

ESPECIFICIDAD Y NICHOS DE POLINIZACIÓN DE ESPECIES DE PLANTAS DE UN BOSQUE DECIDUO SECUNDARIO

SPECIFICITY AND POLLINATION NICHE OF PLANT SPECIES IN A SECONDARY DECIDUOUS FOREST

María del Carmen Vidal y Nelson Ramírez¹

Universidad Central de Venezuela, Instituto de Biología Experimental, Centro de Botánica Tropical. Apartado 48312, Caracas 1041-A. Venezuela. E-mail: nramirez@reacciun.ve

RESUMEN

La especialización ecológica de la polinización fue estudiada en 33 especies de plantas de un bosque deciduo secundario en Colinas de Bello Monte, Caracas, Venezuela. Tres aspectos fueron examinados en el presente trabajo: 1- la relación entre índices que consideran tanto la diversidad como la abundancia de las especies polinizadoras [superposición de nicho, propuesto por Schoener (1970) y amplitud de nicho planteado por Levins (1968)] y los índices que solo consideran el número de especies polinizadoras (Ramírez 1988). 2- Comparar la superposición de nichos, amplitud de nichos y especificidad de polinización entre niveles de especialización de visitas o sistemas de polinización, tipos florales, tiempo de actividad de polinización, periodos de floración y forma de vida de las especies de plantas y 3- el impacto de la abeja introducida, *Apis mellifera*, en la superposición de nicho. Los índices de polinización a nivel de especies muestran una correlación positiva y significativa entre ellos. La amplitud de nicho (B) sólo está correlacionada, significativamente, con el número de especies polinizadoras por especie de planta. La superposición de nicho (D) promedio entre los pares de especies de plantas está correlacionada negativa y significativamente con el valor promedio de especificidad (VPE), la especificidad del transporte de polen (ETP) y con el índice de polinización comunitario (IPC), lo cual indica que VPE, ETP y IPC pueden ser usados como estimados similares al índice de superposición de nicho de Schoener (1970). Por otra parte, la superposición de nicho (D), el valor promedio de especificidad (VPE) y el índice de polinización comunitario (IPC) difieren estadísticamente de acuerdo al tiempo de actividad de polinización: la superposición de nicho fue significativamente mayor para especies con polinización diurna comparada con especies con polinización nocturna y el valor promedio de especificidad (VPE) y el índice de polinización comunitario (IPC) son significativamente mayores para especies con polinización nocturna, lo cual parece estar relacionado con el menor número de especies que interactúan las plantas con polinización nocturna. El número de especies polinizadoras por especie de planta y la amplitud de nicho difieren significativamente de acuerdo a la especificidad del sistema de polinización. Los sistemas monofilicos mostraron un menor número de especies polinizadoras por especie de planta y menor valor de amplitud de nicho que especies oligofilicas y polifilicas respectivamente debido a que un solo grupo de animales está involucrado en la polinización. De un total de 16 especies de plantas visitadas por *Apis mellifera*, trece mostraron una disminución en la superposición de nicho cuando *A. mellifera* fue excluida de los cálculos. Aunque solo tres especies mostraron valores de superposición de nicho significativamente menores, el incremento en la superposición de nicho por *A. mellifera* puede estar afectando la reproducción por el transporte de polen heteroespecífico.

Palabras clave: Amplitud de nicho, superposición de nicho, especificidad de polinización, cargas de polen, *Apis mellifera*, tipos florales, actividad de polinización, fenología de floración.

ABSTRACT

The specialization of pollination ecology of 33 plant species was studied in a secondary deciduous forest located at the Colinas de Bello Monte, Caracas, Venezuela. Three aspects were examined in this research: 1- The correlations among different indexes of pollination specialization, which considered pollinator species and their abundance [niche overlap according to Schoener (1970) and niche breadth according to Levins (1968)], and those indexes which considered the number of pollinator species alone (Ramírez 1988). 2- To compare the values of niche overlap, niche breadth, and the specificity of pollination according to pollination system or type of visit received, floral types, time of pollination activity, flowering phenology, and life forms respectively. 3- To establish the effect of *Apis mellifera*, an invasive bee, in niche overlaps. Indexes at the species level are

positive and significantly correlated, niche breadth (B) was only positively correlated with the number of pollinator species per plant species, and average value of niche overlap (D) was negatively correlated with the average specificity value (ASV), pollen transportation specificity (PTS) and community pollination index (CPI), which indicate that ASV, PTS, and CPI may be used as estimates of niche overlap (Schoener 1970). Niche overlap (D), average specificity value (ASV), and community pollination index (CPI) showed statistical differences according to the time of pollination activity: niche overlap was statistically higher for diurnal pollination than nocturnal pollination; and average specificity value (ASV), and community pollination index (CPI) were significantly higher for nocturnal pollination than diurnal pollination, which could be associated with the lowest number of interacting plant species during night time. The number of pollinator species per plant species and niche breadth differ according to the specificity of pollination system or type of visit received: monophilous pollination systems have values of the number of pollinator species per plant species and niche breadth lower than oligophilous and polyphilous plant species respectively because in monophilous species only one group of animal act as pollinator. *Apis mellifera* visit 16 out of 33 plant species examined, and thirteen of them showed values of niche overlap lower when *Apis mellifera* was excluded of the computation. Although three plant species only exhibited values of niche overlap statistically lower, niche overlap can be affecting plant species reproduction by the transference of pollen heterospecific.

Keywords: Niche breadth, niche overlap, pollination specificity, pollen load, *Apis mellifera*, floral types, pollination time

INTRODUCCIÓN

La interacción polinizador-planta representa una relación mutualista en la cual los visitantes florales obtienen diversos tipos de beneficios, principalmente relacionados con la alimentación, y las plantas obtienen beneficios asociados con la reproducción sexual. En este contexto, los polinizadores representan parte del nicho ecológico de las especies de plantas y el nicho de especialización depende del número de especies de plantas que comparten polinizadores en una escala espacio-temporal. Además, la conducta generalista y promiscua de algunos animales autófilos puede incrementar los niveles de solapamiento entre especies de plantas, tal como el caso de la abeja introducida, *Apis mellifera*, que explota una amplia variedad de plantas (Percival 1974, Whitney 1984, Roubik 1983, Roubik y Wolda 2001). Sin embargo, se desconoce si *A. mellifera* tiene un efecto importante sobre la especificidad y nicho de polinización. Otra característica que contribuye con los niveles de especialización y solapamiento de nichos de polinización es la condición sucesional de la comunidad. Comunidades alteradas o en condiciones sucesionales tempranas presentan mayores niveles de solapamiento de polinización (Ramírez 2005). En este contexto, la condición de remanente de bosque secundario del área estudiada, puede estar afectando la especificidad y niveles de solapamiento de nicho de polinización.

Por otra parte, la especialización ecológica de polinización puede estar afectada por aquellos atributos asociados a la historia de vida así como

con caracteres reproductivos de las especies de plantas. La separación temporal en los períodos de floración pueden reducir el solapamiento de polinizadores (Waser 1983, Stone *et al.* 1998, Ramírez 2005) Por ejemplo, especies herbáceas frecuentemente colonizadoras presentan una floración concentrada durante el periodo favorable en comunidades con estacionalidad climática (i.e. Ramírez 2003). En general, las especies herbáceas muestran mayores niveles de solapamiento de polinización que especies leñosas (Ramírez 2005). La presencia de varias especies en floración puede incrementar las visitas de los polinizadores debido al incremento global del recurso floral (asociado generalmente a flores morfológicamente similares); por el contrario, la competencia puede suceder cuando las especies que se presentan entremezcladas son morfológicamente diferentes (Thomson 1982), y por lo tanto, se puede producir una reducción de las visitas debido a la presencia de otras plantas (Kephart 1983). Además, pueden presentar características morfológicas florales asociadas a una polinización generalista (Ramírez 2003). En general, diferencias en la morfología floral promueven diferencias en los visitantes florales (Waser 1983, Waser *et al.* 1996) y la especialización del sistema de polinización tiende a incrementar así como la morfología floral es más especializada (Ramírez 1992). Por el contrario, especies con características florales altamente especializadas, como muchas especies con polinización nocturna, presentan frecuentemente un sistema de polinización muy especializado o un sistema de polinización monofílico (Ramírez 2001, 2004b). Sin embargo, la relación entre niveles de

especificidad del sistema de polinización y el tipo de visita recibida o sistema de polinización no necesariamente tienen un comportamiento simétrico con relación a la especialización y especificidad. De hecho, las interacciones asimétricas de planta-animal parecen ser las más comunes en condiciones naturales (Petanidou y Ellis 1996, Bascompte *et al.* 2003, Dupont *et al.* 2003, Vázquez y Aizen 2004, Ashworth *et al.* 2004). Es decir, un sistema de polinización especializado puede tener polinizadores generalistas.

La especialización ecológica en el uso de los recursos, ya sea la especialización de las plantas por el uso del recurso de polinizadores o de los polinizadores por el recurso de plantas visitadas, ha sido analizada por medio de la expresión de amplitud de nicho de Levins (1968) por diferentes autores (Parrish y Bazzaz, 1978, 1979, Kephart 1983, Toft 1983, Whitney 1984), y la proporción en la cual el recurso es compartido, ha sido investigada (Schemske, 1976, Parrish y Bazzaz 1978, 1979, Kephart 1983, Whitney 1984) utilizando la expresión de sobreposición de nicho planteada por Schoener (1970). Ambos índices requieren conocer el número y la abundancia de las especies polinizadoras. Sin embargo, este último parámetro puede estar afectado por factores ambientales (Cruden 1972, Parrish y Bazzaz 1979) y bióticos tales como la intensidad de floración, en la cual la abundancia de polinizadores incrementa con la abundancia de flores (Thompson 1982, Kephart 1983, Willson y Bertin 1978, Aker 1982) aunque la composición de especies visitantes no cambia, necesariamente, con el número de flores por inflorescencia (Willson y Bertin 1978). En este sentido, Ramírez (1988) sugiere que el número de especies polinizadoras puede ser una medida más predecible y consistente que la abundancia en las cuales aparecen estas especies y propone la utilización de índices basados en el número de especies visitantes para describir la especificidad y la eficiencia en el transporte de polen a nivel comunitario. De acuerdo a lo anterior, la comparación entre índices que consideran las especies y su abundancia e índices que solo consideran la riqueza de especies podría indicar valores equivalentes de solapamiento del nicho de polinización a nivel comunitario.

El presente estudio analiza algunos de los aspectos involucrados en la especificidad y nicho de polinización a nivel de comunidades. Además

compara métodos diferentes para estimar la especificidad y nicho de polinización, y evalúa el posible efecto de una abeja introducida (*Apis mellifera*) en la especificidad de polinización. Específicamente se plantean las siguientes preguntas y objetivos: 1- ¿Es una condición obligante para determinar la especificidad y el nicho de polinización cuantificar la abundancia de las especies de visitantes florales?. De acuerdo a lo anterior, se plantea la siguiente interrogante: ¿Existen relaciones entre índices que consideran tanto la diversidad como la abundancia de las especies polinizadoras [superposición de nicho, propuesto por Schoener (1970) y amplitud de nicho planteado por Levins (1968)] y los índices que solo consideran el número de especies polinizadoras (Ramírez 1988). 2- Determinar si la especificidad y nicho de polinización están afectados por la especialización de visitas o sistemas de polinización, tipos florales, tiempo de actividad de polinización y periodos de floración de las especies de plantas. Estos parámetros pueden ser considerados como elementos involucrados en la selectividad y especialización del sistema de polinización, aunque se desconoce si determinan o están asociados con la especificidad y niveles de solapamiento del sistema de polinización. 3- Es bien conocido que *A. mellifera* puede explotar una amplia variedad de fuentes de alimento (Percival 1974, Whitney 1984, Roubik 1983, Roubik y Wolda 2001) y además puede contribuir al relativamente alto grado de superposición en el sistema de polinización (Whitney 1984). De acuerdo a lo anterior se plantea determinar si la abeja introducida, *Apis mellifera*, afecta significativamente la superposición del nicho de polinización.

ÁREA DE ESTUDIO

Esta investigación fue realizada en el arboretum de la Escuela de Biología, Facultad de Ciencias (U.C.V.), Colinas de Bello Monte, ubicado al suroeste del valle de Caracas, en los límites entre el Distrito Capital y el Estado Miranda (10° 29' N; 66° 33' W). El área comprende más de dos hectáreas de superficie con una altitud entre 1050 y 1100 msnm.

El clima es isotérmico, con una temperatura media anual entre 18 y 24°C, pero es biestacional con respecto a la precipitación, con un marcado periodo seco, desde diciembre hasta marzo, y un periodo de lluvia desde abril hasta noviembre. La precipitación media anual varía desde 550 a

1100mm. Esta comunidad representa un bosque seco premontano secundario, el cual ha sido alterado con el paso del tiempo (Ewell *et al.* 1976). Berry y Steyermark (1985) reportaron 78 especies de plantas en esta localidad, sin embargo, el número de especies recolectadas hasta la presente fecha supera más de 300 (López y Ramírez datos no publicados). La vegetación se caracteriza por presentar un alto porcentaje de especies deciduas y las familias predominantes son las Leguminosas y Asteráceas. Además, destacan algunas especies xerófilas pertenecientes a la familia Cactaceae y Agavaceae, las cuales probablemente representan especies de la vegetación colonizadora original (Ewell *et al.* 1976). El estrato arbustivo se caracteriza por la abundancia de trepadoras, arbustos espinosos y varias especies siempreverdes; las hierbas y sufrutices del estrato herbáceo son fundamentalmente especies perennes, aunque en las áreas con perturbación reciente se encuentran hierbas anuales. En este sentido, las especies de plantas fueron clasificadas de acuerdo a la forma de vida de las plantas en árboles, arbustos, trepadoras, hierbas y epifitas.

MÉTODOS

Polinizadores

Los agentes polinizadores fueron estudiados para un total de 33 especies de plantas con polinización biótica. Durante el periodo de máxima actividad floral para cada una de las especies de plantas, se realizaron observaciones directas y capturas de los insectos visitantes. Las observaciones fueron realizadas por periodos de 15 minutos hasta completar un máximo de dos horas para cada especie de planta. En algunos casos, el tiempo de observación fue prolongado de quince a treinta minutos, debido a la ausencia de agentes visitantes. La distribución en el día de los periodos de observación dependió de la longevidad de las flores. La primera observación se hizo justo después de la antesis y la última antes que las flores cerraran. Posteriormente, los polinizadores se colectaron en el periodo del día con mayor actividad. El tiempo total de observación para cada especie de planta fue distribuido en dos o más días; en días nublados no se realizaron observaciones.

Los agentes visitantes capturados fueron colocados individualmente en bolsas de celofán, las cuales tenían especificado el número del insecto y la planta donde se capturaron. Debido a la dificultad

de obtener identificaciones rápidas de los visitantes florales, éstos fueron clasificados como morfoespecies de acuerdo a sus similitudes y diferencias morfológicas; una colección de referencia permitió la caracterización de los especímenes capturados. En el laboratorio, se determinaron las cargas de polen en relación a su abundancia (ausente, escaso, regular, abundante y muy abundante), el lugar del cuerpo donde es transportado (cabeza, tórax, abdomen y patas, especificando si las cargas son dorsales o ventrales), el número de las cargas de polen (en caso que las cargas no eran puras, de una sola especie), y el tamaño del agente visitante (utilizando un vernier para medir la longitud entre la cabeza y el abdomen). La correspondencia entre la carga de polen encontrada y la especie de planta visitada se estableció por comparaciones de los granos de polen. Además, se determinó el comportamiento de los animales durante la visita, la frecuencia de visitas, relación tamaño flor-tamaño polinizador (ya que el tamaño del polinizador puede impedir el contacto de las cargas de polen con el estigma), posición de las cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador, tomando en cuenta si la ubicación de las cargas pueden hacer contacto o no con el estigma durante la visita floral. La diferencia entre especies visitantes y polinizadores fue establecida de acuerdo a la combinación de los parámetros señalados (Ramírez 2004a). Finalmente cada especie de planta fue asociada con una o varias clases de agentes polinizadores: abejas, dípteros, mariposas diurnas, mariposas nocturnas, aves, murciélagos y avispas.

El sistema de polinización fue establecido de acuerdo a los diferentes tipos de vectores o clases (grandes grupos taxonómicos) que intervienen en el proceso de polinización, usando la clasificación ligeramente modificada de Faegri y van der Pijl (1979). Las siguientes categorías fueron establecidas: 1- polifilia, polinización por diferentes órdenes taxonómicos de polinizadores, 2- oligofilia, polinización por más de una familia del mismo orden taxonómico, y 3- monofilia, polinización por una sola especie, un género o diferentes géneros de la misma familia taxonómica (Ramírez 2004b).

Los datos sobre la fenología de floración de todas las especies de plantas estudiadas, obtenidos por observaciones personales fueron complementados con información de herbario. Posteriormente, la floración de las especies fue caracterizada de acuerdo al periodo climático

correspondiente: sequía, lluvia o lluvia-sequía, esta última categoría si las especies florecían durante ambos periodos climáticos. Además, las especies fueron caracterizadas de acuerdo al tiempo diario de actividad de polinización: diurno y nocturno (Ramírez 2004b).

Las especies fueron caracterizadas de acuerdo a los tipos florales, que reflejan el grado de especialización floral. La unidad de polinización (flores o inflorescencias) fue establecida de acuerdo a los tipos morfológicos funcionales (Faegri & van der Pijl 1979) modificado por Ramírez (2003). Cuatro categorías fueron consideradas para la muestra examinada: 1- disco o tazón, flores actinomorfas y abiertas (no profundas) con los órganos sexuales más o menos en el centro de la flor, 2- cepillo, definido por si mismo, con la superficie externa formada por órganos sexuales, 3- tubulares, flores con tubos largos y angostos y 4- zigomorfas, flores con simetría bilateral claramente diferenciada.

Relación polinizador-planta. En base a las especies de plantas que superponen sus periodos de floración se cuantificaron las interrelaciones específicas entre las especies de agentes polinizadores y las especies de plantas. Para evaluar el sistema de polinización se utilizó la expresión de amplitud de nicho propuesta por Levins (1968) y la expresión de sobreposición de nicho propuesta por Schoener (1970), los cuales consideran tanto la diversidad como la abundancia de las especies polinizadoras. Además, se utilizaron tres índices propuestos por Ramírez (1988) basados en el número de especies polinizadoras que describen la especificidad de polinización y eficiencia en el transporte de polen.

Amplitud de nicho (B). La idea de amplitud de nicho es esencialmente la misma que de especialización o generalización ecológica. Así, la especie mas especialista tiene la amplitud de nicho más estrecho; la especie más generalista ecológicamente tendrá la mayor amplitud de nicho. La medida de amplitud de nicho (B) fue dividida por el número máximo de clases o estados de recursos, para dar una medida comparable de amplitud de nicho (Levins 1968). La expresión empleada fue la siguiente:

$$B = 1 / \left(\sum_{i=1}^s p_i S \right)$$

donde p_i es la proporción del recurso i utilizada por una especie, y S es el número total de estados de recurso disponible. En este estudio, p_i es la proporción del recurso de polinizador i utilizada por una especie de planta determinada, y S es el número total de especies polinizadoras registradas (116 morfoespecies en este estudio). La amplitud de nicho puede variar desde un máximo de 1.0 a un mínimo de $1/S$; bajos valores implican una utilización selectiva de los estados de recurso potencial, mientras que altos valores indican similitud en la utilización de varios estados del recurso, o no selectividad en el uso del recurso (Kephart 1983).

Superposición de nicho (D). La superposición de nichos fue evaluada por medio de la expresión propuesta por Schoener (1970), la cual determina la similaridad proporcional (D) entre pares de especies en relación a la utilización de un determinado recurso:

$$D = 100 - \frac{1}{2} \sum_{h=1}^s |p_{ih} - p_{jh}|$$

donde p_{ih} y p_{jh} son las respuestas proporcionales de las especies i y j en el estado de recurso h , y s es el número de estados de recurso. En este estudio, D_{ij} es la superposición entre pares de especies de plantas en la utilización de la fauna polinizadora, y donde p_{ih} es la proporción de visitas realizadas por la especie polinizadora h en la especie de planta i , y p_{jh} es la proporción de visitas de la especie polinizadora h en la especie de planta j . Aquí, un 100% de superposición indica que las dos especies de plantas utilizan las mismas especies polinizadoras en igual proporción.

Para obtener la proporción de visitas realizadas por una especie polinizadora a una determinada especie de planta se utilizaron los valores de tasa de polinización ($TP = N^\circ \text{ Ind./ tiempo}$). Así, para cada especie de planta, se sumaron todos los valores de tasas de polinización correspondientes a cada polinizador y la proporción de cada especie polinizadora se calculó, dividiendo su tasa de polinización entre la suma total de las tasas de polinización de todas las especies polinizadoras que visitan a una especie de planta determinada.

Índices a nivel de especie. En relación a los índices basados en el número de especies polinizadoras (Ramírez 1988), se calcularon:

ESPECIFICIDAD Y NICHOS DE POLINIZACIÓN

Tasa de polinización (TP). $TP = N/T$

donde N representa el número de individuos de una determinada especie polinizadora, y T corresponde al tiempo de observación.

Índice de especificidad del polinizador (IEP)

$$IEP = 1/N_i$$

donde N_i = número de especies de plantas visitadas por el polinizador i durante el mismo periodo de observación. Este índice solo estima la capacidad de visitas de las especies observadas.

Estos son índices relativos a las especies polinizadoras mientras que VPE, IPC y IETP son índices relativos a las especies de plantas.

Valor promedio de especificidad (VPE).

$$VPE_a = \frac{\sum_{i=1}^i (IEP)_i}{N_a}$$

donde N_a es número de especies polinizadoras registradas e i = especies polinizadoras.

Este valor promedio de especificidad del sistema de polinización debe ser estimado para cada especie de planta y solo es usado el IEP de los agentes polinizadores.

Índice de polinización comunitario (IPC).

$$IPC = N_a / \sum_{i=1}^i X_i$$

donde N_a es el número total de especies polinizadoras registradas en la especie de planta a, y X_i es el número de especies de plantas visitadas por la especie polinizadora i.

El IPC de una especie de planta evalúa la proporción en la cual los polinizadores son compartidos.

Índice de especificidad del transporte de polen (IETP).

$$IETP = 1/N$$

donde N representa el número de cargas de polen diferentes (especies de plantas) localizadas en un mismo sitio sobre el cuerpo del polinizador.

Estos índices describen los sistemas de polinización en base al número de especies

visitantes y la posición de las cargas de polen; son independientes de la abundancia en la cual ocurren los visitantes florales y expresan la especificidad de polinización y transporte de polen en números que varían entre 0 y 1. A mayor valor, mayor eficiencia de polinización porque varios sitios de transporte de polen y polinizadores son proporcionalmente compartidos entre especies de plantas. A menor valor, indica que pocos sitios de transporte de polen y especies polinizadoras son compartidos entre muchas especies de plantas y los sitios pueden tener polen mezclados (Ramírez 1988).

Un estimado general de las interacciones a nivel de la comunidad fue calculado como la conexión del sistema mutualista (Jordano 1987). Las interacciones mutualistas pueden ser expresadas como una matriz de $m \times n$ valores dependientes entre $m = 1, 2, \dots, i$ especies de plantas y $n = 1, 2, \dots, i$ especies de animales, así que el número total de especies en el sistema es $S = m + n$. Los elementos a_{ij} pueden ser igual a 1 si la especie i y j interactúan, y $a_{ij} = 0$, si no ocurre interacción. Jordano (1987) propone que las proporciones de todas las posibles interacciones ($m \times n$) pueden ser estimadas como la conexión del sistema mutualista (C) de acuerdo a la siguiente expresión:

$$C = N^\circ \text{ de interacciones} / (m \times n)$$

Donde el número de interacciones representan el número de valores donde $a_{ij} = 1$.

ESTADÍSTICA

La relación entre los diferentes índices y el número de especies polinizadoras por especie de planta fue establecida por correlaciones simples. Para determinar el efecto de *Apis mellifera*, los valores promedios de superposición de nicho (D) fueron calculados de dos formas: 1- con todas las especies visitantes y 2- excluyendo a *A. mellifera* de los cálculos. Ambos valores de superposición de nicho (D) fueron comparados estadísticamente con la prueba de t de student para muestras dependientes (Sokal y Rohlf 1981). Los valores de superposición de nicho (D) fueron transformados previos al análisis por el arcoseno de la raíz cuadrada de p, donde p es el valor de superposición de nicho expresado en fracción de 100 (D/100).

Los valores promedios de amplitud de nicho (B), superposición de nicho (D), índices de

especificidad del sistema de polinización (VPE, IPC, IETP) y el número de especies polinizadoras por especie de planta relativos a forma de vida de las plantas, periodo fenológico de floración, tiempo de actividad de polinización, especialización del sistema de polinización y tipos florales fueron establecidos usando una ANOVA de una vía. Los índices con valores entre 0 y 1 (B, VPE, IPC, IETP) fueron transformados previo al análisis por la expresión $\arccos(\sqrt{p})$ de la raíz cuadrada de p, donde p es el valor de cada índice. La misma transformación fue empleada para los valores de superposición de nicho expresado en fracción de 100 (D/100). Debido a que el número de especies polinizadoras son valores iguales o mayores que la unidad, estos fueron transformados previos al análisis de varianza por la raíz cuadrada (Sokal y Rohlf 1981). Los valores reportados corresponden a valores promedios de los datos sin transformar.

RESULTADOS

Un total de 90 especies fueron encontradas como visitantes florales en 33 especies de plantas estudiadas. El número de interacciones entre estas especies fue 181 y la relación con todas las posibles interacciones (2904) fue $C = 6,23\%$. Por otra parte, se encontraron tres grupos de especies de plantas en relación a la vinculación entre la superposición de nicho (D) y el periodo de floración: 1) Pares de especies de plantas que se superponen en el uso de polinizadores pero difieren en el periodo de floración. Como por ejemplo, *Coursetia ferruginea* y *Passiflora edulis*, *Piscidia carthagenensis* y *Senna oxyphylla*, y *Piscidia carthagenensis* y *Passiflora edulis*, 2) especies de plantas que se superponen en el periodo de floración pero no en el uso de los polinizadores, debido al uso exclusivo de especies polinizadoras (*Oncidium nudum*, *Sida glutinosa*, *Coutaurea hexandra*, *Serjania atrolineata*, *Erythrina mitis*, *Ficus obtusifolia* y *Cereus hexagonus*) y 3) especies de plantas que se superponen tanto en el uso de los polinizadores como en el periodo de floración (la mayoría de las especies de plantas estudiadas).

RANGO DE VARIACIÓN DE LOS ÍNDICES

El número de especies polinizadoras por especie de planta varió desde 1 hasta 18 en la muestra examinada (Tabla 1). Sólo tres especies tenían un polinizador por especie de planta, entre

las cuales están especies de plantas altamente especializadas como *Ficus obtusifolia* y *Oncidium nudum* (Tabla 1).

Los índices de especificidad mostraron altos valores en la mayoría de las especies (Tabla 1). Sin embargo, la proporción de especies con altos valores de especificidad varía de acuerdo al índice considerado: de las 33 especies de plantas estudiadas, hay un alto porcentaje cuyos valores de especificidad de transporte de polen (60,61%), valor promedio de especificidad (48,49%), e índice de polinización comunitaria (33,33%) están comprendidos en el intervalo 0,81-1,00.

Los valores de sobreposición de nicho (D) varían entre 0 y 22,54% (Tabla 1). La mayoría de las especies muestran bajos niveles en este parámetro: el 45,46% de las especies de plantas tienen un valor promedio comprendido entre 0,0-5,0% y sólo el 6,06% tienen una sobreposición máxima entre 20,1-25,0% (Tabla 1).

Los valores de amplitud de nicho (B) varían desde un mínimo de 0,0086 para las especies de plantas visitadas por un solo polinizador (*Oncidium nudum*, *Ficus obtusifolia*, *Erythrina mitis* y *Cereus hexagonus*) hasta un máximo de 0,0719 para *Lantana canescens* con once especies polinizadoras y 0,0766 para *Crotalaria pumila* con catorce especies polinizadoras (Tabla 1).

CORRELACIONES ENTRE ÍNDICES

Los índices de polinización a nivel de especies muestran una correlación positiva y significativa entre ellos (Tabla 2). El valor promedio de especificidad (VPE) esta significativamente correlacionado con la especificidad del transporte de polen (ETP) y con el índice de polinización comunitario (IPC). El valor promedio de especificidad (VPE) incrementa en la medida que un polinizador visita un menor número de especies de plantas; esto a su vez hace que aumente la especificidad en el transporte de polen (ETP) ya que disminuye la probabilidad de superposición de cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador y simultáneamente el índice de polinización comunitario (IPC) incrementa debido a que disminuye la proporción en la cual los polinizadores son compartidos, es decir disminuye el grado de superposición del sistema de polinización.

La amplitud de nicho (B) solo está significativamente correlacionada con el número de especies polinizadoras por especie de planta (Tabla

ESPECIFICIDAD Y NICHOS DE POLINIZACIÓN

Tabla 1. Especies de plantas estudiadas, número de polinizadores por especie de plantas (N) y valores promedios de los índices empleados. Los índices están denotados por sus correspondientes letras indicados en el texto.

Especie	N	B	D	VPE	IETP	IPC
<i>Acacia macracantha</i>	11	0,0495	17,71	0,82	0,83	0,60
<i>Bidens pilosa</i>	9	0,0211	12,18	0,73	0,76	0,52
<i>Bursera simaruba</i>	16	0,0400	5,49	0,94	0,95	0,89
<i>Capsicum rhomboideum</i>	5	0,0240	2,27	0,94	0,95	0,88
<i>Cereus hexagonus</i>	1	0,0086	0,00	1,00	1,00	1,00
<i>Chaetocalyx brasiliensis</i>	3	0,0259	5,79	0,63	0,65	0,53
<i>Chamaecrista nictitans</i>	3	0,0230	3,10	0,79	0,81	0,64
<i>Cissus cicyoides</i>	5	0,0366	10,72	0,75	0,76	0,53
<i>Convolvulus nodiflorus</i>	18	0,0393	17,65	0,70	0,82	0,49
<i>Coursetia ferruginea</i>	4	0,0259	7,45	0,70	0,70	0,50
<i>Coutarea hexandra</i>	6	0,0474	0,00	1,00	1,00	1,00
<i>Crotalaria pumila</i>	14	0,0766	4,83	0,81	0,84	0,62
<i>Croton pungens</i>	5	0,0388	9,66	0,86	0,86	0,66
<i>Croton scaber</i>	9	0,0267	18,67	0,70	0,72	0,46
<i>Dalea carthagenensis</i>	6	0,0127	12,49	0,71	0,73	0,52
<i>Erythrina mitis</i>	2	0,0086	0,00	1,00	1,00	1,00
<i>Ficus obtusifolia</i>	1	0,0086	0,00	1,00	1,00	1,00
<i>Lantana canescens</i>	11	0,0719	4,12	0,83	0,90	0,60
<i>Machaerium robiniaefolium</i>	12	0,0323	22,54	0,69	0,71	0,47
<i>Melochia caracasana</i>	8	0,0321	13,81	0,66	0,67	0,46
<i>Mimosa albida</i>	5	0,0291	22,00	0,36	0,39	0,30
<i>Oncidium nudum</i>	1	0,0086	0,00	1,00	1,00	1,00
<i>Passiflora edulis</i>	2	0,0162	3,13	0,75	1,00	0,67
<i>Phthirusa delicatula</i>	3	0,0188	19,26	0,46	0,53	0,25
<i>Piscidia carthagenensis</i>	7	0,0316	9,52	0,79	1,00	0,70
<i>Senna oxyphilla</i>	3	0,0184	8,35	0,52	0,55	0,35
<i>Serjania atrolineata</i>	10	0,0380	0,00	1,00	1,00	1,00
<i>Sida glutinosa</i>	3	0,0145	0,00	1,00	1,00	1,00
<i>Solanum gardnerii</i>	9	0,0342	4,02	0,89	0,92	0,83
<i>Tabebuia chrysantha</i>	7	0,0211	10,81	0,79	0,96	0,70
<i>Urvillea ulmacea</i>	7	0,0119	3,99	0,82	0,76	0,64
<i>Verbesina caracasana</i>	11	0,0245	16,56	0,68	0,71	0,46
<i>Wedelia calycina</i>	6	0,0431	0,21	0,93	0,98	0,89

2), indicando que a medida que una especie de planta sea visitada por un menor número de especies polinizadoras su amplitud de nicho (B) disminuye y por tanto incrementa la especialización ecológica de la planta en relación al uso del recurso de polinizadores.

La superposición de nicho (D) promedio entre los pares de especies de plantas está

correlacionado negativa y significativamente con el valor promedio de especificidad (VPE), la especificidad del transporte de polen (ETP) y con el índice de polinización comunitario (IPC) (Tabla 2), indicando que a mayor solapamiento de las especies polinizadoras disminuye la especificidad de polinización.

Tabla 2. Matriz de correlación entre los índices a nivel de especie (IETP, VPE, IPC), índices que consideran la abundancia (B, D) y el número de agentes polinizadores por especie de planta

	B	IETP	IPC	VPE	D	N
B	1.00					
IETP	0.02	1.00				
IPC	0.06	0.79*	1.00			
VPE	0.03	0.78*	0.96*	1.00		
D	0.03	-0.56*	-0.64*	-0.61*	1.00	
N	0.50*	0.15	0.17	0.20	0.16	1.00

* = estadísticamente significativo a $P < 0.05$

ESPECIFICIDAD Y NICHOS DE POLINIZACIÓN Y SU RELACIÓN CON ALGUNAS CARACTERÍSTICAS DE LAS PLANTAS

Los valores promedios de amplitud de nicho (B), superposición de nicho (D), índices de especificidad del sistema de polinización (VPE, IPC, IETP) y el número de especies polinizadoras no difieren estadísticamente de acuerdo a la forma de vida de las plantas, periodo fenológico de floración y tipos florales (Tabla 3). La superposición de nicho (D), valor promedio de especificidad (VPE) y el índice de polinización comunitario (IPC) difieren estadísticamente de acuerdo al tiempo de actividad de polinización (Tabla 3). La superposición de nicho fue significativamente mayor para especies con polinización diurna comparada con especies con polinización nocturna (Tabla 3) y el valor promedio de especificidad (VPE) y el índice de polinización comunitario (IPC) son significativamente mayores para especies con polinización nocturna (Tabla 3). El número de especies polinizadoras por especie de planta y la amplitud de nicho difieren significativamente de acuerdo a la especificidad del sistema de polinización (Tabla 3). Los sistemas monofílicos mostraron un menor número de especies polinizadoras por especie de planta y menor valor de amplitud de nicho (B) que especies oligofílicas y polifílicas respectivamente (Tabla 3).

EL EFECTO DE *Apis mellifera*

Efecto de *Apis mellifera* sobre la superposición del sistema de polinización

Apis mellifera esta presente en 16 de las 33 especies de plantas estudiadas, y al ser excluida amplitud de nicho (B) que especies oligofílicas y polifílicas respectivamente (Tabla 3). del análisis se produjo un incremento notable en el porcentaje de especies de plantas (54,55%) que tienen muy poca o ninguna sobreposición de nicho promedio (0,0-5,0%).

De un total de 16 especies de plantas visitadas por *Apis mellifera*, trece mostraron una disminución en la superposición de nicho cuando *A. mellifera* fue excluida de los cálculos (Tabla 4). Sin embargo, solo tres especies mostraron valores de superposición de nicho significativamente menores cuando *A. mellifera* era excluida del análisis: *Melochia caracasana*, *Bursera simaruba* y *Cissus cicyoides* (Tabla 4). Por el contrario, solo en tres especies de plantas (*Dalea carthagenensis*, *Verbesina caracasana* y *Urvillea ulmacea*), la exclusión de *A. mellifera* produjo un incremento en la superposición de nicho. Esto se debe a que en estas especies, *A. mellifera* es el polinizador más abundante y además, el cociente entre la abundancia de *A. mellifera* y el otro polinizador

ESPECIFICIDAD Y NICHOS DE POLINIZACIÓN

Tabla 3. Valores promedios de los índices y número de polinizadores por planta (N) relativos a la forma de vida, periodo de floración, tiempo de actividad de polinización, tipos florales y especificidad del sistema de polinización. Resultados de los análisis de varianza se indican en la última línea para cada variable. Letras indican los índices (ver texto para significado).

	N	B	D	VPE	IETP	IPC
	X(DS)	X(DS)	X(DS)	X(DS)	X(DS)	X(DS)
Forma de vida						
Arboles	6.77(5.33)	0.02(0.01)	8.16(8.01)	0.85(0.12)	0.91(0.12)	0.76(0.22)
Arbustos	6.16(2.40)	0.03(0.02)	7.16(6.71)	0.79(0.11)	0.83(0.17)	0.69(0.25)
Lianas	7.14(5.45)	0.03(0.01)	9.04(8.14)	0.71(0.19)	0.77(0.21)	0.59(0.21)
Hierbas	7.88(3.75)	0.04(0.02)	7.47(6.28)	0.79(0.11)	0.82(0.12)	0.63(0.19)
Epifitas	2.00(1.41)	0.01(0.01)	9.63(13.6)	0.73(0.38)	0.76(0.33)	0.62(0.53)
F _(4,28) (P=)	1.06(N.S.)	1.06(N.S.)	0.04(N.S.)	0.64(N.S.)	0.72(N.S.)	0.55(N.S.)
Floración						
Sequía	7.33(4,84)	0,02(0,01)	7,05(4,72)	0,83(0,11)	0,90(0,12)	0,74(0,17)
Lluvia	6,75(4,59)	0,03(0,02)	9,55(8,71)	0,78(0,18)	0,83(0,18)	0,65(0,24)
Lluvia-sequía	6,45(4,15)	0,03(0,02)	6,47(5,82)	0,79(0,17)	0,80(0,16)	0,67(0,25)
F _(2,30) (P=)	0,06(N.S.)	1,31(N.S.)	0,32(N.S.)	0,11(N.S.)	0,57(N.S.)	0,18(N.S.)
Actividad de Polinización						
Diurno	6,96(4,38)	0,03(0,02)	8,59(7,12)	0,78(0,16)	0,82(0,16)	0,65(0,22)
Nocturno	3,50(3,54)	0,03(0,03)	0,00(0,00)	1,00(0,00)	1,00(0,00)	1,00(0,00)
F _(1,31) (P=)	1,57(N.S.)	0,07(N.S.)	4,25(0,047)	6,18(0,018)	3,87(N.S.)	6,82(0,013)
Tipo Floral						
Disco	7,44(4,50)	0,03(0,01)	8,29(7,25)	0,78(0,17)	0,84(0,17)	0,66(0,25)
Cepillo	6,00(3,52)	0,03(0,01)	13,12(8,01)	0,75(0,22)	0,76(0,20)	0,59(0,24)
Tubular	7,14(5,81)	0,03(0,02)	4,97(6,79)	0,89(0,12)	0,94(0,07)	0,81(0,21)
Zigomorfa	6,36(4,15)	0,03(0,02)	7,09(6,39)	0,77(0,14)	0,79(0,15)	0,63(0,21)
F _(3,29) (P=)	0,14(N.S.)	0,11(N.S.)	1,39(N.S.)	1,20(N.S.)	1,67(N.S.)	1,18(N.S.)
Sistema de Polinización						
Monofilico	2,75(2,18) ^{a,b}	0,01(0,01) ^{a,b}	5,37(7,77)	0,80(0,25)	0,87(0,25)	0,75(0,29)
Oligofilico	7,37(4,47) ^a	0,03(0,02) ^a	9,76(7,46)	0,78(0,14)	0,81(0,13)	0,63(0,21)
Polifilico	9,22(3,31) ^b	0,03(0,02) ^b	7,45(6,03)	0,81(0,12)	0,83(0,12)	0,67(0,21)
F _(2,30) (P=)	10,01(0,0005)	5,41(0,0098)	1,67(N.S.)	0,48(N.S.)	1,58(N.S.)	1,23(N.S.)

N.S. = No significativo a $P > 0.05$

Valores en negritas indican diferencias significativas (P = la probabilidad asociada)

Superíndices iguales indican diferencias significativas a $P < 0.02$ en el análisis a posteriori (LSD).

más abundante es relativamente alto (*Dalea carthagenensis* con un cociente = 5,25) comparado con otras especies de plantas donde *A. mellifera* también es abundante como en *Phthirusa delicatula* con cociente igual 1,12 y *Mimosa albida* con cociente de 1,80, pero están presentes otros polinizadores con una abundancia relativamente alta, lo cual produce que dicho cociente sea comparativamente menor.

DISCUSIÓN

Las variables que contribuyen a la especialización ecológica de polinización en el área de bosque deciduo secundario son: 1) separación temporal de los periodos de floración, 2) ensamblajes de polinizadores exclusivos o parcialmente diferentes, 3) deposición diferencial

de las cargas de polen sobre el cuerpo de los polinizadores y 4) diferentes horas de actividad floral. La superposición de nicho se produce cuando dos especies de plantas utilizan los mismos recursos, pero suponiendo que el recurso de polinizadores sea poco abundante y exista competencia entre las plantas por los mismos, esta puede reducirse considerablemente debido a ciertas estrategias que conducen a una alta especificidad de los sistemas de polinización. Cuando dos especies de plantas comparten parcialmente polinizadores, la deposición de cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador puede incrementar la eficiencia y especificidad del sistema de polinización por transportar cargas de polen puro en distintos sitios del cuerpo y se reduce el transporte de polen mezclado (Dressler 1968, Ramírez 1992, Armbruster *et al.* 1994). Por otro lado, la competencia interespecífica por el recurso puede estar reducida debido a que algunas especies de plantas comparten el recurso de polinizadores pero difieren en el tiempo de floración. Además, en casos extremos, plantas superpuestas en su periodo de floración pueden tener alta especificidad del

sistema de polinización por el uso de especies polinizadoras exclusivas (Stone *et al.* 1998).

Hay que destacar, que de la manera en que se calculó la sobreposición de nicho en este trabajo, solo se consideró la proporción en la cual los polinizadores son compartidos entre pares de especies de plantas, sin referencia relacionada con la ubicación de las cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador ni al tiempo de floración. Por ejemplo, *Passiflora edulis* y *Solanum gardnerii* están superpuestos considerablemente en el uso de una sola especie polinizadora (37,50%), y *Tabebuia chrysantha* y *Piscidia carthagenensis* se superponen en el uso de dos especies polinizadoras (26,76%). Sin embargo, existen estrategias florales particulares que permiten una deposición diferencial de las cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador. La deposición de polen por parte de *Passiflora edulis* y *Tabebuia chrysantha* es dorsal, mientras que la deposición de polen por parte de *Solanum gardnerii* y *Piscidia carthagenensis* es ventral, lo cual significa, que la deposición diferencial de las cargas de polen, asociada a la morfología floral, sobre el cuerpo del polinizador

Tabla 4. Valores promedios de superposición de nicho (D) para 16 especies de plantas con y sin la presencia de *A. mellifera*. La ultima columna contiene los resultados de la comparación estadísticas entre ambos promedios.

Espece de planta	Superposición promedio con <i>A. mellifera</i> X(DS)	Superposición promedio sin <i>A. mellifera</i> X(DS)	t (P=)
<i>Phthirusa delicatula</i>	19,26(22,85)	10,56(20,57)	1,00(0,3376)
<i>Dalea carthagenensis</i>	12,49(16,90)	20,93(30,20)	0,86(0,4073)
<i>Lantana canescens</i>	4,12(5,45)	1,39(6,07)	1,54(0,1385)
<i>Melochia caracasana</i>	13,81(17,38)	3,18(6,59)	2,68(0,0145)*
<i>Verbesina caracasana</i>	16,56(19,15)	18,79(24,92)	0,25(0,8081)
<i>Croton scaber</i>	18,67((21,78)	14,65(22,88)	0,57(0,5726)
<i>Senna oxyphilla</i>	8,35(9,69)	3,00(8,24)	1,83(0,0833)
<i>Acacia macracantha</i>	17,71(20,25)	11,90(19,18)	0,34(0,7365)
<i>Bursera simaruba</i>	5,49(5,83)	1,23(2,14)	2,53(0,0266)*
<i>Coursetia ferruginea</i>	7,45(9,90)	3,33(7,79)	1,37(0,1870)
<i>Machaerium robiniaefolium</i>	22,54(21,95)	19,39(21,69)	0,21(0,8450)
<i>Piscidia carthagenensis</i>	9,52(14,48)	8,92(15,45)	0,05(0,9632)
<i>Cissus cicyoides</i>	10,72(11,69)	1,46(4,72)	3,04(0,0082)*
<i>Convolvulus nodiflorus</i>	17,65(19,63)	17,35(24,22)	0,04(0,9696)
<i>Mimosa albida</i>	22,00(24,50)	17,14(23,14)	0,48(0,6376)
<i>Urvillea ulmacea</i>	3,99(6,56)	11,93(30,05)	0,70(0,5076)

* Valores estadísticamente significativos

evita la interferencia en la polinización (Ramírez 1992). Sin embargo, esta característica no evita el uso del recurso polinizador.

Las especies de plantas estudiadas en el bosque deciduo secundario muestran en su mayoría una alta especificidad en el transporte de polen, como resultado de una baja superposición del sistema de polinización, debido a que algunas especies de plantas tienen polinizadores exclusivos, y por otro lado hay una tendencia de los polinizadores de visitar simultáneamente a pocas especies de plantas; en los casos en que existe superposición en el uso de los polinizadores, ciertas estrategias florales permiten una alta especificidad de polinización, debido a que la deposición de polen puro en distintas partes del cuerpo del polinizador reduce considerablemente la interferencia. Alternativamente, la floración en distintos periodos del año reduce la interferencia en transporte de polen. De hecho, la ausencia de interacciones es esperada por separación temporal en los periodos de floración (Jordano 1987). El bajo valor de conexión del sistema mutualista polinizador-planta es similar a valores reportados para comunidades templadas (Medan *et al.* 2002) e indica que para la muestra examinada existe un bajo número de interacciones, lo que sugiere una alta especificidad (Jordano 1987), evidenciada por los altos valores de los índices de especificidad de los sistemas de polinización a nivel de especie. Además, la mayoría de las especies muestran bajos niveles de sobreposición de nicho. Ambos resultados destacan que solo pocas especies polinizan varias especies de plantas y que muchas especies polinizadoras solo polinizan una o pocas especies de plantas. Es decir, existe una asimetría. En otras palabras, muchas de las interacciones son débiles (Jordano 1987, Lemus-Ramírez 2003), especialmente aquellas situaciones de fuerte asimetría, lo cual provee vías de persistencia de las especies raras, así como rutas alternativas de respuestas de los sistemas de polinización ante las perturbaciones (Jordano 1987).

CORRELACIONES ENTRE ÍNDICES

Ramírez (1992) en la comunidad arbustiva de la Gran Sabana (Edo. Bolívar) encontró una correlación positiva y significativa entre el valor promedio de especificidad (VPE), la especificidad en el transporte de polen (ETP) y el índice de polinización comunitario (IPC). Además, obtuvo

que el número de especies polinizadoras por especie de planta no estaba correlacionada con ninguno de los índices a nivel de especie (VPE-ETP-IPC) y estableció que el número de especies polinizadoras por planta es un pobre indicador del grado de especificidad y eficiencia en el transporte de polen del sistema de polinización. Esto coincide exactamente con los resultados obtenidos en el bosque deciduo secundario. Los índices a nivel de especie (VPE, IETP, IPC) están positiva y significativamente correlacionados debido a que en la medida en que un polinizador visita un menor número de especies de plantas (VPE aumenta numéricamente), la especificidad en el transporte de polen aumenta y simultáneamente disminuye la proporción en la cual los polinizadores son compartidos (IPC aumenta numéricamente). Además, la superposición de nichos (D) está negativamente y significativamente correlacionada con los índices a nivel de especie, debido a que en la medida que la superposición de nicho disminuye, se reduce el grado de superposición del sistema de polinización y por tanto se incrementa la especificidad de polinización y eficiencia del transporte de polen. En contraste, la amplitud de nicho (B) es un estimado independiente de los índices a nivel de especie y de la superposición de nicho.

Diversos estudios han destacado que la superposición de nicho y la amplitud de nicho pueden ser, en algunos casos, variables independientes (Ranta y Lundberg, 1981, Ranta *et al.* 1981) o puede existir dependencia entre éstos índices, encontrándose un incremento en la superposición de nicho con el aumento de la amplitud de nicho (Ranta *et al.* 1981). La razón por la cual la amplitud de nicho (B) no está correlacionada con los índices a nivel de especies (VPE, ETP, IPC) ni con la superposición de nicho (D) puede estar asociado, entre otros factores, con el hecho que un alto valor de amplitud de nicho, alto número de especies polinizadoras por especie de planta, indica que estas especies de polinizadores son compartidas con otras especies de plantas (superposición de nicho), aunque no se puede negar que la probabilidad de sobreposición de nicho aumente con el incremento en la amplitud de nicho, lo cual depende de factores tales como periodos de floración y morfología floral. Sin embargo, la amplitud de nicho (B) solo está significativamente correlacionada con el número de especies polinizadoras por especie de planta, lo cual indica

que la amplitud de nicho incrementa con el aumento del número de estados del recurso, resultados similares a los reportados por Ranta *et al.* (1981).

Los resultados obtenidos en este trabajo, revelan que tanto la superposición de nicho, el cual considera la diversidad y la abundancia de especies polinizadoras, y los tres índices basados en el número de especies polinizadoras (VPE, ETP, IPC), pueden ser utilizados simultáneamente en estudios de la especificidad del sistema de polinización a nivel comunitario, mientras que, la amplitud de nicho resultó ser un índice muy sensible a la abundancia de las especies polinizadoras, asociada con el tamaño del espectro de polinizadores, independientemente de la especificidad en términos de solapamiento del sistema de polinización.

ESPECIFICIDAD Y NICHOS DE POLINIZACIÓN Y SU RELACIÓN CON ALGUNAS CARACTERÍSTICAS DE LAS PLANTAS

La similaridad en los valores promedios de amplitud de nicho (B), superposición de nicho (D), índices de especificidad del sistema de polinización (VPE, IPC, IETP) y el número de especies polinizadoras de acuerdo a la forma de vida de las plantas, periodo fenológico de floración y tipos morfológicos florales indica lo siguiente: a pesar que los bosques climáticamente estacionales frecuentemente presentan un incremento sustancial en el número de especies de plantas que florecen durante el periodo lluvioso (i.e. Ramírez 2002), no parecen haber presiones por los niveles de especialización del sistema de polinización que favorecen la floración en un determinado periodo climático en el bosque seco secundario. Sin embargo, estos resultados difieren de lo esperado. Durante el periodo más favorable del año se produce un incremento sustancial en el número de especies de plantas que florecen, las cuales corresponden a plantas herbáceas (Baker 1965, Bond 1994, Bosch *et al.* 1997). Por el contrario, durante el periodo seco florecen principalmente especies arbóreas. Esta tendencia general promueve que especies de porte similar, que ocupan el mismo espacio vertical, puedan presentar un mayor nivel de interacción. De hecho, sistemas de polinización generalista son frecuentemente asociados con plantas herbáceas (Baker 1965, Bond 1994, Bosch *et al.* 1997) y árboles tropicales (Johnson y Steiner 2000). Sin embargo, estas proyecciones no habían

sido cuantificadas, por lo tanto la tendencia general parece ser que los niveles de especialización ecológica de polinización no difieren de acuerdo al tiempo de floración ni forma de vida de las plantas.

La especialización del sistema de polinización tiende a aumentar desde monofilia a polifilia así como las clases florales son más especializadas (Ramírez 2003). Por otra parte, el valor promedio de especificidad tiende a incrementar con el largo floral y a disminuir con el diámetro de la flor en especies de un arbustal de la Guayana Venezolana (Ramírez 1992). En contraste, los índices empleados en el presente estudio no difieren con relación a los tipos florales. Este resultado sugiere dos aspectos importantes: 1- la especialización floral solo limita o reduce el número de visitantes o polinizadores y 2- la especialización floral no representa un alto nivel de especificidad de especies polinizadoras. En este contexto, el número de especies polinizadoras por especie de planta y la amplitud de nicho difieren significativamente de acuerdo a la especificidad del sistema de polinización. Los sistemas monofílicos mostraron un menor número de especies polinizadoras por especie de planta y menor valor de amplitud de nicho que especies oligofílicas y polifílicas respectivamente. Estos resultados junto con la similaridad en la sobreposición de nicho y la especificidad del sistema de polinización concuerdan con lo esperado. La similaridad en la sobreposición de nicho (D) y especificidad del sistema de polinización (VPE, IETP, IPC) con relación al sistema de polinización responde a que las categorías de los sistemas de polinización (tipo de visita recibida) de Faegri y van der Pijl (1979) solo considera el número de categorías o grandes grupos taxonómicos que actúan como polinizadores (Ramírez 2003), pero no consideran el número de interacciones y en consecuencia el solapamiento de los agentes polinizadores. Es decir, especies con un sistema de polinización monofílico o polinizadas por un bajo número de especies, no contempla el nivel de especialización de los agentes polinizadores (Ramírez 1992, Lemus-Jiménez y Ramírez 2003).

Los niveles de especialización ecológica de la polinización son afectados por el tiempo de actividad de polinización. La superposición de nicho fue significativamente mayor para especies con polinización diurna comparada con especies con polinización nocturna y el valor promedio de especificidad (VPE) y el índice de polinización comunitario (IPC) son significativamente mayores

para especies con polinización nocturna. Las especies con polinización nocturna interactúan con un menor número de especies polinizadoras que especies con polinización diurna (Ramírez 1992) y de aquí la menor superposición de nicho y mayor especificidad del sistema de polinización. Además, la polinización nocturna puede mostrar mayor especialización con relación al mecanismo de polinización (Ramírez 1992). En contraste, la similitud en los valores del índice de especificidad del transporte de polen (IETP) entre plantas con polinización diurna y nocturna concuerda también con lo reportado por Ramírez (1992), y parece responder a que la especificidad en el transporte de polen no está afectada por el tiempo de actividad de polinización.

EL EFECTO DE *Apis mellifera* EN LA ESPECIFICIDAD Y SOLAPAMIENTO

La presencia de *A. mellifera* incrementa substancialmente la superposición de nicho, lo cual puede estar afectando la reproducción de las especies de plantas. El efecto de animales antófilos introducidos incrementa la superposición de nichos de polinización y así, el transporte de polen heteroespecífico. El efecto de *A. mellifera* fue muy marcado cuando esta abeja visitó especies de plantas con síndromes de polinización bien definidos y que no incluyen especies de abejas, como es el caso de *Cissus cisyodes* (polinización por avispas). *Cissus cicyoides* se superpone con 15 especies de plantas en el tiempo de floración, pero solo comparte polinizadores con 8 especies de plantas, y al excluir a *A. mellifera*, se redujo considerablemente a 2 el número de especies de plantas con las cuales *C. cicyoides* se superpone en el uso de los polinizadores, lo que significa que la superposición con 6 de las 8 especies de plantas se debía a *A. mellifera*.

Cabe destacar, que el efecto de *A. mellifera* sobre cada una de las especies de plantas, depende de la abundancia de la misma en cada especie de planta, por lo tanto los valores de superposición de nicho van a variar dependiendo del incremento relativo en la abundancia de los polinizadores nativos. Es importante agregar que la sobreposición de nicho promedio puede incrementar notablemente cuando *A. mellifera* es excluida, debido a que esta abeja es el polinizador más abundante, y al ser excluida, produjo un mayor incremento en la abundancia de los polinizadores nativos; por

ejemplo: *Bidens pilosa* y *Dalea carthagenensis*.

Diversos estudios han evidenciado el efecto de *A. mellifera* sobre los sistemas de polinización (Schaffer *et al.* 1983, Prance 1985). Los valores promedios de superposición de nicho de polinización en presencia de *A. mellifera* son mayores que cuando *A. mellifera* es excluida del análisis, lo cual sugiere que existe una considerable alteración de los valores reales de superposición de nicho, así como de interpretación del nicho ecológico cuando no se considera la presencia de especies introducidas en sistemas ecológicos de polinizadores. Por otra parte, la presencia de *A. mellifera*, puede afectar la condición poblacional de los polinizadores nativos y consecuentemente podría alterar la biodiversidad. Aunque no se tiene información sobre la exclusión de polinizadores por parte de *A. mellifera*, esta abeja presenta una tasa de polinización comparativamente mayor que la tasa de polinización de las abejas nativas. La abundancia abrumadora de *A. mellifera* en *Dalea carthagenensis* parece estar afectando las visitas de sus polinizadores nativos. Sin embargo, Kephart (1983) considera que aunque la presencia de *A. mellifera* ha modificado considerablemente la naturaleza de las comunidades de himenópteros, los experimentos de exclusión de *A. mellifera* podrían solamente incrementar las visitas proporcionales de los otros insectos polinizadores, en vez de resultar en una mayor diversidad de insectos visitantes.

Apis mellifera es un serio competidor con los polinizadores nativos por el néctar ya que disminuye considerablemente el volumen de néctar en una amplia variedad de flores morfológicamente distintas (Percival 1974, Schaffer *et al.* 1983). Además, en varios casos resultó ser un polinizador inefectivo que ejerce una presión sobre los polinizadores nativos (Percival 1974, Schaffer *et al.* 1983). En contraste, no se ha reportado una competencia y desplazamiento de abejas nativas por la introducción de *A. mellifera* (Roubik 1983, Roubik y Wouda 2001), aunque, Percival (1974) destaca que se debe de tener mucha prudencia en la introducción de un insecto polítrófico invasivo. A pesar que es difícil establecer el impacto de *A. mellifera* sobre la reproducción de las especies de plantas y en las relaciones con otros animales antófilos, en el presente estudio se demostró que *A. mellifera* puede alterar los niveles de especialización de la ecología de polinización. Las consecuencias y efectos de *A. mellifera* sobre la

ecología de polinización solo podrá ser determinado a muy largo plazo. Por otra parte, en los trabajos relacionados con los sistemas de polinización se debería tener especial cuidado en la interpretación de los resultados que involucren a *A. mellifera* como especie polinizadora ya que ésta abeja tiende a forrajear sobre un amplio número de especies de plantas morfológicamente diferentes.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte de la tesis de licenciatura del primer autor. Agradecemos los comentarios y sugerencias de dos árbitros anónimos. Gracias a E. León, M. López, C. Gil, L. Suárez y O. Hokche por la colaboración en el trabajo de campo y laboratorio.

LITERATURA CITADA

- AKER, C.L. 1982 Spatial and temporal dispersion patterns of pollinators and their relationship to the flowering of *Yucca whipplei* (Agavaceae). *Oecologia* (Berl) 54: 243-252
- ARMBRUSTER, W.S., M. E. EDWARDS y E. M. DEBEVEC. 1994. Floral character displacement generates assemblages structure of Western Australian triggerplants (*Stylidium*). *Ecology* 75: 315-329.
- ASHWORTH, L., R. AGUILAR, L. GALETO y M. A. AIZEN. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation. *Journal of Ecology* 92: 717-719.
- BAKER, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. Pp. 147-168, in Baker, H. G. & G. L. Stebbins, (eds.): *The genetics of colonizing species*. London Academic Press.
- BASCOMPTE, J. P. JORDANO, C. J. MELIÁN y J. M. OLESEN. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic network. *Proceeding of the Academy of Sciences of The United States of America*. 100: 9383-9387.
- BERRY, P. E. y J. STEYERMARK. 1985. Flórula de los bosques deciduos de Caracas. *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 43.
- BOND, W. J. 1994. Do Mutualisms matter?. Assessing the impact of the pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of Royal Society of London, Series B*. 344: 83-90.
- BOSCH, J., J. RETANA y X. CERDÁ. 1997. Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia* 109: 583-591.
- CLAPHAM, W. B. 1973. *Natural ecosystems*.
- CRUDEN, R. W. 1972. Pollinators in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of bird and bee. *Science* 176: 1439-1440.
- DUPOND, Y. L., D. M. HANSEN y J. M. OLESEN. 2003. Structure of a plant-pollinator network in the high altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Island. *Ecography*. 26: 301-310.
- DRESSLER, R. L. 1968. Pollination by euglossine bees. *Evolution* 22: 202-210.
- EWELL, J. J., A. MADRIZ y J. A. TOSI Jr. 1976. Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Segunda edición. M.A.C.-Foniap. Caracas, Venezuela.
- FAEGRI, K. y L. VAN DER PIJL. 1979. *The principles of pollination ecology*. Oxford, Pergamon Press.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remark. *Cold spring harbor symposia in quantitative biology* 22: 415-427.
- JOHNSON, S. D. y K. E. STEINER. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination system. *TREE* 15: 140-143.
- JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence, asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.
- KEPHART, S. R. 1983. The partitioning of pollinator among three species of *Asclepias*. *Ecology* 64: 120-133.
- LEMUS-JIMÉNEZ, J. L. y N. RAMÍREZ. 2003. Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 54: 97-114.
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton New Jersey.
- MEDAN, D., M. H. MONTALDO, M. DEVOTO, A. MANTESE, V. VASELLATI, G. G. ROITMAN y N. H. BARTOLONI. 2002. Plant pollinator relationships at two altitudes in the Andes of Mendoza, Argentina. *Arctic, Antarctic & Alpine Research* 34: 233-241.
- PARRISH, J. A. D. y F. A. BAZZAZ. 1978. Pollination niche separation in a winter annual community. *Oecologia* 35: 133-140.
- PARRISH, J. A. D. y F. A. BAZZAZ. 1979. Difference in pollination niche relationships in early and late successional plant communities. *Ecology* 60: 597-610.
- PERCIVAL, M. S. 1974. Floral ecology of Coastal Scrub in Southeast Jamaica. *Biotropica* 6: 104-129.
- PATANIDOU, T. y W. N. ELLIS. 1996. Interdependence of native bee faunas and floras in changing Mediterranean communities. Pp. 201-206, in A. Matheson, M. Buchmann, C. O'Toole, P. Westrich & I. H. Williams, (eds.): *The conservation of bees*. Linnean Soc. Symp. Series N° 18. Academic Press, London.
- PIANKA, E. R. 1983. *Evolutionary ecology*. Harper & Row, New York.
- PRANCE, G. T. 1985. The pollination of Amazonian plants. Pp. 166-191, in G.T. Prance & T.E. Lovejoy (eds.): *Key environments: Amazonia*. Pergamon Press.
- RAMÍREZ, N. 1988. Como evaluar el sistema de polinización

ESPECIFICIDAD Y NICHOS DE POLINIZACIÓN

- a nivel comunitario. *Acta Científica Venezolana* 39: 304-305.
- RAMÍREZ, N. 1992. Especificidad de los sistemas de polinización en una comunidad arbustiva de la Guayana Venezolana. *Ecotropicos* 5: 1-19.
- RAMÍREZ, N. 2003. Floral specialization and pollination: a quantitative analysis and comparison of the Leppik and Faegri and van der Pijl classification systems. *Taxon* 52: 687-700.
- RAMÍREZ, N. 2004a. Ecology of pollination in a tropical Venezuelan savanna. *Plant Ecology* 173: 171-189.
- RAMÍREZ, N. 2004b. Pollination specialization and time of pollination on a tropical Venezuelan plain: variation in time and space. *Botanical Journal of Linnean Society* 145: 1-16.
- RAMÍREZ, N. 2005. Temporal overlap of flowering species with the same pollinating agent class: the importance of habitats and life forms. *International Journal of Botany* 1: 27-33.
- RANTA, E. y H. LUNDBERG. 1981. Food niche analysis of bumblebees: a comparison of three data collecting methods. *Oikos* 36: 12-16.
- RANTA, E., H. LUNDBERG y I. TERAS. 1981. Patterns of resource utilization in two Fennoscandian bumblebees communities. *Oikos* 36: 1-11.
- ROUBIK, D. W. 1983. Experimental community studies: time-series tests of competition between African and Neotropical bees. *Ecology* 64: 971-978.
- ROUBIK, D. W. y H. WOLDA. 2001. Do competing honey bees matter? Dynamics and abundance of native bees before and after honey bee invasion. *Population Ecology* 43: 53-62.
- SCHAFFER, W. M., D. W. ZEH, S. L. BUCHMANN, S. KLEINHANS, M. V. SCHAFFER y J. ANTRIM. 1983. Competition for nectar between honey bees and native North American bees and ants. *Ecology* 64: 564-577.
- SCHEMSKE, D. W. 1976. Pollinator specificity in *Lantana camara* and *L. trifoliata* (Verbenaceae). *Biotropica* 8: 260-264.
- SCHOENER, T. W. 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51: 408-418.
- SCHOENER, T. W. 1974. Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. *American Naturalist* 108: 332-340.
- SMITH, E. P. 1982. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology* 63: 1675-1681.
- SOKAL, R. y ROHLF, F. 1981. *Biometry*. San Francisco, California. W.H. Freeman.
- STONE, G. N., P. WILLMER y J. A. ROWE. 1998. Partitioning of pollinators during flowering in an African *Acacia* community. *Ecology* 79: 2808-2827.
- THOMSON, J. D. 1982. Patterns of visitation by animal pollinators. *Oikos* 39: 241-250.
- TOFT, C. A. 1983. Community patterns of nectarivorous adult parasitoids (Diptera, Bombyliidae) on their resources. *Oecologia* 57: 200-215.
- VÁZQUEZ, D. P. y M. A. AIZEN. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85: 1251-1257.
- WASER, N. M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidences. Pp. 277-293, in C. E. Jones & R. J. Little (eds.): *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Editions, New York.
- WASER, N. M., L. CHITTKA, M. V. PRICE, N. M. WILLIAMS y J. OLLERTON. 1996. Generalization in pollination systems, and Why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- WHITNEY, G. G. 1984. The reproductive biology of raspberries and plant-pollinator community structure. *American Journal of Botany* 71: 887-894.

Recibido 11 de mayo de 2005; revisado 16 de diciembre de 2005; aceptado 03 de marzo de 2006.