



UNIVERSIDAD DEL AZUAY

FACULTAD DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA

ESCUELA DE BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y GESTIÓN

**Contribución de vectores diurnos y nocturnos a la polinización
de *Oreocallis grandiflora*.**

Trabajo de graduación previo a la obtención del título de:

BIÓLOGO CON MENCIÓN EN ECOLOGÍA Y GESTIÓN.

Autores:

BORIS OSWALDO LANDÁZURI PAREDES

MARTHA GABRIELA MOGROVEJO BARRERA

Director:

BORIS ADRIÁN TINOCO MOLINA

Codirector:

NILS BREITBACH

CUENCA, ECUADOR

2016

DEDICATORIA

A nuestros padres, ya que sin su apoyo no hubiésemos culminado con éxito esta etapa de nuestras vidas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos especialmente al Dr. Boris Tinoco Molina y al Dr. Nils Breitbart, por la asesoría en el desarrollo de la tesis; y, por la oportunidad que nos confirieron para la ejecución del mismo. De igual manera, extendemos nuestra gratitud a nuestro Tribunal: Dr. Antonio Crespo, a la Dra. Rafaella Ansaloni.

A nuestros padres y familiares por el apoyo psicológico y motivacional en la ejecución de este proyecto.

Reconocemos el esfuerzo y el aporte que han hecho en esta investigación, nuestros amigos: Santiago Cárdenas, Dalma Orellana, Ramiro Jiménez e Israel Mogrovejo.

Finalmente, damos las gracias a la Universidad del Azuay y a su Escuela de Biología, Ecología y Gestión; a Senckenberg Biodiversität und Klima Forschungszentrum (BiK-F); a la Universidad Estatal de Cuenca y al Instituto Geográfico Militar, por su participación tanto financiera como logística en la realización de este proyecto científico (soporte de financiación 2015-21 Redes espaciales de colibríes).

INDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
INDICE DE CONTENIDOS	iv
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vi
ÍNDICE DE ANEXOS.....	viii
RESUMEN.....	ix
ABSTRACT	x
INTRODUCCIÓN	11
CAPÍTULO 1: Materiales y Métodos	14
1.1 Área de estudio	14
1.2 Especie en estudio	16
1.2.2 Descripción botánica.....	16
1.2.3 Caracterizaciones generales de <i>O. grandiflora</i>	18
1.2.4 Nombres comunes y usos tradicionales	18
1.2.5 Principales polinizadores	19
1.3 Diseño experimental.....	19
1.3.1 Tratamientos de exclusión	20
1.3.2 Verificación de las flores antes y después de los tratamientos	21
1.3.3 Verificación de la efectividad polínica de los diferentes vectores.....	22
1.4 Análisis de datos.....	22

CAPÍTULO 2: Resultados	24
2.1. Tasas de fructificación.....	24
CAPÍTULO 3: Discusiones	26
3.1 Contribución de vectores diurnos y nocturnos a la polinización de <i>O. grandiflora</i>	27
3.2 Tasas de fructificación, abscisión floral y frutal en <i>O. grandiflora</i>	29
CONCLUSIONES	33
RECOMENDACIONES	35
BIBLIOGRAFÍA	37
ANEXOS	46

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Capítulo 1: a) Zona de estudio; b) Área de estudio con la ubicación respectiva de los tratamientos de exclusión (triángulos verdes: posición de los tratamientos de exclusión total y control; triángulos amarillos: tratamientos para diferenciar entre vertebrados nocturnos y diurnos). EC = Estación Científica “El Gullán” de la Universidad del Azuay.....15
- Figura 2. Capítulo 1: Tratamientos de exclusión con (A) Condiciones durante el día y (B) durante la noche: a1 Exclusión de vertebrados diurnos (aves, especialmente colibríes), a2 Exclusión de vertebrados nocturnos (murciélagos y ratones); b Exclusión total de todos los diferentes vectores polínicos y c control con acceso a cualquier hora.20
- Figura 3. Capítulo 2: Porcentajes de frutos (media) de cada tratamiento desarrollados durante el monitoreo (0 – 12 semanas). Septiembre: desarrollo inicial; Octubre: crecimiento de frutos (frutos juveniles); Noviembre: frutos engrosados. Tratamientos (Ctrl = Control; ET = Exclusión total; VD = Vertebrados Diurnos; VN = Vertebrados Nocturnos).....25

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Capítulo 2: Producción y abscisión de frutos en los diferentes tratamientos de exclusión. AF = porcentaje de abscisión floral. Tratamientos (Ctrl = Control; ET = Exclusión total; VD = Vertebrados Diurnos; VN = Vertebrados Nocturnos).	25
--	----

ÍNDICE DE ANEXOS

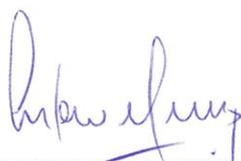
Anexo 1. Base de datos: Identidad de Plantas (Plant_ID); Identidad de duplete (Duplete_ID). Tratamientos (Ctrl = Control; ET = Exclusión total; VD = Vertebrados Diurnos; VN = Vertebrados Nocturnos). Número de flores al inicio del tratamiento (FL); Número de frutos por mes (Septiembre, Octubre; Noviembre). Altura de planta (H).....	46
Anexo 2. a) Distribución de tasas de fructificación; b) Distribución ajustada de las tasas de fructificación. Prueba de normalidad KS: D = 0,17; p-value = 0,01.....	49
Anexo 3. Esquema estadístico del modelo de efectos mixtos en los tratamientos de exclusión planta – polinizador. Estimados del modelo (b); error estándar (SE); test estadístico (Z) y p – valor (P) son dados por el efecto fijo. Intercept (negrita); p < 0,001.....	50
Anexo 4. Individuos e inflorescencias de <i>Oreocallis grandiflora</i>	51
Anexo 5. Ilustraciones del diseño experimental.....	52
Anexos 6. Verificación de efectividad polínica.....	53
Anexo 7. Distintas interacciones registradas durante el monitoreo.....	55
Anexo 8. Factores que perturbaron el estado de los frutos.....	57

**CONTRIBUCIÓN DE VECTORES DIURNOS Y NOCTURNOS A LA
POLINIZACIÓN DE *Oreocallis grandiflora*.**

RESUMEN

Oreocallis grandiflora es una especie conocida por interactuar con varios grupos de polinizadores (colibríes, murciélagos, ratones e insectos). Por ello, estudiamos la contribución de los vectores diurnos y nocturnos a la polinización de esta especie mediante tratamientos de exclusión planta-polinizador en un matorral montano al sur del Ecuador. La ausencia de diferencias significativas entre los tratamientos implica escasas evidencias para establecer el “principio del polinizador más efectivo”, lo que sugiere una adaptación generalista en el sistema de polinización de *O. grandiflora*. Por otro lado, se indica una autopolinización y una alta abscisión floral.

Palabras clave: planta-polinizador, contribución, polinización, matorral, frutos, autopolinización, abscisión, *Oreocallis grandiflora*.



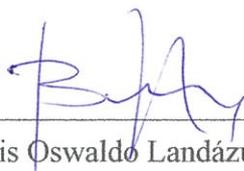
Antonio Manuel Crespo Ampudia

Director de Escuela



Boris Adrián Tinoco Molina

Director de Tesis



Boris Oswaldo Landázuri Paredes



Martha Gabriela Mogrovejo Barrera

Autores

CONTRIBUTION OF DIURNAL AND NOCTURNAL VECTORS TO *Oreocallis grandiflora* POLLINATION

ABSTRACT

Oreocallis grandiflora is a species known for interacting with several groups of pollinators (hummingbirds, bats, mice and insects). For this reason, the contribution of diurnal and nocturnal vectors to the pollination of this species is studied by means of plant-pollinator exclusion treatments performed in a montane scrub at the south of Ecuador. The absence of significant differences between treatments implies limited evidences so as to establish the "principle of the most effective pollinator," which suggests a general adaptation to the pollination system of *O. grandiflora*. On the other hand, self-pollination and high floral abscission is indicated.

Keywords: Plant-Pollinator, Contribution, Pollination, Scrub, Fruits, Self-Pollination, Abscission, *Oreocallis grandiflora*.



Antonio Manuel Crespo Ampudia
School Director



Boris Adrián Tinoco Molina
Thesis Director



Boris Oswaldo Landázuri Paredes



Martha Gabriela Mogrovejo Barrera

Authors



Translated by,
Lic. Lourdes Crespo

Landázuri Paredes Boris Oswaldo

Mogrovejo Barrera Martha Gabriela

Trabajo de Graduación

Dr. Boris Adrián Tinoco Molina, PhD.

Dr. Nils Breitbach

Junio, 2016

**CONTRIBUCIÓN DE VECTORES DIURNOS Y NOCTURNOS A LA
POLINIZACIÓN DE *Oreocallis grandiflora*.**

INTRODUCCIÓN

Los esfuerzos pioneros de Darwin en sus múltiples obras (1859, 1868, 1876, 1877, etc.), proporcionaron los primeros intentos por entender la organización y la distribución ecológica de las comunidades (Baker 1961); así pues, las complejas interacciones entre las especies no son casualidades, sino el motor que promueve la selección natural, y por ende, marcan el camino de la evolución (Gómez 2002). Dentro del reino vegetal, los miembros de las fanerógamas han desarrollado multitudinarias morfologías y estructuras florales adaptadas para cumplir determinadas funciones; entre ellas, la de garantizar el éxito de la propagación de la especie. No obstante, tales funciones no serían posibles sin la actuación de organismos que incidan en estas estructuras. Es por ello, que la coevolución es muy importante en la biología reproductiva de las plantas (Darwin 1859; Jordano & Bascompte 2009; Waser *et al.* 2011). Como resultado de estos procesos adaptativos, la presentación las estructuras florales ha guiado la relación planta-polinizador; es decir, permitió a los organismos tener acceso a las recompensas que las flores ofrecen a sus visitantes, a cambio de cumplir con el rol del vector, que vehicula el

intercambio de la información genética entre las poblaciones vegetales (Linhart *et al.*, 1987; Murcia 2002). Tales adaptaciones son generalmente tipificadas dentro de una interacción obligatoria entre planta – polinizador (Ledyard 1970; Mayfield *et al.*, 2001). Esto ha codificado el concepto de ‘síndromes de polinización’ que se define como el conjunto de rasgos florales destinados a atraer un polinizador específico para que traslade polen a otras plantas (*sensu* Faegri & Pijl 1979; Schmid *et al.* 2015).

Las flores poseen una serie de estímulos visuales, olfativos y táctiles, que pueden actuar separadamente, pero que en conjunto determinan la atracción del visitante y su comportamiento (Dafni 1992). Por eso, es común que algunos grupos taxonómicos compartan similares disposiciones de florecimiento, y muchas dependan de múltiples estrategias de polinización, desde la autopolinización, el viento, a complejas interacciones con distintos gremios de organismos (Muchhala 2003; Fenster *et al.* 2004; Ríos & Acevedo 2007; Faegri & Pijl 1979). En la actualidad varias observaciones sugieren que algunas taxas de plantas, no descartan ninguna posibilidad para polinizarse y aprovechan la capacidad de cada vector polinizador; además de ser influenciada por períodos de actividad de los polinizadores (Fenster *et al.* 2004; Schmid *et al.* 2015). Por ello, la variabilidad de vectores de polinización parece ser un continuum en la naturaleza (Kearns & Inouye 1993), lo que influyen en la variación de producción de semillas y en la calidad de recompensas florales (Schmid *et al.* 2015). Por ejemplo, las plantas ornitófilas que se han adaptado a América son polinizadas por especies locales, las cuales son totalmente diferentes a los que existen en el Viejo Mundo (Faegri & Pijl 1979). Por ello, hacer generalizaciones resulta difícil (Offord 2004); ya que en los Andes, la composición de las comunidades polinizadoras y la fenología de la floración de las plantas todavía son poco conocidas (Frankie *et al.* 1974; Stiles 1978). Así tenemos el caso particular de *O. grandiflora*, cuya importancia ecológica (fuente confiable de néctar principalmente) (Cárdenas 2016) la hace merecedora de estudios; además, su morfología compleja permite la interacción biótica de varios grupos polinizadores (Ríos & Acevedo 2007; Jordano 2014; Cárdenas 2016).

Según la teoría del síndrome de polinización, la estructura floral de *O. grandiflora* presente en Suramérica, es idónea para ser polinizada principalmente por colibríes, debido a su estructura y características como: flores tubulares largas, concentración de azúcar (glucosa) y la disposición del estigma que tiene contacto con los visitantes (Ríos & Acevedo 2007). De igual forma, puede tener una relación con las especies del género *Protea* existente en Sudáfrica; en las cuales se encontró que hay una relación positiva entre la polinización de aves y la producción de semillas, debido a que la eficiencia de las aves polinizadoras incrementa con la concentración de azúcar en el néctar. Sin embargo, dentro del área de distribución sudafricana y australiana existen varios polinizadores (i.e. mamíferos, aves o insectos) que facilitan el transporte de polen (Collins & Rebelo 1987; Schmid *et al.* 2015).

Actualmente, el conocimiento sobre la importancia de los diferentes polinizadores en *O. grandiflora* es muy limitada y según la investigación de Cárdenas (2016) no hay estudios que desglosen satisfactoriamente las contribuciones de los diferentes polinizadores. En vista de ello, fue necesario explorar la contribución que tienen estos vectores en la dinámica poblacional de esta especie. Con este estudio buscamos entender mediante tratamientos de exclusión planta-polinizador: 1) ¿Cuáles son los principales grupos funcionales dentro de los polinizadores de *O. grandiflora*?; y 2) ¿Cuáles son los polinizadores más importantes en referencia al servicio ecológico (frecuencia y calidad de polinización) que brindan a la polinización de *O. grandiflora*?

CAPÍTULO 1

MATERIALES Y MÉTODOS

1.1 Área de estudio

Esta investigación se desarrolló en la estación científica “El Gullán” ($3^{\circ}20'20'' - 3^{\circ}20'37''\text{S}$, $79^{\circ}10'34'' - 79^{\circ}10'11''\text{W}$), perteneciente a la Universidad del Azuay. Cubre una extensión de 136 ha aprox. (véase, Figura 1). Geográficamente se encuentra en la parte sur-occidente de la provincia del Azuay, a 52 km aprox. de la ciudad de Cuenca (Municipalidad de Nabón 2012; Senplades 2013). Presenta una altitud aprox. entre 2900 y 3000 m.s.n.m., con una precipitación media anual de 250 – 750 mm. Se ha registrado períodos de lluvia bimodal, con lluvias principales registradas entre los meses de febrero a mayo, y lluvias secundarias registradas entre septiembre a noviembre; además la zona presenta períodos (meses) secos registrados en junio y agosto respectivamente (Santos 2012). Por su parte, las temperaturas oscilan entre 10 y 14 °C, con el mes más caliente en agosto y el mes más frío en febrero (IERSE 2003; INAMHI 2012).

La zona denota diversos remanentes de vegetación que van desde: sub-páramos, pastizales, matorral, bosque montano, incluso, hasta plantaciones de pino. En cuanto a su estado de conservación, se trata de una zona medianamente intervenida, principalmente por el impacto humano (actividades científicas, recreacionales/turísticas y de subsistencia: pastoreo de ovejas y alpacas).

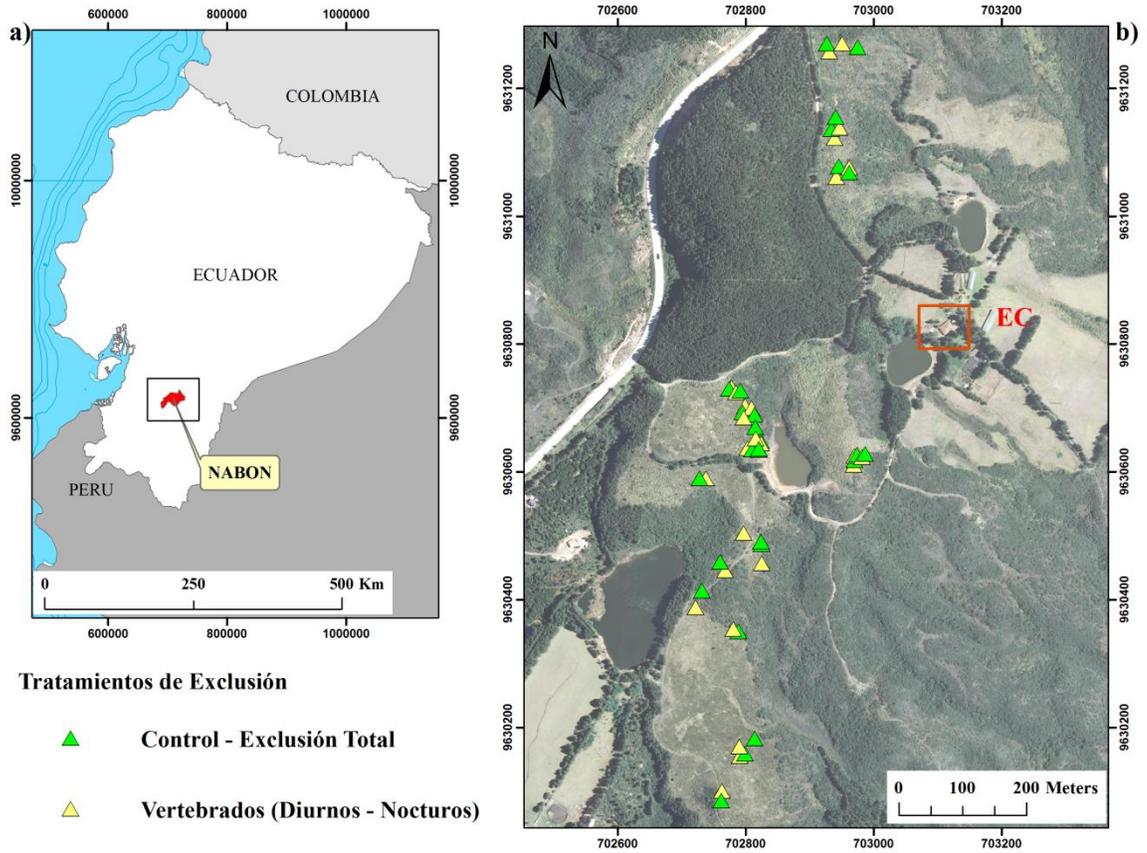


Figura 1. a) Zona de estudio; b) Área de estudio con la ubicación respectiva de los tratamientos de exclusión (triángulos verdes: posición de los tratamientos de exclusión total y control; triángulos amarillos: tratamientos para diferenciar entre vertebrados nocturnos y diurnos). EC = Estación Científica “El Gullán” de la Universidad del Azuay.

Fuente: (SIGTIERRAS, 1:5 K; Ortofotografía 2010).

1.2 Especie en estudio

1.2.1 Distribución geográfica

La familia Proteaceae habita principalmente en el hemisferio sur en regiones tropicales y subtropicales, por lo que se encuentra comúnmente en regiones como: Nueva Guinea, Australia y Suráfrica. Sin embargo, la distribución de esta familia se extendió por varios rincones de América latina (Sánchez 2005). Exclusivamente para el género *Oreocallis*, la distribución comienza a partir de ciertos bosques andinos semi-decuidos y siempre verde montano alto al sur del Ecuador (Sierra, 1999); y en bosques esclerófilos al norte del Perú (Pretell *et al.* 1985; Ulloa & Jørgensen 1993).

O. grandiflora dentro del Ecuador, posee un rango de distribución bastante amplio que se extiende desde la parte norte (Tungurahua) hasta la parte sur del país (Zamora Chinchipe) (Prance & Plana 1998; Plana 1999; Bonifaz & Cornejo 2002; Pennington 2007; Ríos & Acevedo 2007). Particularmente para las provincias de Azuay y Loja, se las ha registrado a partir de 2000 – 3000 m.s.n.m. en matorrales húmedos, y en bosques de neblina montanos a partir de los 1500 – 2900 m.s.n.m. (Palacios *et al.* 1999). Se puede decir que esta especie posee una fitogeografía clásica de las partes centro y sur del país (Ulloa & Jørgensen 1993).

1.2.2 Descripción botánica

Oreocallis grandiflora (LAM.) R Br. (1810) (Proteaceae) (IPNI 2015), es un árbol o arbusto pruinoso de 3 – 6 m de altura, con raíces horizontales y tallo cilíndrico de corteza lisa en plantas jóvenes, y rugoso color café oscuro en plantas adultas. Sus hojas son coriáceas, ovadas, de pecíolo alargado, dispuestas en espiral, su haz verde brillante y envés glauco. Alcanzan una longitud entre 4,80 – 12,70 cm y un máximo de 21,50, y 1,60 – 3.40 cm de ancho. Usualmente están cubiertas de pubescencia rojiza; mientras que las maduras son lisas, con pubescencia concentrada a lo largo de las venas

principales en el envés de la hoja (Weston 2007; Pennington 2007). Las flores presentan una tendencia protándrica, esto significa que las piezas estaminadas maduran antes que las pistiladas; esta disposición se da porque las partes masculinas y femeninas coexisten en la misma inflorescencia. El polen maduro es depositado sobre el estigma aún no receptivo, y este es expuesto a los distintos polinizadores, luego de este período el ovario, estilo y estigma quedan aptos para ser fecundados, además, las flores se van abriendo de los círculos exteriores a los interiores (Raisman & González 2013; Schmid *et al.* 2015). Las flores miden entre 7 – 17.50 cm con un máximo de 38 cm y suelen encontrarse entre 60 – 80 flores de color blanco rojizas o violáceas con tépalos fusionados casi hasta la punta. Las anteras son ovadas y poseen un ovario estipitado (Loján 1992; Ulloa & Jørgensen 1993; Weston 2007; Pennington 2007). Los frutos son folículos coriáceos que tienen un tamaño de 10 – 15 cm de longitud; presentan de 9 – 11 ovarios. Al madurar, los frutos exponen hasta 30 semillas aladas cada una (Weston 2007; Pennington 2007).

O. grandiflora no es considerada una planta pionera, sino más bien, una especie de sucesión que se asocia fácilmente con otras especies vegetales (Ríos & Acevedo 2007).

1.2.3 Caracterizaciones generales de *O. grandiflora*.

1.2.3.1 Fenología

La temporalidad de la floración y fructificación deriva primordialmente de la fisiología de la especie vegetal y de factores climáticos (*sensu* Terborg 1992), en cuyo caso *O. grandiflora* al no poseer esta información *in situ*, motiva a investigar estas características.

1.2.3.2 Floración y Fructificación

Dentro de la zona austral, específicamente en la provincia de Loja, la floración de *O. grandiflora* se encuentra disponible todo el año; sin embargo, son más visibles a principios de julio y su declinación se da a finales de octubre con su pico más alto en septiembre. Asimismo en esta provincia, la fructificación de *O. grandiflora* inicia en septiembre y declina a mediados de noviembre con su máxima producción entre octubre y principios del mes de noviembre (Velepucha & Hurtado 1987; Ulloa & Jørgensen 1993; Ríos & Acevedo 2007).

Es importante recordar que la temporalidad de floración y fructificación puede variar de una zona a otra (Añazco 2000), por lo que se recomienda un estudio independiente para cada provincia del Ecuador y aún más para este sitio de estudio.

1.2.4 Nombres comunes y usos tradicionales

O. grandiflora dentro de nuestro país es conocida como: cucharillo, galuay, gañal, galluay, galguay, galvay (CESA 1992; Ulloa Ulloa & Jørgensen 2004); no obstante,

dentro de nuestra área de estudio se la identifica como: gañal. A pesar de la variedad de nombres con que se la identifica; *O. grandiflora* continúa ejerciendo múltiples usos que van desde medicinales, artesanales, ornamentales, madereros (CESA 1992; Loján 1992; Ocaña 1994), incluso comestibles (semillas) (Van den Eynden *et al.* 2003).

1.2.5 Principales polinizadores

O. grandiflora es un recurso que beneficia a una gran diversidad de organismos, especialmente en los matorrales del sur del Ecuador (Cárdenas 2016) debido a la estructura floral que presenta; es decir, permite a los polinizadores alcanzar las recompensas florales (néctar y polen); además, concede una interacción mutualista planta-polinizador (Knudsen *et al.* 2004). Hasta el momento, todas las especies que promueven la polinización se suponen que son principalmente colibríes (Steenhuisen *et al.* 2012), por ejemplo: *Metallura tyrianthina*, *Aglaeactis cupripennis* y *Coeligena iris* (Ríos & Acevedo 2007); sin embargo, en algunas especies de la familia Proteaceae (Schmid *et al.* 2015), existen varios polinizadores (aves, mamíferos e insectos) (véase, Anexo 7). Por este motivo, se necesitó una reevaluación de su sistema de polinización (Steenhuisen & Johnson 2012b), especialmente, en la contribución específica de vectores nocturnos (murciélagos y ratones) y de insectos (abejas, abejorros, polillas, mariposas, escarabajos, entre otros) (Cárdenas 2016).

1.3 Diseño experimental

Seleccionamos al azar 27 dupletes de plantas vecinas (máximo 10 m de distancia) cada una con dos inflorescencias. En total obtuvimos 54 plantas, con 108 inflorescencias (véase, Figura 1 & Anexo 1). Posterior a ello, las georreferenciamos utilizando un GPS diferencial de alta precisión (Trimble GeoXH 2008, con una antena externa Trimble Tornado GNSS OmniSTAR). Se las etiquetó (código correspondiente por planta) de acuerdo al tratamiento de exclusión a ejecutarse; además, las aislamos de los

polinizadores valiéndonos de un armazón de jaulas plásticas, soportes de madera y envolturas protectoras tipo malla fina (< 1 × 1 mm) para conservar el *status* de las flores, hasta la aplicación respectiva de los experimentos (véase, Anexo 4).

1.3.1 Tratamientos de exclusión

Para evaluar el potencial y la importancia de los distintos vectores de polinización en las tasas de fructificación de *O. grandiflora* se combinó la aplicación de cuatro tratamientos de exclusión: (1) exclusión de vertebrados diurnos, (2) exclusión de vertebrados nocturnos, (3) exclusión total de los vectores, y (4) un control que permite el acceso a todos los polinizadores (véase, Figura. 2).

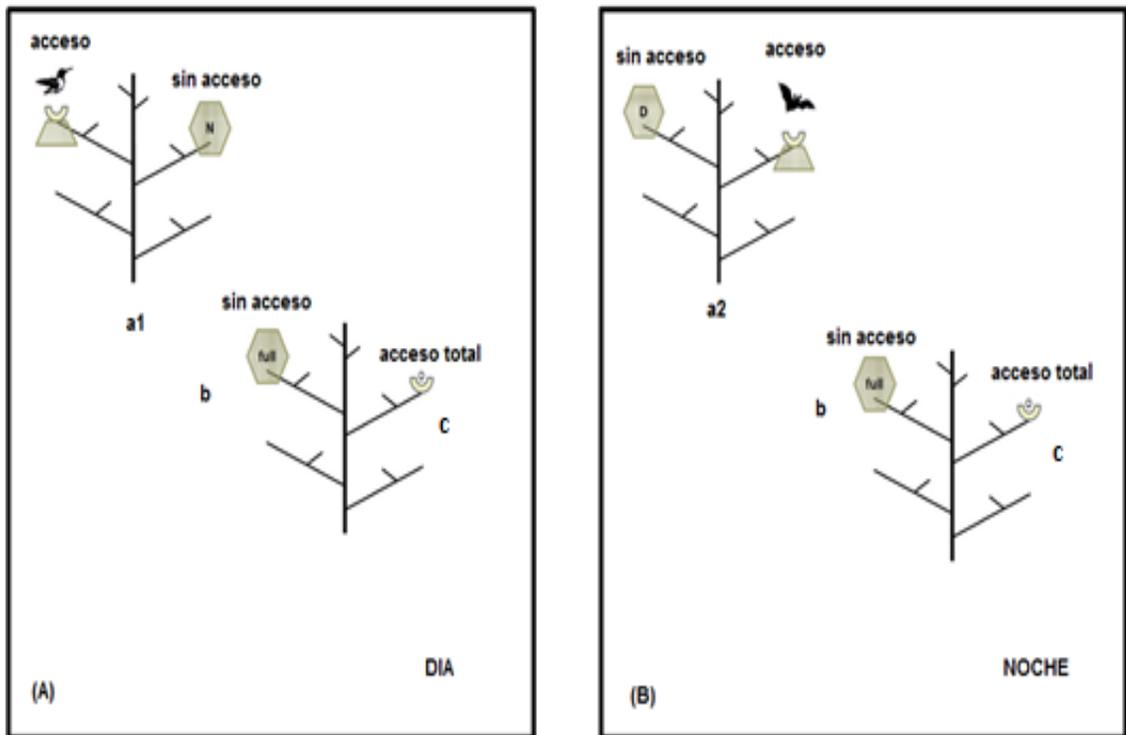


Figura 2. Tratamientos de exclusión con (A) Condiciones durante el día y (B) durante la noche: a1 Exclusión de vertebrados diurnos (aves, especialmente colibríes), a2 Exclusión de vertebrados nocturnos (murciélagos y ratones); b Exclusión total de todos los diferentes vectores polínicos y c control con acceso a cualquier hora.

Fuente: (© Dr. Nils Breitbach 2015).

La experimentación inició en el mes de Agosto de 2015, comenzando con la exclusión por separado de los vertebrados diurnos y nocturnos, a través de la rotación de las jaulas en horarios matutinos (5:30 – 18:30 h) y vespertinos (18:30 – 5:50 h), durante un período de 15 días consecutivos. Igualmente, en ese lapso de tiempo se mantuvo expuestas las flores de los tratamientos de control; sin embargo, las flores que fueron evaluadas bajo el tratamiento de full exclusión permanecieron excluidas durante un período mayor de tiempo hasta la observación de la formación de frutos iniciales; ovarios o gineceos engrosados.

Todos los tratamientos fueron instalados durante el período de pre-antesis de las flores (véase, Anexo 5). Posterior a las dos semanas de rotación, se aislaron nuevamente todas las inflorescencias con el fin de conservar el estatus de polinización.

1.3.2 Verificación de las flores antes y después de los tratamientos

Debido a que la inflorescencia abre las flores secuencialmente de manera cíclica desde la parte inferior hacia el ápice de la inflorescencia (Schmid 2015); se inició la experimentación de la siguiente forma: un día antes de la primera apertura cada inflorescencia fue marcada en la frontera inferior de las flores receptivas usando un hilo fino de algodón. En cambio, al final de los tratamientos se marcó la frontera superior (conservación del status); esto, para poder monitorear el éxito de la polinización después de los tratamientos.

1.3.3 Verificación de la efectividad polínica de los diferentes vectores

Para comprobar la eficacia de los tratamientos y la repuesta post-polinización, se cuantificó la producción de frutos por mes (Septiembre, Octubre y Noviembre), a través del número de los ovarios/gineceos engrosados por inflorescencia. En un principio, las flores polinizadas intensifican su color a uno más fucsia o rosado (véase, Anexo 6) suceso que marca una diferencia visual del resto de la inflorescencia. Posterior a ello, comienza el engrosamiento del ovario/gineceo y la senescencia de las flores no polinizadas o no aptas para producir frutos (Bidwell 1993). De esta manera, pudimos observar la respuesta de la flor a los distintos tratamientos en función de la producción o no del fruto (engrosamiento).

Una vez concluida la fase de experimentación, se retiraron los materiales (bolsas y jaulas) para que las flores retomen su accesibilidad y continúen con su rol biológico.

1.4 Análisis de datos

Los análisis estadísticos se realizaron con el software R (versión 3.2.0, R Core Team, 2015). Se calcularon las tasas de fructificación a través del número de frutos/ número de flores por inflorescencia $\times 100$; además del error estándar de la media porcentual (s. e.) (Cadzow & Carthew 2000). Conjuntamente se calculó la abscisión floral, definida como el número de flores que no desarrollaron fruto hasta el final del período de observación. En cambio para la abscisión frutal se ejecutó directamente la ecuación de Laskowski (2006):

$$A = \frac{Ni - Nt}{Ni * D} * 100$$

Dónde:

Ni = Número de frutos iniciales

Nt = Número de frutos finales

D = Número de días/semanas transcurridas

Mediante una prueba de bondad de ajuste Kolmogorov-Smirnov (KS) se comprobó si los datos seguían una distribución normal; pero, al no ser el caso se efectuó una transformación no lineal – raíz cuadrada – a los porcentajes obtenidos de las tasas de fructificación. Dicho proceso ajustó la heterogeneidad de los datos a una distribución normal o Gaussiana (véase, Anexo 2a & 2b). En base a ello, analizamos el efecto de los tratamientos de exclusión planta – polinizador sobre las tasas de fructificación de *O. grandiflora* en un modelo lineal de efectos mixtos a través de la función 'lmer' del paquete estadístico 'lme4', versión 1.1 – 7 (Bates *et al.* 2014). Como efecto fijo incluimos a todos los tratamientos bajo experimentación (x = variables explicativas categóricas), esto en función a la repuesta post – polinización de las flores (y = variables dependiente); y como efecto aleatorio incluimos la identidad de las plantas ($N = 54$), para resolver la no – independencia y asumir diferentes pendientes aleatorias por cada planta. Cabe señalar, que el modelo de efectos fijos calcula una intercepta general (nuestro caso el tratamiento control) y ajusta el valor de las demás interceptas para corroborar la significancia o no de los mismos. Este modelo se usó debido a la agrupación en bloques aleatorios (dupletes) de los tratamientos experimentales (véase, Anexo 5). Por otra parte, con los estimados del modelo se realizó también un análisis ANOVA, para comparar el valor p de todos los tratamientos de exclusión.

CAPÍTULO 2

RESULTADOS

La distribución de las tasas de fructificación tuvo una acumulación leptocúrtica con un pico alrededor del 5,95 % y una cola positiva hacia la izquierda (asimetría = 1,65) (véase Anexo 2a). Tras la transformación no – lineal se obtuvo un pico ajustado del 2,74 % y una cola simétrica de 0,15 (véase, Anexo 2b).

2.1. Tasas de fructificación

Los frutos completamente engrosados se presentaron 12 semanas después de la aplicación de los tratamientos (véase, Figura 3). Sin embargo, acorde con el modelo lineal de efectos mixtos (véase, Anexo 3), el porcentaje de frutos que eventualmente engrosaron no produjeron diferencias significativas (véase, Tabla 1) entre los tratamientos planta – polinizador (ANOVA a priori: $df = 3/77,01$; $F = 1,29$; $P = 0,28$). Por otro lado, se detectó en todos los tratamientos un alto porcentaje de abscisión floral y una pequeña disminución frutal (véase, Tabla 1).

Tabla 1. Producción y abscisión de frutos en los diferentes tratamientos de exclusión. AF = porcentaje de abscisión floral. Tratamientos (Ctrl = Control; ET = Exclusión total; VD = Vertebrados Diurnos; VN = Vertebrados Nocturnos).

Tratamiento	Ctrl	ET	VD	VN
Nº. Flores (AF)	822 (79,91)	778 (84,33)	730 (87,05)	788 (83,98)
Frutos iniciales	9,24%	10,36%	8,89%	9,53 %
Frutos maduros	20,09% \pm 3,53	15,67% \pm 3,40	12,95% \pm 3,13	16,02% \pm 2,57
Abscisión frutal	0,38 %	0,41 %	1,50 %	0,90 %

Como se observa en la Figura 3, el número de frutos en los tratamientos de vertebrados diurnos y nocturnos declinó durante las 6 ± 12 semanas; en cambio para los tratamientos de control y exclusión total la pérdida de frutos no representó mayor significancia durante el mismo periodo de tiempo (véase, Tabla 1).

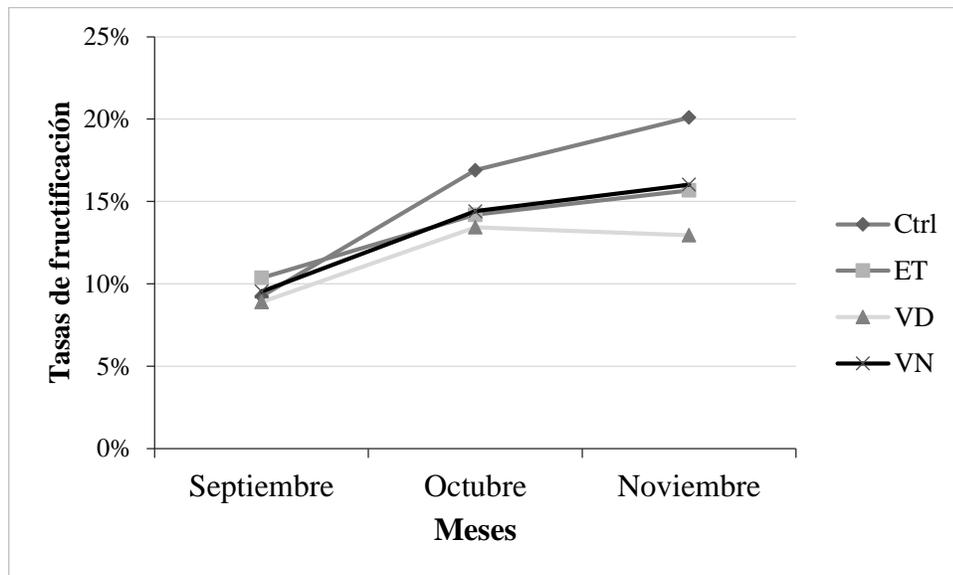


Figura 3. Porcentajes de frutos (media) de cada tratamiento desarrollados durante el monitoreo (0 – 12 semanas). Septiembre: desarrollo inicial; Octubre: crecimiento de frutos (frutos juveniles); Noviembre: frutos engrosados. Tratamientos (Ctrl = Control; ET = Exclusión total; VD = Vertebrados Diurnos; VN = Vertebrados Nocturnos).

CAPÍTULO 3

DISCUSIONES

Exploramos la respuesta de polinización de las flores de *O. grandiflora* con sus principales polinizadores (aves: principalmente colibríes, mamíferos: murciélagos y ratones, y varios grupos de insectos) y su contribución al éxito de formación de frutos. Aunque hemos esperado encontrar diferencias significativas entre la contribución de cada polinizador en las tasas de fructificación, nuestros resultados sugieren una adaptación generalista en el sistema de polinización de *O. grandiflora*. Incluso, se observó que esta especie genera bajos porcentajes de producción de frutos a pesar de interactuar con múltiples especies de distintos grupos de polinizadores. De igual manera, se evidenció una alta abscisión floral y una pequeña disminución frutal dentro de *O. grandiflora*. Si bien este tipo de sucesos ocurren en varias especies vegetales; la familia Proteaceae no ha sido la excepción. Por otra parte, nuestros resultados comparados con los de Cárdenas (2016) indican que hay auto-polinización en esta población estudiada. A su vez, en la misma especie se observó factores antagonistas ligados a los frutos; así tenemos por ejemplo la presencia de ciertos hongos y bacterias, al igual que herbivoría (véase, Anexo 8). En ambos casos, la limitada información dificultó la determinación de qué tipo de organismo es, así como su causa-efecto. A pesar de ello, estos factores influyeron mínimamente en la variación de los datos finales.

3.1 Contribución de vectores diurnos y nocturnos a la polinización de *O. grandiflora*

La aplicación de los tratamientos de exclusión diurno y nocturno no reflejó diferencias significativas entre las tasas de fructificación y su contribución; respecto a nuestro modelo lineal de efectos mixtos. Estos resultados son consistentes con los encontrados en estudios recientes en los matorrales andinos, los cuales mostraron que ningún vector polinizador fue significativamente más eficiente al momento de polinizar a *O. grandiflora* (Lizárraga *et al.* 2008; Cárdenas 2016). Este hecho puede deberse a la producción de frutos en el tratamiento de control, la similitud entre tratamientos en cuanto a los porcentajes obtenidos, y a la accesibilidad que tuvo éste en relación a los visitantes (Stiles 1981; Feinsinger 1990); es decir, todos los agentes polinizadores influenciaron en el fitness de la planta y diluyeron un efecto de especialización (Baker 1961). Teniendo como resultado una adaptación generalista a múltiples sistemas de polinización (Collins & Rebelo 1987, Gómez 2002).

Por otra parte, los resultados del tratamiento de exclusión total mostraron una característica auto-polínica de la especie en un $15,67 \% \pm 2,57 \%$; esta mención da sustento a lo que varios autores han expuesto sobre experimentos de polinización controlada en variadas especies de la familia de las Proteáceas (Goldingay *et al.* 1991a; Harris & Whelan 1993; Goldingay & Carthew 1998; Schmid 2015; Cárdenas 2016). En general, en plantas hermafroditas, las tasas de fructificación son relativamente bajas (Faegri & Van der Pijl 1979; Collins & Rebelo 1987), independientemente del tratamiento aplicado o del tipo de polinización (Hermanutz *et al.* 1998). Así, se podría sugerir que *O. grandiflora* es capaz de auto-fecundarse independientemente de la presencia o ausencia de polinizadores en distintas temporadas a lo largo del año (observación personal). Esto representa una ventaja para la especie en asociación con la colonización de nuevos hábitats, particularmente los remotos a la distribución original de la especie y en donde hay condiciones desfavorables para la polinización (Stebbins 1970). Sin embargo, en *O. grandiflora* no se descarta la posibilidad de un cruce con

otras plantas vecinas por medio de polinizadores (sistema generalista), ya que anteriormente se ha podido determinar una receptividad del estigma durante el día y la noche, al menos durante 12 días después de la antesis (Landázuri 2015; Cárdenas 2016).

Uno de los principales puntos de interés en polinización por vectores bióticos son sus patrones de movimiento entre plantas y el flujo de genes que generan (Goldingay *et al.* 1991b). Estos patrones guían la fisiología y estructura de la población de muchas especies (Baker 1961). Muchos organismos observados como visitantes florales (aves, murciélagos, ratones e insectos) cuentan con *O. grandiflora* como uno de los pocos recursos para obtener suplementos alimenticios – néctar – (Landázuri 2015; Cárdenas 2016). Debido a su tamaño y sus requerimientos metabólicos, su forrajeo es más perentorio y podrían visitar un gran número de inflorescencias de acuerdo a sus necesidades energéticas (Baker 1961). Entonces, estos grupos de polinizadores compartirían el mismo recurso alimenticio. Al ser así, *O. grandiflora*, esta ofreciendo un recurso energéticamente constante; por lo que sugerimos al igual que otros autores (Baker 1961; Goldingay *et al.* 1991b; Garibaldi *et al.* 2011) que el servicio ecológico es “promovido” por los vertebrados diurnos y nocturnos.

Por todo lo antes mencionado, no se ha establecido evidencia suficiente que soporte el principio del polinizador más eficaz propuesto por Stebbins (1970). En este estudio se relacionó este concepto con la contribución de los polinizadores en términos de tasas de fructificación. Esto está íntimamente relacionado con la visita del vector a las flores y su consistencia como polinizadores de *O. grandiflora*. Esta mención es apoyada con lo que expresa Baker (1961), ya que sugiere la existencia de un *sistema combinado* entre aves y murciélagos, con el valor del rasgo floral de la especie. Sin embargo, la adaptación de *O. grandiflora* a varios tipos de polinizadores, parece ligarse más a un proceso adaptativo generalista. Esta consideración lo respaldamos a través de la fluctuación temporal que tiene el polinizador con la planta, a la abundancia y también a la composición de

visitantes florales. Esta acotación reduce parcialmente las posibilidades de especializar a un polinizador efectivo (Herrera 1988; Waser *et al.* 1996).

Sin embargo, un aspecto que no ha sido profundizado es la dimensión geográfica, por ejemplo: la población de *O. grandiflora* ubicada en Perú posee características adaptadas a polinizadores aviares (alto número de flores, color fucsia intenso y constante flujo de néctar) (Cassinelli del Sante 2007). Entonces, una comparación de este género con la del Ecuador (específicamente con la estación científica “El Gullán”) podría predecir el efecto en la estructura de redes tróficas de polinización de flores (Gómez 2002)

3.2 Tasas de fructificación, abscisión floral y frutal en *O. grandiflora*

En las Proteáceas, pocas especies han sido capaces de generar altos porcentajes de fructificación, así tenemos por ejemplo a *Persoonia rigida*, la cual registra un 67,40 % \pm 3,70 % de producción de frutos (Collins & Rebelo 1987, Trueman & Wallace 1999). Sin embargo, la familia Proteaceae en sí, genera bajos porcentajes de fructificaciones, así tenemos el caso de *Protea cynaroides* con el 21,70 % \pm 7,20 % (Rebelo & Collins 1987). En nuestro caso, los porcentajes obtenidos fueron del 20,09 % \pm 3,53 % (rango: 0 – 68 %).

En estudios anteriores, en la misma estación científica, la procedencia del polen y su compatibilidad no fueron factores determinantes para generar diferencias en las tasas de fructificación por distintos polinizadores (Landázuri 2015; Cárdenas 2016) debido a la aplicación de polen fresco en flores receptoras. Sin embargo, en este estudio el polen fue expuesto de forma natural y aleatoria; y en el tratamiento de exclusión total el polen fue conservado *in situ* en las inflorescencias, esperando que el cruzamiento y la auto-

compatibilidad ocurrieran naturalmente. Además, el número de flores receptivas en las inflorescencias fue relativamente alta (media= 28, 87; rango= 4-61), algo que es típico en especies de la familia Proteaceae con flores hermafroditas; así tenemos por ejemplo a: *Banksia spinulosa*, *Leucospermum oleifolium* y *Protea odorata* (Collins & Rebelo 1987). Esto podría respaldar la idea de un mecanismo de selección de polen, promoviendo la producción de frutos exitosamente fertilizados (Breitbach, observación personal).

Para explicar las tasas de fructificación obtenidas, causas próximas podrían ser planteadas en relación a factores internos y externos de *O. grandiflora*. Se conoce ampliamente que los recursos nutricionales son uno de los principales factores externos influyentes en la formación de frutos (Murneek 1927, Lloyd 1980, Stephenson 1981; Schroeder & Hofshi 2006). Estos recursos son dados gracias a la calidad de nutrientes del suelo (Evenari 1984; Martínez & Agustí 2006) y a la transferencia de nutrientes del progenitor materno al fruto (Baudoin *et al.* 2002). Entonces, en varios estudios se ha observado que las bajas tasas de fructificación fueron causados más por el desarrollo fisiológico del fruto que por el tipo de polinización (Stephenson 1981, Collins & Rebelo 1987). No obstante, debido a la adaptabilidad de *O. grandiflora* a suelos degradados y escasos en materia orgánica o nutrientes (*sensu* Carrasco 2004, Ríos & Acevedo 2007), se observó una heterogeneidad en la producción de frutos, sin diferenciarse del tipo de polinización. Por esta razón, Bidwell (1993) menciona que las bajas tasas de fructificación pudieron darse por una competencia de nutrientes, entre frutos juveniles y frutos maduros; o entre los frutos y los ápices vegetativos (Stephenson 1981; Baudoin *et al.* 2002; Schroeder & Hofshi 2006), pero esto no ha sido determinado con exactitud dentro de los géneros emparentados con *O. grandiflora* (véase, Anexo 6).

Consideramos que el diseño experimental influyó en la abscisión floral de las plantas (83,82 %). Sin embargo, en primer lugar, este tipo de eventos puede deberse a una

respuesta programada, es decir, la planta se deshace de aquellos tejidos: hojas, flores, frutos que ya no llevan a cabo su función (Bidwell 1993); o simplemente, por una reacción estratégica donde se elimine de forma viable a organismos patógenos, predadores (Janzen 1971), o genéticamente inferiores (Janzen, 1977; Sorensen 1982; Stephenson & Bertin 1983; Wiens *et al.* 1987). No obstante al ser *O. grandiflora* una especie de sucesión (Ulloa & Jørgensen 1993), este último efecto no sería tan representativo; más bien, consideramos que respondió a un efecto de estrés prolongado (Bidwell 1993), ya que al estar aislada por un período de tiempo mayor prolongo un envejecimiento marcado, lo cual ocasiono un daño hipersensible a sus tejidos (*sensu* Jordano 1998; Martínez & Agustí 2006; Alcaraz & Hormaza 2009) y por ende la muerte floral (Stephenson, 1981; Wiens *et al.* 1987). En consecuencia, solo una pequeña proporción de las flores llegó a producir frutos. No obstante, la pérdida de flores no son un impedimento para atraer más visitas de polinizadores, debido a que las flores que perduraron después del tratamiento tuvieron un constante flujo de recompensas florales (néctar) (Breitbach & Cárdenas, observación personal). Esta característica indica una posibilidad mayor de variabilidad planta-polinizador dentro de las inflorescencias.

Por otro lado, se detectó una disminución de frutos 6 ± 12 semanas después de la respuesta post-polinización en varias plantas (1,81 %). En estudios comparativos de abscisión frutal en poblaciones del continente australiano, las fases de abscisión fueron más pronunciadas entre las 4 ± 10 semanas, dándose estas en inflorescencias que fueron pobremente polinizadas, tanto en polinización manual como en abierta (Trueman & Wallace 1999). En nuestro caso, la abscisión de frutos se observó en el tratamiento de vertebrados (diurnos – nocturnos). Sin embargo, no se ha encontrado una causa general que explique esto. Según varios estudios en Proteáceas hermafroditas australianas y africanas, la pérdida o abscisión es mucho mayor en los casos de auto-polinización (Ayre & Whelan 1989; Ish-Am 2004; Garner & Lovatt 2008). Esto puede deberse a un importante factor que todavía no ha sido investigado en *O. grandiflora*, y que es planteado por Wiens (1984), el cual sugiere que los bajos porcentajes de fructificación en plantas hermafroditas podrían tener un control genético; esto ocurre cuando existe

una conservación de genes polimórficos que inevitablemente incrementa la frecuencia de alelos letales y sub - letales combinados que son responsables de la selección de frutos y de la proporción de semillas/óvulos, y no por limitaciones impuestas como la disponibilidad de nutrientes, el espacio o polen (Collins & Rebelo 1987; Ayre & Whelan 1989).

Distintos experimentos han sido realizados con diferentes especies de Proteáceas para entender las bajas tasas de fructificación (Rebelo & Collins 1987; Ayre & Whelan 1989; Trueman & Wallace 1999). Sin embargo, no se ha evidenciado causas directas para entender la producción de frutos en relación al alto número de flores que posee *O. grandiflora*. Por lo que una forma de ver esta problemática es proyectada como: una adaptación a las limitaciones durante el tiempo evolutivo (Ayre & Whelan 1989), es decir, un gran número de flores pudo haber evolucionado sin que esto implique una mayor producción de frutos o semillas. Aunque es difícil evaluar esta hipótesis de manera aplicable a experimentación, las extensiones parecen viables. Una producción alta de flores parece funcionar como señal para atraer a un mínimo de polinizadores; y en especies hermafroditas, donde incrementa la donación de polen, compensa la función reproductora de la parte femenina (Ayre & Whelan 1989). A pesar de que siempre puede haber una proporción de frutos originados por cruzamiento/auto – polinizados en la misma inflorescencia, la planta selecciona óvulos pre-cigóticos o post-cigóticos dependiendo de la viabilidad del polen (Ayre & Whelan 1989). Entonces, en muchos de los casos en los que hay bajas tasas de fructificación puede deberse a la madures sexual de la planta y a mecanismos del comportamiento de los polinizadores (al depósito de polen en cantidad y calidad).

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Conclusiones:

- Debido a la ausencia de diferencias significativas entre polinizadores diurnos y nocturnos, y a la adaptabilidad de *O. grandiflora* a los matorrales andinos; nuestro estudio corrobora la conducta generalista de la especie en cuanto a sus vectores polinizadores (aves – murciélagos) y la comprobación de su autopolinización. Sin embargo, resulta temprano el desarrollo de una hipótesis en los síndromes de polinización para *O. grandiflora*, y aún más, definir un vector efectivo de polinización.
- A pesar de poseer estos resultados, realzamos la utilidad del diseño experimental; puesto que, ayudó a evaluar el efecto de los diferentes polinizadores (aunque sea mínimo) y su contribución a la reproducción de la planta. No obstante, es importante considerar el criterio de Knight *et al* (2006) en cuanto a sesgos metodológicos, ya que influyen variablemente los resultados durante un experimento de polinización. Así tenemos por ejemplo, que el aislamiento de las plantas no fue estricto ya que se encontraron organismos (insectos) dentro de la jaula; además, de la transferencia y procedencia del polen.
- Consideramos sin duda, al igual que otros autores (Collins & Rebelo 1987; Trueman & Wallace 1999; Schmid 2015; Cárdenas 2016), que las Proteáceas exponen una estructura floral de alto grado de interacciones, con un recurso rentable energético (néctar) (Wolf et al. 1976; Stiles 1981; Acevedo & Chamba 2007) que la hace apta para visitantes diurnos y nocturnos (aves, murciélagos, abejas, moscas, etc.) (Schmid 2015, Cárdenas 2016). No obstante, aún quedan muchas inquietudes en cuanto a las limitantes que presenta la especie, por ejemplo, su sistema de reproducción y factores antagonistas (observación personal: herbivoría y parasitismo).

- Pese a ser una de las pocas investigaciones sobre ecología de polinización que se ha llevado a cabo en el Ecuador con *O. grandiflora* (Ríos & Aceveo 2007; Cárdenas 2016), se espera que esta investigación inspire al desarrollo de nuevos trabajos en el estudio ecológico, funcional planta-polinizador.
- Finalmente, se destaca la importancia de los polinizadores como agentes de servicio ecológico. No obstante, es frecuente el desconocimiento de la gente sobre el servicio que otorgan estos al ecosistema. Por ello, el reto actual se centra en difundir esta importancia, ya que sin ellos se discontinuaría la diversidad de plantas silvestres y la estabilidad del ecosistema. A su vez, abre camino a los investigadores para la protección y conservación no sólo de los polinizadores sino también de formaciones vegetales que están en constante peligro por la pérdida y fragmentación de hábitats.

Recomendaciones:

- *O. grandiflora* al ser un recurso fiable para todos sus visitantes, la hace una especie de importancia ecológica. Por ello, se la considera como una de las especies que generan gran influencia dentro del ecosistema alto andino (Ulloa & Jørgensen 1993); sin embargo, existen organismos ajenos que dificultan de cierta forma la sobrevivencia de la especie (frutos), así tenemos el caso de la herbivoría y el parasitismo (véase, Anexo 8). Por ello, recomendamos un estudio bajo condiciones de laboratorio (ej. uso de insecticidas, identificación de patógenos, etc.), en las cuales se pueda investigar el comportamiento de estos grupos con esta especie vegetal. Este aporte sentaría las bases necesarias sobre la funcionalidad o perjuicio que puedan ejercer estas entidades a *O. grandiflora*. De igual forma, sería un aporte útil, estudiar la contribución *per se* de los insectos en esta especie, bajo el mismo contexto (condiciones de laboratorio).
- Como se mencionó con anterioridad *O. grandiflora* dentro de la zona austral presenta flores y frutos a lo largo del año (Ríos & Acevedo 2007), no obstante, se necesita una fenología definida para esta área de estudio; ya que aportaría a comprender mecanismos claves en la reproducción de la especie y por ende en la producción de frutos. A su vez, es necesario definir la contribución específica de los polinizadores nocturnos (murciélagos y ratones) a esta especie; ya que podrían ser uno de los principales promotores de la continuidad de *O. grandiflora* dentro de la estación científica “El Gullán”.
- Sería interesante indagar la capacidad de polinización que tienen las flores de *O. grandiflora* del Perú comparado con las del Ecuador (estación científica “El Gullán”). Según Cassinelli del Sante (2007), esta especie comparte el mismo género, no obstante muestra una apariencia física muy distinta (pétalos varían de rosado a casi rojo) a los individuos del Ecuador (pétalos blancos a casi rosados).

Incluso el mismo autor añade que esta especie tiene una adaptación a polinizadores aviares. Por ello sería importante realizar una comparación de este tipo, ya que los cambios ambientales, la distribución geográfica y la composición de la especie generan patrones fenológicos particulares para las dos localidades. Teniendo en cuenta estos antecedentes, se podría evaluar si la polinización se debe a los vertebrados como un recurso importante en las redes de interacción o a la capacidad de auto-fecundación de la especie.

BIBLIOGRAFÍA

- Alcaraz, M.L., & Hormaza J.I. (2009). Selection of potential pollinizers for 'Hass' Avocado based on flowering time and male-female overlapping. *Sci. Hortic* (2009), 10:1016/j.scienta.
- Añazco, M. (2000). Selección de especies y manejo de semillas. *Red Agro-Forestal Ecuatoriana*. Quito, Ec. p. 25, 58.
- Ayre, D.J. & Whelan, R.J. (1989). Factors controlling fruit set in hermaphroditic plants: studies with the Australian Proteaceae. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 267–272.
- Bates, D.; Maechler, M.; Bolker, B. & Walker, S. (2014). *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. R package version 1.1-7, <URL: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Baker, H. G. (1961). The Adaptation of Flowering Plants to Nocturnal and Crepuscular Pollinator. *The Quarterly Review of Biology*, Vol. 36, No. 1, pp. 64-7. The University of Chicago Press. <http://www.jstor.org/stable/2816899>
- Baudoin, Ir., *et al.*, (2002). El cultivo protegido en clima mediterráneo. Estudio FAO producción y protección vegetal. Roma.
- Bidwell, R.G.S. (1993). *Fisiología Vegetal*. 1a.Ed. AGT Editor. México D.F. 784p
- Bonifaz, C. & Cornejo, X. (2002). Proteaceae. In G. W. Harling & L. Andersson (Eds.), *Flora of Ecuador* (pp. 44-50). Göteborg: University of Göteborg.
- Cadzow, B., & Carthew, S. M. (2000). Breeding systems and fruit development in *Persoonia juniperina* (Proteaceae). *Cunninghamia: A Journal of Plant Ecology for Eastern Australia*, 6, 941–950.

Cárdenas, S. (2016). Eficiencia de polinización en *Oreocallis grandiflora* (Proteaceae): Una comparación entre visitantes florales vertebrados. Universidad del Azuay. Cuenca-Ecuador.

Carrasco, L. (2004). Prospección de insectos asociados a las Proteáceas cultivadas comercialmente en Chile. Universidad de Talca. Chile.

Cassinelli Del Sante, G. (2007). Trees & Bushes of the Sacred Valley - Árboles & Arbustos del Valle Sagrado. pp. 52-53. Biblioteca Nacional del Perú.

Collins, B. G., & Rebelo, T. (1987). Pollination biology of the Proteaceae in Australia and southern Africa. *Austral Ecology*, 12(4).387-421. doi: 10.1111/j.1442-9993.1987.tb00958.x

CESA. (1992). Usos tradicionales de las especies forestales nativas en el Ecuador. Tomo II. Ed. Central ecuatoriana de servicios Agrícolas. Quito, Ec. p. 21,22.

Dafni, A. (1992). *Pollination Ecology: The Practical Approach*. Oxford University Press.

Darwin, C. (1859). *El origen de las especies por medio de la selección natural* (Vol. II). CALPE.

Darwin, C. (1868). *The variation of animals and plants under domestication*. Reprint, 1972.

Darwin, C. (1876). *The effects of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom*.

Darwin, C. (1877). *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*.

Dick, C. W., Hardy, O. J., Jones, F. A. and Petit, R. J. (2008) 'Spatial scales of pollen and seed-mediated gene flow in tropical rain forest trees', *Tropical Plant Biology*, vol 1, pp20–33.

Evenari, M. (1984). Seed physiology: from ovule to maturing seed. *Bot. Rev.* (Lancaster) 50:143-170.

Faegri, K. & L. Vander Pijl (1979). The principles of pollination ecology. 3a ed. Pergamon Press.

Feinsinger, P. (1990). Interacciones entre Plantas y Colibríes en Selvas Tropicales. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Argentina, tomo 59. pp 31-54

Garibaldi, L., Muchhala, N., Mokse, I., Bravo-Monroy L., Olschewski, R., Klein A-M. (2011). Services from plant–pollinator interactions in the neotropics. ES_ESAA_1-4_ES_POL.

Garner, L. & Lovatt C. (2008). The relationship between flower and fruit abscission and Alternate bearing of “Hass” avocado. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 133 (1): 3 - 10

Goldingay, R.L. & Carthew S.M. (1998). Breeding and mating systems of Australian Proteaceae. Australian Journal of Botany 46: 421±437.

Goldingay, R.L., Carthew S.M., Whelan R. J. (1991a). The Importance of Non-Flying Mammals in Pollination. Nordic Society Oikos. <http://www.jstor.org/stable/3545409>

Goldingay, R.L., Schibeci, S.M., & Walker, B.A. (1991b). Breeding system and pollination levels of *Banksia ericifolia*. Australian Journal of Botany 39: 365–372.

Harris, F., & Whelan, R. J. (1993). Selective Fruit Abortion in *Grevillea barklyana* (Proteaceae). Australian Journal of Botany 41, 499 – 509.

Hermanutz, L., Innes, D., Denham, A., & Whelan, R. (1998). Very Low Fruit: Flower Ratios in *Grevillea* (Proteaceae) are Independent of Breeding System. *Australian Journal of Botany*, 47.

IERSE. (2003). Instituto de Estudios de Régimen Seccional del Ecuador. Universidad del Azuay. Cuenca – Ecuador.

INAMHI. (2012). Boletín anual. Recuperado el 9 de Junio de 2015 a partir de <http://186.42.174.231/index.php/clima/boletines/anual>

Ish-Am, G. (2004). Daily patterns of avocado bloom and honeybee activity. Agricultural R&D Western Galilee. Israel. 24p.

IPNI. (2015). Proteaceae *Oreocallis grandiflora* R.Br. Trans. Linn. Soc. London 10(1): 197. 1810. <http://ipni.org/>

Johnson, SD & Steiner, KE (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. Trends in Ecology and Evolution 15: 140-143.

Janzen, D. H. (1971). Seed predation by animals. Annual Rev. Ecol. Syst. 2:465-492.

Janzen, D. H. (1977). A note on optimal mate selection in plants. Amer. Naturalist 111: 365-371.

Jordano, P. (1988). Polinización y variabilidad de la producción de semillas en *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). Anales Jará. Bot. Madrid 45(1): 213-231.

Jørgensen, P. & León-Yáñez, S. (1999). Catalogue of the plants of Ecuador. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, Missouri USA. P 823.

Knight, T. M., Steets, J. A., Ashman, T. L. (2006). A quantitative synthesis of pollen supplementation experiments highlights the contribution of resource reallocation to estimates of pollen limitation. American Journal of Botany. 93(2),271-277. Doi: 10.3732/ajb.93.2.271

Knudsen, J., Tollsten, L., Groth, I., Bergström, G. & Raguso, R. (2004). Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in hummingbird-pollinated. Botanical Journal of the Linnean Society 146(2):191-199.

Landázuri, O. (2015). Biología reproductiva de *Oreocallis grandiflora*: Fenología reproductiva y sistema de reproducción. Universidad del Azuay. Cuenca – Ecuador.

Laskowski, L. (2006). Características de la abscisión del fruto de Naranja *Citrus sinensis* (L.) Osbeck var. Salustiana. Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado. Venezuela.

Ledyard, G. (1970). Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(1), 307-326. Doi:10.1146/annurev.es.01.110170.001515.

Linhart, Y. B., Busby, W. H., Beach, J. H. & Feinsinger, P., (1987). Forager behavior, pollen dispersal, and inbreeding in two species of hummingbird-pollinated plants. *Evolution*, 41 (3): 679-682.

Lizárraga, A.; García, G.; & Burgos, A. (2008). Red de Polinizadores del Perú. Red de Acción en Agricultura Alternativa (RAAA).

Lloyd, D. (1979). Parental strategies of angiosperms. *New Zealand Journal of Botany*. Vol. 17: 595-606.

Loján, L. (1992). El Verdor de los Andes, Proyecto Desarrollo Forestal Participativo en los Andes, Quito, Ec. p173.

Martínez, E. & Agustí, Ll. (2006). Prácticas de crecimiento y desarrollo de los vegetales. Departamento de Biología Vegetal. Universitat de Barcelona.

Mayfield. M., Waser, N & Prince, M. (2001). Exploring the “Most Effective Pollinator Principle” with Complex Flowers: Bumblebees and *Ipomopsis aggregate*. *Annals of Botany*, 88(4), 591-596. Doi:10.1006/anbo.2001.1500.

Municipalidad de Nabón. (2012). Plan de desarrollo local del cantón Nabón. Azuay-Ecuador.

Murcia, C., (2002). Ecología de la polinización: Ecología y conservación de bosques neotropicales. Guariguata y Kattan (comp.) LUR. Costa Rica. pp. 493-530.

Murneek, A. E. (1927). The physiological basis of intermittent sterility with special reference to the spider flower. *Univ..Mo. Agric. Exp. Stn. Res. Bull.* 1006. 37 pp

Ocaña, D. (1994). Desarrollo Forestal Campesino en la Región Andina del Perú. Proyecto Apoyo a las plantaciones forestales con fines energéticos y para el desarrollo de las comunidades rurales. FAO-HOLANDA-PERU. p. 76, 113, 143, 165.

Offord, C. A. (2004). An Examination of the Reproductive Biology of *Telopea speciosissima* (Proteaceae) with Emphasis on the Nature of Protandry and the Role of Self-Pollination in Fruit Set. *International Journal of Plant Sciences*, 165(1), 73-83. Doi: 10.1086/380745.

Palacios, W., Cerón, C., Valencia, R., & Sierra, R. (1999). Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental. (R. Sierra, Ed.) (Proyecto I). Quito.

Pennington, R. T. (2007). *Oreocallis*. In G. T. Prance, V. Plana, K. S. Edwards, & R. T. Pennington (Eds.), *Flora Neotropica Monograph 100; Proteaceae* (pp. 31-35). New York: The New York Botanical Garden Press.

Plana, V. (1999). *Oreocallis* R. Br. In P. M. Jorgensen & S. León-Yáñez (Eds.), *Catalogue of the Casular Plants of Ecuador* (p. 846).

Prance, G. & Plana, V. (1998). The American Proteaceae. *Australian Systematic Botany*. 11, 287. doi: 10.1071/SB97023.

Pretell, J., Ocaña, D., Jon-Jap, R., & Barahona, E. (1985). Apuntes sobre algunas especies forestales nativas de la sierra peruana. Proyecto FAO/Holanda/INFOR. Lima, Perú. 120 p.

Raimúndez-Urrutta, E. (2008). Abortion and predisersal in the American Proteaceae *Roupala montana* Aubl. *Caribbean Journal of Science*. 44(2), 164-174

Raisman, J. S., & González, A. M. (2013). Angiospermas. Recuperado 27 de mayo de 2015, a partir de <http://www.biologia.edu.ar/diversidadv/angiospermas.htm>

Rebello, A.G., 1987. Pollination biology of the Proteaceae in Australia and southern Africa. *Austral Ecol.* 12, 387–421

Ríos, L., & Acevedo, G. (2007). Ecología, utilización e impactos producidos por el aprovechamiento del cucharillo *Oreocallis grandiflora* (LAM.) R. Br. en las parroquias de Taquil, Chantaco, Chuquiribamba y Gualiel de la Provincia de Loja. Universidad Nacional de Loja.

Rovere, A. E., Smith-Ramirez, C., Armesto, J. J., & Premoli, A. C. (2006). Breeding system of *Embothrium coccineum* (Proteaceae) in two populations on different slopes of the Andes. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79 (Dafni 1992), 225-232. Doi: 10.4067/S0716-078X2006000200008

Sánchez O., Merino B. y Aguirre Z. (2005). Estudio ecológico formas de aprovechamiento e impactos en el cucharillo (*Oreocallis grandiflora*), en la zona de influencia de la Asociación Agro artesanal de Productores de plantas Secas medicinales del Ecuador (AAPPSME). *Ecociencia/BioComercio Sostenible*. Loja, Ec. 80 p.

Santos, H. (2012). PDOT Las Nieves. GAD Parroquial Las Nieves.

Schmid, B., Nottebrock, H., Esler, K., Pagel, J., Pauw, A., Böhnhnh-Gaese, K., Schurr, F., & Schleuning, M. (2015). Reward quality predicts effects of bird-pollinators on the reproduction of African *Protea* shrubs. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2015.02.007>

Schroeder, C.A. & Hofshi, R. 2006. Some aspects of Pollination and Fertilization in subtropical fruit species. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 114 (1), p. 289-292.

SENPLADES. (2013). Proyectos emblemáticos en Azuay. Zona 6. Cuenca-Ecuador.

Sierra, R. M. (1999). Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador Continental. Quito, Ecuador: Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia.

SIGTIERRAS. (2010). Ortofotografía Estación Científica “El Gullán”.
<http://www.sigtierras.gob.ec/>

Smith-Ramirez, C., Rovere, A. E., Núñez-Ávila, M. C., & Armesto, J. J. (2007). Habitat fragmentation and reproductive ecology of *Embothrium coccineum*, *Eucryphia cordifolia* and *Aextoxicon punctatum* in southern temperate rainforest. In A. C. Newton (Ed.). Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: the forest of montane Mexico and temperate South America (pp. 102-119). Edinburg: CABI.

Sorensen, F. C. (1982). The roles of polyembryony and embryo viability in the genetic system of conifers. *Evolution* 36: 725-733.

Steenhuisen, S. & Johnson S. (2012a). Evidence for autonomous selfing in grassland *Protea* species (Proteaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 169, 433–446,
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01243.x>.

Steenhuisen, S., Raguso R., & Johnson, S. (2012b). Floral scent in bird-and beetle-pollinated *Protea* species (Proteaceae): chemistry, emission rates and function. *Phytochemistry* 84, 78–87, <http://dx.doi.org/10.1016/j.phytochem.2012.08.012>.

Stephenson, A. G (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Department of biology. *Ann. Rev. Ecol Syst.* 12: 253 – 79. Pennsylvania

Stephenson, A. G. & R. I. Berttn (1983). Male competition, female choice, and sexual selection in plants. In: L. Real (Ed.). *Pollination biology*: 109-149. Academic Press. Nueva York.

Stiles, F. G. (1978). Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a Tropical wet forest. *Biotropica* 10(3):194-210

Stiles, F. G. (1981). Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68:323-351.

Terborgh, J. (1992). Diversity and the Tropical Rain Forest. Scientific American Library. New York, US.

Trueman, S. J., & Wallace, H. M. (1999). Pollination and resource constraints on fruit set and fruit size of *Persoonia rigida* (Proteaceae). *Annals of Botany*, 83(2), 145-155. doi: 10.1006/anbo.1998.0799

Ulloa, C. & Jørgensen, P. (1993). Árboles y arbustos de los Andes del Ecuador. Quito, Ec. p. 264.

Ulloa Ulloa, C., & Jørgensen, P. M. (2004). *Oreocallis* R. Br. Obtenido de Trees and shrubs of the Andes of Ecuador: eFloras.org: http://efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=201&taxon_id=123101

Van den Eynden, V., Cueva, E., & Cabrera, O. (2003). Wildwoods from Southern Ecuador. *Economy botany*, 576-603.

Velepucha, C. & Hurtado, L. (1987). Estudio dendrológico y fenológico de las principales especies forestales de la subcuenca del río Jipiro, Tesis Ing. Forestal. Facultad de Ciencias Agrícolas, UNL. Loja. Ec. p. 49,50.

Waser, N. M., Chittka, L., Prince, M. V., Williams, N. M., & Ollerton, J. (2010). Generalization in pollination systems, and why it matters. *America*, 77(4)1043-1060. Retrieved from <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.2307/2265575>

Whelan, R. J. & Goldingay, R. L. (1986). Do pollinators influence seed- set in *Banksia spinulosa* Sm. And *B. paludosa* R. Br. - *Aust. J. Ecol.* 11: 181-186.

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

ANEXOS

Anexo 1: Base de datos: Identidad de Plantas (Plant_ID); Identidad de dupletes (Duplete_ID). Tratamientos (Ctrl = Control; ET = Exclusión total; VD = Vertebrados Diurnos; VN = Vertebrados Nocturnos). Número de flores al inicio del tratamiento (FL); Número de frutos por mes (Septiembre, Octubre; Noviembre); Altura de planta (H).

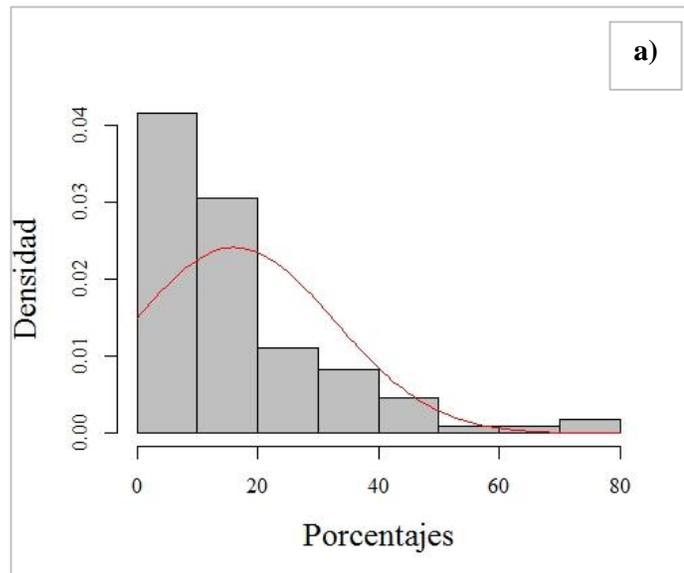
Planta_ID	Duplete_ID	Tratamiento	FL	Septiembre	Octubre	Noviembre	H
EX001	D001	VD	33	3	4	4	3,69
EX001	D001	VN	58	2	6	6	3,69
EX002	D001	Full	32	1	1	3	3,57
EX002	D001	Ctrl	34	0	1	1	3,57
EX003	D002	VD	55	1	2	2	3,50
EX003	D002	VN	39	2	6	6	3,50
EX004	D002	Full	15	0	3	3	2,66
EX004	D002	Ctrl	19	0	1	1	2,66
EX005	D003	VD	29	1	4	4	3,30
EX005	D003	VN	45	3	8	9	3,30
EX006	D003	Full	58	0	0	0	2,86
EX006	D003	Ctrl	30	4	7	13	2,86
EX007	D004	VD	21	1	1	1	3,55
EX007	D004	VN	28	2	0	0	3,55
EX008	D004	Full	58	3	0	0	3,83
EX008	D004	Ctrl	61	4	5	5	3,83
EX009	D005	VD	18	0	0	1	3,55
EX009	D005	VN	39	1	5	5	3,55
EX010	D005	Full	6	0	0	1	3,64
EX010	D005	Ctrl	28	8	8	9	3,64
EX011	D006	VD	58	0	0	0	3,46
EX011	D006	VN	25	6	6	6	3,46
EX012	D006	Full	36	2	0	0	2,90
EX012	D006	Ctrl	13	2	3	3	2,90
EX013	D007	VD	31	0	0	0	4,10
EX013	D007	VN	47	0	0	0	4,10
EX014	D007	Full	20	2	4	8	2,95

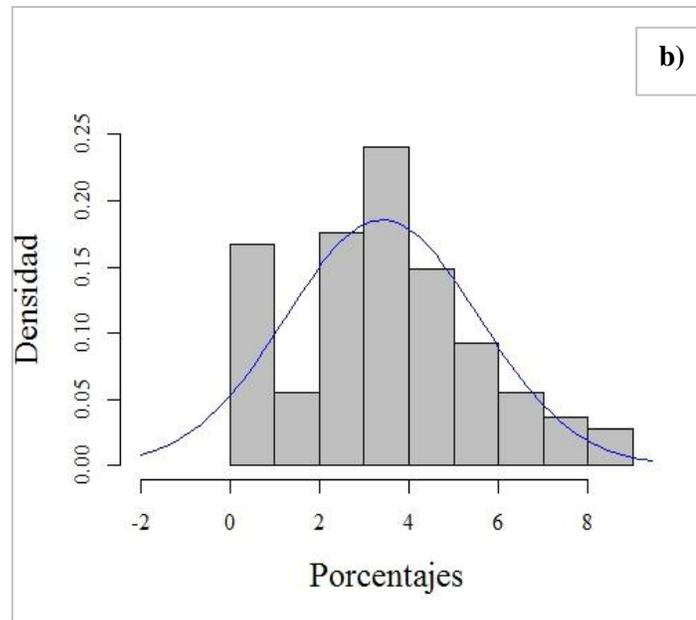
Tabla continuada							
Planta_ID	Duplete_ID	Tratamiento	FL	Septiembre	Octubre	Noviembre	H
EX014	D007	Ctrl	49	1	3	3	2,95
EX015	D008	VD	28	0	0	0	4,10
EX015	D008	VN	28	0	0	0	4,10
EX016	D008	Full	15	0	1	1	5,90
EX016	D008	Ctrl	22	0	4	8	5,90
EX017	D009	VD	22	0	0	3	2,15
EX017	D009	VN	47	3	6	9	2,15
EX018	D009	Full	26	8	8	8	4,75
EX018	D009	Ctrl	57	3	7	7	4,75
EX019	D010	VD	10	0	0	0	2,40
EX019	D010	VN	9	0	0	0	2,40
EX020	D010	Full	15	1	1	1	2,10
EX020	D010	Ctrl	4	1	2	2	2,10
EX021	D011	VD	36	4	3	3	2,05
EX021	D011	VN	38	5	6	6	2,05
EX022	D011	Full	44	1	3	5	3,45
EX022	D011	Ctrl	33	1	4	4	3,45
EX023	D012	VD	36	3	4	4	2,15
EX023	D012	VN	29	5	5	5	2,15
EX024	D012	Full	26	2	7	7	2,85
EX024	D012	Ctrl	18	2	2	2	2,85
EX025	D013	VD	44	1	6	6	3,40
EX025	D013	VN	15	0	0	0	3,40
EX026	D013	Full	19	3	3	1	3,73
EX026	D013	Ctrl	16	2	3	3	3,73
EX027	D014	VD	18	1	2	2	2,20
EX027	D014	VN	23	7	9	9	2,20
EX028	D014	Full	8	6	6	6	3,15
EX028	D014	Ctrl	14	7	8	8	3,15
EX029	D015	VD	10	8	8	8	3,90
EX029	D015	VN	23	1	4	6	3,90
EX030	D015	Full	40	1	5	4	2,85
EX030	D015	Ctrl	46	2	2	2	2,85
EX031	D016	VD	17	1	1	1	2,40
EX031	D016	VN	23	3	6	6	2,40
EX032	D016	Full	26	8	12	13	2,30
EX032	D016	Ctrl	21	4	9	9	2,30
EX033	D017	VD	26	3	7	7	1,70
EX033	D017	VN	18	8	9	9	1,70

Tabla continuada							
Planta_ID	Duplete_ID	Tratamiento	FL	Septiembre	Octubre	Noviembre	H
EX034	D017	Full	38	0	0	0	1,70
EX034	D017	Ctrl	49	7	7	3	1,70
EX035	D018	VD	12	0	2	2	2,67
EX035	D018	VN	26	0	0	0	2,67
EX036	D018	Full	18	0	3	3	3,75
EX036	D018	Ctrl	32	0	2	4	3,75
EX037	D019	VD	17	0	3	2	3,25
EX037	D019	VN	36	0	10	10	3,25
EX038	D019	Full	25	5	5	5	4,25
EX038	D019	Ctrl	17	0	0	0	4,25
EX039	D020	VD	29	8	5	2	4,40
EX039	D020	VN	22	0	0	3	4,40
EX040	D020	Full	29	4	10	10	2,40
EX040	D020	Ctrl	49	8	12	12	2,40
EX041	D021	VD	27	0	1	1	2,15
EX041	D021	VN	26	4	4	4	2,15
EX042	D021	Full	25	1	1	1	3,65
EX042	D021	Ctrl	24	1	1	1	3,65
EX043	D022	VD	16	2	2	2	3,40
EX043	D022	VN	16	4	5	5	3,40
EX044	D022	Full	36	4	6	5	2,60
EX044	D022	Ctrl	28	1	4	3	2,60
EX045	D023	VD	32	0	0	0	3,76
EX045	D023	VN	26	2	3	3	3,76
EX046	D023	Full	40	1	3	3	3,07
EX046	D023	Ctrl	42	2	5	5	3,07
EX047	D024	VD	25	2	5	1	2,85
EX047	D024	VN	27	0	0	0	2,85
EX048	D024	Full	38	0	3	3	2,35
EX048	D024	Ctrl	43	2	2	2	2,35
EX049	D025	VD	21	4	5	5	2,80
EX049	D025	VN	27	0	1	1	2,80
EX050	D025	Full	24	7	0	1	2,83
EX050	D025	Ctrl	23	0	0	5	2,83
EX051	D026	VD	26	6	10	10	2,65
EX051	D026	VN	16	2	3	5	2,65
EX052	D026	Full	34	0	2	2	2,70
EX052	D026	Ctrl	25	5	10	17	2,70
EX053	D027	VD	33	2	7	7	2,70

Tabla continuada							
Planta_ID	Duplete_ID	Tratamiento	FL	Septiembre	Octubre	Noviembre	H
EX053	D027	VN	32	6	7	7	2,70
EX054	D027	Full	27	1	0	0	2,80
EX054	D027	Ctrl	25	1	3	3	2,80

Anexo 2. a) Distribución de tasas de fructificación; b) Distribución ajustada de las tasas de fructificación. Prueba de normalidad KS: $D = 0,17$; $p\text{-value} = 0,01$.





Anexo 3. Esquema estadístico del modelo de efectos mixtos en los tratamientos de exclusión planta – polinizador. Estimados del modelo (*b*); error estándar (SE); test estadístico (*Z*) y p – valor (*P*) son dados por el efecto fijo. Intercept (negrita); $p < 0,001$

Tratamientos	<i>b</i>	SE	<i>Z</i>	<i>P</i>
Control (intercept)	4,02	0,41	9,74	<0,001 ***
Exclusión total	-0,74	0,50	-1,49	0,14
Vertebrados Diurnos	-1,04	0,58	-1,79	0,08
Vertebrados Nocturnos	-0,68	0,58	-1,17	0,25

Anexo 4. Individuos e inflorescencias de *Oreocallis grandiflora*.

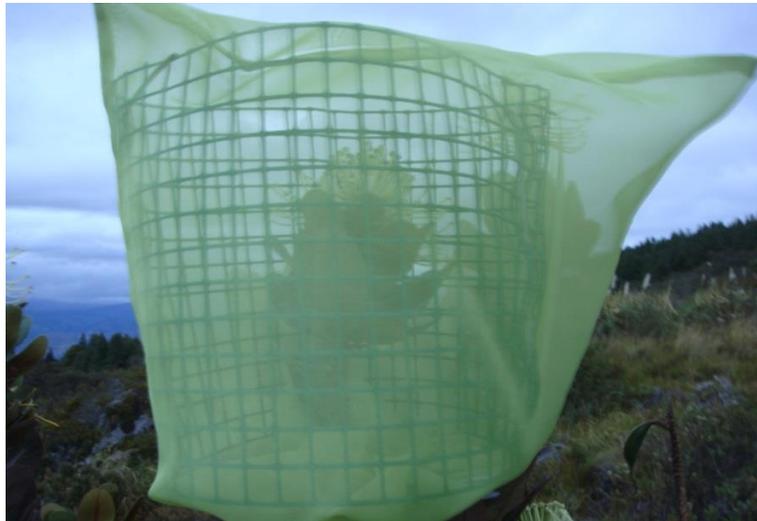


Matorral andino al sur del Ecuador

Anexo 5. Ilustraciones del Diseño Experimental.



Inflorescencia con flores en estado de pre – antesis.



Inflorescencia aislada de vectores polínicos.



Dupletes con los tratamientos instalados.

Anexo 6. Verificación de efectividad polínica.



Flores color fucsia – rosado diferenciándose del resto de la inflorescencia (en tono verde).



Frutos juveniles (ovarios/gineceos engrosados).



Frutos completamente engrosados; se distinguen los horizontes marcados antes y después de los tratamientos.

Anexo 7. Distintas interacciones registradas durante el monitoreo.



Aglaeactis cupripennis alimentándose de néctar.



Abeja sobre los nectarios de las flores.



Avispa consumiendo polen.



Mariposa sobre inflorescencia.

Anexo 8. Factores que perturbaron el estado de los frutos.



Frutos infectados con bacterias (no identificadas).



Frutos no desarrollados y perforados por herbívoros.



Frutos y ápices vegetativos



Larvas parasitas (Hemíptero) que perforan los frutos.