



UNIVERSIDAD DEL AZUAY

FACULTAD DE CIENCIAS Y TECNOLOGÍA

ESCUELA DE BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y GESTIÓN

**Contribución de aves y mamíferos en la polinización de
Oreocallis grandiflora (Lam.) R.Br. (Proteacea) en un
matorral montano andino del sur de Ecuador**

**Trabajo de graduación previo a la obtención del título de:
BIÓLOGO CON MENCIÓN EN ECOLOGÍA Y GESTIÓN**

Autor:

JUAN DANIEL CARDENAS CAJAMARCA

Director:

BORIS ADRIÁN TINOCO MOLINA

**Cuenca, Ecuador
2017**

AGRADECIMIENTO

Agradezco a Boris Tinoco y Santiago Cárdenas, por su ayuda brindada tanto en la fase de campo, como en la redacción de la investigación.

A mis Padres, Abuelos y Familiares, quienes siempre me apoyaron en todo aspecto universitario, y creyeron en mí en cada momento.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTO.....	i
ÍNDICE DE CONTENIDOS	ii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	iii
ÍNDICE DE TABLAS	iii
RESUMEN.....	iv
ABSTRACT.....	v
INTRODUCCION	1
CAPÍTULO 1	4
MATERIALES Y METODOS	4
1.1. Área de estudio.....	4
1.2. Obtención de datos	5
1.2.1. Tasa de visita.....	5
1.2.2. Deposición de polen.....	6
1.2.3. Trabajo de Laboratorio.....	7
1.3. Análisis de datos.....	7
CAPÍTULO 2.....	9
RESULTADOS.....	9
2.1. Tasa de visita.....	9
Visitantes florales.....	9
2.1. Deposición de Polen.....	11
CAPITULO 3.....	12
DISCUSIONES.....	12
CONCLUSIONES	17
Referencias:.....	18
ANEXOS.....	23
Anexo 1.....	24
Videocámaras enfocando a <i>O. grandiflora</i> , para conocer los visitantes florales nocturnos. ..	24
Anexo 2.....	25
<i>Microryzomys altissimus</i> capturado en las filmaciones, alimentándose de <i>O. grandiflora</i>	25
Anexo 3.....	26
<i>Akodon mollis</i> capturado en las filmaciones, alimentándose de <i>O. grandiflora</i>	26
Anexo 4.....	27
<i>Anoura geoffroyi</i> capturado en las filmaciones, alimentándose de <i>O. grandiflora</i>	27
Anexo 5.....	28
<i>Aglaeactis cupripennis</i> capturado en las filmaciones, alimentándose de <i>O. grandiflora</i>	28
Anexo 6.....	29
<i>Heliangelus viola</i> capturado en las filmaciones, alimentándose de <i>O. grandiflora</i>	29

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1: Mapa de Estación Científica “El Gullán”. La Paz, Azuay-Ecuador.	4
Figura 1.2: Jaulas de exclusión, para evitar el contacto de visitantes nocturnos voladores.	6
Figura 2.1: Comparación de las medias (círculo negros) de las tasas de visita de los polinizadores. Líneas verticales representan la desviación estándar. Letras distintas expresan diferencias significativas entre los polinizadores ($p < 0.05$).	10
Figura 2.2: Comparación de las medias (círculo negros) de granos de polen depositados a los estigmas de <i>O. grandiflora</i> por los polinizadores. Líneas verticales representan la desviación estándar. Letras distintas expresan diferencias significativas entre los polinizadores ($p < 0.05$). 11	11

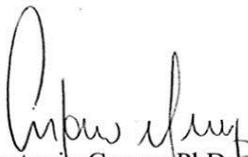
ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1: Visitantes florales de 152 inflorescencias monitoreadas, en un total de 1520 horas de filmación.	9
Tabla 2.2: Resultados del modelo de distribución binomial de visitas a <i>O. grandiflora</i> por los agentes polinizadores (colibríes, murciélagos, roedores).....	10
Tabla 2.3: Resultados del modelo de distribución binomial de deposición de polen entre tratamientos.....	11

Contribución de aves y mamíferos en la polinización de *Oreocallis grandiflora* (Lam.) R.BR. (Proteacea) en un matorral montano andino del sur de Ecuador

RESUMEN

Las plantas angiospermas dependen principalmente de la polinización animal, pero poco se conoce sobre la contribución de aves y mamíferos a la polinización de estas plantas en la región. Se estudió la contribución de aves y mamíferos en la polinización de *O. grandiflora* (Lam.) R.BR, Proteacea. Se calculó la tasa de visita para cada vector polínico (colibríes, murciélagos, roedores) y la deposición de polen sobre los estigmas de la planta. Los resultados sugieren una estrategia generalista en la polinización de *O. grandiflora*, ya que los colibríes obtuvieron mayor tasas de visita pero una baja deposición de polen, contrario con los mamíferos nocturnos, que depositaron mayor cantidad de polen, pero obtuvieron una baja tasa de visita.



Antonio Crespo PhD.
Coordinador de Escuela



Boris Tinoco M. PhD.
Director de Tesis



Juan Daniel Cárdenas
Autor

ABSTRACT

Angiosperm plants depend mainly on animal pollination, yet little is known about the contribution of birds and mammals to the pollination of these plants in the region. The contribution of birds and mammals in the pollination of *O. grandiflora* (Lam.) R.BR, Proteacea was studied. The visit rate for each pollen vector (hummingbirds, bats, rodents), and the deposition of pollen on plant stigmas were calculated. The results suggest a generalist strategy in *O. grandiflora* pollination, since hummingbirds obtained higher visit rates but low pollen deposition; contrary to nocturnal mammals who deposited more pollen but obtained a low visit rate.



Antonio Crespo PhD.
School Coordinator



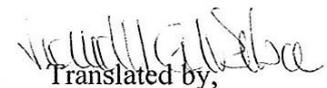
Boris Tinoco M. PhD.
Thesis Director



Juan Daniel Cárdenas
Author



Universidad del Azuay
Dpto. Idiomas



Translated by,
Lic. Lourdes Crespo

Cárdenas Cajamarca Juan Daniel

Trabajo de Graduación

Boris Adrián Tinoco, PhD.

Febrero 2017

Contribución de aves y mamíferos en la polinización de *Oreocallis grandiflora* (Lam.) R.BR. (Proteacea) en un matorral montano andino del sur de Ecuador

INTRODUCCION

Los animales juegan un importante rol en la polinización de plantas angiospermas (Wilmer, 2011). La dinámica temporal de la abundancia, diversidad y composición de los visitantes florales influye en “la coevolución mutualista entre plantas y polinizadores”, (Cane et al., 2005). Estudiar esta dinámica permite comprender de mejor manera las adaptaciones de las plantas y sus polinizadores en los ecosistemas (Campbell, 1991; Johnston, 1991).

Los distintos mecanismos que utilizan las plantas para asegurar las visitas por parte de los polinizadores incluyen características morfológicas como el tamaño, forma, color, fragancia de sus flores y la producción de néctar (Gómez, 2002). Para aprovechar estos recursos, los polinizadores deben contar con características morfológicas y fisiológicas que les permita el aprovechamiento del mismo (Waser et al., 1996; Wilmer, 2011). En ecología evolutiva cuando “las características de las flores se encuentran determinadas para aquellos polinizadores que las visitan con mayor frecuencia y eficacia” se lo conoce como “principio del polinizador más eficiente” (Núñez, 2014). Sin embargo, existen ciertas especies vegetales que presentan flores con diferentes caracteres, que atraen a varios tipos de polinizadores, es decir que poseen un sistema de polinización generalista (Gómez & Zamora, 1999). Las plantas generalistas dependen primordialmente de la abundancia de flores y de la frecuencia en que el polinizador visite las flores, ya que mientras más visiten los

polinizadores, mayor será el número de polen que transportan de una especie vegetal a otra (Ollerton, 1999).

El comportamiento de los polinizadores interviene directamente en la polinización de las plantas en diferentes maneras: 1) el momento del día en que visita la planta (duración de la receptividad del estigma y liberación del polen); 2) la forma en la que manipulan la flor (establece la recolección y deposición del polen); 3) la duración en que se encuentra en cada flor (establece el número de flores que puede visitar); 4) por la velocidad y la dirección del forrajeo entre plantas (limita la dispersión del polen); 5) si consume el polen sobre su cuerpo; y 6) si tiene “constancia floral” (la probabilidad de que el polinizador se mueva a otra planta de la misma especie) (Wilmer, 2011).

En la actualidad todavía no existe un concepto universal acerca de la eficiencia de un polinizador, pero muchos de los investigadores concuerdan que podría ser definido como el resultado que tienen los polinizadores sobre el fitness de la planta (Herrera, 1987; Fishbein & Venable, 1996; Waser et al., 1996; Gómez, 2000). Por lo tanto, la eficiencia incluye mediciones de cantidad y calidad, donde la cantidad se mide a través de la frecuencia de visita, y la calidad mediante los granos de polen depositados en la visita del polinizador (Gómez & Zamora, 1999; Gómez, 2000; Potts et al., 2001).

En estudios relacionados sobre los sistemas de polinización en el trópico, en *Aphelandra acanthus* (Familia: Acanthaceae), se demostró que la cantidad de polen transportado es similar entre murciélagos y colibríes, sin embargo, se constató que los murciélagos son más eficaces, al transportar mayor cantidad de polen conoespecífico (Muchhala et al., 2009). Esta eficacia de los murciélagos se puede deber a las propiedades que tiene el pelo de los mamíferos, al permitir una mayor adherencia del polen en sus cuerpos (Caballero et al., 2012).

La familia Proteáceas es una de las plantas más diversas del hemisferio sur, donde se las puede encontrar en las regiones mediterráneas, y en las zonas templadas de Sudáfrica y Australia (Collings & Rebelo, 1987). La mayoría de Proteáceas presentan flores donde el polen se encuentra en una región subapical especializada (presentador de polen) de cada estilo, que luego se expone cuando el estilo acaba su desarrollo. Los visitantes florales al visitar las inflorescencias para alimentarse, entran en contacto con las partes más expuestas de la flor que son los estilos, por lo que el polen se adhiere a las plumas y al pelo del individuo. Las Proteáceas poseen una extensa diversidad de animales que las visita como: artrópodos, aves y mamíferos (Collings & Rebelo, 1987).

Dentro de esta familia se encuentra *Oreocallis grandiflora*, especie importante ecológicamente, ya que al presentar características de un sistema generalista, es polinizada por varias especies de animales como aves, roedores y quirópteros (Cárdenas, 2015). Esto puede deberse a sus características florales como: flores tubulares, ubicación del nectario, concentración de glucosa, producción constante de néctar y la disposición llamativa del estigma que tiene contacto con los visitantes (Ríos & Acevedo, 2007).

En este estudio, se investigó la ecología de polinización de *Oreocallis grandiflora*, en un matorral montano andino del sur del Ecuador, evaluando la tasa de visita y la deposición de polen de aves y mamíferos. La tasa de visita y la cuantificación del número de granos de polen depositados en *O. grandiflora*, fueron las variables que se consideraron para determinar qué grupo de polinizadores contribuyen en mayor cantidad en la polinización de la planta.

CAPÍTULO 1

MATERIALES Y METODOS

1.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la estación científica “El Gullán” (Figura 1.1) propiedad de la Universidad del Azuay, que se encuentra ubicada en la parroquia Las Nieves, en el poblado La Paz, del cantón Nabón, perteneciente a la provincia del Azuay (latitud 3°20'17.12" S; longitud 79°10'17.00" O) (Auquilla & Ugalde, 2010). La estación está comprendida entre los 2900-3100 m.s.n.m., y posee diversas formaciones vegetales como: pastizales, matorral, chaparro, bosque montano y plantaciones de pino.

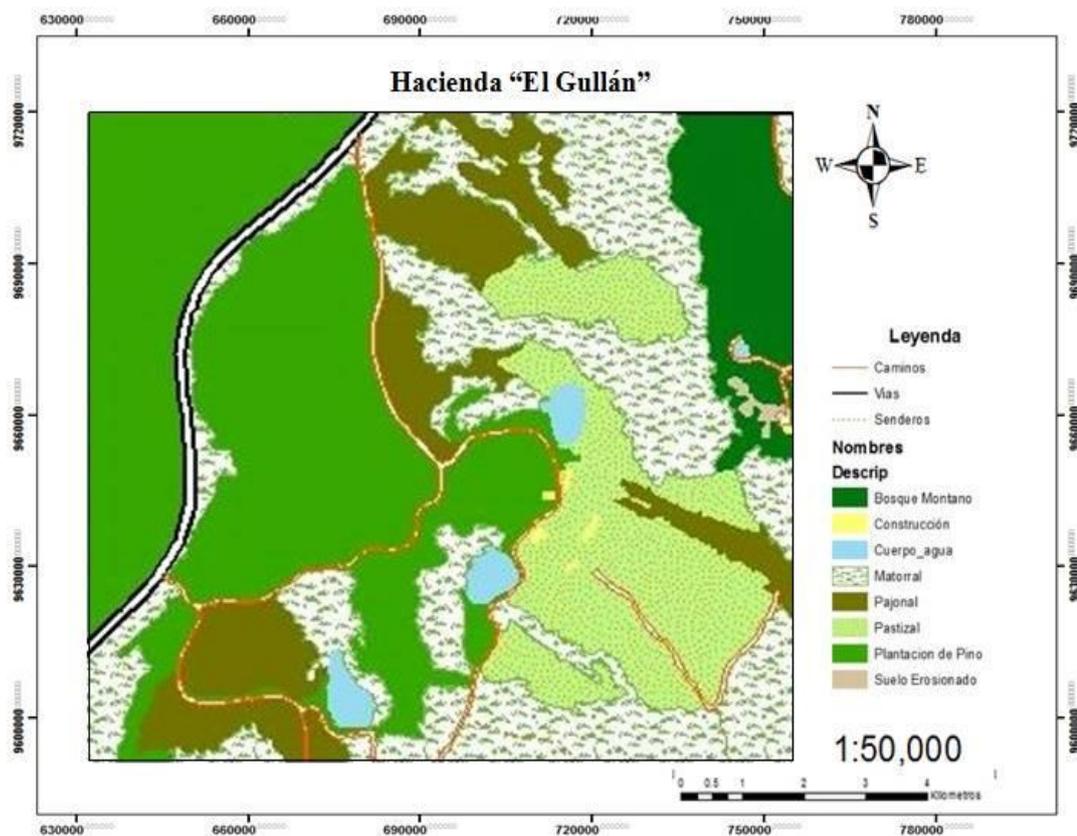


Figura 1.1: Mapa de Estación Científica “El Gullán”. La Paz, Azuay-Ecuador.

1.2. Obtención de datos

1.2.1. Tasa de visita

Para la obtención de la tasa de visitas de los visitantes florales a *Oreocallis grandiflora*, se monitorearon de forma remota 152 inflorescencias maduras pertenecientes a 76 plantas, utilizando cámaras de video durante el día y la noche. Esto nos permitió medir el componente cuantitativo de la eficiencia de los visitantes florales. Se seleccionó al azar dos inflorescencias por planta y las cámaras de video se colocaron sobre un trípode a una distancia aproximada de dos metros.

Se utilizaron 4 cámaras de video SonyHD-Handycam para el día y 4 cámaras de video Bell&Howell DNV16HDZ, equipadas con infrarrojos, para la noche. Cada periodo de monitoreo tuvo un tiempo de duración de 20 horas repartidas entre 4 cámaras que grabaron durante cinco horas cada una. Para los visitantes florales diurnos, dos video cámaras grababan en el día a dos inflorescencias diferentes por 5 horas (0600 horas hasta las 1100 horas) y dos cámaras grababan en la tarde a dos inflorescencias diferentes por 5 horas (1200 horas hasta las 1500 horas). Para los visitantes florales nocturnos, dos videos cámaras grababan a dos inflorescencias diferentes por 5 horas (1900 horas hasta las 2400 horas) y dos cámaras grababan a dos inflorescencias diferentes por 5 horas (2400 horas hasta las 0500 horas). Se filmaron mensualmente 38 inflorescencias durante 4 meses (Abril 2016 – Julio 2016). Obteniendo un total de 760 horas de muestreo en el día, y 760 horas para la noche.

Se determinó como visita floral a cualquier contacto de los visitantes con la inflorescencia. Se cuantificó el número de visitas realizadas en las cinco horas de grabación de cada cámara, como también se estimó el número de estigmas tocados en cada visita. La identificación de los individuos se determinó mediante las guías de identificación de campo de Tirira D. (2007) para mamíferos y de Ridgely (2011) para aves.

1.2.2. Deposición de polen

Se determinó la eficiencia de cada visitante, a través de la colección de polen depositado en piezas de cinta adhesiva doble faz colocadas sobre estigmas (presentador de polen) expuestos. Se seleccionaron 24 estigmas de dos inflorescencias por planta, 8 estigmas para los visitantes diurnos y 16 estigmas para los nocturnos (8 para roedores, 8 para murciélagos). Hasta completar 207 estigmas para cada uno de los visitantes florales (aves, mamíferos no voladores y mamíferos voladores) en 23 inflorescencias. Obteniendo un total de 621 estigmas de 68 inflorescencias monitoreadas, pertenecientes a 34 plantas de *O. grandiflora*.

Para coleccionar polen de visitantes florales diurnos, se realizaron muestreos dos veces al mes durante los meses de Abril 2016 a Julio 2016. Las cintas fueron colocadas a las 0600 horas, y removidas a las 1600 horas. Mientras tanto para la colecta de polen de los visitantes florales nocturnos, se realizaron muestreos cuatro veces al mes durante los meses ya mencionados. El periodo de muestreo comenzó desde las 1900 horas hasta las 0500 horas. Para la recolección de polen de los mamíferos no voladores, se construyeron jaulas de exclusión, que evitarían el contacto de cualquier visitante nocturno volador (Figura 1.2).

Después del tiempo transcurrido de muestreo para los visitantes diurnos y nocturnos, las cintas fueron removidas y colocadas en placas portaobjetos, utilizando fucsina para tinturar los granos de polen depositados por los visitantes florales.



Figura 1.2: Jaulas de exclusión, para evitar el contacto de visitantes nocturnos voladores.

1.2.3. Trabajo de Laboratorio

Para ayudar a la identificación de los granos de polen de *O. grandiflora*, se colecto polen de referencia de individuos de la misma población. La identificación y conteo de granos de polen, se utilizó un microscopio Leica ICC50 HD con aumento de 10x. Se utilizó la técnica de escaneo, la cual consiste en enfocarse en un campo visual y posteriormente desplazarse de forma vertical a lo largo de toda la placa (Caballero, 2009; Girón, 1995). En cada muestra de polen se estableció la presencia y la frecuencia del número de granos de polen encontradas.

1.3. Análisis de datos

Para el análisis de las tasas de visita y la deposición de polen por parte de los agentes polínicos (colibríes, murciélagos, roedores) sobre los estigmas de *O. grandiflora*, se utilizaron modelos lineales (Zuur, Ieno, & Smith, 2007). Para todos los análisis se utilizó el paquete lmrTest (Kuznetsova, Brockhoof & Bojesen, 2016), en el software R (R Core Team, 2015).

Para la tasa de visita y la deposición de polen se utilizó un modelo logístico con errores de distribución binomial, para determinar si existe diferencia entre los polinizadores en la probabilidad de visitar una inflorescencia y la probabilidad de depósito de polen en las cintas colocadas sobre los estigmas. Se utilizaron variables de respuesta 0 y 1 para indicar ausencia o presencia de visitas a la inflorescencia y la ausencia o presencia de polen en las cintas.

A continuación, se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución quasi Poisson anidado, para determinar si existe diferencia en el número de estigmas tocados en cada visita entre los polinizadores, como también para comprobar el efecto de los agentes polínicos en la cantidad de granos depositados en los estigmas.

Para las tasas de visita se utilizó la sesión de muestreo como el nivel de anidación, ya que la actividad de los polinizadores puede ser influenciada durante el día de muestreo, por cambios de temperatura, velocidad del viento y nubosidad (Torres et al., 2007). Y para la deposición de polen los niveles de anidación fueron la planta y la inflorescencia a la que pertenecía cada cinta adhesiva, ya que así se evitaría problemas de independencia. Para corregir problemas de sobre dispersión en los datos, se excluyeron todos los valores iguales a 0, considerando sólo la información contable sobre el número de visitas realizadas a la inflorescencia y la cantidad de polen depositado en las cintas.

Se calculó la tasa de visita, para cada grupo de polinizador (colibríes, murciélagos, roedores), con la siguiente formula:

$$T= V (E)$$

Dónde:

T = Tasa de visita de cada grupo polinizador

V = Número de visitas a las inflorescencia, durante las 5 horas de grabación por cámara.

E = Promedio de estigmas contactados por visita, durante las 5 horas de grabación por cámara.

Finalmente, las visitas totales de cada vector (colibríes, murciélagos, y roedores) efectuadas durante 5 horas de grabación por cámara, fueron convertidas a visitas por hora.

CAPÍTULO 2.

RESULTADOS

2.1. Tasa de visita

Visitantes florales

Se identificaron tres grupos de visitantes florales de *Oreocallis granfilora*: colibríes, murciélagos y roedores. Los colibríes visitaron la planta durante el día, mientras que murciélagos y roedores lo hicieron durante la noche.

En los videos se identificaron cuatro especies de colibríes, *Heliangelus viola* (Anexo6), *Aglaeactis cupripennis* (Anexo5), *Lesbia nuna* y *Coeligena iris*. La especie con más visitas registradas fue *H. viola* (Tabla 2.1). En cuanto a visitantes florales nocturnos, se identificó a la especie de murciélago como *Anoura geoffroyi peruana* (Anexo4). Adicionalmente, se identificaron dos especies de roedores *Microrzomys altissimus* (Anexo2) y *Akodon mollis* (Anexo3) (Tabla 2.1).

Tabla 2.1: Visitantes florales de 152 inflorescencias monitoreadas, en un total de 1520 horas de filmación.

Visitantes diurnos	
Especie	Número de visitas
<i>Heliangelus viola</i>	143
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	124
<i>Lesbia nuna</i>	3
<i>Coeligena iris</i>	3

Visitantes nocturnos	
Especie	Número de visitas
<i>Anoura geoffroyi peruana</i>	271
<i>Microrzomys altissimus</i>	21
<i>Akodon mollis</i>	1

Existió diferencia significativa en la probabilidad de visitar una inflorescencia entre colibríes-roedores y murciélagos-roedores (GLM (M), $\chi^2=23.835$ df=2, $p<0.5$) (Tabla 2.2).

Tabla 2.2: Resultados del modelo de distribución binomial de visitas a *O. grandiflora* por los agentes polinizadores (colibríes, murciélagos, roedores).

Comparación entre Polinizadores	Coefficiente	valor z	Pr(> z)
Colibríes –Murciélagos	-0.01	-0.43	0.66
Colibríes-Roedores	-1.56	-4.16	p<0.01
Murciélagos-Roedores	-1.41	-3.96	p<0.01

La tasa de visita a flores de *O. grandiflora* difirió entre los tres grupos de polinizadores (GLM (M), $\chi^2=6.5471$ df=2, p<0.5) (Figura 2.1). Los colibríes fueron los visitantes florales con mayor tasa de visita/estigma/hora, al estar en contacto con un promedio de 12.007 estigmas/hora, seguido de los roedores que contactaron con 8.926 estigmas/hora y los murciélagos con 6.497 estigmas/hora.

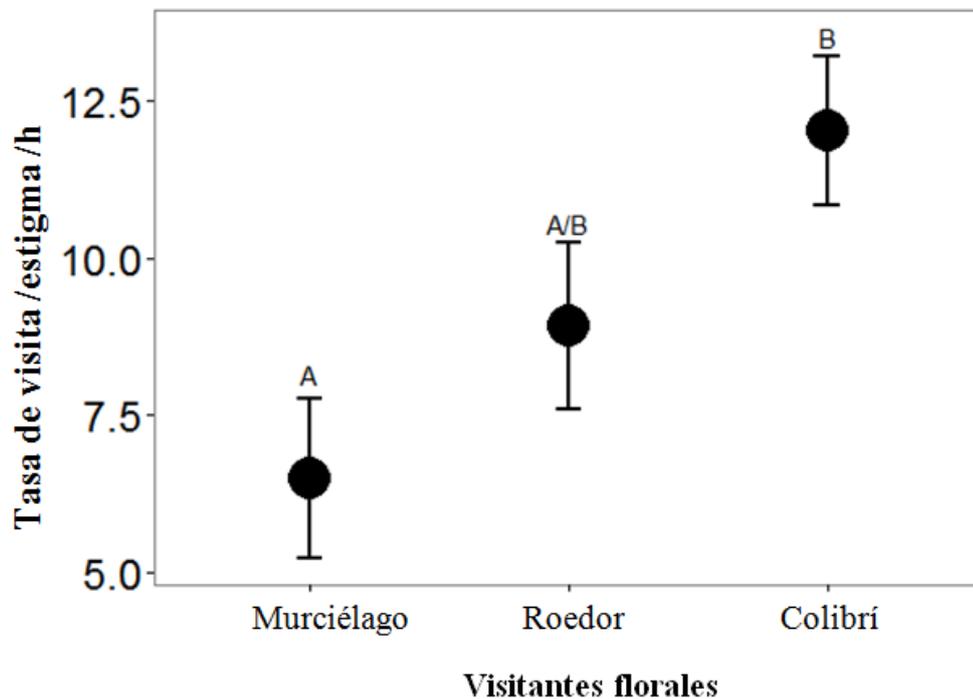


Figura 2.1: Comparación de las medias (círculo negro) de las tasas de visita de los polinizadores. Líneas verticales representan la desviación estándar. Letras distintas expresan diferencias significativas entre los polinizadores (p<0.05).

2.1. Deposición de Polen

No existió diferencia significativa en la probabilidad de encontrar granos de polen depositados en las cintas adhesivas entre los tratamientos ($\chi^2=3.7499$ $df=2$, $p>0.5$). Por lo que las aves y mamíferos nocturnos tuvieron la misma probabilidad de depositar polen en los estigmas, al momento de visitar la inflorescencia (Tabla 2.3).

Tabla 2.3: Resultados del modelo de distribución binomial de deposición de polen entre tratamientos

Comparación entre tratamientos	Coefficiente	Valor z	Pr(> z)
Colibríes-Murciélago_roedor	0.42	1.82	0.06
Colibríes - Roedores	0.33	1.45	0.14
Murciélago_roedor - Roedores	0.08	0.37	0.71

Se encontró que existe diferencia en la cantidad de polen depositado en los estigmas de *O. grandiflora* entre los grupos de polinizadores ($\chi^2=6.3678$ $df=2$, $p<0.5$), donde el tratamiento Murciélago_roedor depósito en promedio 8.058 granos de polen en cada visita, seguido de los colibríes que depositaron 5.801 granos de polen/visita y los roedores con 5.753 granos de polen/visita (Figura 2.2).

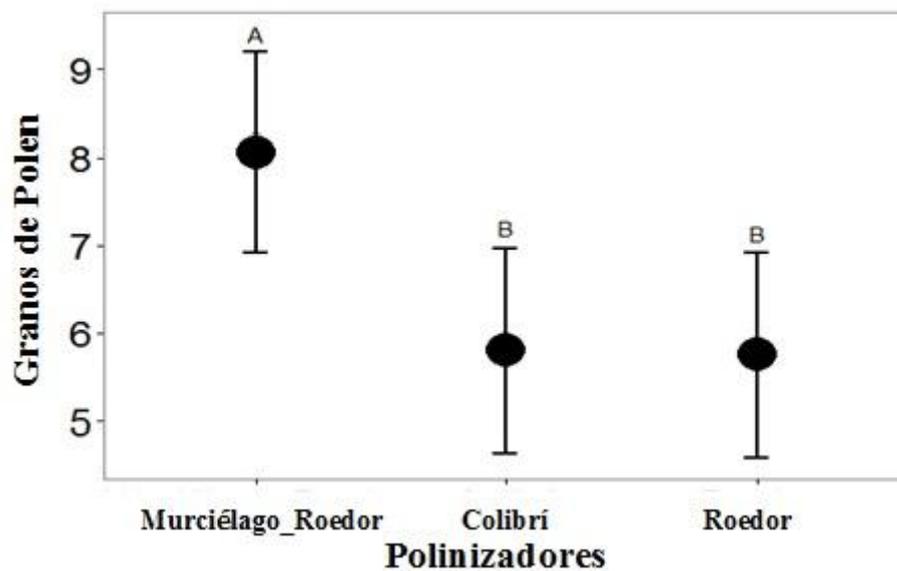


Figura 2.2: Comparación de las medias (círculo negro) de granos de polen depositados a los estigmas de *O. grandiflora* por los polinizadores. Líneas verticales representan la desviación estándar. Letras distintas expresan diferencias significativas entre los polinizadores ($p<0.05$).

CAPITULO 3

DISCUSIONES

Los resultados obtenidos sugieren que los colibríes y murciélagos tienen mayor probabilidad en visitar las inflorescencias de *Oreocallis grandiflora* que los roedores. Pero a su vez los roedores, tocan más estigmas por visita que los murciélagos pero menos que los colibríes. Mientras tanto en la deposición de polen, el tratamiento Murciélago_roedor deposito mayor cantidad de polen que los colibríes y roedores sobre los estigmas de la planta. Estos resultados sugieren que *O. grandiflora* presenta una estrategia generalista en los síndromes de polinización, ya que los colibríes a pesar de obtener mayor tasas de visita, su deposición de polen era inferior en comparación con los otros polinizadores. Caso contrario sucedió con el tratamiento Murciélago_roedor, que visitaba menor cantidad de veces a las flores, pero al momento de visitarlas depositaba mayor cantidad de polen sobre los estigmas de la planta.

Tasas de visita

A continuación se explicara los distintos métodos de manipulación y conductas de forrajeo que los diferentes grupos de polinizadores efectuaron sobre la planta y que pudo determinar su tasa de visita a las flores de *O. grandiflora*.

El motivo de que los colibríes tengan mayor tasa de visita que los roedores y murciélagos, puede deberse a la necesidad de cubrir sus requerimientos energéticos, obligándolos a alimentarse constantemente. Ya que según Stiles & Skutch, (1995) los colibríes presentan las tasas metabólicas y requerimientos energéticos más altos de todas las aves, por lo que su alimentación de néctar tiene que ser constante. Como se ha podido constatar, que interacciones de ornitofilia aumentan a medida que crece la humedad y la altura sobre el nivel del mar (Stiles, 1985); ya que el consumo de néctar en colibríes tiene mayor importancia a grandes elevaciones, debido a que otros recursos como insectos, disminuyen (Cruden, 1972). El comportamiento de estas aves se encuentra influenciada directamente por la abundancia de flores que pueda tener una planta, ya que determina las interacciones de dominancia y territorialidad

de los individuos (Feinsinger, 1990; Zamora et al, 2001). Como en el caso de *O. grandiflora* al presentar una alta densidad de flores, asegura las visitas de colibríes, los cuales aprovechan la abundancia de néctar para satisfacer sus necesidades energéticas requeridas, por lo que la interacción “exitosa” planta-colibrí se ve reflejado en las tasas de visita (Feinsinger, 1990), superiores a los otros polinizadores (murciélagos, roedores) de *O. grandiflora*.

La mecánica de vuelo de los murciélagos imposibilita el contacto con la mayoría de estigmas de la flor al momento de alimentarse de ella, ya que *A. geoffroyi* solapa sus alas en forma de arco por delante de su cabeza y la duración de sus visitas en promedio duran menos de un segundo (Muchhala 2007; Muchhala, 2006; Helversen, 1993). Por este motivo aunque los murciélagos tengan frecuencias altas de visita a la flor, el hecho de no contactar varios estigmas al alimentarse, producirá que su tasa de visita sea inferior a aquellos polinizadores, que manipulan y duran mayor tiempo sobre la flor. Por otro lado, otro factor que podría influir en la tasa de visita de los murciélagos, estaría relacionado con la variación temporal de su dieta. Ya que la selección de recursos alimenticios pueden variar según el estado reproductivo en el que se encuentren, ya que en las hembras, la demanda energética será superior cuando estén en el embarazo y la lactancia, y en los machos durante la espermatogénesis y el desarrollo de las gónadas (Borray, 2015; Barclay & Jacobs, 2011; Angell et al., 2013; Becker et al., 1991; Alviz, 2014, Dinerstein, 1986; Dietz & Kalko, 2006). Además, la dieta nectarívora de los murciélagos podría complementarse con insectos cuando los recursos disminuyen; como lo demuestra Muchhala y Jarrín (2002), donde encontraron en las heces fecales, de *A. geoffroyi*, partes de insectos (alas, patas) que pertenecían al 40% de la totalidad de la muestra. Por lo que si *A. geoffroyi* complementa su dieta al cazar activamente insectos, podría ser una razón de las fluctuaciones en las visitas de estos individuos a las flores de *O. grandiflora*, ya que el néctar de la planta no podría brindar los requerimientos energéticos que necesite los murciélagos, por lo que la caza de insectos podría cubrir su demanda energética, sin embargo al alimentarse de insectos gastaría mayor energía por el hecho de cazarlos, esto sugeriría posteriores estudios sobre que alimento (néctar, insectos) cubre los requerimientos energéticos de *A. geoffroyi*, lo que podría corroborar los resultados obtenidos en este estudio sobre su tasa de visita inferior a los colibríes y roedores.

El comportamiento alimenticio y la historia natural de los roedores en los bosques neotropicales son los temas donde existe mayor escasez de información, dificultando la comprensión de la estructura y el papel ecológico en los bosques (Sahley et al., 2015; Cocucci, 1998, Arevalo et al., 1993, Reig, 1986). Sin embargo ciertos estudios han demostrado que los roedores tienen una dieta flexible, dependiente del hábitat en el que se encuentren (Campos et al., 2001; Giannoni et al. 2005). En el caso del genero *Microryzomys* son buenos trepadores y solitarios, se alimentan de semillas, néctar, frutos, material vegetal e insectos (Brito, 2013; Carleton y Musser, 1989). Al ser omnívoros (Sahley et al., 2015), se podría pensar que los roedores registrados en *O. grandiflora* se alimentaban de néctar de manera oportunista cuando la abundancia de recursos disminuía. Este pudo ser el motivo por el cual las visitas no eran frecuentes a la planta en comparación con los colibríes y murciélagos. Sin embargo al momento de alimentarse el tiempo promedio de visita a las flores de *O. grandiflora* era superior al de los colibríes y murciélagos, por lo que los roedores contactaban casi con todos los estigmas de la flor, a esto se podría deber el por qué los roedores poseen una mayor tasa de visita que los murciélagos.

Deposición de polen

Los resultados obtenidos sugieren que los visitantes nocturnos (Murciélagos y roedores) depositan polen de manera más eficiente que los diurnos (colibríes), sobre los estigmas de *Oreocallis grandiflora*. Pudiendo cuantificarse la eficiencia del polinizador de acuerdo a “la cantidad de polen depositado sobre un estigma receptivo” (Inouye et al., 1994). Por lo que la eficiencia superior de los murciélagos y roedores, puede deberse a que los pelos de los mamíferos tienen mayor capacidad de adherencia que las plumas (Muchhala et al., 2009), debido a las cargas electroestáticas y la capacidad que tienen los pelos, para que el polen se adhiera en los espacios intersticiales (Muchhala & Thomson, 2010; Vaknin et al. 2001). Adicionalmente, en estudios similares Muchhala & Thomson, (2010) y Muchhala et al., (2009), se demostró que los colibríes cuando se encuentran volando, tienen mayor facilidad de que el polen de su cuerpo se desprenda debido a los movimientos de su cabeza y alas, como también su plumaje se “satura rápidamente”, con cargas de polen modestas. Sin embargo se conoce que los murciélagos nectarívoros visitan las flores principalmente para consumir néctar, pero en pausas durante la búsqueda, se detienen a consumir el polen adherido a su pelaje, ya que su tracto digestivo se encuentra adaptado para la extracción de los granos de polen (Herrera y Martínez del Río 1998; Muchhala et al., 2009). Comparando las dos circunstancias donde la carga polínica recolectada por los vectores se pierde, el tratamiento Murciélago_roedor casi siempre, lograba depositar mayor cantidad de polen que los colibríes en los estigmas de *O. grandiflora*. Esta información podría sugerir posteriores estudios, donde identifiquen la existencia y las diferentes especies de polen en sus heces.

Por otro lado, la deposición polínica de insectos fue desestimada considerando la casi nula interacción con el presentador de polen de *O. grandiflora*. Ya que resultados obtenidos por Wiens et al. (1983) en *Protea amplexicaulis* y Collins et al., (1984a, b) en *Banksia prionotes*, demostraron que la importancia de abejas, avispas y polillas, son muy subestimadas, ya que su comportamiento de forrajeo hace que sean poco probable vectores polínicos significativos. Adicionalmente Cárdenas, (2015), sugiere que las características morfológicas de las inflorescencias de *O. grandiflora* son adecuadas para ser visitadas por aves, murciélagos y roedores. Sin embargo es ineficientes en *O. grandiflora*.

Estrategia generalista de *Oreocallis grandiflora*

Fenster et al. (2004) considera que una planta se encuentra especializada si un visitante floral es responsable del 75% de su polinización; siguiendo este criterio *O. grandiflora* puede ser considerada que posee un sistema de polinización generalista. Este sistema de generalismo conlleva a una producción constante de néctar y una producción alta de flores por parte de la planta y tiene varias ventajas, que incluye el aumento del número de agentes polinizadores por unidad de tiempo, y la flexibilidad para poder soportar fluctuaciones espacio-temporales en la abundancia de polinizadores (Waser et al., 1996). Otro factor que influye en un sistema generalista, es el desplazamiento de los vectores polínicos, que determinan el flujo génico entre poblaciones vegetales (Collings & Rebelo, 1987; Fleming 1993). Por lo que la contribución de los polinizadores a la reproducción de la planta, depende tanto de la eficiencia, como de la cantidad de visitas (Herrera 1987); esto reitera aún más el generalismo adaptativo de *O. grandiflora*, ya que los colibríes visitan mayor número de veces y el tratamiento Murciélagos_ roedor es el que mayor eficiencia tiene al momento de depositar polen sobre los estigmas.

Un estudio realizado por Hazlehurst et al. (2016), describió los rasgos florales y la ecología de polinización de *Oreocallis grandiflora* al sur de Ecuador y al sur de Perú, donde observó, la existencia de cambios morfológicos florales entre estas dos localidades. Según los resultados obtenidos por este estudio y por Hazlehurst et al. (2016), se puede sugerir que las flores de *O. grandiflora* en Ecuador, se han adaptado para ser polinizadas por murciélagos, aves y roedores, Esto se podría corroborar con estudios posteriores, donde analicen la cantidad de polen que se encuentra adherido, como también examinar el polen con-específico y hétero-específico que llevan en los cuerpos de los polinizadores.

CONCLUSIONES

Oreocallis grandiflora presenta características florales que atraen a varios visitantes florales (colibríes, murciélagos, roedores). Esta estrategia generalista, ha sido corroborada al estudiar las tasas de visita y la deposición de polen a los estigmas de la planta por parte de sus polinizadores. Donde se observó que mayor tasa de visita, presenta los colibríes que se pudo deber a las interacciones de dominancia y territorialidad de su comportamiento, como también a la necesidad de cubrir sus requerimientos energéticos mediante el néctar de *O. grandiflora*.

Pero en cuanto a la contribución de polen los mamíferos, fueron los que más granos de polen depositaron sobre los estigmas de la planta, esto pudo deberse a la facilidad que tienen los granos de polen para adherirse a los pelos de los mamíferos y ser transportados de un lugar a otro.

En el caso de los roedores se puede pensar que las visitas realizadas a las inflorescencias de *O. grandiflora*, se dieron de manera oportunista, cuando la abundancia de recursos disminuyó.

Por lo tanto la ecología reproductiva de *O. grandiflora*, se ve influenciada directamente, por la visita de los diferentes grupos de polinizadores a sus flores, los cuales actúan como agentes transportadores de polen; confirmando así que la planta posee un sistema de polinización generalista.

Referencias:

- Angell, R. L., Butlin, R. K., & Altringham, J. D. (2013). Sexual segregation and flexible mating patterns in temperate bats. *PloS one*, 8(1), e54194.
- Auquilla Peralta, M. G., & Ugalde Ortega, T. E. (2010). Propuesta de un plan para la prestación de servicios de eventos en la Hacienda “El Gullán”.
- Altshuler, D. L. (2003). Flower Color, Hummingbird Pollination, and Habitat Irradiance in Four Neotropical Forests 1. *Biotropica*, 35(3), 344-355.
- Alviz, A. (2014). Dinámica temporal de la dieta de *Carollia perspicillata* en la Cueva Macaregua, Santander-Colombia.
- Armstrong J. A. (1979) Biotic pollination mechanisms in the Australian flora — a review. *N.Z. J. Bol.* 17, 467-508.
- Barclay, R. M. R., & Jacobs, D. S. (2011). Differences in the foraging behaviour of male and female Egyptian fruit bats (*Rousettus aegyptiacus*). *Canadian Journal of Zoology*, 89(6), 466-473.
- Becker, P., Moure, J.S. & Peralta, F.J.A. (1991) More about euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 23, 586–591.
- Caballero-Martínez, L. A., Rivas-Manzano, I. V., & Aguilera-Gómez, L. I. (2009). Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Ixtapan del Oro, Estado de México, México. *Acta zoológica mexicana*, 25(1), 161-175.
- Campbell D.R. (1991) Measurement of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. *Evolution* 43: 318-334.
- Cane, J. H., Minckley, R., Kervin, L., & Roulston, T. A. (2005). Temporally persistent patterns of incidence and abundance in a pollinator guild at annual and decadal scales: the bees of *Larrea tridentata*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3), 319-329.
- Cárdenas Calle, F. S. (2015). Ecología de polinización de *Oreocallis grandiflora* (Lam.) R. Br.(Proteaceae) en un matorral montano del sur del Ecuador
- Collings, B. G., & Rebelo, T. (1987). Pollination biology of the Proteaceae in Australia and southern Africa. *Australian Journal of Ecology*, 12(4), 387-421.

- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., et al. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Cruden, R. W. 1972. Pollinators in High-Elevation Ecosystems: Relative Effectiveness of birds and Bees. *SCIENCE*. Vol. 176. pp: 1439-1440.
- Dietz, M., & Kalko, E. K. V. (2006). Seasonal changes in daily torpor patterns of free-ranging female and male Daubenton's bats (*Myotis daubentonii*). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 176(3), 223–231.
- Dinerstein, E. (1986). Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18(4), 307–318.
- Feinsinger, P. (1990). Interacciones entre plantas y colibríes en selvas tropicales. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina*, 59, 31-54.
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35, 375-403.
- Fishbein, M., & Venable, D. L. (1996). Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology*, 1061-1073
- Girón, M. V. (1995). Análisis palinológico de la miel y la carga de polen colectada por *Apis mellifera* en el suroeste de Antioquia, Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 3: 35-54.
- Gómez, J. M., & Zamora, R. (1999). Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology*, 80(3), 796-805.
- Gómez, J. M. (2000). Effectiveness of ants as pollinators of *Lobularia maritima*: effects on main sequential fitness components of the host plant. *Oecologia*, 122(1), 90-97.
- Gómez, J. M. (2002). Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista chilena de historia natural*, 75(1), 105-115.
- Hazlehurst, J. A., Tinoco, B., Cárdenas, S., & Karubian, J. (2016). Pollination ecology of *Oreocallis grandiflora* (Proteacea). *Journal of Pollination Ecology*, 19(10), 71-80.

- Helversen, O. Von. (1993). Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. In W. Barthlott, C. M. Naumann, S.-L. K., and K. L. Schuchmann [eds.], *Animal–plant interaction in tropical environments*, 41–59. Museum Koenig, Bonn, Germany
- Herrera, C. M. (1987). Components of pollinator" quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 79-90.
- Herrera, C. M. (1996). Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In *Floral biology* (pp. 65-87). Springer US.
- Herrera, M., Gerardo, L., & Martínez Del Río, C. (1998). Pollen digestion by New World bats: effects of processing time and feeding habits. *Ecology*, 79(8), 2828-2838.
- Johnston, M. O. (1991). Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. *Evolution*, 1468-1479.
- Landázuri Paredes, O., Cárdenas Calle, S., & Tinoco, B. A. (2015). *Ecología de polinización de Oreocallis grandiflora*. Cuenca.
- McNab, B. K. (1969). The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comparative biochemistry and physiology*, 31(2), 227-268.
- Muchhala, N., & Jarrín-V, P. (2002). Flower visitation by bats in cloud forests of Western Ecuador 1. *Biotropica*, 34(3), 387-395.
- Muchhala, N. (2006). The pollination biology of *Burmeistera* (Campanulaceae): specialization and syndromes. *American Journal of Botany*, 93(8), 1081-1089.
- Muchhala, N. (2007). Adaptive trade-off in floral morphology mediates specialization for flowers pollinated by bats and hummingbirds. *The American Naturalist*, 169(4), 494-504.
- Muchhala, N., Caiza, A., Vizuete, J. C., & Thomson, J. D. (2009). A generalized pollination system in the tropics: bats, birds and *Aphelandra acanthus*. *Annals of Botany*, 103(9), 1481-1487.
- Muchhala, N., & Thomson, J. D. (2010). Fur versus feathers: pollen delivery by bats and hummingbirds and consequences for pollen production. *The American Naturalist*, 175(6), 717-726.
- Ne'eman, G., Jürgens, A., Newstrom-Lloyd, L., Potts, S. G., & Dafni, A. (2010). A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews*, 85(3), 435-451.

- Norberg, U. M., Kunz, T. H., Steffensen, J. F., Winter, Y., & von Helversen, O. (1993). The cost of hovering and forward flight in a nectar-feeding bat, *Glossophaga soricina*, estimated from aerodynamic theory. *Journal of Experimental Biology*, 182(1), 207-227.
- Núñez Avellaneda, L. A. (2014). *Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica* (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de Colombia).
- Ollerton, J. (1999). La evolución de las relaciones polinizador-planta en los artrópodos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (España)*, 26, 741-758.
- Potts, S. G., Dafni, A., & Ne'eman, G. (2001). Pollination of a core flowering shrub species in Mediterranean phrygana: variation in pollinator diversity, abundance and effectiveness in response to fire. *Oikos*, 92(1), 71-80.
- Ríos Chamba, L. F., & Acevedo Carrión, G. O. (2007). Ecología, utilización e impactos producidos por el aprovechamiento del cucharillo *Oreocallis grandiflora* (lam) r. br. en las parroquias de Taquil, Chantaco, Chuquiribamba y Gualal de la provincia de Loja.
- Stiles, 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird- flower community of a Costa Rican Subtropical forest. American Ornithologists Union. Ornithological Monographs 36: 757-787.
- Stiles, F. G & Skutch, A. 1995. Guía de aves de Costa Rica. Heredia C.R.: INBio. 686 p.
- Thomson, J. D., & Wilson, P. (2008). Explaining evolutionary shifts between bee and hummingbird pollination: convergence, divergence, and directionality. *International Journal of Plant Sciences*, 169(1), 23-38.
- Tumer V. (1982) Marsupials as pollinators in Australia. In: Pollination and Evolution (eds) J. A. Armstrong, J. M. Powell and A. J. Richards), pp. 55-66. Royal Botanic Gardens, Sydney
- Vaknin, Y., S. Gan-mor, A. Bechar, B. Ronen, and D. Eisikowitch. (2001). Are flowers morphologically adapted to take advantage of electrostatic forces in pollination? *New Phytologist* 152:301–306.
- Van der Pijl, L. (1961). Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution*, 44-59.

- 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.
- Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press
- Zamora, E. A. G., Nossa, S. V. R., & Stiles, F. G. (2001). Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán galeras, sur de Colombia.

ANEXOS

Anexo 1.

Videocámaras enfocando a *O. grandiflora*, para conocer los visitantes florales nocturnos.



Fuente: Elaboración Propia

Anexo 2.

Microryzomys altissimus capturado en las filmaciones, alimentándose de *O. grandiflora*.



Anexo 3.

Akodon mollis capturado en las filmaciones, alimentándose de *O. grandiflora*.



Anexo 4.

Anoura geoffroyi capturado en las filmaciones, alimentándose de *O. grandiflora*.



Anexo 5.

Aglaeactis cupripennis capturado en las filmaciones, alimentándose de *O. grandiflora*.



Anexo 6.

Heliangelus viola capturado en las filmaciones, alimentándose de *O. grandiflora*.

