



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**Mecanismos de la reproducción sexual
relacionados con la coexistencia de *Puya trianae*
y *Puya nitida* (Bromeliaceae) en el Parque
Nacional Natural Chingaza**

Manuela Restrepo Chica

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias
Área Curricular de Biología
Posgrado en Ciencias
Bogotá, Colombia
2015

**Mecanismos de la reproducción sexual
relacionados con la coexistencia de *Puya trianae*
y *Puya nitida* (Bromeliaceae) en el Parque
Nacional Natural Chingaza**

Manuela Restrepo Chica

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de

Magister en Ciencias – Biología

Directora

Maria Argenis Bonilla Gómez Ph. D.

Línea de Investigación

Ecología

Grupo de investigación

Biología de Organismos Tropicales (BIOTUN)

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Área Curricular de Biología

Maestría en Ciencias-Biología

Bogotá, Colombia

2015

*A mis padres y a mi familia,
que me incentivan día a día
a explorar las maravillas de la vida
con dedicación, academia y amor.*

Todo lo que necesitas está en ti

Agradecimientos

Al Programa de Jóvenes Investigadores e Innovadores de Colciencias, a la Dirección de Investigación sede Bogotá (DIB) y a la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia por la financiación de esta investigación dentro de la convocatoria No 566 del año 2012 (Convenio 0729 de 2012).

A la Universidad Nacional de Colombia, al programa de Maestría en Ciencias–Biología y a sus profesores por sus enseñanzas y por la posibilidad de hacer parte de su comunidad académica.

A la profesora Maria Argenis Bonilla Gómez por acogerme en su laboratorio, por su asesoría y apoyo permanente durante toda la maestría y en el desarrollo de la investigación y a motivarme a continuar con el estudio de la ecología.

Al Grupo de Investigación de Biología de Organismos Tropicales de La Universidad Nacional (BIOTUN) especialmente a Carolina Becerra por sus aportes al documento y a mis compañeros Alejandra Franco, Angélica Gallego, Alfonso Pineda, Laura Machuca y Eliana Martínez, por sus comentarios y sugerencias a la investigación.

A la Subdirección de Gestión y Manejo de Áreas Protegidas de Parques Nacionales Naturales de Colombia y especialmente al Parque Nacional Natural Chingaza por darme el permiso de investigación DEC 309/2000 para el trabajo de campo y a sus funcionarios, Ingrit, Oscar, Ramiro, Iban, Don Gus y Nasly, por acompañarme en este proceso.

A los asistentes de campo, Alejandro Pinto, Adrián Vásquez, Juan Camilo Ríos, Adhín Muñoz, Gina Díaz, Camilo Arias, Natalia Ossa, Diego Ortiz y Mateo Gutiérrez quienes me acompañaron y me colaboraron con la toma de datos en campo y me hicieron la estadía más amable en campo.

Al profesor Gary Stiles del Instituto de Ciencias Naturales y al Grupo de Ornitología de la Universidad Nacional de Colombia (GOUN) por el préstamo de equipos y el acceso a la colección de aves.

Al profesor Cástor Guisande González de la Universidad de Vigo (España) por su asesoría en el diseño de muestreo y los análisis estadísticos.

A Valentina Nieto Fernández por la realización de las ilustraciones.

A los fotógrafos Juan Diego Castillo, Juan José Arango, Juan Pablo López y Adhín Muñoz por el préstamo de las fotografías de aves.

A mis padres, Alba Nelly Chica y Rodrigo Restrepo, a mi familia y a mis amigos por su apoyo constante y compañía en este reto profesional y personal.

Resumen

Se evaluaron diferentes mecanismos de la reproducción sexual que se relacionan con la coexistencia de *P. nitida* y *P. trianae* en una zona del páramo del Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia. Se realizaron salidas de campo durante un año donde se registraron aspectos de la biología floral, reproducción sexual, fenología floral, fructificación y visitantes florales de ambas especies. Tanto *P. nitida* como *P. trianae* son parcialmente autoincompatibles, presentan morfología floral adecuada a la ornitofilia pero con diferencias significativas en tamaño y longitud de las estructuras reproductivas; están separadas espacialmente siendo dominantes cada una en diferente altitud y hábitat; florecen en épocas distintas del año mostrando una clara separación temporal del patrón de floración. Comparten dos especies de aves que por sus diferencias en morfología corporal pueden acoplarse a las flores para portar el polen en diferentes partes de su cuerpo permitiendo que haya una separación del polen y sea transportado a la especie de planta correcta en cada visita. Dichos mecanismos florales, temporales y espaciales definen a estas plantas como dependientes de los polinizadores y permiten explotar el servicio de polinización por *P. nitida* y *P. trianae* exitosamente, contribuyendo a la coexistencia entre estas especies y mitigando los efectos negativos que puedan tener en el flujo de polen, exocruzamiento y éxito en la reproducción sexual.

Palabras clave: *Páramo, Andes, Colombia, Mecanismos de Coexistencia, Reproducción Sexual, Puya.*

Abstract

I evaluated the sexual reproduction mechanisms related to the coexistence of *P. nitida* and *P. trianae* at a region of the National Natural Park Chingaza, Colombia. I did field trips during one year and registered diverse aspects of their floral biology, sexual reproduction, floral and fruit phenology, and their floral visitors. Both, *P. nitida* and *P. trianae*, present partial self-incompatibility, similar floral morphology fitting to ornithophily but with differences in size and reproductive structures longitude; are separated spatially being dominants in different altitude and habitats; bloom in different times of the year indicating clearly a temporal separation on bloom patterns. Plants share visits from two bird species and because of their body differences can be adjusted to the flowers to place the polen on different parts of their bodies and transport it to the correct plant in each visit. All these floral, temporal and spatial mechanisms define both plant species as dependent of pollinators and enable the use of the pollinators by *P. nitida* and *P. trianae* successfully, allowing coexistence among these two bromeliads, decreasing negative effects that may have in the pollen flow, outcrossing and finally, in their fitness and the permanence of the populations in these ecosystems.

Key words: *Páramo, Andes, Colombia, Coexistence mechanisms, Sexual Reproduction, Puya.*

Contenido

Agradecimientos	VII
Resumen.....	X
Abstract	XI
Lista de figuras.....	XIV
Lista de Tablas.....	XVI
Introducción.....	1
1. Marco teórico	5
1.1 Coexistencia.....	5
1.2 Coexistencia, nicho y diversidad.....	8
1.3 Interacción planta–polinizador, competencia y coexistencia ..	10
2. Estado del arte	15
3. Planteamiento del problema.....	25
3.1 Preguntas de investigación	25
3.2 Hipótesis	25
4. Objetivos	27
4.1 Objetivo General.....	27
4.2 Objetivos Específicos.....	27
5. Métodos	29
5.1 Área de estudio	29
5.2 Especies de estudio	31
5.3 Descripción de los parches y rosetas	34
5.4 Biología floral	35
5.4.1 Morfología floral.....	35
5.4.2 Sistema de reproducción sexual.....	35
5.5 Fenología floral y fructificación	36
5.6 Visitantes florales	38
6. Resultados.....	43
6.1. Biología floral.....	43

6.1.1 Morfología floral.....	43
6.1.2 Sistema de reproducción sexual.....	45
6.2 Descripción de parches y rosetas	46
6.3 Fenología floral y fructificación	49
6.4 Visitantes florales.....	53
7. Discusión	63
7.1 Biología floral.....	63
7.1.1 Morfología Floral	63
7.1.2 Sistema reproductivo	67
7.2 Distribución espacial de <i>P. nitida</i> y <i>P. trianae</i>	70
7.3 Floración y fructificación de <i>P. nitida</i> y <i>P. trianae</i>	72
7.4 Visitantes florales.....	75
8. Conclusiones y recomendaciones.....	83
8.1. Conclusiones.....	83
8.2 Recomendaciones.....	84
9. Bibliografía.....	87

Lista de figuras

Figura 5-1: Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia.	30
Figura 5-2: Promedio multianual de precipitación en el Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia.	31
Figura 5-3: Hábito de las poblaciones de <i>P. nitida</i> y <i>P. trianae</i> en la localidad de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.....	33
Figura 5-4: Transecto de muestreo y distribución espacial de los parches <i>Puya nitida</i> y <i>Puya trianae</i>	35
Figura 6-1: Flor y estructuras reproductivas masculina y femenina de A) <i>P.</i> <i>nitida</i> y B) <i>P. trianae</i> en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.	44
Figura 6-2: Porcentaje de frutos formados en los tres tratamientos de polinización manual realizados en <i>P. nitida</i> y en <i>P. trianae</i> , en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.....	46
Figura 6-3: Diagrama de cajas de la longitud de la inflorescencia (A) y del tamaño de la roseta medida a partir de la hoja más larga (B) de <i>P. trianae</i> y <i>P.</i> <i>nitida</i> en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.....	47
Figura 6-4: A. Porcentaje de solapamiento espacial y B. separación altitudinal entre las poblaciones estudiadas de <i>P. nitida</i> y <i>P. trianae</i> en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.....	48

Figura 6-5: Floración de <i>P. nitida</i> y <i>P. trianae</i> comparado con el patrón de precipitación en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.....	50
Figura 6-6: Número de botones y flores abiertas mensual de <i>P. trianae</i> y <i>P. nitida</i> eliminando el efecto de la longitud de la inflorescencia en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.	51
Figura 6-7. Fenología de fructificación de <i>P. nitida</i> y <i>P. trianae</i> con respecto al patrón de precipitación en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia. ..	52
Figura 6-8: Visitantes florales de <i>P. nitida</i> y <i>P. trianae</i> en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.	54
Figura 6-9: Registros totales de las visitas por aves a A) <i>P. nitida</i> y a B) <i>P. trianae</i> en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.....	55
Figura 6-10: A) Comportamiento al momento de realizar la visita en <i>Pterophanes cyanopterus</i> . B) Comportamiento al momento de realizar la visita en <i>Diglossa humeralis</i>	57
Figura 6-11: Frecuencia de visitas por las aves registradas en los diferentes horarios del día a <i>P. nitida</i> en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.....	59
Figura 6-12: A) <i>Chalcostigma heteropogon</i> visitando las flores de <i>P. nitida</i> y de B) <i>P. trianae</i> . C) <i>Pterophanes cyanopterus</i> visitando las flores de <i>P. nitida</i> y D) de <i>P. trianae</i> en el sector de Siecha en el PNN Chingaza, Colombia.....	61

Lista de Tablas

Tabla 5-1: Tratamientos de polinización realizados en las poblaciones de <i>P. nitida</i> y <i>P. trianae</i> en la localidad de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.....	36
Tabla 5-2: Parámetros para describir la fenología de la floración y fructificación de <i>Puya trianae</i> y <i>P. nitida</i> a nivel de flor, inflorescencia y población en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.....	37
Tabla 6-1: Medidas morfométricas de las flores de <i>P. nitida</i> y <i>P. trianae</i> en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.....	44
Tabla 6-2: Duración de la visita y número de flores probadas por visita de las aves registradas a las flores de <i>Puya nitida</i> y <i>P. trianae</i> en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.....	58

Introducción

Las comunidades vegetales representan la base de un complejo de interacciones simultáneas con los demás organismos. Dentro de estas, las interacciones planta–planta son un factor importante para entender la heterogeneidad ambiental, la cual influye en la diversidad de especies que coexisten. Debido a que las especies difieren en su funcionamiento de acuerdo con las condiciones físicas y bióticas, las que presentan una diferenciación de “nicho” coexisten siendo dominantes a través de paisajes heterogéneos (Wright 2000; Cody y Diamond 1975 y Whittaker 1975, citados por Levine y Rees 2002).

Las especies similares ecológicamente y que comparten recursos, coexisten indefinidamente debido a que tienen rasgos morfológicos o procesos ecológicos que reducen la competencia o la previenen. Ligeras diferencias en la morfología, fisiología, o los rasgos de historia de vida pueden reducir la competencia entre especies dividiendo su espectro compartido de recursos en niveles de tiempo y/o espacio (Dudgeon *et al.* 1999).

Las diferencias en los rasgos morfológicos permiten que las plantas utilicen los diversos recursos de manera exitosa. Los nutrientes, luz y agua son primordiales para el crecimiento y establecimiento de las especies vegetales (Silvertown 2004); no obstante, las plantas también requieren otros recursos como los polinizadores, donde los animales visitantes ya sean mamíferos, aves o insectos, son una parte fundamental para el éxito reproductivo de las plantas que visitan (Levin y Anderson 1970).

Las diversas especies de plantas que habitan en una comunidad a menudo son visitadas por los mismos animales y presentan eventos fenológicos en tiempos simultáneos, lo que las lleva a recurrir a mecanismos o estrategias que dividan el recurso y permitan un aprovechamiento de los polinizadores de manera exitosa evitando o disminuyendo la competencia (Levin y Anderson 1970).

Entre dichos mecanismos se encuentran los aspectos fenológicos a nivel espacial tales como la distribución y la densidad de la floración de cada especie en la comunidad. También están los aspectos temporales, tales como las épocas de floración, el modo de floración y los horarios de producción de recompensas como néctar o polen (Stiles 1975). Con estos mecanismos las especies de la comunidad vegetal dividen el servicio de polinización, favorecen un mayor número de visitas por parte de los polinizadores y permiten que se efectúen los procesos de reproducción sexual en las plantas (Stiles 1978b; Rathcke 1988a, 1988b; Murcia y Feisinger 1996).

La partición de los recursos también está influenciada por condiciones ambientales que pueden ser favorables o desfavorables al momento de obtenerlos. Cuando la comunidad de plantas y de polinizadores es grande es muy probable que algunas plantas se especialicen para algunas especies de visitantes o viceversa (Stiles 1975; Kessler y Krömer 2000; Gutiérrez 2005; Tschapka y von Helversen 2007; Sargent y Ackerly 2008; Galarda y Sazima 2012; Pauw 2013).

En sitios del trópico con condiciones climáticas extremas como las zonas altoandinas y entre éstas el páramo, las comunidades de plantas están adaptadas para soportar un “verano todos los días, invierno todas las noches” (Rundel, Smith y Meinzer 1994), ya que se presentan cambios de temperatura, precipitación, vientos, radiación solar y nubosidad que oscilan durante el día y

Introducción

la noche de manera continua y abrupta (Smith y Young 1987; Rundel *et al.* 1994).

En este sentido, la riqueza de especies y sobre todo de animales puede verse afectada por la elevación y las condiciones ambientales drásticas de los páramos, lo que genera que a mayor altitud la disponibilidad de polinizadores disminuya, por ende, las plantas que requieren de animales para efectuar sus procesos de reproducción se ven afectadas debido a la escasez de éstos, lo que las lleva a compartir dicho recurso (Gutiérrez 2005; Steinacher y Wagner 2010).

Las comunidades de colibríes juegan un papel fundamental en las interacciones planta-animal en regiones específicas del trópico tanto en tierras bajas (Stiles 1975, 1979; Marín-Gómez 2014) como en alta montaña (Gutiérrez y Rojas 2001; Gutiérrez 2005; Cronk y Ojeda 2008). En los páramos, éste grupo de aves cobra especial importancia debido a sus atributos tales como el vuelo a largas distancias y a diferentes altitudes, la agudeza visual y la capacidad de soportar las condiciones climáticas, son cualidades que otros animales como los insectos no presentan ya que disminuyen considerablemente su actividad y diversidad por la dificultad de desplazarse en éste hábitat (Cruden 1972; Snow y Snow 1980; Gutiérrez 2005).

De acuerdo a lo anterior, los páramos andinos de Colombia presentan una alta endemidad en fauna y flora debido a dichas condiciones climáticas (Miranda-Esquivel, Rangel y Roa-Fuentes 2001; Vargas y Pedraza 2003). Se ha observado que hay especies de plantas similares que coexisten y que por ende comparten los polinizadores; de esta manera, deben presentar mecanismos de la reproducción sexual que favorezcan la coexistencia, ya sea en aspectos temporales y/o espaciales que de cierta manera contribuyan a que

los visitantes florales realicen su función de polinizadores y aumenten el éxito reproductivo de dichas especies de plantas.

En esta investigación se estudiaron a una escala local, diferentes mecanismos de la reproducción sexual de *Puya trianae* y *Puya nitida* relacionados con la coexistencia y la partición del servicio de polinización en estas dos especies de bromelias terrestres exclusivas de las zonas andinas de páramo, en el Parque Nacional Natural Chingaza, Cundinamarca, Colombia.

Se describió la biología floral y el sistema de reproducción sexual de *P. trianae* y *P. nitida*, se determinaron los aspectos de la fenología floral a diferentes niveles y se identificaron los visitantes florales con el fin de proponer los polinizadores potenciales de ambas especies de plantas y determinar los aspectos que influyen en su coexistencia y partición del recurso del polinizador.

1. Marco teórico

1.1 Coexistencia

Las comunidades son conjuntos de poblaciones de especies que ocurren en el mismo espacio y tiempo e interactúan constantemente (Begon *et al.* 2006). Estas interacciones ecológicas son fundamentales para el mantenimiento de las especies (Chesson 2000) y dentro de estas, la coexistencia es una de las que permiten el aprovechamiento de los recursos de una manera exitosa disminuyendo efectos negativos que comprometan la supervivencia de los organismos en la comunidad (Tokeshi 1999).

La coexistencia se define como el proceso por el cual las especies de una comunidad que requieren las mismas condiciones ambientales y ecológicas, y utilizan los mismos recursos, pueden sobrevivir y permanecer en tiempo y espacio debido a diversas estrategias que disminuyen o evitan la competencia y la exclusión por parte de otras especies más competitivas (Levin y Anderson 1970; Dudgeon *et al.* 1999; Chesson 2000; Silvertown 2004; Polechová y Storch 2008).

La coexistencia depende de diversos factores ecológicos e históricos de las especies; éstas recurren a diversas estrategias relacionadas con los rasgos de historia de vida, distribución y abundancia que les permite vivir en simpatria con las demás especies en la comunidad. Por otro lado, los procesos evolutivos como los mecanismos de especiación, permiten establecer las

especies que coexisten y los espacios geográficos donde habitan (Mathias y Chesson 2013).

Existen dos tipos de coexistencia principales: la coexistencia competitiva, y la coexistencia no competitiva (Tokeshi 1999; Amarasekare 2003). Cuando se habla de coexistencia competitiva se hace referencia a que la competencia es un factor importante que define el grado de coexistencia entre las especies, es decir, hay competencia permanente y la coexistencia es considerada como el estado en el cual esos efectos de la competencia son resistidos, con un riesgo de que al final ocurra la exclusión competitiva (Tokeshi 1999).

Es difícil diferenciar entre coexistencia competitiva y no competitiva, sin embargo, en términos de funcionalidad sí difieren. Según Tokeshi (1999), la coexistencia no competitiva es posible si las especies que co-ocurren han tenido nichos diferentes desde antes de encontrarse y han permanecido así hasta la actualidad; también, si las especies similares que se sobreponen en sus nichos siempre se han prevenido de tener altas densidades demográficas por otros factores externos y por ende, los rasgos competitivos asociados a la escasez del recurso, nunca se han manifestado. Por último, las especies pueden coexistir sin evidencia de competencia cuando éstas han vivido en relaciones de comensalismo o cooperación, evitando el conflicto de intereses con respecto a la supervivencia.

Además de lo dicho anteriormente, la competencia también pudo haber sido importante en un pasado, determinando en gran medida la estructura y dinámica de la comunidad actual (Connell 1980). Sin embargo, debido a que ese grado de competencia es difícil de medir en campo, se trabaja con los mecanismos y factores actuales que permiten la coexistencia de las especies tales como la morfología, comportamiento, rasgos de historia de vida y uso de los recursos a nivel espacial y temporal, los cuales pueden dar inferencias

Marco teórico

de la posible competencia que influyó en la divergencia de las especies actuales (Rojas – Nossa 2005).

La coexistencia en competencia es de gran importancia en la ecología debido a que las especies interactúan constantemente y desarrollan mecanismos que les permite mitigar la competencia a corto o largo plazo, ya sea en ecosistemas homogéneos o heterogéneos (Chesson 2000; Amarasekare 2003; Mathias y Chesson 2013). En el sentido estricto, se requiere incrementar la competencia a nivel intra-específico respecto de la competencia a nivel inter-específico, lo que permite que haya una diferenciación de desempeño en los diferentes ejes del nicho que conlleven a la coexistencia indefinida (Amarasekare 2003; Silvertown 2004; Dammhahn y Kappeler 2008).

Esta diferencia en la competencia intra e inter-específica puede darse por dos motivos principales: i) en ambientes homogéneos, los rasgos de historia de vida de las especies pueden ser más fuertes que la interacción con las otras especies, siendo la última poco significativa para generar competencia entre las especies involucradas, lo que favorece la agrupación intra-específica y la segregación inter-específica y, por otro lado, ii) en ambientes heterogéneos, las especies pueden estar sometidas constantemente a cambios ambientales que sean más fuertes que sus rasgos de historia de vida, permitiendo la coexistencia entre las especies debido a que el ambiente y la competencia generan covarianza (Amarasekare 2003; Chesson 2000).

Un ejemplo de lo descrito anteriormente se observa en un estudio realizado por Dammhahn, M y P. Kappeler (2008) a una comunidad de dos especies de lémures (*Microcebus murinus* y *M. berthae*) en Madagascar. Documentaron los patrones a pequeña escala de estas dos poblaciones y registraron los posibles mecanismos de su coexistencia. Como resultados encontraron que estas dos

especies consumen los mismos recursos alimenticios y presentan una ecología similar; sin embargo, los rasgos de sus historias de vida y su comportamiento son diferentes, lo que permite que haya una exclusión espacial a nivel local y, esto es debido principalmente, porque *M. murinus* presenta una filopatría entre las hembras y un apareamiento grupal de las hembras parientes; esto lleva al patrón agregado de dicha especie y aumenta la competencia intra-específica más que la inter-específica, promoviendo de esta manera la coexistencia con otras especies de *Microcebus* con ecología similar.

1.2 Coexistencia, nicho y diversidad

En los ambientes heterogéneos, las especies están sometidas a variaciones espaciales y temporales del ecosistema, lo que a su vez conduce a que las especies respondan de diferentes maneras a estos cambios, llevando a que el mecanismo principal de coexistencia en las especies sea el “efecto almacenamiento” (“*The storage effect*”). El ecólogo Peter Chesson en varios estudios ha definido este mecanismo como “las diversas respuestas que dan las especies a las variaciones ambientales, lo que permite la separación de nichos y en efecto, la diversidad” (Chesson 1985, 1994, 2000; Snyder y Chesson 2003; Mathias y Chesson 2013).

Uno de los aspectos más importantes y comunes para mantener la diversidad es la coexistencia de especies con ecología similar en el mismo espacio regional (Chesson 2000; Palmer, Stanton y Young 2003; Leibold y McPeck 2006). Esta coexistencia depende grandemente de la utilización del nicho por las especies. El nicho ambiental tiene aspectos tanto temporales como espaciales, con consecuencias en la coexistencia de las especies y en la estabilidad del ecosistema en función del cambio ambiental (Chesson, Pacala y Neuhauser 2001).

Las especies difieren en la utilización del recurso en términos de “cuándo” y “dónde” ellas lo explotan (Amarasekare 2003). De esta manera, las respuestas a las variaciones del nicho permiten que cada especie sea exitosa en unos ejes del nicho mientras que otras especies se desenvuelven en otros simultáneamente, disminuyendo o evitando la competencia por la explotación de un recurso limitado que podría llevar a la exclusión (Dudgeon *et al.* 1999).

En este ámbito, las especies que coexisten se caracterizan porque hay una separación en el nicho, es decir, exhiben patrones y estrategias de explotación de los recursos que les permiten coexistir en una comunidad de manera indefinida (Dudgeon *et al.* 1999; Silvertown 2004; Leibold y McPeck 2006). Diferencias en morfología, fisiología, rasgos de historia de vida y comportamiento son algunos mecanismos de coexistencia (Dudgeon *et al.* 1999).

MacArthur (1958) estudió el comportamiento de forrajeo de cinco especies de reinitas del género *Dendroica* (actualmente denominado *Setophaga*) con tamaños y alimentación muy similar. A partir de evaluar detalladamente su ecología de forrajeo, anidación y aspectos de su abundancia y densidad poblacional, encontró que estas especies pueden coexistir debido a que, aunque consumen el mismo recurso, lo hacen en diferentes sitios o en diferentes tiempos, denominando a esto “partición de recursos”, un mecanismo de gran importancia para la coexistencia de especies congénicas o muy similares en su ecología.

La partición de recursos puede ser definida como cualquier diferencia en la utilización del recurso entre las especies en cuestión; por ejemplo, las especies generalistas y especialistas, las cuales se sobrelapan en el uso del recurso, pero

la forma en que lo usan es diferente. Por otro lado, esta partición del recurso puede darse a diferentes escalas, por ejemplo en el hábitat, en el tipo o tamaño del alimento, o en el tiempo, como las escalas estacionales (Tokeshi 1999).

Cuando dos o más especies coinciden en la utilización de un recurso, es importante evaluar el grado de solapamiento, ya que esclarece la organización de la comunidad y los patrones de coexistencia de las especies; independientemente de si hay una relación entre el solapamiento y la competencia, un grado específico de éste solapamiento da indicios de qué procesos pueden estar involucrados en el establecimiento de la coexistencia de las especies presentes (Tokeshi 1999).

A partir de lo anterior, se han desarrollado investigaciones que corroboran y soportan la partición de recursos como un aspecto clave en la coexistencia, así como en temas de especialización, coevolución, plasticidad fenotípica y mantenimiento de la diversidad en los ecosistemas (Seligmann 1999; Bazzaz y Catovsky 2001; Pauw 2013; Susuki y Arita 2014).

1.3 Interacción planta–polinizador, competencia y coexistencia

Las interacciones planta–planta en las comunidades permiten la coexistencia de éstas por medio de diversos mecanismos. Debido a que las especies difieren en su funcionamiento de acuerdo con las condiciones físicas y bióticas, una separación de nicho permite la coexistencia entre estas y permanecer a través de paisajes heterogéneos (Wright 2000; Cody y Diamond 1975 y Whittaker 1975, citados por Levine y Rees 2002). Las plantas que se encuentran en condiciones simpátricas, a menudo, utilizan los mismos recursos tales como espacio, nutrientes y luz, pero también servicios

provistos por animales tales como la polinización y la dispersión de semillas (Silvertown 2004; Morales y Traveset 2008).

La polinización es un proceso ecológico donde las plantas proveen a los visitantes florales recompensas como néctar y polen con el fin de que estos faciliten la reproducción de las plantas dispersando el polen a sus conespecíficos (Mitchell *et al.* 2009). No obstante, existen interacciones negativas o positivas que influyen en el éxito reproductivo de las especies vegetales debido a cambios en la calidad y la cantidad de la polinización (Brown y Mitchell 2001; Brown, Mitchell y Graham 2002; Bell, Karron y Mitchell 2005; Moragues y Traveset 2005; Theiss, Keparth, e Ivey 2007; Morales y Traveset 2008; Mitchell *et al.* 2009).

La competencia por la polinización ha sido un tema importante en el estudio de las interacciones ecológicas entre las plantas y sus polinizadores. Su estudio comprende varias disciplinas, desde el comportamiento animal hasta la morfología de la planta y trae a referencia las distintas perspectivas ecológicas y evolutivas que dominan el campo de la biología de la polinización moderna (Mitchell *et al.* 2009).

Esta competencia puede conllevar a una divergencia en los rasgos florales o en los patrones de floración de las especies de plantas simpátricas. La selección mediada por el polinizador sobre los rasgos florales varía entre ambientes, por ende, cualquier factor que influencie el comportamiento, la abundancia o la diversidad de los polinizadores, incluyendo la densidad de la población de la planta o la presencia de competidores por la polinización, puede influir en los cambios de selección por los polinizadores. Si esos ambientes varían sobre una escala local y están conectados por el flujo de genes, entonces, se hace necesario medir la selección en múltiples ambientes

para observar cómo evolucionaron los rasgos florales de acuerdo con el uso del servicio del polinizador (Caruso 2000).

Por otro lado, la especialización floral o los polinizadores especialistas pueden aumentar la transferencia de polen conespecífico, pero muchas plantas son visitadas por polinizadores generalistas o comparten morfologías florales entre congéneres, lo que conduce a una partición del servicio del polinizador (Theiss *et al.* 2007).

A partir de esto, se han descrito las estrategias que presentan las plantas para mantener la coexistencia y aprovechar el servicio del polinizador exitosamente; rasgos en su morfología floral, horarios y cantidad de producción de recompensas, épocas de floración y abundancia de la floración son algunos aspectos importantes para explicar las interacciones con sus visitantes que varían en la cantidad y calidad de la visita de acuerdo con estos rasgos (Levin y Anderson 1970; Stiles 1975; Brody 1997; Mitchell *et al.* 2009).

Se han realizado trabajos desde décadas atrás donde se muestran aspectos de la morfología y fenología de las plantas que pueden estar influenciados por la competencia mediada por el polinizador y que pueden dar indicios de que son características que permiten la coexistencia entre las especies (Levin y Anderson 1970; Stiles 1975; Waser 1978; Murray *et al.* 1987; Brody 1997; Sakai, Kato e Inoue 1999; Caruso 2000; Palmer *et al.* 2003; McDade y Weeks 2004; Aizen y Vásquez 2006; Ghazoul 2006; Taylor y White 2007; Theiss *et al.* 2007; Pérez, León y Muñoz 2012; Hornung-Leoni, Gonzáles-Gómez y Troncoso 2013).

Un trabajo destacado es el realizado por Stiles, G. (1975), quien realizó un estudio de los aspectos de la ecología, floración, fenología y polinización por aves en nueve especies del género *Heliconia* en un bosque de Costa Rica. De acuerdo con sus resultados concluyó que las especies de *Heliconia* son visitadas por dos grandes grupos de aves, ermitaños y no ermitaños, y de acuerdo con su morfología y modo de explotar el recurso del néctar, puede reducir la competencia entre las plantas por el servicio de la polinización, y entre las aves por el recurso de néctar.

A su vez, observó que las plantas polinizadas por ermitaños muestran un patrón secuencial en sus floraciones que no se sobreponen, mientras que las especies que son polinizadas por los colibríes no ermitaños, se diferencian a nivel espacial, presentándose unas en zonas de claros y otras dentro el bosque. Además de esto, las heliconias presentaron variación en su morfología floral, rasgo que favoreció la deposición del polen en diferentes partes del cuerpo de un mismo polinizador, lo que disminuye o evita la transferencia interespecífica de polen.

Por último, encontró que rasgos de la biología floral de las plantas como coloración o calidad del néctar permitieron generar diferencias en la preferencia por un ave al momento de visitar las flores, favoreciendo la especialización entre estos y reducir en algún grado el solapamiento entre los visitantes florales.

Otro trabajo más reciente (Pauw 2013) describe cómo la polinización puede facilitar la coexistencia en las comunidades de plantas. En este estudio, el autor describió diversas hipótesis relacionadas con el uso del recurso del polinizador y sus diferencias que se relacionan con la coexistencia de las especies interactuantes.

Explicó cómo la competencia intra e inter-específica puede generar coexistencia por medio del control poblacional y de los mecanismos que las plantas pueden desarrollar para explotar el recurso de manera óptima. Asimismo, describió las ventajas y desventajas que puede tener una floración masiva en una comunidad de plantas, donde éstas se favorecen debido a un aumento en la atracción de diversos polinizadores sin llegar a generar competencia por este servicio. Enfatizó en la importancia que tiene la separación de nicho como mecanismo de coexistencia, ya que las distintas maneras en que se explota el recurso llevan a su vez a una mayor probabilidad de que se establezcan más especies en la comunidad.

Por último, concluyó que la polinización ofrece una solución parcial al tema de coexistencia, principalmente porque provee una diversidad de recursos potencialmente limitantes (ej: diferentes especies de insectos), así como diferentes niveles de especificidad (síndromes de polinización). Los cambios en la polinización están asociados al 25% de los eventos de divergencia en las plantas. Esta alta incidencia puede ser explicada en parte si la adaptación a diferentes polinizadores no solo resulta en el aislamiento reproductivo, sino que trae simultáneamente diferenciación ecológica en las especies capaces de coexistir.

2. Estado del arte

La familia Bromeliaceae es nativa del Neotrópico, con unas especies distribuidas al sur de Estados Unidos y algunas en África (Fischer y Araujo 1995; Krömer, Kessler y Herzog 2006). Es un ensamble diverso de especies que han radiado en ambientes físicamente extremos, desde terrestres a epífitos, en climas mésicos a totalmente xéricos y desde el nivel del mar a hábitats alpinos (Ranker *et al.* 1990). Esta familia está compuesta por tres subfamilias (Bromelioideae, Tillandsioideae y Pitcairnioideae) las cuales se diferencian principalmente por los hábitos de las especies y sus mecanismos de dispersión de semillas (Fischer y Araújo 1995).

Las bromelias se han caracterizado por presentar un amplio rango de polinizadores donde se incluyen las aves, los murciélagos y los insectos (Kessler y Krömer 2000; Tschapka y von Helversen 2007; Galarda y Sazima 2012). Se han realizado estudios enfocados en las diversas interacciones que presentan las especies de bromelias con los animales que las visitan y polinizan. A su vez, se ha propuesto que la diversificación de Bromeliaceae y la familia de colibríes Trochilidae ha sido paralela, debido a que estos polinizadores son los más importantes para las especies de esta familia de plantas, representando cerca del 85 % de los vectores de polen de las especies de bromelias en las diferentes comunidades vegetales estudiadas (Machado y Semir 2006).

2.1 Estudios a nivel de comunidad

Dentro de las principales investigaciones en el neotrópico que abarcan temas de interacciones a nivel de comunidad entre las especies de bromelias y sus polinizadores, se encuentra la realizada por Buzato, I. Sazima y M. Sazima (2000), donde estudiaron durante cuatro años la composición florística, los atributos florales y la fenología de las especies de plantas nativas en tres bosques tropicales a diferente elevación en el Sureste de Brasil, así como la composición, ocurrencia y comportamiento de los colibríes visitantes a las especies de plantas. Encontraron que la familia Bromeliaceae fue la más importante en la flora polinizada por los colibríes, principalmente en tierras bajas cerca del mar. Se concluye que esta familia de plantas es de gran importancia para la comunidad de colibríes de la zona y favorecen la polinización y fecundación de las flores de bromelias siendo los principales vectores de polen en esta familia.

Kessler y Krömer (2000) estudiaron la correlación ecológica de los modos de polinización con las bromelias de 74 sitios de bosque, comparando la elevación, humedad, precipitación y otros aspectos ambientales con respecto a la co-variación de los diversos modos de polinización que puedan evidenciar las bromelias estudiadas. De acuerdo con su forma de vida, fisiología y morfología, las especies de bromelias se ubicaron en diferentes grupos y se describieron con su modo de polinización. La ornitofilia fue el modo de polinización predominante en los sitios de mayores elevaciones, siendo los colibríes los principales visitantes y polinizadores y las especies del género *Pyua*, las bromelias más abundantes en estas regiones; la entomofilia fue predominante en las bromelias de zonas de menor elevación con épocas secas marcadas y la quiropterofilia se asoció a las bromelias de hábitats húmedos y tropicales.

No obstante lo anterior, se evidenciaron en diferentes proporciones todos los modos de polinización en las elevaciones estudiadas y no hubo una correlación significativa entre los factores ambientales evaluados con respecto a estos modos de polinización, lo que dificulta establecer una relación causal directa entre la familia Bromeliaceae con respecto al hábitat donde se encuentran las especies y al tipo de polinización que presentan.

Machado y Semir (2006), estudiaron durante dos años, los patrones de floración y los atributos florales de las bromelias ornitófilas, al igual que el uso de las flores por los colibríes en una región de la Mata Atlántica del Brasil.

En dicho trabajo se encontró que las especies de bromelias ornitófilas estudiadas en esta región florecieron de manera secuencial y continua, con diferencias en la duración y la época de floración en algunas especies. A su vez, todas las bromelias fueron visitadas por una gran diversidad de especies de colibríes en diferentes épocas, resultado que explica que la competencia por los polinizadores entre las bromelias en el área de estudio puede ser minimizada, al igual que la posibilidad de hibridación interespecífica. Lo anterior concluye que los períodos de floración y los distintos tipos de ambientes donde ocurren las bromelias, parecen ser los principales medios de evitar la competencia entre los colibríes polinizadores.

De Queiroz y Galarda (2007), evaluaron la relación entre la fenología de las bromelias y sus colibríes en la Reserva Natural Salto Morato, Guaraqueçaba, en el Sureste de Brasil, con el fin de esclarecer aspectos del grado de especialización entre colibríes y bromelias y si ésta relación era producto de una red mutualista aleatoria. No encontraron relación entre el número de especies de bromelias florecidas con el número de colibríes visitantes en cada

mes, sugiriendo que la fenología de las bromélias no influye en la riqueza de colibríes de la zona.

Por otro lado, hubo una variación entre el número de visitas por una especie particular de colibrí a una especie particular de bromelia, revelando una relación generalista entre los colibríes y las bromelias de la zona de estudio. Sin embargo, las especies de colibríes que más visitaron las bromélias no son las más abundantes de la zona, lo que estaría explicando que la organización del ensamble entre colibríes y bromelias no está determinada por el azar y parece haber un nivel de organización en esta relación. Con estos resultados se refuerza la idea de que las relaciones evolutivas entre bromelias y colibríes no son más fuertes que otras redes de polinización.

Por último, Galarda y M. Sazima (2012) estudiaron la heterogeneidad y la distribución de los polinizadores de las bromelias del bosque en la estación Biológica Santa Lucía en el Sureste de Brasil. Evaluaron si los cambios espaciales a pequeña escala como la altitud y composición de la vegetación afectaban la distribución y los ensambles de polinizadores de las bromelias presentes en el sitio de estudio. La mayoría de especies de bromelias fueron polinizadas por colibríes, los cuales se presentaron con mayor riqueza en zonas de altas elevaciones, mientras que los insectos fueron más diversos en zonas bajas.

Asimismo, la heterogeneidad ambiental y de vegetación explicó la diversidad de polinizadores y sus comportamientos en las bromelias de la zona de estudio, visitando bromélias del sotobosque, en claros de bosque o en el dosel. Esto permite concluir que la heterogeneidad ambiental a pequeña escala encontrada en este estudio puede relajar la competencia entre los

polinizadores y puede explicar la alta diversidad de bromelias y polinizadores encontrada en los bosques del Atlántico brasileiro.

2.2 Estudios a nivel de población

Se han realizado estudios enfocados en los aspectos reproductivos de las plantas y sus interacciones, entre estos se encuentra el de Ferreira y M. Sazima (2003) donde evalúan la biología floral, fenología floral, el sistema reproductivo y los polinizadores de *Aechmea pectinata*, una bromelia dependiente de colibríes con flores inconspicuas. Verificaron si la tasa de visitas estaba relacionada con la producción de néctar producido por las flores y si el éxito reproductivo de esta especie estaba influenciado por su distribución espacial, observando el comportamiento del polinizador.

Encontraron una correlación positiva entre la producción del néctar con la tasa de visitas de los polinizadores, indicando que tanto la calidad como la cantidad de la recompensa es importante para mantener la atracción de las aves y por ende garantizar la reproducción sexual. Por otro lado, se observó que las plantas de crecimiento agregado tuvieron una menor tasa de producción de frutos en comparación con las plantas aisladas, indicando una relación con respecto al comportamiento del polinizador.

Las plantas que crecieron de manera agregada presentaron una mayor oferta de recursos para los polinizadores, promoviendo el territorialismo en algunas especies de colibríes e impidiendo que las especies ruterías visiten las flores y depositen polen de plantas distantes. A diferencia de las plantas aisladas, las cuales se favorecieron de un mayor número de visitas por colibríes ruteríos y de un mayor exocruce con polen foráneo, lo que indica que *A. pectinata* además de ser dependiente de los polinizadores, su éxito reproductivo

también se ve influenciado por la distribución espacial de sus individuos y de la dinámica de la comunidad de colibríes.

Fumero-Cabán y Meléndez-Ackerman (2007) investigaron la efectividad relativa de la polinización de los visitantes florales de *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae) en la Reserva Forestal Rio Abajo, Puerto Rico. Se demostró que, aunque esta planta tiene rasgos que demuestran una adaptación a las visitas por colibríes, las flores fueron frecuentadas por especies de otros grupos como el ave mielera *Coereba flaveola* y la abeja *Apis mellifera*.

Al tener en cuenta la morfología del visitante con respecto a la de la flor, los colibríes de pico largo fueron los más eficientes para depositar el polen. No obstante, cuando se tuvo en cuenta la frecuencia de visitas, el estimado de la efectividad de la polinización indicó que estos colibríes no fueron más eficientes que el resto de visitantes. Se concluyó que dichas estimaciones son aproximaciones parciales, ya que no se tuvo en cuenta la remoción y donación de polen que pueden ofrecer datos más claros acerca del éxito reproductivo de esta bromelia.

Por último, se demostró que las relaciones de *P. angustifolia* con sus polinizadores y demás visitantes es compleja, ya que la presencia de múltiples polinizadores puede estar seleccionando en contra o a favor de la especialización floral y en últimas ésta estaría determinada por “*trade-offs*” entre efectos negativos y positivos de las actividades de los visitantes sobre la reproducción de la planta.

Schmid *et al.* (2011) estudiaron la diversidad de los visitantes florales y su rol como polinizadores en la bromelia *Vriesea friburgensis* en Santa Catarina, Paraná y Rio Grande do Sul, Brasil. Durante cuatro años compararon los

hábitats de duna y bosque secundario. Evaluaron la biología floral, el sistema reproductivo y las visitas de los polinizadores. Las flores de *V. friburgensis* fueron visitadas con mayor frecuencia por insectos que por colibríes y la reproducción fue tanto por autopolinización, como por polinización cruzada.

Los dos tipos de reproducción sugieren que ambos grupos de visitantes están aportando tanto para la polinización cruzada por parte de los colibríes, como para la autopolinización por parte de los insectos. Esto permite concluir que en lugares donde hay una baja frecuencia de visitas por colibríes, los insectos pueden aportar a la reproducción sexual de *V. friburgensis* ya que se minimiza el riesgo a una pérdida completa de polinización en ausencia de los polinizadores legítimos. Por último, se resalta la importancia de esta especie de bromelia como fuente alimenticia para la comunidad de insectos en los sitios de estudio.

2.3 Estudios del género *Puya* en ecosistemas altoandinos

Uno de los géneros de bromelias más característicos que habitan las zonas altoandinas son las puyas. El género *Puya* pertenece a la subfamilia Pitcairnioideae, que se caracteriza por tener especies enteramente terrestres y con semillas aladas adaptadas a la dispersión por viento (Fischer y Araújo 1995).

Este género consta de 219 especies, ahora divididas en dos subgéneros (*Puya* y *Puyopsis*), los cuales están distribuidos desde Costa Rica hasta Chile, principalmente en la cordillera de los Andes, desde el nivel del mar hasta los 5000 m de altitud (Hornung–Leoni *et al.* 2013) y se encuentran frecuentemente en hábitats semixéricos a extremadamente xéricos (Chaparro y Mora 2003). Dentro de las investigaciones realizadas en especies de

bromelias en la alta montaña, se destacan algunos realizados principalmente en los bosques y páramos de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia.

Gutiérrez (2005) estudió durante dos años la ecología de la interacción colibrí – flor en relación con la distribución temporal de las épocas de reproducción, muda y movimientos poblacionales de colibríes y los patrones de oferta energética de las plantas polinizadas de bosque altoandino y subpáramo en Torca, Cundinamarca. Se registró a *Puya nitida* como una especie de subpáramo con una floración estacional importante para la obtención de recursos por parte de la comunidad de colibríes de la zona.

Salinas, Arana y Suri (2007) estudiaron la importancia de las flores *Puya raimondii* y *P. raubii* como fuente alimenticia en la comunidad de colibríes en una zona altoandina de Ancash, Perú. Encontraron como resultado diversas interacciones entre las flores y las aves visitantes, lo que refuerza otros estudios en la familia Bromeliaceae como fuente alimenticia para los colibríes y sobre todo para los de grandes altitudes donde la diversidad de plantas disminuye.

Hornung – Leoni *et al.* (2013) evaluaron la morfología floral, la producción de néctar y los tipos de visitantes en cinco especies de *Puya* (*P. alpestris*, *P. chilensis*, *P. coerulea*, *P. raimondii* y *P. venusta*) en Chile, Perú y Bolivia. Encontraron una fuerte relación entre la concentración del néctar, los apéndices estériles de las plantas y las especies de aves visitantes. *Puya venusta* y *P. coerulea*, las cuales no formaron apéndices y presentaron el néctar en altas concentraciones y poco volumen, fueron visitadas por colibríes, mientras que *P. alpestris* y *P. chilensis*, que formaron apéndices estériles y presentaron néctar en menores concentraciones y alto volumen, fueron visitadas en mayoría por aves paserinas generalistas como gorriones; *P. raimondii* por otro lado,

presentó una producción de néctar en altas cantidades y altas concentraciones, siendo visitada tanto por colibríes como por gorriones.

Lo anterior resalta la importancia de la morfología de la plantas y las flores, así como la calidad y cantidad de la recompensa floral como características que relacionan fuertemente los diversos polinizadores de las especies de plantas tanto generalistas como especialistas en estos ecosistemas.

García-Meneses y Ramsay (2012) realizaron un estudio acerca del éxito reproductivo de *Puya hamata* con respecto al patrón espacial de la planta y al comportamiento del polinizador en una zona de páramo en la frontera entre Colombia y Ecuador. Encontraron que en plantas aisladas y de borde de parche hubo un mayor número de visitas por parte de aves ruterías, a diferencia de las plantas en grandes parches donde predominó la visita por aves territoriales.

Por otro lado, evidenciaron que la densidad de los parches no afectó el número de flores, frutos y semillas por fruto, pero sí la viabilidad y germinación de las semillas, siendo mucho mayor en plantas aisladas y de parches pequeños que en plantas de parches grandes. Se concluyó que el contexto espacial define el éxito reproductivo de las plantas y el comportamiento de sus polinizadores, ya que el territorialismo puede reducir el flujo de genes entre los parches y a su vez disminuir el éxito reproductivo de cada parche.

Dentro de los estudios en Colombia, se encuentra el realizado por Chaparro (2005) quien estudió la biología reproductiva de la bromelia terrestre *Puya trianae* en el Parque Nacional Natural Chingaza. Determinó el sistema reproductivo, la fenología y el desarrollo floral en una población de esta

especie en el Páramo de Palacio. Observó que el pico de floración se da durante la época húmeda, las flores son hermafroditas y autocompatibles pero con protoginia incompleta, lo que permite a esta planta tener tanto polinización cruzada como autopolinización.

Mora *et. al.* (2005), estudiaron los rasgos de historia de vida de *Puya cryptantha* en una población ubicada en el Parque Nacional Natural Chingaza. Se caracterizó la supervivencia, la tasa de crecimiento, el tamaño reproductivo y el número de descendientes producidos clonal y sexualmente, así como el efecto del origen reproductivo de las rosetas sobre dichos rasgos. Concluyeron que *P. cryptantha* se caracteriza por una amplia variación en algunos rasgos de su historia de vida, donde la variación en la fecundidad se debe a la existencia de una relación alométrica entre el tamaño de la inflorescencia respecto al tamaño de los frutos; por otro lado, el único rasgo que tiene clara influencia sobre el origen reproductivo, es en el tamaño para reproducirse clonalmente debido a la probabilidad de supervivencia.

González, Urbano y Pianda (2010) estudiaron los patrones de la biología reproductiva de *Puya clava-herculis* y *Puya cryptantha* en dos zonas de páramo con diferente intervención en Nariño, Colombia. Mediante diferentes experimentos de polinización manual, se establecieron diferencias en el número, viabilidad y germinación de las semillas producidas así como el tipo de reproducción de cada especie.

Tanto *P. clava-herculis* como *P. cryptantha* mostraron altos índices de autocompatibilidad en los dos sitios de muestreo, lo que puede ser explicado por su longevidad, sus eventos de floración esporádicos y su baja tasa de visitas por parte de polinizadores. Dichos factores las obligan a tener un sistema de reproducción sexual alternativo como la autogamia. Este tipo de reproducción, aunque no les ofrece variabilidad genética, les garantiza la sobrevivencia de la siguiente generación.

3. Planteamiento del problema

Puya trianae y *Puya nitida* son dos especies de bromelias abundantes en el páramo de Chingaza, Cundinamarca. En éstas especies se ha reportado la reproducción asexual como un mecanismo que afecta el crecimiento de la población de manera diferencial (Chaparro y Mora 2003). Sin embargo, dado que estas especies coexisten, tienen hábito y aspectos reproductivos similares y comparten un recurso limitado como los polinizadores, deben existir mecanismos de la reproducción sexual que se relacionen con su coexistencia y por ende tengan un efecto sobre los patrones de la reproducción sexual de estas plantas.

3.1 Preguntas de investigación

3.1.1 ¿Qué mecanismos de la reproducción sexual de *Puya trianae* y *Puya nitida* están relacionados con su coexistencia en el PNN Chingaza?

- ¿Cómo es la biología reproductiva (sistema de reproducción sexual, biología floral, fenología floral) de las dos especies en estudio?
- ¿Quiénes son los visitantes florales y posibles polinizadores de las especies en estudio?

3.2 Hipótesis

Puya trianae y *Puya nitida* son dos especies de bromelias que al presentar similitud en su morfología floral y habitar en zonas contiguas, comparten el servicio de sus polinizadores. Parte de la coexistencia de dichas especies se favorece por diferencias en aspectos de su reproducción sexual en ámbitos

espaciales y temporales tales como la época, el modo y la abundancia de su floración; además, presentan diferencias en rasgos de su morfología y biología floral como antesis y longevidad.

4. Objetivos

4.1. Objetivo General

4.1.1 Evaluar los mecanismos de la reproducción sexual de *Puya trianae* y *Puya nitida* que permiten su coexistencia en el PNN Chingaza, Cundinamarca.

4.2 Objetivos Específicos

4.2.1 Describir la biología floral e identificar el sistema de reproducción sexual de *Puya trianae* y *P. nitida* en una zona del PNN Chingaza.

4.2.2 Identificar los aspectos de la fenología floral y fructificación de las dos especies en estudio.

4.2.3 Identificar los visitantes florales y establecer los posibles polinizadores de las especies en estudio.

5. Métodos

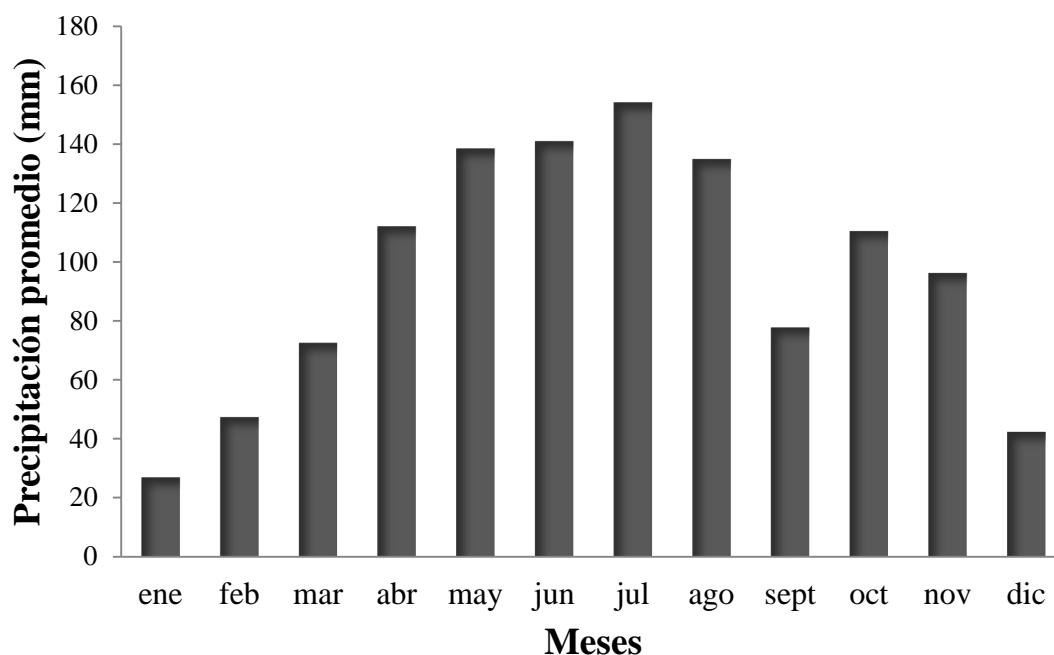
5.1. Área de estudio

Este estudio se realizó durante 10 meses entre abril de 2013 y febrero de 2014 en el Parque Nacional Natural Chingaza, un área protegida adscrita a la Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia (UAESPNN).

El PNN Chingaza está localizado en la cordillera Oriental de Colombia entre los Departamentos de Cundinamarca y Meta. Su ámbito altitudinal va desde los 800 hasta los 4.020 m y la mayoría de su territorio está sobre los 3.300 m que corresponden a ecosistema de subpáramo y páramo (Vargas y Pedraza 2003).

El área de estudio está ubicada en el Departamento de Cundinamarca, Municipio de Guasca, vereda de Siecha, donde se ubican las lomas y lagunas de Siecha ($4^{\circ}46'08,53''\text{N}$ y $73^{\circ}52'02,07''\text{O}$) entre los 3300 y 3700 m (Figura 5-1).

Figura 5-2: Promedio multianual de precipitación mensual para 22 años (1990–2012) en la estación de Santa Cruz de Siecha ($4^{\circ}47'3.40''\text{N}$ - $73^{\circ}52'14.90''\text{W}$, 3100 m), la estación más cercana al sitio de muestreo en el Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia. Datos tomados del Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales IDEAM. Enero de 2014.



5.2 Especies Estudiadas

Puya nitida y *P. trianae* son dos bromelias terrestres de la subfamilia Pitcairnioideae exclusivas de las zonas andinas que se distribuyen de manera abundante en los páramos de la Cordillera Oriental en el departamento de Cundinamarca (Smith y Downs 1974; Grau *et al.* 2010). Forman parches con rosetas acaules semélparas (*ramets*), lo que indica que mueren después de su floración, sin embargo, como tienen la capacidad de reproducirse por clonación, el individuo genético (*genet*) permanece, denominándose monocárpicas perennes (Chaparro 2005).

Puya nitida Mez, es una bromelia endémica de la cordillera Oriental de Colombia (García y Galeano 2006). Habita en zonas de subpáramo y páramo entre los 2500 y 3500 m en el departamento de Cundinamarca (Smith y Downs 1974). Se encuentra en zonas de vegetación principalmente junto al cinturón de ericáceas con especies de *Cavendishia*, *Macleania*, *Bejaria* entre otras, frailejones de los géneros *Espeletia* y *Espeletiopsis* y plantas de los géneros *Aragoa*, *Polylepis*, *Pentacalia* e *Hypericum* (Madriñan 2010).

Es una hierba terrestre que crece en rosetas agregadas con hojas lanceoladas de aproximadamente 30 cm de longitud, glabras, con márgenes espinosos. Cuando florece, crece una única inflorescencia simple con un escapo grueso y macizo de 1 a 2 m de longitud; tiene brácteas lanadas; las flores son actinomorfas y dialipétalas; la disposición de las flores es dispersa y tienen una longitud de 5 a 6 cm con pétalos de color amarillo verdoso a violeta (Smith y Downs 1974; Figura 5-3).

Puya trianae Baker, habita generalmente en zonas de páramo entre los 3500 y 4000 m de altitud (Smith y Downs 1974). Se encuentra dentro del frailejonal – pajonal caracterizado por plantas de *Espeletia*, *Calamagrostis* y *Chusquea* (Madriñan 2010). *Puya trianae* es una hierba terrestre que crece en parches densamente agregados; las hojas miden aproximadamente 25 cm de longitud, pálidas y enteras, con márgenes blancos y espinosos. Cuando florece presenta una única inflorescencia simple tipo escapo, estrobilada, cilíndrica, densamente lanada, con numerosas brácteas densamente imbricadas. Las flores son actinomorfas, dialipétalas, densamente agrupadas entre sí cubiertas aproximadamente en un 50% por las brácteas florales densamente lanadas. Los pétalos son de color amarillo pálido a verde azulado (Smith y Downs 1974; Figura 5-3).

Figura 5-3: Hábito de las poblaciones de *P. nitida* y *P. trianae* en la localidad de Siecha, PNN Chingaza, Colombia. **A, B, C.** Parche, inflorescencia y flor de *P. nitida*. **D, E, F.** Parche, inflorescencia y flor de *P. trianae*.



En diferentes zonas del PNN Chingaza *P. nitida* y *P. trianae* habitan en simpatria principalmente en áreas abiertas con suelos bien drenados en presencia de vegetación arbustiva y pajonales entre los 3200 y 3400 m aproximadamente (Chaparro y Mora 2003; Franco-Saldarriaga 2015 com.

pers.). En la localidad de Siecha, habitan en zonas contiguas a los 3500 m aproximadamente (obs. pers); sin embargo, en la localidad específica del muestreo las poblaciones de *P. nitida* y *P. trianae* se encontraron en hábitats disyuntos, con las poblaciones separadas aproximadamente por 100 m de elevación (Figura 5-4).

5.3 Descripción de los parches y rosetas

En el área de estudio se delimitó un transecto de 1200 m de longitud ubicado geográficamente entre los $04^{\circ}45'56.7''N$ $073^{\circ}51'41.6''W$ y los $04^{\circ}45'58.9''N$ $073^{\circ}51'08.5''W$, con una pendiente de 39° sobre la horizontal y entre los 3453 a los 3680 m de elevación. La ubicación del transecto fue elegida teniendo en cuenta que es una zona de fácil acceso, conservada a pesar de la afluencia de turismo y presentó una cantidad notable de rosetas en estado de floración de ambas especies que facilitaron la realización del estudio y los análisis estadísticos respectivos.

Se delimitaron 50 m a cada lado del transecto y se marcaron con etiquetas de aluminio todas las rosetas en estado reproductivo encontradas en el área, completando un total de 46 rosetas de *P. nitida* distribuidas en 26 parches y 46 rosetas de *P. trianae* distribuidas en 45 parches. A cada roseta y parche se le tomaron los datos de georeferenciación espacial con ayuda de GPS con el fin de registrar la ubicación espacial de cada individuo (Figura 5-4).

Para cada especie se cuantificó el número de rosetas vivas presentes por parche y debido a la cantidad de individuos sólo al 54% de las rosetas marcadas de cada especie se les determinó el tamaño, tomando como referencia la longitud de la hoja más larga de la roseta y la longitud de la inflorescencia en estado de anthesis, midiéndolas con ayuda de una cinta métrica.

Figura 5-4: Transecto de muestreo desde el inicio a 3453m hasta los 3685m y distribución espacial de los parches marcados de *Puya nitida* (izquierda color violeta) y *Puya trianae* (derecha color amarillo) en el transecto.



5.4 Biología floral

5.4.1 Morfología floral

Para describir la morfología floral se colectaron 30 flores frescas de *P. trianae* y 43 de *P. nitida*. A estas flores se les realizaron medidas morfométricas con ayuda de calibrador tales como: longitud total de la flor, longitud de la corola, longitud de los estambres, longitud del estigma y distancia de las anteras al estigma.

5.4.2 Sistema de reproducción sexual

Para identificar el sistema de reproducción sexual de *P. nitida* se marcaron 135 botones a punto de anthesis pertenecientes a 15 inflorescencias; para *P. trianae* se marcaron 41 botones a punto de abrir pertenecientes a seis inflorescencias.

Se realizaron tres tratamientos de polinización los cuales se marcaron con cintas de diferente color (un color por tratamiento) en la misma inflorescencia y la variable respuesta fue el número de frutos formados por cada experimento (Tabla 5-1).

Tabla 5-1: Tratamientos de polinización realizados en las poblaciones de *P. nitida* y *P. trianae* en la localidad de Siecha, PNN Chingaza, Colombia (Modificado de Dafni 2001).

Tratamiento	Tamaño de la muestra (n)	Descripción	Objetivo
Control (C)	<i>P. nitida</i> n= 45 <i>P. trianae</i> n= 15	Polinización en condiciones naturales, sin emasculación ni embolsamiento	Observar la tasa de polinización en condiciones naturales
Autopolinización (AP)	<i>P. nitida</i> n= 45 <i>P. trianae</i> n= 13	Polinización manual con polen de la misma flor. Con emasculación y embolsamiento	Observar autoincompatibilidad o autocompatibilidad de la flor.
Polinización cruzada manual (PC)	<i>P. nitida</i> n= 45 <i>P. trianae</i> n=13	Se poliniza con polen de flores de rosetas mínimo a 20 m de distancia. Con emasculación y embolsamiento.	Observar autoincompatibilidad o autocompatibilidad de la flor.

5.5 Fenología floral y fructificación

Para establecer el patrón fenológico de *P. trianae* y *P. nitida*, se realizaron seguimientos quincenales y mensuales registrando diferentes parámetros de la floración y fructificación a las 46 rosetas marcadas durante nueve meses (todos los meses de estudio excepto el mes de noviembre), que incluyera tanto la época de floración como de fructificación de cada especie. En la tabla

5-2 se describen los parámetros para el registro de la fenología reproductiva de cada especie.

Tabla 5-2. Parámetros para describir la fenología de la floración y fructificación de *Puya trianae* y *P. nitida* a nivel de flor, inflorescencia y población en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia (modificado de Dafni, 2001). El tamaño de la muestra (n) es igual al número de flores en el nivel de “flor” y al número de rosetas en los niveles de “Inflorescencia y Población”.

Nivel	Parámetro	Tamaño de la muestra (n) <i>P. nitida</i> y <i>P. trianae</i>	Definición
Flor	Antesis y Longevidad floral	n= 20	Día de apertura de una flor y número de días en antesis hasta la senescencia.
	Longevidad de la inflorescencia	n= 46	Número de días desde el día de apertura de la primera flor hasta el día en que todas las flores de la inflorescencia lleguen a la senescencia.
	Pico de floración	n= 46	Porcentaje del número máximo de rosetas en estado de floración.
	Producción de frutos	n=46	Número de frutos producidos en la inflorescencia.

Nivel	Parámetro	Tamaño de la muestra (n) <i>P. nitida</i> y <i>P. trianae</i>	Definición
Población	Estación reproductiva	n= 46	Época de floración de cada especie relacionada con la época de precipitación del año.
	Período de floración	n= 46	Número de días entre la apertura de la primera flor y la senescencia de la última.
	Modo de floración	n= 46	Ritmo fenológico de la población en el tiempo. Es el número de flores en total cada mes.
	Período de fructificación	n=46	Número de días entre la formación de los primeros frutos y el comienzo de la dispersión de semillas.
	Proporción de frutos formados	n=46	Porcentaje de los frutos formados con respecto a las flores registradas en total.

5.6 Visitantes florales

Para identificar los visitantes florales y polinizadores de *P. trianae* y *P. nitida*, se realizaron jornadas de observaciones focales con ayuda de binoculares a rosetas en estado de floración de ambas especies (una inflorescencia por jornada). Se completaron 64 horas de observación en ocho jornadas para *P. nitida* y 41 horas de observación en cinco jornadas para *P. trianae*.

Cada roseta se observó continuamente durante el día entre las 0630h y las 1630h y a los visitantes se les registró la especie, frecuencia de visita de cada especie, hora de llegada, duración de la visita, forma de la visita en cuanto a si es legítima o no (legitimidad definida como la inserción del pico por la parte distal de la flor o si el ave realiza perforaciones en las estructuras florales para consumir el néctar), comportamiento al momento de realizar la visita (estrategias de visita: rutero o territorial) y número de flores probadas.

Por último, debido a que los principales visitantes de *P. trianae* y *P. nitida* fueron aves, se visitó la Colección Colombiana de Ornitología en el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá, con el fin de tomar medidas morfológicas a diferentes ejemplares de las especies visitantes observadas en campo; las medidas fueron: longitud total del cuerpo –medida desde la punta del pico hasta la cola-, longitud del culmen total y longitud del ala. Con dichas medidas se analizó el acople morfológico entre las especies de aves y las flores de las dos especies de plantas y así establecer relaciones con respecto a las diversas formas de visita y sus efectos sobre la polinización.

5.7 Tratamiento de datos y análisis estadístico

Para explorar los datos y establecer su normalidad para análisis posteriores, se utilizó estadística descriptiva (medidas de tendencia central) y pruebas de normalidad y homocedasticidad.

Para establecer si hubo diferencias significativas entre *P. nitida* y *P. trianae* en el tamaño de las rosetas y las inflorescencias, se realizó una t–student y para comparar el tamaño de los parches entre las especies se aplicó un contraste de homogeneidad con la prueba no paramétrica de Kolmogorov–Smirnov.

Para explorar el patrón de distribución espacial de las poblaciones de *P. nitida* y *P. trianae*, se realizó una figura de utilización de nicho espacial

transformando las coordenadas geográficas de cada individuo marcado a coordenadas polares, las cuales se graficaron representadas por pixeles. El porcentaje de solapamiento espacial se calculó cuantificando los pixeles solapados de ambas especies. Por otro lado, se realizó una prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov para analizar diferencias con respecto a la altitud registrada para la población de cada especie. Se descartó la altitud como una variable que pudiera generar efectos sobre la floración de cada especie en estudio mediante la realización de un ANCOVA.

Para analizar la variación de la longevidad de las flores en *P. nitida* y *P. trianae* se hizo una t-student y para analizar la diferencia en la longevidad de las inflorescencias entre las dos especies se realizó una prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov.

Con el fin de analizar la floración de cada especie durante los meses de registro se realizó un contraste de homogeneidad no paramétrico o ANOVA de Friedman para medidas repetidas y se comparó el periodo de floración de *P. nitida* y *P. trianae* mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov.

Por otro lado, se comparó la variación del número de flores de cada especie durante los meses de estudio eliminando el efecto del tamaño de las inflorescencias, esto con el fin de eliminar el tamaño como posible covariable y obtener un valor preciso de la producción de flores en las poblaciones de cada especie de *Pyra*. Se calculó la media mensual de los botones y las flores por cada roseta en cada una de las especies y se realizó una prueba Kolmogorov-Smirnov para analizar la variación del número de flores entre las dos especies de plantas.

Con el fin de analizar diferencias en la morfología floral de las dos especies en estudio, se aplicó una prueba t-student a cada medida morfométrica, excepto a la longitud de estambres y distancia anteras-estigma, los cuales se compararon mediante la prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov.

Métodos

Con el fin de evaluar la autoincompatibilidad en el sistema de reproducción sexual de *P. trianae* y *P. nitida*, se calculó el índice de auto – incompatibilidad (IAI) planteado por Zapata y Arroyo (1978) en Dafni (2001), donde se tomó el total de frutos formados por autopolinización y se dividió entre el número de frutos formados por polinización cruzada. Para observar diferencias entre los experimentos, se comparó el número de frutos formados por todos los tratamientos con un contraste de homogeneidad para variables cualitativas.

Con el fin de analizar diferencias en la morfología y tamaño de las aves registradas se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis así como para analizar diferencias entre la frecuencia total de visitas y entre los horarios de dichas visitas realizadas por las aves a *P. nitida*. Con respecto a los registros de visitas a *P. trianae*, éstos no fueron suficientes para realizar análisis estadísticos, sin embargo se observó que la actividad de las aves fue principalmente en las horas del mediodía.

Por último, con el objetivo de evaluar diferencias en el número de flores probadas y la duración de la visita con respecto a las especies de aves registradas en *P. nitida* se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis; con respecto a *P. trianae* nuevamente no se realizaron análisis estadísticos debido al bajo número de registros por las aves visitantes.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico R (R Development Core Team, 2013) y la plataforma R Wizard (Guisande. C *et al.* 2014; Anexo A).

6. Resultados

6.1. Biología floral

6.1.1 Morfología floral

Las flores de *P. nitida* y *P. trianae* fueron perfectas, zigomorfas y con simetría bilateral. Estuvieron compuestas por una bráctea floral densamente lanada, tres sépalos lanados, tres pétalos libres, seis estambres con anteras bitecadas e introrsas y un estigma trilobado. Se observó la producción de néctar en ambas especies y ausencia de fragancias.

En *P. nitida* las flores presentaron un color verde pálido en unas inflorescencias y violeta en otras, mientras que en *P. trianae* fueron amarillo-verdosas (Figura 6-1). Se encontraron diferencias significativas en todas las medidas morfométricas de las flores en las dos especies ya que *P. nitida* presentó proporciones mayores con respecto a *P. trianae* (Tabla 6-1).

Figura 6-1: Flor y estructuras reproductivas masculina y femenina de **A)** *P. nitida* y **B)** *P. trianae* en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.

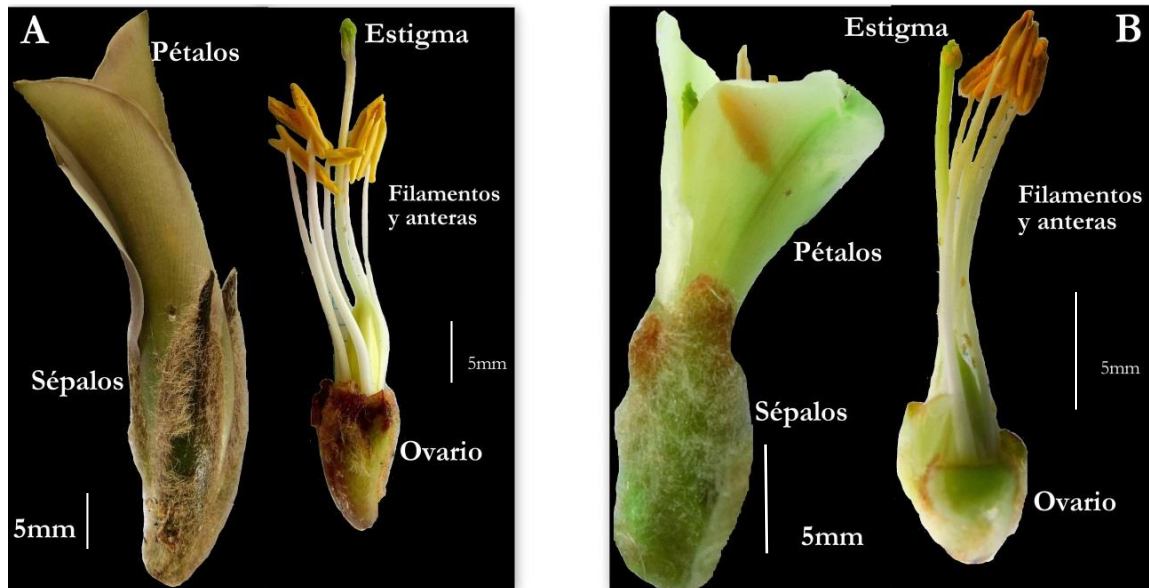


Tabla 6-1: Medidas morfométricas de las flores de *P. nitida* y *P. trianae* en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia. Se muestran los valores promedio, desviación estándar y entre paréntesis el rango. Todos los valores están en milímetros y al final de la tabla se presentan los resultados de las pruebas estadísticas realizadas.

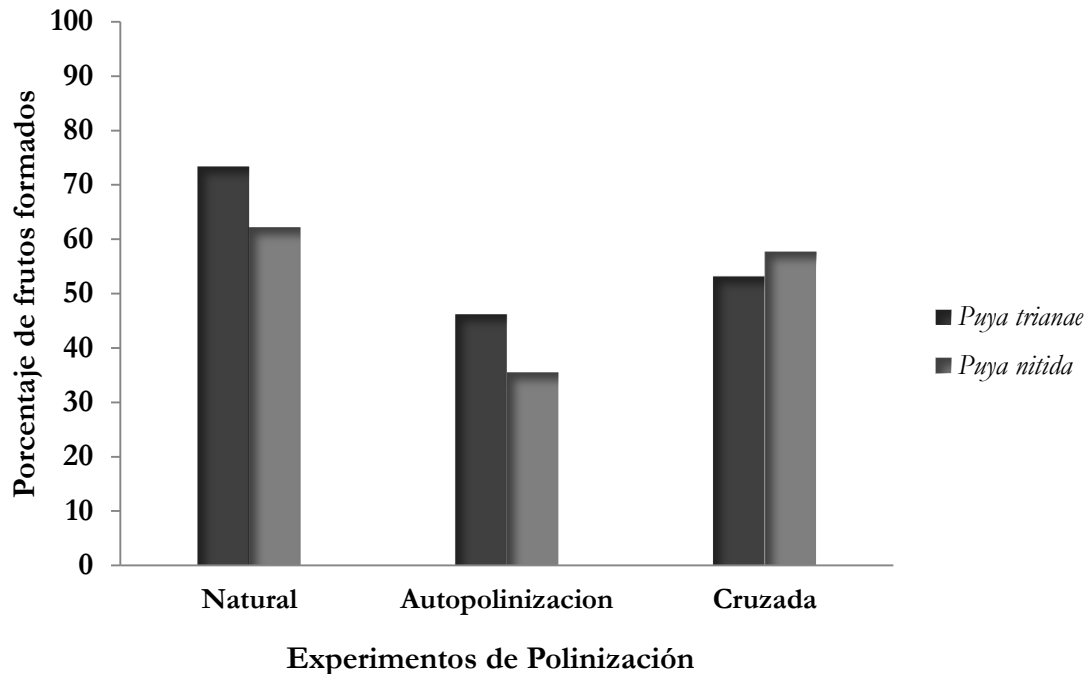
Especie	Long. Total Flor	Long. Corola	Long. Estambres	Long. Estigma	Distancia Anteras/ estigma
<i>Puya nitida</i> N=43	71±6,3 (56,3- 84,9)	58,2 ± 4,9 (40- 69,5)	49,7 ± 5,1 (37-57,5)	49,6 ± 3,9 (41,6-58,2)	0,42 ± 0,24 (0 - 1,26)
<i>Puya trianae</i> N =30	42,31± 4,19 (33,9 – 49,3)	36,08 ±3,8 (29,2 – 43,8)	31,39 ±2,52 (25,6 – 35,5)	30,17 ± 2,63 (25 – 37,1)	1,82 ± 1,62 (0 – 5,8)
t –test y Kruskal – Wallis (D)	t-test= 23,276; p<0,001	t-test= 21,4245; p<0,001	D=1; p<0,001	t-test= 24,806; p<0,001	D=0,8; p<0,001

6.1.2 Sistema de reproducción sexual

El número de frutos formados en *P. nitida* fue diferente en cada uno de los experimentos realizados ($\text{Chi}^2 = 7,3582$ $\text{df}=2$ $p = 0,025$), principalmente entre el experimento de polinización natural y el de autopolinización ($\text{Chi}^2 = 6,4032$ $\text{df}=1$ $p = 0,01139$). *Puya nitida* formó la mayor cantidad de frutos en el tratamiento de polinización natural o control con el 62,2% ($n=45$), seguido del experimento de polinización cruzada con el 57,7% ($n=45$) y finalmente, el tratamiento de autopolinización con un 35,5% ($n=45$) de botones formados a frutos. Finalmente, según el índice de auto-incompatibilidad, *P. nitida* se definió como parcialmente auto-incompatible con un IAI igual a 0,61.

Con respecto a *P. trianae*, no se encontraron diferencias significativas entre el número de frutos formados por cada experimento realizado ($\text{Chi}^2 = 2,2922$ $\text{df}=2$ $p = 0,3179$). *Puya trianae* formó la mayor cantidad de frutos en el experimento de polinización natural con un 73,3% ($n=15$), un 53,8% ($n=13$) en el tratamiento de polinización cruzada y finalmente un 46,1% ($n=13$) en el de autopolinización, obteniendo como resultado un IAI igual 0,86, de igual manera parcialmente auto-incompatible (Figura 6-2).

Figura 6-2: Porcentaje de frutos formados en los tres tratamientos de polinización manual realizados en *P. nitida* y en *P. trianae*, en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.

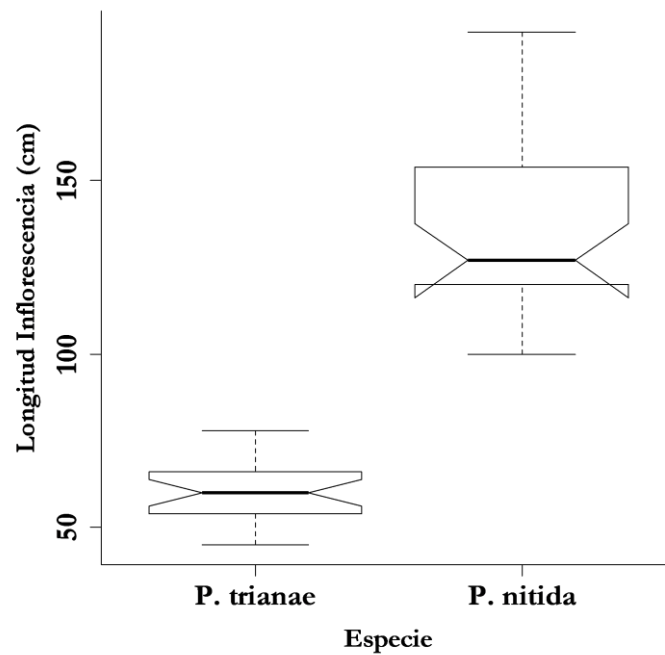
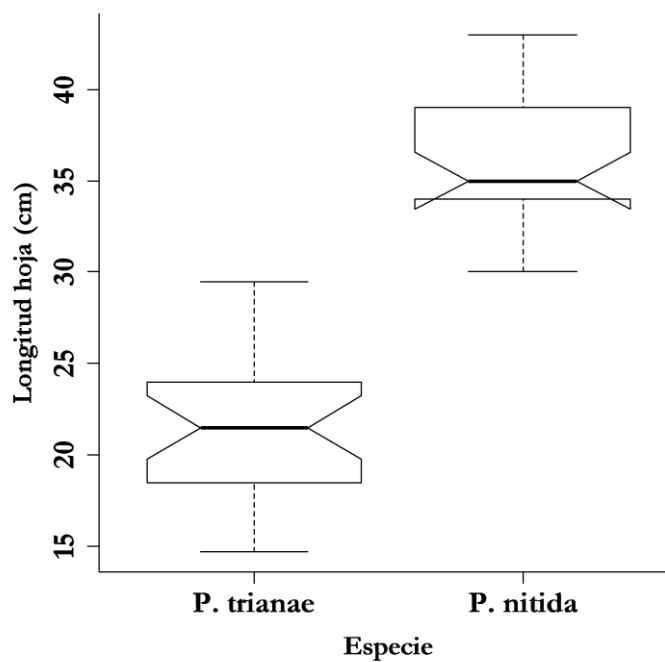


6.2 Descripción de parches y rosetas

El tamaño de los parches de *P. nitida* y *P. trianae* fue significativamente diferente ($D= 0,963$ $p<0,001$). *Puya nitida* se encontró en parches densamente agregados con 60 ± 48 rosetas por parche (Min=5; Máx=200; $n=27$), mientras que *P. trianae* creció en parches con $1,7 \pm 1,5$ rosetas (Min=1; Máx=7; $n= 46$).

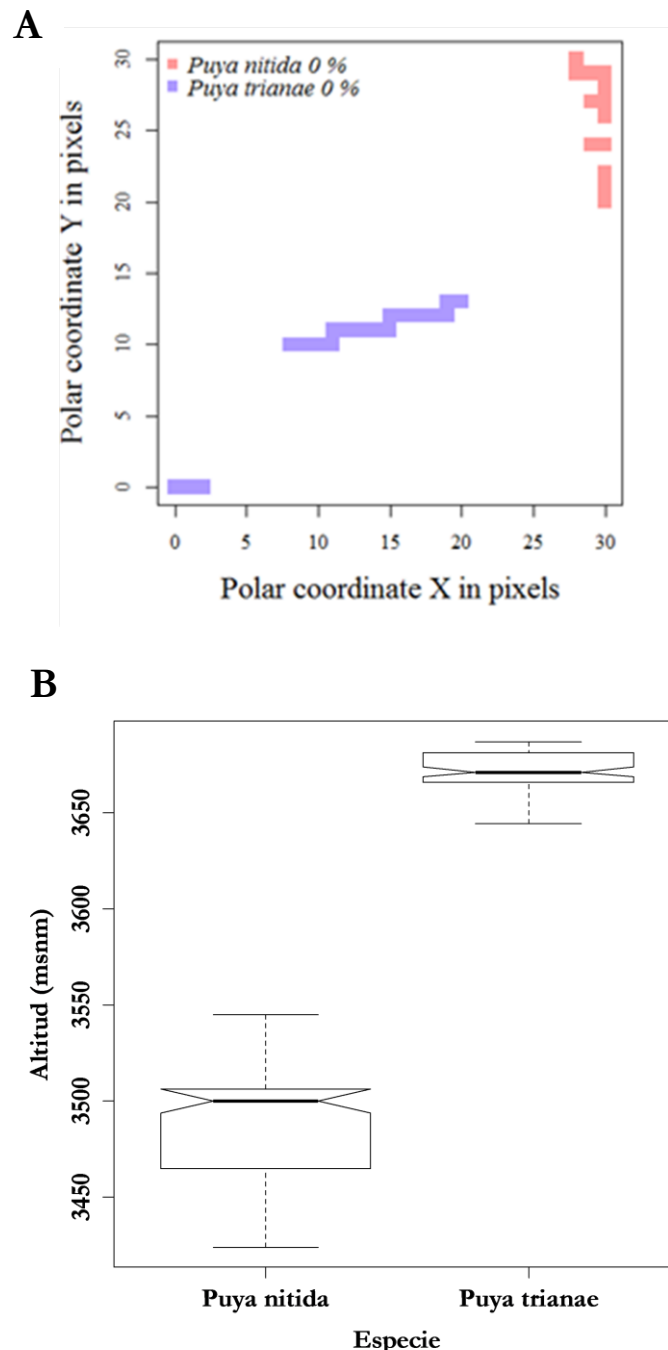
Las rosetas de *P. nitida* fueron significativamente más grandes que las de *P. trianae* ($t\text{-test}= 11,7929$ $df=44, 53$ $p<0,001$; $n =25$). Igualmente, las inflorescencias de *P. nitida* fueron significativamente más altas que las de *P. trianae* ($t\text{-test}= 14,143$ $df=30,9$ $p<0,001$; $n= 25$; Figura 6-3).

Figura 6-3: Diagrama de cajas de la longitud de la inflorescencia (**A**) y del tamaño de la roseta medida a partir de la hoja más larga (**B**) de *P. trianae* y *P. nitida* en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia. La línea gruesa dentro de la caja indica el promedio; las líneas punteadas indican los valores máximo y mínimo.

A**B**

Por otro lado, se encontró que las dos especies estudiadas presentaron un 0% de solapamiento en su distribución espacial. *Puya nitida* fue más abundante entre los 3450 y 3540m principalmente en el subpáramo, mientras que *P. trianae* se encontró principalmente desde los 3600m hasta los 3680m, en el páramo propiamente dicho ($D=1$, $p<0,001$; Figura 6-4).

Figura 6-4: A. Porcentaje de solapamiento espacial y **B.** separación altitudinal entre las poblaciones estudiadas de *P. nitida* y *P. trianae* en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.



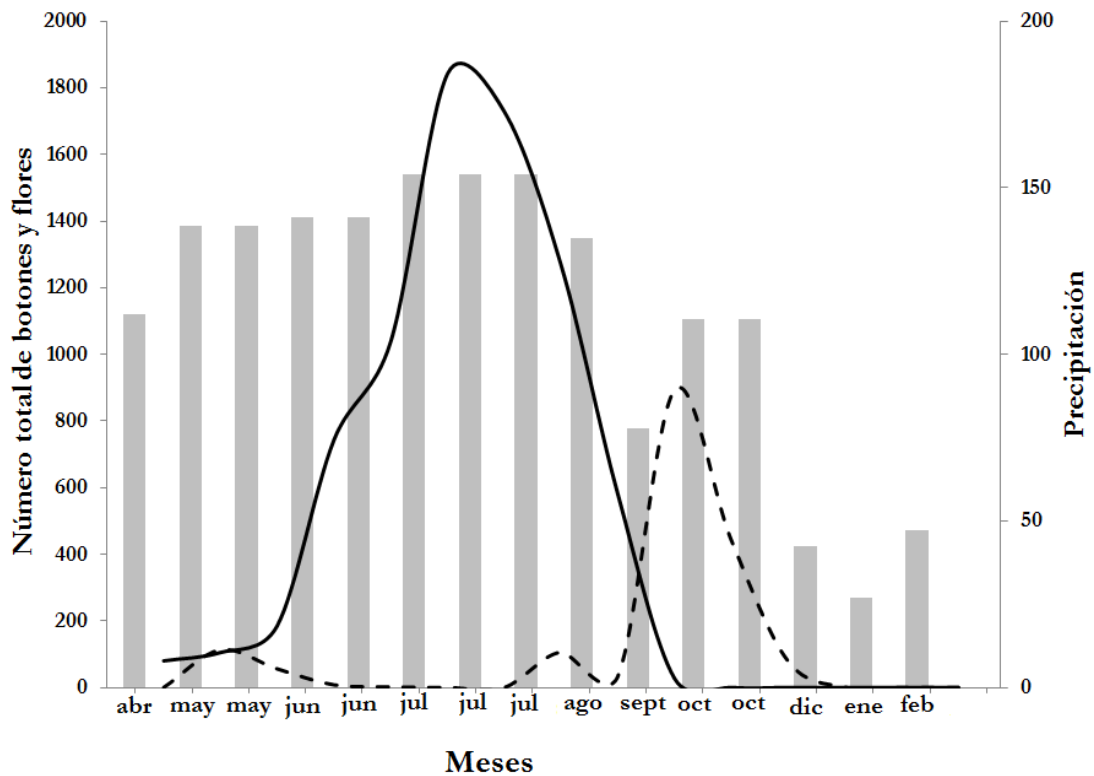
6.3 Fenología floral y fructificación

Las flores de *P. trianae* y *P. nitida* abrieron gradualmente y al segundo o tercer día se mostraron totalmente abiertas. Por otro lado, la antesis de las flores de ambas especies duraron entre tres y siete días sin encontrar diferencias significativas ($t\text{-test}=0,89$ $df=32,1$ $p=0,37$).

El patrón de apertura de las flores en las inflorescencias de las dos bromelias fue de tipo acrópeta, es decir, abrieron desde la base de la inflorescencia y durante los días siguientes abrían las flores superiores, siendo las flores apicales las últimas en abrir. Las inflorescencias presentaron una longevidad prolongada desde que abrió la primera flor hasta que murió la última de $62,8 \pm 20,5$ días en *P. nitida* (Min= 12, Máx= 107; n=46) y de $29,6 \pm 17,4$ días en *P. trianae* (Min= 0, Máx= 62, n= 46), con diferencias significativas entre las especies ($D=80,43$ $p<0,001$).

El período de floración de *Puya nitida* a nivel de población fue unimodal y prolongado, de aproximadamente cinco meses. El pico de floración se presentó en la época máxima de lluvias, en los meses de junio, julio y principios de agosto, donde el 93% de las rosetas estuvieron florecidas (Friedman ANOVA= 433,69 $df= 14$ $p< 0,001$; Figura 6-5).

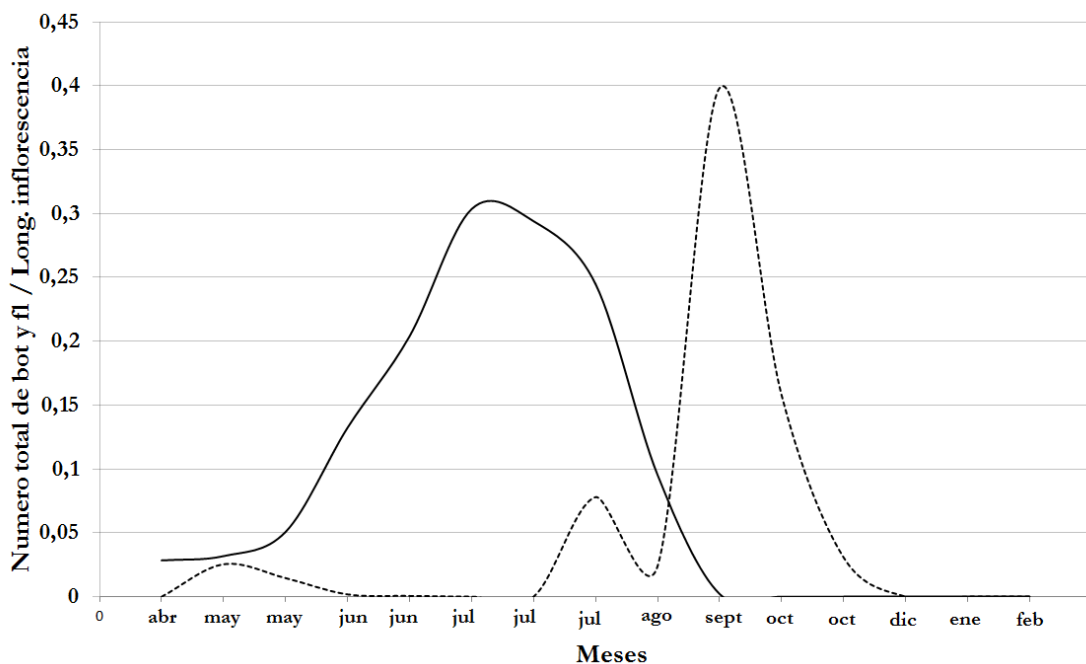
Figura 6-5: Floración de *P. nitida* y *P. trianae* comparado con el patrón de precipitación en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia. Las barras indican la precipitación, la línea continua corresponde al número de botones y flores abiertas de *P. nitida* y la línea discontinua los botones y flores abiertas de *P. trianae*.



En contraste, *P. trianae* tuvo un período de floración unimodal y más corto, de aproximadamente tres meses, con un pico de floración al comienzo de la época seca en el mes de septiembre, donde el 78,2% de las rosetas estuvieron florecidas (Friedman ANOVA= 299,54 $_{df=14}$ $p < 0,001$; Figura 6-5). Los picos de floración de ambas especies se diferenciaron significativamente ($D=0.3851$, $p < 0,001$), ya que florecieron en épocas distintas y de ésta manera mostrando una segregación temporal en la fenología.

Por otro lado, al eliminar el efecto de la longitud de la inflorescencia, el número de botones y flores abiertas en los meses de muestreo no varió significativamente entre *P. nitida* y *P. trianae* ($D=0,33$; $p=0,37$); no obstante, se observó que *P. trianae* tuvo un mayor número de flores con el 40% ($n=25$) de rosetas florecidas en el pico de floración, a diferencia de *P. nitida* la cual presentó un 29% ($n=25$) de rosetas florecidas en el pico máximo de floración (Figura 6-6).

Figura 6-6: Número de botones y flores abiertas mensual de *P. trianae* y *P. nitida* eliminando el efecto de la longitud de la inflorescencia en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia. Línea continua: *P. nitida*. Línea punteada: *P. trianae*.

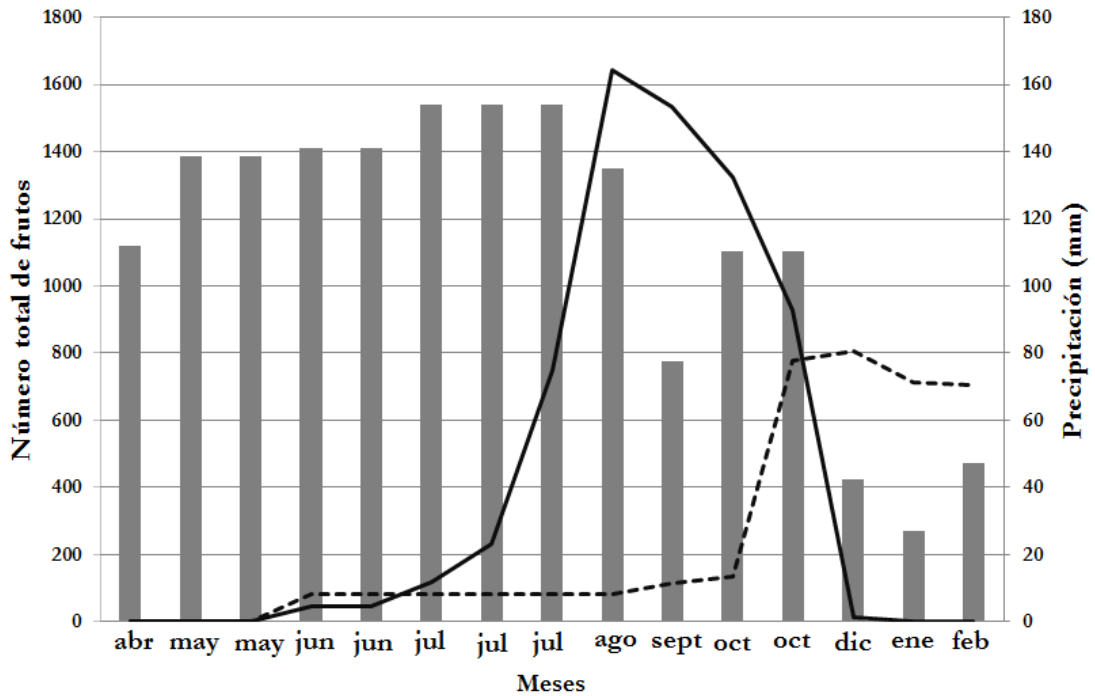


La formación de los frutos en las inflorescencias de *P. nitida* y *P. trianae* se dió de manera asincrónica, las inflorescencias presentaron tanto flores como frutos de manera simultánea. El período de fructificación de *P. nitida* duró aproximadamente cinco meses durante la época de lluvias (julio- agosto) y se

dispersaron las semillas en el comienzo de la época seca (septiembre – octubre; Figura 6-7).

De igual manera, *P. trianae* comenzó a producir los frutos durante el final de la época de lluvias y comienzos de la época seca por aproximadamente tres meses (octubre), dispersando las semillas en la época más seca de la zona de estudio (enero – febrero; Figura 6-7). En *P. trianae* se registró el 70% (n=46) de frutos formados con respecto a las flores producidas durante toda la estación reproductiva mientras que en *P. nitida* se formó el 50% (n=46).

Figura 6-7. Fenología de fructificación de *P. nitida* y *P. trianae* con respecto al patrón de precipitación en la localidad de Siecha, PNN Chingaza, Colombia. Las barras indican la precipitación mensual. Línea continua: *P. nitida*; Línea punteada: *P. trianae*.



6.4 Visitantes florales

Los principales visitantes florales de *P. nitida* fueron los colibríes *Eriocnemis vestita*, *Pterophanes cyanopterus*, *Chalcostigma heteropogon* y el pinchaflor *Diglossa humeralis*. Adicional a los anteriores, se observó una visita del gorrion *Atlapetes palidinucha*, el cual se alimentó de los pétalos de las flores de esta bromelia. Por otro lado, las aves que visitaron a *P. trianae* fueron los colibríes *Lesbia victoriae*, *Chalcostigma heteropogon* y *Pterophanes cyanopterus* (Figura 6-8).

Se registró un número mayor de visitas en las plantas de *P. nitida* con un total de 157 registros, mientras que en *P. trianae* solamente hubo cinco visitas. En *P. nitida* la frecuencia total de las visitas tuvieron diferencias significativas (ANOVA Kruskal-Wallis= 44,6312_{df=3} $p < 0,001$) y correspondieron principalmente a *D. humeralis* y *E. vestita* con un 43,3% y 35% de visitas respectivamente, mientras que *P. cyanopterus* tuvo una frecuencia de visitas del 17,8 % y *C. heteropogon* un 3,8% (Figura 6-9).

Figura 6-8: Visitantes florales de *P. nitida* y *P. trianae* en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia. **A)** *Pterophanes cyanopterus* (©Adhín Muñoz <https://www.facebook.com/adhin.munoz?fref=ts>); **B)** *Lesbia victoriae* (©Juan José Arango. <https://www.flickr.com/photos/jjarango/>); **C)** *Eriocnemis vestita* (©Juan Pablo López Ordóñez <https://www.flickr.com/people/juanlopezo/>); **D)** *Chalcostigma heteropogon* (©Juan Diego Castillo, Retratista. www.juandiegocastillo.com), **E)** *Diglossa humeralis* (©Juan Diego Castillo, Retratista. www.juandiegocastillo.com).

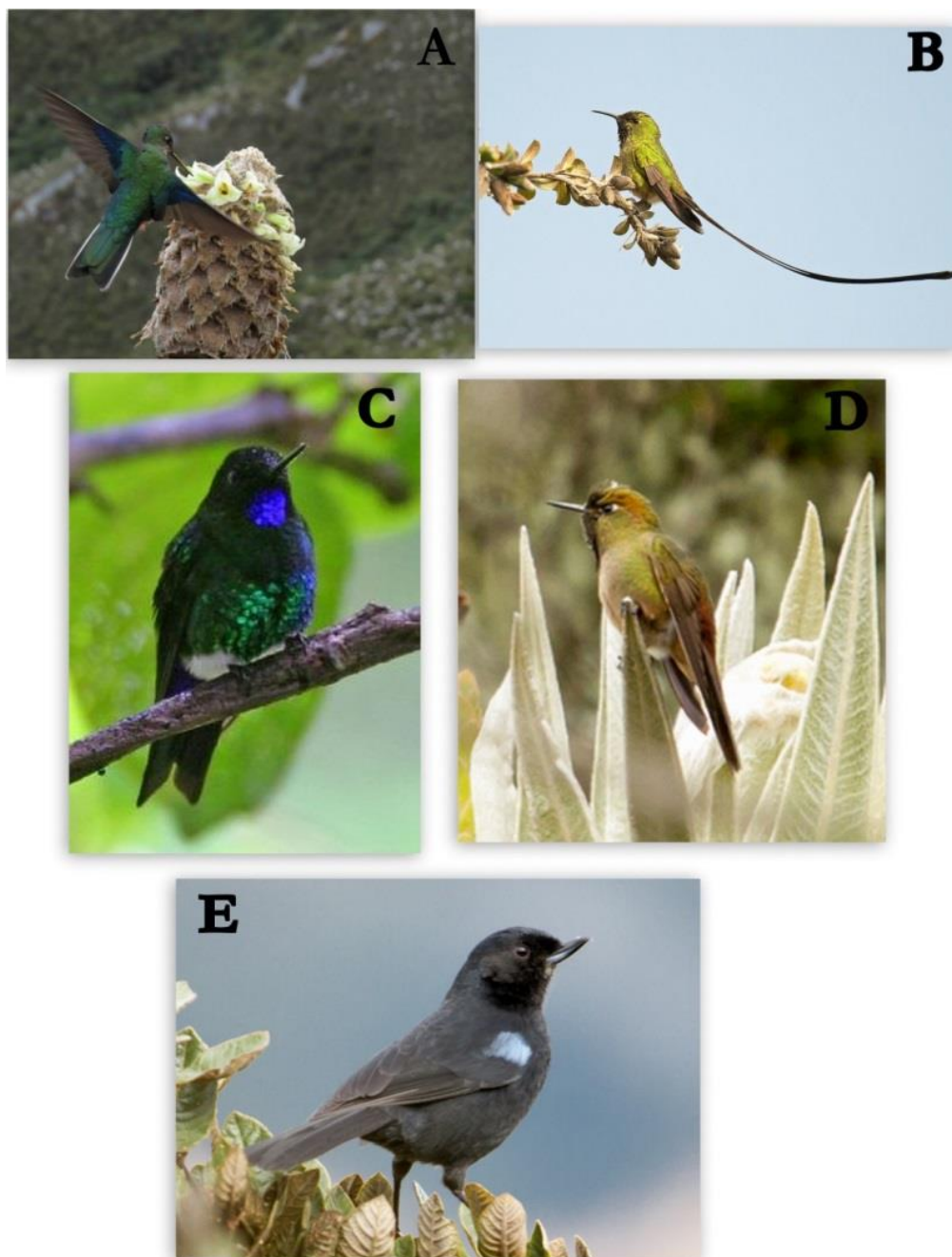
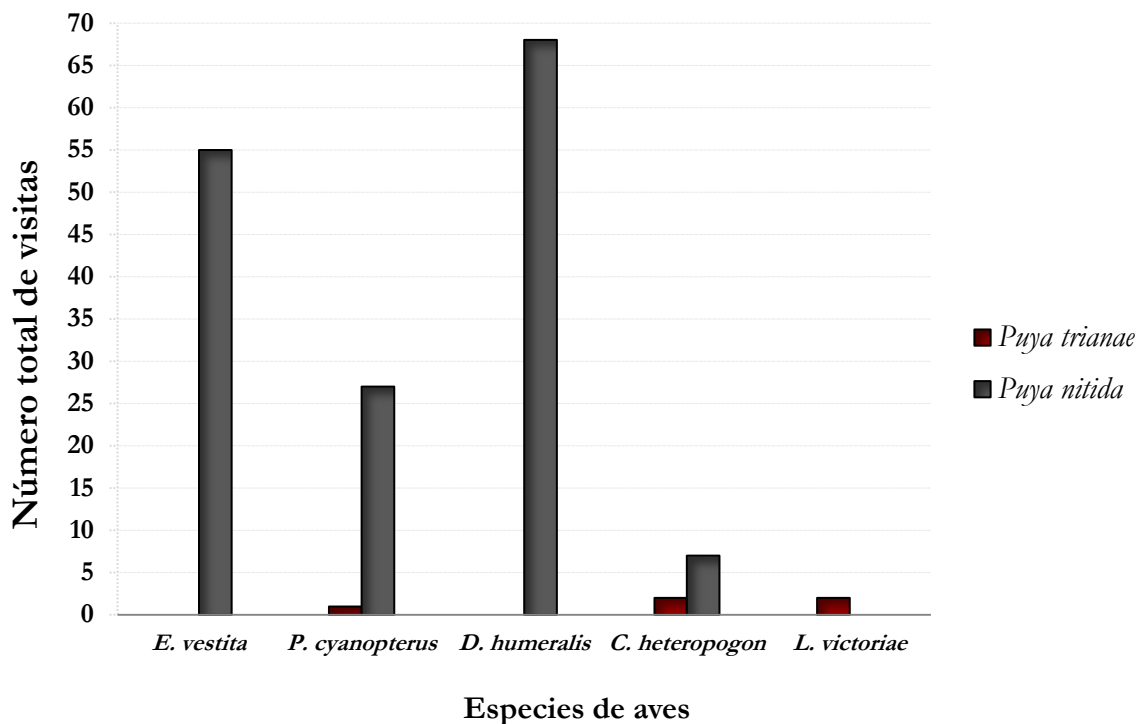


Figura 6-9: Registros totales de las visitas por aves a **A)** *P. nitida* y a **B)** *P. trianae* en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.



Las especies de aves se diferenciaron significativamente en su tamaño (Long. Total cuerpo ANOVA Kruskal-Wallis=41,355 $df=4$ $p<0,0001$), y en sus principales estructuras morfológicas (ANEXO B), tales como la longitud del culmen total (ANOVA Kruskal-Wallis= 61,0302 $df=4$ $p<0,0001$) y la longitud del ala (ANOVA Kruskal-Wallis=49,8445 $df=4$ $p<0,0001$). Dichas estructuras morfológicas son importantes para definir aspectos del comportamiento de visita como las estrategias de forrajeo en cada especie, las cuales también fueron diferentes.

Eriocnemis vestita es un colibrí de talla pequeña (Anexo B). Visitó con alta frecuencia las flores de *P. nitida* evidenciando comportamientos territoriales en defensa de las flores, forrajeaba perchándose y colgándose de las flores para libar el néctar de manera legítima; en ocasiones se observó libando

néctar en las perforaciones realizadas por los pinchaflores debido a su pico un poco más corto que la longitud de las flores.

Chalcostigma heteropogon es un colibrí pequeño (Anexo B), sin embargo, sus estrategias de forrajeo fueron diferentes; visitó las flores de *P. nitida* y *P. trianae* y se caracterizó por ser rutero, haciendo recorridos dentro del área y visitando las mismas zonas durante las jornadas de observación. Al momento de realizar la visita, se perchaba de la flor para insertar el pico en la corola y alimentarse de néctar.

Lesbia victoriae es un colibrí de talla media pero debido a su cola puede parecer más grande (Anexo B). Visitó sólo las flores de *P. trianae* y su comportamiento fue principalmente rutero; se observó poco en la zona, lo que sugiere que hace desplazamientos grandes. Al tener un pico pequeño (long. Pico= $17,96 \pm 2,1$ mm; n=6) se perchaba en las flores e insertaba todo el pico y la cabeza para libar el néctar.

Por último, *Pterophanes cyanopterus* fue el colibrí que se diferenció por su tamaño de los demás colibríes registrados, siendo el de mayor talla (Anexo B). Visitó tanto las flores de *P. nitida* como de *P. trianae*, tuvo un comportamiento principalmente de ruta y realizaba grandes desplazamientos por la zona ya que no se observó frecuentemente en las jornadas de observación. Su forma de forrajeo fue diferente a las demás especies: con un pico largo y recto (Anexo B) visitó las flores rápidamente en vuelo sostenido (*hovering*) y se perchó ligeramente de las flores inferiores para poder introducir el pico y la cabeza totalmente a las flores de *Puya*, además se alimentó de todas las flores de la inflorescencia de manera legítima haciendo contacto con las estructuras reproductivas de la flor (Figura 6-10 a).

Para el caso de *Diglossa humeralis*, es un ave con morfología totalmente diferente a los colibríes registrados ya que se encuentra entre el grupo de las tángaras pinchaflores y presentó comportamientos particulares de dicho grupo. Marcó territorio en un área pequeña de parches de flores disponibles y al momento de alimentarse lo hizo en forma de percha, colgándose de las flores aledañas y realizando perforaciones con su pico en forma de gancho en la base de la corola de las flores de *Puya nitida* y de ésta manera “robar” el néctar. Visitó todas las flores de la inflorescencia varias veces en la misma visita y se perchó en el ápice de la inflorescencia en forma de descanso y vigilancia (Figura 6-10 b).

Figura 6-10: A) Comportamiento al momento de realizar la visita en *Pterophanes cyanopterus*. Se observa la visita en vuelo sostenido y la inserción del pico por la parte distal de la flor haciendo contacto directo con las anteras y el estigma que le permiten adherir el polen al pico del ave mientras se alimenta. B) Comportamiento al momento de realizar la visita en *Diglossa humeralis*. Se observa el robo de néctar por la parte basal de la flor sin contactar las estructuras reproductivas de ésta ubicadas en la parte distal. (Fotografías donadas por ©Adhín Muñoz <https://www.facebook.com/adhin.munoz?fref=ts>).



Con respecto al número de flores probadas por cada visita y a la duración de las visitas, se encontraron diferencias significativas en todas las especies de aves visitantes a *P. nitida* tanto en el número de flores probadas (ANOVA Kruskal – Wallis=14,9076_{df = 3} $p < 0.001$) como en la duración de cada visita (ANOVA Kruskal–Wallis = 25,4481_{df = 3} $p < 0,001$), siendo *D. humeralis* la especie que probó más flores por visita y la que tardó más tiempo en cada visita, el resto de especies tardaron en promedio 60 ± 57 segundos por visita (Tabla 6-2).

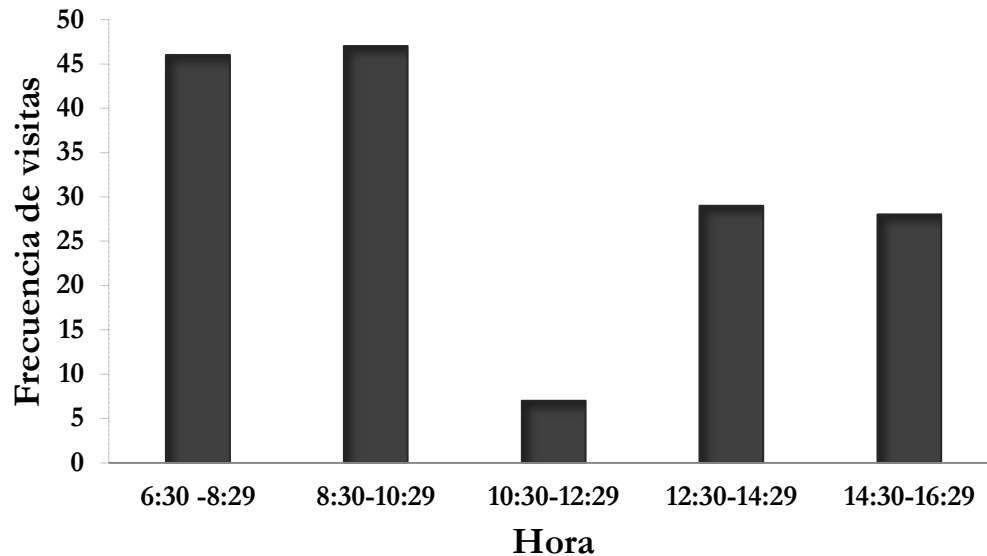
Tabla 6-2: Duración de la visita y número de flores probadas por visita de las aves a las flores de *Puya nitida* y *P. trianae* en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia. Se muestra el promedio, la desviación estándar de la duración de cada visita y de las flores probadas y entre paréntesis el rango. El *n* indica el número de visitas por cada especie. Los valores de la duración de la visita están en segundos.

Especie de planta	Especie de ave Visitante	Duración de la visita	Flores probadas
<i>Puya nitida</i>	<i>Diglossa humeralis</i> n= 68	84 ± 69 (2- 298)	25 ± 30 (1-203)
	<i>Eriocnemis vestita</i> n=55	44 ± 34 (2-129)	11 ± 9 (1-37)
	<i>Pterophanes cyanopterus</i> n=27	$24,8 \pm 16,8$ (2-65)	15 ± 10 (2-43)
	<i>Chalcostigma heteropogon</i> n= 7	$39,4 \pm 43,6$ (3-114)	8 ± 7 (2- 21)
<i>Puya trianae</i>	<i>Chalcostigma heteropogon</i> n= 2	$55 \pm 57,9$ (14 – 96)	1 ± 1 (1-2)
	<i>Lesbia victoriae</i> n= 2	$17 \pm 18,3$ (4- 30)	5 ± 4 (2 – 9)
	<i>Pterophanes cyanopterus</i> n= 1	n/a	n/a

Se registraron visitas a *P. nitida* durante todo el día en las diferentes jornadas, sin embargo hubo diferencias significativas en la frecuencia de estas con respecto a las horas del día (ANOVA Kruskal – Wallis= 13.1172_{df = 4} $p < 0.05$); se observó un mayor número de visitas en las horas de la mañana con

respecto al mediodía y en menor proporción en las horas de la tarde (Figura 6-11).

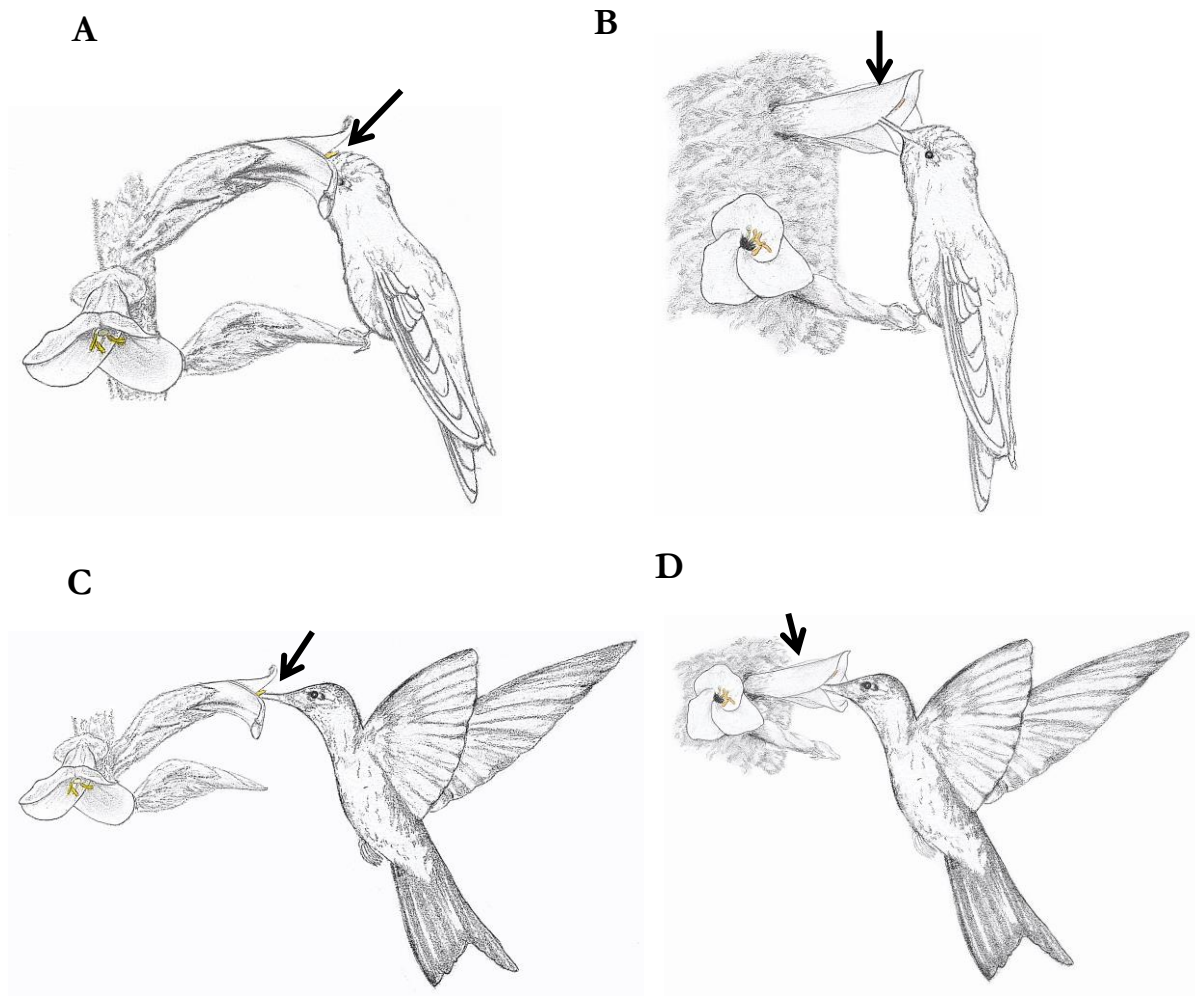
Figura 6-11: Frecuencia de visitas por las aves registradas en los diferentes horarios del día a *P. nitida* en el sector de Siecha, PNN Chingaza, Colombia.



Las especies de aves que visitaron tanto a *P. nitida* como a *P. trianae* fueron *P. cyanopterus* y *Ch. heteropogon*. Dichas especies se caracterizaron por visitar las flores de ambas plantas por la parte distal de la corola haciendo contacto directo con los estambres y el estigma (visita legítima) y tuvieron un comportamiento particular al momento de realizar la visita. Mientras que *C. heteropogon* se perchaba sobre las flores inferiores e insertaba casi completamente su cabeza para libar el néctar en la base de la corola, *P. cyanopterus* permanecía en vuelo sostenido (*hovering*) e insertaba totalmente el pico hasta la base de la corola para libar el néctar. La ubicación del polen en el cuerpo de cada una de las especies de aves difiere debido al tamaño tanto del pico del ave como de la longitud de la corola. *Pterophanes cyanopterus* al tener mayores proporciones de su pico y cuerpo hace contacto con el estigma

y los estambres en zonas diferentes al momento de realizar la visita, ubicando el polen aparentemente en la frente y parte superior del pico cuando visita a *P. nitida* y en la parte media y baja del pico al visitar a *P. trianae* (Figura 6-12). *Chalcostigma heteropogon* es más pequeño y presenta un pico de menor longitud, esto junto con la morfología de las flores de ambas puyas permite que al momento de realizar la visita el polen se disponga principalmente en la coronilla y frente al visitar a *P. nitida* y a lo largo del pico al visitar a *P. trianae* (Figura 6-12).

Figura 6-12: **A)** *Chalcostigma heteropogon* visitando las flores de *P. nitida* y de **B)** *P. trianae*. **C)** *Pterophanes cyanopterus* visitando las flores de *P. nitida* y **D)** de *P. trianae* en el sector de Siecha en el PNN Chingaza, Colombia (Ilustraciones por: Valentina Nieto Fernández www.behance.net/valentinaNF). Las flechas indican la posible deposición del polen en el cuerpo de cada especie de colibrí. Escala 1:1.



7. Discusión

Los resultados del presente estudio muestran que las poblaciones de *P. nitida* y *P. trianae* de la localidad de Siecha en el PNN Chingaza tienen mecanismos de diferenciación que permiten la partición del servicio de los polinizadores y una separación altitudinal de los parches de cada especie que pueden contribuir a la coexistencia de estas especies; Características como la diferencia de tamaño en las estructuras florales que favorecen una separación en la ubicación del polen en el cuerpo del polinizador, la separación temporal de las fenologías de floración al igual que las diferencias en su modo de floración y aspectos de la reproducción sexual son discutidos a continuación explicando su posible aporte a la coexistencia.

7.1. Biología floral

7.1.1 Morfología Floral

Puya nitida y *P. trianae* presentaron aspectos de la morfología floral que corresponden a las plantas visitadas por aves, tales como flores de corola tubular con posición erecta a péndula, anthesis diurna, colores crema, rosas y violeta, ausencia de fragancias y producción de néctar. Por otro lado, tienen estructuras como brácteas florales que protegen la corola de picos fuertes (como los ladrones de néctar) o de insectos, e inflorescencias largas y erectas donde las aves pueden percharse o sostenerse para alimentarse.

Estas características florales han sido descritas para otras especies de la familia Bromeliaceae (Varadarajan y Brown 1988; Buzato *et al.* 2000; Kessler y Krömer 2000; Machado y Semir 2006; De Queiroz y Galarda 2012) y del

género *Puya* (Chaparro 2005; Salinas, Arana y Suni 2007; Hornung –Leoni *et al.* 2013; Franco-Saldarriaga 2014), y a su vez, soportan la hipótesis de que existe un grado de correspondencia entre la forma de las flores con el tipo de animal que la visita y poliniza (Faegri y Van der Pijl 1979; Murcia 2000; Cronk y Ojeda 2008), encajando principalmente en el síndrome de ornitofilia. Este aspecto es importante ya que en las condiciones climáticas extremas del páramo las aves son las principales polinizadoras de las plantas que ven limitada su reproducción sexual por falta de animales polinizadores tales como insectos, los cuales no soportan los fuertes vientos o lluvias de dicho ecosistema y su diversidad se ve disminuida en las alturas.

La especialización floral o los polinizadores especialistas pueden aumentar la transferencia de polen coespecífico, pero muchas plantas son visitadas por polinizadores generalistas o comparten morfologías florales entre congéneres, lo que conlleva a una partición del servicio del polinizador (Theiss *et al.* 2007). De acuerdo con esto, *P. nitida* y *P. trianae* a pesar de ser similares en su morfología floral, presentan caracteres que contribuyen a partir el servicio de los polinizadores. Por un lado, tuvieron diferencias significativas en el tamaño de las flores, aspecto que ayuda a incrementar el número de especies visitantes y por ende de polinizadores; las flores de *Puya nitida* presentaron una longitud de la corola y una amplitud mayores que las de *P. trianae*, lo que podría favorecer que las flores de *P. nitida* sean frecuentadas por colibríes de diversos tamaños corporales y longitudes de pico.

Por el otro lado, las dos puyas tuvieron diferencias en la longitud y arquitectura de las inflorescencias, caracteres que actúan como mecanismo de atracción de visitantes ya que influyen en la diversidad de visitantes en las plantas y en el alcance de atracción de estos (Harder y Cruzan 1990; Harder y Barrett 1996). *Puya nitida* al tener inflorescencias más altas que *P. trianae* (Figura 6-3), puede tener un mayor alcance para atraer aves a larga distancia

en comparación con las plantas de *P. trianae*, las cuales tienen inflorescencias más cortas; no obstante, el color amarillo-verdoso de las flores de *P. trianae* puede aumentar la atracción de las aves y así aunque las inflorescencias sean menos vistosas en el paisaje, las flores resaltan y aseguran las visitas de sus polinizadores. Dicha coloración de las flores es importante porque las aves perciben las longitudes de onda a largas distancias (cualidad que no presentan los insectos) y asocian estos colores con la recompensa que pueda ofrecer la flor, actuando de esta manera como un mecanismo de atracción de polinizadores (Cronk y Ojeda 2008).

En este sentido, se ha reportado que las plantas del género *Puya* son visitadas frecuentemente por colibríes de diversos tamaños y morfología de acuerdo con la forma y color de sus flores y la arquitectura de sus inflorescencias (Gutiérrez 2005; Salinas *et al.* 2007; Hornung-Leoni *et al.* 2013; Franco-Saldarriaga 2014), corroborando que estas plantas tienen una gama amplia de polinizadores y no sólo unos pocos, lo que aumenta la oportunidad de exocruzamiento. No obstante, se resalta el hecho de que una misma ave visitante puede visitar diferentes especies de plantas, lo que puede llevar a una pérdida de polen coespecífico por depositarlo en plantas de diferentes especies; de acuerdo con esto, es importante tener en cuenta otros aspectos relacionados con el comportamiento de las aves visitantes y su eficiencia en cada visita.

Otro aspecto a tener en cuenta se refiere a la longitud de la flor, la cual influye en la forma de la visita del ave ya que no siempre se adecúa a la morfología de ésta y puede haber una limitación al momento de realizar la visita de manera legítima (Sakai *et al.* 1999); por esto, colibríes de picos cortos en flores largas algunas veces utilizan los orificios realizados en primera instancia por aves ladronas de néctar como los pinchaflores y así actúan como ladrones secundarios (Inouye 1983 citado por Arizmendi 2001), sin

aportar al transporte adecuado de polen y por ende a la reproducción sexual de la planta (Arizmendi 2001). En *P. nitida*, se registró en ocasiones *E. vestita* (un colibrí de pico más corto que la corola de las flores), como un ladrón secundario de néctar, comportamiento que podría afectar en algún grado la reproducción sexual de ésta especie de *Puya*.

En cuanto a las estructuras reproductivas, las proporciones de longitud de los estambres y del estigma de ambas especies de *Puya* difirieron significativamente (Tabla 6-1), evidenciando una separación importante que puede contribuir a la partición de los polinizadores y con ello a la coexistencia de estas dos bromelias porque diferencian la ubicación del polen en el cuerpo del ave visitante. Se ha reportado que las estructuras reproductivas y su disposición en las flores son de gran importancia debido a que determinan la deposición de polen en el cuerpo del polinizador y de ésta manera permiten la coexistencia de plantas que comparten dicho servicio, disminuyendo la transferencia de polen interespecífico y favoreciendo el exocruzamiento entre individuos de la especie correcta (Stiles 1975; Armbruster *et al.* 1994; Murcia y Feisinger 1996; Taylor y White 2007).

En esta investigación se encontró que *P. nitida* y *P. trianae* compartieron dos especies de visitantes, *C. heteropogon* y *P. cyanopterus*, y de acuerdo con las diferencias en el tamaño de las estructuras reproductivas, se evidencia un mecanismo floral que puede aportar a la partición del servicio prestado por los polinizadores, ya que cada especie de planta puede situar el polen en una parte diferente del cuerpo de cada ave según su tamaño (Figura 6-12), lo que aumentaría el éxito reproductivo de las plantas y disminuiría el costo que significa la pérdida de polen por compartir el polinizador.

7.1.2 Sistema reproductivo

El sistema de reproducción sexual en *P. nitida* y *P. trianae*, de acuerdo al IAI fue parcialmente auto-incompatible. Con respecto a *P. trianae*, este resultado se puede contrastar con un trabajo de la biología reproductiva de una población de *P. trianae* realizado por Chaparro (2005) en el páramo de Piedras Gordas del Parque Nacional Natural Chingaza, donde se encontró que era altamente auto-compatible, ya que formó el 100% de frutos en el experimento de autopolinización. Los resultados para *P. nitida*, se contrastan con el estudio realizado a una población de ésta especie en el sector de Piedras Gordas en el Parque Chingaza, donde se determinó como incompatible, con un $IAI=0,08$ (Franco–Saldarriaga 2014).

Las condiciones climáticas del páramo como los fuertes vientos, las lluvias, las oscilaciones de luz y temperatura diarias son factores que afectan la visita de los polinizadores y por ende el cruce de polen entre plantas, ya que de acuerdo a las condiciones ambientales que las rodea y al lugar de distribución de las plantas, se pueden expresar diversas estrategias de reproducción sexual tales como la autopolinización y la polinización cruzada (Rundel *et al.* 1994; González *et al.* 2010).

Por esto, es posible que poblaciones de la misma especie que están en diferentes lugares tales como en los sectores de Piedras Gordas y Siecha en el PNN Chingaza, donde el primero presenta mayor humedad, menor afluencia de vientos, es más boscoso y es un ecosistema menos intervenido en comparación con Siecha, podría influir en que las plantas tengan mayores o menores índices de auto-incompatibilidad, combinando tanto la autopolinización con la polinización cruzada con el fin de asegurar la fecundación de los óvulos en caso de ausencia del polinizador (García–Camacho y Totland 2009).

La auto-compatibilidad se ha descrito en otras especies de *Puya* de Colombia (González *et al.* 2010), aspecto que permite inferir que esta estrategia reproductiva es común en plantas de alta montaña y sugiere que la ausencia de polinizadores y las condiciones climáticas pueden convertir este tipo de reproducción en una respuesta a dichas situaciones, ya que las condiciones extremas junto con los rasgos de historia de vida de éstas bromelias monocárpicas perennes (cada roseta experimenta un solo evento de floración cada año o más) limitan la posibilidad de transporte de polen por medio de polinizadores y de ésta manera se aumenta la autofecundación en las plantas.

Para probar una limitación del polen por deficiencia en el servicio del polinizador, se debe tener un número mayor de frutos en los experimentos de polinización cruzada manual con respecto al control (Knight *et al.* 2005). En los experimentos realizados a *P. nitida* y *P. trianae* se encontró un valor muy similar de frutos producidos entre la polinización cruzada y la polinización natural (Figura 6-2), pero se presentó un porcentaje menor de frutos en los experimentos de autopolinización, que es significativo para determinar el tipo de reproducción sexual de estas especies.

En este sentido, tanto *P. trianae* como *P. nitida*, al ser parcialmente auto-incompatibles, tienen un grado de dependencia del polinizador, lo que hace clave las visitas por parte de las aves para el exocruzamiento y el éxito reproductivo de ambas plantas; las aves pueden transportar el polen grandes distancias a parches de diferentes poblaciones en las condiciones extremas del páramo, convirtiendo dichas visitas en un aporte primordial a la diversidad genética de estas plantas debido a que son clonales y presentan riesgo de tener baja variabilidad genética.

Asimismo, las épocas de floración de las dos especies estudiadas de *Puya* ocurrieron en meses diferentes respecto a las poblaciones de las mismas especies presentes en otras localidades del PNN Chingaza (Franco-

Saldarriaga 2014), sugiriendo que la asincronía de la floración a nivel poblacional junto con los patrones de floración prolongados a nivel individual permiten que el polen esté disponible a lo largo del año en parches de diferentes parentales y de esta manera se contribuya al exocruzamiento de ambas especies de bromelias.

A pesar de lo anterior, *P. nitida* y *P. trianae* manifestaron la estrategia reproductiva de autopolinización, lo que da indicios de que las visitas por parte de las aves no siempre están aseguradas y que en algunos momentos las flores perduran a la espera de la llegada de los polinizadores sin tener éxito, lo que induce a las flores a autopolinizarse para garantizar la fecundación de los óvulos y la formación de semillas.

La autopolinización puede ser adaptativa cuando en el ambiente hay una variabilidad en la abundancia de polinizadores (Fenster y Martén–Rodríguez 2007), llevando a las plantas a autofecundarse en últimas instancias. A ésta estrategia se le ha reconocido como autopolinización autónoma retrasada o “*delayed selfing*” (Mallick 2001; Fenster y Martén–Rodríguez 2007; de Vos *et al.* 2012; Pérez *et al.* 2012).

La autopolinización retrasada es un mecanismo que se ha evaluado en diversas especies de plantas, principalmente de zonas alpinas (Fenster y Martén–Rodríguez 2007; García–Camacho y Totland 2009; de Vos *et al.* 2012; Pérez *et al.* 2012) y probablemente se presente en plantas de páramos andinos como *P. trianae* y *P. nitida*.

Las dos especies de *Puya* dependen de las visitas de polinizadores (que a su vez son compartidos) para efectuar su reproducción, dichas visitas están sujetas a cambios en su frecuencia por las variaciones del clima, llevando a las plantas a un fin impredecible ya que no aseguran su éxito reproductivo y esto afecta la estabilidad de la población en tiempo y espacio, por lo tanto, pueden

recurrir al mecanismo de la autopolinización retrasada con el fin de asegurar el éxito reproductivo que no genere costos extras que puedan reducirlo como la pérdida de polen o semillas.

En consecuencia, *P. nitida* y *P. trianae* tienen aspectos reproductivos que demuestran una dependencia de las visitas de los polinizadores pero hay que tener en cuenta que al no estar presentes estos visitantes todo el tiempo, las plantas pueden autofecundarse como última opción, lo que podría generar a largo plazo efectos negativos sobre la variabilidad genética de las dos especies de plantas, ya que se duplica el riesgo por ser clonales.

7.2 Distribución altitudinal de *P. nitida* y *P. trianae*

Las poblaciones de *P. nitida* y *P. trianae* estudiadas en el sector de Siecha en el PNN Chingaza mostraron una clara separación altitudinal y de hábitat (Figura 6-3). La población de *P. nitida* se encontró entre los 3300 y 3550 m principalmente en el hábitat de subpáramo, mientras que *P. trianae* se encontró a partir de los 3600 m en el páramo propiamente dicho.

De acuerdo con esto, las dos especies de *Puya* presentan un mecanismo de separación en términos de “dónde” están utilizando el espacio, mostrando una segregación espacial de hábitats a nivel local que crea un patrón de distribución importante para aprovechar el servicio de polinizadores en diferentes espacios y de esta manera aportar a la coexistencia de ambas plantas a una escala regional.

Se ha reportado en otras especies de plantas estrechamente relacionadas una separación espacial a nivel local que es generada por *trade-offs* entre las habilidades competitivas y la tolerancia al estrés ambiental, aspectos que promueven la coexistencia de dichas plantas en tiempo y espacio (Peterson *et*

al. 2013). Según lo anterior, es importante estudiar más a fondo aspectos de los rasgos de historia de vida que contribuyen a formar los patrones espaciales en las especies, los cuales proveen un indicio importante en la coexistencia de éstas que a su vez interactúan y forman las comunidades ecológicas, y en este caso de las plantas de los páramos andinos y las interacciones ecológicas que se desarrollen allí.

Esta separación espacial les favorece tanto al establecimiento de los parches y rosetas como al uso de los recursos, en este caso el servicio del polinizador. *Puya nitida*, al presentarse de manera dominante en el subpáramo (3400-3550m) está disponible para aprovechar las visitas de diferentes especies de aves que se distribuyen generalmente en este hábitat tales como *E. vestita* y *P. cyanopterus* (Hilty y Brown 2001; Gutiérrez 2005), registradas en la zona; mientras que *P. trianae* al estar dominante en el páramo (>3600m) está disponible para las aves visitantes que se distribuyen regularmente a alturas mayores como *C. heteropogon* y *L. victoriae* (Hilty y Brown 2001; Gutiérrez 2005).

A su vez, los colibríes realizan migraciones altitudinales y estacionales, por lo tanto, pueden estar presentes en las diferentes coberturas vegetales a lo largo del rango altitudinal (Gutiérrez 2005; De Queiroz y Galarda 2007). Así, las dos especies de *Puya* pueden compartir el recurso siendo visitadas por las mismas especies de aves que están presentes a lo largo de toda la zona y en diferentes épocas del año, pero sin generar competencia por este recurso ya que aprovechan la frecuencia de visitas de las aves que permanecen mayormente en cada uno de los hábitats.

En otras áreas del PNN Chingaza se han registrado en simpatria a *P. nitida* y a *P. trianae* (obs. pers.; Franco-Saldarriaga 2014 com. pers.) pero su abundancia es menor en dichas zonas, registrándose de manera dominante en el subpáramo y el páramo al igual que en el presente estudio. No se conoce con

exactitud el patrón de distribución de éstas dos especies a escalas más amplias, no obstante, es posible lograr un entendimiento desde lo observado actualmente y este patrón espacial indica que ambas especies son exitosas siendo dominantes en hábitats separados.

7.3 Floración y fructificación de *P. nitida* y *P. trianae*

Las flores de *P. nitida* y de *P. trianae* tuvieron una duración prolongada (tres a siete días) y la apertura de éstas en la inflorescencia fue acrópeta, aspectos característicos de este género de bromelias (Smith y Downs 1974) que les aportan ventajas para la reproducción sexual. La asincronía en la apertura floral y la disponibilidad prolongada de cada flor permite que lleguen más visitas y realicen la polinización (Knighth *et al.* 2005).

La longevidad floral también ha sido reportada como una característica de las plantas alpinas polinizadas por animales (García-Camacho y Totland 2009), pero que la actividad de sus visitantes es tan baja que el tener las flores durante varios días compensa la incertidumbre de la llegada de los polinizadores (Primack 1985 en Rathcke 1988a; Ashman y Shoen 1996); es muy probable que en las zonas de páramo también se presente esta escasez de polinizadores, por lo que *P. nitida* y *P. trianae* aseguran su éxito reproductivo con este mecanismo floral, recibiendo la cantidad de polen necesario para fecundar los óvulos durante el tiempo de floración.

Esta característica fue encontrada por Franco-Saldarriaga (2014), quien reportó una longevidad floral y receptividad estigmática prolongadas (> 5 días) en las flores de una población de *P. nitida* en el sector de Piedras Gordas en el PNN Chingaza y atribuyó estos factores como favorables ya que aumentan la probabilidad de que se deposite gradualmente la cantidad de polen suficiente para fecundar los óvulos de esta especie de planta. Dicho

Discusión

resultado junto con el presente estudio permite inferir que este mecanismo floral aporta al exocruzamiento y posiblemente al éxito reproductivo de *P. nitida* y *P. trianae*.

Por otro lado, las dos poblaciones de *Pyra* estudiadas presentaron un pico de floración unimodal, no obstante, se diferenciaron en la amplitud de floración y en la época climática del sector. Mientras que *P. nitida* floreció de manera prolongada en la época de máxima precipitación, *P. trianae* floreció de manera marcada a finales de las lluvias y comienzos de la época seca (Figura 6-5). Esto indica una clara separación temporal en la floración de cada especie que permite el uso de los polinizadores en diferentes épocas del año, lo que contribuye a la coexistencia de estas especies de plantas en el tiempo (Stiles 1975).

Este patrón fenológico en las comunidades de plantas se ha sugerido como usual en especies similares que comparten el polinizador y que posiblemente han competido en el pasado por este recurso, evolucionando en un desplazamiento de caracteres para partir el uso del polinizador y coexistir (Levin y Anderson 1970; Heithaus, 1974; Stiles 1975; Rathcke y Lacey 1985 citado por Murray *et al.* 1987; Waser 1978b; Rathcke 1988a, 1988b; Taylor y White 2007; Chen y Hsu 2011).

La época de floración de *P. trianae* en Siecha fue similar a la encontrada por Chaparro (2005) en Piedras Gordas en el PNN Chingaza con un pico de floración entre los meses de septiembre y octubre, pero a diferencia del presente estudio, se observó durante la época de lluvias de la zona. Con respecto a *P. nitida*, Franco-Saldarriaga (2014) en un trabajo realizado en el páramo de Piedras Gordas del PNN Chingaza en la misma época del presente estudio, encontró un patrón fenológico diferente de ésta especie de *Pyra*, donde el pico de floración fue durante el mes de noviembre, en la época de menor precipitación.

Lo anterior explica que los patrones fenológicos de las especies están influenciados no sólo por los rasgos de la historia de vida, sino también por las condiciones externas del ambiente como la precipitación y la comunidad en la que se encuentran (Newstrom y Baker 1994; Machado y Semir 2006).

Tanto en Piedras Gordas como en Siecha se presenta un patrón de precipitación similar durante el año pero, Siecha es un lugar más escarpado donde hay mayor influencia de vientos fuertes y cambios rápidos de altitud que generan una variación abrupta de la temperatura debido a que es una región más abierta, sin vegetación boscosa que ayude a regular cambios en humedad y radiación solar en el día, afectando tanto a plantas como animales. De esta manera, los patrones de floración de las mismas especies de plantas en hábitats diferentes son altamente variables y también están influenciados por la diversidad local de la comunidad, por lo que pueden presentar floraciones distintas a nivel local de acuerdo a las interacciones que se han desarrollado en tiempo y espacio entre dichas especies (Newstrom y Baker 1994).

El patrón fenológico secuencial de las dos especies de *Puya* y la proporción de botones y flores abiertas (Figura 6-6), evita una sobreposición en el uso de polinizadores por la separación temporal y a su vez genera una permanencia del recurso floral (néctar) para los polinizadores, manteniendo así a las aves en el área y una organización espacio – temporal de los recursos disponibles que contribuyen a la eficiencia del sistema de polinización en la comunidad (Stiles 1975; Machado y Semir 2006; Taylor y White 2007).

Esta separación temporal de la floración ha sido reportada en otros estudios de comunidades de plantas de zonas tropicales (Stiles 1975 y 1978a; Marín-Gómez 2014), corroborando que este patrón es un mecanismo que permite el uso del servicio de polinizadores sin afectar la polinización cruzada y el éxito reproductivo, favoreciendo la coexistencia.

El período de fructificación de *P. nitida* y *P. trianae* fue prolongado (aprox. tres a cinco meses) durante la época de lluvias, y la dispersión de semillas se efectuó durante la época seca. Este patrón fenológico es acorde con otro estudio realizado en *P. nitida* (Franco-Saldarriaga 2014), en otras especies de bromelias (Machado y Semir 2006; Rocha-Pessôa y Duarte 2007) y con otros períodos de fructificación de plantas tropicales (Selwyn y Parthasarathy 2007), donde la maduración de los frutos se da principalmente en la época lluviosa del año, mientras que la dispersión de las semillas es favorecida por los vientos de la estación seca (Smith y Downs 1974; Rocha-Pessôa y Duarte 2007).

Por último, la proporción de flores que se transformaron en frutos puede indicar si existe una limitación por la polinización en las especies de plantas (Rathcke 1988 b). En *P. nitida* y *P. trianae* se formaron el 50% y 70% de frutos respectivamente (Figura 6-7). Estos resultados pueden indicar que las dos especies dependen de la polinización cruzada mediada por las aves pero a su vez están utilizando la autopolinización, aspecto que podría repercutir en la variabilidad genética a nivel poblacional pero aumentar el éxito reproductivo de la planta debido a que se fecundan la mayoría de óvulos disponibles.

7.4 Visitantes florales

Seis especies de aves visitaron las poblaciones de *P. nitida* y *P. trianae* en el sector de Siecha en el PNN Chingaza (Figura 6-9); cuatro especies de colibríes (*E. vestita*, *P. cyanopterus*, *L. victoriae* y *C. heteropogon*), una especie de pinchaflores (*Diglossa humeralis*) y una especie de gorrión (*Atlapetes pallidinucha*). Estos registros son comparables con otros estudios del género *Puya* en los Andes (Gutiérrez 2005; Salinas *et al.* 2007; Hornung-Leoni *et al.* 2013; Franco-Saldarriaga 2014), lo que explica que estas plantas están adaptadas a las visitas principalmente por colibríes, jugando un papel importante en el proceso de

polinización y exocruzamiento entre las poblaciones de dichas plantas de páramo.

Las visitas en *P. trianae* fueron solamente por colibríes, mientras que en *P. nitida* se presentaron además las visitas del pinchaflor y del gorrión. Las visitas de *D. humeralis* en *P. nitida* predominaron significativamente (Figura 6-9); *D. humeralis* al ser un ladrón primario de néctar (Inouye 1983, citado por Arizmendi 2001) podría generar efectos negativos directos a las plantas (Arizmendi 2001; Rojas–Nossa 2007) en este caso de *P. nitida*, ya que el ave no aporta al transporte de polen, consume la recompensa para los verdaderos polinizadores y probablemente destruye los órganos reproductivos de las flores. Por otra parte, su comportamiento territorial y agonístico contra otras aves como *E. vestita* y *P. cyanopterus* (obs. pers.), impidió que dichas especies visitaran las flores de *P. nitida* disminuyendo en consecuencia la probabilidad de que cumplieran su función de polinizadores, posiblemente afectando el éxito reproductivo de la planta debido a la falta de transporte de polen.

No obstante, *D. humeralis* al moverse constantemente en toda la inflorescencia de *P. nitida* promueve la liberación de polen de las anteras y que caiga en el cuerpo del ave, lo que podría favorecer su transporte a otras flores de una manera indirecta. Arizmendi (2001) afirma que los robadores de néctar a veces pueden promover la polinización si los movimientos durante el forrajeo llevan a la transferencia de gametos entre las partes reproductivas, o cuando accidentalmente se llenan de polen que después es transportado a la siguiente flor (geitonogamia). Sin embargo, Rojas-Nossa (2007) recalca la importancia de revisar las cargas polínicas que pueden llevar estos pinchaflores ya que pueden no reflejar la frecuencia de uso directo de algunas plantas, por lo que hay que tener en cuenta otros aspectos tanto de la planta como del comportamiento del ave para definir si el ave aporta o no a la reproducción de la especie de planta involucrada.

En este sentido, *D. humeralis* fue principalmente una ladrona de néctar en *P. nitida*, y podría actuar como polinizadora ocasional e indirecta de esta planta de acuerdo a su comportamiento de forrajeo, a la duración de la visita y número de flores probadas por cada visita (Tabla 6-2) y aunque, como lo sugiere Rojas-Nossa (2007), hay que estudiar más a profundidad aspectos relacionados con el crecimiento de la planta, la producción de néctar y la dinámica del comportamiento de colibríes y pinchaflores visitantes para determinar un efecto del robo de néctar sobre el éxito reproductivo de las plantas, en este caso a *P. nitida*, se puede considerar que *D. humeralis* controla la producción de néctar de esta bromelia en su área y visita todas las flores de diferentes parches, lo que podría favorecer al movimiento de polen localmente y aumentar el set de frutos y semillas, favoreciendo la reproducción sexual por geitonogamia y autopolinización.

Los colibríes que visitaron a *P. nitida* fueron *E. vestita*, *P. cyanopterus* y *C. heteropogon* (Figura 6-9). Estos visitantes pueden separarse en dos grupos de acuerdo con la estrategia de forrajeo, que junto con el comportamiento al momento de realizar la visita, les proporcionan ventajas y desventajas al éxito de la polinización de *P. nitida*.

Eriocnemis vestita fue principalmente territorial, defendiendo constantemente un parche con varias inflorescencias de *P. nitida*, con comportamientos agonísticos y vocalizando contra las demás aves visitantes para excluirlos. Este hecho puede generar efectos negativos a *P. nitida* ya que impide la visita por otras especies de aves que pueden transportar el polen y efectuar el proceso de polinización cruzada. *E. vestita* al ser un colibrí pequeño y de pico más corto que las flores de *P. nitida* visitó a las flores tanto de manera legítima como ilegítima; ambos comportamientos generan ventajas y desventajas a la reproducción de ésta planta. Por un lado, las visitas legítimas aportan al transporte de polen y al exocruzamiento entre las plantas de ésta *Puya*, pero

por otro lado, el robo de néctar genera en su mayoría desventajas a la reproducción de la planta.

Inouye (1980 citado por Rojas–Nossa 2005), denomina el comportamiento de *E. vestita* como “ladrón secundario de néctar”, ya que visita las flores a través de las perforaciones hechas por un ladrón primario -en este caso *D. humeralis*-. Este mecanismo de forrajeo le trae desventajas a *P. nitida*, ya que de la misma manera que *D. humeralis*, consume el néctar sin contactar las anteras y el estigma de las flores, al mismo tiempo que reduce la recompensa para otros visitantes y polinizadores de esta bromelia. Dicho comportamiento ha sido reportado en otras especies de colibríes de pico corto y al parecer es común en plantas visitadas por aves, pero su efecto sobre el éxito reproductivo de las plantas aún es tema de discusión (Navarro 1999; Restrepo-Chica y Franco-Saldarriaga 2009).

Arizmendi (2001) afirma que “es importante reconocer que el efecto del robo de néctar sobre un sistema de polinización depende no sólo de su efecto directo sobre las flores individuales, sino también de la abundancia y la frecuencia relativa de los polinizadores, ladrones y plantas, y la manera en que éstos fluctúan a través del tiempo”. En este sentido, se concluye que los efectos del robo de néctar en *P. nitida* por *D. humeralis* y *E. vestita* deben ser evaluados a profundidad para así tener mejores herramientas que puedan dar respuesta a las consecuencias sobre el éxito reproductivo que tengan éstas visitas en comparación con los demás visitantes y la fenología floral.

Por otro lado, *C. heteropogon*, *P. cyanopterus* y *L. victoriae* son colibríes que presentaron la estrategia de ruta, tanto al visitar a *P. nitida* como al visitar a *P. trianae*. Estos colibríes siempre visitaron de manera legítima las flores de ambas especies y en conjunto con la morfología floral, hicieron contacto directo con las estructuras reproductivas de las flores, permitiendo así la adhesión del polen en el cuerpo del visitante que posteriormente puede ser

depositado en otras flores de la especie correspondiente (Figura 6-10a; Figura 6-12).

La estrategia de ruta presenta varias ventajas para ambas especies de *Puya* y para las aves. Según Stiles (1978a), “es la estrategia más efectiva de forrajeo para el exocruzamiento de flores dispersas y a su vez mantiene la cohesión de las poblaciones esparcidas en parches”. Simultáneamente, las aves al tener rutas de forrajeo, aprenden donde está la recompensa para volver a visitarlas sin generar altos costos energéticos por la búsqueda de alimento en otros lados donde no se encuentre (Wolf *et al.* 1976; Theiss *et al.* 2007).

Además de esto, el visitar las flores de manera legítima aumenta la probabilidad de exocruzamiento con individuos de otras poblaciones, que favorece el flujo genético y el éxito reproductivo (Stiles, 1987a) en este caso de *P. nitida* y *P. trianae*. No obstante, en *P. trianae* las visitas fueron muy escasas y siempre por aves rutereras, evento que puede ser explicado por las condiciones climáticas donde habita ésta planta. Stiles (1978a) afirma que “el hábitat y el hábito de crecimiento de las plantas pueden afectar la habilidad de éstas a adaptarse al territorialismo o a la estrategia de ruta de los polinizadores”.

Por lo anterior, es probable que *P. trianae* no fuera frecuentemente visitada por las aves debido a las condiciones extremas del clima, y a que, a mayor altitud la diversidad y abundancia de las especies animales disminuyen considerablemente, lo que puede afectar las visitas a las flores de ésta *Puya* (Gutiérrez 2005). Lo anterior se diferencia de lo ocurrido a *P. nitida*, donde la condición climática en su hábitat es menos drástica y favorece la permanencia de diferentes especies de aves que puedan visitar las flores constantemente, aportando al éxito reproductivo de ésta bromelia por cualquiera de las dos estrategias de forrajeo de las aves (ruta y territorialismo).

A pesar de lo anterior, el hecho de que a *P. trianae* la visiten aves principalmente ruterías, aumenta la probabilidad del transporte de polen a plantas en otras poblaciones, ya que estos vectores son más efectivos por tener una morfología corporal más acoplada a la forma de la flor (Figura 6-12), disminuyendo el gasto energético en la planta por pérdida de polen ubicado en visitantes menos eficientes (Stiles 1975).

Dicha eficiencia y efectividad en la polinización se puede probar parcialmente con el número de flores probadas y la duración de la visita de las aves (Stiles 1978b; Theiss *et al.* 2007). Los registros de estos aspectos por *C. heteropogon*, *L. victoriae* y *P. cyanopterus* a las flores de *P. nitida* y *P. trianae* son significativos para inferir que estos colibríes actúan como polinizadores de ambas especies y se sugiere que cada ave visitante a las dos especies de plantas aporta al éxito de la polinización durante cada evento de forrajeo.

Las estrategias de forrajeo y las formas de visita de la comunidad de aves visitantes a *P. nitida* y a *P. trianae* en Siecha les permite separarse en cuanto a “cómo” estas aves explotan el recurso (néctar), permitiendo que sea compartido y posiblemente a evitar una disminución en el éxito reproductivo de ambas plantas.

Por otra parte, las especies visitantes *C. heteropogon* y *P. cyanopterus* (que comparten *P. nitida* y *P. trianae*) son aves que se diferencian significativamente en su morfología (Anexo B) y como ya se discutió previamente, pueden estar favoreciendo la polinización de ambas especies de *Puya* debido a que el acople morfológico de sus estructuras -como el pico- junto con la morfología floral, separan la ubicación del polen en el cuerpo de las aves y de ésta manera lo transportan adecuadamente a las demás flores de la especie correcta.

De igual manera, estas estrategias de búsqueda de alimento de las aves ayudan a que *P. nitida* y *P. trianae* contrarresten los costos generados por el robo de néctar y la ausencia de visitas, que en zonas de páramo es un evento que podría limitar el flujo de polen de manera significativa, afectando la viabilidad y permanencia de las poblaciones en dichos ecosistemas (Rundel *et al.*, 1994; Ashman *et al.* 2004; Knighth *et al.*, 2005).

Finalmente, se registró una visita del gorrión *Atlapetes palidinucha* a las inflorescencias de *P. nitida*. Ésta visita fue principalmente para el consumo de los pétalos y probablemente de las estructuras reproductivas. En otros trabajos se han documentado especies de aves no polinizadoras que llegan a consumir partes de la planta, en especial flores (Hornun–Leoni *et. al* 2013; Franco-Saldarriaga y Restrepo-Chica 2009). Este evento de herbivoría podría afectar de una manera directa o indirecta la capacidad reproductiva de la planta, ya que repercute en una disminución de las visitas a los polinizadores por la caída de las corolas y el daño del cáliz (Franco-Saldarriaga y Restrepo-Chica 2009); lo mismo podría estar ocurriendo con *P. nitida*, sin embargo es necesario profundizar en estudios que permitan concluir de manera más clara en los efectos de la herbivoría sobre la polinización de la planta en éste sector del páramo de Chingaza.

8. Conclusiones y recomendaciones

8.1. Conclusiones

Los resultados de esta investigación mostraron que *Puya nitida* y *P. trianae* tienen mecanismos florales que permiten la partición del servicio de polinización tales como la diferencia en el tamaño de las estructuras reproductivas y la arquitectura de las inflorescencias. Estos aspectos favorecen las visitas por una amplia gama de especies de colibríes que a su vez, pueden depositar el polen en diferentes partes del cuerpo de acuerdo a su tamaño, evitando la mezcla de polen y favoreciendo su transporte y deposición adecuado en flores coespecíficas.

Las poblaciones de *Puya nitida* y *P. trianae* mostraron una segregación espacial de hábitats y altitud a nivel local que crean un patrón de distribución importante que favorece el uso del servicio de polinizadores en diferentes espacios y así mantienen la coexistencia a una escala regional.

La separación temporal en los picos de floración de *P. nitida* y *P. trianae* favorece el aprovechamiento de los polinizadores durante diferentes épocas del año, aspecto que contribuye a la coexistencia de estas dos especies de plantas en el tiempo.

El sistema de reproducción en *P. nitida* y *P. trianae* y el porcentaje de flores que se formaron en frutos demuestran una dependencia de las visitas por aves polinizadoras, pero por otro lado se autopolinizan, lo que puede ser una consecuencia de la falta de suficientes visitas para efectuar la polinización cruzada, recurriendo a la autofecundación como último recurso para la formación de semillas.

Las visitas de *C. heteropogon*, *L. victoriae* y *P. cyanopterus* a las flores de *P. nitida* y *P. trianae*, sugieren que éstos colibríes son polinizadores de ambas bromelias y cada especie de ave aporta al éxito de la polinización de ambas plantas de acuerdo con las estrategias de forrajeo que presentan.

Las especies visitantes *C. heteropogon* y *P. cyanopterus* que comparten *P. nitida* y *P. trianae* son aves que se diferencian en morfología de manera significativa y favorecen la polinización de ambas plantas debido a que el acople morfológico del cuerpo junto con la morfología floral, separan la ubicación del polen en el cuerpo de las aves y de ésta manera realicen el transporte de polen adecuadamente a las demás flores de la especie correcta.

Este conjunto de mecanismos aportan para que *P. nitida* y *P. trianae* utilicen el servicio de los polinizadores exitosamente y de esta manera contribuyen a su coexistencia en el sector de Siecha en el PNN Chingaza.

8.2 Recomendaciones

Estudiar otros mecanismos florales tales como la separación temporal y espacial (hercogamia y dicogamia) de las estructuras reproductivas y la producción de néctar en diferentes niveles que pueden ampliar la

comprensión de las adaptaciones que puedan tener estas plantas a la polinización por aves.

Incluir otros experimentos de polinización manual como la apomixis, aumentar el número de la muestra por experimento, y evaluar el éxito reproductivo por medio del crecimiento de tubos polínicos y de semillas germinadas debido a las condiciones del páramo que pueden afectar el desarrollo de frutos.

Evaluar si existe una limitación de polen por medio de estudios de suplementación de polen.

Evaluar las interacciones de *P. nitida* y *P. trianae* con otras especies de plantas de la comunidad que también son visitadas por aves, con el fin de aumentar el conocimiento de los patrones de floración y saber la dinámica de uso del servicio de polinizadores a una escala mayor.

Estudiar el efecto que tiene el robo de néctar en la reproducción de *P. nitida* en esta zona, ya que puede ser significativo en el éxito reproductivo de ésta especie.

Incluir en la metodología de observación de aves visitantes las grabaciones continuas. Esto aumentaría el esfuerzo de muestreo y se podrían registrar visitas que no se detectan en las jornadas de observación directa por causas de mal tiempo en el clima u otros factores que impidan las observaciones presenciales.

9. Bibliografía

- AIZEN M, VÁZQUEZ D. 2006. Flowering phenologies and hummingbird plants from the temperate forest of southern South America: is there evidence of competitive displacement?. *Ecography*. 29:357-366.
- AMARASEKARE P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*. 6:1109–1122.
- ARIZMENDI M. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology*. 79: 997–1006.
- ARMBRUSTER S, EDWARDS M, DEBEVEC E. 1994. Floral character displacement generates assemblage structure of western Australian triggerplants (*Stylidium*). *Ecology*. 75(2):315-329.
- ASHMAN T- L, SHOEN D.J. 1996. Floral longevity: fitness consequences and resource costs. En: Lloyd, David. G. and S. C. H. Barrett (Eds). *Floral Biology* (Cap. 5; pp 112 – 139). Chapman & Hall. New York. 419 p.
- ASHMAN T-L, KNIGHT T, STEETS J, AMARASEKARE P, BURD M, CAMPBELL D *et al.* 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*. 85(9):2408-2421.
- BAZZAZ S, CATOVSKY S. 2001. Resource partitioning. *Encyclopedia of Biodiversity*. (5):173–184.
- BEGON M.C, TOWNSEND R, HARPER J. 2006. *Ecology. From individuals to ecosystems*. Fourth Edition. Blackwell Publishing.
- BELL J, KARRON J, MITCHELL R. 2005. Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcrossing in *Mimulus ringens*. *Ecology*. 86(3):762-771.
- BRODY A. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology*. 78(6):1624–1631.
- BROCKMEYER T, SCHAEFER H. 2010. Do nectar feeders in Andean nature reserves affect flower visitation by hummingbirds?. *Basic and Applied Ecology*. 13:294–300.
- BROWN B, MITCHELL R. 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia*.129:43–49
- BROWN B, MITCHELL R, GRAHAM S. 2002. Competition for pollination between an Invasive species (Purple Loosestrife) and a native congener. *Ecology*. 83(8):2328-2336.
- BUZATO S, SAZIMA M, SAZIMA I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica*. 32(4):824-841.
- CARUSO C. 2000. Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregate*. *Evolution*. 54(5):1546-1557.

- CHAPARRO H, MORA F. 2003. Aporte a la reproducción sexual y asexual en la dinámica de una población de rosetas de *Puya cryptantha* Cuatrec. en el P. N. N. Chingaza. Trabajo de grado para optar al título de Biólogo. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- CHAPARRO H. 2005. Biología reproductiva de la bromelia terrestre *Puya trianae* en el Parque Chingaza. En: Bonilla, M. A. (Ed.). Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- CHEN Y, HSU S. 2011. Synchronized reproduction promotes species coexistence through reproductive facilitation. *Journal of Theoretical Biology*. (274):136 – 144.
- CHESSON P. 1985. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theoretical population biology*. (28):263–287.
- CHESSON P. 1994. Multispecies competition in variable environments. *Theoretical population biology*. (45):227 – 276.
- CHESSON P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology, Evolution and Systematics*. Vol 31: 343 – 366.
- CHESSON P, PACALA S, NEUHAUSER C. 2001. *Environmental niche and ecosystem functioning*. Pages 213-245 En: "The Functional Consequences of Biodiversity", Ann Kinzig, Stephen Pacala, and David Tilman, eds, Princeton University Press.
- CONNELL J. 1980. Diversity and the evolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*. (35):131–138.
- CRONK Q, OJEDA I. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of experimental botany*. 59(4):715-727.
- CRUDEN RW. 1972. Pollinator in high elevation ecosystems: Relative effectiveness of birds and bees. *Science. New Series*. 176(4042):1439-1440.
- DAFNI A. 2001. *Field Methods in Pollination Ecology*. Institute of Evolution. University of Haifa. Haifa, Israel.
- DAMMHAHN M, KAPPELER PM. 2008. Small – scale coexistence of two lemur species (*Microcebus berthae* and *M. murinus*) within a homogeneous competitive environment. *Oecologia*. (157):473 – 483.
- De QUEIROZ V, GALARDA I. 2007. Interaction network and the relationships between bromeliads and hummingbirds in an area of secondary Atlantic rain forest in southern Brazil. *Journal of tropical ecology*. 23(6):663-671.
- De VOS JM., KELLER B, ISHAM ST, KELSO S, CONTI E. 2012. Reproductive implications of herkogamy in homostylous primroses: variation during anthesis and reproductive assurance in alpine environments. *Functional Ecology*. (26):854 – 865.
- DUDGEON SR, STENECK RS, DAVISON IR, VADAS RL. 1999. Coexistence of Similar species in a Space-Limited Intertidal Zone. *Ecological Monographs*. 69(3):331-352.
- FAEGRI K, VAN DER PIJL L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Tercera edición. Pergamon Press.

Bibliografía

- FENSTER CB, MARTÉN – RODRÍGUEZ S. 2007. Reproductive assurance and the evolution of pollination specialization. *International Journal of Plant Sciences*. 168(2):215–228.
- FERREIRA MB, SAZIMA M. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in South-Eastern Brazil. *Annals of botany*. 92:731-737.
- FISHER E, ARAUJO A. 1995. Spatial Organization of a Bromeliad Community in the Atlantic Rainforest, South-Eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 11(4):559–567.
- FRANCO-SALDARRIAGA A, RESTREPO-CHICA M. 2009. Biología floral y visitantes florales de *Cavendishia nitida* (Kunth) A. C. Smith (Ericaceae) en la reserva natural La Montaña, Salento, Quindío. Trabajo final para optar al título de Biólogo. Universidad del Quindío, Quindío, Colombia.
- FRANCO-SALDARRIAGA A. 2014. Estrategias de la reproducción sexual de *Puya nitida* Mez. En el Parque Nacional Natural Chingaza (Cundinamarca, Colombia). Tesis para optar al título de Máster en Ciencias – Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- FÚMERO-CABÁN JJ, MELÉNDEZ-ACKERMAN EJ. 2007. Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). *American journal of botany*. 94(3):419-424.
- GALARDA I, SAZIMA M. 2012. Spatial heterogeneity and the distribution of bromeliad pollinators in the Atlantic forest. *Acta oecologica*. 43:104-112.
- GARCÍA-CAMACHO R, TOTLAND Ø. 2009. Pollen limitation in the alpine: a meta – analysis. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 41(1):103-111.
- GARCÍA-MENESES P, RAMSAY P. 2012. Pollinator response to within-patch spatial context determines reproductive output of a giant rosette plant. *Basic and applied ecology*. 13:516-523.
- GHAZOUL J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of ecology*. 94(2):295-304.
- GONZÁLEZ MS, URBANO SM, PIANDA M. 2010. Patrones de biología reproductiva de *Puya clava.berculis* y *Puya cryptantha* en ambientes paramunos contrastantes en el departamento de Nariño. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*. 22:132-146.
- GUISANDE C, VAAMONDE NA, BARREIRO A. 2011. *Tratamiento de datos con R, STATISTICA y SPSS*. Ediciones Díaz de Santos. España.
- GUISANDE C, VAAMONDE A. 2012. *Gráficos estadísticos y mapas con R*. Ediciones Díaz de Santos. España.
- GUISANDE C, et al. 2014. C. RWizard Software. <http://www.ipez.es/RWizard>. University of Vigo. Spain.
- GUTIÉRREZ A, ROJAS-NOSSA S. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia (trabajo de grado para optar al título de biólogo). Departamento de Biología. Instituto de Ciencias Naturales. 2001. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- GUTIÉRREZ A. 2005. Ecología de la interacción entre colibríes (Aves: Trochilidae) y plantas que polinizan en el bosque Alto – andino de Torca. Bogotá. Tesis de postgrado. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencia, Departamento de Biología. Bogotá.

- GRAU AS, GÓMEZ ROMERO E, ARÁOZ E. 2010. Puyas andinas. *Ciencia hoy*. 20(118).
- HARDER LD, CRUZAN MB. 1990. An evaluation of the physiological and evolutionary influences of inflorescence size and flower depth on nectar production. *Functional Ecology*. 4(4):559-572.
- HARDER LD, BARRETT SCH. 1996. Pollen dispersal and mating patterns in animal – pollinated plants. En: Lloyd, David. G. y S. C. H. Barrett (Eds). *Floral Biology* (Cap. 6; pp 140 – 189). Chapman & Hall. New York. 419 p.
- HEITHAUS ER. 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 61(3):675-691.
- HILTY S, BROWN W. 2001. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press. 836 p.
- HORNUNG–LEONI CT, GONZÁLEZ–GÓMEZ PL, TRONCOSO AJ. 2013. Morphology, néctar characteristics and avian pollinators in five Andean *Puya* species (Bromeliaceae). *Acta Oecologica*. 51:54–61.
- KESSLER M, KRÖMER T. 2000. Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forest in Bolivia. *Plant biology*. 2: 659-669.
- KNIGHT M, STEETS JA, VAMOSI JC, MAZER SJ, BURD M, CAMPBELL DR, *et al.* 2005. Pollen Limitation of Plant Reproduction: Pattern and Process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 467-497.
- KRÖMER T, KESSLER M, HERZOG S. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica*. 38(2):183-195.
- LEIBOLD M, McPEECK MA. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*. 87:1399–1410.
- LEVIN D, ANDERSON W. 1970. Competition for Pollinators between Simultaneously Flowering Species. *The American Naturalist*. 104(939):455-467.
- LEVINE JM, REES M. 2002. Coexistence and relative abundance in annual plant assemblages: the roles of competition and colonization. *The American Naturalist*. 160(4):452-467.
- Mac ARTHUR R. 1958. Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology*. 39:599 – 619.
- MACHADO CG, SEMIR J. 2006. Fenología da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica*. 29(1):163-174.
- MADRIÑÁN S. 2010. Flora ilustrada del páramo de Chingaza: Guía de campo de plantas comunes. Ed.2. Universidad de los Andes. Ediciones Uniandes. Bogotá.
- MALLICK SA. 2001. Facultative dichogamy and reproductive assurance in partially protandrous plants. *Oikos*. 95(3).
- MARÍN – GÓMEZ OH. Ecología de la polinización y mecanismos de coexistencia del ensamble de *Columnnea* (Gesneriaceae) en la Reserva Natural Rio Nambí Nariño-Colombia. (Tesis de maestría). Bogotá. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia; 2014.

Bibliografía

- MATHIAS A, CHESSON P. 2013. Coexistence and evolutionary dynamics mediated by seasonal environmental variation in annual plant communities. *Theoretical Population Biology*. 84:56–71.
- McDADE LA, WEEKS JA. 2004. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants: patterns of production and variability in 12 species. *Biotropica*. 36(2):196-215.
- MIRANDA-ESQUIVEL DR., RANGEL-CH JO, ROA-FUENTES LL. 2001. Endemismo en páramos colombianos con base en la distribución de espermatófitos y el análisis de parsimonia de endemismos (PAE). s.d.
- MITCHELL R, FLANAGAN R, BROWN B, WASER N, KARRON J. 2009. New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany* 103:1403–1413.
- MORA F, CHAPARRO HA, BONILLA MA, VARGAS O. 2005. Rasgos de historia de vida de *Puya cryptantha*, una bromelia monocárpica perenne. En: Bonilla, M. A. (ed.). Estrategias adaptativas de plantas del páramo y del bosque altoandino en la cordillera oriental de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- MORAGUES E, TRAVESET A. 2005. Effect of *Carpobrotus spp.* on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation*. 122: 611–619.
- MORALES C, TRAVESET A. 2008. Interspecific pollen transfer: Magnitude, prevalence and consequences for plant fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 27:221–238.
- MURCIA C, FEISINGER P. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. *Ecology*. 77(2):550-560.
- MURCIA C. 2002. *Ecología de la Polinización*. En: Guariguata, M. y G. Kattan (comp). Ecología y Conservación de bosques neotropicales. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Costa Rica. ISBN. 493 – 530.
- MURRAY K, FEINSINGER P, BUSBY WH, LINHART B, BEACH JH, KINSMAN S. 1987. Evaluation of character displacement among plants in two tropical pollination guilds. *Ecology*. 68(5):1283-1293.
- NAVARRO L. 1999. Pollination ecology and effect of nectar removal in *Maclemania bullata* (Ericaceae). *Biotropica*. 31:618-625.
- NEWSTROM LE, FRANKIE GW, BAKER HG. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*. 26(2):141-159.
- PALMER T, STANTON ML, YOUNG TP. 2003. Competition and coexistence: exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *The American Naturalist*. 162:S63 – S79.
- PAUW A. 2013. Can pollination niche facilitate plant coexistence?. *Trends in ecology and evolution*. 28(1).
- PÉREZ F, LEÓN C, MUÑOZ T. 2012. How variable is delayed selfing in a fluctuating pollinator environment? A comparison between a delayed selfing and a pollinator – dependent *Schizanthus* species of the high Andes. *Evolutionary Ecology*. 27(5):911–922.
- PETERSON ML, RICE KJ, SEXTON JP. 2013. Niche partitioning between close relatives suggests trade-offs between adaptation to local environments and competition. *Ecology and Evolution*, 3(3):512–522.

- POLECHOVÁ J, STORCH D. 2008. Ecological niche. *Evolutionary ecology*. S.d.
- R CORE TEAM (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- RANKER T, SOLTIS DE, SOLTIS PS, GILMARTIN AJ. 1990. Subfamilial Phylogenetic Relationships of the Bromeliaceae: Evidence from Chloroplast DNARestriction Site Variation. *Systematic Botany*. 15(3):425–434.
- RATHCKE B. 1988a. Interactions for pollination among two coflowering shrubs. *Ecology*. 69(2): 446–457.
- RATHCKE B. 1988b. Flowering phenologies in a shrub community: competition and constrains. *Journal of ecology*. 74(4):975–994.
- ROJAS–NOSSA S. 2005. *Ecología de la comunidad de pinchaflores (Aves: Diglossa, Diglossopsis) en un bosque altoandino*. Tesis de Maestría en Biología línea Ecología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- ROJAS–NOSSA S. 2007. Estrategias de extracción de néctar por pinchaflores (Aves: *Diglossa* y *Diglossopsis*) y sus efectos sobre la polinización de plantas de los altos andes. *Ornitología Colombiana*. 5:21 – 39.
- ROCHA-PESSÔA TC, DUARTE CF. 2007. Reproductive cycle of *Pitcairnia flammea* (Bromeliaceae/Pitcairnioideae) in an insular Atlantic rainforest area in southeastern Brazil. *Flora*. 203:229-233.
- RUNDEL PW, SMITH AP, MEINZER FC (Eds). 1994. *Tropical Alpine Enviroments. Plant form and function*. Cambridge. University press. 376 p.
- SAKAI S, KATO M, INOUE Y. 1999. Three pollination guilds and variation in floral characteristics of bornean gingers (Zingiberaceae and Costaceae). *American Journal of Botany*. 86(5):646-658.
- SALINAS L, ARANA C, SUNI M. 2007. El néctar de especies de *Puya* como recurso para picaflores Altoandinos de Acash, Perú. *Revista Peruana de Biología*. 14(1):129–134.
- SARGENT R, ACKERLY D. 2008. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in ecology and evolution*. 23(3).
- SCHMID S, SCHMID VS, ZILLIKENS A, STEINER J. 2011. Diversity of flower visitors and their role for pollination in the ornithophilous bromeliad *Vriesea friburgensis* in two different habitats in southern Brazil. *Ecotropica*. 17:91-102.
- SELIGMANN H. 1999. Resource partition history and evolutionary specialization of subunits in complex systems. *BioSystems*. 51:31–39.
- SELWYN MA, PARTHASARATHY N. 2007. Fruiting phenology in a tropical dry evergreen forest of the Coromandel coast of India in relation to plant life-forms, physiognomic groups, dispersal modes, and climatic constraints. *Flora*. 202:371-382.
- SILVERTOWN J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*. 19(11).
- SMITH LB, DOWNS RJ. 1974. *Flora neotropica*. Pitcarnioideae (Bromeliaceae). 14(1):1-609+611-641+643-658.

Bibliografía

- SMITH AP, YOUNG TP. 1987. Tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 18:137-158.
- SNOW DW, SNOW BK. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum - Natural History: Zoology*. 38:105-139.
- SNYDER R, CHESSON P. 2003. Local dispersal can facilitate coexistence in the presence of permanent spatial heterogeneity. *Ecology letters*. 6:301-309.
- STEINACHER G, WAGNER J. 2010. Flower longevity and duration of pistil receptivity in high mountain plants. *Flora*. 205:376-387.
- STILES FG. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some costarican *Heliconia* species. *Ecology*. 56(2):285-301.
- STILES FG. 1978a. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica*. 10:194-210.
- STILES FG. 1978b. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American Zoology*. 18:715-727.
- SUSUKI R, ARITA T. 2014. Emergence of a dynamic resource partitioning based on the coevolution of phenotypic plasticity in sympatric species. *Journal of Theoretical Biology*. 352:51-59.
- TAYLOR J, WHITE SA. 2007. Observations of hummingbird feeding behavior at flowers of *Heliconia beckneri* and *H. tortuosa* in southern Costa Rica. *Ornitología Neotropical*. 18:133-138.
- THEISS K, KEPARTH S, IVEY CT. 2007. Pollinator effectiveness on co-occurring milkweeds (Asclepias: Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 94(2):505-516.
- TOKESHI M. 1999. *Species coexistence. Ecological and evolutionary perspectives*. First edition. Blawell Science Ltd.
- TSCHAPKA M, von HELVERSEN O. 2007. Phenology, nectar production and visitation behavior of bats on the flowers of the bromeliad *Werahuia gladioliflora* in a Costa Rican lowland rainforest. *Journal of tropical ecology*. 23(4):385-395.
- VARADARAJAN GS, BROWN GK. 1988. Morphological variation of some floral features of the subfamily Pitcairnioideae. *Botanical Gazette*. 149(1):82-91.
- VARGAS O, PEDRAZA P. 2003. El Parque Nacional Natural Chingaza. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. 228 pp.
- WASER NM. 1978. Competition for Hummingbird Pollination and Sequential Flowering in Two Colorado Wildflowers. *Ecology*. 59(5):934-944.
- WOLF L, STILES FG, HAINSWORTH FR. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *The Journal of Animal Ecology*. 45(2):349-379.
- WRIGHT SJ. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*. 130:1-14.

A. Anexo: Paquetes usados en R Wizard

C. Guisande *et al.* (2014) RWizard Software. <http://www.ipez.es/RWizard>. University of Vigo. Spain

Tony Plate and Richard Heiberger (2011). abind: Combine multi-dimensional arrays. R package version 1.4-0. <http://CRAN.R-project.org/package=abind>

Dray, S. and Dufour, A.B. (2007): The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*. 22(4): 1-20.

Jombart, T. (2008) adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24: 1403-1405. doi: 10.1093/bioinformatics/btn129

Jan de Leeuw, Patrick Mair (2009). Simple and Canonical Correspondence Analysis Using the R Package anacor. *Journal of Statistical Software*, 31(5), 1-18. URL <http://www.jstatsoft.org/v31/i05/>.

Paradis E., Claude J. & Strimmer K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289-290.

Peter Wolf and Uni Bielefeld (2012). aplpack: Another Plot PACKage: stem.leaf, bagplot, faces, spin3R, and some slider functions. R package version 1.2.7. <http://CRAN.R-project.org/package=aplpack>

S original by Steve Dutky initial R port, extensions by Martin Maechler; revised and modified by Steve Dutky (2012). bitops: Bitwise Operations. R package version 1.0-5. <http://CRAN.R-project.org/package=bitops>

Nenadic, O., Greenacre, M. (2007) Correspondence Analysis in R, with two- and three-dimensional graphics: The ca package. *Journal of Statistical Software* 20(3):1-13.

Michael Friendly and John Fox (2013). candisc: Visualizing Generalized Canonical Discriminant and Canonical Correlation Analysis. R package version 0.6-5. <http://CRAN.R-project.org/package=candisc>

John Fox and Sanford Weisberg (2011). An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>

Jarek Tuszynski (2012). caTools: Tools: moving window statistics, GIF, Base64, ROC AUC, etc.. R package version 1.14. <http://CRAN.R-project.org/package=caTools>

Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., Hornik, K.(2013). cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 1.14.4.

John Fox (2003). Effect Displays in R for Generalised Linear Models. *Journal of Statistical Software*, 8(15), 1-27. URL <http://www.jstatsoft.org/v08/i15/>.

Vincent Goulet, Christophe Dutang, Martin Maechler, David Firth, Marina Shapira, Michael Stadelmann and expm-developers@lists.R-forge.R-project.org (2013). expm: Matrix exponential. R package version 0.99-1. <http://CRAN.R-project.org/package=expm>

J. O. Ramsay, Hadley Wickham, Spencer Graves and Giles Hooker (2013). fda: Functional Data Analysis. R package version 2.3.6. <http://CRAN.R-project.org/package=fda>

Sebastian Krey Uwe Ligges <ligges@statistik.tu-dortmund.de> Olaf Mersmann <olafm@statistik.tu-dortmund.de> (2011). fftw: Fast FFT and DCT based on FFTW. R package version 1.0-3. <http://CRAN.R-project.org/package=fftw>

Achim Zeileis, Yves Croissant (2010). Extended Model Formulas in R: Multiple Parts and Multiple Responses. Journal of Statistical Software 34(1), 1-13. URL <http://www.jstatsoft.org/v34/i01/>.

S original by Chris Fraley, U.Washington, Seattle. R port by Fritz Leisch at TU Wien; since 2003-12: Martin Maechler; fdGPH, fdSperio, etc by Valderio Reisen and Artur Lemonte. (2012). fracdiff: Fractionally differenced ARIMA aka ARFIMA(p,d,q) models. R package version 1.4-2. <http://CRAN.R-project.org/package=fracdiff>

Gregory R. Warnes, with contributions from Ben Bolker, Gregor Gorjanc, Gabor Grothendieck, Ales Korosec, Thomas Lumley, Don MacQueen, Arni Magnusson, Jim Rogers and others (2013). gdata: Various R programming tools for data manipulation. R package version 2.12.0.2. <http://CRAN.R-project.org/package=gdata>

Gregory R. Warnes. Includes R source code and/or documentation contributed by Ben Bolker, Thomas Lumley, Randall C Johnson. Contributions from Randall C. Johnson are Copyright SAIC-Frederick, Inc. Funded by the Intramural Research Program, of the NIH, National Cancer Institute and Center for Cancer Research under NCI Contract NO1-CO-12400. (2013). gmodels: Various R programming tools for model fitting. R package version 2.15.4. <http://CRAN.R-project.org/package=gmodels>

Gregory R. Warnes. Includes R source code and/or documentation contributed by: Ben Bolker, Lodewijk Bonebakker, Robert Gentleman, Wolfgang Huber Andy Liaw, Thomas Lumley, Martin Maechler, Arni Magnusson, Steffen Moeller, Marc Schwartz and Bill Venables (2013). gplots: Various R programming tools for plotting data. R package version 2.11.0.1. <http://CRAN.R-project.org/package=gplots>

Gregory R. Warnes. (2012). gregmisc: Greg's Miscellaneous Functions. R package version 2.1.2. <http://CRAN.R-project.org/package=gregmisc>

Gregory R. Warnes. Includes R source code and/or documentation contributed by Ben Bolker and Thomas Lumley (2013). gtools: Various R programming tools. R package version 2.7.1. <http://CRAN.R-project.org/package=gtools>

John Fox and Michael Friendly and and Georges Monette (2013). heplots: Visualizing Tests in Multivariate Linear Models. R package version 1.0-8. URL <http://CRAN.R-project.org/package=heplots>

Frank E Harrell Jr, with contributions from Charles Dupont and many others. (2013). Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 3.10-1.1. <http://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>

Csardi G, Nepusz T: The igraph software package for complex network research, InterJournal, Complex Systems 1695. 2006. <http://igraph.sf.net>

Sarkar, Deepayan (2008) Lattice: Multivariate Data Visualization with R. Springer, New York. ISBN 978-0-387-75968-5

Thomas Lumley using Fortran code by Alan Miller (2009). leaps: regression subset selection. R package version 2.9. <http://CRAN.R-project.org/package=leaps>

Dimitris Rizopoulos (2006). ltm: An R package for Latent Variable Modelling and Item Response Theory Analyses, Journal of Statistical Software, 17 (5), 1-25. URL <http://www.jstatsoft.org/v17/i05/>

Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002) Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0

Douglas Bates and Martin Maechler (2013). Matrix: Sparse and Dense Matrix Classes and Methods. R package version 1.0-12. <http://CRAN.R-project.org/package=Matrix>

Frederick Novomestky (2012). matrixcalc: Collection of functions for matrix calculations. R package version 1.0-3. <http://CRAN.R-project.org/package=matrixcalc>

Guido Schwarzer (2013). meta: Meta-Analysis with R. R package version 2.4-1. <http://CRAN.R-project.org/package=meta>

Christopher H. Jackson (2011). Multi-State Models for Panel Data: The msm Package for R. Journal of Statistical Software, 38(8), 1-29. URL <http://www.jstatsoft.org/v38/i08/>.

Alan Genz, Frank Bretz, Tetsuhisa Miwa, Xuefei Mi, Friedrich Leisch, Fabian Scheipl, Torsten Hothorn (2014). mvtnorm: Multivariate Normal and t Distributions. R package version 0.9-9997. URL <http://CRAN.R-project.org/package=mvtnorm>

Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002) Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0

Gavin L. Simpson (2012). permute: Functions for generating restricted permutations of data. R package version 0.7-0. <http://CRAN.R-project.org/package=permute>

Lemon, J. (2006) Plotrix: a package in the red light district of R. R-News, 6(4): 8-12.

John Fox (2010). polycor: Polychoric and Polyserial Correlations. R package version 0.7-8. <http://CRAN.R-project.org/package=polycor>

S original by Berwin A. Turlach R port by Andreas Weingessel <Andreas.Weingessel@ci.tuwien.ac.at> (2013). quadprog: Functions to solve Quadratic Programming Problems.. R package version 1.5-5. <http://CRAN.R-project.org/package=quadprog>

Fox, J. (2005). The R Commander: A Basic Statistics Graphical User Interface to R. Journal of Statistical Software, 14(9): 1--42.

David Firth with contributions from Heather Turner (2011). relimp: Relative Contribution of Effects in a Regression Model. R package version 1.0-3. <http://CRAN.R-project.org/package=relimp>

Daniel Adler and Duncan Murdoch (2013). rgl: 3D visualization device system (OpenGL). R package version 0.93.935. <http://CRAN.R-project.org/package=rgl>

Simon Urbanek (2013). rJava: Low-level R to Java interface. R package version 0.9-4. <http://CRAN.R-project.org/package=rJava>

Anexos

Brian Ripley and from 1999 to Oct 2002 Michael Lapsley (2012). RODBC: ODBC Database Access. R package version 1.3-6. <http://CRAN.R-project.org/package=RODBC>

Adrian Bowman, Ewan Crawford, Gavin Alexander, Richard W. Bowman (2007). rpanel: Simple Interactive Controls for R Functions Using the tcltk Package. Journal of Statistical Software, 17(9), 1-18. URL <http://www.jstatsoft.org/v17/i09/>.

Sueur J., Aubin T., Simonis C. (2008). Seewave: a free modular tool for sound analysis and synthesis. Bioacoustics, 18: 213-226

John Fox, Zhenghua Nie and Jarrett Byrnes (2013). sem: Structural Equation Models. R package version 3.1-3. <http://CRAN.R-project.org/package=sem>

Martin Maechler et al. (2013). sfsmisc: Utilities from Seminar fuer Statistik ETH Zurich. R package version 1.0-24. <http://CRAN.R-project.org/package=sfsmisc>

signal developers (2013). signal: Signal processing. URL: <http://r-forge.r-project.org/projects/signal/>.

Luke Tierney (2011). tkrplot: TK Rplot. R package version 0.0-23. <http://CRAN.R-project.org/package=tkrplot>

Adrian Trapletti and Kurt Hornik (2013). tseries: Time Series Analysis and Computational Finance. R package version 0.10-32.

Ligges, Uwe (2011). tuner: Analysis of music. URL: <http://r-forge.r-project.org/projects/tuner/>.

David Meyer, Achim Zeileis, and Kurt Hornik (2012). vcd: Visualizing Categorical Data. R package version 1.2-13.

Jari Oksanen, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens and Helene Wagner (2013). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-7. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Thomas W. Yee and C. J. Wild (1996). Vector Generalized Additive Models. Journal of Royal Statistical Society, Series B, 58(3), 481-493.

Mirai Solutions GmbH (2013). XLConnect: Excel Connector for R. R package version 0.2-5. <http://CRAN.R-project.org/package=XLConnect>

Cástor Guisande González (2014). EnvNicheR. Versión 1.1. <castor at uvigo.es>

B. Anexo: Medidas morfológicas de las aves visitantes a *P. nitida* y *P. trianae* en Siecha, PNN Chingaza, Colombia. Se muestran los valores promedio, desviación estándar y entre paréntesis el rango. n/a: no se obtuvieron datos de esta especie. Todos los valores son tomados de especímenes de la Colección de Ornitología de la Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C.

Especie	Longitud total	Culmen total	Ala	Peso
	mm	mm	mm	gr
<i>D. humeralis</i> N=20	125,77± 29,8 (105,9 – 155)	13,58 ± 1,35 (9,5 – 15,6)	65,93± 4,41 (59,3 – 76)	12,56 ± 1,59 (10,5 – 14,5)
<i>E. vestita</i> N =30	112,32± 12,36 (91,9 – 140)	22,3 ± 1,29 (20,5 – 26)	57,54 ± 2,46 (51,6 – 62,4)	4,39 ± 0,21 (4,1 – 4,6)
<i>P. cyanopterus</i> N=7	171,4± 28,38 (140,8 – 190)	35,35± 4,9 (24,5 – 39,3)	98,61± 6,09 (92,4- 108,1)	n/a
<i>Ch. heteropogon</i> N=17	114,81 ± 8,47 (101 – 132)	16,31 ± 1,22 (14 – 18,6)	65,98 ± 5,23 (58,1 – 79,5)	5,65 ± 0,21 (5,3 – 5,9)
<i>L. victoriae</i> N=6	200,2± 61,73 (148 – 273)	17,96± 2,1 (14 – 19,7)	57,8± 2,8 (52,9 – 61,2)	6,1 ± 0,59 (5,5 – 6,7)