

***Besleria longimucronata* (Gesneriaceae) y sus ladrones de néctar: ¿cuáles son las consecuencias sobre el éxito reproductivo en esta supuesta interacción negativa?**

RUBEM SAMUEL DE AVILA JR. ✉

1. Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, Brasil. Instituto de Ciências Exatas e Biológicas, Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, MG., Brasil

RESUMEN. Las interacciones antagonistas suelen ser clasificadas como negativas para el éxito reproductivo de los individuos. Entre estas interacciones, el comportamiento de pillaje de néctar floral por distintos grupos animales es una de las más frecuentes en las angiospermas. Los antagonismos constituyen importantes fuerzas selectivas de las características florales, del tipo y cantidad de recurso ofrecido, y del período de floración. Por esta razón es necesario analizar las distintas etapas reproductivas de las plantas considerando el posible efecto negativo de los pilladores de néctar, y así comprender mejor su impacto sobre el éxito reproductivo. Las flores de *Besleria longimucronata* presentaron una gran tasa de pillaje en observaciones efectuadas en 2005. El efecto del pillaje del néctar floral sobre el éxito reproductivo fue evaluado a través de la comparación de las tasas de fructificación en flores pilladas y no pilladas en los mismos individuos. Cada flor produjo una gran cantidad de néctar y los pilladores no disminuyeron significativamente la cantidad de recurso ofrecido a los polinizadores efectivos. La producción de frutos no cambió de manera significativa entre flores pilladas y no pilladas, lo que sugiere un efecto neutro de esta interacción antagonista.

[Palabras clave: fitness, polinización, fructificación, antagonismo, pillaje de néctar]

ABSTRACT. *Besleria longimucronata* (Gesneriaceae) and its nectar robbers: what are the effects of this supposed negative interaction on reproductive success?: Antagonistic interactions are intuitively classified as negative for the reproductive success of individuals. Among these, the behavior of robbed floral nectar by different groups of animals is one of the most frequent and common in angiosperms. This kind of interaction could be an important selective force in the evolution of floral traits, type and amount of resources available and flowering period. So, there is a need to analyze in detail the various stages of reproductive plants considering the possible negative impact of nectar robbers and better understand and quantify their impact on fitness. The flowers of *Besleria longimucronata* showed a great rate of robbed flowers in preliminary observations made in 2005. The potential effects on the reproductive success of the nectar robbery were evaluated by fruit set in both treatments (robbed flowers and no robbed flowers) for each 31 individuals (blocks with 5 flowers for each treatment). Each flower produces a large amount of nectar and the robbers not seem to decrease the amount of resource available to effective pollinators. Fruit production did not change significantly between robbed-flowers and not robbed-flowers, which can be interpreted as a neutral effect of this antagonist interaction.

[Keywords: fitness, polinization, fructification, antagonism, robbery of floral nectar]

✉ Instituto de Ciências Exatas e Biológicas, Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, MG., Brasil, CEP 35400-000. rubemavila@yahoo.com.br.

Recibido: 18 de agosto de 2009; Fin de arbitraje: 14 de febrero de 2010; Revisión recibida: 2 de abril de 2010; Aceptado: 19 de junio de 2010

INTRODUCCIÓN

El pillaje o robo de néctar floral es un comportamiento observado en distintos grupos animales (aves, abejas, hormigas y ácaros), que aun podrían actuar como polinizadores eventuales dependiendo del modo en el que llevan a cabo el robo del recurso (Inouye 1983; Proctor et al. 1996; Lara & Ornelas 2001). Por lo general, muchos pilladores de néctar, en lugar de introducirse dentro de la corola, perforan su base y extraen el néctar. De esta manera no toman contacto con el polen y, por lo tanto, no actúan como polinizadores. Así, las flores más especializadas con corolas gamopétalas con un largo tubo o una gruesa pared limitarían los efectos del robo del néctar (Roubik 1982; Newman & Thomson 2005). El robo del néctar es una interacción ampliamente distribuida que está presente en una gran parte de las especies vegetales con corolas tubulares (Irwin & Maloof 2002).

Los efectos del robo del néctar sobre el éxito reproductivo de las plantas son clasificados como negativos. Desde las predicciones pioneras de C. Darwin (1872) se atribuye a estas interacciones un efecto negativo (Roubik et al. 1985; Irwin & Brody 1998; Irwin 2000). Algunos estudios han apuntado a una disminución significativa en la cantidad de recursos disponibles para los polinizadores, con los consecuentes efectos negativos sobre el éxito reproductivo de las plantas (Paciorek et al. 1995; Lara & Ornelas 2001). Sin embargo, varios estudios han encontrado efectos neutros (o incluso positivos) sobre el éxito reproductivo de algunas especies (Maloof & Inouye 2000).

Besleria longimucronata Hoehne presenta características florales de ornitofilia (San Martín-Gajardo & Freitas 1989) con individuos ubicados en largos manchones en sotobosque y un pillaje de néctar intenso de sus flores. En esta especie se ha observado una gran actividad de individuos de *Trigona spinipes* (Hymenoptera, Apidae), predominantemente por las mañanas. Estos himenópteros perforan la base de la corola para recoger el néctar sin tocar los verticilos reproductivos de las flores. Cerca de 70% de las flores presentaron

señales de pillaje en el período de estudio (observación personal). El objetivo de este trabajo fue verificar si el pillaje del néctar floral por *Trigona spinipes* tiene algún efecto sobre el éxito reproductivo, evaluado como tasa de fructificación y peso de los frutos, en individuos de *Besleria longimucronata*.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio fue realizado en un área de Bosque Atlántico en el sudeste de Brasil, Municipalidad de Ubatuba, Provincia de São Paulo, durante septiembre y octubre de 2005. El área se caracteriza por la densa vegetación perenne y una débil estacionalidad de los parámetros climáticos [sólo se registra una pequeña disminución en los valores medios de temperatura y precipitación entre mayo y agosto (Morellato et al. 2000)].

Besleria longimucronata (Gesneriaceae) es una especie herbácea, autocompatible, protándrica y polinizada por picaflores. Por lo general, en Ubatuba aparece en grandes parches ubicados en las formaciones submontanas del bosque (San Martín-Gajardo & Freitas 1999).

Se muestrearon flores de 31 individuos de *B. longimucronata*, con el fin de (1) evaluar su patrón diario de producción de néctar, y (2) evaluar el impacto del pillaje sobre la producción y calidad del néctar, la proporción y el peso de los frutos producidos. Para evaluar el patrón de producción de néctar se tomaron flores que fueron aisladas desde pimpollos y no presentaron marcas de pillaje. En cuatro momentos distintos del primer día de vida de las flores (a las 7AM, 10AM, 3PM y 6PM) se midió el néctar producido en grupos de flores asignadas de manera aleatoria a cada uno de los horarios, de modo de realizar una única recolección de néctar por flor. Las mediciones de volumen y concentración de néctar se realizaron por medio de microjeringas de 50 µL y un refractómetro manual (0-32%, Atago®), respectivamente. Además, en los mismos horarios se evaluó el néctar disponible en flores tomadas al azar que no habían sido aisladas. Estas flores podían haber sido o no pilladas y presentaban entre

1 y 4 días de edad.

El posible efecto del robo del néctar floral sobre el éxito reproductivo individual fue verificado en 5 flores pilladas y 5 flores no pilladas elegidas al azar de cada uno de los 31 individuos. La tasa reproductiva se estimó como la proporción de frutos maduros de las 5 flores muestreadas para cada tratamiento por individuo. Por último, en cada tratamiento se evaluó el peso seco de los frutos.

El patrón diario de secreción del néctar (volumen, concentración y mg de azúcar) fue analizado por medio de la prueba de Kruskal-Wallis. El impacto del robo de néctar sobre la proporción de frutos producidos se evaluó a través de la prueba de Wilcoxon (z) (Legendre & Legendre 1998). El impacto del pillaje sobre el peso seco de los frutos se evaluó por medio de la prueba de Mann-Whitney. La significancia de las pruebas estadísticas fue $P < 0.05$.

RESULTADOS

La actividad de las abejas estuvo concentrada en las mañanas. Sólo la especie *Trigona spinipes* fue encontrada perforando la base de la corola y cáliz de las flores. Muchos individuos se concentraban en la misma flor y unos pocos entraban por la parte superior de la corola, de modo que sólo en ocasiones pudieron actuar como polinizadores. Fueron observados

nidos de estas abejas en el suelo cerca de los individuos de *B. longimucronata*.

Las flores abren por la mañana entre las 7AM y las 10AM, con muy poco néctar secretado y con muchas flores aún sin néctar disponible (Tabla 1). El mayor volumen de néctar se produjo por la tarde, y fue significativamente mayor que los medidos por la mañana (Kruskall-Wallis, $H=16.7$, $gl=3$, $P < 0.001$) (Tabla 1). La concentración de néctar mostró un patrón similar, con valores significativamente superiores durante la tarde (Kruskall-Wallis, $H=14.36$, $gl=3$, $P < 0.01$). La cantidad de azúcar en el néctar secretado también mostró los mayores valores durante la tarde ($H=10.48$, $gl=3$, $P < 0.02$) (Tabla 1).

La cantidad de néctar disponible para los polinizadores en las flores que no habían sido aisladas no fue significativamente distinta que la de las flores aisladas y evaluadas durante su primer día de vida ($H=3.83$, $gl=3$, $P=0.28$). Estas flores, a diferencia de las aisladas, presentaron mayor volumen de néctar ($H=14.36$, $gl=3$, $P < 0.01$) y mayor cantidad de azúcar disponible ($H=9.45$, $P=0.024$) por la mañana que por la tarde (Tabla 1).

El pillaje del néctar no afectó la tasa reproductiva de las flores (0.23 ± 0.21 y 0.26 ± 0.23 frutos/flor para flores pilladas y no pilladas, respectivamente) ($z=-10.6$, $P > 0.95$) (Figura 1) y tampoco afectó el peso seco de los frutos (0.87 ± 0.12 g y 0.79 ± 0.19 g en

Tabla 1. Valores (promedio \pm desviación estándar) de la producción y de la disponibilidad del néctar ("nectar standing crop"), en distintos momentos del día, en flores de *Besleria longimucronata*. Los números arriba de los valores indican diferencias estadísticas significativas.

Table 1. Production and nectar available (standing crop) values at different times of day in *Besleria longimucronata* flowers. The numbers above of the values indicate significant statistics differences

Atributos		7AM	10AM	3PM	6PM
Producción de néctar	volumen	1.44 \pm 2.87 ¹	1.67 \pm 0.8 ¹	6.08 \pm 6.96 ²	9.78 \pm 5.58 ²
	conc. (%)	9.93 \pm 5.14 ¹	7.67 \pm 4.62 ¹	17.38 \pm 6.25 ²	19.87 \pm 4.3 ²
	mg azúcar	0.43 \pm 0.79 ¹	0.14 \pm 0.12 ¹	1.62 \pm 1.8 ²	2.11 \pm 1.33 ²
Néctar disponible	volumen	4.87 \pm 8.82	4.53 \pm 5.12	0.88 \pm 0.66	1.64 \pm 1.60
	conc. (%)	15.7 \pm 7.3	18.24 \pm 3.1	12.41 \pm 5.99	13.73 \pm 4.03
	mg azúcar	1.24 \pm 2.47 ¹	1.14 \pm 1.14 ¹	0.12 \pm 0.1 ²	0.3 \pm 0.23 ²

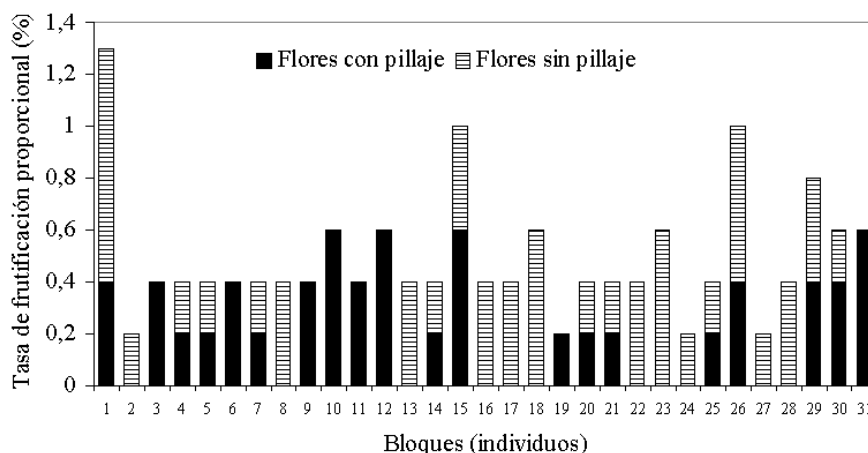


Figura 1. Tasa reproductiva (frutos/flores en %) para cada uno de los 31 individuos (bloques) acompañados para flores pilladas y para las flores no pilladas.

Figure 1. Reproductive rate (fruits/flowers in %) for each of 31 individuals (blocks) used in the both treatments (robbed flowers and no-robbed flowers).

flores pilladas y no pilladas, respectivamente ($U=283$, $P=0.82$).

DISCUSIÓN

La actividad de pillaje del néctar en flores de *B. longimucronata* fue observada en un estudio previo en la misma población (San-Martin Gajardo & Freitas 1999). En años siguientes al presente estudio (2006 y 2007) no fue constatada una actividad pilladora de abejas de tanta magnitud (observación personal) cómo la cuantificada en 2005, lo que podría indicar variaciones temporales de las interacciones antagonistas (Irwin & Maloof 2002).

En la revisión hecha por Maloof & Inouye (2000), las abejas del género *Trigona* estuvieron asociadas a efectos negativos en el éxito reproductivo en las especies estudiadas hasta ese momento en la literatura. Los resultados encontrados en el presente estudio muestran un efecto neutro del pillaje por *Trigona spinipes*, sin efectos marcados sobre el éxito reproductivo en los individuos de *B. longimucronata*. En este caso, las interacciones negativas o antagonistas (como las de los pilladores del néctar) pueden no ser presiones selectivas demasiado fuertes para los individuos de *B. longimucronata*.

Aunque los datos de la producción de néctar son solo del primer día de vida de la flor, hay mayores valores de todas las variables medidas durante la tarde, cuando la actividad de pillaje es más pequeña o nula. Así, por lo menos durante el primer día de vida de la flor, las pérdidas en la producción de néctar por el pillaje podrían ser pequeñas. Sin embargo, dado que estos datos corresponden a un único día de producción, para una mejor comprensión deberían de ser evaluados a lo largo de toda la vida de las flores.

La distribución del néctar disponible está relacionado a los patrones de producción y factores ambientales cómo actividad de forrajeo de los polinizadores, efectos de los animales pilladores de néctar (Inouye 1980; Irwin 2000) o incluso las pérdidas por evaporación. La cantidad de néctar disponible no parece indicar una disminución significativa de los recursos de los picaflores polinizadores en el área de estudio. Sus valores en los horarios de la mañana son próximos a los valores secretados al final de la tarde, lo que indicaría una disminución poco considerable del néctar debido al pillaje. La cantidad de néctar disponible estaría adecuada a la manutención de los picaflores y, en consecuencia, la polinización no sería tan afectada. Además, *B. longimucronata* constituye

una de las pocas fuentes de alimento para los picaflores en la época de su floración, como indica Buzato (1995), lo que puede ser otro de los factores que actúen en la manutención de las tasas de visitas y del consecuente éxito reproductivo femenino.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a M. Pinheiro por los auxilios en el trabajo de campo, L. Freitas y L. Galetto por la lectura crítica del manuscrito, P. Feisinger por las discusiones estadísticas y S. Obando por las correcciones del español. Este trabajo fue financiado por la FAPESP (Proc. 05/01354-4 y 04/14354-0) y es parte del proyecto Biota/Gradiente Funcional.

BIBLIOGRAFÍA

- BUZATO, S. 1995. *Estudo comparativo de ores polinizadas por beija-flores em três comunidades da Mata Atlântica no sudeste brasileiro*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- DARWIN, C. 1972. The effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom. Murray, London, UK.
- INOUE, DW. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology*, **61**:1251-1253.
- INOUE, DW. 1983. The ecology of nectar robbing. En: Bentley, B y T Elias (eds.). *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York, New York, USA.
- IRWIN, RE & AK BRODY. 1998. Nectar-robbing in *Ipomopsis aggregata*: effects on pollinator behavior and plant fitness. *Oecologia*, **116**:519-527.
- IRWIN, RE. 2000. Hummingbird avoidance of nectar-robbled plants: spatial location or visual cues. *Oikos*, **91**:499-506.
- IRWIN, RE; AK BRODY & NM WASER. 2001. The impact of floral larceny on individuals, populations, and communities. *Oecologia*, **129**:161-168.
- IRWIN, RE & JE MALOOF. 2002. Variation in nectar robbing over time, space and species. *Oecologia*, **133**:525-533.
- IRWIN, RE; LS ADLER & AK BRODY. 2004. The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defense. *Ecology*, **85**(6):1503-1511.
- LARA, C & JF ORNELAS. 2001. Effects of nectar theft by flower mites on hummingbird behavior and the reproductive success of their host plant, *Moussonia deppeana* (Gesneriaceae). *Oikos*, **96**:470-480.
- LEGENDRE, P & L LEGENDRE. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science, Amsterdam.
- MALOOF, JE & DW INOUE. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology*, **81**(10):2652-2661.
- MORELLATO, LPC; DC TALORA; A TAKAHASHI; CC BENCKE; EC ROMERA; ET AL. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica*, **32**(4b):811-823.
- NEWMAN, DA & JD THOMSON. 2005. Effects of nectar robbing on dynamics and bumblebee foraging strategies in *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae). *Oikos*, **110**:309-320.
- PACIOREK, CB; B MOYER; R LEVIN & S HALPERN. 1995. Pollen consumption by the hummingbird flower mite *Proctolaelaps kirmsei* and possible fitness effects on *Hamelia patens*. *Biotropica*, **27**:258-262.
- PIKE, GH. 1981. Optimal nectar production in a hummingbird plant. *Theoretical Population Biology*, **20**:326-343.
- PROCTOR, M; P YEO & A LACK. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press.
- ROUBIK, DW. 1982. The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. *Ecology*, **63**:354-360.
- ROUBIK, DW; NM HOLBROOK & GV PARRA. 1985. Roles of nectar robbers in the reproduction of the tropical treelet *Quassia amara* (Simaroubaceae). *Oecologia*, **66**:161-167.
- SAN MARTIN-GAJARDO, I & L FREITAS. 1999. Hummingbird pollination in *Besleria longimucronata* Hoehne (Gesneriaceae) in Southeastern Brazil. *Biociências*, **7**(2):13-24.