	Monofílico

AC= autocompatible, AI= autoincompatible, DE = desviación estándar, ND= no disponible, Pg= protógina.

¹ Ramírez (2015) (datos no publicados), ² Opler *et al.* 1975, ³ Bawa (1974), ⁴ Ruíz-Zapata & Arroyo (1978), ⁵ Lemus-Jiménez & Ramírez (2005), ⁶ Oziegbe & Faluyi (2012), ⁷ Barrios & Ramírez (2008).

Tabla 3. Características morfológicas de los frutos y semillas de las 25 especies de plantas estudiadas. En cada caso se señalan las dimensiones, el peso seco, el tipo de unidad de dispersión, las adaptaciones más evidentes y el síndrome de dispersión de las semillas.

Especie	Dimensiones				Peso seco (mg)		Relación pericarpio/semilla	Unidad de dispersión	Adaptación	Síndrome de dispersión
	Fruto		Semilla		Fruto	Semilla				
	Largo (cm) ($\bar{X} \pm DE$)	Ancho (cm) ($\bar{X} \pm DE$)	Largo (mm) ($\bar{X} \pm DE$)	Ancho (mm) ($\bar{X} \pm DE$)	($\bar{X} \pm DE$)	($\bar{X} \pm DE$)				
<i>Ammannia auriculata</i>	0.39 ± 0.03	0.32 ± 0.05	0.46 ± 0.05	0.31 ± 0.09	12.41 ± 2.29	0.02 ± 0.00	0.60	Semilla	Flotabilidad (> 1 semana)	Hidrocoria
<i>Capparis hastata</i> f. <i>coccolobifolia</i>	13.03 ± 5.20	0.68 ± 0.23	6.86 ± 1.14	4.60 ± 0.59	1655.35 ± 849.55	85.86 ± 26.25	2.15	Semilla	Arilo blanco en contraste con pericarpio rojo	Ornitocoria
<i>Coccoloba caracasana</i>	0.57 ± 0.04	0.49 ± 0.02	ND	ND	22.37 ± 2.98	ND	—	Fruto	Pulpa morada	Ornitocoria
<i>Copernicia tectorum</i>	2.17 ± 0.11	1.74 ± 0.12	12.22 ± 0.49	11.40 ± 0.47	1966.82 ± 189.72	1120.04 ± 107.70	0.75	Fruto	Pulpa de aroma y sabor intenso	Mamalocoria
<i>Cordia dentata</i>	1.36 ± 0.19	1.58 ± 1.97	5.45 ± 0.68	2.77 ± 0.30	335.38 ± 110.34	ND	—	Fruto	Pulpa blanco-amarillo brillante	Ornitocoria
<i>Eleocharis mutata</i>	0.20 ± 0.01	0.13 ± 0.01	1.03 ± 0.07	0.95 ± 0.15	1.94 ± 8.11	0.15 ± 0.05	11.93	Fruto	Bajo peso – flotabilidad (> 1 semana)	Anemocoria – Hidrocoria
<i>Geoffraea spinosa</i>	3.03 ± 0.22	2.40 ± 0.20	17.66 ± 2.08	12.66 ± 0.91	3550.30 ± 632.01	1387.97 ± 252.61	1.55	Fruto	Pulpa dulce de aroma intenso – Flotabilidad del endocarpio seco (> 1 semana)	Mamalocoria - Hidrocoria
<i>Guazuma ulmifolia</i>	1.59 ± 0.14	1.26 ± 0.11	2.29 ± 0.22	1.88 ± 0.22	438.90 ± 123.04	3.15 ± 0.54	3.49	Fruto	Pulpa dulce – Flotabilidad (< 1 semana)	Mamalocoria - Hidrocoria
<i>Hecatostemon completus</i>	1.84 ± 0.19	1.68 ± 0.14	3.55 ± 0.42	2.91 ± 0.40	977.46 ± 188.60	7.35 ± 2.42	3.95	Semilla	Arilo blanco en contraste con semilla negra y pericarpio naranja	Ornitocoria
<i>Ipomoea carnea</i> spp. <i>fistulosa</i>	1.73 ± 0.25	1.24 ± 0.14	8.91 ± 0.80	5.25 ± 0.75	ND	92.86 ± 15.06	—	Semilla	Pelos	Anemocoria
<i>Lemna aequinoctialis</i>	0.07 ± 0.00	0.03 ± 0.00	ND	ND	0.04 ± 0.01	ND	—	Fruto	Flotabilidad (< 1 semana)	Hidrocoria
<i>Ludwigia erecta</i>	1.26 ± 0.14	0.20 ± 0.03	0.78 ± 0.13	0.20 ± 0.00	21.17 ± 5.79	ND	—	Semilla	Flotabilidad (> 1 semana)	Hidrocoria
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	2.09 ± 0.34	0.28 ± 0.03	1.07 ± 0.07	0.49 ± 0.03	61.72 ± 22.27	0.15 ± 0.05	0.67	Semilla	Flotabilidad (< 1 semana)	Hidrocoria
<i>Neptunia plena</i>	2.65 ± 0.49	0.78 ± 0.09	3.77 ± 0.32	2.30 ± 0.36	98.05 ± 12.87	7.02 ± 0.59	0.42	Semilla	Flotabilidad (< 1 semana)	Hidrocoria
<i>Nymphaea</i> aff. <i>amazonum</i>	2.09 ± 0.40	0.77 ± 0.41	1.13 ± 0.09	0.72 ± 0.14	1993.33 ± 1117.21	0.22 ± 0.03	0.03	Semilla	Flotabilidad (< 1 semana)	Hidrocoria
<i>Nymphaea pulchella</i>	3.08 ± 0.49	4.22 ± 0.73	1.71 ± 0.28	1.41 ± 0.60	8060.00 ± 4790.00	0.80 ± 0.34	0.14	Semilla	Flotabilidad (< 2 días)	Hidrocoria
<i>Paullinia cururu</i>	1.59 ± 0.22	0.70 ± 0.08	6.60 ± 0.70	4.00 ± 0.60	208.32 ± 51.08	49.60 ± 11.89	0.92	Semilla	Arilo blanco en contraste con semilla negra y pericarpio rojo	Ornitocoria
<i>Pistia stratiotes</i>	0.97 ± 0.19	0.60 ± 0.09	1.00 ± 0.18	0.61 ± 0.08	35.31 ± 12.20	1.17 ± 0.19	0.15	Semilla	Flotabilidad (< 1 semana)	Hidrocoria
<i>Pithecellobium lanceolatum</i>	5.42 ± 2.18	1.25 ± 0.40	12.62 ± 2.00	5.38 ± 1.57	4323.27 ± 1531.33	257.12 ± 96.88	1.66	Semilla	Arilo rojo	Ornitocoria

Continuación Tabla 3.

Especie	Dimensiones				Peso seco (mg)		Relación pericarpio/semilla	Unidad de dispersión	Adaptación	Síndrome de dispersión
	Fruto		Semilla		Fruto	Semilla				
	Largo (cm) ($\bar{X} \pm DE$)	Ancho (cm) ($\bar{X} \pm DE$)	Largo (mm) ($\bar{X} \pm DE$)	Ancho (mm) ($\bar{X} \pm DE$)	($\bar{X} \pm DE$)	($\bar{X} \pm DE$)				
<i>Rosenbergiodendron formosum</i>	2.30 ± 0.41	1.60 ± 0.18	5.66 ± 0.67	6.23 ± 7.83	758.12 ± 223.75	8.87 ± 2.08	3.60	Semilla	Pulpa negra	Ornitocoria
<i>Ruprechtia ramiflora</i>	3.08 ± 0.45	1.46 ± 0.32	ND	ND	ND	ND	—	Fruto	Alas	Anemocoria
<i>Senna bicapsularis</i>	11.79 ± 2.05	0.76 ± 0.17	4.85 ± 0.36	3.32 ± 0.38	1793.34 ± 640.50	14.98 ± 2.84	1.50	Fruto	Pulpa dulce de aroma suave	Mamalocoria
<i>Sesbania exasperata</i>	15.26 ± 2.55	0.22 ± 0.04	2.93 ± 0.30	1.61 ± 0.22	191.49 ± 52.49	4.25 ± 0.53	0.80	Semilla	Flotabilidad (< 1 semana)	Hidrocoria
<i>Spilanthus urens</i>	0.37 ± 0.04	0.20 ± 0.00	1.74 ± 0.29	0.80 ± 0.25	0.39 ± 0.12	0.17 ± 0.06	1.29	Fruto	Bajo peso - Cáliz	Anemocoria
<i>Tillandsia flexuosa</i>	4.67 ± 1.02	1.33 ± 0.47	43.75 ± 11.79	0.50 ± 0.00	185.09 ± 79.74	0.91 ± 0.28	1.26	Semilla	Bajo peso – Vilano	Anemocoria

DE = desviación estándar, ND= no disponible.

Tabla 4. Estimadores de la eficiencia reproductiva natural de las especies de plantas estudiadas: relación fruto/flor, relación semilla/óvulo, fracción de semillas abortadas y fecundidad relativa.

Espece	Flores/ inflorescencia	Frutos/ infrutescencia	Relación Fruto/Flor	Nº óvulos/flor	Nº semillas/fruto	Nº semillas abortadas/fruto	Relación semilla/óvulo	Fracción de semillas abortadas	Fecundidad relativa
	($\bar{X} \pm DE$)	($\bar{X} \pm DE$)		($\bar{X} \pm DE$)	($\bar{X} \pm DE$)	($\bar{X} \pm DE$)			
<i>Ammannia auriculata</i>	1.03 ± 0.18	1.03 ± 0.18	1	392.18 ± 79.93	331.7 ± 74.91	0 ± 0	0.84	0	0.84
<i>Capparis hastata</i> f. <i>coccolobifolia</i>	12.48 ± 8.61	2.24 ± 1.54	0.18	70.95 ± 11.11	6.14 ± 4.3	0.25 ± 0.7	0.08	0.001	0.01
<i>Coccoloba caracasana</i>	124.57 ± 46.40	50.33 ± 36.84	0.40	1 ± 0	1 ± 0	0 ± 0	1	0	0.40
<i>Copernicia tectorum</i>	4827.75 ± 3357.89	5.98 ± 0.03	0.00	4 ± 0	1 ± 0	0 ± 0	1	0	0.00
<i>Cordia dentata</i>	404.56 ± 203.67	5.33 ± 0.02	0.01	4 ± 0	1.3 ± 0.73	0.07 ± 0.27	0.32	0.001	0.00
<i>Eleocharis mutata</i>	42.27 ± 15.45	35.80 ± 7.22	0.88	1 ± 0	1 ± 0	0 ± 0	1	0	0.88
<i>Geoffraea spinosa</i>	17.44 ± 4.44	0.07 ± 0.00	0.00	2 ± 0	1 ± 0	0.04 ± 0	0.50	0	0.00
<i>Guazuma ulmifolia</i>	19.35 ± 6.33	0.21 ± 0.00	0.01	61.35 ± 0	31.02 ± 19.49	0 ± 0	0.50	0	0.00
<i>Hecatostemon completus</i>	5.18 ± 1.41	0.35 ± 0.00	0.06	41.68 ± 0	26.85 ± 7.65	0 ± 0	0.64	0	0.04
<i>Ipomoea cárnea</i> spp. <i>fistulosa</i>	8.50 ± 4.56	2.27 ± 2.33	0.26	4 ± 0	4 ± 0	0 ± 0	1	0	0.26
<i>Lemna aequinoctialis</i>	1 ± 0	ND	—	1 ± 0	1 ± 0	0 ± 0	1	0	—
<i>Ludwigia erecta</i>	100*	95**	0.95	1390.58 ± 307.83	564.85 ± 169.31	0 ± 0	0.40	0	0.38
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	50*	35**	0.70	216.51 ± 57.43	245.29 ± 55.67	0 ± 0	1.13***	0	0.79
<i>Neptunia plena</i>	14.95 ± 6.48	4.33 ± 2.06	0.28	16.45 ± 3.01	9.8 ± 3.14	0.51 ± 1.6	0.59	0	0.16
<i>Nymphaea</i> aff. <i>amazonum</i>	40*	3**	0.07	22814.98 ± 11534.14	3830.32 ± 2215.55	19.47 ± 14.46	0.16	0.002	0.00
<i>Nymphaea pulchella</i>	27*	26**	0.96	8903.1 ± 3636.3	8782.28 ± 3065.8	522.97 ± 566.69	0.98	0.05	0.89

Continuación Tabla 4.

Especie	Flores/ inflorescencia	Frutos/ infrutescencia	Relación Fruto/Flor	Nº óvulos/flor	Nº semillas/fruto	Nº semillas abortadas/fruto	Relación semilla/óvulo	Fracción de semillas abortadas	Fecundidad relativa
<i>Paullinia cururu</i>	$(\bar{X} \pm DE)$ 27.28 ± 16.85	$(\bar{X} \pm DE)$ 6.38 ± 4.74	0.23	$(\bar{X} \pm DE)$ 3 ± 0	$(\bar{X} \pm DE)$ 2.18 ± 0.7	$(\bar{X} \pm DE)$ 0.22 ± 0.46	0.72	0.0007	0.15
<i>Pistia stratiotes</i>	1 ± 0	ND	—	21.34 ± 6.37	26.22 ± 7.99	0 ± 0	1.22***	0	—
<i>Pithecellobium ligustrinum</i>	44.73 ± 5.78	1.00 ± 0.00	0.02	8.81 ± 1.56	6.31 ± 2.68	0.31 ± 0.72	0.71	0.001	0.01
<i>Rosenbergiodendron formosum</i>	30*	14**	0.46	32.4 ± 6.07	18.56 ± 6.65	0 ± 0	0.57	0	0.26
<i>Ruprechtia ramiflora</i>	11.3 ± 4.97	5.76 ± 2.54	0.51	1 ± 0	1 ± 0	0 ± 0	1	0	0.51
<i>Senna bicapsularis</i>	9.34 ± 3.58	0.22 ± 0.00	0.02	92.26 ± 62.69	47.77 ± 20.39	0.98 ± 2.52	0.51	0.002	0.01
<i>Sesbania exasperata</i>	4.55 ± 1.94	2.76 ± 1.57	0.60	34.97 ± 5.03	24.99 ± 6.88	4.33 ± 5.44	0.71	0.001	0.35
<i>Spilanthes urens</i>	210.18 ± 65.28	103.05 ± 56.27	0.49	1 ± 0	1 ± 0	0 ± 0	1	0	0.49
<i>Tillandsia flexuosa</i>	22.11 ± 14.17	5.05 ± 3.34	0.22	98.75 ± 22.05	89.88 ± 27.42	0 ± 0	0.91	0	0.20

DE = desviación estándar, ND= no disponible

* Especies con flores solitarias, se indica el número de flores inicialmente marcadas.

** Número de frutos formados del total de flores marcadas.

*** El número de semillas en los frutos examinados fue mayor que el número de óvulos en las flores examinadas.

Tabla 5. Comparación de los estimadores de la eficiencia reproductiva natural entre formas de vida, sistemas sexuales, sistemas reproductivos, tipos de visita y síndromes de dispersión de semillas. Para cada análisis se muestra la mediana (*m*) de cada categoría, el valor del estadístico utilizado y la probabilidad (*p*) asociada con la hipótesis nula de que las medianas son iguales.

	Relación fruto/flor		Relación semilla/óvulo		Fecundidad relativa	
	<i>(m)</i>		<i>(m)</i>		<i>(m)</i>	
Forma de vida						
Arboles	0.01 ^a	$\chi^2= 7.57$	0.60	$\chi^2= 1.29$	0.10	$\chi^2= 5.33$
Arbustos	0.29 ^{ab}	($p=$ 0.0224)	0.64	($p= 0.5058$)	0.26	($p= 0.0694$)
Hierbas	0.70 ^b		0.98		0.49	
Sistema sexual						
Hermafroditismo	0.18	U= 13	0.71	U= 10	0.16	U= 9
Diclinia (Monoecia y dioecia)	0.40	($p=$ 0.4268)	1	($p= 0.0169$)	0.45	($p= 0.2371$)
Sistema reproductivo						
Autogamia	0.95	U= 9.5	0.84	U= 33	0.61	U= 10
Xenogamia	0.12	($p=$ 0.0084)	0.71	($p= 0.5853$)	0.17	($p= 0.0111$)
Tipo de visita recibida						
Monofilia	0.02	U= 18,5	0.51	U= 11.5	0.01	U= 17.5
Oligofilia y polifilia	0.12	($p=$ 0.8578)	0.71	($p= 0.2315$)	0.02	($p= 0.7614$)
Síndrome de dispersión de semillas						
Anemocoria	0.33 ^a	$\chi^2= 9.66$	1 ^a	$\chi^2= 6.51$	0.49 ^a	$\chi^2= 8.51$
Hidrocoria	0.70 ^a	($p=$ 0.0078)	0.84 ^{ab}	($p= 0.0327$)	0.38 ^a	($p= 0.0141$)
Zoocoria (ornitocoria y mamalocoria)	0.02 ^b		0.57 ^b		0.01 ^b	

Los superíndices iguales en las comparaciones de más de dos muestras indican ausencia de diferencias significativas entre cada par de categorías (prueba U de Mann Whitney y corrección de Bonferroni).

Tabla 6. Coeficientes de correlación de Spearman (Rs) entre el número de flores por inflorescencia, el número de óvulos por flor, la biomasa asignada a frutos y semillas, la relación pericarpio/semilla y los estimadores de la eficiencia reproductiva natural: relación fruto/flor, relación semilla/óvulo y fecundidad relativa. Entre paréntesis se indica la probabilidad asociada con la hipótesis nula de ausencia de correlación entre las variables.

	Relación fruto/flor	Relación semilla/óvulo	Fecundidad relativa
Número de flores por inflorescencia	-0.74 (0.0373)	0.20 (0.3593)	-0.29 (0.1749)
Número de óvulos por flor	0.12 (0.5674)	-0.43 (0.0278)	0.01 (0.9479)
Peso fruto (mg)	-0.57 (0.0062)	-0.48 (0.0180)	-0.61 (0.0032)
Peso semilla (mg)	-0.72 (0.0001)	-0.18 (0.2242)	-0.68 (0.0010)
Relación pericarpio/semilla	-0.28 (0.2501)	-0.14 (0.5304)	-0.13 (0.5714)

Tabla 7. Comparación de los valores de biomasa asignada a frutos y semillas y de la relación pericarpio/semilla de las especies a nivel de formas de vida, sistemas reproductivos y síndromes de dispersión de semillas. Para cada análisis se muestra la mediana (*m*) de cada categoría, el valor del estadístico utilizado y la probabilidad (*p*) asociada con la hipótesis nula de que las medianas son iguales.

	Peso seco fruto (mg)		Peso seco semillas (mg)		Relación pericarpio/semilla	
	<i>(m)</i>		<i>(m)</i>		<i>(m)</i>	
Forma de vida						
Arboles	1655.35	$x^2= 5.79$	257.12 ^a	$x^2= 13.65$	1.66	$x^2= 5.85$
Arbustos	867.79	($p= 0.0552$)	8.87 ^a	($p= 0.0010$)	2.55	($p= 0.0536$)
Hierbas	35.31		0.19 ^b		0.42	
Sistema sexual						
Hermafroditismo	387.14	U= 8	5.63	—	1.26	—
Diclinia (monoecia y dioecia)	22.37	($p= 0.0496$)	ND		ND	
Sistema reproductivo						
Autogamia	61.72	U= 23	0.15	U= 9.5	0.28	U= 0
Xenogamia	758.12	($p= 0.2300$)	8.87	($p= 0.0111$)	1.55	($p< 0.0000$)
Síndrome de dispersión de semillas						
Abiótico (anemocoria e hidrocoria)	48.51	U= 25	0.51	U= 8	0.60	U= 14
Biótico (ornitocoria y mamalocoria)	977.46	($p= 0.0105$)	49.6	($p= 0.0004$)	1.66	($p= 0.0056$)

ND= no disponible.

Los superíndices iguales en las comparaciones de más de dos muestras indican ausencia de diferencias significativas entre cada par de categorías (prueba U de Mann Whitney y corrección de Bonferroni).

CONCLUSIONES GENERALES

1. La fenología reproductiva de las angiospermas en este humedal está principalmente determinada por el régimen hídrico. La expresión de las fenofases floración y fructificación está relacionada con la disminución de la evaporación y el aumento de la precipitación y profundidad del agua. Estos parecen ser los eventos ambientales de corto plazo que desencadenan la respuesta fenológica en la mayoría de las especies. Las causas “últimas” no están tan claras. La distribución al azar que presentaron los períodos de antesis y frutos maduros de las especies con clases de polinizadores y/o dispersores de semillas en común sugiere que las fuerzas evolutivas que han generado estos patrones fenológicos son especie-específicas. Es decir, que no están relacionadas con la optimización de las interacciones bióticas. Aunque muchas de las especies que coinciden en cuanto a la clase de polinización muestran poco solapamiento en sus interacciones y tal vez esto sea suficiente para minimizar la competencia interespecífica por el uso de los polinizadores y/o la contaminación estigmática con polen heteroespecífico.
2. La composición de la fauna polinizadora en este humedal es similar a la registrada en otras comunidades tropicales de tierras bajas. La simetría en el número de especies de plantas y animales, así como en los niveles de especificidad de ambas partes, coincide con lo esperado en comunidades poco diversas. La estructura de la red de polinización sustenta la premisa de que las interacciones en los humedales están organizadas de forma altamente especializada. La morfología parece ser una de las causas próximas de este patrón, sin embargo, la relación con la fenología también debe ser explorada. Dada la baja conectancia entre especies y la alta especificidad global de las interacciones, la red puede ser poco robusta frente a eventos estocásticos de pérdida de especies y/o de interacciones. Aunque no se descarta que ante estos escenarios se lleven a cabo nuevos enlaces que replacen a las especies extintas o en retroceso, o que las especies puedan hacer frente a la extinción de su mutualista gracias a otras adaptaciones. De cualquier manera, esto podría afectar los niveles de adecuación de los organismos así como la dinámica y persistencia de estas comunidades en el tiempo ecológico.
3. La eficiencia reproductiva en esta comunidad está principalmente determinada por el costo de las estructuras reproductivas de las especies. Las especies herbáceas, autogamas y/o con dispersión abiótica, producen frutos y semillas de bajo costo y se reproducen más eficientemente, en concordancia con una estrategia *r*. Las especies

arbóreas, xenogamas y/o zoocóricas, en cambio, producen frutos y semillas de alto costo energético a elevados niveles de aborto de flores-frutos, en concordancia con una estrategia k. Dada la baja eficiencia reproductiva de estas especies, y su dependencia de la actividad de polinizadores y/o dispersores de semillas, estas serían las especies más vulnerables frente a perturbaciones ambientales en los humedales, sobre todo si estas involucran la pérdida de hábitat, de individuos y/o de las interacciones mutualistas con sus agentes de polinización y/o dispersión de semillas.

LITERATURA CITADA

Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C. J. & Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS*. 100: 9383-9387.

Barrios, Y. 2007. Vegetación y flora acuática vascular de la Ciénaga "El Mene", Municipio Santa Rita, estado Zulia, Venezuela. Trabajo especial de grado para optar al título de Licenciada en Biología. Universidad del Zulia. Maracaibo.

Barrios, Y. & Ramírez, N. 2008. Depresión por exogamia y biología reproductiva de *Nymphaea ampla* (Salisb.) DC. (Nymphaeaceae). *Acta Bot. Venez.* 31 (2): 539-556.

Cruden, R. 1977. Pollen - ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*. 31:32-46.

Daubenmire, R. 1974. Plants and environment. Third Edition. Wiley International Editions. New York. 422 pp.

Gordon, E. & Feo, Y. 2007. Dinámica de crecimiento de *Hymenachne amplexicaulis* en un humedal herbáceo del Estado Miranda (Venezuela). *Acta Bot. Venez.* 30: 1-18.

Gordon, E. & Feo, Y. 2009. Dinámica del nitrógeno en un humedal herbáceo (Estado Miranda, Venezuela) dominado por *Hymenachne amplexicaulis*. *Acta Bot. Venez.* 32 (2): 311-331.

Gordon, E. 2000. Dinámica de la vegetación y del banco de semillas en un humedal herbáceo lacustrino (Venezuela). *Rev. Biol. Trop.* 48(1): 25-42.

Herrera, C. 2002. Seed dispersal by vertebrates. En: Herrera, C. & Pellmyr, O. Plant-Animal interactions. An evolutionary approach. Blackwell Science. Great Britain.

Herrera, A. 2013. Responses to flooding of plant water relations and leaf gas exchange in tropical tolerant trees of a black-water wetland. *Front. Plant Sci.* 4:106. doi: 10.3389/fpls.2013.00106

Howe, H. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 13:201-28.

Huber O. 2008. Breve síntesis de los grandes paisajes vegetales de Venezuela. En: Hokche, O. B. y O. Huber (Eds.). Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Dr. Tobias Lasser. Talleres Micost500, Caracas. 859 pp.

- Jordano, P, Vásquez, D & Bascompte, J. 2009.** Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: Medel, R., Aizen, M. & Zamora, R. (editores). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile. 399 pp.
- Lemus-Jiménez, J.L. & N. Ramírez. 2005.** Sistemas reproductivos de las plantas en tres hábitats de la planicie costera de Paraguaná. *Rev. Biol. Trop.* 53(3-4): 415-430.
- Lewinsohn, T. M & Prado, P.I. 2006.** Structure in plant-animal interaction assemblages. *OIKOS*. 113:174-784.
- López, O. 2009.** Fisiología y ecología de comunidades arbóreas en hábitats inundables. *Acta Biologica Panamensis*. 1: 68-86.
- Medina, E. & Barboza, F. 2003.** Manglares del sistema del lago de maracaibo: caracterización fisiográfica y ecológica. *Ecotropicos*. 16(2):75-82.
- Medina, E. & Barboza, F. 2006.** Lagunas costeras del lago de Maracaibo: distribución, estatus y perspectivas de conservación. *Ecotropicos*. 19(2):128-139.
- Mitsch, W.J. and J. G. Gosselink, 2007.** *Wetlands*. John Willey & Sons Inc. NY. USA.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L. & Jordano, P. 2007.** The modularity of pollination networks. *PNAS*. 104: 19891-19896.
- Ramírez, N. & Brito, Y. 1990.** Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. *Amer. J. Bot.* 77(19): 1260-1271.
- 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. *Rev. Biol. Trop.* 43(1-3): 151-159.
- Ramírez, N. & Berry, P. 1993.** Producción y costo de frutos y semillas relacionados a los tipos morfológicos de frutos, unidad de dispersión y síndrome de dispersión. *Ecotropicos*. 6(1): 43-61.
- Raven, P. H. 1979.** A survey of reproductive biology in Onagraceae. *New Zealand Journal of Botany*. 17(4): 575-593. DOI: 10.1080/0028825X.1979.10432572

Rial, A. & Lasso, C. 2014. Palmares llaneros. En: Lasso, C. A., A. Rial, G. Colonnello, A. Machado-Allison y F. Trujillo (Editores). 2014. XI. Humedales de la Orinoquia (Colombia- Venezuela). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia. 303 pp.

Sarmiento, J., M. Moraes R., L. F. Aguirre y R. Specht. 2016. Vertebrados de Espíritu, un palmar estacionalmente inundable de Bolivia. En: Lasso, C. A., G. Colonnello y M. Moraes R. (Eds.), Morichales, cananguchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá.

Sculthorpe, C.D. 1967. The biology of aquatic vascular plants. Arnolf, London, 610 pp.

Sutherland, S. & L. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: Patterns of fruit set. *Ecology*. 65(4): 1092-1104.

Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: What controls fruit-flower ratios in plants?. *Evolution*. 40:117-128.

Torres, C., Galeano, G. & Bernal, R. 2015. The stands of *Copernicia tectorum* (Arecaceae) in the Caribbean lowlands of Colombia: a managed pioneer palm facing river dynamics. *Rev. Biol. Trop.* 63 (2): 525-536.

Ulrich, W. 2009. Ecological interaction networks: prospects and pitfalls. *Ecological Questions*. 11: 17 – 25. DOI: 10.2478/v10090-009-0014-z

Velásquez, J. 1994. Plantas acuáticas vasculares de Venezuela. Universidad Central de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Caracas, Venezuela. 992 pp.

Wiersema, J. 1988. Reproductive biology of *Nymphaea* (Nymphaeaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 795-804.