

## Estratificación de los sistemas de polinización en un arbustal de la Guayana Venezolana

Nelson Ramírez

Universidad Central de Venezuela, Fac. Ciencias, Esc. Biología, Depto. Botánica, Apto. 20513. Caracas, Venezuela.

(Rec. 2-X-1992. Acep. 2-VI-1993)

**Abstract:** Floral biology, pollination mechanisms and the pollination system are reviewed in relation to the spatial organization of vegetation in a mesotermic shrubland community (Venezuelan Guayana). There was no temporal variation of the reproductive structure in 55 plant species considered at three vertical strata. Most flowers were white, greenish and other pale colors in the first (0.0 - 0.5 m) and third (2.7 - 6.0 m) levels. The 0.5 - 2.7 m level had the highest diversity of flower color. There was no significant variation in flower size in relation to height. At all levels bees were the main pollinators; birds pollinated only at the second. Body size of insect pollinators was not correlated with height. The proportion of pollinators specialized in one stratum was higher in the second level. Non pollinating visitors were exclusive to one stratum. Pollinator specificity and pollination system specificity were independent of height. Pollinator specificity and pollination system specificity were not correlated with the density, frequency and population disposition of the plants. The number of pollinators per plant was correlated with the plant species frequency.

**Key words:** Shrubland, floral biology, pollination mechanism, pollinator specificity, stratification, spatial distribution, vegetation structure.

La estructura de la vegetación puede estar relacionada con su reproducción mediante la organización horizontal y vertical de las plantas. El principal efecto es aportado por la disposición horizontal de las plantas y/o flores, las cuales se asocian con una máxima atracción de los polinizadores (Willson y Bertin 1979, Augspurger 1980, Primack y Lloyd 1980, Schmitt 1983a, b, Webb y Bawa 1983). Generalmente el flujo de polen es denso-dependiente (Frankie *et al.* 1976, Waddington 1979, Zimmerman 1982).

Las plantas parecen reducir la interferencia mediante aislamientos espacial (Pleasants 1980). Su arreglo vertical puede condicionar la trayectoria de vuelo de insectos, aves y murciélagos. Estos se desplazan por arriba y abajo de cada estrato, incrementando la probabilidad de polinización y la dispersión de semillas (Smith 1973). Además, se han sugerido diferencias verticales en la morfología floral y en los tamaños de los polinizadores (Bawa y Opler 1975, Opler *et al.* 1980, Bawa *et al.* 1985).

La hipótesis de repartición del recurso basado en la altura de las plantas (Levin y Kerter 1973) permite resaltar un mecanismo a través del cual las plantas reducen las interacciones competitivas. Este estudio caracteriza los mecanismos de polinización y los niveles de especificidad, en relación con las propiedades naturales de abundancia de la vegetación. Para ello se establecieron tres niveles de altura artificiales en una comunidad arbustiva de la Guayana Venezolana.

### MATERIAL Y METODOS

**Area de estudios:** Las especies estudiadas pertenecen a una comunidad arbustiva de la Guayana Venezolana, Parque Nacional Canaima, Sector Gran Sabana. Dicha comunidad está situada aproximadamente 50km al oeste del Fuerte Luepa, entre Kavanayen y el campamento del Río Parupa (5° 35'N; 61° 43'W) a una altura de 1350 m. Según Ramírez

*et al.* (1988) esta comunidad es un arbustal mesotérraneo cuando se usa la clasificación de Huber (1986). Los detalles edáficos, climáticos y sobre estructura y diversidad de la vegetación están en Barreto (1984), Schubert (1984), Huber (1986) y Ramírez *et al.* (1988).

**Método:** De acuerdo al nivel vertical (follaje), las plantas se clasifican en tres niveles: (1) menores de 0.5m alto, principalmente herbáceo, (2) desde 0.5 m hasta 2.7m, incluye plantas de diferentes formas de vida y (3) desde 2.7m hasta 6.0m alto constituido por árboles y arbustos (Ramírez *et al.* 1988).

La información básica de este trabajo proviene de Ramírez (1989, 1992), Ramírez *et al.* (1988) y Ramírez *et al.* (1990). Las características sobre los polinizadores (Ramírez 1989) incluyen el tamaño de los agentes visitantes (longitud y posición de las cargas de polen sobre su cuerpo). El tamaño floral (largo y diámetro) corresponde a las estimaciones previas (Ramírez *et al.* 1990). La densidad, frecuencia y "contagio poblacional" (distribución horizontal de las especies de plantas) fueron obtenidas de Ramírez *et al.* (1988).

Los valores de especificidad de polinización y especificidad del transporte de polen, calculados previamente (Ramírez 1992) fueron empleados aquí para evaluar la especificidad de polinización y transporte de polen en relación con la disposición vertical del follaje reproductivo (previamente descrito: Ramírez *et al.* 1988).

Los índices describen los sistemas de polinización con base en el número de especies visitantes y la posición de las cargas de polen (Ramírez 1988). Estos son independientes de la abundancia de los animales antófilos, y expresan la especificidad y transporte de polen en números que varían de 0 a 1: a mayor valor, mayor especificidad. A continuación se presenta la definición de los índices:

1) El índice de especificidad de los agentes visitantes (IEP) expresa la capacidad de un agente visitante para visitar un determinado número de especies de plantas simultáneamente. La expresión matemática esta dada por  $I/N$ ; donde  $N$  es el número de especies vegetales visitadas.

2) El valor promedio de especificidad (VPE) esta dado por la media de los IEP de las especies visitantes con capacidad de polinización.

3) El índice de polinización comunitaria (IPC) evalúa el número de polinización de una

especie de planta, dividido por la sumatoria del número de especies vegetales visitadas por cada uno de los polinizadores. El IPC evalúa la proporción en la cual el conjunto de polinizadores es compartido por las especies de plantas.

4) El índice de especificidad de cargas de polen (IECP) estima el número de sitios de transporte de polen en relación con el número de cargas transportadas (especies de plantas). La formula matemática esta dada por  $n/N$ , donde  $n$  es el número de sitios (ej. cabeza, tórax, extremidades) y  $N$  es el número total de cargas de polen (especies de plantas).

5) El índice de especificidad de transporte de polen (ETP) evalúa los diferentes sitios de transporte de polen de una especie de planta separadamente. Este índice esta dado por la formula  $1/N$ , donde  $N$  es el número de cargas de polen (especies de plantas) localizadas en un mismo sitio.

La preferencia y abundancia de los agentes polinizadores en visitar plantas a determinada altura y el ámbito vertical de actividad del polinizador se estimaron por el número de plantas visitadas. Los niveles de altura para polinizadores fueron considerados los mismos que los de las plantas (Ramírez *et al.* 1988). La exclusividad de los agentes polinizadores a un determinado nivel de altura se determinó de acuerdo al ámbito vertical de visitas. La especificidad de los sistemas de polinización de las plantas y la especificidad de los agentes visitantes de los tres niveles de altura fueron comparados utilizando análisis de varianza; previo a este análisis los datos de especificidad fueron transformados por la formula arco seno  $\sqrt{p}$ , donde  $p$  corresponde al valor del índice.

## RESULTADOS

**Abundancia de plantas y polinizadores:** En el presente trabajo se encontraron algunas tendencias interesantes entre los parámetros de abundancia de la vegetación y los polinizadores. El número de especies polinizadoras por planta estaba positivamente correlacionada con la frecuencia de las plantas ( $n = 38$ ;  $r = 0.37$ ;  $p < 0.01$ ). Esta misma tendencia se encontró entre el número de visitantes totales y la frecuencia de las plantas ( $n = 38$ ;  $0.43$ ;  $p < 0.01$ ). El número de especies polinizadoras por planta

tendía a disminuir con el incremento del grado de contagio y la densidad de plantas, pero no significativamente ( $n = 38$ ;  $p < 0.1$ ).

En general, los índices de especificidad de polinización no fueron afectados por la densidad, frecuencia y grado de contagio poblacional de las plantas. Sin embargo, el grado de especificidad de los polinizadores tendía a incrementarse cuando la relación poblacional  $s^2/x$  aumentó. Esta tendencia solo fue significativa cuando se comparó la proporción en la cual los polinizadores eran compartidos entre las especies de plantas analizadas (IPC) y el grado de agregación de las plantas, estimado por el cociente  $S^2/x$  ( $n = 38$ ;  $r = 0.33$ ;  $p < 0.02$ ).

**Estratificación de la vegetación y polinización:** La representación vertical de 55 especies de plantas mostró que, en conjunto, pueden definirse tres niveles de altura (Fig. 1). El primer nivel, hasta 0.5 m de altura incluyó un total de 10 especies predominantemente herbáceas. El segundo, hasta 2.7 m (44 especies) incluyó todas las formas de vida. El nivel más alto tenía solo dos especies de árboles (Fig. 1).

**Características florales y altura:** Para 65 especies de plantas, el color de las flores en todos los niveles fue predominantemente blanco (Cuadro 1). Aunque el primer nivel fue diverso, en este predominaron los colores claros o pocos llamativos. En el segundo se presentó la mayor diversidad de colores florales, pero blanco y rosado fueron los más frecuentes. Entre los 2.7 m y los 6.0 m de altura los colores de las flores fueron pocos y poco llamativos al tratarse de pocas especies arbóreas (Cuadro 1).

La longitud y el diámetro floral mostraron tendencias diferentes en relación a la altura (Cuadro 1). La longitud no estaba correlacionada con la altura pero su ámbito fue menor en el primer y tercer nivel, en el intermedio esta longitud fue mayor. El diámetro floral aumento en relación con la altura ( $n=62$ ;  $y = 0.827 + 0.0056x$ ;  $r=0.3031$ ;  $p < 0.02$ ). Los valores promedios mostraron la misma tendencia (Cuadro 1), sin embargo, el ámbito fue muy grande entre 0.5 - 2.7 m y 2.7 - 6.0 m (Cuadro 1).

**Polinización y niveles de altura:** Las abejas son los polinizadores principales en los tres niveles (Fig. 2). El segundo nivel fue el más di-

verso en fauna polinizadora. Las aves están confinadas al segundo nivel; *Politmus milleri* (Trochilidae) visitó preferentemente plantas con una ligera tendencia por debajo de 1 m. (Fig. 3). Los coleópteros estaban restringidos al primer nivel. Los dípteros se distribuyeron entre el primero y el segundo, pero fueron más frecuentes en las partes superiores de este último. Los himenópteros (Anthophoridae, Apidae y Colletidae) visitaron plantas entre 0.5 y 2.7 m. El número de plantas visitadas y el ámbito de altura fueron mayores para algunos himenópteros, en comparación con los otros grupos de polinizados (e.g. *Ceratina* spp., *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) sp., *Apis mellifera*, *Bombus volucelloides*, *B. atratus*, *Melipona scutellaris*, *Hylaeus* sp.). El número de plantas polinizadas por Helictidae fue menor entre 0.5 y 2.7 m, y fueron más abundantes en las partes inferiores del segundo nivel. Las avispas realizaron sus visitas entre 0.5 y 2.7 m de altura, aunque *Pachynodinerus nasidens* (Vespidae) visitó a *Cyrilla racemiflora* por debajo de 0.5 m. Entre los lepidópteros, hubo tres especies exclusivas entre 0.5 m; otras especies estaban restringidas al segundo nivel. El viento, agente abiótico en la transferencia de polen, actuó como agente polinizador en una proporción mayor en el primero y segundo nivel (fig. 3). El tercer nivel incluyó únicamente abejas (Apidae y Anthophoridae).

El tamaño de los insectos no estuvo significativamente correlacionado con la altura. Los tamaños de dípteros y avispas mostraron un ligero incremento del primero hasta el segundo nivel. Sin embargo, los ámbitos de tamaños se superponen (Cuadro 2). El primer nivel solo incluyó dípteros y avispas pequeñas, mientras que entre 0.5 y 2.7 m había insectos grandes y pequeños. El ámbito de variación y los valores promedio de las abejas fueron similares en los tres niveles (Cuadro 2).

La diversidad de agentes polinizadores (totales y exclusivos) fue marcadamente superior en el segundo nivel (Cuadro 3). El primero es menos diverso, y con una exclusividad mucho menor. En contraste, el tercer nivel estaba representado por polinizadores no exclusivos pertenecientes también al segundo nivel. Los agentes visitantes no polinizadores solo se presentaron en el primero y segundo nivel; además son estrictamente exclusivos de cada altura.

CUADRO 1

*Características florales por niveles de altura*

Altura (m)	Flor		Tamaño Flor (m.m.)			
	Color	# Especies	Largo	$\bar{X}$ (DS)	Diámetro	$\bar{X}$ (DS)
0.00-0.50	Blanco	5	1.02-27.50	7.96(8.24)	0.55-28.16	11.90(9.28)
	Crema	1				
	Amarillo	2				
	Rosado	1				
	Morado	1				
	Verde	2				
0.5-2.7	Pardo	2	1.02-66.00	11.37(14.28)	0.53-66.20	15.52(15.70)
	Blanco	13				
	Crema	4				
	Amarillo	4				
	Rosado	10				
	Rojo	1				
2.7-6.0	Morado	6	1.00-8.33	4.71(3.61)	3.20-62.50	24.60(24.32)
	Verde	6				
	Blanco	2				
	Morado	1				
	Pardo	1				

CUADRO 2

*Grupos taxonómicos y tamaño de los insectos polinizadores según niveles de altura*

Altura (m)	Grupo de polinizadores	# Especies	Tamaño de insectos (m.m.)		
			Ambito	$\bar{X}$	(DS)
0.0-0.5	Coleópteros	1	22.00	22.00	(--)
	Dípteros	1	7.00	7.00	(--)
	Abejas	9	4.5-27.00	11.19	( 6.86)
	Avispas	1	9.00	9.00	(--)
	Lepidópteros	2	26.0-32.00	29.00	( 4.24)
0.5-2.7	Dípteros	4	7.0-15.20	10.87	( 3.66)
	Abejas	21	4.5-27.00	10.60	( 5.75)
	Avispas	12	4.0-29.50	14.08	( 7.88)
	Lepidópteros	4	25.0-62.30	37.07	(17.40)
2.7-6.0	Abejas	6	5.5-23.00	12.45	( 6.15)

CUADRO 3

*Polinizadores y visitantes totales y exclusivos en relación con tres niveles de altura*

Altura (m)	Total general	Polinizadores			Visitantes		
		Total	N	Exclusivos (%)	Total	N	Exclusivos (%)
0.0-0.5	21	15	4	(26.67)	6	6	(100)
0.5-2.7	48	44	30	(68.18)	4	4	(100)
2.7-6.0	6	6	0	-	-	-	-

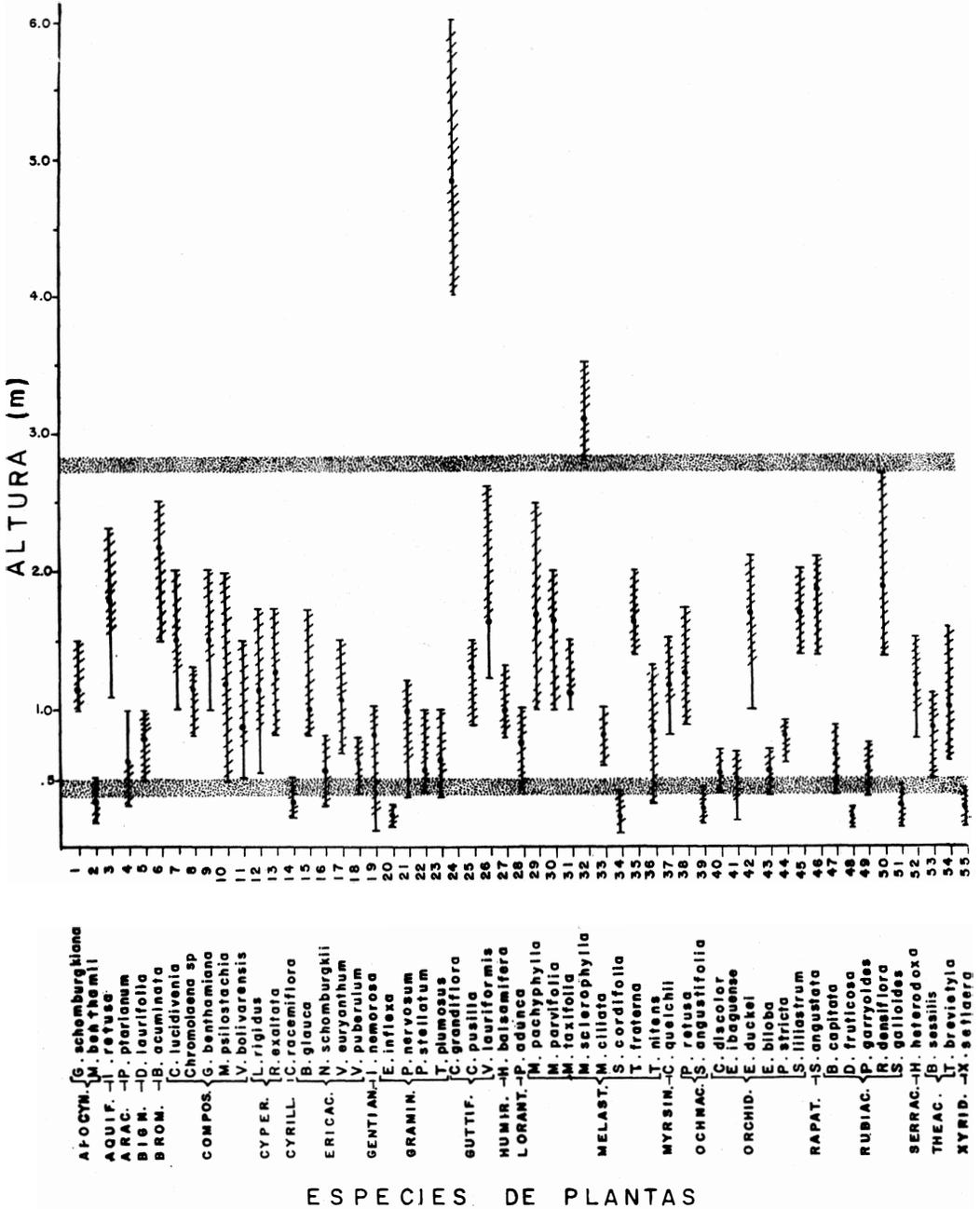


Fig. 1. Representación esquemática del follaje reproductivo (líneas verticales con diagonales) y vegetativo (líneas verticales) de 55 especies de plantas. Bandas horizontales indican los límites entre los niveles de altura establecidos. Ver Ramírez *et al.* (1988) para los nombres de las especies de plantas.

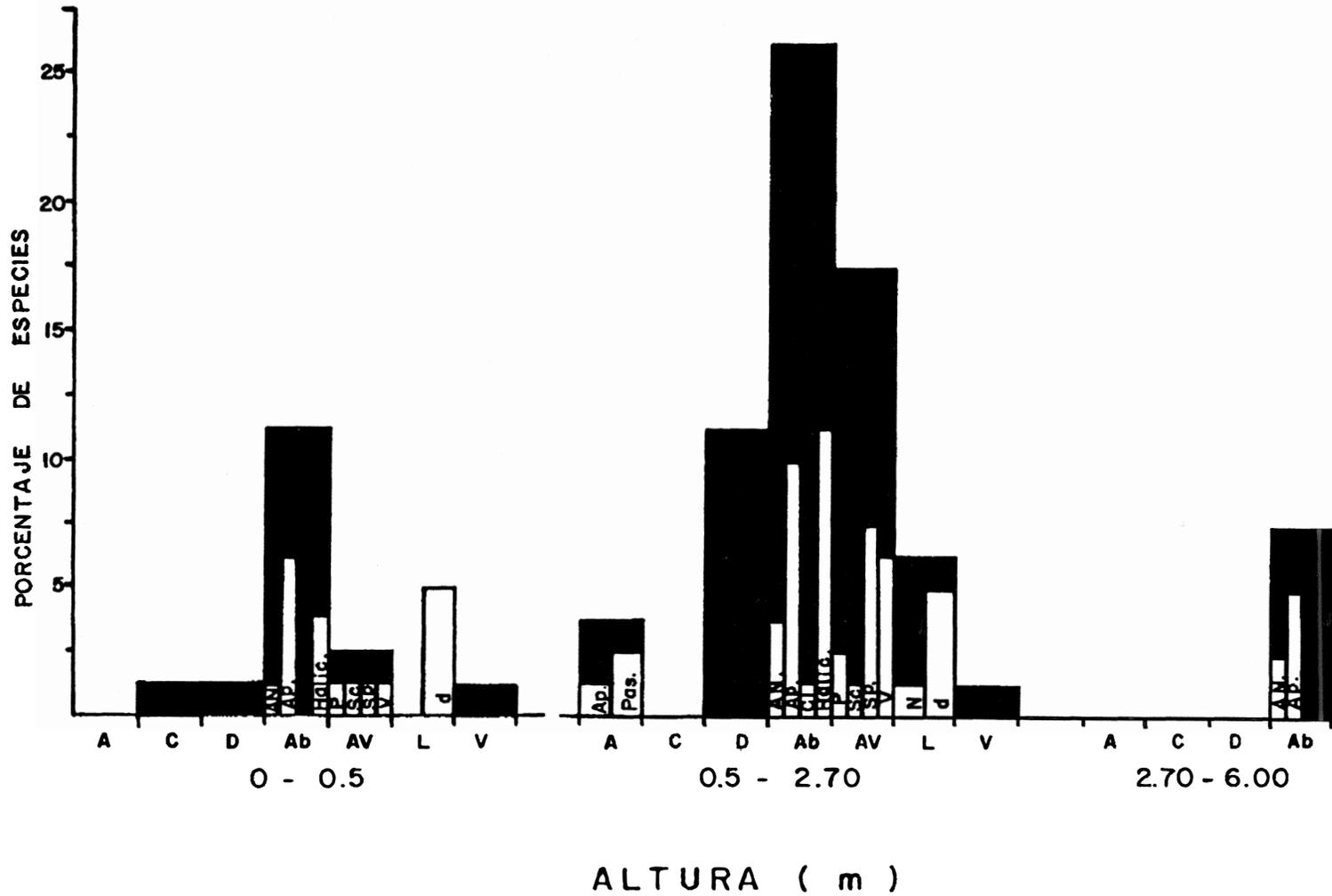


Fig. 2. Porcentajes de grupos taxonómicos de agentes visitantes en relación a los niveles de altura. A = Aves: Ap. = Apodiformes y Ps. Passeriformes. C = Coleoptera. D = Diptera. Ab. = Abejas: AN= Anthophoridae, AP= Apidae, CI= Colletidae y Halic.= Halictidae. AV= Avispa: P=Pompilidae, Sc.= Scolytidae, Sp.= Sphecidae y V= Vespidae. L= Lepidoptera: D= Diurnas y N= Nocturnas. V= Viento.

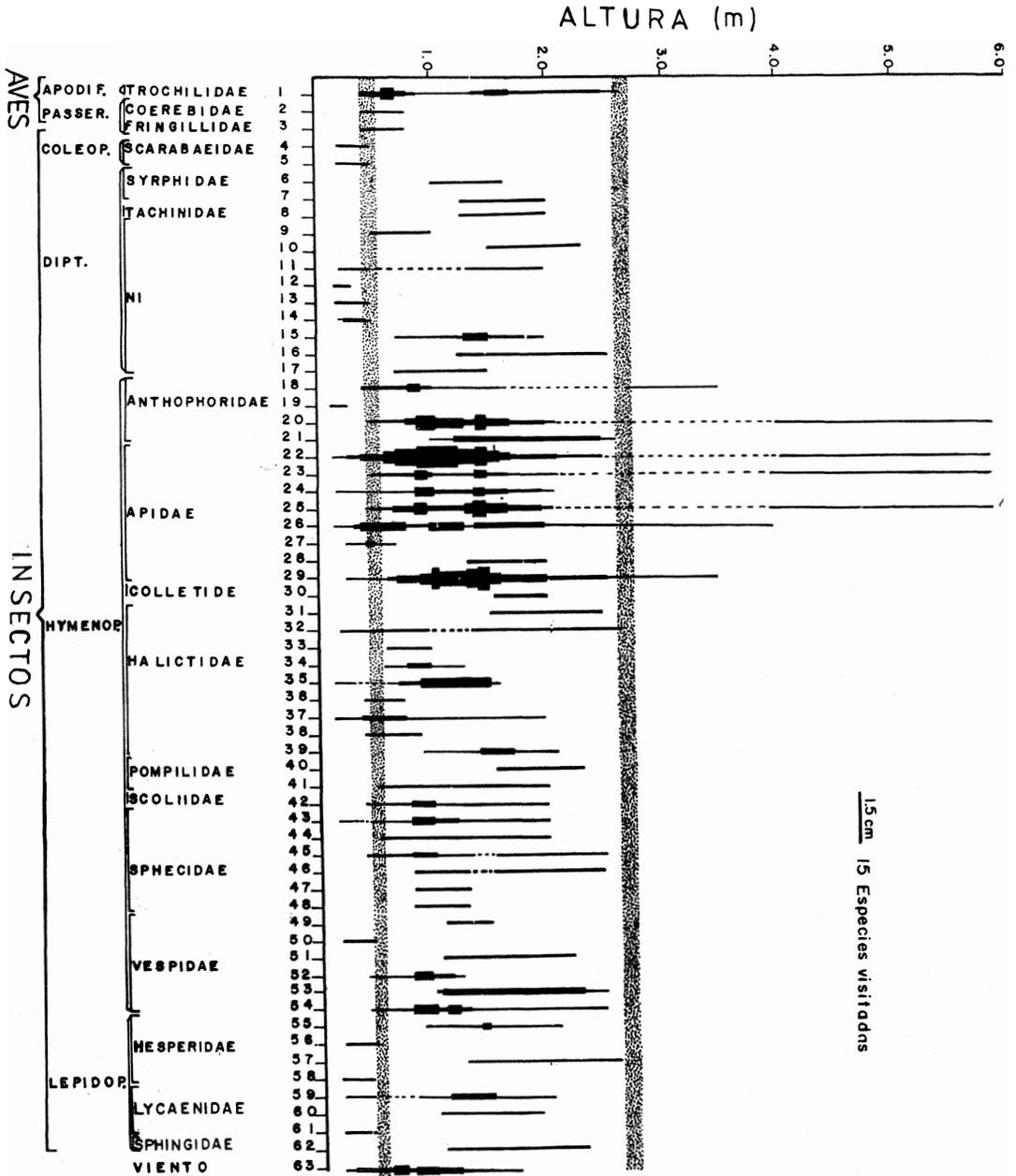


Fig. 3. Representación esquemática del ámbito vertical de visitas y la abundancia de visitas de 63 especies de agentes visitantes y polinizadores (ver Ramírez 1989 y 1992 para especies de visitantes y polinizadores).

CUADRO 4

*Especificidad de los agentes polinizadores y visitantes; proporciones de agentes exclusivos en relación a los niveles de altura y períodos de observación*

Altura (m)	Período de observación*	# Polinizadores			# Plantas	IEP	IECP
		Total	N	Exclusivos (%)			
0.0-0.5	1	13	4	(30.77)	8	0.50(0.36)	0.61(0.27)
	2	15	4	(26.67)	8	0.56(0.38)	0.64(0.30)
	3	14	4	(28.57)	8	0.49(0.34)	0.64(0.30)
	Total	15	4	(26.67)	10	0.51(0.03)	0.63(0.01)
0.0-2.7	1	32	20	(62.40)	28	0.61(0.36)	0.72(0.29)
	2	41	27	(65.85)	28	0.62(0.37)	0.76(0.30)
	3	38	25	(65.79)	33	0.62(0.37)	0.76(0.29)
	Total	44	30	(68.18)	44	0.62(0.11)	0.74(0.02)
2.7-6.0	1	6	0	(----)	1	0.18(0.08)	0.39(----)
	2	6	0	(----)	2	0.18(0.08)	0.36(0.08)
	3	6	0	(----)	2	0.14(0.06)	0.40(0.00)
	Total	6	0	(----)	2	0.17(0.22)	0.38(0.08)

\* 1= Febrero-marzo, 2 = junio-julio, 3 = septiembre-octubre. IEP= *índice de especificidad del polinizador*; IECP= *índice de especificidad de las cargas de polen*

**Especificidad de los agentes polinizadores:** A pesar de que el número de polinizadores varía temporalmente, el Índice de Especificidad del Polinizador (IEP) y la relación entre el número de sitios de transporte-números de cargas de polen (IECP) no mostraron cambios notorios entre períodos de observación (Cuadro 4). Los valores promedio de IEP y IECP, se incrementaron con el aumento de polinizadores exclusivos (Cuadro 4). El IEP y IECP fueron estadísticamente diferentes en cada nivel de altura. Los valores del Análisis de Varianza, mostraron que la especificidad de los agentes visitantes (en relación con el número de plantas visitadas (IEP) y el IECP no varió significativamente entre niveles de altura.

**Especificidad del sistema de polinización, altura y variación temporal:** Los valores promedio de especificidad del sistema de polinización mostraron que no hay diferencias significativas con relación a la altura y a los períodos examinados (Cuadro 5).

## DISCUSION

En plantas con características morfológicas generalistas, la probabilidad de tener varias especies de polinizadores está afectada, entre otros parámetros, por la frecuencia poblacional. Las plantas más comunes en el arbustal pueden ser seleccionadas por un mayor número de especies visitantes. Además, los patrones de disposición horizontal tienden a afectar el grado de superposición de los sistemas de polinización. Esta tendencia sugiere un parámetro adicional que tiende a incrementar la especificidad y fidelidad de los polinizadores.

Las flores de colores llamativos han sido asociadas con mayores alturas (sobre el suelo) y las flores pequeñas monocoloradas con las partes más bajas de los bosques tropicales (Opler *et al.* 1980, Frankie *et al.* 1983). Contrariamente a tales generalizaciones la comunidad estudiada mostró una amplia diversidad de colores y tamaños en los tres niveles. En bosques, la tendencia creciente en tamaño y coloración en relación a la altura ha sido asociada con limitaciones lumínicas que no permiten la

CUADRO 5

*Especificidad, transporte de polen y solapamiento de sistemas de polinización expresados para cada período de observación y para los tres niveles de altura*

Altura (m)	período de observación*	# Polinizadores	# Plantas	VPE $\bar{X}$ (DS)	IPC $\bar{X}$ (DS)	ETP $\bar{X}$ (DS)
0.0-0.5	1	14	9	0.50(0.30)	0.45(0.29)	0.59(0.29)
	2	16	9	0.49(0.25)	0.43(0.25)	0.59(0.27)
	3	15	9	0.45(0.29)	0.40(0.28)	0.62(0.34)
	Total:	16	10	0.48(0.03)	0.42(0.02)	0.59(0.02)
0.5-2.7	1	33	28	0.37(0.26)	0.33(0.26)	0.56(0.27)
	2	42	28	0.42(0.27)	0.33(0.25)	0.65(0.26)
	3	39	33	0.32(0.23)	0.25(0.18)	0.50(0.23)
	Total:	45	44	0.36(0.04)	0.30(0.04)	0.57(0.07)
2.7-6.0	1	6	1	0.22 (...)	0.17 (...)	0.24 (...)
	2	6	2	0.19(0.06)	0.02 (0.05)	0.27(0.04)
	3	6	2	0.14(0.04)	0.22(0.16)	0.21(0.03)
	Total:	6	2	0.18(0.04)	0.18(0.03)	0.23(0.03)

+ = Total de  $\bar{X}$ (DS)

VPE = valor promedio de especificidad. IPC = índice de polinización comunitario. ETP = especificidad en el transporte de polen.

producción de grandes flores (Bawa *et al.* 1985). El arbustal se caracteriza por una vegetación pobremente estructurada, las especies están ampliamente espaciadas y los requerimientos lumínicos no son limitantes para las plantas.

La actividad y preferencia de abejas grandes han sido relacionadas con las especies más altas de los bosques (Frankie y Coville 1979, Opler *et al.* 1980, Frankie *et al.* 1983, Bawa *et al.* 1985), mientras que en el sotobosque los polinizadores son generalmente pequeños (Opler *et al.* 1980, Appanah 1981, Bawa *et al.* 1985). En el arbustal el tamaño de los insectos polinizadores no está organizado en relación con la altura. La distribución similar en el tamaño de las flores sugiere que ambos parámetros están ubicados sin pauta definida. La diferencia con comunidades boscosas permite señalar que la organización vertical en el tamaño de flores y polinizadores, puede ser una característica adicional en el establecimiento de estratos de vegetación. Sin embargo, no existen estudios completos donde se demuestre claramente esta condición.

Bawa *et al.* (1985) encontraron mayor diversidad de mecanismos de polinización en el subdosel, al comparar con el dosel de un bosque lluvioso de Costa Rica. La mayor diversidad de mecanismos de polinización en el ar-

bustal ocurre en el nivel medio. Ambos casos sugieren que la diversidad de los modos de polinización está relacionada con la diversidad de plantas. La abundancia de especies melitofilas con flores ubicadas en el segundo nivel del arbustal, responde a la preferencia de Anthophoridae y Apidae, cuya polinización está generalizada entre las plantas estudiadas (Ramírez 1989). Los Halictidae visitan plantas en las partes bajas del segundo nivel, probablemente por ser insectos pequeños, al igual que las flores que polinizan. Las preferencias de altura y número de plantas que seleccionan los dípteros, Halictidae y algunas avispas, concuerdan con la hipótesis de la repartición del recurso basado en la altura de la planta (Levin y Kerster 1973, Bauer 1983). Sin embargo, la variedad de plantas y alturas que utiliza la mayoría de los polinizadores no apoya la idea de una trayectoria de vuelo horizontal.

El segundo nivel de altura contrasta con el primero y el tercero por su marcada exclusividad de polinizadores. A medida que el número de plantas disminuye, la presencia de polinizadores exclusivos es menor. El grado de especificidad de visitas y el transporte de polen de los polinizadores en cada nivel se incrementa con

la cantidad de polinizadores exclusivos. Aunque las especificidades de los sistemas de polinización no fueron diferentes entre niveles de altura, la ausencia de polinizadores exclusivos en el tercer nivel promueve que los árboles ubicados a esta altura están sometidos a un sistema de polinización que interactúa con plantas de otros estratos.

Finalmente, el análisis de especificidad de los sistemas de polinización sugiere que en la organización de las comunidades tropicales la mayoría de los polinizadores actúa en un amplio espacio horizontal y vertical, y que solo pocos polinizadores pueden ser considerados exclusivos de una determinada altura.

#### AGRADECIMIENTOS

Gracias a P. Berry, L. Bulla, A. Herrera y V. Gonzales por sus comentarios. A O. Hokche, Y. Brito, A. Seres, M. López, C. Gil y G. Leal por apoyo en el trabajo de campo y laboratorio. A C. Gil por la elaboración de las ilustraciones.

#### RESUMEN

La biología floral, mecanismos de polinización y especificidad de los sistemas de polinización se analizaron en relación con la organización horizontal y vertical de la vegetación en un arbustal mesotérmico de la Guayana Venezolana. El estudio de 55 especies de plantas no mostró cambios en las características de polinización respecto al período del año. En el primer (0-0.5m) y tercer (2.7-6.0m) ámbito de altura predominan los colores florales claros y poco llamativos, mientras que el segundo (0.5-2.7m) mostró mayor diversidad de colores. No hubo variaciones significativas en el tamaño floral en relación con la altura. Las abejas fueron los polinizadores principales en los tres niveles; las aves solo polinizan en el segundo nivel. No hubo correlación del tamaño corporal de los insectos visitantes con la altura de las plantas. La proporción de agentes polinizadores exclusivos de una determinada altura fue mayor en el segundo nivel. Los agentes visitantes (no polinizadores) son exclusivos para cada nivel. La especificidad de los agentes polinizadores y de los sistemas de polinización no difiere significativamente respecto al nivel

de altura. No hubo correlación entre los índices de especificidad de los agentes visitantes y sistemas de polinización con la densidad, frecuencia y grado de contagio de las plantas; pero el número de polinizadores por planta se correlacionó positivamente con la frecuencia de las especies vegetales.

#### REFERENCIAS

- Appanah, S. 1981. Pollination in Malaysian primary forest. *Malays. for.* 44: 37-42.
- Augsburger, C. K. 1980. Mass flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34: 475-488.
- Barreto, A. 1984. Los suelos de la cuenca, p. 46-47. *In* C. Galan (ed.). La protección de la cuenca del Río Caroni. Corporación Venezolana de Guayana. Electrificación del Río Caroni. Compañía Anónima/Edelca. Editorial Arte, Caracas.
- Bawa, K. S. & P. A. Opler. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29: 167-179.
- Bawa, K. S., S. H. Bullock, D.R. Perry, R. E. Coville & M. H. Grayum. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II Pollination systems. *Amer. J. Bot.* 72: 346-356.
- Bauer, P. J. 1983. Bumblebee pollination relationships on the bear tooth plateau Tundra of Southern Montana. *Amer. J. Bot.* 70: 134-144.
- Frankie, G. W. & R. Coville. 1979. An experimental study on foraging behavior of selected solitary bee species in the Costa Rican dry forest (Hymenoptera: Apoidea). *J. Kansas Ent. Soc.* 52: 591-602.
- Frankie, G. W., P. A. Opler & K. S. Bawa. 1976. Foraging behaviour of solitary bees; implications for outcrossing of Neotropical forest the species. *J. Ecol.* 64: 1049-1057.
- Frankie, G. W., S. B. Vinson & R. E. Coville. 1980. Territorial Behavior of *Centris adani* and its reproductive function in the Costa Rican dry forest (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Kansas Ent. Soc.* 53: 837-857.
- Frankie, G. W., W. A. Haber, P. A. Opler & K. S. Bawa. 1983. Characteristic and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest, p. 411-447. *In* G. E. Jones & R. J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, Nueva York.
- Huber, O. 1986. La vegetación de la cuenca del Río Caroni. *Interciencia* 11: 301-310.

- Levin, D. A. & Kerster. 1973. Assortative pollination for stature in *Lithrum salicaria*. *Evolution* 27: 144-152.
- Opler, P. A., G. W. Frankie & H. G. Baker. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forest in the lowland of Costa Rica. *J. Ecol.* 68: 167-188.
- Pleasants, J. M. 1980. Competition for bumblebee pollinators in rocky mountain plant communities. *Ecology* 61: 446-459.
- Primack, R. & D. G. Lloyd. 1980. Andromonoecy in the New Zealand montane shrub Manuke, *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae). *Amer. J. Bot.* 67: 361-368.
- Pyke, G. H. & D. C. Paton. 1982. Why are waratah inflorescences so high and so large? p. 57-68. *In* E. G. Williams, R. B. Knox, J. H. Gilbert & P. Bernhardt (eds.). *Pollination '82. Symposium: School of Botany, University of Melbourne, Australia.*
- Ramírez, N. 1988. Cómo evaluar el sistema de polinización a nivel comunitario. *Acta Cient. Venezolana* 39: 304-305.
- Ramírez, N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la Alta Guayana Venezolana. *Biotropica* 21: 319-330.
- Ramírez, N. 1992. Especificidad de los sistemas de polinización en una comunidad arbustiva de la Guayana Venezolana. *Ecotropicos* 5: 1-19.
- Ramírez, N., C. Gil, M. López, O. Hokche & Y. Brito. 1988. Caracterización florística y estructural de una comunidad arbustiva en la Alta Guayana Venezolana. *Acta Cient. Venezolana* 39: 457-469.
- Ramírez, N., C. Gil, O. Hokche, A. Seres & Y. Brito. 1990. Biología floral de una comunidad arbustiva tropical en la Guayana Venezolana. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 383-397.
- Roubik, D. W., J. D. Ackerman, C. Copenhaves & B. H. Smith. 1982. Stratum, tree, and flower selection by tropical bees: Implications for the reproductive biology of outcrossing *Cochlospermum vitifolium* in Panama. *Ecology* 63: 712-720.
- Schemske, D. W. 1980. Floral ecology and hummingbird pollination of *Combretum farinosum* in Costa Rica. *Biotropica* 12: 169-181.
- Schmit, J. 1983a. Flowering plant density and pollinator visitation in *Senecio*. *Oecologia* 60: 97-102.
- Schmitt, J. 1983b. Density-dependent pollinator foraging phenology and temporal pollen dispersal patterns in *Linanthus bicolor*. *Evolution* 37: 1247-1257.
- Schubert, C. 1984. Orígenes geológicos de la Gran Sabana. p. 40-42. *In* C. Galán (ed.). *La protección de la cuenca del Río Caroni. Corporación Venezolana de Guayana. Electrificación del Río Caroni. Compañía Anónima / Edelca. Editorial Arte, Caracas.*
- Smith, A. P. 1973. Stratification of temperate and tropical forest. *Amer. Natur.* 107: 671-683.
- Stucky, J. H. 1984. Forager attraction by sympatric *Ipomea hederacea* and *I. purpurea* (Convolvulaceae) and corresponding forager and energetics. *Amer. J. Bot.* 71: 1237-1244.
- Tepedino, V.S. & N. L. Stanton, 1981. Diversity and competition in bee-plant communities on short-grass prairie. *Oikos* 36: 35-44.
- Waddington, K. D. 1979. Divergence in inflorescence height: An evolutionary response to pollinator fidelity. *Oecologia* 40: 35-44.
- Webb, C. J. & K. S. Bawa. 1983. Pollen dispersal by hummingbird and butterflies: a comparative study of two lowland tropical plants. *Evolution* 37: 1258-1270.
- Willson, M. F. & R. I. Bertin. 1979. Flower-visitors nectar production, and inflorescence size of *Asclepias sryaca*. *Can. J. Bot.* 1380-1388.
- Zimmerman, M. 1982. Optimal foregiving. Random movement by pollen collecting bumblebees. *Oecologia* 53: 394-398.