

Robo de néctar en *Guettarda clarensis* (Rubiaceae): ¿importa el vecindario floral?

Nectar robbing in *Guettarda clarensis* (Rubiaceae): Does floral neighborhood matter?

Liliana Martínez-Pérez^{1,*} y Michel Faife-Cabrera²

RESUMEN

El robo de néctar ocurre cuando algunos visitantes florales rompen la corola de las flores para tomar el néctar como recompensa. Este proceso tiene posibles implicaciones evolutivas y ecológicas que dependen de su frecuencia, la cual puede afectarse por características del vecindario floral. *Guettarda clarensis* es una especie endémica de las serpentineras de Cuba central en la que el robo disminuye la fructificación. Este trabajo tuvo como objetivo determinar la relación entre la frecuencia de robo de *G. clarensis* y las particularidades de su vecindario floral. Para ello se determinó el vecindario floral en parcelas circulares en el Cerro de Pelo Malo, Santa Clara. Se calculó la presentación floral con el diámetro, la longitud y la apertura de la corola de 50 flores de cada especie, y se midió el volumen y la concentración del néctar en 15 botones por especie. Además, se halló la frecuencia de robo en todos los individuos de *G. clarensis* y se realizó una regresión múltiple entre esta y las presentaciones florales de su vecindario. La mayoría de las especies del vecindario mostraron presentaciones florales bajas y néctares menores de 8 µl entre 12 % y 36 % de concentración, que puede deberse al estrés hídrico del lugar. Predominaron las flores de *G. clarensis*, lo cual representa una estrategia para atraer visitantes florales y asegurar su reproducción, e indica su alta frecuencia de robo. Se concluyó que el robo de néctar en *G. clarensis* está influenciado por las presentaciones florales de *Guettarda roigiana*, *Angadenia berteroi* y *Bourreria microphylla*.

Palabras clave: floración, frecuencia de robo, heterostilia, interacciones planta-animal, serpentineras, *Xylocopa cubaecola*

ABSTRACT

Nectar robbing occurs when some floral visitors break the corolla of the flowers to take the nectar reward. It has possible ecological and evolutionary implications that depend on its frequency, which can be affected by the characteristics of the floral neighborhood. *Guettarda clarensis* is an endemic species from the serpentineras of central Cuba, in which the nectar robbing decreases the fructification. The objective of this study was to determine the possible relation between the nectar robbing frequency of *G. clarensis* and the particularities of its floral neighborhood. For that, it was determined the floral neighborhood in circular plots in Cerro de Pelo Malo, Santa Clara. The floral display was calculated using the diameter, length and opening of the corolla of 50 flowers of each species, and it was measured the nectar volume and concentration in 15 buds in each species. In addition, the robbery frequency was calculated for every individual of *G. clarensis*, and a multiple regression was made between this variable and the floral displays of the neighborhood. Most of the neighborhood species showed low floral displays and nectars under 8 µl between concentrations of 12 % and 36 %, which can be due to the hydric stress of the locality. *G. clarensis* flowers were dominant, which could be a strategy of this species to attract visitors and ensure its reproduction, and indicates its high robbery frequency. It was concluded that nectar robbing in *G. clarensis* is influenced by the floral displays of *Guettarda roigiana*, *Angadenia berteroi* y *Bourreria microphylla*.

Keywords: flowering, robbing frequency, heterostyly, plant-animal interactions, serpentineras, *Xylocopa cubaecola*

Recibido: octubre 2018 **Aceptado:** noviembre 2018

Publicado online 31 de diciembre de 2019. ISSN 2410-5546 RNPS 2372 (DIGITAL) - ISSN 0253-5696 RNPS 0060 (IMPRESA)

INTRODUCCIÓN

El robo de néctar es un fenómeno en el que los visitantes florales rompen la corola de las flores para tomar el néctar cuando no pueden acceder a él por la abertura natural de la flor (Inouye 1983). Desde la década de 1980 se han desarrollado numerosas investigaciones sobre su efecto en el éxito reproductivo de las especies vegetales (Inouye 1983, Maloof & Inouye 2000, Maruyama & al. 2015). Dichos efectos pueden ser negativos, positivos o neutros (Rojas-Nossa & al. 2016b, Yan-Wen & al. 2009, Ye & al. 2017), con posibles implicaciones evolutivas y

ecológicas para las especies de plantas que lo sufren, en dependencia de la frecuencia con que son robadas (Navarro & Medel 2009, Urcelay & al. 2006). A su vez, la frecuencia de robo de néctar depende de las particularidades del vecindario floral en el cual se encuentre la planta (Rojas-Nossa 2013).

El vecindario floral de una planta es una región delimitada por la interacción con sus visitantes florales, durante la época de floración. Tal región comprende, además de la especie vegetal en cuestión, otras plantas heterospecíficas que también se encuentren florecidas y potencialmente puedan interactuar con los mismos visitantes florales. Por ende, este vecindario puede ser dinámico y espacio-temporalmente heterogéneo, pues durante la época de floración de una especie pueden encontrarse distintas especies vecinas cuya fenología determinará las interacciones que se pueden establecer.

¹Centro de Estudios Jardín Botánico de Villa Clara, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas. Carretera a Camajuaní, km 5 ½ Santa Clara, Villa Clara, Cuba. ²Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas. Carretera a Camajuaní, km 5 ½ Santa Clara, Villa Clara, Cuba.

*Autor para correspondencia (e-mail: lilian@uclv.cu).

Editores encargados: José A. García-Beltrán y Banessa Falcón.

La frecuencia de robo de néctar depende de diferentes factores que se expresan en el vecindario floral de la planta, tales como: la abundancia y el tamaño de las flores, y el volumen de néctar (Maruyama & al. 2015, Navarro 2000, Rojas-Nossa & al. 2016a), tanto de la especie robada como de las especies próximas a esta. Una mayor producción de flores y néctar, de manera general, tiende a atraer un mayor número de visitantes florales, robadores incluidos, lo que incrementa su frecuencia (Rojas-Nossa & al. 2016a). Además, los robadores de néctar generalmente seleccionan las especies con corolas más grandes y con mayor presentación floral (Rojas-Nossa 2007, 2013, Rojas-Nossa & al. 2016a). De ahí que, si en el vecindario floral de una especie robada hay otra planta nectarífera más llamativa para el robador, este puede disminuir las visitas a la primera especie (Rojas-Nossa 2013, Rojas-Nossa & al. 2016a).

En la dinámica de la producción de flores, las angiospermas optimizan la atracción de potenciales polinizadores en relación con el gasto energético e hídrico que esto representa (Ashman & Schoen 1997, Herrera 2005). Es por ello que, en ambientes sometidos a estrés hídrico como en los matorrales xeromorfo espinosos sobre serpentina (cuabales) (Capote & Berazaín 1984), la producción de flores y su tamaño tiende a reducirse (Herrera 2005). En estas comunidades vegetales se han identificado varias especies que son objeto del robo de néctar, entre ellas *Guettarda clarensis* Britton (Martínez-Pérez & Faife-Cabrera 2018). Esta es una planta endémica, en la que estudios previos de fenología y biología floral (Martínez-Pérez 2013) determinaron que la floración ocurre entre marzo y mayo, las flores son heterostilas, con sistema reproductivo autoincompatible y no resintetizan néctar. El robador de néctar (*Xylocopa cubaecola*) de esta especie disminuye significativamente su fructificación.

La baja disponibilidad de flores y los altos requerimientos energéticos de los robadores de *Guettarda clarensis* en el vecindario floral de la misma podrían determinar la frecuencia de robo que recibe. Una alta frecuencia de robo de néctar podría afectar significativamente el éxito reproductivo de esta especie, pero si al contrario la frecuencia es baja, el efecto podría ser nulo a nivel poblacional. Por tal motivo, se pretende caracterizar la morfología, la presentación floral y la producción de néctar de *G. clarensis* y las especies de su vecindario floral, determinar la frecuencia de robo en *G. clarensis* y la relación entre dicha frecuencia y las particularidades del vecindario floral.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en una localidad al este sureste de la ciudad de Santa Clara, ubicada en la base del Cerro de Pelo Malo, en los 22° 38' N y 79° 86' W. En el lugar existen varias formaciones vegetales, pero predomina

el matorral xeromorfo espinoso sobre serpentina. Se trabajó en un área de aproximadamente 0,22 km², cubierta por parches de cuabal, donde se aplicó la metodología que se describe a continuación.

Vecindario floral

Para determinar el vecindario floral de *Guettarda clarensis*, se seleccionaron cinco puntos focales en toda el área de estudio, separados entre sí a más de 50 m, donde un grupo de plantas de *G. clarensis* ocupara más de 1 m² y por tanto manifestara una presentación floral de relevancia para la atracción de polinizadores, según los criterios de Hegland (2014). A partir de cada punto se delimitaron parcelas circulares de 25 m de radio, teniendo en cuenta, a consideración de los autores, aunque *Xylocopa cubaecola* puede volar normalmente entre 6 y 10 km, el tamaño de las parcelas es suficientemente grande para que estos insectos detecten sitios de forrajeo según su capacidad visual (Roubik 1989). En cada parcela se identificaron las especies florecidas junto con *G. clarensis*. Esto se realizó una vez a la semana durante todo su período de floración, para abarcar las variaciones temporales en la fenología de las especies que constituyen el vecindario floral. La toma de datos se realizó en tres momentos de la floración de *G. clarensis*: principio, medio y final (23 y 29 de mayo y 5 de junio de 2016, respectivamente), en correspondencia con la duración de la floración de la especie en ese lugar y año.

Morfología, presentación floral y producción de néctar

Para llevar a cabo los estudios de morfología floral, producción de néctar y presentación floral, se seleccionaron en cada parcela las especies que pueden constituir blanco de visitas para *Xylocopa cubaecola*, basado en los criterios de Faegri & van der Pijl (1966) y Rojas Nossa & al. (2016a). Se incluyeron nueve especies del vecindario floral de *Guettarda clarensis*, debido a que se encontraron algunas, tales como *Stigmaphyllon sagra-num* A. Juss., *Brya ebenus* (L.) DC., que presentaban menos de diez individuos florecidos en toda el área. Esto imposibilitó su recolecta para la posterior medición de variables, ya que poseían un tamaño de muestra muy inferior al seleccionado en el diseño del trabajo.

Se colectaron hasta 50 flores de cada especie (una flor por individuo) en toda el área de estudio y se conservaron en etanol al 70 % (Kearns & Inouye 1993). Posteriormente se les midió largo, ancho y apertura de la corola, para lo que se tuvo en cuenta la diversidad de morfologías florales de las plantas. También se describió el color y la forma de las flores de las especies del vecindario según los criterios de Faegri & van der Pijl (1966).

La presentación floral se caracterizó a partir del cálculo del índice (P) según la fórmula $P = A_f N_f$, donde A_f es área floral y N_f el número de flores abiertas. El área floral se

calculó según las variaciones morfológicas de la corola de cada especie del vecindario floral (Tabla I). Se contó el número de flores abiertas en todos los individuos de cada especie, en cada parcela. Para determinar si la presentación floral varía durante la floración de *Guettarda clarensis* y entre las especies de su vecindario floral, se compararon los momentos de la floración y las especies, en cuanto a la variable analizada.

Con el fin de caracterizar la producción de néctar de las especies del vecindario cuando comienzan con su función de aclamo, se embolsaron hasta 15 botones a punto de abrir en cada especie. Después de la antesis floral se les midió volumen y concentración de néctar con capilares de cristal de 5 µl de volumen y un refractómetro manual (Kearns & Inouye 1993). Con esos datos se realizaron comparaciones para establecer la variación de la producción de néctar entre las especies, considerando el volumen y la concentración como variables dependientes. La medición de estas variables se realizó solo una vez en cada especie, en alguno de los momentos de la floración de *Guettarda clarensis*, debido a la escasa disponibilidad de botones.

Frecuencia de robo y presentación floral

Para calcular la frecuencia de robo en *Guettarda clarensis* se anotó el número de flores abiertas y el número de flores robadas en todas las plantas, en cada parcela de estudio, según la metodología de Navarro & Medel (2009). Con ello, se halló la frecuencia relativa por planta

y una media de la cantidad de flores abiertas por parcela, en cada momento de floración. Para conocer si la frecuencia de robo y el número de flores abiertas varían durante la floración se compararon los momentos de la misma, en cuanto a las variables mencionadas.

La presentación floral de *Guettarda clarensis* se caracterizó siguiendo igual metodología que para las especies de su vecindario floral. A continuación, se contrastaron los tres momentos de la floración, para observar la variación de la presentación floral de *G. clarensis* durante su floración.

Análisis estadístico

En todas las comparaciones se utilizó un $\alpha = 0,05$ y pruebas de verificación de varianza de Levene para comprobar esta asunción antes de realizar pruebas estadísticas paramétricas. También se comprobó que los rangos de sesgo y curtosis estandarizados estuvieran entre -2 y 2 para verificar la distribución normal de los datos. En caso de cumplirse las asunciones para pruebas paramétricas se realizaron Análisis de Varianza de clasificación simple, modelo de efecto fijo (frecuencia de robo vs. momentos de la floración) o de clasificación doble con estructura factorial, modelo de efecto fijo (presentación floral vs. momentos de la floración, especies), con pruebas de Rangos Múltiples *a posteriori* según el procedimiento de diferencia honestamente significativa (HSD) de Tukey. Cuando no se cumplieron dichas asunciones se efectuaron Análisis de

TABLA I

Fórmulas utilizadas para calcular el área floral de cada especie del vecindario floral de *Guettarda clarensis* en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, Cuba central, entre mayo y junio de 2016

a: mitad del largo de un pétalo. b: mitad del ancho de un pétalo. e: mitad de la distancia entre los dos puntos extremos de la base del estandarte. h: altura del estandarte más la quilla en vista frontal de la flor. n: número de pétalos de cada flor. r: radio desde el punto medio del extremo de un pétalo hasta el centro de la flor. s: radio horizontal. v: radio vertical.

TABLE I

Formulas used to calculate the floral display of each specie from *Guettarda clarensis* floral neighborhood in Cerro of Pelo Malo, Villa Clara, Cuba central, between May and June 2016

a: mid length of one petal. b: mid width of one petal. e: half of the distance between the two extreme points of the base of the banner. h: height of the banner plus the keel of the flower in a frontal view. n: number of petals of each flower. r: ratio from the middle of the end point of one petal to the center of the flower. s: horizontal ratio. v: vertical ratio.

Especies	Fórmula de área	Área promedio (cm ²)
<i>Angadenia berteroi</i> (A. DC.) Miers	πr^2	5,12
<i>Bonellia brunnescens</i> (Urb.) Lepper & J. E. Gut.	πr^2	0,25
<i>Bourreria microphylla</i> Griseb.	πr^2	1,12
<i>Galactia savannarum</i> Britton	eh	0,18
<i>Guettarda roigiana</i> Borhidi & O. Muñiz	$\pi n ab$	1,56
<i>Neobracea valenzuelana</i> (A. Rich.) Urb.	πr^2	3,95
<i>Oplonia nannophylla</i> (Urb.) Stearn	$\pi n ab$	0,76
<i>Plumeria clusioides</i> Griseb.	$\pi n ab$	21,19
<i>Tabebuia lepidota</i> (Kunth) Britton	$\pi r s v$	9,02

Varianza de clasificación simple por rangos, prueba de Kruskal-Wallis y gráficos de caja y bigotes con muesca en la mediana para identificar las diferencias (presentación floral por especie vs. momentos de la floración, volumen y concentración de néctar vs. especies) (Zar 2009).

Finalmente, para determinar si existe una relación entre la frecuencia de robo en *Guettarda clarensis* y las presentaciones florales de su vecindario floral, se calculó una regresión lineal múltiple. En esta se utilizó la frecuencia de robo en *G. clarensis* como variable dependiente y las presentaciones florales de las especies del vecindario como variables independientes. Todos los análisis estadísticos se realizaron con los programas *Statgraphics Centurion XV v. 15.2.14.* y *Past v. 2.15.*

RESULTADOS

Morfología, presentación floral y producción de néctar de especies del vecindario floral

El vecindario floral de *Guettarda clarensis* en Cerro de Pelo Malo, de acuerdo al muestreo realizado, está formado por 18 especies. De las nueve especies estudiadas, cinco coincidieron florecidas con *G. clarensis* durante toda su floración, mientras que el resto coincidió solo en algún momento (Figura 1).

La mayoría de las especies que constituyen el vecindario floral de *Guettarda clarensis* presentan flores pequeñas, en las cuales los diámetros de las corolas varían entre 5,6 mm (*Bonellia brunnescens* (Urb.) Lepper & J. E. Gut.) y 25,4 mm (*Angadenia berteroi* (A. DC.) Miers), y las longitudes de las corolas entre 2,8 mm (*B. brunnescens*) y 17,2 mm (*Guettarda roigiana* Borhidi & O. Muñiz) (Figura 2). Las especies *Tabebuia lepidota* (Kunth) Britton y *Plumeria clusioides* Griseb. constituyen excepciones, puesto que presentan flores relativamente más grandes, con corolas de diámetros de 38,8 mm y 72,2 mm y longitudes de 25,3 mm y 20,8 mm, respectivamente.

Cuatro especies del vecindario floral de *Guettarda clarensis* poseen flores de color blanco (*Neobraccia valenzuelana* (A. Rich.) Urb., *Guettarda roigiana*, *Bourreria microphylla* Griseb., *Plumeria clusioides*). También se observan otros colores como son: violeta (*Oplonia nannophylla* (Urb.) Stearn., *Galactia savannarum* Britton), amarillo (*Angadenia berteroi*), rosado (*Tabebuia lepidota*) y anaranjado rojizo (*Bonellia brunnescens*) (Figura 3). La mayoría de las especies presentaron flores tubulares o campanuladas, gamopétalas y/o contortas (89 %), excepto *G. savannarum*, cuyas flores son papilionadas.

Las presentaciones florales fueron distintas entre las especies ($F = 34,47$; $p < 0,001$) pero no entre los momentos de la floración ($F = 1,48$; $p = 0,23$), cuyo resultado de

la interacción entre los factores fue $F = 0,132$ con $p = 1,0$. Como resultado de la prueba de Múltiples Rangos para el primer factor se formaron cuatro grupos homogéneos que comparten algunas especies: 1) *Plumeria clusioides*, 2) *Guettarda clarensis* y *Neobraccia valenzuelana*, 3) *N. valenzuelana* y *Tabebuia lepidota*, y 4) *T. lepidota* y el resto de las especies. Esto concuerda con los valores promedio de las presentaciones florales (Tabla II). Las mayores presentaciones florales se encontraron en las plantas de *P. clusioides* con más de 200 cm², seguidas de *G. clarensis* y *N. valenzuelana*, con valores entre 6 cm² y 47 cm². En el resto de las especies esta variable tuvo valores bajos, entre 0,5 cm² y 15 cm² (Tabla II).

Los volúmenes y concentraciones de néctar fueron diferentes significativamente entre las especies del vecindario floral (Tabla III). Para la variable volumen, todas las especies mostraron distintos valores medios, excepto *Guettarda clarensis*, *Oplonia nannophylla* y *Tabebuia lepidota* que tuvieron una producción similar entre sí. Los volúmenes de néctar producidos por las flores del vecindario de *G. clarensis* fueron muy bajos, los valores medios por especie no superaron los 0,8 µl. *G. clarensis* y *T. lepidota* presentaron la mayor producción de néctar entre las estudiadas (Tabla III), mientras que *Plumeria clusioides* y *Galactia savannarum* no produjeron néctar. En cuanto a concentración de néctar, todas las especies fueron diferentes entre sí. Predominaron los néctares relativamente concentrados, con valores entre 22 % y 36 %.

Frecuencia de robo y presentación floral

La frecuencia de robo de néctar en *Guettarda clarensis* fue muy variable entre las parcelas, durante la floración de esta especie. De manera general, la frecuencia de robo aumentó en el momento medio de la floración de *G. clarensis* y disminuyó al final (Figura 4).

Al comparar las frecuencias de robo de néctar, entre los momentos de la floración evaluados, se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas ($F = 3,98$; $p = 0,04$). Con la prueba de Rangos Múltiples se determinó que existen diferencias ($p = 0,03$) entre las frecuencias de robo del medio (a) y el final (b) de la floración. La frecuencia de robo del principio (ab) de la floración de *Guettarda clarensis* no mostró diferencias significativas con ninguno de los otros dos momentos ($p_{\text{principio-medio}} = 0,5$; $p_{\text{principio-final}} = 0,25$).

Por otro lado, también se obtuvieron diferencias en las presentaciones florales de *Guettarda clarensis* entre los momentos estudiados ($H = 12,5$; $p < 0,001$). La mayor producción de flores y presentación floral de esta especie se observaron al principio de la floración ($\bar{x} = 63$ y $\bar{y} = 47,52$ cm², respectivamente). Las presentaciones florales de los tres momentos fueron diferentes entre sí ($p_{\text{principio-medio}} = 0,02$; $p_{\text{principio-final}} = 0,01$; $p_{\text{medio-final}} = 0,01$).

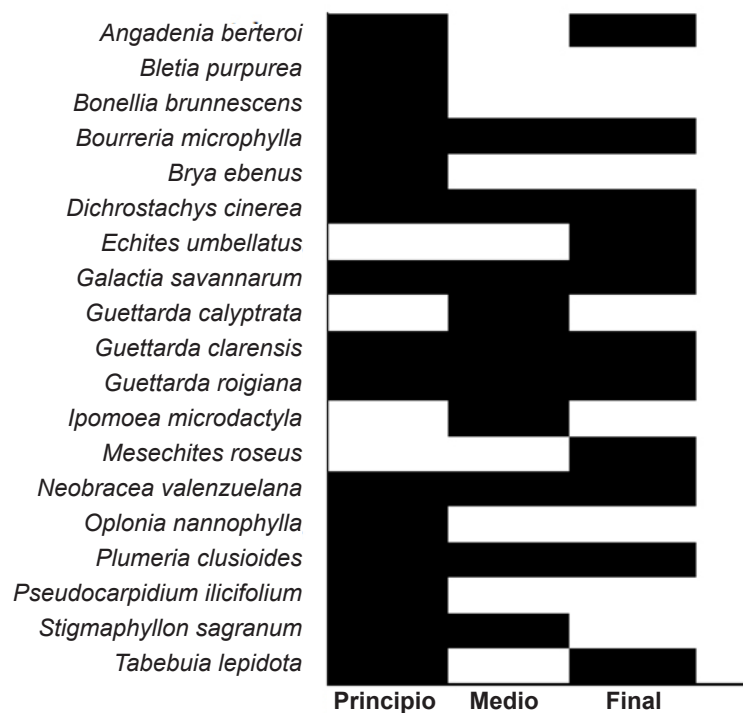


Fig. 1. Vecindario floral de *Guettarda clarensis* en los tres momentos de su floración (principio, medio y final) en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, Cuba central, 2016. ■ Floración de cada especie.

Fig. 1. Floral neighborhood of *Guettarda clarensis* in the three moments of its flowering period (beginning, medium and final) at Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, central Cuba, 2016. ■ Flowering of each species.

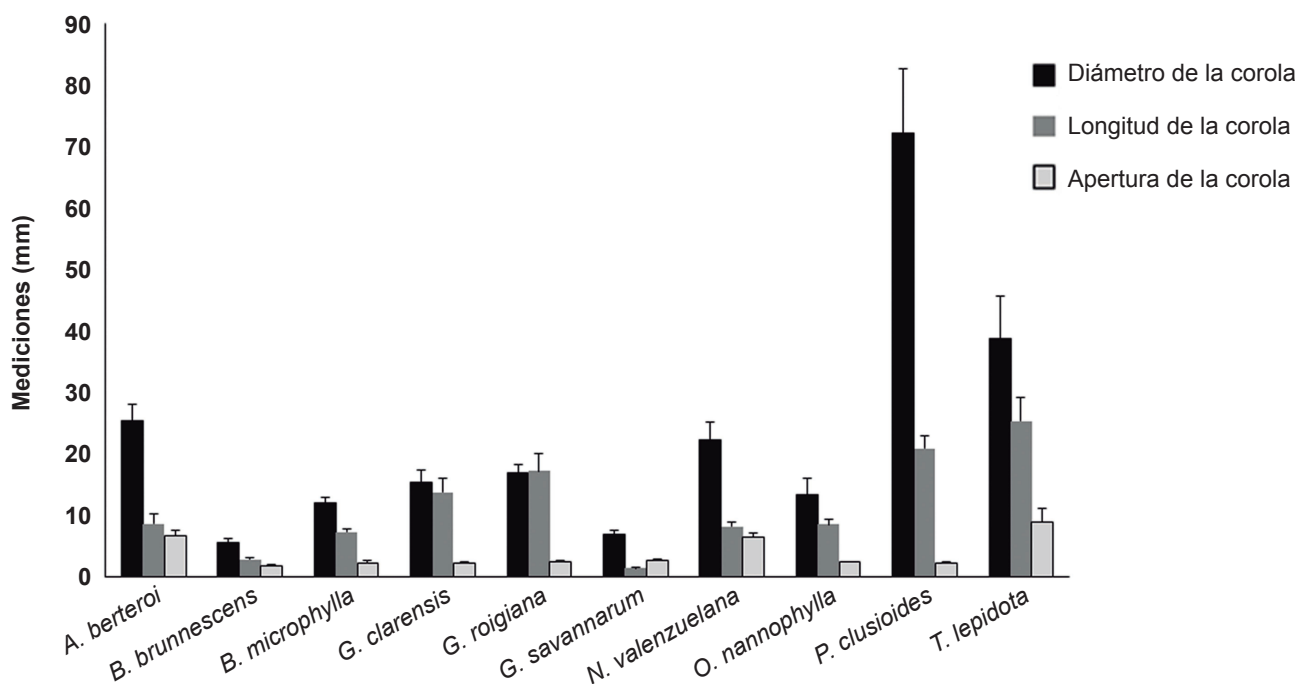


Fig. 2. Dimensiones (media \pm DE) del diámetro, longitud y apertura de la corola de las flores del vecindario de *Guettarda clarensis*, en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, Cuba central, 2016.

Fig. 2. Dimensions (mean \pm SD) of diameter, length and opening of the corolla of the flowers from *Guettarda clarensis* neighborhood, at Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, central Cuba, 2016.

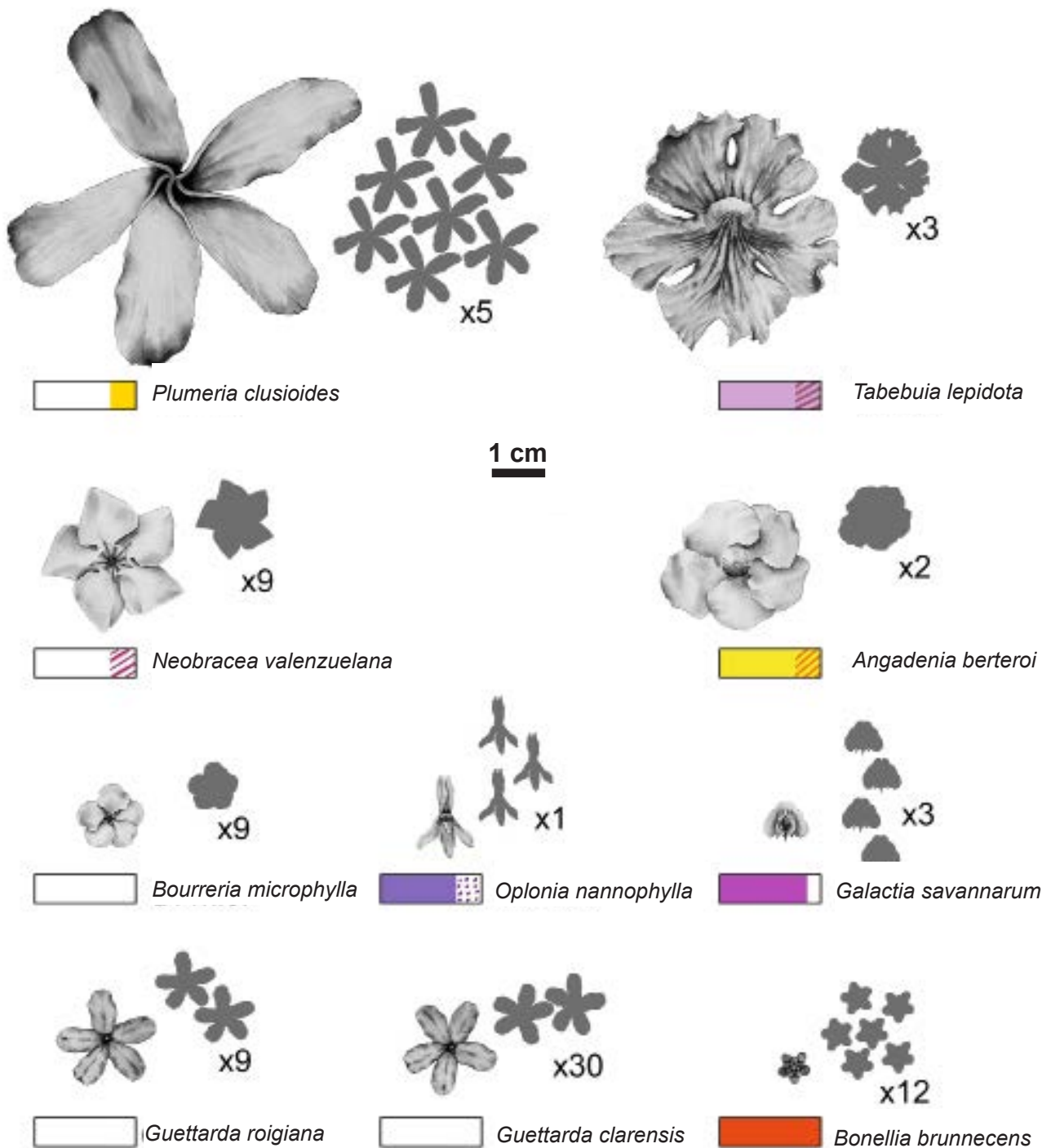


Fig. 3. Representación de las flores y las presentaciones florales del vecindario floral de *Guettarda clarensis*, en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, Cuba central, entre mayo y junio de 2016. Las siluetas de flores (en gris) representan como se agrupan frecuentemente en ramas o inflorescencias. El signo (x), seguido de un número, indica las veces que se repitió dicha agrupación, en promedio, por planta. Las barras muestran los patrones de coloración de las flores.

Fig. 3. Representation of the flowers and the floral displays from the floral neighborhood of *Guettarda clarensis*, at Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, central Cuba, between May and June 2016. The flowers silhouette (in gray) represent its more frequent grouping into inflorescences or in branches. The sign (x), followed by a number, indicates the times each group repeat per plant. The bars show the coloration patterns of the flowers.

Se encontró una relación estadísticamente significativa entre la frecuencia de robo de *Guettarda clarensis* y las presentaciones florales de su vecindario floral ($R^2 = 72,19\%$; $p = 0,04$). La frecuencia de robo de néctar en *G. clarensis* durante el tiempo de su floración estuvo relacionada de forma directamente proporcional con la presentación floral de *G. roigiana* y disminuyó con el aumento de las presentaciones florales de *Angadenia berteroi* y de *Bourreria microphylla* (Tabla IV).

DISCUSIÓN

Morfología, presentación floral y producción de néctar de especies del vecindario floral

Los distintos rasgos florales del vecindario de *Guettarda clarensis* reflejan adaptaciones típicas de ambientes xerófitos. En este caso particular y en correspondencia con Reekie & Bazzaz (2005), la cantidad de especies florecidas, el tamaño de sus flores y sus presentaciones, así como las producciones de néctar están relacionadas con las altas temperaturas, la baja humedad relativa y la escasez de agua que condicionan el estrés hídrico característico de los cuabales cubanos.

La llegada de la temporada lluviosa genera cambios en las condiciones anteriormente descritas y activa la floración en la mayoría de las plantas (Albert & López 1993). Esto explica el elevado número de especies que constituyen el vecindario floral de *Guettarda clarensis*.

Resultado similar encontró Torres-Roche (2013) en una comunidad de cuabal en Santa Clara, Cuba, entre los meses de mayo y junio. Allí, la floración osciló entre el 48 % y el 52 % de las especies y estuvo relacionada con el incremento de las precipitaciones.

Por su parte, el predominio de flores pequeñas en el vecindario floral de *Guettarda clarensis*, si bien es reflejo de los altos costos reproductivos para las especies en ambientes estresantes, también muestra la micrantia característica de la flora cubana (Borhidi 1991). Ese tamaño reducido de las flores determina las bajas presentaciones florales encontradas en la generalidad de las especies durante este estudio. Sin embargo, una elevada presentación floral también puede ser resultado de una alta producción de flores pequeñas por planta, lo cual se observó en los patrones de floración de dos de las especies dominantes.

Guettarda clarensis posee las flores más pequeñas entre las especies dominantes, pero diariamente abren cerca de 60 flores por planta. Por su parte, las plantas de *Neobrachea valenzuelana* tienen flores más grandes que las de *G. clarensis* pero solo abren entre ocho y 15 por planta cada día. Esto representa un número importante en comparación con el resto de las especies del vecindario, pero no difiere de la presentación floral de *G. clarensis*.

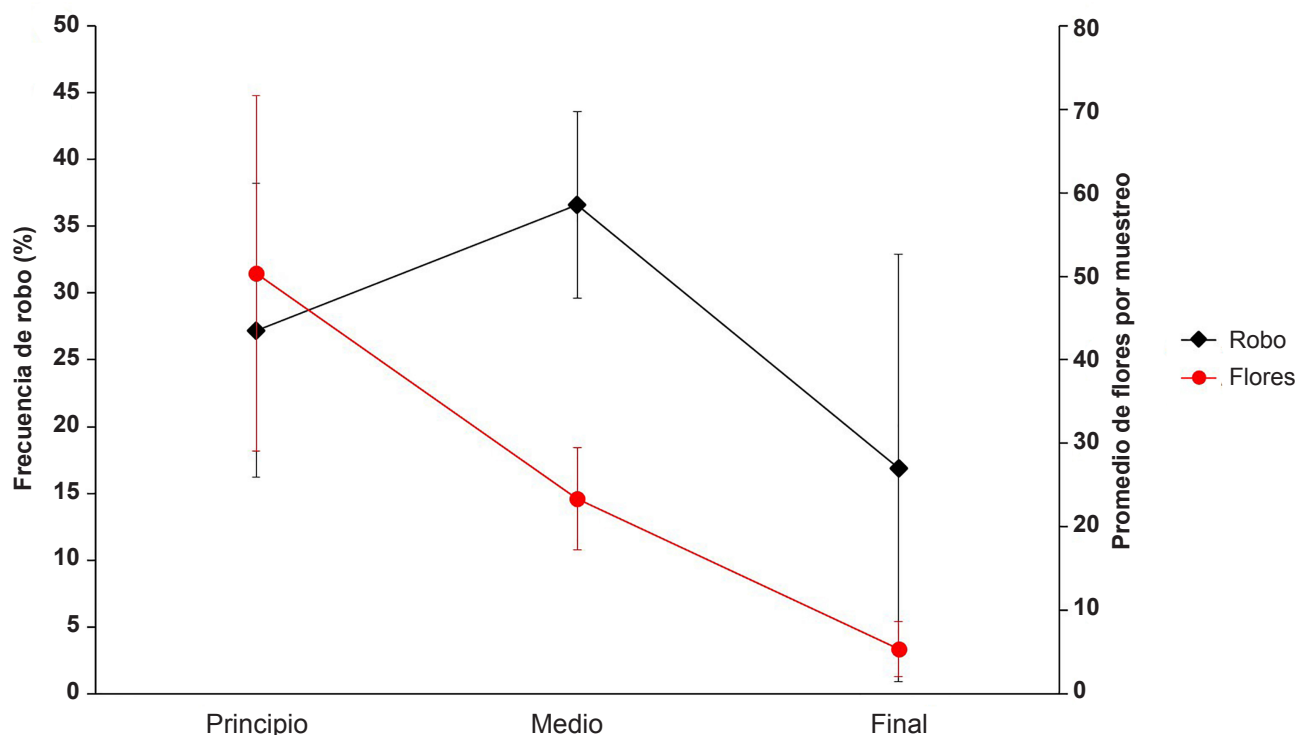


Fig. 4. Frecuencia de robo de néctar en *Guettarda clarensis* y su producción promedio de flores, durante el principio, medio y final de su floración en 2016, en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, Cuba central.

Fig. 4. Nectar robbing frequency of *Guettarda clarensis* and its mean flower production, during the beginning, medium and end of its flowering period in 2016, at Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, central Cuba.

TABLA II

Valores de la presentación floral de las especies del vecindario de *Guettarda clarensis* al principio, medio y final de su floración en 2016, en el Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, Cuba central. DE: Desviación estándar de la media. H: Estadígrafo de Kruskal-Wallis. p: significación de la prueba.

TABLE II

Values of floral display, of the species from *Guettarda clarensis* floral neighborhood at the beginning, medium and end of its flowering period in 2016, at Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, central Cuba. DE: Standard deviation of mean. H: values of Kruskal-Wallis test. p: significance of the test.

Especie	Principio (cm ²)	Medio (cm ²)	Final (cm ²)	H	p
	media ± DE	media ± DE	media ± DE		
<i>Angadenia berteroi</i>	4,35 ± 9,73	0	2,05 ± 2,8	2,04	0,36
<i>Bonellia brunnescens</i>	2,67 ± 5,96	0	0	2	0,36
<i>Bourreria microphylla</i>	1,34 ± 2,42	4,08 ± 7,92	5,03 ± 6,4	0,65	0,72
<i>Galactia savannarum</i>	0,65 ± 0,64	1,5 ± 0,6	0,29 ± 0,64	6,42	0,04
<i>Guettarda clarensis</i>	47,52 ± 14,35	20,17 ± 5,51	6,85 ± 3,06	12,5	0,00
<i>Guettarda roigiana</i>	5,69 ± 12,73	3,69 ± 8,26	2,81 ± 6,28	0,04	0,97
<i>Neobracea valenzuelana</i>	28,26 ± 24,27	8,66 ± 8,02	8,23 ± 1,33	3,94	0,14
<i>Oplonia nannophylla</i>	1,07 ± 0,99	0	0	6,9	0,03
<i>Plumeria clusioides</i>	210,84 ± 182,3	217,9 ± 179,39	253,43 ± 258,14	0,1	0,95
<i>Tabebuia lepidota</i>	15,42 ± 10,84	0	10,82 ± 16,14	5,22	0,07

TABLA III

Volumen y concentración de néctar del vecindario floral de *Guettarda clarensis*, en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, Cuba central, mayo de 2016. Para todas las especies n = 15, excepto para *Oplonia nannophylla* (n = 7). DE: Desviación estándar de la media. (*) p < 0,001.

TABLE III

Nectar volume and concentration of *Guettarda clarensis* neighborhood, at Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, central Cuba, May 2016. For all the species n = 15, except to *Oplonia nannophylla* (n = 7). DE: Standard deviation of mean. (*) p < 0,001.

Especie	Volumen (µl)	Concentración (%)
	media ± DE	media ± DE
<i>Angadenia berteroi</i>	0,26 ± 0,11	36,87 ± 2,59
<i>Bonellia brunnescens</i>	0,32 ± 0,06	27,1 ± 0,69
<i>Bourreria microphylla</i>	0,14 ± 0,06	12,83 ± 0,84
<i>Guettarda clarensis</i>	0,72 ± 0,11	19,5 ± 2,1
<i>Guettarda roigiana</i>	0,45 ± 0,07	22,07 ± 0,7
<i>Neobracea valenzuelana</i>	0,4 ± 0,16	24,57 ± 1,81
<i>Oplonia nannophylla</i>	0,68 ± 0,35	27,14 ± 5,62
<i>Tabebuia lepidota</i>	0,77 ± 0,13	29,83 ± 0,99
	H = 84,36*	H = 102,18*

TABLA IV

Valores de estimación y significación del modelo de regresión múltiple entre la frecuencia de robo de *Guettarda clarensis* y la presentación floral de las especies de su vecindario, en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, Cuba central, 2016

TABLE IV

Values of estimation and significance of the multiple regression model between the nectar robbing frequency of *Guettarda clarensis* and the floral display of the neighbor species, at Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, central Cuba, 2016

Especie	t	p
<i>Angadenia berteroi</i>	-3,95	0,01
<i>Bourreria microphylla</i>	-2,73	0,04
<i>Guettarda clarensis</i>	2,48	0,06
<i>Guettarda roigiana</i>	3,73	0,01
<i>Galactia savannarum</i>	-0,68	0,52
<i>Neobracea valenzuelana</i>	-1,60	0,17
<i>Oplonia nannophylla</i>	-1,84	0,12
<i>Plumeria clusioides</i>	-2,25	0,07
<i>Tabebuia lepidota</i>	0,82	0,45

En el caso de *Plumeria clusioides* las flores son grandes respecto a *G. clarensis*, agrupadas en inflorescencias y cerca de 60 por individuo, lo que determina que sea la especie con mayor presentación floral. Al tener presentaciones elevadas, se podría esperar que estas dos especies (*N. valenzuelana* y *P. clusioides*) influyeran en la frecuencia de robo de *G. clarensis*, porque pudieran atraer a *Xylocopa cubaecola* (Bryson & Jacquemyn 2010, Moreira & al. 2014). No obstante, en *N. valenzuelana* las flores están menos agrupadas que en *G. clarensis* y *P. clusioides* no produce néctar. Por ello no afectan la frecuencia de robo de *G. clarensis*, ya que los insectos roban generalmente en plantas con flores más agrupadas (Rojas-Nossa & al. 2016a) y aprenden a reconocer las flores sin recompensa (Goulson & al. 2013).

Por otro lado, la producción de néctar como recompensa juega un papel importante en la atracción de los robadores por parte de las especies del vecindario floral. Los bajos volúmenes de néctar hallados están muy influenciados por el ambiente en que se encuentran estas plantas, ya sea por las condiciones climáticas (Jakobsen & Kristjansson 1994, O'Brien & al. 1996, Wyatt & al. 1992), o como adaptación a los polinizadores que allí predominan (Opler 1983). Por su parte, la primacía de néctares relativamente concentrados en estas plantas puede depender además, de características fisiológicas intrínsecas de cada una. Estos néctares concentrados atraen a los insectos robadores como *Xylocopa* (Irwin & Brody 2000, Nicolson 1998) debido a su alta composición de sacáridos fáciles de digerir para polinizadores como este. La selección por estos robadores en algunos casos no solo depende de la concentración del néctar, sino de otras características florales como la cantidad de recompensa, y la forma y color de las flores (Faegri & van der Pijl 1966).

La prevalencia de corolas tubulares en el vecindario conduce a ciertos grupos de visitantes florales a robar el néctar puesto que les restringe al acceso a través de la apertura natural de la flor (Inouye 1983). Es por ello que en trabajos previos se registra con mucha frecuencia la selección de este tipo de flores por parte de los robadores (Castro & al. 2008, 2009, Navarro & Medel 2009, Rojas-Nossa & al. 2016a). Esto podría ratificar la diversidad de especies halladas con evidencias de robo en el vecindario en el área de estudio: *Oplonia nannophylla*, *Angadenia berteroi*, *Neobrachea valenzuelana* y *Guettarda roigiana*.

Según los resultados obtenidos, *Guettarda clarensis* podría ser una especie "clave" dentro de su vecindario floral en esta localidad, ya que tiene elevada presentación floral y producción de néctar en comparación con el resto de las especies que florecen junto a ella. Estas características le permiten compensar su incapacidad

de resintetizar néctar y su sistema de incompatibilidad heteromórfico (Martínez-Pérez 2013), así como reducir el impacto negativo de los robadores de néctar. A la vez dichos rasgos florales pueden hacer que atraiga numerosos visitantes florales, lo que facilita la polinización y el robo de néctar no solo de sus flores sino también de otras especies florecidas con igual síndrome de polinización (Faegri & van der Pijl 1966).

Frecuencia de robo y relación con las particularidades del vecindario floral

La disponibilidad de flores de cada especie y la selección de las presentaciones florales por los robadores hacen que varíe la frecuencia con que visitan las plantas (Rojas-Nossa 2013). En este estudio, *Guettarda clarensis* fue la especie dominante del vecindario floral al principio y en el medio de su floración. Al final, disminuyó su presentación y resaltó las de otras especies como *Bourreria microphylla* y *Neobrachea valenzuelana*. Ello explica la variación en su frecuencia de robo, lo cual confirma que los robadores prefieren las plantas con mayor presentación floral quizás porque detectan más fácilmente las flores y utilizan menos tiempo para moverse entre ellas, tal como se encontró en las especies *Cirsium purpuratum* (Maxim.) Matsum (Ohashi & Yahara 1998), *Symphytum officinale* L. (Goulson & al. 1998) y *Cyclopogon elatus* (Sw.) Schltr. (Benítez-Vieyra & al. 2006).

Aun cuando *Guettarda clarensis* fue la especie predominante en el área de estudio, su frecuencia de robo estuvo influenciada por la presentación floral de otras especies como *G. roigiana*, *Bourreria microphylla* y *Angadenia berteroi*. La relación directamente proporcional entre la frecuencia de robo y la presentación floral de *G. roigiana* puede ser resultado de la similitud, entre estas dos especies, en el color blanco, y en la forma y disposición de las flores en la planta. También se caracterizan por un síndrome de polinización nocturna lo que corrobora los criterios de Faegri & van der Pijl (1966). Además, sus poblaciones cohabitan en el área de estudio y sus floraciones se solapan, por lo que es probable que el robador visite sus flores indistintamente. Una posible confirmación de esta suposición es el hallazgo de robo de néctar en las flores de *G. roigiana* (Martínez-Pérez & Faife-Cabrera 2018).

Contrario a lo que sucede con *Guettarda roigiana*, la frecuencia de robo de *G. clarensis* disminuye durante su floración en relación con el aumento de la presentación floral de *Bourreria microphylla* y *Angadenia berteroi*. Esta disminución puede deberse a una producción de flores por planta cada vez menor en la especie. Esto provoca una reducción de su presentación floral mientras que las de *A. berteroi* y *B. microphylla* se mantienen relativamente constantes en el tiempo, por lo que la atracción de los robadores puede ser mayor

hacia estas especies. Hegland (2014) planteó que al existir flores de distintas especies, y no destacarse una en particular, los polinizadores visitan varias especies, disminuyendo así las posibles visitas a una especie determinada.

Dado que el robo de néctar tiene efectos negativos para la reproducción sexual de *Guettarda clarensis* y que se incrementa su frecuencia durante su pico de floración, dicho fenómeno provoca que menos flores produzcan frutos. La disminución de la producción de frutos limita la formación de nuevos individuos y puede conllevar a la reducción de la variabilidad genética en la población, con los esperables efectos de la endogamia en las plantas. A ello se suma la existencia de un sistema de incompatibilidad heteromórfico en esta especie heterostila. Por tanto, el efecto negativo del robo de néctar en casi el 50% de las flores y la dependencia de la fertilización con polen proveniente de individuos de otro morfo en el resto de las mismas, pueden constituir amenazas graves para la conservación de la especie. Además, con tales efectos, esta interacción podría contribuir al control de los tamaños poblacionales de la especie en esta vegetación.

CONCLUSIONES

El vecindario floral de *Guettarda clarensis* puede afectar el robo de néctar en esta especie a través de algunas características florales. Los tamaños de las flores, las presentaciones florales y las producciones de néctar encontrados definen el predominio de las flores de *G. clarensis* en su vecindario y la particular incidencia de *Guettarda roigiana*, *Angadenia berteroi* y *Bouyeria microphylla* sobre su frecuencia de robo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Albert, D. & López, L. 1993. Observaciones fenológicas en árboles tropicales. Consideraciones metodológicas. *Fontqueria* 36: 257-263.

Ashman, T. L. & Schoen, D. J. 1997. The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: An experimental investigation. *Evol. Ecol.* 11: 289-300.

Benítez-Vieyra S., Medina, A. M., Glinos, E & Cocucci, A. A. 2006. Pollinator-mediated selection on floral traits and size of floral display in *Cyclopogon elatus*, a sweat bee-pollinated orchid. *Funct. Ecol.* 20: 948-957.

Borhidi, A. 1991. Phytogeography and Vegetation Ecology of Cuba. Akadémiai Kiadó. Budapest, Hungría. 938.

Brys, R. & Jacquemyn, H. 2010. Floral display size and spatial distribution of potential mates affect pollen deposition and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (*Boraginaceae*). *Pl. Biol.* 12: 597-603.

Capote, R. P. & Berazaín, R. 1984. Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 5(2): 27-75.

Castro, S., Silveira, P. & Navarro, L. 2008. Consequences of nectar robbing for the fitness of a threatened plant species. *Pl. Ecol.* 199: 201-208.

Castro, S., Silveira, P. & Navarro, L. 2009. Floral traits variation, legitimate pollination, and nectar robbing in *Polygala vayredae* (*Polygalaceae*). *Ecol. Res.* 24: 47-55.

Faegri, K. & van der Pijl, L. 1966. The principles of pollination ecology. Pergamon Press Ltd. Oxford, Reino Unido. 248.

Goulson, D., Stout, J. C., Hawson, S.A. & Allen, J. A. 1998. Floral display size in comfrey, *Symphytum officinale* L. (*Boraginaceae*): relationships with visitation by three bumblebee species and subsequent seed set. *Oecologia* 113: 502-508.

Goulson, D., Park, K. J., Tinsley, M. C., Bussière, L. F. & Vallejo-Marín, M. 2013. Social learning drives handedness in nectar-robbing bumblebees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67: 1141-1150.

Hegland, S. J. 2014. Floral neighborhood effects on pollination success in red clover are scale-dependent. *Funct. Ecol.* 28 (3): 561-568.

Herrera, C. M. 2005. Flower size variation in *Rosmarinus officinalis*: individuals, populations and habitats. *Ann. Bot.* 95: 431-437.

Inouye, D. W. 1983. The ecology of nectar robbing. En: Bentley, B. & Elias, T.S. (eds.) The biology of nectaries. Columbia University Press. Nueva York, EE.UU.

Irwin, R. E. & Brody, A. K. 2000. Consequences of nectar robbing for realized male function in a hummingbird-pollinated plant. *Ecology* (81) 9: 2637-2643.

Jakobsen, H. B. & Kristjansson, K. 1994. Influence of temperature and floret age on nectar secretion in *Trifolium repens* L. *Ann. Bot.* 74: 327-334.

Kearns, C. A. & Inouye, D. W. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado. Colorado, USA.

Maloof, J. E. & Inouye, D. W. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* (81) 10: 2651-2661.

Martínez-Pérez, L. 2013. Fenología reproductiva y efecto del robo de néctar en el éxito reproductivo de *Guettarda clarensis*, en Santa Clara, Villa Clara, Cuba. Tesis de Diploma. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas.

Martínez-Pérez, L. & Faife-Cabrera, M. 2018. Robo de néctar en especies de los cuabales de Santa Clara, Cuba central. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 39: 83-85.

Maruyama, P. K., Vizentin-Bugoni, J., Dalsgaard, B., Sazima, I. & Sazima, M. 2015. Nectar robbery by a hermit hummingbird: association to floral phenotype and its influence on flowers and network structure. *Oecologia* 177: 1-11.

Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Linhart, Y. B. & Mooney, K. A. 2014. Masting promotes individual-and population-level reproduction by increasing pollination efficiency. *Ecology* 95: 801-807.

Navarro, L. 2000. Pollination ecology of *Anthyllis vulneraria* subsp. *vulgaris* (*Fabaceae*): Nectar robbers as pollinators. *Amer. J. Bot.* (87) 7: 980-985.

Navarro, L. & Medel, R. 2009. Relationship between floral tube length and nectar robbing in *Duranta erecta* L. (Verbenaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 96: 92-398.

Nicolson, S. W. 1998. The importance of osmosis in nectar secretion and its consumption by insects. *Amer. Zool.* 38: 418-425.

O'Brien, S. P., Loveys, B. R. & Grant, W. J. R. 1996. Ultrastructure and function of floral nectaries of *Chamelaucium uncinatum* (Myrtaceae). *Ann. Bot.* 78: 189-196.

Ohashi, K. & Yahara, T. 1998. Effects of variation in flower number on pollinator visits in *Cirsium purpuratum* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 85: 219-224.

Opler, P. A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. En: Bentley, B. & Elias, T. S. (eds.) *The biology of nectaries*. Columbia University Press. Nueva York, EE.UU.

Reekie, E. G. & Bazzaz, F. A. (eds.) 2005. *Reproductive allocation in plants*. Elsevier Academic Press. California, USA.

Rojas-Nossa, S. V. 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.

Rojas-Nossa, S. V. 2013. Asociación entre el robo de néctar y las características florales en una comunidad montana de los Andes colombianos. *Ecosistemas* 22: 107-112.

Rojas-Nossa, S. V., Sánchez, J. M. & Navarro, L. 2016a. Nectar robbing: a common phenomenon mainly determined by accessibility constraints, nectar volume and density of energy rewards. *Oikos* 125: 1044-1055.

Rojas-Nossa, S. V., Sánchez, J. M. & Navarro, L. 2016b. Effects of nectar robbing on male and female reproductive success of a pollinator-dependent plant. *Ann. Bot.* 117: 291-297.

Roubik, D. W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press. New York, USA.

Torres-Roche, E. M. 2013. Redes ecológicas en el análisis de la fenología reproductiva de una comunidad vegetal. Tesis de Diploma. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas.

Urcelay, C., Morales, C. L. & Chalcoff, V. R. 2006. Relationship between corolla length and floral larceny in the South American hummingbird-pollinated *Campsidium valdivianum* (Bignoniaceae). *Ann. Bot. Fenn.* (43) 3: 205-211.

Wyatt, R., Broyles, S. B. & Derda, G. S. 1992. Environmental influences on nectar production in milkweeds (*Asclepias syriaca* and *A. exaltata*). *Amer. J. Bot.* 79: 636-642.

Yan-Wen, Z., Qian, Y., Ji-Min, Z. & You-Hao, G. 2009. Differential effects of nectar robbing by the same bumblebee species on three sympatric *Corydalis* species with varied mating systems. *Ann. Bot.* 104: 33-39.

Ye, Z. M., Jin, X. F., Wang, Q. F., Yang, C. F. & Inouye, D. W. 2017. Nectar replenishment maintains the neutral effects of nectar robbing on female reproductive success of *Salvia przewalskii* (Lamiaceae), a plant pollinated and robbed by bumblebees. *Ann. Bot.* 119: 1053-1059.

Zar, J. H. 2009. *Biostatistical Analysis* 5th Edition. Pearson Prentice Hall. Nueva Jersey, EE. UU. 944.