



UNIVERSIDAD DEL AZUAY

FACULTAD DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA

ESCUELA DE BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y GESTIÓN

**Ecología de polinización de *Oreocallis grandiflora* (Lam.) R. Br.
(Proteaceae) en un matorral montano del sur del Ecuador.**

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

AUTOR:

FREDDY SANTIAGO CÁRDENAS CALLE

DIRECTOR:

BORIS ADRIÁN TINOCO MOLINA

CUENCA – ECUADOR

2015

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Boris Tinoco y Omar Landázuri por su ayuda tanto en la fase de campo, como en la redacción de la investigación.

A Antonio Crespo, Andrea Nieto, Agustín Sparer y todos los estudiantes de Biología de la UDA, por el necesario apoyo durante la fase de campo, “capuqueo”.

A Omar Delgado y el IERSE, por proporcionar desinteresadamente la información necesaria para elaborar el mapa de la estación científica “El Gullán”.

A María José, que evitó (sin saberlo) que funja de impráctico asesino, víctima de un colapso nervioso; su apoyo y ayuda fueron fundamentales.

A mis padres, por los libros de ciencia que me dieron desde pequeño; sin ellos yo no hubiera existido, ni mi instrucción universitaria, ni éste proyecto.

Finalmente, a *dios* (así, en minúsculas y cursiva), concepto que me enseñó el arte del escepticismo crítico, la pasión por la búsqueda de la verdad basada en evidencia, y a no prostituir la palabra *Naturaleza*, confundiendo fantasías con la elegante complejidad de la Realidad (con mayúscula).

ÍNDICE DE CONTENIDOS

CONTENIDOS	Pág.
AGRADECIMIENTOS	i
ÍNDICE DE CONTENIDOS.....	ii
ÍNDICE DE ILUSTRACIONES Y CUADROS	iii
ÍNDICE ANEXOS.....	iv
RESUMEN.....	v
ABSTRACT	vi
INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO 1: Materiales y Métodos	4
1.1. Área de estudio	4
1.2. Especie de estudio	5
1.3. Diseño de estudio para biología reproductiva.....	6
1.4. Diseño de experimentos de exclusión	8
1.5. Visitantes florales.....	9
1.6. Análisis de datos	10
CAPÍTULO 2: Resultados.....	11
2.1 Biología reproductiva.....	11
2.3 Visitantes florales.....	12
CAPÍTULO 3: Discusiones	15
3.1 Biología reproductiva.....	15
3.2 Eficiencia de polinización, visitantes florales, y generalismo como estrategia adaptativa	18
BIBLIOGRAFÍA	21

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES Y CUADROS

Figura 1.1: Mapa de estación científica "El Gullán"	4
Figura 2.1: Porcentaje de fructificación de flores sometidas a distintos tratamientos de polinización controlada	11
Figura 2.2: Porcentaje de fructificación de flores expuestas a grupos de polinizadores diurnos, nocturnos, y control	12
Figura 2.3: Tasas de visita por hora de cada especie de colibrí	14
Tabla 1: Visitantes florales de 47 inflorescencias de <i>O. grandiflora</i>	13

ÍNDICE ANEXOS

Anexo 1. Fotografías de <i>Oreocallis grandiflora</i>	28
Anexo 2. Fotografías del pretratamiento aplicado a flores de <i>O. grandiflora</i>	30
Anexo 3. Fotografías de visitantes florales obtenidas de cámaras trampas Moulire, y de los videos luego de ser procesados en MotionMeerkat.	31

**ECOLOGÍA DE POLINIZACIÓN DE *Oreocallis grandiflora*
(LAM.) R. BR. (PROTEACEAE) EN UN MATORRAL MONTANO
DEL SUR DEL ECUADOR.**

RESUMEN

Cerca del 94% de angiospermas neotropicales dependen de la polinización cruzada para su reproducción; sin embargo es poco lo que se conoce sobre la ecología de polinización en la región. En ésta investigación, se estudió la ecología de polinización de *Oreocallis grandiflora* (Lam.) R. Br, Proteaceae, una especie clave para la biodiversidad de vertebrados en los Andes del sur del Ecuador. Se identificaron los visitantes, evaluó experimentalmente la biología reproductiva, y comparó la eficiencia de agentes polinizadores, en plantas de *O. grandiflora* en un matorral montano alto del sur del Ecuador. Los resultados sugieren que la fructificación de *O. grandiflora* no está influenciada por la procedencia del polen, ni el agente polinizador, diurno o nocturno. Se demostró, además, que *O. grandiflora* es autocompatible y presenta alta abscisión de flores.

Palabras clave: ecología de polinización, Proteaceae, Neotrópico, Andes, eficiencia de polinización, colibríes, murciélagos, roedor.



Edwin Zárate

Director de Escuela



Boris Tinoco M.

Director de Tesis



Santiago Cárdenas C.


Autor

**POLLINATION ECOLOGY OF *Oreocallis grandiflora* (LAM.) R.
BR. (PROTEACEAE) IN A HIGH MONTANE SCRUB IN
SOUTHERN ECUADOR.**

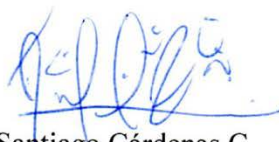
ABSTRACT

About 94% of neotropical angiosperms depend on cross-pollination for reproduction; however, little is known about the ecology of pollination in the region. This research paper presents a study on the ecology of pollination *Oreocallis grandiflora* (Lam.) R. Br, Proteaceae, a keystone species to vertebrate biodiversity in the southern Andes of Ecuador. The visitors were identified, the reproductive biology was experimentally assessed, and the efficiency of pollinating agents in *O. grandiflora* plants at a high montane scrub southern Ecuador was compared. The results suggest that the fruition of *O. grandiflora* is not influenced by the source of pollen, nor by a diurnal or nocturnal pollinator agent. It is further demonstrated that *O. grandiflora* is self-compatible and has high abscission of flowers.

Key words: pollination ecology, Proteaceae, Neotropics, Andes, pollination efficiency, hummingbirds, bats, rodent.



Edwin Zárate
School Director




Santiago Cárdenas C.
Author



Boris Tinoco M.
Thesis Director



UNIVERSIDAD DEL
AZUAY
Dpto. Idiomas



Translated by,
Lic. Lourdes Crespo

Cárdenas Calle Freddy Santiago

Trabajo de Graduación

Boris Adrián Tinoco Molina, PhD.

Enero 2016

**ECOLOGÍA DE POLINIZACIÓN DE *Oreocallis grandiflora*
(LAM.) R. BR. (PROTEACEAE) EN UN MATORRAL MONTANO
DEL SUR DEL ECUADOR.**

INTRODUCCIÓN

La polinización biótica es un proceso clave para el mantenimiento de la biodiversidad (Asociación Española De Entomología, Jardín Botánico del Atlántico, Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, & Gíjon, 2013), sin embargo, los estudios de ecología de polinización en el Neotrópico son escasos. Por ejemplo, el 94% de angiospermas neotropicales necesitan polinizadores biológicos (Ollerton, Winfree, & Tarrant, 2011), pero la información sobre comunidades de polinizadores y la diversidad de grupos taxonómicos en el Neotrópico es incompleta (Freitas et al., 2009). En el Neotrópico, son los polinizadores vertebrados como colibríes y murciélagos, quienes cumplen el rol más importante para la reproducción de muchas plantas neotropicales silvestres y cultivables (Garibaldi & Muchhala, 2011). Por tanto, es relevante emprender estudios sobre la ecología de polinización en áreas neotropicales.

Debido a la importancia de la polinización biótica, varias plantas muestran un conjunto de rasgos florales, incluyendo recompensas, asociados con la atracción de polinizadores específicos (Fenster, Armbruster, Wilson, Dudash, & Thomson, 2004). Y dado que la flor controla la reproducción en las angiospermas, la estructura floral

puede presentar variaciones morfológicas (y fisiológicas) que buscan alcanzar mayor éxito reproductivo (como controlar el nivel de endogamia y exogamia).

La teoría del síndrome de polinización propone que los rasgos florales en una planta, pueden responder a adaptaciones al polinizador más efectivo (Waser, Chittka, Price, Williams, & Ollerton, 2010). Bajo éste contexto, la eficiencia del polinizador se obtendrá a partir de la calidad y frecuencia de su visita (Ledyard Stebbins, 1970; Mayfield, Waser, & Price, 2001). La calidad de visita estará dada en función de la cantidad de polen transportado, o la producción de semillas de la flor; la frecuencia se interpreta como la cantidad de polinizadores y la tasa de visita de cada uno (Herrera, 1987; Ledyard Stebbins, 1970; Waser et al., 2010). A pesar de que tanto la frecuencia de visita, como la calidad pueden ser analizadas cualitativamente, un análisis cuantitativo es necesario cuando se busca estudiar los efectos de un polinizador sobre la reproducción de la planta, ya que el análisis descriptivo no siempre es un buen indicador del polinizador más efectivo (King, Ballantyne, & Willmer, 2013).

Los estudios de eficiencia de polinización comparan grupos funcionales, para luego establecer relaciones entre un polinizador y un síndrome de polinización en una planta. Estas relaciones son críticas al analizar el nivel de especiación de la planta y dependiendo de ello, pueden indicar procesos coevolutivos (Fenster et al., 2004). Si se quiere comparar la eficiencia de polinización entre varios grupos de visitantes florales, los experimentos de exclusión selectiva pueden ser útiles (Kearns & Inouye, 1993). Para esto, los visitantes florales pueden ser categorizados en función de alguna variable, como periodo de actividad (Muchhala & Thomson, 2010; Wolff, Braun, & Liede, 2003; Young, 2002). Por otro lado, la descripción cualitativa de visitantes florales, es un complemento esencial previo al análisis cuantitativo de los efectos reproductivos sobre la planta. Así, el complemento de métodos cuantitativos y cualitativos es clave para generar conocimiento sobre la relación entre polinizadores y plantas.

Proteaceae es una familia de plantas conocida por su antigüedad, y su distribución, al Sur del hemisferio (Johnson & Briggs, 1975; Prance & Plana, 1998; Peter H Weston & Barker, 2000). Estudios sobre la biología de polinización en Proteaceae son escasos (Offord, 2004), y generalmente limitados a especies australianas o neozelandesas. En el caso de estudios comparativos de efectividad de polinización, entre aves y murciélagos (Fleming & Muchhala, 2008), se ha demostrado la importancia de éstas plantas como recurso para ciertas aves nectarívoras, como Melifágidos; complementariamente, al comparar la aparición de Proteaceae y Melifagidae en el tiempo, y la morfología de la lengua de éstas aves con los rasgos florales en especies de *Banksia* Ford et al. (1979), estableció la importancia de Proteaceae en la evolución de éstas aves (eventualmente, otros estudios reforzarían esta afirmación, e indicarían la eficiencia de melifágidos comparadas con otros polinizadores), así como el aporte de mamíferos (roedores y marsupiales) en el proceso de polinización de especies australianas; sin embargo, el autor sugiere indagaciones más especializadas al respecto.

En éste estudio, se investigó la ecología de polinización de *Oreocallis grandiflora* (Lam.) R. Br, Proteaceae, en un matorral del sur del Ecuador, evaluando experimentalmente su biología reproductiva y la eficiencia de polinización de dos grupos de polinizadores vertebrados. Para identificar al polinizador (polinizadores) más efectivo, se compararon dos grupos de visitantes florales, categorizados de acuerdo a su periodo de actividad (diurnos y nocturnos), y separados mediante experimentos de exclusión controlados; además, se aplicaron tratamientos de polinización manual para estudiar la influencia del polen, de acuerdo a su procedencia, en la biología reproductiva de la planta. La variable considerada para encontrar diferencias en exposiciones y tratamientos, fue la fructificación de flores de *O. grandiflora*. Adicionalmente, inflorescencias de *O. grandiflora* fueron monitoreadas para describir cualitativamente a sus visitantes. Finalmente, se realizó una comparación entre las tasas de visita de visitantes vertebrados diurnos.

CAPÍTULO 1

MATERIALES Y MÉTODOS

1.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en un matorral montano alto al sur del Ecuador, en la provincia del Azuay, en la estación científica “El Gullán” (Mapa 1). La estación, perteneciente a la Universidad del Azuay, se encuentra ubicada en el poblado de La Paz, Nabón ($3^{\circ}20'17.35''S$, $79^{\circ}10'16.89''O$), a 52 kilómetros al sudoeste de Cuenca. Plantas de *O. grandiflora*, son bastantes comunes dentro del área de estudio, por lo que son de alta disponibilidad.

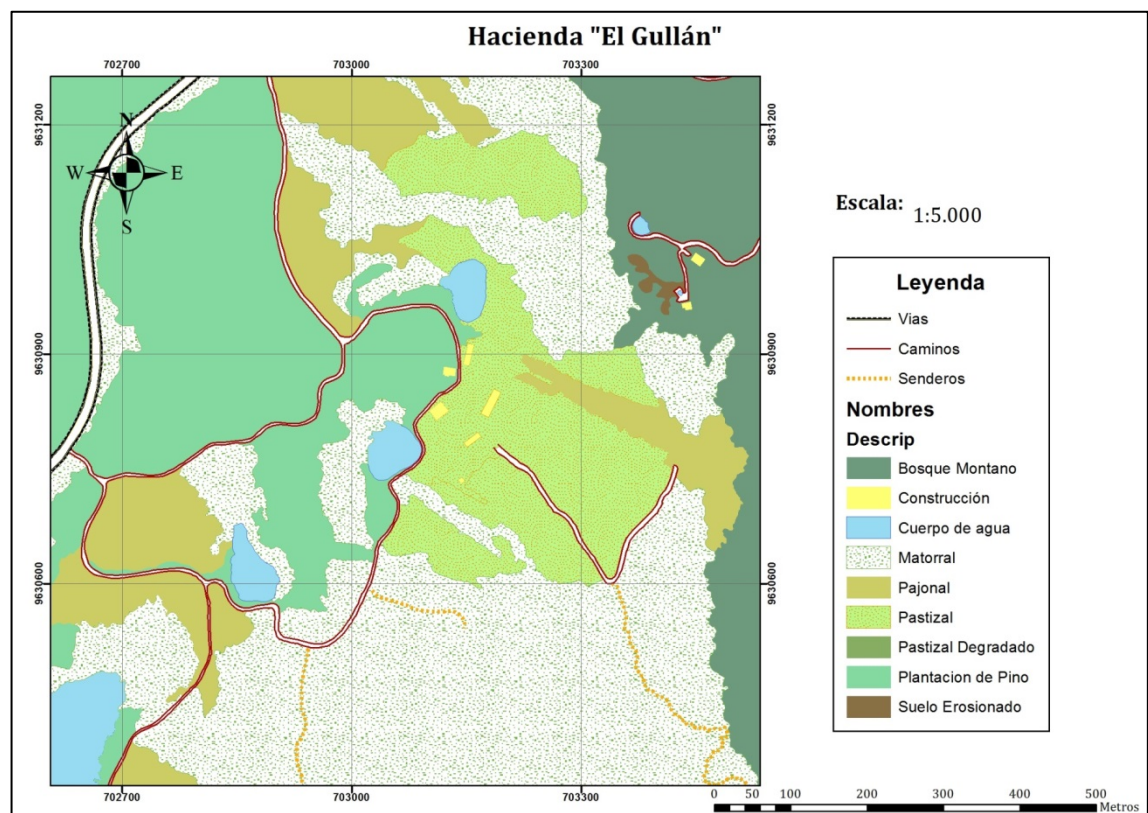


Figura 1.1: Mapa de estación científica "El Gullán". La Paz, Azuay-Ecuador.

1.2. Especie de estudio

Oreocallis grandiflora (Lam.) R. Br. es una Proteaceae Americana, nativa de las zonas altoandinas de Perú y Ecuador. Su distribución puede extenderse desde matorrales montanos, hasta bosques lluviosos (P. H. Weston, 2007), desde el centro-sur del Ecuador, hasta el norte de Perú.

La taxonomía de *O. grandiflora* ha sido estudiada desde su descripción en 1789 (Johnson & Briggs, 1975). *O. grandiflora* pertenece un género monoespecífico endémico de América del Sur, después de haber compartido género con especies australianas y neoguineanas con las que se creía que tenía parentesco (Prance & Plana, 1998). Actualmente, se debate la posibilidad de que el género *Oreocallis* contenga dos especies, consideradas como variedades de *O. grandiflora* (Ulloa Ulloa & Jørgensen, 2004; P. H. Weston, 2007).

En cuanto a la descripción botánica, la información más detallada la proporciona Weston (2007), y Pennington (2007):

Se trata de una especie que crece en arbustos o árboles de hasta 6m de altura. Hojas simples, enteras, dispuestas en espiral a lo largo de las ramas. Como en muchas proteáceas, las hojas son bastante variables; la forma de las hojas varía de lanceolada a elíptica (o formas intermedias), de base ancha o angosta, con una longitud entre 4.8 - 12.7 cm y un máximo de 21.5 cm., y 1.6 a 3.4 cm. de ancho. Las hojas más jóvenes, suelen estar cubiertas de pubescencia rojiza, mientras que las maduras suelen ser lisas, con pubescencia concentrada a lo largo de las venas principales en el envés de la hoja.

La planta presenta inflorescencias (conflorescencia) terminales o laterales, sin ser sostenidas por un involucre, y miden usualmente entre 7 y 17.5 cm., con un máximo de 38 cm. de longitud. Las flores pueden ser blancas, rosadas, amarillas o rojas (o

presentar un color degradado, como rosa a blanco), con tépalos fusionados casi hasta la punta. Presentador de polen, fuertemente oblicuo y estigma ventral.

Los frutos tienen forma de vaina, de 10 a 15 cm. de longitud y presentan de 9 a 11 ovarios. Al madurar, los frutos exponen las semillas, que presentan un ala membranosa y son dispersadas por el viento.

En Ecuador, el rango de distribución de *O. grandiflora* se extiende de norte a sur, abarcando las provincias de Azuay, Bolívar, Cañar, Chimborazo, El Oro, Loja, Morona-Santiago, Pichincha, Tungurahua y Zamora-Chinche, en un rango altitudinal de 1000 a 4000 m.s.n.m (Bonifaz & Cornejo Sotomayor, 2002; Pennington, 2007; Plana, 1999; Prance & Plana, 1998). En las provincias de Azuay y Loja, puede encontrarse en el matorral húmedo montano, a 2000 – 3000 m.s.n.m; y en bosques de neblina montanos a 1500 - 2900 m.s.n.m. (Palacios, Cerón, Valencia, & Sierra, 1999).

Es conocida comúnmente como gañal, gañan, gañil o cucharilla (Ulloa Ulloa & Jørgensen, 2004). Se la usa principalmente como planta medicinal y maderable, y sus semillas pueden servir como alimento (Van den Eynden et al., 2003).

1.3. Diseño de estudio para biología reproductiva

Para identificar posibles limitaciones en la producción de frutos relacionadas con la procedencia del polen, se aplicaron cuatro tratamientos de polinización controlada en flores de *O. grandiflora*: polinizaciones cruzadas cercanas (CC), polinización cruzada distante (CD), autopolinización manual (AM), autopolinización natural (AP), y controles. Para CC, la flor seleccionada fue polinizada manualmente con polen de la planta vecina más cercana. Para CD, la flor fue polinizada con polen proveniente de plantas ubicadas a más de 1 km. de distancia. En AM, se utilizó polen

de la misma inflorescencia, recién expuesto, para polinizar la flor seleccionada. Finalmente, para AP el polen de la misma flor fue utilizado para la polinización. Adicionalmente, se incluyeron flores de control, que no fueron sometidas a ningún tratamiento, pero fueron monitoreadas y etiquetadas. Todos estos tratamientos se aplicaron a flores dentro una misma inflorescencia. Cinco flores se utilizaron por cada inflorescencia, y una inflorescencia por planta. La respuesta de la flor a los distintos tratamientos se midió en función de la producción o no de un fruto (vaina). En total se utilizaron 49 plantas. Las plantas e inflorescencias fueron elegidas al azar.

Los experimentos se llevaron a cabo en dos campañas en el mes de Noviembre del 2014, y Febrero de 2015, respectivamente. Las flores fueron monitoreadas mensualmente, durante los 3 meses consiguientes.

Las flores se seleccionaron de acuerdo a su estado de maduración, uno a dos días previos a la antesis completa. Luego de la antesis el estigma en *O. grandiflora* actúa primero como presentador de polen, y empieza a estar receptivo casi inmediatamente; sin embargo, la mayor receptividad se alcanza 3 días después de la antesis completa (observaciones personales). El estado previo a la antesis, fue calificado de acuerdo a la curvatura del estigma, la apertura de las anteras y la tensión del perianto, según monitoreos realizados durante el pre-estudio, y apoyados en las observaciones de Ladd (1994).

Una vez seleccionadas, las flores, excepto las de control y las de autopolinización natural, fueron emasculadas en el punto más cercano a las anteras, eliminándolas; a continuación, se limpió el polen del presentador. Finalmente, las flores fueron etiquetadas (con el código correspondiente al tratamiento), y embolsadas con bolsas de tul (excepto las de control), para evitar contaminación por visitantes florales (vertebrados e invertebrados), y permitir transpirabilidad para la flor (Neal & Anderson, 2004). Se utilizaron ligas de ortodoncia para sujetar las bolsas a las flores.

Dos días después de la emasculación, se aplicaron los tratamientos de polinización. Al finalizar los tratamientos, las flores fueron embolsadas nuevamente. A los siete días de la emasculación inicial, las flores fueron desembolsadas definitivamente.

1.4. Diseño de experimentos de exclusión

Para determinar la influencia de dos grupos de polinizadores sobre la producción de frutos en *O. grandiflora*, se emplearon experimentos de exclusión. Se clasificaron dos grupos de polinizadores de *O. grandiflora*, de acuerdo a su periodo de actividad, diurnos (D) y nocturnos (N), y un grupo de flores fue asignado a cada periodo; adicionalmente, se seleccionaron flores control que permanecieron expuestas durante los dos periodos. Se seleccionaron todas las inflorescencias disponibles en una planta, y todas las flores disponibles en una inflorescencia (de uno a dos días previos a la antesis completa), cuidando que se trate de un número par, para ser repartido equitativamente entre el grupo de exposiciones nocturnas y diurnas. Al igual que en las polinizaciones controladas, las flores fueron emasculadas uno a dos días previos a la antesis, limpiadas de todo rastro de polen, etiquetadas y embolsadas con bolsas de tul durante dos días.

Un total de 44 plantas, y 256 flores fueron sometidas a experimentos de exclusión (la mitad durante el día y la otra mitad durante la noche). Debido a que se seleccionaron todas las inflorescencias disponibles, el número varió de 1 a 2 por planta, con un total de 46. Las plantas fueron elegidas al azar.

El proceso de exclusión se llevó a cabo durante tres días consecutivos, en el periodo de mayor receptividad de la flor (del tercer al cuarto día) (Landázuri Paredes, Cárdenas Calle, & Tinoco, 2015) y de forma simultánea en cada planta seleccionada. Las exposiciones diurnas se llevaron a cabo minutos antes del amanecer; cada flor etiquetada como *D*, fue desembolsada y expuesta durante todo el periodo de luz solar; al final de la exposición, las flores fueron cubiertas. Las exposiciones

nocturnas, se realizaron minutos antes del anochecer, cada flor etiquetada como *N*, fue desembolsada y expuesta durante toda la noche, al final de la exposición, las flores fueron embolsadas. Las flores control no fueron embolsadas.

En el cuarto día a partir de las exposiciones, todas las flores de los dos grupos fueron embolsadas durante dos días más, para luego, permanecer desembolsadas definitivamente.

Los experimentos se llevaron a cabo en dos campañas en el mes de Noviembre del 2014, y Febrero de 2015, respectivamente, con monitoreos cada dos semanas, durante tres meses. Debido a la posibilidad de fobia lunar por parte de murciélagos (potenciales visitantes nocturnos) (Lang, Kalko, Römer, Bockholdt, & Dechmann, 2006), se escogieron días en los que la visibilidad lunar sea de 20% o inferior, de acuerdo a recomendaciones anecdóticas.

Se consideraron como fertilizaciones exitosas, aquellas flores que presentaban fructificación, tres meses después de haber sido sometidas a un tratamiento (exclusión o polinización controlada). Observaciones anteriores (Landázuri Paredes et al., 2015) encontraron cambios morfológicos en color y tamaño, en flores fertilizadas, por lo que la fructificación inicial pudo ser fácilmente identificada. A pesar de que la fructificación inicial puede observarse mucho más temprano que los 3 meses considerados, se ha establecido este periodo debido a que las flores que no han sido abortadas hasta entonces, se mantendrán hasta su maduración.

1.5. Visitantes florales

Para identificar a los visitantes florales, se monitorearon 47 inflorescencias de *O. grandiflora* de forma remota, mediante cámaras de video Sony HD-Handycam y cámaras trampa Moultrie D-555i durante el día y la noche, respectivamente. Se

cumplieron un total de 369 horas de monitoreo, 128 h. durante el día, y 241 h. durante la noche, en 4 campañas durante 4 meses.

Para la descripción de visitantes, se consideraron como visita a cualquier contacto que el animal tenga con la inflorescencia. Se identificaron las especies y se cuantificó el número de visitas a la inflorescencia monitoreada; solamente se compararon tasas de visita entre polinizadores diurnos debido a que las cámaras de vídeo no podían grabar durante la noche. Especies diurnas que no pudieron ser identificadas, se clasificaron como “*spp.*”.

1.6. Análisis de datos

En los dos experimentos, biología reproductiva y experimentos de exclusión se utilizaron modelos lineales mixtos. En estos modelos se utilizó una distribución logarítmica, ya que la variable de respuesta fue producción o no producción de frutos (Zuur, Ieno, & Smith, 2007). Los tratamientos fueron utilizados como factores fijos en los modelos, y la identidad de la inflorescencia fue utilizada como factor aleatorio. La utilización de la identidad de la inflorescencia como factor aleatorio controla la no independencia en la respuesta de flores de una misma inflorescencia. Para éstos análisis se utilizó el paquete lme4 (Bates, Maechler, Bolker, & Walker, 2014), en el software R (R Core Team, 2015).

Los videos y fotografías de los monitoreos fueron analizados con el software de licencia libre MotionMeerkat (Weinstein, 2014). Para los visitantes diurnos, se calculó una tasa de visita, por cada especie de colibrí, de la siguiente manera: número de visitas a la inflorescencia \times número de horas de monitoreo. Finalmente, se calculó una tasa promedio de visita/hora para cada especie de colibrí.

CAPÍTULO 2

RESULTADOS

2.1 Biología reproductiva

Los tratamientos de polinización controlada no generaron diferencia significativa en la fructificación de las flores (GLM(M), $\chi^2=0.19759$ df=4, $p>0.5$) (Fig. 1).

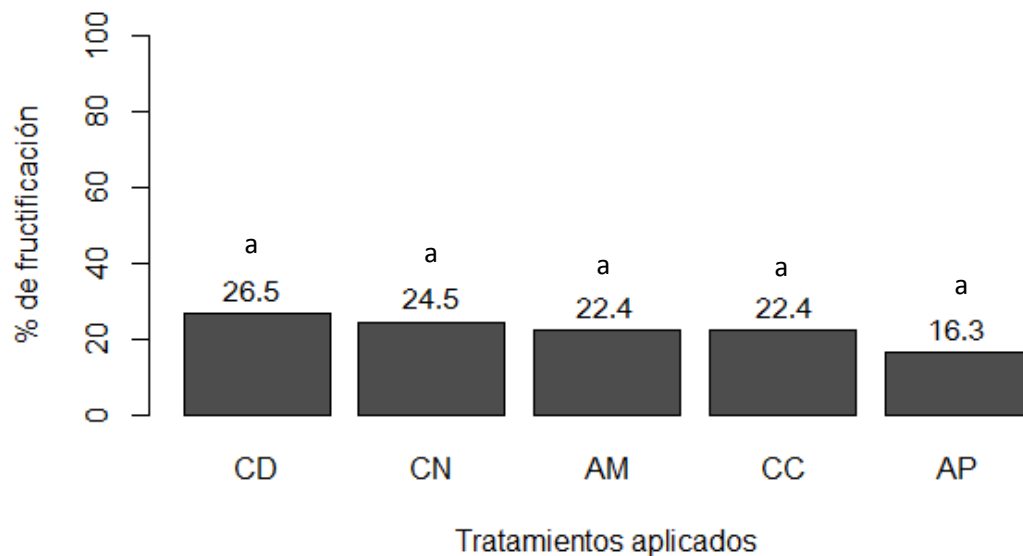


Figura 2.1: Porcentaje de fructificación de flores sometidas a distintos tratamientos de polinización controlada. **CD:** polinización cruzada distante; **CN:** control; **AM:** autopolinización manual; **CC:** polinización cruzada cercana; **AP:** autopolinización natural.

2.2 Eficiencia de polinización

Las exposiciones a grupos de polinizadores nocturnos y diurnos, no influyeron significativamente en la producción de frutos. Ningún grupo de polinizadores fue significativamente más efectivo (GLM(M), $\chi^2=0.133$ df=2, $p>0.5$) en cuanto a

fructificación. El porcentaje de fructificación fue bajo (Fig. 2), para todas las flores expuestas, incluyendo a las de control.

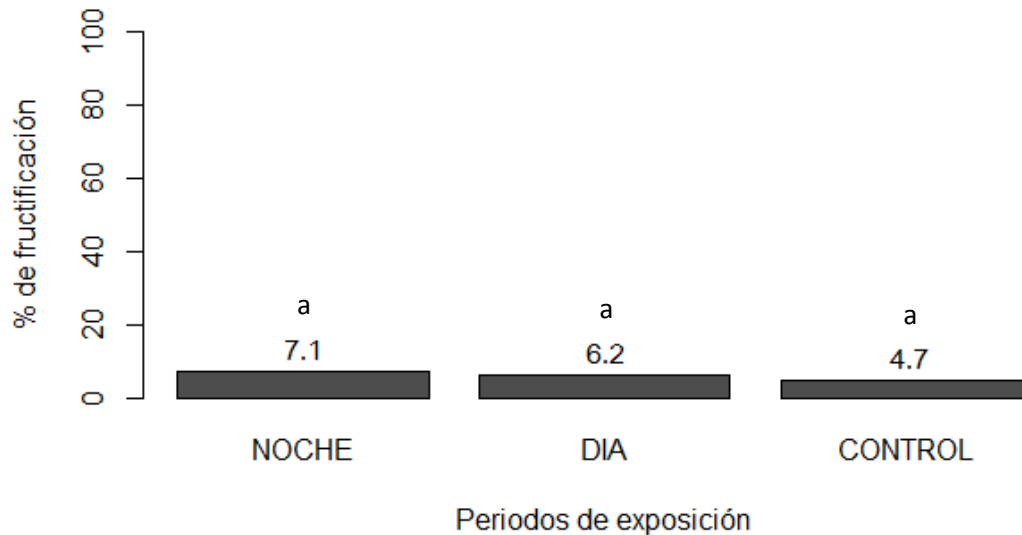


Figura 2.2: Porcentaje de fructificación de flores expuestas a grupos de polinizadores diurnos (**DIA**), nocturnos (**NOCHE**), y control.

2.3 Visitantes florales

Se identificaron tres grupos de visitantes florales: colibríes, roedores y quirópteros. Las aves visitaron las plantas exclusivamente durante el día; los mamíferos lo hicieron durante la noche. En los monitoreos diurnos, se identificaron siete especies de colibríes polinizadores; el visitante con más registros fue *Aglaectis cupripennis*, seguido de *Metallura tyrianthina*; sin embargo, *M. tyrianthina* registró un promedio de visita por hora, por inflorescencia mayor. En el caso de los monitoreos nocturnos, las especies de quiróptero fue identificada como *Anoura geoffroyi*, mientras que el roedor (Cricetidae spp.) no pudo ser identificado con seguridad debido a la calidad de imagen.

Tabla 1. Visitantes florales de 47 inflorescencias de *O. grandiflora* monitoreadas un total de 359 horas.

Visitantes diurnos	
Especie	Registros
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	24
<i>Metallura tyrianthina</i>	15
<i>Raphomicon mychrorhynchum</i>	8
<i>Heliangelus viola</i>	2
<i>Lesbia victoriae</i>	2
<i>Eriocnemis luciani</i>	2
<i>Coelígena iris</i>	1
N/I .	6
Visitantes nocturnos	
<i>Anoura geoffroyi</i>	17
Cricetidae spp.	19

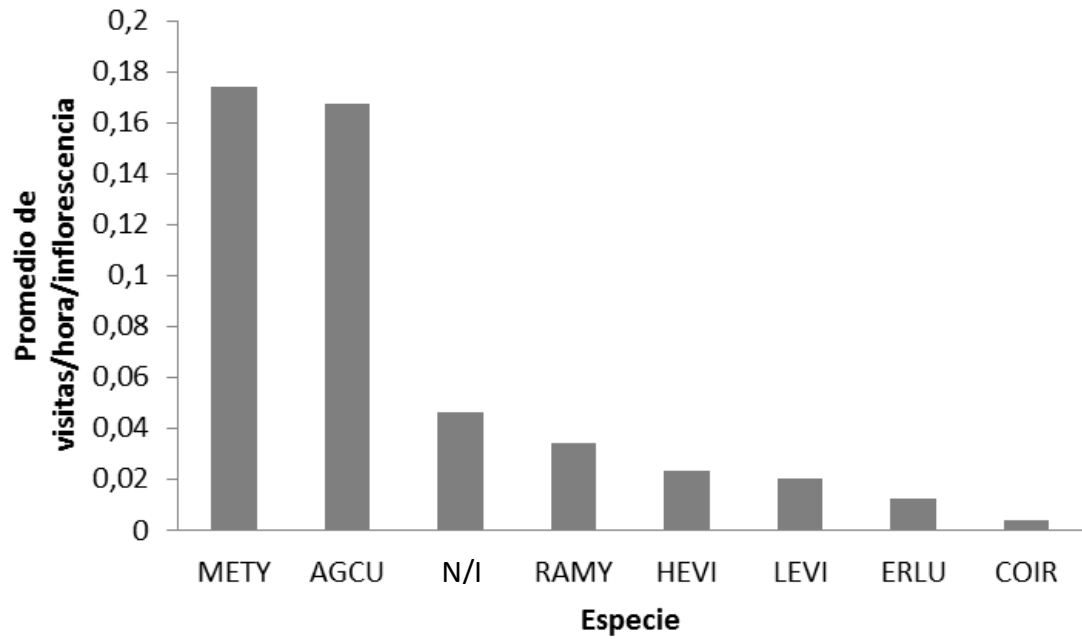


Figura 2.3: Tasas de visita por hora de cada especie de colibrí. **AGCU:** *Aglaeactis cupripennis*, **METY:** *Metallura Tyrianthina*, **RAMY:** *Raphomicron mychrorhynchum*, **N/I:** no identificados **HEVI:** *Heliangelus viola*, **LEVI:** *Lesbia victoriae*, **COIR:** *Coeligena iris*, **ERLU:** *Eriocnemis luciani*. El más frecuente fue *Aglaeactis cupripennis*.

CAPÍTULO 3

DISCUSIONES

Los resultados obtenidos sugieren que ni la procedencia del polen, ni el agente polinizador, diurno o nocturno influyen en la producción de frutos de *O. grandiflora*. Ninguno de los dos grupos de polinizadores estudiados ofrece una eficiencia superior al momento de polinizar flores de *O. grandiflora*. Se encontró que *O. grandiflora* actúa como fuente de recursos para varios grupos de polinizadores bióticos, que incluyen especies de colibríes, quirópteros y un roedor, registrado por primera vez en los Andes tropicales como visitante floral y posible polinizador. Adicionalmente, una alta abscisión de flores fue observable durante el monitoreo de los experimentos.

3.1 Biología reproductiva

La procedencia del polen no influyó en la producción de frutos en la población de *O. grandiflora* estudiada, incluso se encontró que la autofecundación fue posible. Experimentos de polinización controlada realizados en varias especies australiana de Proteaceae, demostraron que la mayoría son autoincompatibles; sin embargo cuando la autofecundación es posible, la polinización cruzada influye en la reproducción sólo en ciertas especies (Goldingay & Carthew, 1998; Harriss & Whelan, 1993; Hermanutz, Innes, Denham, & Whelan, 1998). Además, al igual que en *O. grandiflora*, en algunas especies sin autoincompatibilidad la tasa de fructificación puede ser baja y no presentar diferencias entre los tratamientos utilizados, independientemente del tipo de polinización y procedencia del polen (Hermanutz et al., 1998). A pesar de que *O. grandiflora* puede autofecundarse sin que esto influya en la producción de frutos, la posibilidad de que la procedencia endogámica del

polen influya en otros aspectos de la fructificación, como la calidad de las semillas o el tamaño, permanece no estudiada y abre campo para indagaciones futuras.

Un bajo porcentaje de fructificación fue observado debido a la alta pérdida de flores en las inflorescencias de *O. grandiflora*, incluso después de ser fertilizadas. Proteaceae es una familia reconocida por tener un porcentaje de fructificación bajo (<10%) (Collins & Rebelo, 1987; Goldingay & Carthew, 1998; Lamont, Collins, & Cowling, 1985), en relación al alto número de flores producidas (Trueman & Wallace, 1999). Estudios sobre fructificación en proteáceas australianas son extensos, y ofrecen resultados variados en cuanto al aborto de frutos, dependiendo de la especie estudiada. El máximo porcentaje de fructificación reportado es de 50.4-58.8%, obtenido en experimentos de polinización controlada en una proteácea australiana, *Persoonia rigida* (Trueman & Wallace, 1999). En contraste, estudios sobre fructificación en proteáceas americanas, son escasos y limitados a pocas especies. Una alta tasa de abortos frutales (96%) fue reportada en *Roupala montana* en condiciones naturales (Raimúndez-Urrutta, 2008); en *Embothrium coccineum*, además de determinarse que es una especie autoincompatible, se observó una tasa de fructificación que varía de 37%-12%, en polinización cruzada manual, y de 17.33%-8% en controles (en dos poblaciones) (Rovere, Smith-Ramírez, Armesto, & Premoli, 2006; Smith-Ramírez, Rovere, Núñez-Avila, & Armesto, 2007). La evidencia demuestra que el aborto de frutos en proteáceas es un fenómeno frecuente (Collins & Rebelo, 1987), por lo que existe mucha investigación al respecto, sin embargo debido a la diversidad de la familia, y el desconocimiento sobre algunas especies, identificar una causa resulta difícil.

La pérdida o abscisión de flores se produce generalmente por carencia de polinización (van Doorn & Stead, 1997), mientras que el aborto de frutos puede ser atribuible a una causa en particular o a varias, frecuentemente combinadas aunque poco claras. El aborto de frutos está relacionado en su mayoría a problemas de autoincompatibilidad o limitación de polen (Goldingay & Carthew, 1998).

O. grandiflora es una especie autógama, por lo tanto el aborto de frutos debido a control genético, parece poco probable. El aborto por control genético se presenta cuando combinaciones de alelos generan anomalías a nivel genético, resultando en abortos obligatorios de cigotos en flores fecundadas (Collins & Rebelo, 1987). En varias especies australianas autoincompatibles, la alta tasa de aborto de frutos se atribuye al control genético en respuesta a la autofecundación. Sin embargo, en especies donde la autofecundación es posible, la tasa de fructificación es comparativamente baja (Harris & Whealan 1993; Hermanutz et al. 1997) independientemente del tipo de polinización, implicando que la autofecundación no es siempre un limitante en la fructificación, tal como sucede con *O. grandiflora*. Por otro lado, la depresión endogámica en esta especie permanece no estudiada y debería considerarse para investigaciones futuras, sobre todo en comparación con otras poblaciones.

O. grandiflora, no presentó diferencias entre flores polinizadas natural y manualmente, por lo que, la limitación de polen como factor determinante de la baja tasa de fructificación parece poco probable. Una diferencia significativa en producción de frutos o semillas entre flores naturalmente polinizadas, y manualmente polinizadas, se interpreta como evidencia de que las plantas presentan limitación por polen. Knight et. al (2006) han sugerido que la abundante limitación de polen registrada en experimentos de polinización, se puede deber más bien a sesgos metodológicos, donde el polen fue insuficiente al ser aplicado, o a una limitación de recursos (o una combinación). Esta problemática fue pensada en este estudio, y corregida mediante el empleo de polen fresco y aplicado en cantidades abundantes. Sin embargo, la respuesta fue baja. Esto sugiere la existencia de un factor limitante distinto. El modelo propuesto por Haig y Westoby (1988), sugiere que grandes cantidades de polen aplicadas, no implican necesariamente un aumento en fructificación si la distribución de recursos para la gestación de semillas está limitada, en función de esfuerzo por atracción de polinizador. Por lo tanto, una limitación en la alocaión de recursos dedicados a la producción de frutos y semillas, favorecerá a la atracción del polinizador, pero podría influir en la pérdida de flores y aborto de frutos, indiferentemente de la cantidad o calidad de polen aplicado. Vaughton (1992) encontró que la baja disponibilidad de recursos en calidad de

nutrientes limitó la fructificación en *Banksia spinulosa* (Proteaceae) en una temporada de florecimiento, pero en otra no; más aún, determinó que la alta producción de flores puede aumentar la fructificación sólo cuando la disponibilidad de nutrientes y de polinización cruzada son altas, sugiriendo que la fructificación está limitada por esos dos factores. En otro estudio sobre polinización en Proteaceae, la producción de inflorescencias en *Leucospermum parile* (Proteaceae) estuvo ligada a disponibilidad de recursos (Witkowski, 1990). Además, las plantas pueden responder a cambios en nutrientes disponibles en el suelo; el nitrógeno y el fósforo pueden influir en la variación de biomasa de las semillas en proteáceas africanas y australianas (Copland & Whelan, 1989; Groom & Lamont, 2010; Glenda Vaughton & Ramsey, 1998). Pero aunque el fósforo puede resultar tóxico para proteáceas australianas, la proteácea sudamericana *Embothrium coccineum*, presenta adaptaciones para altas concentraciones de fósforo en el suelo, propio de suelos volcánicos (Delgado, Suriyagoda, Zúñiga-Feest, Borie, & Lambers, 2014), que evitan efectos perjudiciales en la fructificación.

Así, otro factor que podría haber afectado la fructificación en *O. grandiflora* es la baja disponibilidad de nutrientes. Una opción para determinar la importancia del polen y nutrientes sobre la producción de frutos, es manipular la disponibilidad de ambos, preferentemente en la época de mayor florecimiento de *O. grandiflora*.

3.2 Eficiencia de polinización, visitantes florales, y generalismo como estrategia adaptativa

Los resultados sugieren una estrategia generalista en cuanto a agentes polinizadores. Se registraron visitas de siete especies de aves, una de quirópteros y un roedor no identificado. Entre ellos, por lo menos dos grupos de visitantes, aves y quirópteros, son polinizadores activos que, según demostraron los resultados, son igual de eficientes. Esto dificulta señalar una especialización en *O. grandiflora*. Por un lado, las características morfológicas hacen que la inflorescencia sea bastante adecuada para especies diurnas como colibríes, al presentar rasgos morfológicos afines a un

síndrome de polinización ornitófila (ej. el presentador de polen, la ubicación del nectario respecto al presentador de polen, la producción constante de néctar y la disposición llamativa de la inflorescencia) (Van der Pijl, 1961). Pero por otro lado, *O. grandiflora* cuenta con otras características que la hacen atractiva también para quirópteros (ej. el tamaño grande de la inflorescencia, la coloración blanca de las flores, néctar siempre disponible (Landázuri Paredes et al., 2015), receptividad prolongada del estigma) (Baker, 1961; Van der Pijl, 1961). El hecho de que reciba tantas visitas, puede estar relacionado con la alta producción de flores, en contraste con la baja fructificación. La planta podría estar alocando más recursos en atraer a varios polinizadores, para aumentar la posibilidad de fertilizaciones exitosas. Sin embargo, si la planta se ve limitada en recursos para fructificación, podría desechar las flores no fertilizadas, y abortar selectivamente frutos. Esta noción, puede sentar bases para indagaciones que comparen efectos de distintos agentes polinizadores en varias poblaciones de *O. grandiflora* separadas geográficamente, y con composición de visitantes florales distintas.

El registro de un roedor como visitante de *O. grandiflora*, sugiere la posibilidad de que sea un polinizador potencial indirecto. A pesar de que no existen registros que confirmen la polinización por roedores en *O. grandiflora*, en algunas regiones donde sus semillas son aprovechadas, se las protege de éstos (Pretell Chiclote, Ocaña Vidal, Jon Jap, & Barahona Chura, 1985), y mediante observaciones personales, se encontró evidencia de mordidas correspondientes a incisivos característicos de éste grupo en frutos maduros. La polinización por roedores no ha sido reportada en ninguna proteácea americana, pero ha sido confirmada en dos especies africanas (Wiens & Rourke, 1978). Más aún, un estudio comparativo entre proteáceas africanas y australianas, sugirió una evolución convergente entre plantas y roedores (o marsupiales morfológicamente similares a roedores, en el caso de las australianas) al estudiar el síndrome de polinización, y encontrar una posible adaptación de rasgos florales a un grupo de polinización de mamíferos no voladores (Rourke & Wiens, 1977). En el caso de *O. grandiflora*, se desconoce actualmente si el recurso aprovechado por roedores es néctar, frutos, semillas o una combinación de éstos. Debido a esto, el beneficio que resulta de esta interacción permanece inexplorado. Es importante notar que la morfología de la flor de *O. grandiflora* es parecida a la de

proteáceas africanas que presentan convergencia evolutiva con roedores nectarívoros especialistas (Rourke & Wiens, 1977). De ser así, podría tratarse de una característica más, propia de la estrategia generalista de *O. grandiflora*, y merecería un estudio profundizado.

El hecho de que *O. grandiflora* tenga una estrategia generalista, plantea una respuesta adaptativa para la baja tasa de fructificación y aborto de frutos. Considerando que la planta ofrece recursos para tres grupos de visitantes florales (aves, mamíferos, invertebrados), por lo menos dos de ellos polinizadores activos, la alta abscisión de flores, puede responder a la necesidad de la planta para atraer a varios polinizadores, concentrando más energía en la producción de flores, y resultando en una producción de frutos baja (Ayre & Whelan, 1989). Por otra parte, la alta producción de flores puede haber evolucionado para aumentar la capacidad de la planta para producir un número máximo de semillas de alta calidad, incluso si un porcentaje de las polinizaciones fueron de calidad pobre (Ayre & Whelan, 1989). Adicionalmente, la sobreproducción de flores es un rasgo adaptativo a ecosistemas donde el depósito de polen es estocástico, porque las plantas se pueden beneficiar de polinizaciones impredecibles que lleven polen de alta calidad o cantidad (Ashman et al., 2004). Debido a que *O. grandiflora* es visitada por varios polinizadores, vertebrados e invertebrados, puede existir variación en la calidad y cantidad de polen.

Al proporcionar recursos para varios visitantes florales y formar complejas redes de interacción, la importancia ecológica de *O. grandiflora* es indudable. Bajo éste contexto, se espera que la información generada en éste estudio, sirva para inspirar investigaciones futuras que ayuden a establecerla como una especie clave dentro del ecosistema Andino en adición a su relevancia cultural y económica.

BIBLIOGRAFÍA

- Ashman, T.-L., Knight, T. M., Steets, J. a., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., ... Others. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85(9), 2408–2421. Retrieved from <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/03-8024>
- Asociación Española De Entomología, Jardín Botánico del Atlántico, Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, & Gíjon. (2013). *Polinizadores y biodiversidad*. (Asociación española de Entomología, Jardín Botánico Atlántico, & Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Eds.).
- Ayre, D. J., & Whelan, R. J. (1989). Factors controlling fruit set in hermaphroditic plants: Studies with the Australian proteaceae. *Trends in Ecology & Evolution (Personal Edition)*, 4(9), 267–272. doi:10.1016/0169-5347(89)90197-3
- Baker, H. G. (1961). The Adaptation of Flowering Plants to Nocturnal and Crepuscular Pollinators. *The Quarterly Review of Biology*, 36(1), 64–73.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. Retrieved from <http://cran.r-project.org/package=lme4>
- Bonifaz, C., & Cornejo Sotomayor, X. F. (2002). Proteaceae. In G. W. Harling & L. Andersson (Eds.), *Flora of Ecuador* (pp. 44–50). Göteborg: University of Göteborg.
- Collins, B. G., & Rebelo, T. (1987). Pollination biology of the Proteaceae in Australia and southern Africa. *Austral Ecology*, 12(4), 387–421. doi:10.1111/j.1442-9993.1987.tb00958.x
- Copland, B. J., & Whelan, R. J. (1989). Seasonal Variation in Flowering Intensity and Pollination Limitation of Fruit Set in Four Co- Occurring Banksia Species. *Journal of Ecology*, 77(2), 509–523.
- Delgado, M., Suriyagoda, L., Zúñiga-Feest, A., Borie, F., & Lambers, H. (2014). Divergent functioning of Proteaceae species: the South American *Embothrium coccineum* displays a combination of adaptive traits to survive in high-phosphorus soils. *Functional Ecology*, 28(6), 1356–1366.

doi:10.1111/1365-2435.12303

- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004). Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 375–403.
doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347
- Fleming, T. H., & Muchhala, N. (2008). Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*, 35(5), 764–780. doi:10.1111/j.1365-2699.2007.01833.x
- Ford, H. A., Paton, D. C., & Forde, N. (1979). Birds as pollinators of Australian plants. *New Zealand Journal of Botany*, 17(March 2015), 509–519.
doi:10.1080/0028825X.1979.10432566
- Freitas, B. M., Imperatriz-Fonseca, V. L., Medina, L. M., Kleinert, A. D. M. P., Galetto, L., Nates-Parra, G., & Quezada-Euán, J. J. G. (2009). Diversity, threats and conservation of native bees in the Neotropics. *Apidologie*, 40(3), 332–346.
doi:10.1051/apido/2009012
- Garibaldi, L., & Muchhala, N. (2011). Services from Plant–Pollinator Interactions in the Neotropics. *Ecosystem Services ...*, 119–140. Retrieved from http://www.umsl.edu/~muchhala/Garibaldi_etal_11.pdf
<http://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=mKQ1CrWmhm4C&oi=fnd&pg=PA119&dq=Services+from+Plant+-+Pollinator+Interactions+in+the+Neotropics&ots=lm0XSP7Gur&sig=m4wQXWDtiNFSkLEvZAU8po0tbPU>
- Goldingay, R. L., & Carthew, S. M. (1998). Breeding and mating systems of Australian Proteaceae. *Australian Journal of Botany*, 46, 421–437.
- Groom, P. K., & Lamont, B. B. (2010). Phosphorus accumulation in Proteaceae seeds: A synthesis. *Plant and Soil*, 334(1), 61–72. doi:10.1007/s11104-009-0135-6
- Haig, D., & Westoby, M. (1988). On Limits to Seed Production. *The American Naturalist*, 131(5), 757–759.
- Harriss, F., & Whelan, R. J. (1993). Selective Fruit Abortion in *Grevillea barklyana* (Proteaceae). *Australian Journal of Botany*, 41, 499–509.

- Hermanutz, L., Innes, D., Denham, A., & Whelan, R. (1998). Very Low Fruit:Flower Ratios in *Grevillea* (Proteaceae) are Independent of Breeding System. *Australian Journal of Botany*, 47.
- Herrera, C. M. (1987). Components of Pollinator “Quality”: Comparative Analysis of a Diverse Insect Assemblage. *Oikos*, 50, 79–90. doi:10.2307/3565403
- Johnson, L. A. S., & Briggs, B. G. (1975). On the Proteaceae-the evolution and classification of a southern family. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 70(February 1975), 83–182. doi:10.1111/j.1095-8339.1975.tb01644.x
- Kearns, C. A., & Inouye, D. W. (1993). *Techniques for Pollination Biologist*. Niwot, Colorado: University Press of Colorado.
- King, C., Ballantyne, G., & Willmer, P. G. (2013). Why flower visitation is a poor proxy for pollination: Measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(9), 811–818. doi:10.1111/2041-210X.12074
- Knight, T. M., Steets, J. a., & Ashman, T.-L. (2006). A quantitative synthesis of pollen supplementation experiments highlights the contribution of resource reallocation to estimates of pollen limitation. *American Journal of Botany*, 93(2), 271–277. doi:10.3732/ajb.93.2.271
- Ladd, P. G. (1994). Pollen presenters in the flowering plants - form and function. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 115, 165–195. doi:10.1006/bojl.1994.1040
- Lamont, B. B., Collins, B. G., & Cowling, R. M. (1985). Reproductive biology of the Proteaceae in Australia and South Africa. In *Proceedings of the Ecological Society of Australia* (Vol. 14, pp. 213–224).
- Landázuri Paredes, O., Cárdenas Calle, S., & Tinoco, B. A. (2015). *Ecología de polinización de Oreocallis grandiflora*. Cuenca.
- Lang, A. B., Kalko, E. K. V, Römer, H., Bockholdt, C., & Dechmann, D. K. N. (2006). Activity levels of bats and katydids in relation to the lunar cycle. *Oecologia*, 146(4), 659–66. doi:10.1007/s00442-005-0131-3
- Ledyard Stebbins, G. (1970). Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in

- Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(1), 307–326. doi:10.1146/annurev.es.01.110170.001515
- Mayfield, M., Waser, N. M., & Price, M. V. (2001). Exploring the “Most Effective Pollinator Principle” with Complex Flowers: Bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of Botany*, 88(4), 591–596. doi:10.1006/anbo.2001.1500
- Muchhala, N. (2003). Exploring the boundary between pollination syndromes : bats and hummingbirds as pollinators of *Burmeistera cyclostigmata* and *B. tenuiflora* (Campanulaceae), 373–380. doi:10.1007/s00442-002-1132-0
- Muchhala, N. (2007). Adaptive Trade-Off in Floral Morphology Mediates Specialization for Flowers Pollinated by Bats and Hummingbirds, 169(4).
- 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), 717–26. doi:10.1086/652473
- Neal, P. R., & Anderson, G. J. (2004). Does the “old bag” make a good “wind bag”?: Comparison of four fabrics commonly used as exclusion bags in studies of pollination and reproductive biology. *Annals of Botany*, 93(5), 603–607. doi:10.1093/aob/mch068
- Offord, C. A. (2004). An Examination of the Reproductive Biology of *Telopea speciosissima* (Proteaceae) with Emphasis on the Nature of Protandry and the Role of Self-Pollination in Fruit Set. *International Journal of Plant Sciences*, 165(1), 73–83. doi:10.1086/380745
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x
- Palacios, W., Cerón, C., Valencia, R., & Sierra, R. (1999). *Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental*. (R. Sierra, Ed.) (Proyecto I). Quito.
- Pennington, R. T. (2007). *Oreocallis*. In G. T. Prance, V. Plana, K. S. Edwards, & R. T. Pennington (Eds.), *Flora Neotropica Monograph 100: Proteaceae* (pp. 31–35). New York: The New York Botanical Garden Press.

- Plana, V. (1999). Oreocallis R. Br. In P. M. Jørgensen & S. León-Yáñez (Eds.), *Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador* (p. 846).
- Prance, G. T., & Plana, V. (1998). The American Proteaceae. *Australian Systematic Botany*, *11*, 287. doi:10.1071/SB97023
- Pretell Chiclote, J., Ocaña Vidal, D., Jon Jap, R., & Barahona Chura, E. (1985). *Apuntes sobre algunas especies forestales nativas de la sierra peruana*. Lima.
- R Core Team. (2015). R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.r-project.org/>.
- Raimúndez-Urrutta, E. (2008). Abortion and predispersal seed predation in the American Proteaceae *Roupala montana* Aubl. *Caribbean Journal of Science*, *44*(2), 164–174.
- Rourke, J., & Wiens, D. (1977). Convergent Floral Evolution in South African and Australian Proteaceae and Its Possible Bearing on Pollination by Nonflying Mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *64*(1), 1–17. doi:10.3417/2007065
- Rovere, A. E., Smith-Ramírez, C., Armesto, J. J., & Premoli, A. C. (2006). Breeding system of *Embothrium coccineum* (Proteaceae) in two populations on different slopes of the Andes. *Revista Chilena de Historia Natural*, *79*(Dafni 1992), 225–232. doi:10.4067/S0716-078X2006000200008
- Smith-Ramírez, C., Rovere, A. E., Núñez-Avila, M. C., & Armesto, J. J. (2007). Habitat fragmentation and reproductive ecology of *Embothrium coccineum*, *Eucryphia cordifolia* and *Aextoxicon punctatum* in southern temperate rainforests. In A. C. Newton (Ed.), *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: the forests of montane Mexico and temperate South America* (pp. 102–119). Edinburgh: CABI.
- Trueman, S. J., & Wallace, H. M. (1999). Pollination and resource constraints on fruit set and fruit size of *Persoonia rigida* (Proteaceae). *Annals of Botany*, *83*(2), 145–155. doi:10.1006/anbo.1998.0799
- Ulloa Ulloa, C., & Jørgensen, P. M. (2004). Oreocallis R. Br. Retrieved from http://efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=201&taxon_id=123101

- Van den Eynden, V., Cueva, E., & Cabrera, O. (2003). Wildwoods from Southern Ecuador. *Economy Botany*.
- Van der Pijl, L. (1961). Ecological Aspects of Flower Evolution. II. Zoophilous Flower Classes. *Evolution*, *15*(1), 44–59. doi:10.2307/2405842
- van Doorn, W. G., & Stead, A. D. (1997). Abscission of flowers and floral parts. *Journal of Experimental Botany*, *48*(4), 821–837. doi:10.1093/jxb/48.4.821
- Vaughton, G. (1992). Effectiveness of nectarivorous birds and honeybees as pollinators of *Banksia spinulosa* (Proteaceae), 43–50.
- Vaughton, G., & Ramsey, M. (1998). Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (Proteaceae). *Journal of Ecology*, *86*(4), 563–573. doi:10.1046/j.1365-2745.1998.00279.x
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., & Ollerton, J. (2010). Generalization in pollination systems, and why it matters. *American Naturalist*, *176*(4), 1043–1060. Retrieved from <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.2307/2265575>
- Weinstein, B. G. (2014). MotionMeerkat: integrating motion video detection and ecological monitoring. *Methods in Ecology and Evolution*, n/a–n/a. doi:10.1111/2041-210X.12320
- Weston, P. H. (2007). Proteaceae. In K. Kubitzki (Ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants Volume 9: Flowering Plants · Eudicots* (Vol. 78, pp. 364–404). Berlin: Springer. doi:10.1007/978-3-540-32219-1_42
- Weston, P. H., & Barker, N. P. (2000). A new suprageneric classification of the Proteaceae, with an annotated checklist of genera. *Telopea*, *11*(3), 314–344.
- Wiens, D., & Rourke, J. (1978). Rodent pollination in southern African *Protea* spp. *Nature*, *276*(2), 71–73.
- Witkowski, E. T. F. (1990). Nutrient limitation of inflorescence and seed production in *Leucospermum parviflorum* (Proteaceae) in the Cape fynbos. *Journal of Applied Ecology*, *27*(1), 148–158. doi:10.2307/2403574
- Wolff, D., Braun, M., & Liede, S. (2003). Nocturnal versus diurnal pollination success in *Isertia laevis* (Rubiaceae): A sphingophilous plant visited by

hummingbirds. *Plant Biology*, 5(1), 71–78. doi:10.1055/s-2003-37977

Young, H. J. (2002). Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, 89(3), 433–440. doi:10.3732/ajb.89.3.433

Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Smith, G. M. (2007). *Analyzing Ecological Data. Methods*. Springer. doi:10.1016/B978-0-12-387667-6.00013-0

ANEXOS

Anexo 1. Fotografías de *Oreocallis grandiflora*



Oreocallis grandiflora, en un matorral montano del sur del Ecuador.



Ilustración 1 Inflorescencia de *O. grandiflora*



Frutos en forma de vaina, e inflorescencia de *O. grandiflora*

Anexo 2. Fotografías del pretratamiento aplicado a flores de *O. grandiflora*



Emasculación de flores.

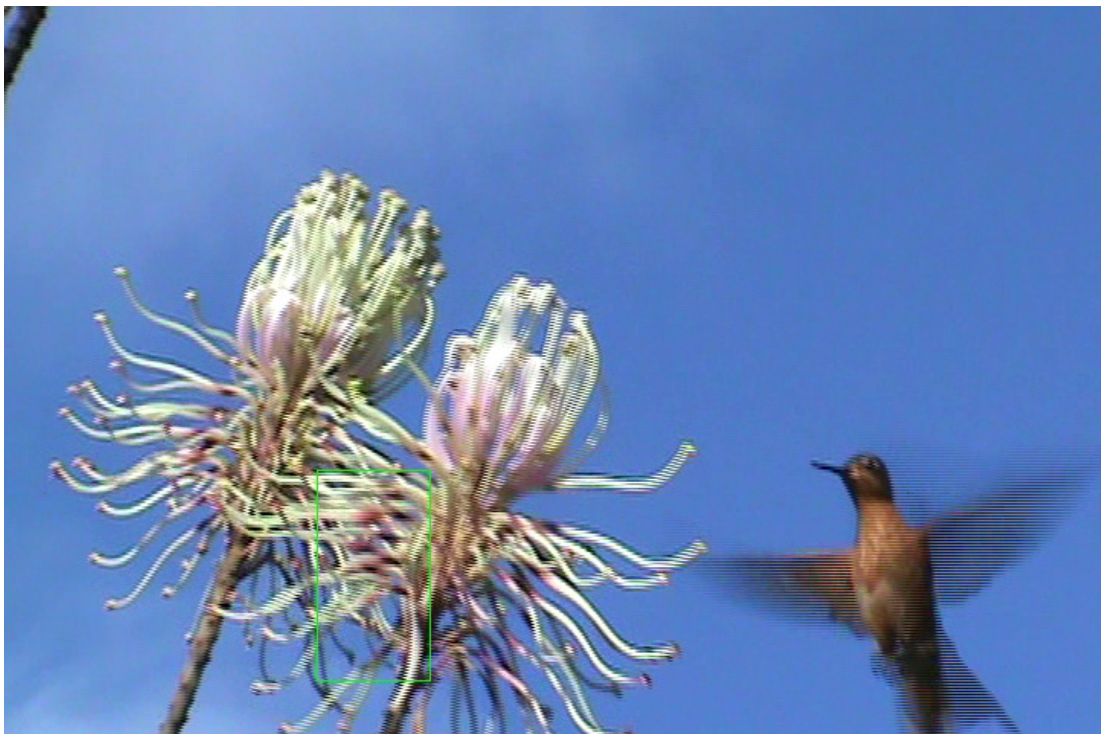


Flor cuyo presentador ha sido limpiado totalmente de polen, y luego etiquetado.



Flores embolsadas antes de los experimentos. El estigma deberá madurar, y alcanzar su máxima receptividad.

Anexo 3. Fotografías de visitantes florales obtenidas de cámaras trampa Moultrie, y de los videos luego de ser procesados en MotionMeerkat.



Aglaeactis cupripennis junto a inflorescencias de *O. grandiflora*. Obtenida después del análisis de imágenes con *MotionMeerkat*.



Lesbia victoriae sobre una inflorescencia de *O. grandiflora* Obtenida después del análisis de imágenes con MotionMeerkat.



Anoura geoffroyi junto a una inflorescencia de *O. grandiflora*. Obtenida de cámara trampa Moultrie.



Roedor no identificado en inflorescencia de *O. grandiflora*. Se pueden apreciar los ojos, y la forma del cuerpo.



Roedor no identificado en el tallo de una inflorescencia de *O. grandiflora*. Se aprecia el cuerpo y el ojo izquierdo.