

CAPÍTULO III

Biología de la polinización de *Gaultheria rigida* Kunth (Ericaceae)



Yesenia Cecilia Quevedo Castro
Liliana Rosero Lasprilla

RESUMEN

En el Parque Natural Municipal Ranchería (PNMR), ubicado en el departamento de Boyacá, Colombia, estudiamos la biología de la polinización de *Gaultheria rigida* Kunth (Ericaceae). *G. rigida* presentó flores rosadas, con corolas de 8.5 ± 0.7 mm de longitud y ancho promedio de 2.3 ± 0.5 mm, la longevidad floral fue de 5 días, de los cuales los tres primeros la flor es receptiva. La secreción de néctar ocurrió principalmente en horas de la mañana, y cesó completamente la producción en horas de la tarde. Los más altos volúmenes de néctar se dieron entre las 1030-1100h con un promedio de $2.4 \mu\text{L}$. La más alta producción de flores se dió en los meses de enero y febrero, mientras que la mayor producción de frutos ocurrió en marzo y abril. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos de autogamia y xenogamia (LSD = 0.411765; $P < 0.05$), ni entre los tratamientos de autopolinización espontánea y polinización abierta (LSD = 3.40351; $P < 0.05$). *Bombus hortulanus* (59.64% de visitas) y *Bombus rubicundus* (28.94% de visitas) fueron los principales visitantes de *G. rigida*. Con una menor frecuencia de visitas se observaron a *Bombus funebris* (6.14%) y *Metallura thyrantina* (5.26%). La hora de actividad de los visitantes iniciaba a las 0640h y terminaba alrededor de las 1400h; sin embargo, *B. rubicundus* visitaba a individuos de *G. rigida* entre las 1500 y 1600h. Las mayores frecuencias de visitas se concentraban entre las 0700 y las 1100h lo que coincide con las horas de mayor producción de néctar de la especie. Este es el primer registro de *B. hortulanus* y *B. rubicundus* como polinizadores de *G. rigida* en la zona de estudio, lo que la convierte en una herramienta importante para posteriores estudios de este tipo de interacciones en el Parque Natural Municipal Ranchería.

INTRODUCCIÓN

Las angiospermas han desarrollado una diversidad de mecanismos y adaptaciones florales, que les permite atraer agentes visitantes que transmitan el polen de una planta a otra en forma eficiente. Estas adaptaciones, como son los mecanismos para promover xenogamia, mecanismos de incompatibilidad, modos especiales de deposición de polen sobre el vector, aspectos de la corola y la prefloración, permiten comprender los procesos evolutivos en general (Vogel 1990); además, pueden tener un efecto significativo en la diversidad genética dentro y entre poblaciones, eventos de especiación y especificación del mutualismo planta-polinizador (Bawa 1990).

Muchos aspectos de la biología de la polinización de las especies de bosques altoandinos requieren especial interés ya que es el primer paso para los procesos de recuperación de aquellos intervenidos antrópicamente. En el Parque Natural Municipal Ranchería (PNMR) no se habían realizado estudios que abordaran la relación mutualista planta-polinizador; es por esto que el objetivo principal de este trabajo fue estudiar la biología de la polinización de *Gaultheria rigida* Kunth (Ericaceae) con el fin de determinar las épocas de floración y fructificación de la especie, su sistema reproductivo, evaluar las características del néctar de las flores en cuanto a volumen y concentración, y registrar los visitantes florales y su comportamiento durante cada visita para establecer las relaciones más relevantes en la interacción que ocurre entre los individuos de *G. rigida* y sus visitantes florales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Desde enero hasta julio de 2005 se llevaron a cabo registros sobre individuos de *G. rigida* ubicados en los caminos Pedro Hernández y El Pantano del PNMR, según la oferta de flores que estos presentaran; además se recolectaron especímenes para obtener el material botánico de referencia, que fueron depositados en los herbarios UPTC y COL como muestras testigos.

Generalidades de la especie

G. rigida (Uvito falso), arbusto que crece en páramo, subpáramo e inclusive en sitios perturbados antrópicamente, posee inflorescencias en racimos que normalmente contienen entre 10 y 20 flores de ovario súpero y cáliz gamopétalo. El fruto es capsular de color morado en su madurez (Luteyn 1995). Se distribuye entre los 2700-3350 m de altitud. En Colombia se ha registrado comúnmente en la cordillera Oriental en los departamentos de Boyacá, Cundinamarca y Norte de Santander (Luteyn 1995). Los granos de polen presentan forma tétrada tetraédrica (treboliforme) en vista polar, y cruciforme en vista ecuatorial. La abertura es tricolporada, con poro inconspicuo, margo (Anexo 1).

Biología floral

Se tomaron medidas morfométricas a flores conservadas en alcohol al 70%. El número promedio de óvulos por flor se determinó en 15 flores. La longevidad fue estimada por observaciones directas cada 24hr. La receptividad estigmática fue evaluada con el test de peróxido de hidrógeno (Kearns y Inouye 1993).

La producción de néctar de las flores fue determinada con microcapilares cada dos horas; a estas mismas flores se les midió la concentración de azúcares con un refractómetro de mano. La variación de la concentración de néctar en relación al volumen producido fue evaluada mediante un análisis de regresión lineal, y la diferencia en la producción de néctar entre las épocas húmeda y seca se comparó mediante el Test de Kolmogorov – Smirnov, a fin de determinar si las lluvias diluyen significativamente el néctar durante el periodo húmedo.

Fenología de la floración y fructificación

A fin de efectuar una aproximación al patrón fenológico de *G. rigida*, se registró durante siete meses (de enero a julio), el número de flores y frutos producidos en 21 individuos.

Sistema reproductivo

Se hicieron tratamientos controlados de polinización de acuerdo con la metodología aplicada por Kearns y Inouye (1993) y Rosero (1997). Para la *autopolinización espontánea*, se aislaron botones recién abiertos sin efectuar ninguna manipulación en ellos hasta la formación del fruto. La *autogamia* consistió en tomar polen de una flor y depositarlo en el estigma de la misma flor aislándolos; la *xenogamia* consistió en coleccionar polen de una flor y depositarlo en el estigma de otra flor; y la *polinización natural* (control) consistió en marcar botones recién abiertos y dejarlos expuesto a los polinizadores. Para cada tratamiento aplicado cuantificamos la cantidad de frutos formados. Un análisis de varianza (ANOVA) fue utilizado para evaluar si existían diferencias entre los tratamientos de

polinización. El test de rangos múltiples (LSD) permitió establecer las medias que fueron significativamente diferentes entre los tratamientos.

Visitantes florales

Durante siete meses (de enero a julio) se realizaron observaciones de visitantes en flores abiertas de *G. rigida*, entre las 0600 y 1600hr por tres días consecutivos cada mes, con un total de 152 horas de observación. De las especies visitantes se tomó nota sobre la hora del día en que se efectuó la visita, duración de la visita, número de flores probadas y forma de hacerlo. Se usaron los criterios de frecuencia de visita, comportamiento y cargas de polen para designar los polinizadores.

A cada insecto visitante capturado se le colectaron las cargas de polen con gelatina glicerizada, las cuales fueron identificadas por medio del atlas palinológico de Bogotá et al. (1996) y por comparación con cargas de polen de especies vegetales colectadas en el área de estudio. Además, se les halló el porcentaje de granos de polen de *G. rigida* transportados del total de granos encontrados en las cargas. La relación entre las medidas morfométricas de las flores, como longitud y ancho de la corola (n=15), y longitud de la probóscide y ancho a la altura de la mandíbula de los abejorros (n=15), se estableció mediante un análisis de correlación de Spearman.

Crecimiento del tubo polínico

Para la observación del crecimiento de tubos polínicos se utilizaron flores a las que se les hicieron tratamientos de autopolinización manual y polinización cruzada, colectadas a las 24, 48 y 72 horas después de haber efectuado los tratamientos; los pistilos de dichas flores se fijaron en NaOH 9N y se calentaron a 60°C (de 10min a 1h aprox.) hasta que se ablandaron; posteriormente se lavó el material con agua destilada, se montó en lámina portaobjeto, y se aplicaron varias gotas de colorante azul de anilina. El material así procesado se observó en el microscopio óptico y se realizó el conteo de los tubos polínicos que llegaron al ovario en cada tratamiento (modificado de Martin, 1959).

RESULTADOS

Biología floral

G. rigida presentó flores rosadas, gamopétalas, disposición péndula, ubicadas en inflorescencias en racimos que contienen en promedio 15 flores (n=30). La longitud promedio de la corola fue de 8.5 ± 0.7 mm (n=77) y el ancho promedio de 2.3 ± 0.5 mm (n=70); mostró 10 estambres insertos en la base de la corola, donde también se encontraban los nectarios. El número promedio de óvulos por flor fue de 473 (n =15) (Tabla 1).

Tabla 1. Principales características de las flores de *G. rigida* Kunth del PNMR.

Color corola	Rosado
Longitud corola (\bar{x} mm \pm sd)	8.5 \pm 0.78 (n = 77)
Diámetro corola (\bar{x} mm \pm sd)	2.3 \pm 0.5 (n = 69)
Nº inflorescencias/individuo (\bar{x})	7
Nº de flores/inflorescencia (\bar{x})	15
Color polen	Blanco
Longevidad floral	5 días
Receptividad estigmática	3 días
Nº Óvulos por flor	473 (n = 15)

El tiempo de vida de las flores fue de aproximadamente cinco días, de los cuales los tres primeros la flor fue receptiva, al igual que los botones próximos a ántesis.

Volumen y concentración de néctar: las flores secretaron las mayores cantidades de néctar en horas de la mañana con un volumen promedio de 2.4 μ L entre las 1030-1100h y una concentración de azúcar del 15%; una mínima producción se dio entre las 1230-1300h (0.2 μ L). A partir de las 1400h cesó completamente la producción (Figura 1).

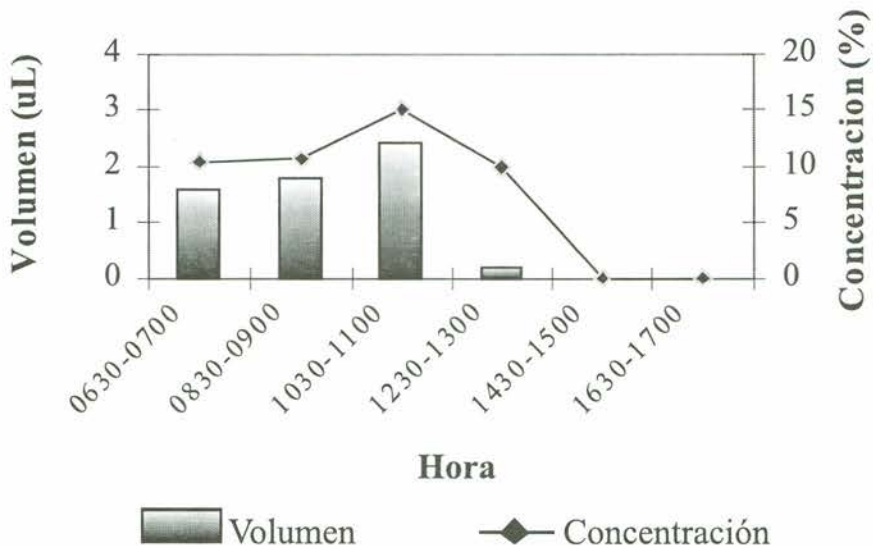


Figura 1. Registro de volumen y concentración promedio de néctar por horas en 40 flores de *G. rigida* Kunth en el PNMR, Boyacá.

Al comparar la época seca con la húmeda (Figura 2), no se encontraron diferencias significativas en cuanto al volumen de néctar producido por las flores de *G. rigida* (Test de Kolmogorov – Smirnov 0.33; $P > 0.05$)

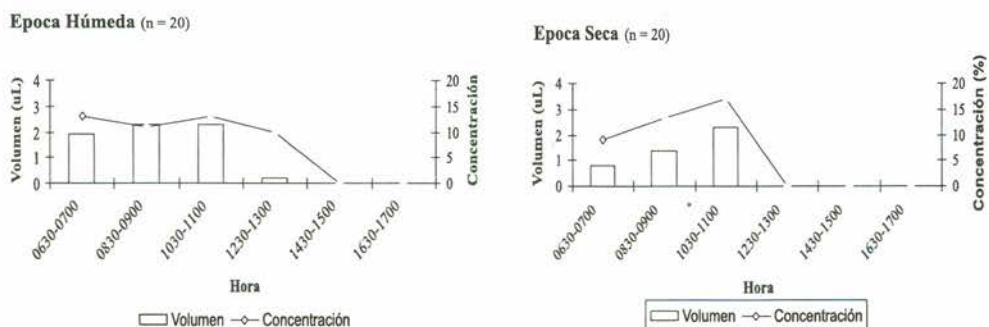


Figura 2. Registro de volumen y concentración promedio de néctar por horas durante las épocas húmeda y seca en el PNMR, Boyacá.

Los individuos de *G. rigida* seleccionados presentaron sus más altas producciones de flores en los meses de enero y febrero, con un total de 388 y 260 flores respectivamente; coincide con unos de los meses de menor precipitación del año. La mayor producción de frutos ocurrió en los meses de marzo y abril con un total de 448 y 326 frutos respectivamente (Figura 3).

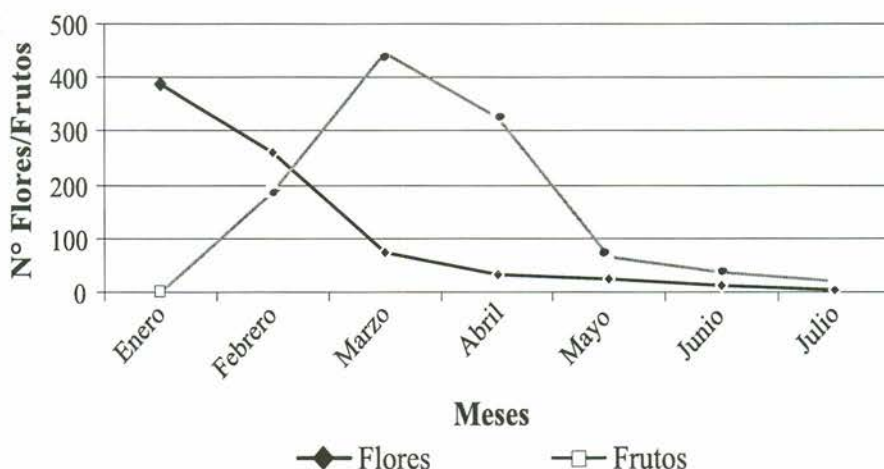


Figura 3. Cantidad total de flores y frutos producidos por los 21 individuos de *G. rigida* Kunth, durante los meses de registros, en el PNMR, Boyacá. (Flores: $\bar{X} = 114 \pm 19.2$ y Frutos $\bar{X} = 1.154 \pm 20.6$).

Sistema reproductivo.

Tratamientos de polinización y crecimiento del tubo polínico: los cruzamientos controlados mostraron que la proporción de frutos formados por xenogamia y polinización natural (90 y 74% respectivamente) fueron relativamente mas altos que la proporción de frutos formados por autogamia y autopolinización espontánea (67 y 69% respectivamente) (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de los experimentos de polinización aplicados a flores de *G. rigida* Kunth en el PNMR, Boyacá.

Tratamiento	Nº de flores	Nº de frutos formados	% de frutos formados
Autogamia	30	20	67
¹ AuE	355	246	69
Xenogamia	30	27	90
² PolN	265	195	74

¹Autopolinización espontánea.

²Polinización natural (Control).

Al aplicar el ANOVA, se encontraron diferencias significativas entre los diferentes tratamientos de polinización ($F=12.81$; $P<0.05$; Gl: 4; nivel de confianza = 95%).

En cuanto a la observación del crecimiento de los tubos polínicos en los tratamientos de autogamia y xenogamia, colectados a las 24, 48 y 72h, se pudo determinar que el crecimiento de los tubos polínicos de las flores de *G. rigida* inicia antes de las 24 horas. Aunque no todos los tubos polínicos llegaron al ovario, la cantidad de tubos que alcanzaron el ovario fecundaron los óvulos y provocaron la formación del fruto. La cantidad de tubos polínicos que llegan al ovario para los tratamientos de autogamia y xenogamia es aproximadamente, 53 y 58, respectivamente.

Visitantes florales

Frecuencia de visita y horarios de actividad: durante el periodo de estudio, tres especies de abejorros (*Bombus hortulanus* Friese, *Bombus rubicundus* Smith y *Bombus funebris* Smith) de las nueve registradas para Colombia (Lievano *et al.* 1994), y el colibrí, *Metallura thyrianthina*, visitaron a las flores de *G. rigida* (Anexo 3).

Se contabilizaron en total 114 visitas realizadas a flores de *G. rigida*. La frecuencia más alta fue de *B. hortulanus* (59.64%; n=68), seguida por *B. rubicundus* (28.94%; n=33); mientras que *B. funebris* (6.14% n=7) y *M. thyrianthina* (5.26%; n=6) tuvieron la frecuencia más baja (Figura 4).

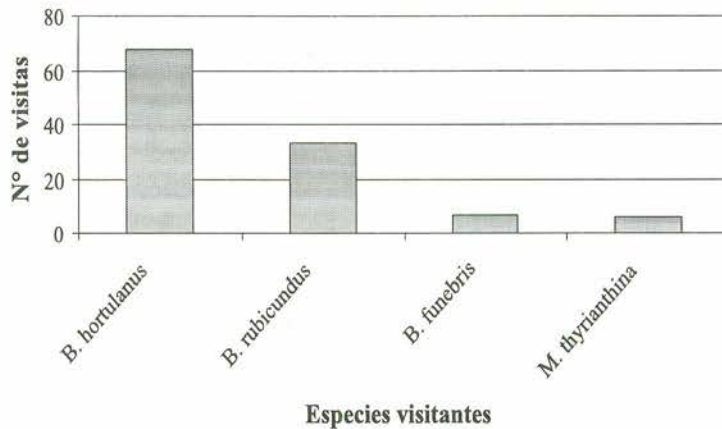


Figura 4. Frecuencia visitas de los principales visitantes florales de *G. rigida* Kunth en el PNMR, Boyacá.

La hora de actividad de los visitantes iniciaba por lo general a las 0640h y terminaba alrededor de las 1400h. Se observó a individuos de *B. rubicundus* visitar las flores de *G. rigida* entre las 1500h y 1600h (solo cinco visitas observadas).

B. hortulanus iniciaba sus visitas a las 0700h, pero sus picos de actividad se presentaban a las 0800h y 1100h; por su parte, *B. rubicundus* iniciaba su actividad a las 0640h, y los picos más altos se concentraban a las 0700h; y *B. funebris* comenzaba a las 0740h y sus mayores picos de actividad se presentaban a las 0900h. Las seis únicas visitas de *M. thyrianthina* fueron realizadas entre las 0800 y las 1000h (Figura 4).

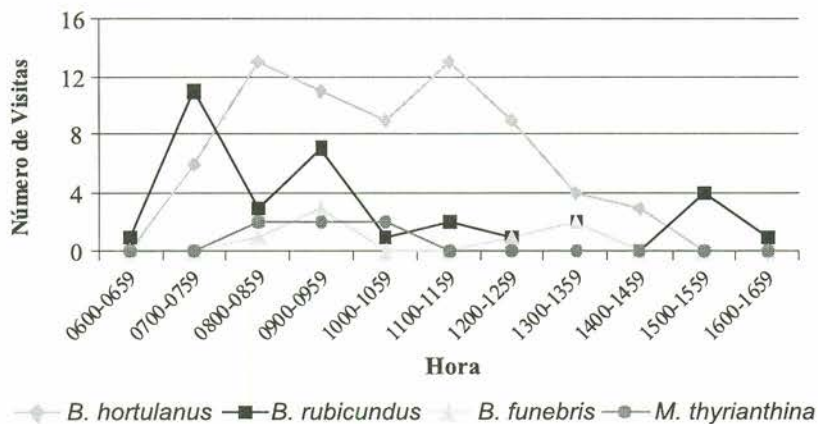


Figura 4. Horas de actividad de los visitantes de *G. rigida* Kunth en el PNMR, Boyacá.

En general la actividad de los visitantes estuvo influenciada por las condiciones climáticas, ya que en los días lluviosos y de poca intensidad lumínica, la visita de los abejorros fue muy baja.

Comportamiento de los polinizadores: *B. hortulanus* y *B. rubicundus* fueron los principales polinizadores de *G. rigida*. Estos se posaban sobre la inflorescencia, caminaban hacia la boca de la corola de las flores y finalmente introducían la probóscide para extraer el néctar; el polen y la glosa entraron en contacto tanto al introducir como al retirar la probóscide de la corola; algunos abejorros se caían de la flor cuando estaban visitando las plantas. Durante la colecta de polen, *B. rubicundus* hacía vibrar las flores al emitir una especie de zumbido, mientras que al visitarlas por néctar sólo introducía su probóscide sin emitir algún sonido.

B. hortulanus fue el que probó el mayor número de flores por cada visita (15); la duración en promedio de cada visita fue alrededor de 18 seg. *B. rubicundus* se demoraba en promedio alrededor de 38 seg. en cada visita, tiempo durante el cual probaba alrededor de 7 flores. Estas especies visitaban varias flores de un mismo individuo, antes de volar hacia otra planta. No se presentaron interacciones agresivas entre los visitantes florales.

De acuerdo con el análisis de correlación se encontró conexión significativa entre la profundidad de la corola de *G. rigida* y la longitud de la probóscide de *B. hortulanus* ($r_s = 0.9748$, $P < 0.05$; $n = 15$ flores y $n = 15$ individuos); al igual que al relacionar la profundidad de la corola con la longitud de la probóscide de *B. rubicundus* ($r_s = 0.9958$, $P < 0.05$; $n = 15$ flores y $n = 15$ individuos).

Al analizar la relación entre el ancho de la corola con el ancho de la cabeza a la altura de la mandíbula de *B. hortulanus*, se encontró una conexión fuerte entre estas dos variables ($r_s = 0.8502$; $P < 0.05$); este mismo comportamiento se observó al relacionar el ancho de la corola y el ancho de la cabeza a la altura de la mandíbula de *B. rubicundus* ($r_s = 0.9309$; $P < 0.05$).

Cuando la oferta de flores y el volumen de néctar disminuye en las flores de *G. rigida*, los abejorros visitan otras especies de plantas como *Gaultheria anastomosans*, *Vaccinium* sp., *Disterigma* sp., *Befaria resinosa*, *Gaiadendron punctatum* y *Tibouchina grossa*.

Cargas de polen: *B. hortulanus* y *B. rubicundus* portaron entre 2 y 6 especies diferentes de granos de polen, dentro de los cuales se destacan *Palicourea* sp., *Diplostephium* sp., *B. resinosa*, *P. guascencis*, *G. punctatum* y *T. grossa* (Anexo 4).

El mayor porcentaje de granos de polen de *G. rigida* en las cargas polínicas de los abejorros correspondió con el período de máxima producción de flores de la planta (85% del total de granos), mientras que en los meses de baja producción solo se encontró un 15% de granos de polen en los abejorros.

DISCUSIÓN

Biología floral

G. rigida presenta flores gamopétalas, lo que implica que el acceso a los recursos ofrecidos por la planta sea más restringido (Sargent 2004). Neal *et al.* (1998) señalan que este tipo de flores son apetecidas por abejorros. Además, el color rosado y la cantidad elevada de óvulos por flor ($\div = 473$) que presentan las flores, también han sido reconocidos como atractivos para estas abejas (Macior 1981; Ramírez 1995).

Las flores de *G. rigida*, de acuerdo al largo y ancho de las corolas (8.5 y 2.3mm respectivamente), encajan dentro de la categoría de corolas medianas y delgadas propuesta por Cuervo (2002) para especies polinizadas por abejorros. Algunas otras características florales como presentar longevidad y receptividad estigmática prolongada (Tabla 1), encontrarse en parches florales y ofrecer como recursos néctar y polen, se interpretan como un atractivo para los polinizadores, que aumenta las visitas por individuo y asegura la deposición de polen en el estigma de las flores visitadas, lo que ocasiona en algunos casos la fecundación de los óvulos.

La disposición de las flores de *G. rigida* en inflorescencias (racimos) es característico de especies generalistas, según lo planteado por Heinrich y Raven (1972), y Bolten y Feinsinger (1978). Ellos señalan que las especies generalistas con frecuencia presentan flores agrupadas, mientras que las especialistas tienden a estar dispersas. Sin embargo, al abrir pocas flores por día y de acuerdo con la morfología de las flores de *G. rigida*, se restringe el acceso a unos pocos visitantes.

Volumen y concentración de néctar: la mayor producción de néctar en horas de la mañana, se ajusta al horario en el cual se registró la mayor cantidad de visitas por parte de los abejorros, lo que permite la obtención de recursos alimenticios por parte de estas abejas.

Se evidenció una disminución del volumen de néctar en las flores de *G. rigida* a partir de las 1230h cuando disminuyó la visita de los abejorros, lo que concuerda con lo planteado por Cruden *et al.* (1983), citados en Grases y Ramírez (1998), quienes señalan que una vez alcanzada la máxima secreción de néctar de las flores, se presenta un cese de dicha producción y se inicia posteriormente la reabsorción de este cuando los polinizadores son inactivos.

En general, la producción de néctar de *G. rigida* es baja, lo que concuerda con lo planteado por Frankie *et al.* (1983), quienes señalan la baja producción de néctar como característica de flores polinizadas por abejas. Esta condición promueve un mayor número de visitas a las flores y un mayor flujo de polen, debido a que los abejorros pueden volar grandes distancias para visitar una planta con bajo contenido de néctar, lo que ocasiona una transferencia de polen a mayores distancias, y

permite la polinización cruzada (Pike 1978, Waddington 1980, citados en Maloof y Inouye 2000).

La baja concentración de néctar de las flores ($\pm = 15\%$), característica poco común en flores polinizadas por abejas, pues según Frankie *et al.* (1983) las especies polinizadas por estas tienden a superar el 24% de concentración, se constituye como un mecanismo empleado por *G. rigida* para promover la visita a un mayor número de flores.

El no encontrarse una diferencia significativa entre época seca y húmeda en cuanto al volumen de néctar producido, sugiere que no se presentó una dilución significativa de néctar durante los periodos lluviosos, pues probablemente la disposición péndula de las flores evita que se diluya el néctar cuando ocurren las lluvias.

Fenología de la floración

Lemus-Jiménez y Ramírez (2002); Rathcke y Lacey (1985), mencionan que las variaciones en la precipitación, entre otros factores, determinan la floración y fructificación de las especies vegetales. Al presentar *G. rigida* la mayor producción de flores en uno de los periodos de menor precipitación, favoreció la alta actividad de los polinizadores *B. hortulanus* y *B. rubicundus* y por consiguiente una alta producción de frutos, lo que concuerda con lo observado por Fagua y Bonilla (2005) en el Parque Natural Chingaza.

Por otra parte, *G. rigida* presentó un periodo de floración largo lo que facilitaría la polinización cruzada y maximizaría la reproducción de los individuos. Además, en ambientes con baja disponibilidad de recursos, como los páramos, las floraciones largas permiten a los individuos ir acumulando nutrientes necesarios para desarrollar las flores y madurar los frutos (Primack 1985). La producción de frutos se inició a finales de la época seca y principios de la época lluviosa, periodos favorables para el completo desarrollo de los frutos y la germinación de las semillas.

Sistema reproductivo

Tratamientos de polinización y crecimiento del tubo polínico: *G. rigida* es autocompatible, aunque también necesita de vectores bióticos, principalmente insectos (abejorros) para la polinización cruzada, lo cual ha sido reportado para otras especies del género (e. g. Pojar 1974, Stevens 1976, Middleton 1991, citados en Luteyn 1995, y Mirick y Quinn 1981).

El porcentaje de frutos formados por xenogamia y polinización natural fueron relativamente más altos que el porcentaje de frutos formados por autogamia y autopolinización espontánea (Tabla 2), sin embargo al ocurrir formación de frutos en los tratamientos de autogamia y autopolinización espontánea, se revela la importancia de los dos modos de polinización en la reproducción de *G. rigida*.

El inicio del crecimiento de los tubos polínicos y la llegada de estos al ovario antes

de las 24h luego de la polinización en los tratamientos de autogamia y xenogamia, es otro aspecto que ratifica dicha importancia, y permite a la planta emplear menos tiempo en el proceso de fecundación de los óvulos (Anexo 2).

Snow (1986 citado en Ramírez 1995), menciona que especies con numerosos óvulos requieren una mayor deposición de polen en el estigma de las flores que la requerida por especies uniovuladas. Sin embargo, Cruden (1977) señala que de dos a siete granos de polen por óvulo son suficientes para maximizar la producción de semillas. Si tenemos en cuenta que hubo un alto porcentaje (74%) de frutos formados en el tratamiento de polinización natural, podemos deducir que los abejorros depositan la suficiente cantidad de granos de polen en los estigmas de las flores durante sus visitas, lo que permite el proceso de crecimiento de los tubos polínicos y posterior fecundación de los óvulos.

Visitantes florales

Frecuencia de visita y horarios de actividad: durante el periodo de estudio, tres especies de abejorros (*Bombus hortulanus* Friese, *Bombus rubicundus* Smith y *Bombus funebris* Smith) de las nueve registradas para Colombia (Lievano *et al.* 1994), y el colibrí *M. thyrianthina*, visitaron las flores de *G. rigida* (Anexo 3). El conteo de solo tres especies de abejorros en las visitas a *G. rigida* puede estar relacionado con el origen holártico del género *Bombus* (Michener 1990, citado en Cuervo 2002) y con la alta riqueza de especies que se encuentran en las zonas templadas comparada con las zonas tropicales (Lievano *et al.* 1994).

Es probable que la baja frecuencia de *B. funebris* se deba a que esta especie sea más abundante en otros períodos del año; ya que según Gómez (2002), en especies generalistas se pueden presentar fluctuaciones en la abundancia de los visitantes entre años o dentro de un único período reproductivo de la planta; lo que podría corroborarse al realizar observaciones en períodos diferentes a los abarcados en este estudio.

Por otra parte, *G. rigida* es una planta que por su baja producción de néctar presenta poco atractivo para la mayoría de colibríes, lo cual puede explicar la menor tasa de visitas de *M. thyrianthina* a las flores de esta. Las visitas observadas pudieron ser ocasionadas por la escasez de recursos de los que se alimenta esta especie cuando *G. rigida* se encuentra en su más alta producción de flores; ya que en los períodos en que se presentó buena oferta floral simultánea entre especies ornitófilas y *G. rigida*, el colibrí no visitó a esta última.

Los picos de actividad de los visitantes estuvieron relacionados con las horas de producción de néctar de las flores de *G. rigida* y con las condiciones climáticas presentes; fueron más activos en los períodos donde se presentaron las temperaturas más altas del día, hecho que concuerda con lo señalado por González *et al.* (2005), quienes afirman que en horas de la mañana, durante los períodos más calientes del día, la actividad de las abejas es mayor.

Comportamiento de los polinizadores: *B. hortulanus* y *B. rubicundus* fueron catalogados como los principales polinizadores de *G. rigida* en el PNMR. También han sido registrados en el Parque Natural Chingaza (Cundinamarca) como polinizadores de algunas especies vegetales, principalmente de las familias Asteraceae y Scrophulariaceae (Cuervo 2002).

De conformidad con los parámetros mencionados por Gómez (2002) y Maloof y Inouye (2000) para determinar los principales polinizadores de una especie vegetal, las características que permitieron establecer que *B. hortulanus* y *B. rubicundus* son los principales polinizadores de *G. rigida* fueron la mayor frecuencia de visitas, el número de flores visitadas, el comportamiento en cada visita y las cargas de polen transportadas; además, el ancho y la longitud de la corola en relación a la longitud de la probóscide, y el ancho de la cabeza a la altura de la mandíbula de los abejorros, indican que existe una correspondencia morfológica que permite el acceso de estos últimos a las flores de *G. rigida*.

Mientras forrajean, los abejorros se posan bajo una inflorescencia y visitan múltiples flores; la abandonan cuando el recurso alimenticio baja críticamente (Hodges, 1985; citado en Maloof y Inouye 2000). Durante este comportamiento los abejorros entran en contacto con el polen de las flores, el cual es transportado y depositado en el estigma de la próxima flor que visitan. Esta particularidad en el transporte de polen permite que se dé la polinización cruzada, mientras que se promueve la autogamia al depositar el propio polen sobre el estigma de la misma flor tanto al introducir como al retirar la probóscide de la corola.

También se encontró polen de *G. rigida* en otras partes del cuerpo de los abejorros, especialmente en la corbícula, hecho que sugiere que estas especies igualmente colectan polen para sus colonias; comportamiento que es observado por Ramírez (1989) en algunas especies de una comunidad arbustiva tropical de la Alta Guayana venezolana.

El comportamiento vibratorio durante la colecta de polen por parte de *B. rubicundus* ha sido observado también por Thorp (2000) y Cuervo (2002), quienes señalan que esta conducta al visitar las flores cuando forrajea por polen, permite que se presente un vínculo más estrecho con la flor.

El hecho de que un polinizador invierta más tiempo en una visita (en una flor) contribuye a una mayor deposición de polen sobre el estigma; mientras que un beneficio de los polinizadores al permanecer un tiempo más corto en cada flor, es que más flores son visitadas por unidad de tiempo (Cruden *et al.* 1983, citados en Maloof y Inouye 2000). Este puede ser el caso de *B. rubicundus* y *B. hortulanus* respectivamente, los cuales contribuyen cada uno de una forma particular en la polinización de la especie.

Uno de los mecanismos para que no hayan existido interacciones agresivas intensas entre *B. hortulanus* y *B. rubicundus*, fue la diferencia en el horario de actividad,

que coincide con lo observado por Cuervo (2002) para estas mismas especies en el Parque Natural Chingaza (Cundinamarca).

Cuando la oferta de flores y el volumen de néctar disminuye en las flores de *G. rigida*, los abejorros visitan otras especies de plantas cercanas, lo cual indica que no existe una especialización marcada por parte de las especies de *Bombus*. Esto es favorable para los abejorros, ya que al visitar un amplio conjunto de plantas aumentan las probabilidades de visitar flores cuya producción de polen puede ser abundante.

Cargas de polen: el mayor porcentaje de granos de polen de *G. rigida* en las cargas polínicas de los abejorros correspondió con el período de máxima producción de flores de la planta; situación que permite inferir que las plantas sincronizan sus épocas de floración en el año para ofrecer a sus polinizadores una fuente permanente de néctar y polen durante todo el año (Amaya *et al.*, 2001).

Es posible que los abejorros polinizadores perciban el daño realizado por algunos insectos herbívoros (Anexo 5), ya que evitaron visitar aquellas flores que presentaban corolas perforadas por los predadores, al asociar la presencia del daño a una reducción de la cantidad de recursos disponibles (néctar y polen).

Asociación abejorro-flor: la relación encontrada entre la profundidad de la corola de *G. rigida* y la longitud de la probóscide de *B. hortulanus* y *B. rubicundus*, concuerda con lo mencionado por Abrahamovich *et al.* (2001) quienes señalan que las especies del género *Bombus* tienen la probóscide suficientemente extendida para polinizar flores con corolas largas y acceso restringido. Sin embargo, Inouye y Kato (1992, citados en Cuervo 2002), afirman que el ancho de la cabeza a la altura de las mandíbulas es una variable igual de importante que la longitud de la probóscide para determinar el grado de acceso de un abejorro a una flor particular.

Es así como estas dos variables (longitud de la probóscide y ancho de la cabeza a la altura de la mandíbula) pueden determinar la capacidad de *B. hortulanus* y *B. rubicundus* para alcanzar el néctar de las flores de *G. rigida*; ya que el ancho de la cabeza a la altura de la mandíbula determina el acceso a la flor, mientras que la correspondencia entre la longitud de la probóscide y la profundidad de la corola indica que las dos especies de abejorros pueden acceder al lugar donde se encuentra el néctar.

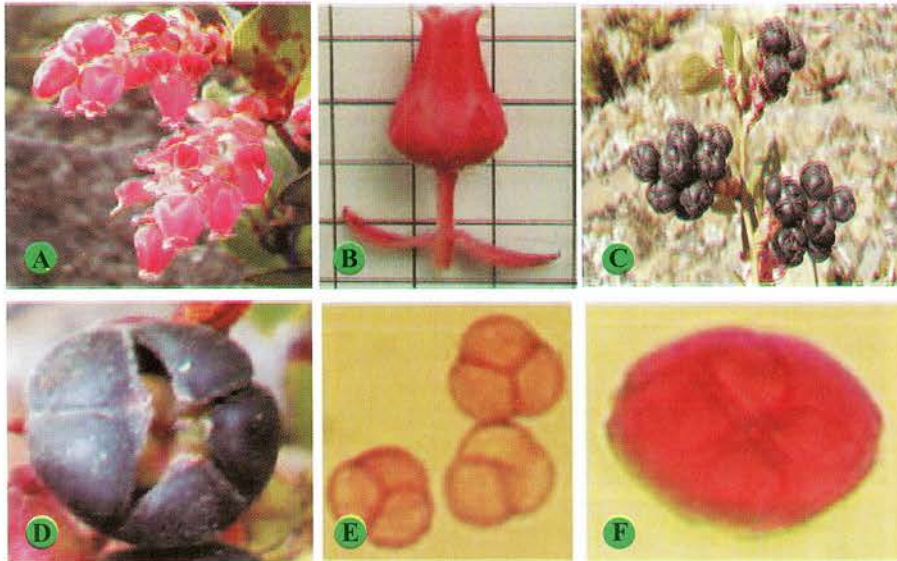
Adicionalmente se observó que al visitar a *G. rigida*, *B. hortulanus* y *B. rubicundus* resbalaban y caían de algunas flores. Laverty (1994) afirma que el grado de complejidad de algunas flores puede dar lugar a errores en la manipulación, tales como: áreas probadas de la flor diferentes a aquellas en las que se encuentran los nectarios, aterrizaje en áreas incorrectas de la flor, adopción de posiciones inusuales en la flor (al revés) y caídas de la flor.

AGRADECIMIENTOS

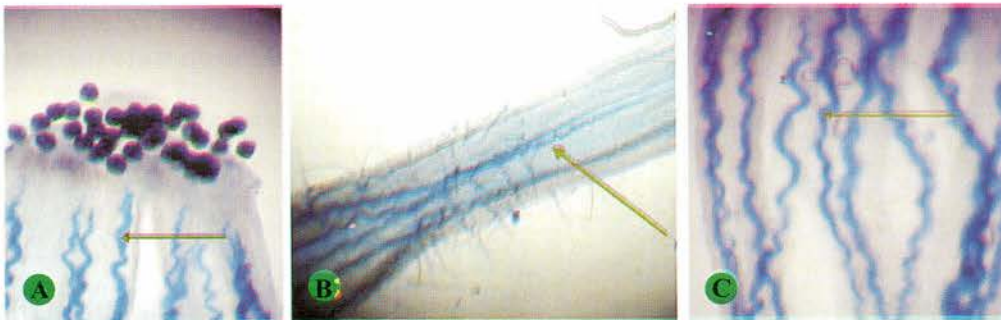
A CORPOBOYACÁ y la DIN (UPTC) por la financiación del trabajo y por el aporte de reactivos para la realización de la fase de laboratorio. A la UPTC, Escuela de Biología y Herbario por el préstamo de las instalaciones, equipos y bibliografía. A BIOPLASMA, por el préstamo del microscopio de fluorescencia. A Mayer Lagos, Wilson Álvaro, Mónica Medina, Mónica Díaz y dos revisores anónimos por sus valiosos aportes y sugerencias a una versión preliminar del documento. A Sandra Obando por el protocolo para el desarrollo del laboratorio del crecimiento del tubo polínico. A Nelson Salinas, por la identificación del material vegetal. Al profesor Rodolfo Ospina, por la determinación de las abejas. A David Sánchez por la determinación de los insectos.

ANEXOS

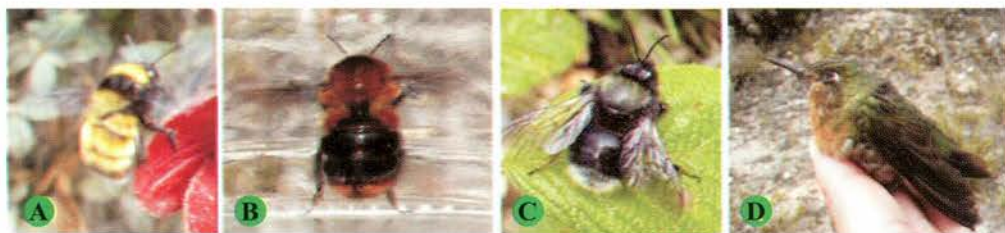
ANEXO 1. (A) Inflorescencia, (B) Flor, (C) Infrutescencia, (D) Fruto, (E) Granos de polen vista polar, (F) Grano de polen vista ecuatorial de *G. rigida* en el PNMR, Boyacá.



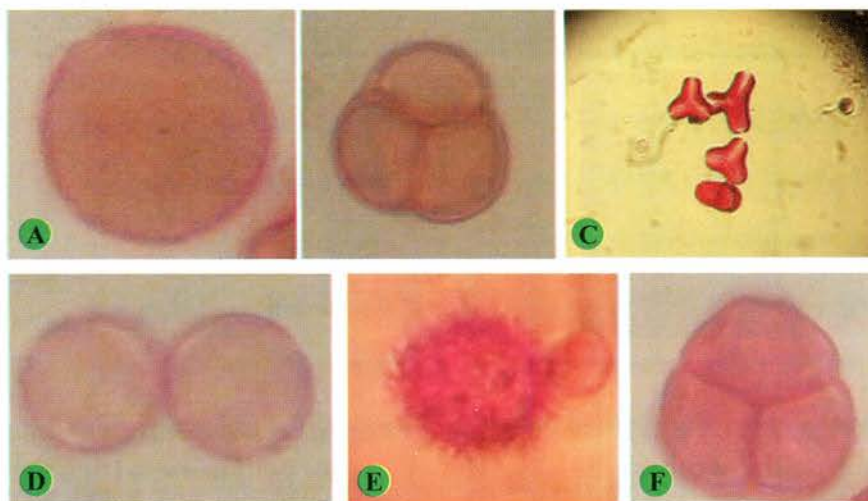
ANEXO 2. Pistilo de *G. rigida* visto en el microscopio óptico. (A) Inicio del crecimiento de los tubos polínicos, (B) y (C) Tubos polínicos a lo largo del estilo. Las flechas señalan los tubos polínicos. (Aumento objetivo 10X B-D y 40X A-C. Tinción: Azul de anilina).



ANEXO 3. Visitantes de *G. rigida* durante el periodo de observaciones; (A) *B. hortulanus*, (B) *B. rubicundus*, (C) *B. funebris* y (D) *M. thyrianthina*.



ANEXO 4. Granos de polen de algunas de las especies vegetales encontradas en las cargas polínicas de los polinizadores. (A) *Palicourea* sp., (B) *B. resinosa*, (C) *G. punctatum*, (D) *T. grossa*. (E) *Diplostephium* sp., y F. *P. guascencis*. (Aumento 100X).



ANEXO 5. Daños ocasionados por algunos insectos predadores de las flores de *G. rigida* en el PNMR. (A) Daño en botones. (B) Daño en flores recién abiertas. (C) Daño en flores de más o menos tres días de abiertas y (D) Daño en fruto maduro.

