



**UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO**

**Colegio Ciencias Biológicas y Ambientales**

**Comunidades de potenciales polinizadores asociados a dos especies simpátricas de *Pentacalia* (Asterácea) en los páramos de Paluguillo y Papallacta**

**Miguel Mateo Dávila Játiva**

**Esteban Suárez, Ph.D., Director de Tesis**

Tesis de grado presentada como requisito  
para la obtención del título de Licenciado en Ecología Aplicada

Quito, mayo de 2015

**Universidad San Francisco de Quito  
Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales**

**HOJA DE APROBACIÓN DE TESIS**

**Polinizadores de Pentacalias en una gradiente altitudinal en el  
páramo de Paluguillo**

**Mateo Dávila**

Esteban Suárez, Ph.D.,  
Director de Tesis

.....

Diego F. Cisneros-Heredia, M.Sc.,  
Miembro del Comité de Tesis

.....

Andrea C. Encalada, Ph.D.,  
Miembro del Comité de Tesis

.....

Stella de la Torre, Ph.D.,  
Decana del Colegio de Ciencias  
Biológicas y Ambientales

.....

Quito, mayo de 2015

© DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído la Política de Propiedad Intelectual de la Universidad San Francisco de Quito y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo de investigación quedan sujetos a lo dispuesto en la Política.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo de investigación en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma:

-----

Nombre: Miguel Mateo Dávila Játiva

C. I.: 1712512555

Fecha: Quito, mayo de 2015

## **Dedicatoria**

Ami ñaña y mis sobrinos que son lo más lindo que pisó este planeta.

## **Agradecimientos**

A Esteban Suárez, mi director de tesis, por su enorme paciencia y constante ayuda; a Felix Bermejo por su enorme ayuda en la edición de textos de este trabajo; a Diego Cisneros por su ayuda identificando a algunos de los dípteros más extraños que he visto, y a todos los que conforman el COCIBA porque en todos estos años nunca he encontrado una puerta cerrada. A mis padres, y mis hermanos porque siempre me apoyan cada uno a su modo, a todos los que subieron a congelarse conmigo en el páramo y finalmente a toda mi muchachada porque me han empujado en cada trecho del camino hasta ahora y sé que seguirán haciéndolo para siempre.

## Resumen

Entre los meses de Mayo y Noviembre del 2013 se realizaron observaciones en parches vegetales de *Pentacalia peruviana* y *Pentacalia arbutifoliaa* lo largo de una gradiente altitudinal en el páramo de Paluguillo y Papallacta, con el fin de identificar y tipificar a las comunidades de insectos que cumplen las funciones de polinización en estas plantas en las locaciones estudiadas y compararlas entre si, también se observó la actividad de los polinizadores con relación al clima y se encontró que las comunidades de polinizadores en este estudio están dominados en gran medida por dípteros, que cada parche vegetal tiene poblaciones con marcadas diferencias unos de otros, y finalmente que los polinizadores son más activos en días con mayores niveles de radiación solar que en días nublados o lluviosos.

**Abstract**

Between the months of May and November of 2013 a set of vegetation patches formed either by *Pentacaliaperuviana* or *Pentacaliaarbutifolia* were studied in order to determine the communities of insects that serve as pollinators for these two allopatric species of plants. This study took place along an altitudinal gradient in the Paluguillo and Papallactapáramo ecosystem. Data was also collected to determine the climate preferences of the pollinating insects in the area. We found that the pollinating communities were formed primarily by dipters, that each vegetation patch had very different pollinating populations, and finally that the pollinators were more active during days with greater levels of solar radiation rather than cloudy or rainy days.



## Contents

|  |    |
|--|----|
| Resumen.....                                 | 7  |
| Abstract .....                               | 8  |
| <b>Tabla de figuras</b> .....                | 9  |
| Introducción .....                           | 10 |
| Materiales y métodos .....                   | 12 |
| Área de estudio:.....                        | 12 |
| Recopilación de datos de polinización: ..... | 13 |
| Identificación de los polinizadores:.....    | 15 |
| Análisis de datos y estadística:.....        | 15 |
| Resultados: .....                            | 15 |
| Discusión:.....                              | 17 |
| Literatura citada .....                      | 22 |
| <b>Anexos</b> .....                          | 25 |
| .....  | 25 |
| .....  | 26 |

## *Tabla de figuras*

|  |           |
|--|-----------|
| <i>Figura 1 Pi de cada polinizador para cada especie vegetal y a cada altitud .....</i>  | <i>25</i> |
| <i>Figura 2 Relacion entre niveles de nubosidad y No. de visitas por hora de polinizadores.....</i>  | <i>26</i> |
| <i>Tabla 1 Porcentaje de similitud según el índice de Czekanovski para poblaciones de ambas especies a cada altitud .....</i>  | <i>27</i> |
| <i>Tabla 2 Porcentajes de similitud según el índice de CZekanovski para parches de vegetación de casa especie a distintas altitud.....</i>                                 | <i>28</i> |
| <i>Tabla 3 Anova de los efectos de el clima, la altitud y la relación entre ambos sobre el número de visitas de polinizadores por hora en las plantas estudiadas. ....</i> | <i>29</i> |
| <i>Tabla 4 Lista de identificación de polinizadores .....</i>  | <i>29</i> |

## **Introducción**

Los páramos son ecosistemas alto montañosos (>3200 m) de los Andes del norte dominados por especies de pastos y una amplia variedad de vegetación arbustiva (Ramsay, 1992). Los páramos fueron por mucho tiempo áreas con poca presión antropogénica, y los primeros registros de actividades de pastoreo en los páramos en Ecuador se remontan a 1200 (Molinillo, 2002). Sin embargo, actualmente estos ecosistemas están amenazados por actividades antropogénicas como el avance de la frontera agraria (Azocar & Monasterio, 1979), y el pastoreo de ganado el cual no solo genera presión por el forrajeo de ganado, sino también por las frecuentes quemaduras de la vegetación que acompañan a esta actividad (Molinillo, 2002).

La mayor parte de nuestro conocimiento sobre los páramos está concentrada en la caracterización de la composición de las comunidades florísticas y la influencia de factores como el gradiente altitudinal (P. Sklenar, 1999). Adicionalmente, estudios previos han analizado diferentes aspectos de la capacidad del páramo para proveer servicios ambientales como la regulación hidrológica y la captación de carbono (Albán, 2007). Sin embargo no existe mucha información sobre procesos ecológicos en este ecosistema, pese a que su marcado gradiente altitudinal, y su baja diversidad biológica (Torres-Díaz, Cavieres, Muñoz-Ramírez, & Arroyo, 2007) hacen de este ecosistema un lugar ideal para ser utilizado como laboratorio natural.

La polinización llevada a cabo por animales, particularmente insectos, es un proceso ecológico fundamental para los ciclos de vida de las poblaciones de plantas. Más aun, este proceso podría ser mucho más importante en ecosistemas altomontanos como el páramo (Fernandez, 2012), pues muchas plantas de este ecosistema dependen fuertemente de los insectos como único recurso de polinización (Arroyo, Armesto, & Primack, 1983). Pero además de su rol en la historia natural de las plantas, la polinización también es fundamental para una gama de insectos que utilizan las flores como recurso alimenticio. A pesar de esta doble influencia, hasta el momento conocemos muy poco sobre los factores que influyen sobre las relaciones de polinización que ocurren en los páramos andinos.

Uno de los factores más influyentes sobre la efectividad de la polinización en el páramo es la fenología de floración de las plantas, es decir sus ciclos temporales reproductivos. En otros ecosistemas fríos, los patrones fenológicos y, por lo tanto, las relaciones con polinizadores normalmente están definidos por las estaciones (Gurevitch, 2006). Sin embargo, en ecosistemas en los trópicos que no presentan estaciones marcadas los factores que influyen sobre los patrones fenológicos no son tan evidentes y la polinización posiblemente responde más a las grandes variaciones diarias en nubosidad, temperatura y precipitación que caracterizan a estos ecosistemas (Azocar & Monasterio, 1979), (Torres-Díaz et al., 2007) (Azocar & Monasterio, 1979).

En un estudio previo, Suárez E. (en preparación.) describe 3 años de patrones fenológicos de *Pentacalia peruviana* (Asteraceae) y *P. arbutifolia*, que crecen simpátricamente en parches de vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal (3600 – 4100 m) en los páramos de Paluguillo y Papallacta en el nor-oriental del Ecuador. Durante este estudio, se ha determinado

que existe un desplazamiento temporal y espacial en la floración de estas dos especies. Por un lado, en cualquier altitud específica, *P. peruviana* siempre florece antes que *P. arbutifolia*. Por otro lado, el período de floración de ambas especies siempre se inicia en la zona inferior de la gradiente altitudinal, y luego se desplaza paulatinamente hacia las altitudes superiores. Estos patrones son extremadamente claros y seguramente reflejan ventajas adaptativas para las especies. Sin embargo, en la actualidad no se conoce que factores podrían controlar este desplazamiento fenológico que podría reflejar al menos i) una estrategia para reducir la competencia por una comunidad limitada de polinizadores, o ii) patrones temporales de emergencia y actividad de los polinizadores. En este contexto, en este estudio nos propusimos realizar una tipificación de los potenciales polinizadores de estas dos especies de *Pentacalia*, a lo largo de la gradiente altitudinal del páramo de Palugullo, con el fin de comparar las comunidades de insectos que visitan las flores en los parches de vegetación a distintas altitud de estas dos especies de asteráceas. Adicionalmente procuramos caracterizar la actividad de los polinizadores con respecto al clima de la región para definir si este influye sobre la actividad de los polinizadores, incrementando la posible competencia por sus servicios.

## **Materiales y métodos**

Área de estudio:

El estudio se realizó en el páramo de Palugullo, un ecosistema heterogéneo dominado por pajonales e intercalado con parches de arbustos de alrededor 1.8 m de altitud, con especies como *Valeriana* sp., *Ribes* sp., *Hypericum* sp. y *Pentacalia* spp. En la zona también se encuentran áreas afectadas por actividades humanas con caminos de segundo orden, en los que dominan

hierbas pequeñas tales como *Festuca* sp. *Stachys elliptica*, *Wernerianubigena*, y *Lachemilla orbiculata*, entre otras.

El clima de la región es característico de los páramos de la cordillera oriental del norte de Ecuador. Se caracteriza por muy bajas temperaturas, con un promedio anual de 6°C (a 3600 m) y amplias variaciones diarias, y por precipitaciones anuales promedio de 1300 mm (Estación Meteorológica Paluguillo; Universidad San Francisco de Quito).

Los sitios para esta investigación se encontraron a largo del carretero secundario que va desde la Virgen de Piedra, en la vía Quito-Papallacta (latitud -0.2695, longitud -78.25577), hasta la entrada a la reserva ecológica Cayambe Coca (latitud -0.3315, longitud -78.2032). Estos sitios fueron escogidos asegurando que tuvieran parches adyacentes de *P.*

*peruviana* y de *P. arbutifolia*. y que representaran adecuadamente la gradiente altitudinal de esta zona. Los parches estudiados se encontraban a 3881, 4005 y 4084 m.

Los datos fueron colectados desde el 10 de mayo hasta el 16 de noviembre del 2013, lo que corresponde a dos terceras partes de la temporada de floración de *P. peruviana* a 3881 m, la temporada completa de *P. peruviana* a 4005 y 4084 m y la temporada completa de floración de *P. arbutifolia* a las 3 altitudes observadas (Suarez, n.d.).

Recopilación de datos de polinización:

En cada una de las altitudes mencionadas se escogieron al azar cuadrantes de 1 m<sup>2</sup>, tanto en arbustos de *P. peruviana* como de *P. arbutifolia*. Se eligieron únicamente cuadrantes que incluyesen inflorescencias, y la distancia mínima entre un cuadrante y otro fue de 3 metros.

Debido a las diferencias existentes en las temporadas de floración entre *P. peruviana* y *P.*

*arbutifolia*, no siempre se pudo estudiar cuadrantes en arbustos de ambas especies en un mismo día.

En los cuadrantes se contaron las inflorescencias efectivas (con flores viables). Luego se los observó desde una distancia que evitara el contacto entre el investigador y las ramas de cada arbusto, pero que permitiese a la vez observar efectivamente cada cuadrante. Esta distancia usualmente fue entre 10 y 30 cm.

Cada observación se realizó por 30 minutos. Durante este tiempo se documentó cada insecto polinizador que visitó el cuadrante. Los insectos fueron considerados polinizadores únicamente si entraban en contacto directo con inflorescencias viables y solamente fueron documentados si es que este contacto ocurría dentro del cuadrante determinado.

Comprendemos que los insectos que visitaron los cuadrantes no necesariamente cumplían funciones de polinización para las especies de plantas estudiadas. El estudio para confirmar o rechazar la función de cada insecto visitante queda abierto para futuras investigaciones.

Cuando se detectaron polinizadores, se cronometró el tiempo que cada insecto se mantuvo en contacto con una inflorescencia y se tomó nota del clima en el momento de inicio y fin de cada evento de polinización. También se registró el clima en el inicio y fin de cada lapso de 30 minutos durante los que se observó un cuadrante. Estas mediciones se basaron en el nivel de nubosidad y se las dividió en tres categorías que asumían valores de 1 a 3: 1 para momentos de lluvia o garúa, 2 para momentos de nubosidad, y 3 para momentos en los que el sol estaba expuesto. Estos datos sobre clima fueron promediados para cada día.

Identificación de los polinizadores:

Durante los periodos de observación los polinizadores fueron clasificados en morfoespecies; posteriormente, y fuera de los periodos de observación de cada cuadrante, se capturaron individuos de cada morfoespecie. Los ejemplares capturados fueron identificados en el laboratorio con ayuda de un estereomicroscopio, y varias claves de identificación y otras fuentes (Rica, 2009), (Fernandez, 2012), (University, n.d.). Hasta el nivel taxonómico más preciso posible para el investigador (Tabla 4).

Análisis de datos y estadística:

Para comparar las poblaciones de polinizadores a distintas altitud, y entre ambas especies vegetales, se realizaron índices de similitud de Czekanovski.

Para determinar la normalidad de los datos que relacionan el número de visitas de polinizadores por hora con el clima y la altitud, se realizó una prueba que determinó que la distribución de los datos no era normal; para normalizarlos se utilizó la siguiente ecuación:  $\ln(X+1)$ , donde  $\ln$ =logaritmo natural, y  $X$ =dato de polinizador por hora. Los datos transformados fueron analizados mediante ANOVA de dos vías, Utilizando Minitab, para determinar si el número de visitas por hora estaba relacionado con la altitud y el clima de cada sitio.

## **Resultados**

Durante el estudio observamos en total 19 especies de potenciales polinizadores, pertenecientes a seis órdenes. Díptera fue el orden mejor representado (once especies). Los

siguientes órdenes fueron Himenóptera y Hemíptera, (dos especies) y finalmente, Lepidóptera, Ortóptera y Coleóptera (una especie).

Como se observa en las curvas de rango-abundancia (Figura 1) La riqueza de visitantes de *P. peruviana* varió entre 9 y 13 morfoespecies y fue consistentemente mayor que la riqueza que registramos en las flores de *P. arbutifolia* (5 a 7 morfoespecies). Adicionalmente, las comunidades de visitantes de *P. peruviana* tuvieron una distribución de abundancia más equitativa que las comunidades que visitaron *P. arbutifolia*. Individualmente y a cada altitud *P. peruviana* siempre tuvo una mayor diversidad de potenciales polinizadores que *P. arbutifolia*, especialmente en el grupo de los Dípteros, cuya riqueza en *P. peruviana* fue entre 1,8 y 2,3 veces más alta que en *P. arbutifolia*. Estas diferencias entre las comunidades que visitaron a las dos especies de *Pentacalia* también se pueden apreciar en el porcentaje de similitud de Czekanowski que varió entre 12 y 35% dentro de cada altitud (Tabla 1).

Observamos que las poblaciones de polinizadores se asemejan más entre sí para cada especie de *Pentacalia* a lo largo de la gradiente altitudinal, que entre especies aledañas ocupando una misma altitud. Las comunidades de polinizadores más similares entre sí son las de *P. peruviana* a lo largo de la gradiente altitudinal, con un porcentaje de similitud de Czekanowski que varió entre 27 % y 54% (Tabla 2), Les siguen las comunidades de polinizadores pertenecientes a *P. arbutifolia* a lo largo de la gradiente altitudinal, con similitudes entre 16 % y 39% (Tabla 2), y finalmente, las similitudes entre poblaciones de polinizadores de ambas *Pentacalias* a cada altitud que varían entre 12 % y 35 % (Tabla 1).

El análisis de varianza sugiere que el nivel de nubosidad en el área de estudio es uno de los factores más influyentes sobre el número de visitas por hora que reciben las *Pentacalias*, con



una significancia estadística de  $P=0.02$  (Tabla 3). Según la misma prueba, la altitud a la que se encuentra el parche vegetal no parece ser un factor significativo ( $P=0.97$ ; Tabla 3). Esto se mantiene constante a lo largo de toda la gradiente altitudinal, como se evidencia la interacción no significativa entre el nivel de nubosidad y la altitud.

### **Discusión:**

En todas las altitudes, la composición de las poblaciones de polinizadores observadas está dominada por Dípteros. Esto es congruente con lo planteado en el estudio de Arroyo (1982), realizado en la zona central de Chile, donde a altitudes menores (3200 a 3500 m) la población de polinizadores estaba constituida principalmente por Hymenopteros, mientras que, a medida que se incrementa la altitud, los Dípteros y Lepidopteros se vuelven más importantes, hasta convertirse en los únicos polinizadores en las altitudes superiores (a partir de 3700 m) (Mary T. Kalin Arroyo, Richard Primack, 1982). Este patrón se repite en el estudio de S.D. Warren, llevado a cabo en el noreste de Utah, donde los Dípteros sustitúan a los Hymenopteros a lo largo del gradiente altitudinal, empezando con apenas el 1% de las visitas de polinización a 2590 m, y realizando el 36% de las visitas a 3660 m. (Warren, Harper, & Booth, 2013).

Esta variación en la composición de polinizadores a lo largo de la gradiente altitudinal, se explica por el carácter ectotérmico de los Dípteros (Heinrich, 1993) y los escasos recursos florales característicos de los ecosistemas de montaña (Ramsay, 1992). Allí, los ectotermos aprovechan los momentos de radiación solar para forrajear en las plantas (Mary T. Kalin Arroyo, Richard Primack, 1982), (Arroyo et al., 1983), (Herrera, 1995a), (Herrera,

1995b)(Torres-Díaz et al., 2007)mientras que los insectos endotermos no se desenvuelven bien, pues requieren de muchos recursos para mantener su temperatura corporal.

Con respecto a los patrones observados al comparar los índices de similitud (Tabla 2) de poblaciones de polinizadores para parches de ambas especies vegetales, encontramos que la diferencia es mucho más marcada entre poblaciones a la misma altitud (entre 12% y 35%) que a lo largo de la gradiente altitudinal (entre 16% y 54%). La variación de la composición de comunidades ecológicas a lo largo de la gradiente altitudinal, en todo tipo de ecosistemas y organismos, es un fenómeno ampliamente documentado (John Grytnes, 2002), (Lomolino, 2001), (Mary T. Kalin Arroyo, Richard Primack, 1982), (Mary T. Kalin Arroyo, Jaun Armesto, 1983), (Torres-Díaz et al., 2007), (Warren et al., 2013). El cambio es particularmente drástico en ecosistemas de alta montaña, donde en 100 m de diferencia altitudinal se pueden observar grandes variaciones en la composición de las comunidades bióticas (John Grytnes, 2002). Este patrón, que podría explicar las diferencias entre las poblaciones de potenciales polinizadores a lo largo del gradiente altitudinal de nuestro estudio, se hace particularmente evidente al comparar el índice de similitud de las poblaciones de polinizadores entre parches de vegetación a altitud aledañas que varía entre 31% y 54% (Tabla 2) con el porcentaje de similitud de poblaciones de polinizadores pertenecientes a parches a 3881m y 4084 m que va desde 16% hasta 26%; (Tabla 2).

Sin embargo esto hace que rechacemos la hipótesis de que las diferencias en las épocas de floración en los distintos parches de *Pentacalia* se explica como un mecanismo evolutivo para eliminar la competencia por comunidades enteras de polinizadores, pues los números observados en las tablas de índices de similitud (Tabla 2) deberían ser mucho más grandes. Sin

embargo existe la posibilidad de que este desplazamiento temporal en la fenología se deba a un intento por reducir la competencia por polinizadores clave a lo largo de la gradiente altitudinal.

En lo que respecta a la variación de las comunidades de polinizadores para ambas especies vegetales en altitudes individuales, se puede explicar por los ciclos fenológicos desiguales de floración a cada altitud que estas especies presentan. Es posible que esto se deba a una tendencia evolutiva de las especies vegetales por reducir la competencia por polinizadores clave mas no por poblaciones de polinizadores enteras, pues nuevamente los índices de similitud entre los polinizadores de ambas especies a una altitud dada son muy bajos (Tabla 3). Este es un fenómeno observado en otros estudios, donde especies estrechamente relacionadas que comparten un espacio geográfico tienden a alterar e intercalar sus ciclos fenológicos (Günter et al., 2008). Así, es posible que los ciclos fenológicos de los insectos que polinizan a unas de estas plantas, por simple aislamiento temporal no puedan polinizar a las otras. Sin embargo en el caso de nuestro estudio consideramos que esto no explica del todo el fenómeno, ya que las variables climáticas características de los ecosistemas altomontanos de los Andes se distinguen por tener grandes variaciones diarias y pequeñas variaciones anuales, es decir un muy bajo nivel de estacionalidad (Torres-Díaz et al., 2007) (Azocar & Monasterio, 1979), características climáticas que no fomentan fenologías anuales (Tooke & Battey, 2010), (Günter et al., 2008) (Dennis, Kemp, & Beckwith, 1986), (John Grytnes, 2002).

Otra explicación para la escasa similitud entre las poblaciones de potenciales polinizadores para ambas especies de plantas a cada altitud, pueden ser distintas señales de atracción emitidas por cada especie con el fin de no competir por comunidades de polinizadores o

polinizadores clave. Este fenómeno también está ampliamente documentado en varios estudios (Mitchell, Irwin, Flanagan, & Karron, 2009), (Florian P. Schiestl, 2013), (Caruso, 2000), (Arroyo et al., 1983). Este patrón debe ser particularmente evidente mientras mayor sea la altitud a la que se encuentren los parches de vegetación, pues la disponibilidad de polinizadores disminuye a medida que se asciende en la gradiente altitudinal (Warren et al., 2013), (Torres-Díaz et al., 2007) (Mary T. Kalin Arroyo, Richard Primack, 1982). Las plantas han desarrollado variados mecanismos para atraer a sus polinizadores, siendo uno de los más importantes los estímulos sensoriales como los aromas y la coloración (Zhang, Larson-Rabin, Li, & Wang, 2012), (Filella et al., 2013). En ecosistemas altomontanos donde los vientos, además de ser casi constantes, alcanzan altas velocidades, el aroma parece ser un mecanismo de atracción poco efectivo y rara vez empleado (Körner, 2003). La coloración es el principal mecanismo empleado por plantas en estos ecosistemas altomontanos para atraer a sus polinizadores, y si bien la coloración de las inflorescencias de ambas especies vegetales observadas en nuestro estudio es amarilla, es posible que bajo el espectro visual de los insectos de distintos taxones, estas flores tengan patrones o coloraciones distintas entre sí, atrayendo así a distintas poblaciones de polinizadores (Kevan, 1978), (Keneth McRea, 1983).

En los resultados de este estudio se puede observar que los polinizadores muestran clara preferencia por el forrajeo durante días con climas más soleados; esto se corrobora con lo observado en nuestra experiencia en el campo donde, inclusive en días lluviosos o nublados, fue evidente un incremento en la actividad de los polinizadores en momentos de radiación solar. Resultados similares se encontraron en los Andes centrales de Chile en los años 80 y en el 2007, donde las diferencias microclimáticas tuvieron una fuerte repercusión

sobre la actividad de los polinizadores (Mary T. Kalin Arroyo, Richard Primack, 1982), (Torres-Díaz et al., 2007).

En conclusión, observamos que la composición de las poblaciones de polinizadores en todas las locaciones del estudio está dominada por Dípteros, lo que se podría explicar por la naturaleza ectotérmica de estos insectos, que les obliga a forrajear casi exclusivamente en momentos soleados, gastando así poca energía en el proceso. En segundo lugar, las comunidades de polinizadores se asemejan más entre sí a lo largo de la gradiente altitudinal para cualquiera de las dos especies de *Pentacalia*, que entre comunidades de polinizadores observados en parches de vegetación de cada especie aledaños y a la misma altitud. Esto podría explicarse por dos factores independientes: i) las diferencias fenológicas en la floración de cada especie a cada altitud, y ii) señales de atracción distintas emitidas por cada especie. En ambos casos estas parecen ser adaptaciones para reducir la competencia entre ambas especies por el recurso de polinizadores.

Finalmente pudimos observar una predilección de los polinizadores por el forrajeo en momentos de más alta radiación solar, esto una vez más es explicado por la naturaleza ectotérmica de la mayoría de los insectos polinizadores del lugar. Queda abierta la pregunta sobre qué motiva a las especies de *Pentacalias* a regirse por el peculiar patrón fenológico observado a lo largo de la gradiente altitudinal, ya que no es atribuible a la diferencia entre las poblaciones de polinizadores observado en este estudio que muestra marcadas diferencias para cada altitud.

## Literatura citada

- Albán, M. (2007). *La información disponible sobre los servicios de ecosistemas de montaña en los Andes del Norte y Centro*. Quito.
- Arroyo, M., Armesto, J., & Primack, R. (1983). Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Sudamérica. *Revista Chilena de Historia Natural*, 56, 159–180. Retrieved from [http://rchn.biologiachile.cl/pdfs/1983/2/Arroyo\\_et\\_al\\_1983.pdf](http://rchn.biologiachile.cl/pdfs/1983/2/Arroyo_et_al_1983.pdf)
- Azocar, a., & Monasterio, M. (1979). Variabilidad ambiental en el Paramo de Mucubaji. *El Medio Ambiente Paramo*, 149–159.
- Caruso, C. (2000). Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution*, 54(5), 1546–1557.
- Dennis, B., Kemp, W. P., & Beckwith, R. O. Y. C. (1986). Stochastic Model of Insect Phenology: Estimation and Testing. *Environmental Entomology*, 54(6), 540–546.
- Esteban Suarez, Andrea Encalada, M. A. (2013). *Flores comunes de los paramos de Papallacta, Paluguillo y Antisana*. Quito: Universidad San Francisco.
- Fernandez, D. R. (2012). *Disponibilidad, uso y preferencia por los recursos florales en una comunidad de abejorros (Hymenoptera: Apidae: Bombus) en el paramo de Chingaza*. Universidad nacional de Colombia.
- Filella, I., Primante, C., Llusà, J., Martín González, A. M., Seco, R., Farré-Armengol, G., ... Peñuelas, J. (2013). Floral advertisement scent in a changing plant-pollinators market. *Scientific Reports*, 3, 3434. doi:10.1038/srep03434
- Florian P. Schiestl, S. D. J. (2013). Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology and Evolution*, e-volime.
- Gian-Reto Walther, Eric Post, Peter Convey, Annette Menzel, Camille Parmesan, Trevor J. C. Beebee, Jean-Marc Fromentin, Ove Hoegh-Guldberg, F. B. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, (416), 389–385.
- Günter, S., Stimm, B., Cabrera, M., Diaz, M. L., Lojan, M., Ordoñez, E., ... Weber, M. (2008). Tree phenology in montane forests of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology*, 24(03), 247–258. doi:10.1017/S0266467408005063
- Gurevitch, J. (2006). *The ecology of plants* (2nd ed.). Tampa: University of south florida.

- Heinrich, B. (1993). *The hot-blooded insects strategies and mechanisms of thermoregulation* (E- edition). World: Harvard University Press.
- Herrera, C. M. (1995a). Floral Biology , Microclimate , and Pollination by Ectothermic Bees in an Early-Blooming Herb Author ( s ): Carlos M . Herrera FLORAL BIOLOGY , MICROCLIMATE , AND POLLINATION BY ECTOTHERMIC BEES IN AN EARLY-BLOOMING HERB '. *Ecology*, 76(1), 218–228.
- Herrera, C. M. (1995b). Microclimate and Individual Variation in Pollinators : Flowering Plants are More than Their Flowers Author ( s ): Carlos M . Herrera MICROCLIMATE AND INDIVIDUAL VARIATION IN POLLINATORS : FLOWERING PLANTS ARE MORE THAN THEIR FLOWERS1. *Ecology*, 76(5), 1516–1524.
- Inouye, D. W., Barr, B., Armitage, K. B., & Inouye, B. D. (2000). Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(4), 1630–1633. doi:10.1073/pnas.97.4.1630
- John Grytnes, O. R. V. (2002). Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalaya altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist*, e-volume.
- Keneth McRea, M. L. (1983). Photografic visualization of floral colors as percieved by honeybee pollinators. *American Journal of Botany*, 70(3), 369–375.
- Kevan, P. G. (1978). Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. *Pollination of Flowers by Insects*, (6), 51–78.
- Körner, C. (2003). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* (2nd ed.). New York: Springer.
- Lomolino, M. (2001). Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 3–13.
- Mary T. Kalin Arroyo, Jaun Armesto, R. P. (1983). Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinizacion en la zona andina de los Andes templados de Sudamerica. *Revista Chilena de Historia Natural*, 56, 159–180.
- Mary T. Kalin Arroyo, Richard Primack, J. A. (1982). Community studies in pollinaiton ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variations. *American Journal of Botany*, 69(1), 82–97.
- Mitchell, R. J., Irwin, R. E., Flanagan, R. J., & Karron, J. D. (2009). Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Annals of Botany*, 103(9), 1355–1363. doi:10.1093/aob/mcp122

- P. Sklenar, J. (1999). Distribution patterns of paramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography*, 26, 681–691.
- Ramsay, P. M. (1992). The Paramo Vegetation of Ecuador : the Community Ecology , Dynamics and Productivity of Tropical Grasslands in the Andes, (December), 1–272.
- Rica, C. (2009). Diversity and distribution models of horse fl ies ( Diptera : Tabanidae ) from Ecuador. *Genomics*, 45(4), 511–528.
- Suarez, E. (n.d.). *Fenologia de floracion de plantas representativas de los paramos andinos*.
- Tooke, F., & Battey, N. H. (2010). Temperate flowering phenology. *Journal of Experimental Botany*, 61(11), 2853–2862. doi:10.1093/jxb/erq165
- Torres-Díaz, C., Cavieres, L. a., Muñoz-Ramírez, C., & Arroyo, M. T. K. (2007). Consecuencias de las variaciones microclimáticas sobre la visita de insectos polinizadores en dos especies de Chaetanthera (Asteraceae) en los Andes de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80, 455–468. doi:10.4067/S0716-078X2007000400007
- University, I. state. (n.d.). Bug guide. Retrieved November 1, 2014, from <http://bugguide.net/node/view/15740>
- Warren, A. S. D., Harper, K. T., & Booth, G. M. (2013). Elevational Distribution of Insect Pollinators Elevational Distribution of Insect Pollinators. *American Midland Naturalist*, 120(2), 325–330.
- Zhang, F.-P., Larson-Rabin, Z., Li, D.-Z., & Wang, H. (2012). Colored nectar as an honest signal in plant-animal interactions. *Plant Signaling & Behavior*, 7(7), 811–812. doi:10.4161/psb.20645



Anexos

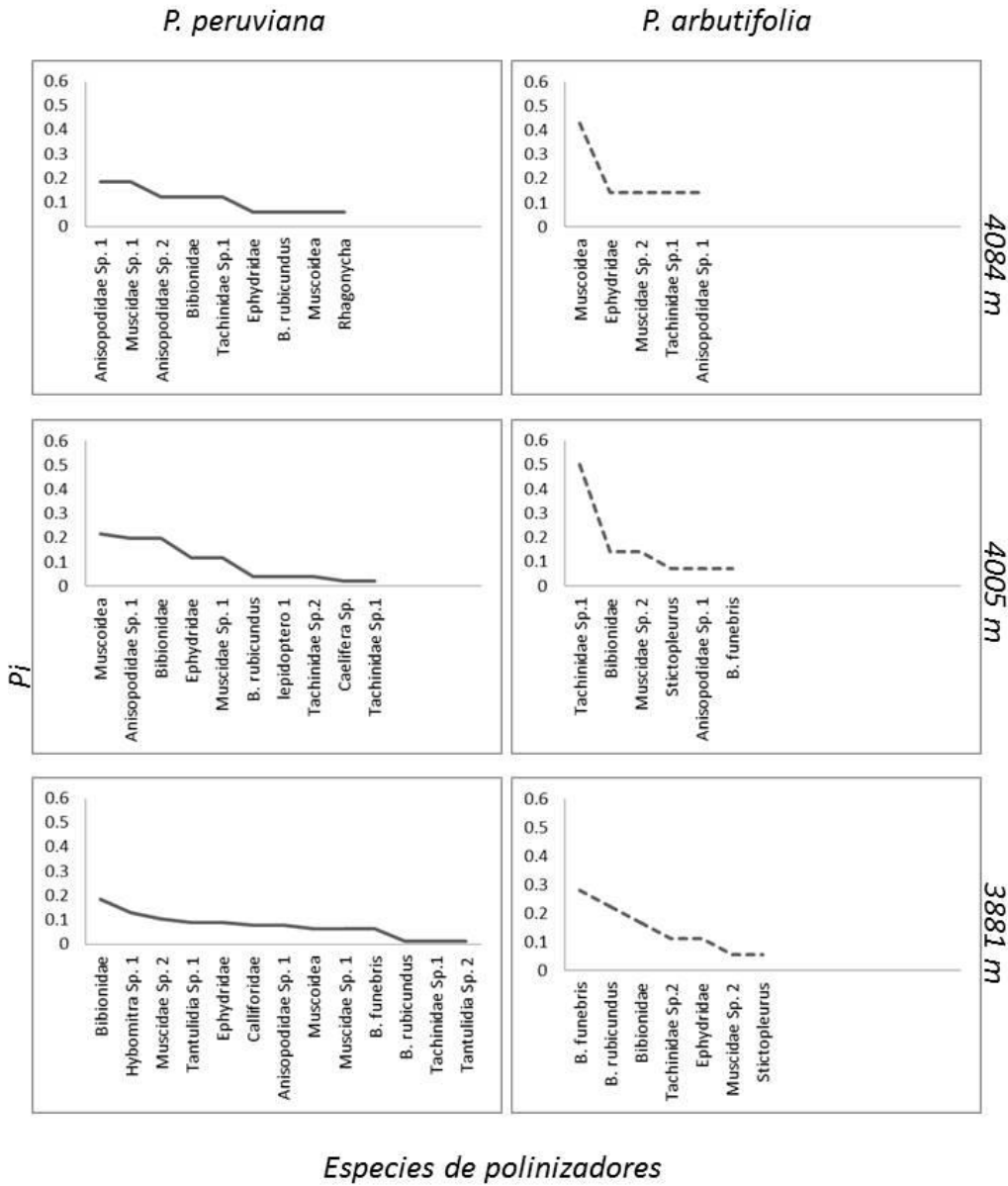


Figura 1 Pi de cada polinizador para cada especie vegetal y a cada altitud

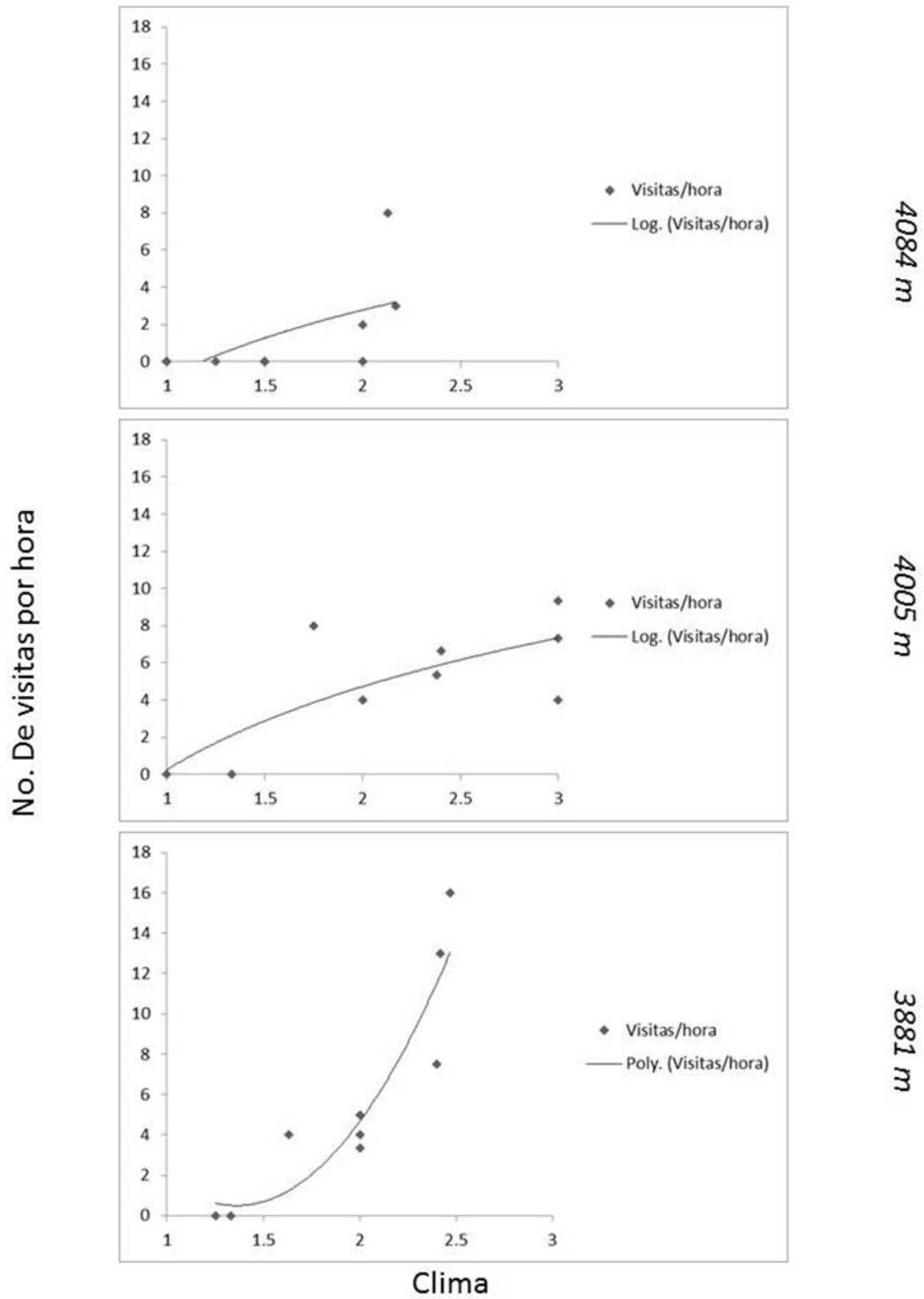


Figura 2 Relación entre niveles de nubosidad y No. de visitas por hora de polinizadores.

Tabla 1 Porcentaje de similitud según el índice de Zcekanovski para poblaciones de ambas especies a cada altitud

| Altitud | Especies            |                       | Índice de Zcekanovski |
|---------|---------------------|-----------------------|-----------------------|
| 3881    | <i>P. peruviana</i> | <i>P. arbutifolia</i> | 25.53%                |
| 4005    | <i>P. peruviana</i> | <i>P. arbutifolia</i> | 12.31%                |
| 4084    | <i>P. peruviana</i> | <i>P. arbutifolia</i> | 34.78%                |

Tabla 2 Porcentajes de similitud según el índice de Zcekanovski para parches de vegetación de casa especie a distintas altitud

*Pentacalia peruviana*

|             | <b>3881</b> | <b>4005</b> | <b>4084</b> |
|-------------|-------------|-------------|-------------|
| <b>3881</b> | -----       | 53.54%      | 26.09%      |
| <b>4005</b> | -----       | -----       | 35.82%      |
| <b>4084</b> | -----       | -----       | -----       |

*Pentacalia arbutifolia*

|             | <b>3881</b> | <b>4005</b> | <b>4084</b> |
|-------------|-------------|-------------|-------------|
| <b>3881</b> | -----       | 31.25%      | 16.00%      |
| <b>4005</b> | -----       | -----       | 38.57%      |
| <b>4084</b> | -----       | -----       | -----       |

Tabla 3 Anova de los efectos del clima, la altitud y la relación entre ambos sobre el número de visitas de polinizadores por hora en las plantas estudiadas.

## Effect Tests

| Source         | Nparm | DF | Sum of Squares | F Ratio | Prob > F |
|----------------|-------|----|----------------|---------|----------|
| altitude       | 1     | 1  | 0.0007414      | 0.0019  | 0.9654   |
| Clima          | 1     | 1  | 2.3641391      | 6.1617  | 0.0221*  |
| Clima*altitude | 1     | 1  | 0.1868993      | 0.4871  | 0.4932   |

Tabla 4 Lista de identificación de polinizadores

| Orden              | Familia      | Genero        | Especie              |
|--------------------|--------------|---------------|----------------------|
| <b>Coleóptera</b>  | Cantharidae  | Rhagonycha    |                      |
| <b>Díptera</b>     | Tabanidae    | Hybomitra     |                      |
| <b>Díptera</b>     | Muscoidea    |               |                      |
| <b>Díptera</b>     | Bibionidae   |               |                      |
| <b>Díptera</b>     | Ephydriidae  |               |                      |
| <b>Díptera</b>     | Anisopodidae |               | <i>Sp.1</i>          |
| <b>Díptera</b>     | Muscidae     |               | <i>Sp. 1</i>         |
| <b>Díptera</b>     | Anisopodidae |               | <i>Sp. 2</i>         |
| <b>Díptera</b>     | Tachinidae   |               | <i>Sp. 1</i>         |
| <b>Díptera</b>     | Muscidae     |               | <i>Sp.2</i>          |
| <b>Díptera</b>     | Tachinidae   |               | <i>Sp.2</i>          |
| <b>Díptera</b>     | Chlorophidae |               |                      |
| <b>Hemíptera</b>   | Cicadellidae | Tantulidia    | <i>Sp.1</i>          |
| <b>Hemíptera</b>   | Cicadellidae | Tantulidia    | <i>Sp.2</i>          |
| <b>Hemíptera</b>   | Rhopalidae   | Stictopleurus |                      |
| <b>Himenóptera</b> | Apidae       | Bombus        | <i>B. rubicundus</i> |
| <b>Himenóptera</b> | Apidae       | Bombus        | <i>B. funebris</i>   |
| <b>Lepidóptera</b> | Hedyliidae   |               |                      |
| <b>Ortóptera</b>   | Caelifera    |               |                      |