

Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Centro de Estudios Jardín Botánico de Villa Clara



Tesis en opción al Título Académico de Máster en Conservación de la Biodiversidad
Mención Flora y Vegetación

**Relación del vecindario floral con la frecuencia de robo de néctar en
Guettarda clarensis (Rubiaceae)**

Autor: Lillian Martínez Pérez

Tutor: Dr. C. Michel Faife Cabrera

Santa Clara, 2017

Resumen

El robo de néctar ocurre cuando algunos visitantes forales rompen la corola de las flores para tomar esa recompensa. Tiene posibles implicaciones evolutivas y ecológicas que dependen de su frecuencia, la cual puede ser afectada por características del vecindario floral. *Guettarda clarensis* es una especie endémica de los cuabales de Cuba central en la que el robo disminuye la fructificación. Este trabajo tuvo como objetivo analizar elementos de la biología floral de su vecindario que pueden influenciar su frecuencia de robo e inciden en su conservación. Para ello se determinó el vecindario floral en parcelas circulares en el cerro de Pelo Malo en Villa Clara. Se calculó la presentación floral con el diámetro, la longitud y la apertura de la corola de 50 flores, 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 flores pequeñas, presentaciones florales bajas y producción de néctar menor de 8 μ l, lo cual 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*.

Índice

I. Introducción.....	1
II. Revisión bibliográfica	4
2.1 Vecindario floral.....	4
2.2 Características morfológicas y funcionales de las flores. Influencia en la polinización.....	5
2.2.1 Características morfológicas	5
2.2.2 Características funcionales: producción de néctar	8
2.3 Robo de néctar	10
2.3.1 Robo de néctar y selección de caracteres florales.....	11
2.3.2 Efectos del robo de néctar.....	11
2.3.3 Frecuencia de robo	13
2.4 <i>Guettarda clarensis</i> : características botánicas, distribución geográfica, ecología y estado de conservación.	14
III. Materiales y Métodos	17
3.1 Área de estudio	17
3.2 Vecindario floral de <i>G. clarensis</i>	18
3.2.1 Morfología, presentación floral y producción de néctar.....	19
3.2 Frecuencia de robo y presentación floral de <i>G. clarensis</i>	21
3.3 Relación entre frecuencia de robo en <i>G. clarensis</i> y las particularidades de su vecindario floral	22
IV. Resultados.....	23
4.1 Morfología, presentación floral y producción de néctar de especies del vecindario floral de <i>G. clarensis</i>	23
4.2 Frecuencia de robo y presentación floral de <i>G. clarensis</i>	32
4.3 Relación entre frecuencia de robo en <i>G. clarensis</i> y las particularidades de su vecindario floral	33
V. Discusión	34
5.1 Morfología, presentación floral y producción de néctar de especies del vecindario floral de <i>G. clarensis</i>	34
5.2 Frecuencia de robo y presentación floral de <i>G. clarensis</i>	37
5.3 Relación entre frecuencia de robo en <i>G. clarensis</i> y las particularidades de su vecindario floral	38
VI. Conclusiones.....	40
VII. Recomendaciones	41
Referencias bibliográficas.....	42
Anexos	50

I. Introducción

Las angiospermas representan la mayor parte de la flora terrestre existente (Del-Claro, 2012). La flor es el carácter definitorio del grupo, y constituye un factor clave en su éxito evolutivo (Del-Claro, 2012). La morfología de las flores difiere ampliamente entre las especies vegetales, y en muchas ocasiones se relaciona con la cantidad, calidad o el tipo de recompensa floral que producen (Corbet, 2003; Ornelas *et al.*, 2007; Castro *et al.*, 2009). Esa recompensa constituye una fuente de alimento para varios grupos de animales que las visitan. La forma en que estos utilizan las recompensas florales determina la diversidad de estrategias de forrajeo de los visitantes florales, sobre la base de una relación costo-beneficio diferente tanto para el animal como para la planta.

La mayoría de las plantas minimizan la energía y los recursos utilizados en la producción de la recompensa pero sin que se afecte el nivel de atracción de los potenciales polinizadores (Ashman y Schoen, 1997). Con los animales ocurre algo similar. Ellos gastan la menor cantidad de energía posible en el forrajeo pero tratando de maximizar la cantidad y calidad del alimento obtenido (Dedej y Delaplane, 2005; Leadbeater y Chittka, 2008). Además, también las morfologías florales limitan el acceso a visitantes florales favoreciendo solo a aquellos que mejor benefician la polinización (Euler y Baldwin, 1996; Irwin *et al.*, 2010). A pesar de ello, hay distintas conductas que han permitido a varios animales sortear tales limitaciones físicas (Hargreaves *et al.*, 2009; Irwin *et al.*, 2010). Una de las más estudiadas es el robo de néctar (Irwin *et al.*, 2010; Rojas-Nossa *et al.*, 2016a).

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 los '80 del siglo pasado se han desarrollado numerosas investigaciones (Inouye, 1983; Maloof e Inouye, 2000; Maruyama, 2015), sobre todo de su efecto en el éxito reproductivo de las especies vegetales. Dichos efectos pueden ser negativos, positivos o neutros (Yan-Wen *et al.*, 2009; Rojas-Nossa *et al.*, 2016b; Ye *et 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 (Urcelay *et al.*, 2006; Navarro y Medel, 2009).

Algunos factores pueden influir sobre la frecuencia de robo de néctar, tanto desde el punto de vista del robador como de la especie vegetal en cuestión. Desde la perspectiva del robador, la frecuencia de robo varía atendiendo a su abundancia y sus requerimientos energéticos (Navarro, 2000; Irwin y Maloof, 2002). Por su parte, desde el punto de vista de la planta, la frecuencia de robo se afectará atendiendo a la abundancia, el tamaño, y el volumen de néctar (Navarro, 2000; Maruyama *et al.*, 2015; Rojas-Nossa *et al.*, 2016a). Una mayor producción de flores y néctar, de manera general, tiende a atraer un mayor número de visitantes florales, robadores incluidos, incrementando la frecuencia de robo (Rojas-Nossa *et al.*, 2016a).

También las características del vecindario floral de la especie robada pueden afectar su frecuencia de robo. A nivel de comunidad se ha demostrado, en ambientes tropicales, que las variaciones en la frecuencia de robo dependen de la longitud de las corolas y la abundancia de flores de cada especie (Rojas-Nossa, 2007; 2013). Los robadores de néctar seleccionan, generalmente, las especies con corolas más grandes y con mayor presentación floral (Rojas-Nossa *et 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. Si el efecto del robo sobre la misma es negativo, al alejarse los robadores se incrementaría su polinización, y por tanto su reproducción sexual en dependencia de la eficiencia de los polinizadores. De esta manera aumentaría el éxito reproductivo y mejoraría la conservación a largo plazo de la especie vegetal. Es por ello que para estudiar el robo de néctar es necesario conocer elementos del vecindario floral de las especies que lo presentan.

El robo de néctar es muy común en las comunidades vegetales de serpentina, en Cuba Central, ya que una gran parte de las plantas de esos lugares presentan flores pequeñas y tubulares. Entre las especies con esas características se encuentra *Guettarda clarensis* Britton. Esta es una planta endémica, heterostila, con sistema reproductivo autoincompatible y que no resintetiza néctar. En ella se comprobó que los robadores (*Xylocopa cubaecola*) seleccionan las corolas más grandes y con mayores volúmenes de néctar, y disminuyen significativamente su fructificación (Martínez-Pérez, 2013). Sin embargo, se desconoce la frecuencia con que ocurre el robo de néctar en sus flores, y los posibles factores que la influyen. Con una alta frecuencia, podría ser significativo el impacto de los robadores en su éxito reproductivo, pero si al contrario la frecuencia es baja, el efecto podría ser nulo a nivel poblacional. Los vecindarios florales típicos de los cuabales son pequeños debido a las condiciones de estrés

hídrico que prevalecen y el alto costo reproductivo que implica para las plantas de ambientes secos la formación de flores (Herrera, 2005). Esto implica que, dada la baja disponibilidad de flores y los altos requerimientos energéticos de los robadores de *G. clarensis*, su frecuencia de robo podría estar influenciada por las características de su vecindario floral.

Es por ello que en este trabajo se identifica como problema científico que el robo de néctar afecta el éxito reproductivo de *G. clarensis*, un endémico de los cuabales de Cuba Central, donde la frecuencia del mismo puede estar influida por el vecindario floral.

Se propone como objetivo general: analizar elementos de la biología floral del vecindario de *Guettarda clarensis* que pueden influenciar su frecuencia de robo e inciden en la conservación de este endémico de los cuabales de Cuba Central.

Esta investigación se plantea como objetivos específicos:

- Caracterizar la morfología y la presentación floral, así como la producción de néctar de las especies del vecindario floral de *G. clarensis*
- Determinar la frecuencia de robo y la presentación floral de *G. clarensis*.
- Determinar la relación entre frecuencia de robo en *G. clarensis* y las particularidades de su vecindario floral.

II. Revisión bibliográfica

2.1 Vecindario floral

Un vecindario ecológico puede definirse por tres propiedades principales: un proceso ecológico, su escala de tiempo y la actividad de determinado organismo durante ese tiempo. Es decir, que el vecindario de un organismo para un proceso ecológico determinado es la región en la que está activo o tiene alguna influencia durante el período de tiempo del que se trate (Addicott *et al.*, 1987). El concepto de vecindario puede aplicarse a cualquier proceso ecológico, tales como: crecimiento poblacional, interacciones presa–predador, competencia, fenología, entre otros.

Para organismos sésiles los vecindarios ecológicos están frecuentemente restringidos a la vecindad inmediata de un individuo, dependiendo de la forma en que se utilice un determinado recurso o de su interacción con otros individuos (Addicott *et al.*, 1987). En ciertas situaciones el vecindario ocupa una mayor área debido, por ejemplo, a que atrae sus consumidores o especies mutualistas desde los alrededores (Manasse y Howe, 1983). Por tanto, definimos el vecindario floral de una planta como la región delimitada por la interacción con sus visitantes florales, durante la época de floración. La región comprende, además de la especie vegetal en cuestión, otras plantas heterospecíficas que también se encuentren florecidas y que potencialmente puedan interactuar con los mismos visitantes florales.

Las características del vecindario ecológico de determinada especie vegetal o animal pueden influenciar su actividad (Addicott *et al.*, 1987). De esta forma, las particularidades del vecindario floral de una planta pueden influir en las tasas de visita de sus polinizadores. Por ejemplo, una mayor presentación floral de alguna de las plantas heterospecíficas del vecindario podría atraer más a los polinizadores de la especie en estudio (Brys y Jacquemyn, 2010; Moreira *et al.*, 2014), aunque en ocasiones la agregación de las flores de esta última disminuye la frecuencia de robo (Rojas-Nossa *et al.*, 2016a).

Existen diversas formas de evaluar el funcionamiento o las variaciones del vecindario floral de una especie. Por ejemplo, Bruckman y Campbell (2014) utilizaron parcelas cuadradas de 2 m x 2 m para explorar cómo el vecindario floral heterospecífico afectaba las visitas de los polinizadores y la composición de los ensamblajes de polinizadores de *Phacelia parryi* (*Boraginaceae*). Por su parte, Hegland (2014) usó parcelas circulares concéntricas de 10 m y

25 m de radio, divididas en cuatro sectores cada una, a partir de un punto focal de más de 30 plantas de *Trifolium pratense* (*Fabaceae*). En ese espacio estudió las variaciones en las tasas de visita de abejas a esa especie, en relación con su vecindario floral. En cualquier caso, al investigar el vecindario floral de una especie siempre es necesario considerar su biología y sus visitantes florales, además de las características del hábitat en que se encuentra.

2.2 Características morfológicas y funcionales de las flores. Influencia en la polinización.

La polinización se define como la transferencia de polen desde una antera de una flor, hasta el estigma de la misma u otra flor (Faegri y van der Pijl, 1966; Howe y Westley, 1988), y está mediada por agentes bióticos como animales, o abióticos como el agua y el viento. Con el fin de que ocurra la polinización, las flores han desarrollado diferentes mecanismos que facilitan este proceso. Por ejemplo, las corolas pueden tener diversos patrones de formas, colores y olores que funcionan como atrayentes de ciertos visitantes florales. Esos visitantes, además, buscan recompensas como el néctar y el polen, y al entrar en contacto con las estructuras reproductivas de la flor realizan la polinización.

A los patrones de correspondencia morfológica, más o menos específicos, que existen entre las flores y sus polinizadores, se les conoce como síndromes de polinización (Faegri y van der Pijl, 1966). Aunque los síndromes se han descrito basados en caracteres morfológicos, pueden relacionarse también con características funcionales de las flores. Si la planta ha evolucionado con su polinizador, es lógico pensar que la producción de su recompensa floral (néctar, polen) dependa de los requerimientos energéticos de su polinizador principal (Carlson, 2008).

2.2.1 Características morfológicas

Entre las principales características morfológicas de las flores de relevancia para la polinización están: el tamaño, el color y la presentación floral. Los polinizadores generalmente prefieren flores más grandes, pero esto representa un mayor costo para la planta en algunos ambientes (Galen, 2000). El desarrollo de la flor requiere considerable cantidad de agua porque muchos de los cambios en el tamaño de los pétalos, desde el botón hasta la flor abierta, involucran expansión celular hidráulica (Galen, 2000). Por ejemplo, en *Polemonium viscosum* (*Polemoniaceae*), la cantidad de agua que toman los botones es responsable del 66% de la variación en el tamaño del pétalo. En ese caso, la atracción al polinizador y la tolerancia a la sequía son extremos opuestos, ya que el uso del agua en el desarrollo de las flores

compromete los niveles de fotosíntesis en condiciones de sequía (Galen, 2000). Por su parte, *Rosmarinus officinalis* (*Lamiaceae*) muestra un incremento progresivo del tamaño floral a lo largo de un gradiente altitudinal, según la disponibilidad de agua. Los polinizadores de la especie prefieren las flores grandes pero se favorecen más las pequeñas en el ambiente árido de la costa, por el compromiso costo-beneficio (Herrera, 2005). La variación en el tamaño de las flores está relacionada con las características de sus polinizadores. Por ejemplo, Boyd (2004) realizó un estudio sobre la variación latitudinal del tamaño de las flores de *Macromeria viridiflora* (*Boraginaceae*), entre el sur de Chihuahua y el norte de las montañas de Sangre de Cristo de Nuevo México. Este autor llega a la conclusión de que la variación geográfica en el tamaño de las corolas (más cortas al norte y más largas al sur) se corresponde con la variación geográfica en el tamaño del pico de los colibríes que polinizan a *M. viridiflora*.

Además del tamaño de las flores, la coloración también determina las interacciones que se establecen con sus polinizadores. De manera general, los colores de las flores en el rango rosado-rojo-violeta-azul se deben a antocianinas, y amarillo-rojo-púrpura a carotenoides o flavonoides (Faegri y van der Pijl, 1966). El color blanco a veces se produce por la ausencia de pigmentos, siendo el resultado de la reflexión y refracción en la superficie de las células, y en particular en las superficies entre las células y los espacios de aire dentro del tejido (Proctor *et al.*, 1996).

Cada color atrae a un grupo determinado de polinizadores, así por ejemplo: el carmelita atrae avispas y moscas; el gris, murciélagos, moscas y polillas; el blanco o blancuzco, murciélagos, escarabajos, abejas, polillas y mariposas; el amarillo, abejas y aves; el azul y el violeta, abejas, mariposas y aves; el rojo, mariposas y aves; y el verde solo aves (Faegri y van der Pijl, 1966). En cuanto a los contrastes, Faegri y van der Pijl (1966) plantean que los insectos nocturnos reaccionan más fuertemente ante el contraste entre la flor y el fondo, mientras que los diurnos reaccionan al contraste dentro de la flor. Un tipo importante de contraste dentro de la flor son las guías de néctar, las cuales son manchas o líneas de tintes brillantes distribuidos en ciertos lugares de la flor, que conducen a los nectarios (Henslow, 1888).

También se han documentado cambios en el color de las corolas y su significación ecológica. Kevan (1983) notaron que muchos animales visitantes modifican su comportamiento en

respuesta a colores florales alterados, lo cual reporta potenciales beneficios para la planta y el visitante. El cambio de color generalmente coincide con un cambio en la recompensa floral y, por tanto, actúa como una señal visual para que los visitantes potenciales forrajeen preferencialmente en la fase coloreada y de recompensa (Gori, 1983). Por ejemplo, en un estudio de *Alkanna orientalis* (*Boraginaceae*), en Sinaí, Egipto, se determinó que sus flores amarillo brillante contienen el doble del néctar que tienen las flores intermedias y cuatro veces la cantidad del que tienen las amarillo pálido. Los resultados del trabajo sugieren que las abejas que visitan la especie aprenden a asociar el color con el nivel de recompensa (Nuttman *et al.*, 2006). Si el cambio de color, además, se corresponde con el estatus reproductivo, puede influenciar el éxito reproductivo de la planta (Weiss, 1995). Si el color de la flor se altera en algún estado de la vía de germinación/fertilización del polen, puede beneficiar a la planta, al alejar los visitantes de las flores que ya recibieron suficiente polen. De esta forma, solo las flores que no han cambiado de color reciben visitas, y así se evita la pérdida de granos depositados en el estigma y los posibles daños a los tubos polínicos que están creciendo (Gori, 1983).

Otro rasgo morfológico significativo para la atracción de polinizadores es la presentación o “display” floral. Aunque algunos trabajos la definen como el número diario de flores abiertas en una planta (Robertson y Macnair, 1995; Ohashi y Yahara, 2001), la presentación floral de una especie, en un momento dado, involucra otro parámetro: tamaño de las flores. Dos especies pueden producir igual cantidad de flores, pero si en una las flores son más grandes, esa tendrá mayor presentación floral que otra con flores más pequeñas. El tamaño de la presentación floral varía ampliamente entre las especies. Por ejemplo, algunas especies producen una gran cantidad de flores durante un breve período de tiempo, mientras que en otras el período de floración es más largo, pero el número de flores es menor (Ohashi y Yahara, 2001).

Numerosos estudios reportan que la variación en el tamaño de la presentación floral produce alteraciones en el comportamiento de los polinizadores (Ohashi y Yahara, 2001; 2002; Biernaskie y Cartar, 2004). En primer lugar, las presentaciones florales grandes atraen más polinizadores por unidad de tiempo (Ohashi y Yahara, 1998; Galloway *et al.*, 2002), lo que promueve la polinización cruzada en términos de recepción y remoción de polen incrementados (Harder y Barrett, 1996). En segundo lugar, a medida que se incrementa el

tamaño de la presentación floral, aumenta el número de flores por planta visitadas por los polinizadores (Ohashi y Yahara, 1998). Esto incrementa la autopolinización entre flores de la misma planta (geitonogamia) (de Jong *et al.*, 1993) y, por tanto, la posible depresión por endogamia en especies autocompatibles (Darwin, 1900; Charlesworth y Charlesworth, 1987) o la pérdida de polen y la obstrucción del estigma en las autoincompatibles (Robertson y Macnair, 1995). Así, la variación en el tamaño de la presentación floral puede conducir a una diferencia sustancial en la dispersión de polen y, con ello, influir el éxito reproductivo de la planta.

La presentación floral y la distribución espacial de una especie y su vecindario floral pueden afectar su éxito reproductivo al modificar la atracción de los polinizadores (Somanathan *et al.*, 2004) u otros visitantes como los robadores de néctar. Esto se debe a que por efecto de concentración los visitantes florales son atraídos por una mayor densidad de flores (Hegland, 2014), lo que podría comprometer el éxito reproductivo de plantas aisladas al recibir menos visitas de polinizadores (Kunin, 1993; Lamont *et al.* 1993). No obstante, ante una cantidad mucho mayor de flores, de distintas especies, se podría manifestar un efecto de dilución que haría que los polinizadores visiten flores de varias especies y disminuyan las tasas de visitas a una especie determinada (Hegland, 2014).

2.2.2 Características funcionales: producción de néctar

La producción de néctar es una de las características funcionales que más influye en la biología floral de una especie. El néctar es una solución acuosa más o menos concentrada de azúcares, aminoácidos, iones minerales y sustancias aromáticas. Es utilizado por las flores como atrayente y recompensa para los animales que realizan la polinización (Petanidou, 2007). El néctar es producido por glándulas diferenciadas en la base de los estambres o de los pétalos, llamadas nectarios, depositándose en muchos casos en bolsas o espolones de la base de la corola (Bernardello, 2007). Esa localización obliga a los agentes polinizadores a rozarse primero con los estambres, donde se cargan de polen, y luego con los estigmas de segundas flores, donde algunos granos pueden quedar depositados. El néctar floral es el alimento energético de varios grupos de animales como los colibríes, las mariposas diurnas y nocturnas, las abejas y las moscas (Nicolson, 2007).

En varios estudios realizados se ha comprobado que el volumen y la concentración del néctar varían entre las especies de plantas, según factores como el tipo de polinizador o las condiciones ambientales. Así, por ejemplo, Cruden *et al.* (1983) encontraron un promedio de $2,10 \pm 0,67 \mu\text{l}$ de volumen de néctar producido por flores exclusivamente visitadas por especies de abejas en el suroeste de EE.UU. En sistemas tropicales, Opler (1983) halló especies polinizadas por abejorros que producían $9,75 \pm 4,35 \mu\text{l}$ de néctar, mientras que especies polinizadas por abejas pequeñas o avispa solo secretaban $0,63 \pm 0,18 \mu\text{l}$ de néctar por flor. Las concentraciones del néctar también determinan el tipo de polinizador que visita cada especie de planta. Por ejemplo, al contener monosacáridos fáciles de digerir, los néctares con gran cantidad de hexosas son consumidos por polinizadores no especializados como abejas, moscas, murciélagos y aves del orden Passeriformes. Por otra parte, polinizadores especializados como abejorros, colibríes, avispas, polillas, mariposas y lepidópteros en general, están mejor adaptados a un néctar con alto nivel de sacarosa. La dominancia de néctar rico en hexosa en invierno coincide con la prevalencia de grupos de polinizadores no especializados. Similarmente, los néctares ricos en sacarosa prevalecen en primavera y verano junto con sus agentes selectivos: los abejorros (Nicolson, 1998).

El volumen y la concentración del néctar secretado por una flor dependen también de algunos factores ambientales principales como son: temperatura, humedad, disponibilidad de agua y de nutrientes. La temperatura afecta la tasa de fotosíntesis que contribuye, directa o indirectamente, a la producción de néctar (Búrquez y Corbet, 1998). Con bajas temperaturas disminuye la secreción de néctar en numerosas especies, pero en algunas también se registra disminución con un aumento de las temperaturas [ej. en *Ipomopsis longiflora* (*Polemoniaceae*) (Freeman y Head, 1990) y *Trifolium repens* (*Fabaceae*) (Jakobsen y Kristjansson, 1994)]. De cualquier forma, en muy pocas especies se conoce el rango óptimo de temperatura para la producción de néctar (Pacini y Nepi, 2007).

La humedad relativa también influye en la producción de néctar. La baja humedad relativa tiende a causar la evaporación del agua y a concentrar el néctar, mientras que una alta humedad relativa tiende a diluirlo (Pacini y Nepi, 2007). El agua favorece la secreción de néctar solo en períodos desfavorables para el crecimiento de la planta. Durante estos períodos las fuentes de agua disponibles son asignadas solamente a la secreción de néctar, más que

para el crecimiento vegetativo y la producción excesiva de flores, como ocurre en primavera (Petanidou, 2005).

2.3 Robo de néctar

En flores que poseen el tubo de la corola largo, el néctar está inaccesible para algunos animales. En ocasiones, estos obtienen dicha recompensa realizando una perforación en la base del tubo de la corola, comportamiento que se conoce como robo de néctar (Inouye, 1983). Se evidencia al encontrar los orificios o ranuras en la base de la corola. Los robadores de néctar más comunes son los insectos y las aves (Rojas-Nossa *et al.*, 2016a). Entre los insectos se encuentran algunos coleópteros, abejas y abejorros, con cuerpos anchos y fuertes piezas bucales para realizar la incisión a la flor (Irwin *et al.*, 2010). Para las aves se ha reportado esta conducta en varios grupos con lenguas pelosas, picos ganchudos y capacidad para cernirse en el aire o posarse sobre las estructuras de las flores (Faegri y van der Pijl, 1966). Aun así, predominan los trabajos sobre colibríes o pinchaflores (*Diglossa*) robadores (Rojas-Nossa, 2007; Maruyama *et al.*, 2015).

Existen varias razones por las que los animales roban el néctar. Las abejas algunas veces roban flores de las que no pueden extraer el néctar porque las corolas son profundas y estrechas. También roban flores que sí pueden polinizar legítimamente, tal vez porque abrir los agujeros requiere menos esfuerzo y/o provee de una mayor recompensa de néctar que realizar las visitas legítimas (Dedey y Delaplane, 2004).

Los robadores de néctar no se consideran visitantes legítimos pero, como pueden afectar la interacción entre una planta y su polinizador legítimo, no se deben obviar cuando se estudia el éxito de plantas florecidas (Castro *et al.*, 2008). Considerando que en todos los ecosistemas neotropicales se presentan robadores, y que en algunas poblaciones de plantas se han documentado altos niveles de robo de néctar, es necesario pensar en ellos como actores importantes en las interacciones de polinización (Rojas-Nossa, 2007).

Se ha observado que las flores que aparecen robadas poseen las características del néctar y de la morfología de las corolas típicas de las flores polinizadas por animales que pueden acceder fácilmente a nectarios profundos. Por esta razón, los robadores de néctar deben sortear características florales tales como: corolas tubulares largas y cerradas, con el néctar ubicado en la base del tubo de la corola (Irwin y Brody, 2000; Castro *et al.*, 2008), corolas de

arquitectura compleja (Castro *et al.*, 2009), néctar escaso y con elevadas concentraciones de azúcares (Irwin y Brody, 2000), y capacidad de resintetizar néctar (Castro *et al.*, 2008).

2.3.1 Robo de néctar y selección de caracteres florales

En ocasiones los robadores seleccionan caracteres florales específicos, ya sean morfológicos, de producción de néctar e incluso sobre la fenología de la floración. De esta forma pueden influenciar a largo plazo esos aspectos de la biología reproductiva de una especie vegetal. Para especies de plantas de los altos Andes el robo fue la estrategia más empleada para extraer el néctar (Rojas-Nossa, 2007). Las especies de aves con picos más ganchudos (*Diglossa albilatera* y *D. humeralis*) (Passeriformes) presentaron una tendencia más marcada hacia el robo de néctar. Por su parte los pinchaflores de mayor tamaño y pico más largo, ancho y alto (*Diglossopsis caerulea* y *D. cyanea*) (Passeriformes) tendieron más al uso de las visitas legítimas como estrategia de extracción de néctar. A medida que las flores presentaron corolas más largas y produjeron mayores recompensas energéticas, experimentaron más robo de néctar. Por el contrario, las flores péndulas fueron visitadas legítimamente con mayor frecuencia y fueron menos robadas que las flores erectas (Rojas-Nossa, 2007).

Las flores de una planta que sufre robo de néctar requieren cierto volumen del mismo para mantener a los polinizadores efectivos como visitantes constantes. De ahí que las plantas o las poblaciones que producen suficiente néctar para satisfacer las necesidades energéticas de sus polinizadores y de los robadores, puedan ser más exitosas biológicamente y tener más progenie (Maloof e Inouye, 2000).

2.3.2 Efectos del robo de néctar

Se han descrito efectos negativos, positivos y neutros del robo de néctar (Maloof e Inouye, 2000). Se reporta un efecto negativo cuando los robadores afectan directa o indirectamente el éxito reproductivo de la especie en cuestión porque: dañan las estructuras reproductivas de la flor, disminuyen el atractivo de las flores perforadas para los polinizadores legítimos (Zhang *et al.*, 2007), o incitan a los visitantes legítimos a comportarse como robadores secundarios (Rojas-Nossa, 2007). Por ejemplo, Navarro y Medel (2009) plantearon que la fructificación de *Duranta erecta* (*Verbenaceae*) puede estar afectada por daños que realizan los robadores en las estructuras reproductoras. También, Castro *et al.* (2008) encontraron que en flores robadas de *Polygala vayredae* (*Polygalaceae*) se afectó la capacidad de resintetizar el néctar,

perdiendo así la planta un potente atrayente floral. Además, la fructificación y el flujo del polen fueron negativamente afectados. Asimismo, Dedej y Delaplane (2004) determinaron que el robo de néctar en *Vaccinium ashei* (*Ericaceae*) produce un decrecimiento en la fructificación y cambia la disponibilidad de néctar. Las incisiones de los robadores en esta especie inducen a la abeja melífera a coleccionar el néctar actuando como robadoras secundarias. De esa forma se reduce la probabilidad de polinización.

Aunque a menudo se considera que el robador de néctar es perjudicial para la planta porque no realiza directamente la polinización, se ha comprobado que durante el robo pueden entrar en contacto con las partes reproductivas de la flor ocurriendo así la polinización. Además, como consecuencia del robo de néctar, los visitantes legítimos pueden incrementar las distancias de vuelo en los parches de flores que han sido robadas, lo cual incrementa la variabilidad genética (Navarro y Guitián, 2000; Dedej y Delaplane, 2004). Algunos estudios demuestran estos efectos positivos. Por ejemplo, Navarro (2000) concluyó que el robo de néctar en *Anthyllis vulneraria* subsp. *vulgaris* (*Fabaceae*) incrementó la fructificación, ya que el robador estremecía las anteras y el estigma al hacer la incisión en la corola, favoreciendo así la polinización. De igual forma, en *Petrocoptis grandiflora* (*Caryophyllaceae*) se ha constatado que el nivel de fructificación mejora debido al robo de néctar. En las flores de esta especie los robadores apoyan la parte inferior del abdomen sobre estambres, facilitando la transferencia de polen al estigma de esa o de otra flor (Navarro y Guitián, 2000).

Por su parte, se considera efecto neutro cuando el robo de néctar no influye en el éxito reproductivo de la especie en cuestión. Algunos autores discrepan de que haya un efecto neutro y consideran más bien que no se ha podido detectar un efecto negativo o positivo, por el método usado (Maloof e Inouye, 2000).

Los efectos que tienen los robadores sobre el éxito reproductivo de las plantas pueden implicar cambios a largo plazo. Los robadores generalmente seleccionan caracteres florales como corolas grandes y alta producción de néctar (Rojas-Nossa *et al.*, 2016a). Si el efecto del robo es positivo la planta puede coevolucionar con su robador, desarrollando más esos caracteres, mientras que si es negativo puede crear mecanismos de defensa ante los robadores (Inouye, 1983). Estas implicaciones a largo plazo dependen, además del tipo de efecto, de la frecuencia de robo.

2.3.3 Frecuencia de robo

Desde el punto de vista estadístico se define la frecuencia de dos formas: frecuencia absoluta y frecuencia relativa. La frecuencia absoluta es la cantidad de veces que se repite algo. La frecuencia relativa es una proporción de cuántas veces se repite respecto a un total (Zar, 2009). En la ecología de la polinización la frecuencia de robo de néctar se expresa en términos de frecuencia relativa. Así, esta se define como una proporción de flores robadas respecto a un total de flores en una unidad de tiempo determinada (Navarro y Medel, 2009; Rojas-Nossa *et al.*, 2016a).

Registrar las variaciones en la frecuencia de robo permite conocer el efecto a largo plazo de este fenómeno. Si la frecuencia es alta, y el efecto del robo de néctar es negativo, a largo plazo podría afectarse la conservación de la especie vegetal por lo que esta desarrollaría mecanismos de defensa contra los robadores (Inouye, 1983). Sin embargo, si el robo facilita de alguna manera la polinización, y su frecuencia es alta, entonces tiene el efecto contrario al ejemplo anterior. Así, las especies podrían coevolucionar con su robador en aras de mantener la interacción mutualista (Navarro, 2000). Cuando la frecuencia de robo es baja, a largo plazo el robo de néctar podría no tener implicaciones para la especie robada ya que su efecto, positivo o negativo, no sería significativo a nivel poblacional.

Las variaciones en la frecuencia de robo pueden deberse a diferentes factores, tanto desde el punto de vista del robador como de la especie vegetal en cuestión. Teniendo en cuenta la perspectiva del robador, su abundancia y sus requerimientos energéticos pueden afectar la frecuencia de robo de una especie (Navarro, 2000; Irwin y Maloof, 2002).

La abundancia, el tamaño y el volumen de néctar de las flores son factores a considerar desde el punto de vista vegetal (Navarro, 2000; Irwin y Maloof, 2002; Rojas-Nossa *et al.*, 2016a). Si una planta presenta muchas flores, y una alta producción de néctar, tiende a atraer un mayor número de visitantes florales, robadores incluidos, incrementando su frecuencia de robo (Rojas-Nossa *et al.*, 2016a).

También las características del vecindario floral de la especie robada pueden afectar la frecuencia de robo. A nivel de comunidad se ha demostrado, en ambientes tropicales, que la frecuencia de robo varía en dependencia de la longitud de las corolas y de la abundancia de flores de cada especie (Rojas-Nossa, 2007; 2013). Los robadores de néctar seleccionan,

generalmente, las especies con corolas más grandes y con mayor presentación floral (Rojas-Nossa *et 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. Si el efecto del robo es negativo, al alejarse los robadores se incrementaría su polinización, y por tanto su reproducción sexual en dependencia de la eficiencia de los polinizadores. De esta manera aumentaría el éxito reproductivo y mejoraría la conservación a largo plazo de la especie vegetal.

A pesar de que la relación del vecindario floral con la frecuencia de robo es un elemento importante a considerar en los trabajos sobre robo de néctar, no se han publicado estudios que aborden esa problemática. Además, en nuestro existen muy pocos precedentes de investigaciones sobre el robo de néctar (Martínez-Pérez, 2013; Navarro y Medel, 2009), lo cual es contradictorio dada la elevada cantidad de especies en las que se han observado evidencias de robo.

2.4 *Guettarda clarensis*: características botánicas, distribución geográfica, ecología y estado de conservación.

Guettarda clarensis Britton es una planta endémica del Distrito *Claraense*, en Cuba Central (Borhidi, 1991) cuyas flores sufren robo de néctar. Los representantes de esta especie son arbustos de hasta dos metros de altura con ramitas leonado-pelosas. Presentan hojas con estípulas aovadas, agudas y pelosas. Las láminas son oblongas, de 2 a 5 cm por 0,8 a 1,4 cm, coriáceas y algo pelositas en la haz cuando jóvenes, densamente albo-pelosas y reticuladas en el envés. Sus flores son fragantes, axilares, solitarias, sésiles. El cáliz es de 0,5 cm, pelosito. La corola es blanca de 1 a 1,5 cm, con el tubo albo-peloso, lóbulos oblongos u obovados. El fruto puede alcanzar hasta 1,5 cm y es tomentuloso (Fig. 1) (Alain, 1964).

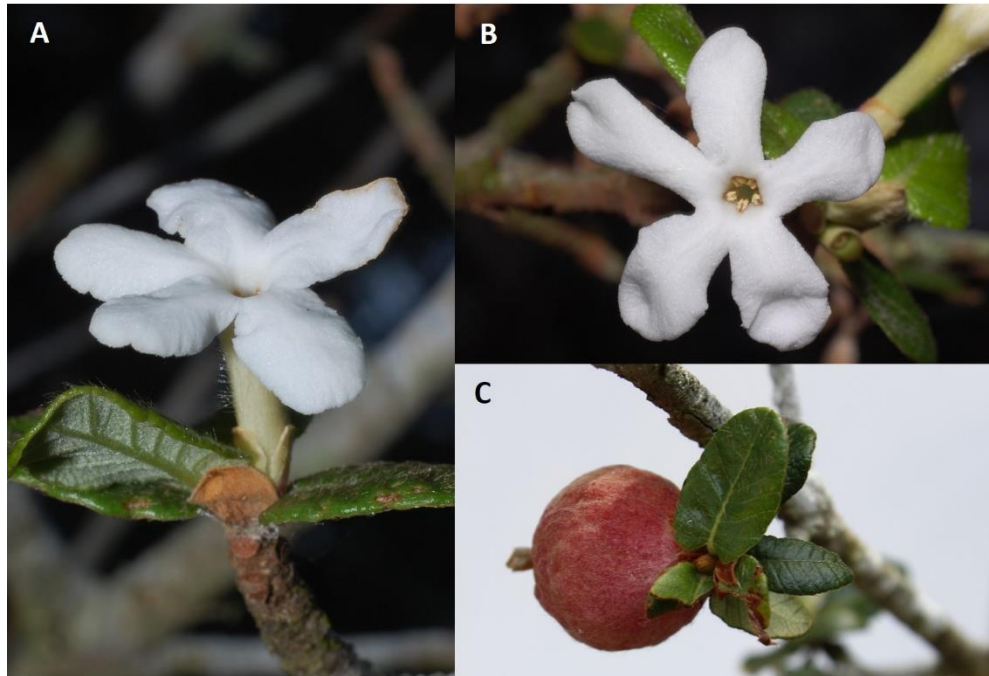


Figura 1. *Guettarda clarensis* A) Vista lateral de la flor; B) vista superior de la flor; C) fruto.

Esta especie florece solo una vez en el año, entre los meses de marzo y mayo. Su floración es muy corta, y presenta un alto grado de sincronía entre los individuos de la población, lo que unido a otros factores, influye en su bajo éxito reproductivo (Martínez-Pérez, 2013).

G. clarensis es una especie heterostila, por lo que entre sus individuos se destacan dos morfos florales: uno con las anteras por encima del estilo (morfo S), y otro con la condición contraria (morfo L). Además, algunas plantas muestran un morfo intermedio, con ambas estructuras reproductivas a la misma altura (morfo M) (Fig. 2). Al igual que en varias especies heterostilas (Cheng y Zhang, 2010; Valois-Cuesta *et al.*, 2011), el sistema reproductivo de *G. clarensis* presenta autoincompatibilidad heteromórfica, es decir, sus flores dependen del polen de flores del morfo contrario para que ocurra la fecundación y la posterior formación del fruto (Martínez-Pérez, 2013). Esto puede comprometer su capacidad de reproducción sexual en condiciones de escasez de polinizadores.

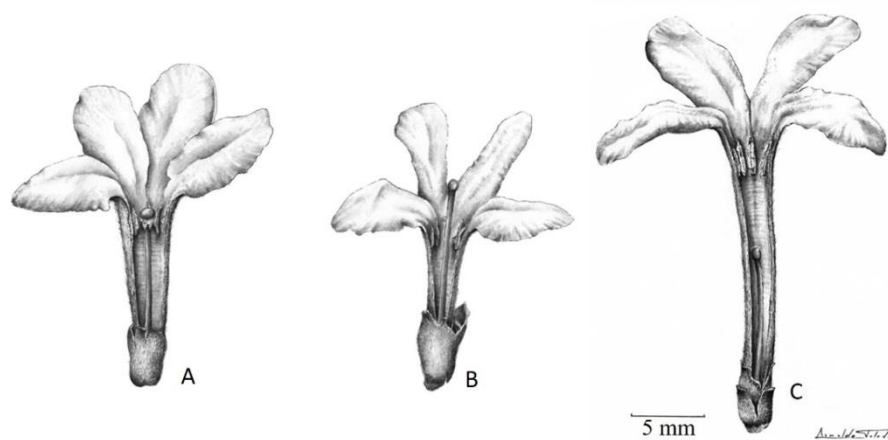


Figura 2. Representación de los morfos florales de *Guettarda clarensis* A) Morfo M; B) morfo L; C) morfo S.

Los principales robadores de néctar de *G. clarensis* son *Xylocopa cubaecola* (Apidae) y *Largus sellatus* (Pyrrhocoridae) (Fig. 3). Al ser una especie vegetal que no resintetiza néctar, los robadores provocan en ella la disminución de la fructificación e influyen negativamente en su éxito reproductivo (Martínez-Pérez, 2013). Esto, unido a los requerimientos de su sistema reproductivo, puede estar relacionado con el hecho de que las poblaciones de la especie sean pequeñas (< 10000 individuos maduros) al igual que su distribución (< 20000 km²), y que se hayan reducido en un 50% o más en los últimos 10 años, criterios por los que está considerada con categoría preliminar de amenaza en la Lista Roja de la flora de Cuba (González-Torres *et al.*, 2016).

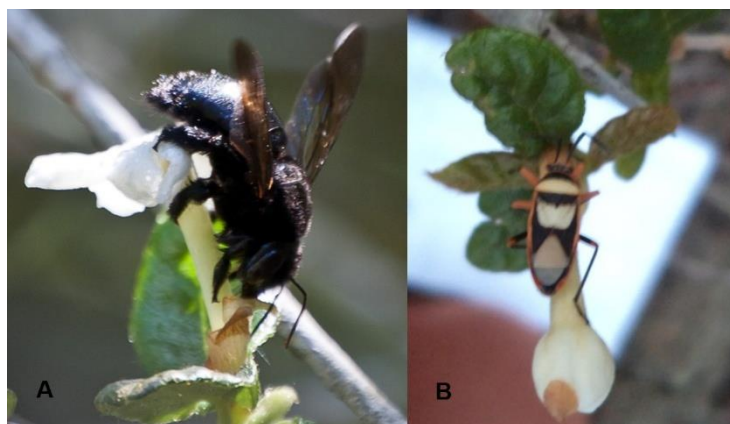


Figura 3. Robadores de néctar de *Guettarda clarensis*, según Martínez-Pérez (2013) A) *Xylocopa cubaecola*; B) *Largus sellatus*.

III. Materiales y Métodos

3.1 Área de estudio

El área de estudio, en la base del Cerro de Pelo Malo, se localiza al este-sureste de la ciudad de Santa Clara, en la provincia de Villa Clara, entre los 22° 38' N y los 79° 86' O (Fig. 4). El Cerro de Pelo Malo es una elevación de aproximadamente 187 metros sobre el nivel del mar, en el que abunda el mármol de serpentina (Angulo y Alfonso, 1975). En su base predomina la vegetación de matorral xeromorfo espinoso sobre serpentina y el tipo de suelo fersialítico pardo-rojizo (Capote y Berazaín, 1984), que actualmente se clasifica como suelo fersialítico pardo rojizo ferromagnesial (Hernández *et al.*, 2015). Se seleccionaron esos parches para realizar esta investigación por comprender un área suficientemente grande para aplicar la metodología empleada en el estudio, y de relativamente fácil acceso y posibilidades de identificación de los grupos focales de *Guettarda clarensis*.

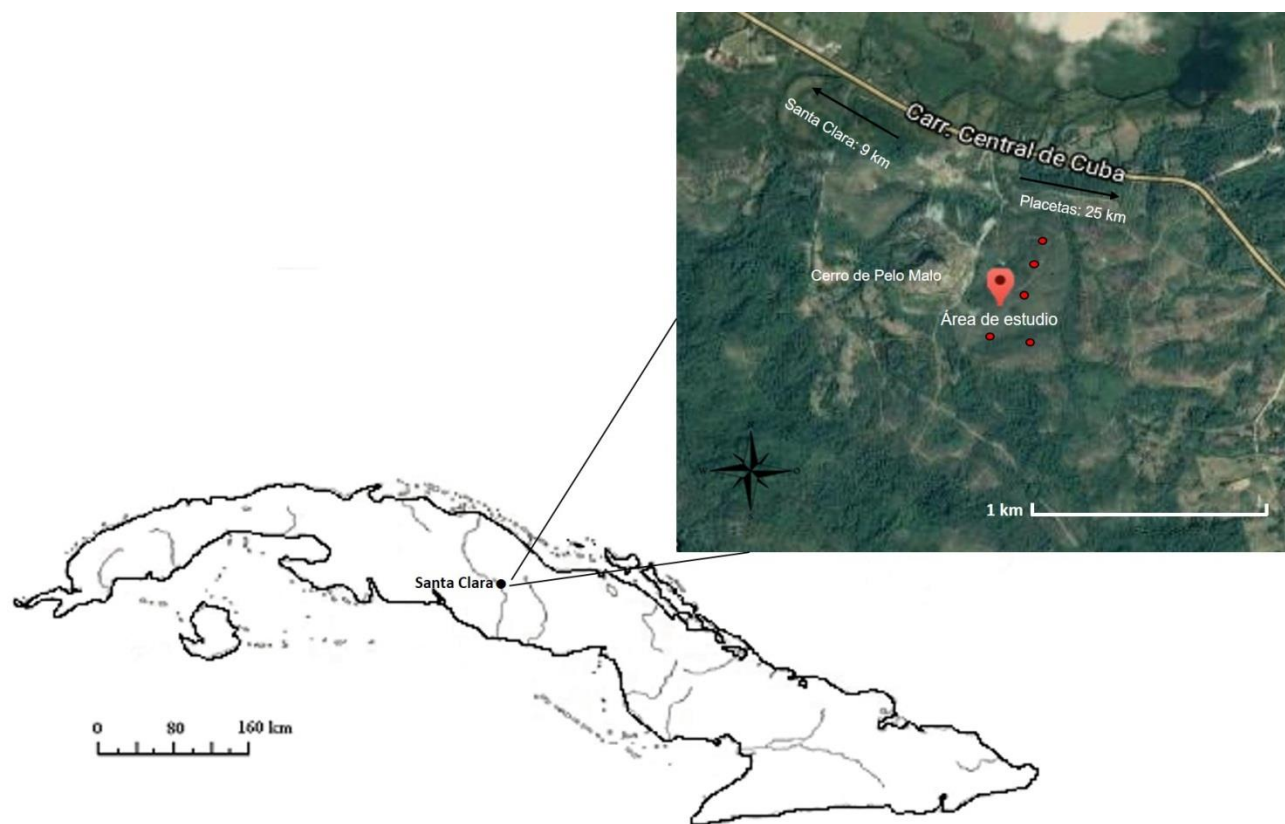


Figura 4. Ubicación geográfica del área de estudio en Cerro de Pelo Malo, Santa Clara, Villa Clara, Cuba. Los puntos rojos representan las parcelas de estudio.

3.2 Vecindario floral de *G. clarensis*

Para determinar el vecindario floral de *G. clarensis*, se seleccionaron cinco puntos focales, separados entre sí a más de 50 m, donde un grupo de plantas de *G. clarensis* ocupara más de un metro cuadrado (Fig. 5). La selección de un conjunto de plantas focales se hizo basándose en los criterios de Hegland (2014). Este autor utilizó en su estudio, grupos focales que comprenden varias plantas que en conjunto manifiestan una presentación floral de relevancia para la atracción de polinizadores. En el caso de *G. clarensis*, es una planta con crecimiento clonal por lo que resulta difícil identificar genetes en una población. No obstante, se seleccionaron los puntos focales considerando a aquellos con más de 1 m², para incrementar las posibilidades de incluir a más de un genete de la población. Dichos puntos focales utilizados en este estudio no difirieron grandemente en cuanto a sus dimensiones (1-2,25 m²), por lo que el área ocupada por los mismos no afectó los resultados encontrados.

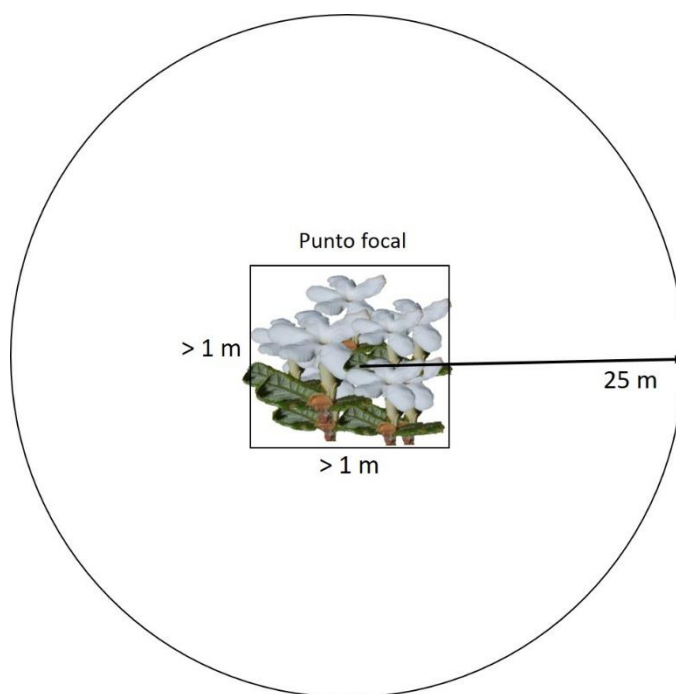


Figura 5. Esquema representativo de una parcela de estudio.

A partir de cada punto, siguiendo la metodología utilizada por Hegland (2014), se marcaron parcelas circulares de 25 m de radio. 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. Se hicieron cinco visitas en total pero solo en tres de ellas (23 y 29 de mayo, 5 de junio de 2016) estuvo florecida *G. clarensis*. Por ende, todo el procesamiento de los datos, en cada objetivo, se realizó en base a esos tres momentos que se denominaron como: principio, medio y final de la floración, respectivamente. Considerando que esta investigación comprendió solo un año de estudio, posterior al trabajo de campo, se consultaron materiales de herbario de las especies del vecindario floral de *G. clarensis*. Los materiales consultados pertenecen al herbario “Alberto Alonso Triana” del Centro de Estudios Jardín botánico de Villa Clara. La consulta de los mismos permitió examinar si la composición del vecindario floral, respecto a las especies seleccionadas, se mantiene o varía en otros años. Se revisaron en cada especie, los materiales colectados en el período de floración de *G. clarensis* reportado por Martínez-Pérez (2013).

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*. Esta es una especie de abejorro que posee adaptaciones morfológicas que le facilitan la conducta de robador. La selección de las especies que podía visitar se basó en los criterios de Faegri y van der Pijl (1966), de que los abejorros forrajeen en plantas con flores de colores blanco, amarillo o azul-violeta, con guías de néctar, corolas tubulares o campanuladas, con efecto de profundidad y néctar escondido, así como mecánicamente fuertes. Además, según Rojas-Nossa *et al.* (2016a), las especies del género *Xylocopa* roban casi cualquier flor con corola tubular estrecha y abundante néctar. Basado en estos planteamientos y en observaciones de campo previamente hechas, se seleccionaron las especies florecidas que tuvieran esas características. En el área de estudio son generalmente las especies arbustivas.

Finalmente, se incluyeron solo nueve especies del vecindario floral de *G. clarensis*, debido a que se encontraron algunas (*S. sagreanum*, *B. ebenus*) que presentaban menos de 10 individuos florecidos en toda el área. Esto imposibilitó su colecta para la posterior medición de variables, ya que poseían un tamaño de muestra muy inferior al seleccionado en el diseño del trabajo.

3.2.1 Morfología, presentación floral y producción de néctar

Se colectaron hasta 50 flores de cada especie en toda el área de estudio, tratando de abarcar el mayor número de plantas posibles (una flor por individuo en cada especie). Estas flores se conservaron en etanol al 70 % (Kearns e Inouye, 1993) y posteriormente se les midió largo,

ancho y apertura de la corola. La forma en que se realizaron las mediciones tuvo en cuenta la diversidad de morfologías florales de plantas que incluso pertenecen a diferentes familias botánicas. En las especies con flores tubulares o campanuladas se definió el largo como la longitud del tubo de la corola, el ancho como el diámetro de la misma y la apertura como el diámetro del orificio del tubo de la corola. En el caso de las especies con flores zigomorfas, se tomó como ancho de la corola la longitud desde el pétalo más largo hasta un eje imaginario que une a los dos pétalos opuestos a este (Fig. 6). En particular, para *Galactia savannarum* Britton y a consideración de la autora, se midió el largo como la distancia desde el punto de inserción de la corola en el cáliz hasta la parte posterior del estandarte, el ancho como la distancia entre los puntos extremos de la base del estandarte, y la apertura como la altura de la quilla (Fig. 6). También se describió el color y la forma de las flores de las especies del vecindario según los criterios de Faegri y van der Pijl (1966).

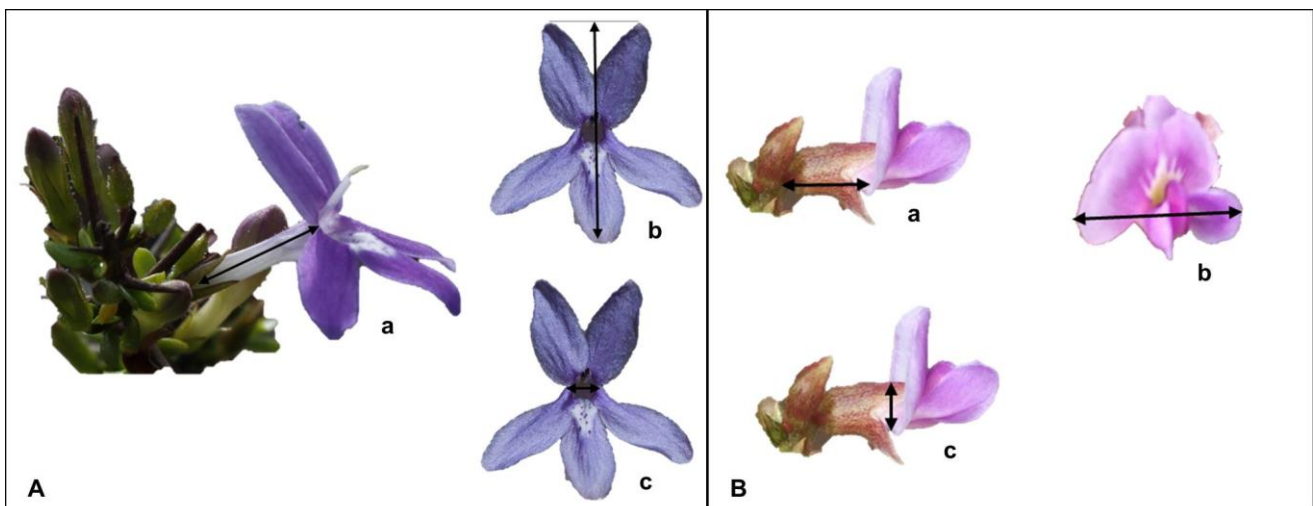


Figura 6. Mediciones de largo (a), ancho (b) y apertura de la corola (c) de las especies del vecindario floral de *Guettarda clarensis* en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, de mayo a junio del 2016. A) *Oplonia nannophylla* en representación de las flores tubulares o campanuladas; B) *Galactia savannarum*, como excepción en la morfología de las especies del vecindario floral.

La presentación floral se caracterizó a partir del cálculo del índice (P) según la fórmula

$$P = A_f N_f \text{ donde:}$$

A_f = área floral

N_f = número de flores abiertas

El área floral se calculó considerando las variaciones morfológicas de la corola de cada especie del vecindario floral (Anexo 1). El número de flores abiertas se contó en todos los individuos de cada especie, en cada parcela. Para comparar los momentos de la floración y las especies, en cuanto a presentación floral, se transformaron los datos mediante la ecuación:

$$X' = \sqrt{x + 0,375}$$

Posteriormente se realizó un ANOVA bifactorial y una prueba de Rangos Múltiples *a posteriori* según el procedimiento de diferencia mínima significativa (LSD) de Fisher (Zar, 2009). También se efectuó una prueba de Kruskal-Wallis en cada especie, comparando los tres momentos de la floración en cuanto a presentación floral, y se realizaron gráficos de caja y bigotes con una muesca en la mediana para identificar las muestras diferentes.

Además, se calculó un índice de presentación floral por parcela que tuvo en cuenta el número de individuos de cada especie, según la fórmula siguiente:

$$P_p = A_f \sum N_f$$

Con los valores calculados según esta última fórmula se elaboraron curvas de rango de abundancias para cada momento de la floración. Estas permitieron distinguir las especies dominantes y consecuentemente las que mayor atracción causan en los visitantes florales.

Con el fin de caracterizar la producción de néctar de las especies del vecindario floral, 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, utilizando capilares de cristal de 5 μ l de volumen y un refractómetro marca “BS eclipse” (Kearns e Inouye, 1993). Con esos datos se realizaron comparaciones entre las especies considerando el volumen y la concentración de néctar como variables dependientes. Para ello se utilizaron dos pruebas de Kruskal-Wallis ante la ausencia de homogeneidad de varianza y normalidad en la distribución de los datos (Zar, 2009). En caso de encontrarse diferencias estadísticamente significativas se hicieron gráficos de caja y bigotes con una muesca en la mediana para identificar las diferencias.

3.2 Frecuencia de robo y presentación floral de *G. clarensis*

Para calcular la frecuencia de robo en *G. clarensis* se anotó el número de flores abiertas y el número de flores robadas en todas las plantas de *G. clarensis*, en cada parcela de estudio,

siguiendo la metodología de Navarro y Medel (2009). Con ello, se halló la frecuencia relativa por planta y una media de la cantidad de flores abiertas 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, mediante un ANOVA unifactorial en el primer caso y una prueba de Kruskal-Wallis en el segundo caso. Se realizó una prueba de Rangos Múltiples *a posteriori* en las medias donde se encontraron diferencias significativas con el ANOVA.

Para caracterizar la presentación floral de *G. clarensis* se siguió igual metodología que para las especies de su vecindario floral. A continuación, se contrastaron los tres momentos de la floración, en cuanto a la presentación floral de *G. clarensis*, mediante una prueba de Kruskal-Wallis.

3.3 Relación entre frecuencia de robo en *G. clarensis* y las particularidades de su vecindario floral

Para determinar si existe una relación entre la frecuencia de robo en *G. 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 el programa STATGRAPHICS Centurion XV versión 15.2.14. 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. En esos casos también se comprobó que los rangos de sesgo y curtosis estandarizados estuvieran entre -2 y 2 para verificar la distribución normal de los datos.

IV. Resultados

4.1 Morfología, presentación floral y producción de néctar de especies del vecindario floral de *G. clarensis*

El vecindario floral de *G. clarensis* en Cerro de Pelo Malo, de acuerdo al muestreo realizado, está formado por 18 especies (Tabla I). De las nueve especies estudiadas, cinco coincidieron florecidas con *G. clarensis* durante toda su floración, mientras que el resto coincidió solo en algún momento (Fig. 7). Entre los materiales de herbario consultados se encontró que el 70% de las especies estudiadas se han colectado florecidas en otros años en el período de floración reportado para *G. clarensis*. Solo tres especies no tenían muestras con flores sino con frutos (*Tabebuia lepidota*) o vegetativas (*Guettarda roigiana*, *Bourreria microphylla*).

Tabla I. Vecindario floral de *Guettarda clarensis* en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, durante su floración de mayo a junio de 2016. (*) Especies en las que se estudió morfología, presentación floral y producción de néctar.

Especies	Familias
<i>Angadenia berteroi</i> (A. DC.) Miers (*)	<i>Apocynaceae</i>
<i>Bletia purpurea</i> (Lam.) A. DC.	<i>Orchidaceae</i>
<i>Bonellia brunnescens</i> (Urb.) Lepper & J. E. Gut. (*)	<i>Theophrastaceae</i>
<i>Bourreria microphylla</i> Griseb. (*)	<i>Boraginaceae</i>
<i>Brya ebenus</i> (L.) DC.	<i>Fabaceae</i>
<i>Dichrostachys cinerea</i> (L.) Wight & Arn.	<i>Fabaceae</i>
<i>Echites umbellatus</i> Jacq.	<i>Apocynaceae</i>
<i>Galactia savannarum</i> Britton (*)	<i>Fabaceae</i>
<i>Guettarda calyptata</i> A. Rich.	<i>Rubiaceae</i>
<i>Guettarda clarensis</i> Britton (*)	<i>Rubiaceae</i>
<i>Guettarda roigiana</i> Borhidi & O. Muñiz (*)	<i>Rubiaceae</i>
<i>Ipomoea microdactyla</i> Griseb.	<i>Convolvulaceae</i>
<i>Mesechites rosea</i> (A. DC.) Miers	<i>Apocynaceae</i>
<i>Neobrachea valenzuelana</i> (A. Rich.) Urb. (*)	<i>Apocynaceae</i>
<i>Oplonia nannophylla</i> (Urb.) Stearn. (*)	<i>Acanthaceae</i>
<i>Plumeria clusioides</i> Griseb. (*)	<i>Apocynaceae</i>
<i>Pseudocarpidium ilicifolium</i> (A. Rich.) Millsp.	<i>Lamiaceae</i>
<i>Stigmaphyllon sagreanum</i> A. Juss.	<i>Malpighiaceae</i>
<i>Tabebuia lepidota</i> (Kunth) Britton (*)	<i>Bignoniaceae</i>

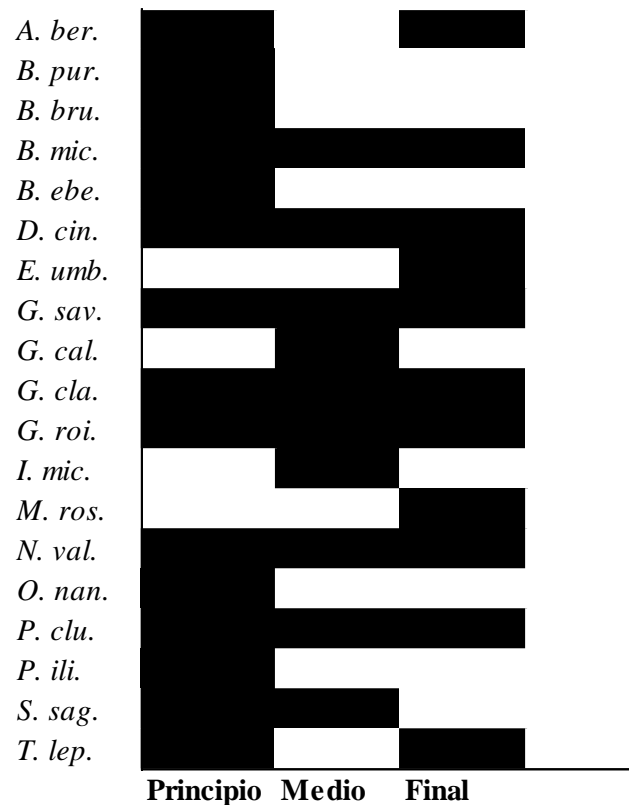


Figura 7. Vecindario floral de *Guettarda clarensis* en los tres momentos de su floración (principio, medio y final) en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, 2016. ■ Floración de cada especie. **A. ber.:** *Angadenia berteroi*; **B. pur.:** *Bletia purpurea*; **B. bru.:** *Bonellia brunnescens*; **B. mic.:** *Bourreria microphylla*; **B. ebe.:** *Brya ebenus*; **D. cin.:** *Dichrostachys cinerea*; **E. umb.:** *Echites umbellatus*; **G. sav.:** *Galactia savannarum*; **G. cal.:** *Guettarda calyptrata*; **G. cla.:** *Guettarda clarensis*; **G. roi.:** *Guettarda roigiana*; **I. mic.:** *Ipomoea microdactyla*; **M. ros.:** *Mesechites rosea*; **N. val.:** *Neobracea valenzuelana*; **O. nan.:** *Oplonia nannophylla*; **P. clu.:** *Plumeria clusioides*; **P. ili.:** *Pseudocarpidium ilicifolium*; **S. sag.:** *Stigmaphyllon sagreanum*; **T. lep.:** *Tabebuia lepidota*

La mayoría de las especies que constituyen el vecindario floral de *G. clarensis* presentan flores pequeñas, cuyos diámetros de las corolas varían entre 5,6 mm (*B. brunnescens*) y 25,4 mm (*A. berteroi*), y sus longitudes entre 2,8 mm (*B. brunnescens*) y 17,2 mm (*G. roigiana*) (Fig. 8). Las especies *T. lepidota* y *P. clusioides* constituyen excepciones, puesto que presentan flores relativamente más grandes, con diámetros de 38,8 mm y 72,2 mm y longitudes de 25,3 mm y 20,8 mm, respectivamente.

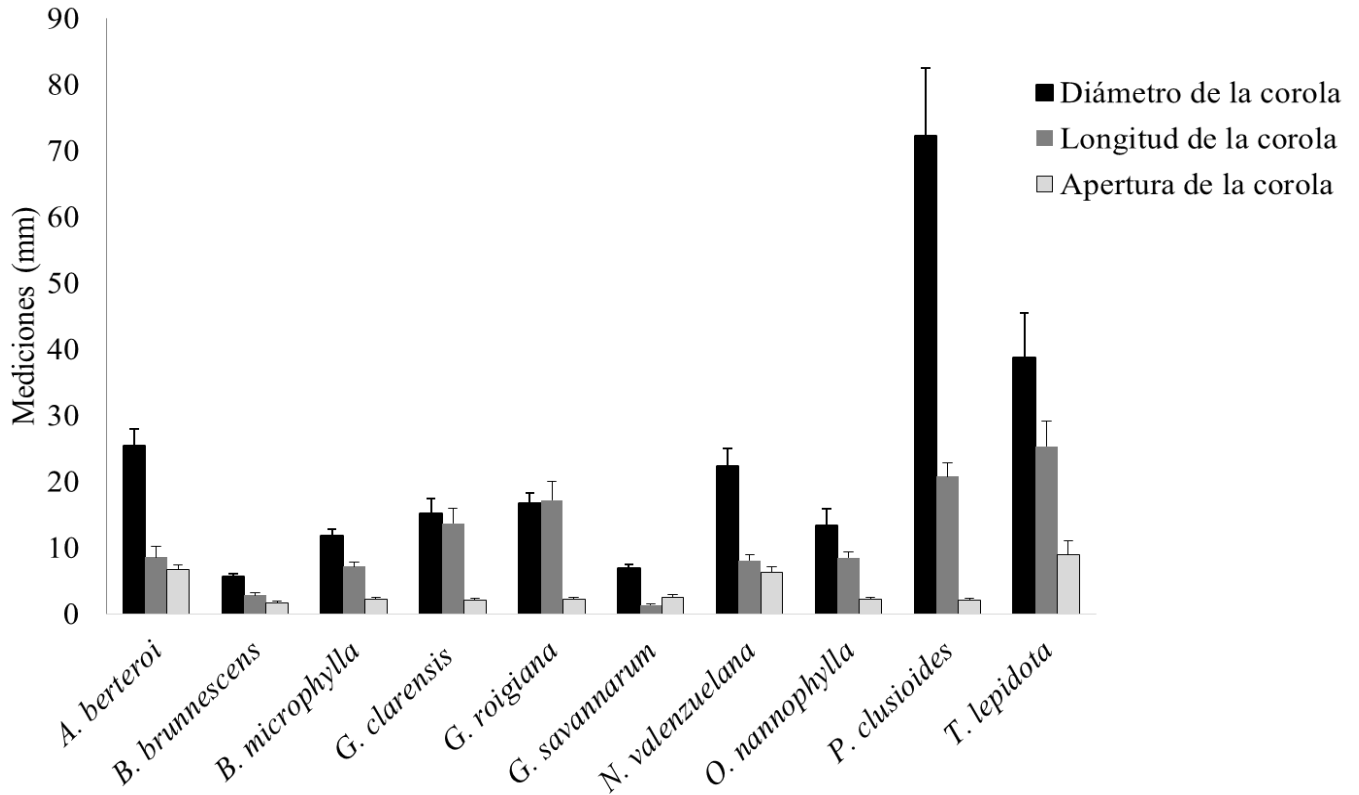
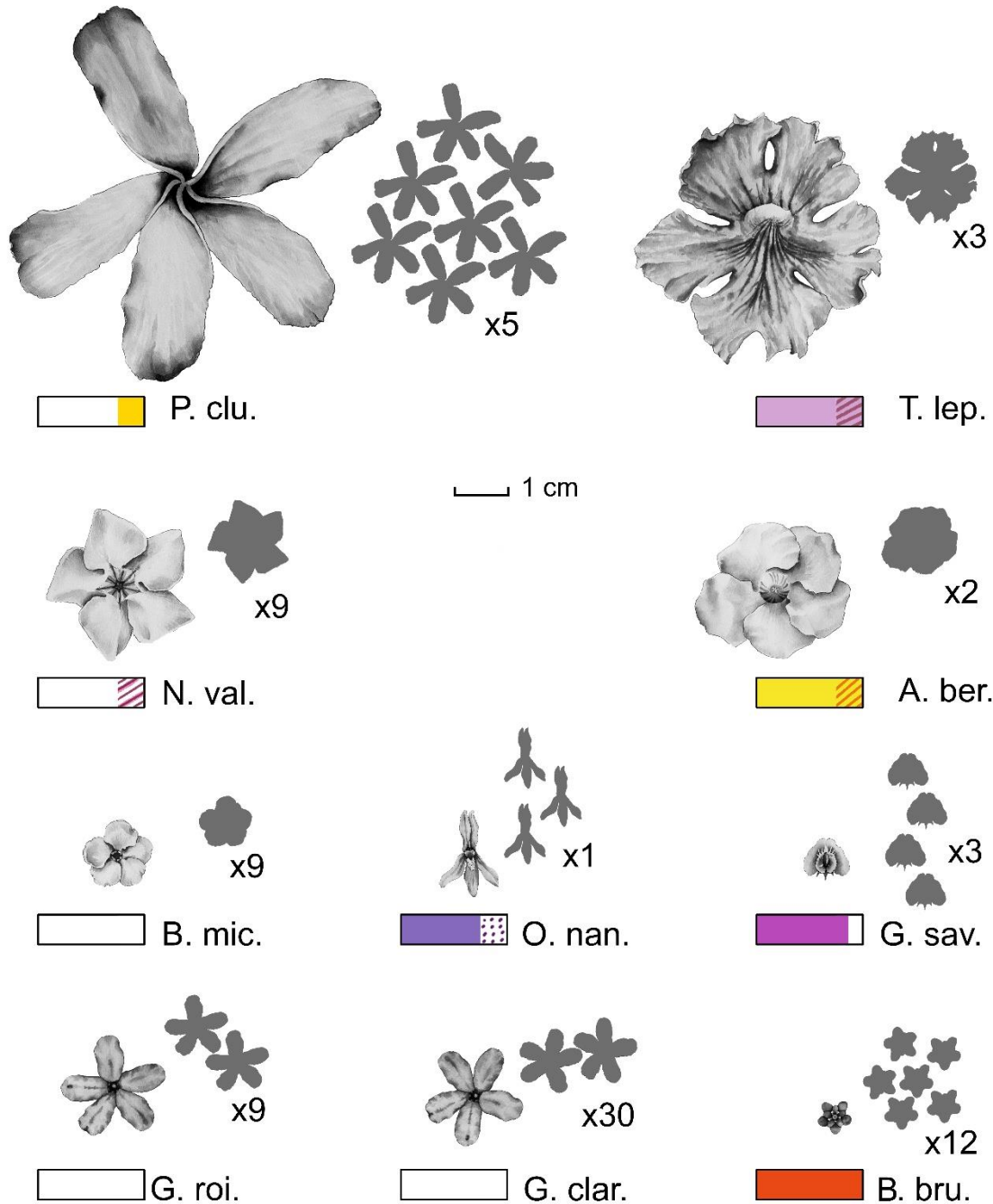


Figura 8. Dimensiones (media \pm desviación estándar) del diámetro, longitud y apertura de la corola de las flores del vecindario de *G. clarensis*, en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, en 2016.

Cuatro especies del vecindario floral de *G. clarensis* poseen flores de color blanco (*i.e.* *N. valenzuelana*, *G. roigiana*, *B. microphylla*, *P. clusioides*). También se observan otros colores como son: violeta (*O. nannophylla*, *G. savannarum*), amarillo (*A. berteroi*), rosado (*T. lepidota*) y anaranjado rojizo (*B. brunnescens*) (Fig. 9). Es preciso destacar que casi todas las flores (89%) son tubulares o campanuladas (*A. berteroi*, *B. brunnescens*, *B. microphylla*, *G. roigiana*, *N. valenzuelana*, *O. nannophylla*, *P. clusioides*, *T. lepidota*), gamopétalas y/o contortas. Solo una especie presenta flores con otra forma, en este caso papilionadas (*G. savannarum*).



Δ. Δ. Δ. Δ. Δ.

Figura 9. Representación de las flores y las presentaciones florales del vecindario floral de *G. clarensis*, en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, entre mayo y junio de 2016. Las siluetas de flores (en gris) representan su agrupación en ramas o inflorescencias. El signo (x), seguido de un número, indica las veces que se repitió dicha agrupación por planta. Las barras muestran los patrones de coloración de las flores. **A. ber.:** *Angadenia berteroi*; **B. bru.:** *Bonellia brunnescens*; **B. mic.:** *Bourreria microphylla*; **G. sav.:** *Galactia savannarum*; **G. cla.:** *Guettarda clarensis*; **G. roi.:** *Guettarda roigiana*; **N. val.:** *Neobraccia valenzuelana*; **O. nan.:** *Oplonia nannophylla*; **P. clu.:** *Plumeria clusioides*; **T. lep.:** *Tabebuia lepidota*

Las presentaciones florales fueron distintas entre las especies ($F = 34,47$; $p < 0,001$) pero no entre los momentos de la floración ($F = 1,48$; $p = 0,23$). Como resultado de la prueba de Múltiples Rangos para el primer factor se formaron cuatro grupos homogéneos: 1) *P. clusioides*; 2) *G. clarensis* y *N. valenzuelana*; 3) *N. valenzuelana* y *T. lepidota*; y 4) *T. lepidota* y el resto de las especies. Esto concuerda con los valores promedio de las presentaciones florales.

Las plantas de *P. clusioides* siempre mostraron más de 200 cm² de presentación floral (Tabla II) mientras que para el resto de las especies esta variable tuvo valores bajos, entre 0,5 cm² y 15 cm² (Tabla II, Fig. 9), con excepción de *G. clarensis* y *N. valenzuelana*, cuya presentación floral osciló entre 6 cm² y 47 cm². En la generalidad de las especies disminuyó la presentación floral en cada momento de la floración, aunque solo se registraron valores estadísticamente significativos para *G. savannarum*, *G. clarensis* y *O. nannophylla* (Tabla II, Fig. 10). Para *P. clusioides* y *B. microphylla* se halló un aumento de la presentación floral en cada momento con respecto al anterior, pero no fue estadísticamente significativo (Tabla II).

Tabla II. Valores de media \pm desviación estándar de la presentación floral, en cm², de las especies del vecindario de *G. clarensis* al principio, medio y final de su floración en 2016, en el Cerro de Pelo Malo, Villa Clara.

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

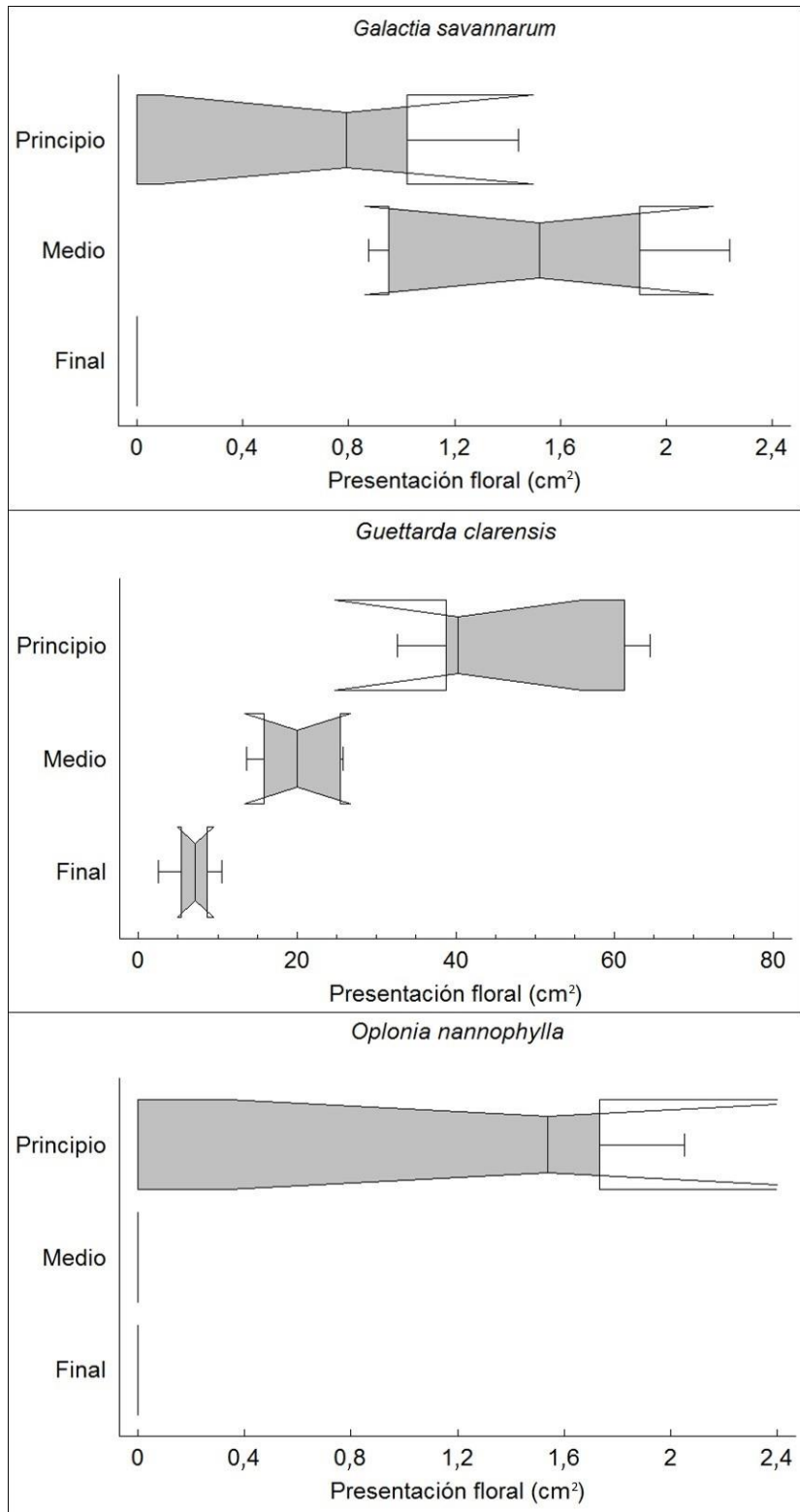


Figura 10. Representación de las medianas de las presentaciones florales de *Galactia savannarum*, *Guettarda clarensis* y *Oplonia nannophylla* durante la floración de *G. clarensis* en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, 2016.

G. clarensis, *P. clusioides* y *N. valenzuelana* fueron las especies cuya floración fue dominante en la generalidad de las parcelas (Fig. 11). Al principio de la floración hubo codominancia entre estas tres especies en el vecindario floral. En el medio predominaron las flores de *G. clarensis* y al final dominó la presentación floral de *P. clusioides*. También se observó que los individuos de *G. savannarum* y *B. microphylla* fueron menos llamativos en cuanto a la variable analizada, aunque en esta última especie se registró un incremento de presentación floral al final de la floración de *G. clarensis*. De igual forma, se conoció que especies como *O. nannophylla* y *A. berteroi*, cuya floración solo coincidió parcialmente con la de *G. clarensis*, se comportaron como especies raras (Fig. 11).

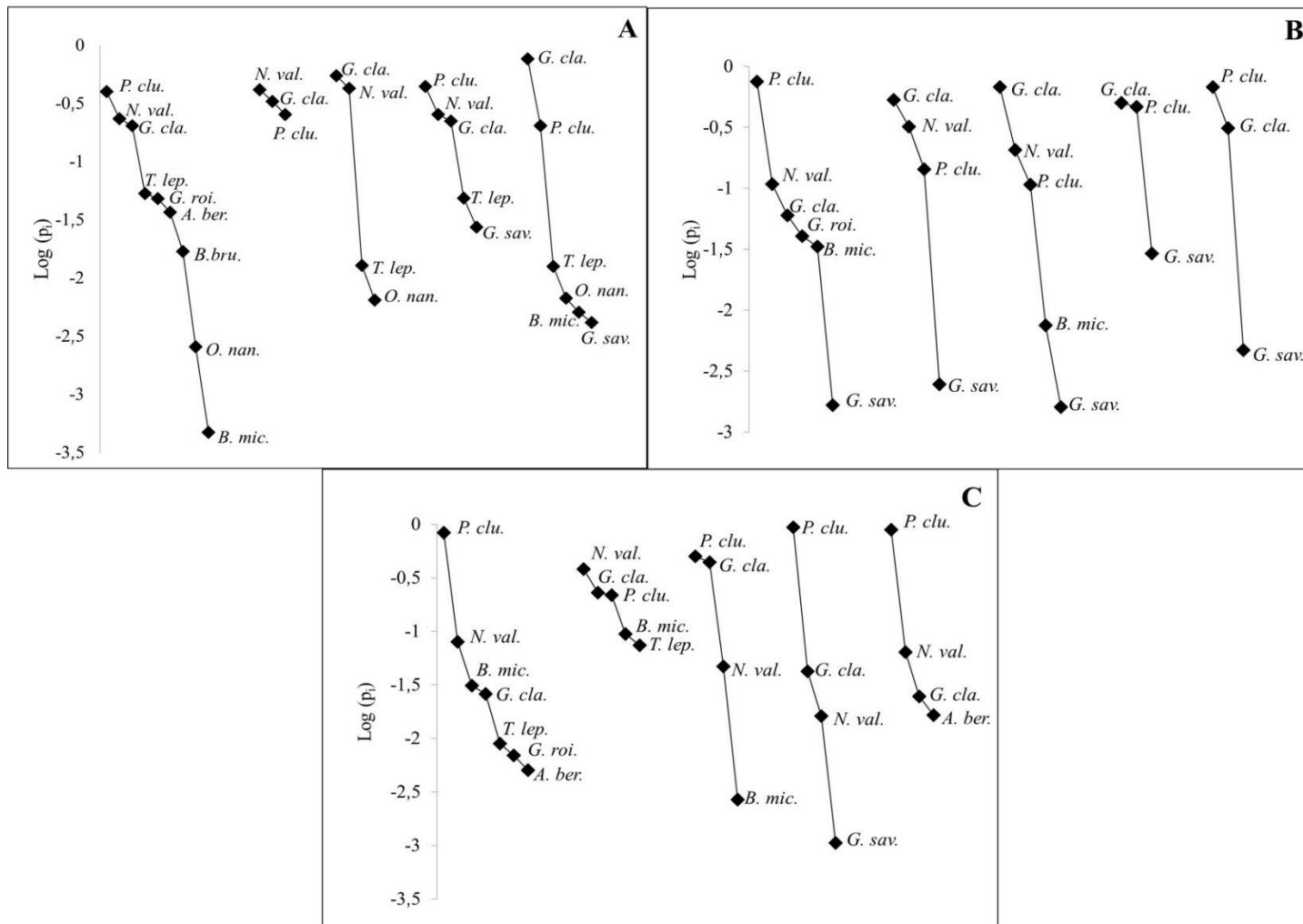


Figura 11. Curvas de rango-abundancia de las presentaciones florales de *G. clarensis* y especies de su vecindario floral (valores de presentación expresados en escala logarítmica). **A)** Principio; **B)** Medio; **C)** Final de la floración. **A. ber.:** *Angadenia berteroi*; **B. bru.:** *Bonellia brunnescens*; **B. mic.:** *Bourreria microphylla*; **G. sav.:** *Galactia savannarum*; **G. cla.:** *Guettarda clarensis*; **G. roi.:** *Guettarda roigiana*; **N. val.:** *Neobracea valenzuelana*; **O. nan.:** *Oplonia nannophylla*; **P. clu.:** *Plumeria clusioides*; **T. lep.:** *Tabebuia lepidota*

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 μ l. *G. clarensis* y *T. lepidota* presentaron la mayor producción de néctar entre las estudiadas (Tabla III), mientras que *P. clusioides* y *G. savannarum* no produjeron néctar. Respecto a la concentración de néctar, predominaron los néctares concentrados, por encima de 22%. Los volúmenes y concentraciones de néctar fueron diferentes significativamente entre las especies del vecindario floral (Tabla III). En cuanto a concentración de néctar, todas las especies fueron diferentes entre sí. Para la variable volumen, todas mostraron distintos valores medios, exceptuando *G. clarensis*, *O. nannophylla* y *T. lepidota* que tuvieron una producción similar (Fig. 12).

Tabla III. Volumen y concentración de néctar del vecindario floral de *G. clarensis*, en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, en mayo de 2016. Valores de volumen y concentración dados como media \pm desviación estándar; (*) $p < 0,001$. Para todas las especies $n = 15$, excepto para *O. nannophylla* ($n = 7$).

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

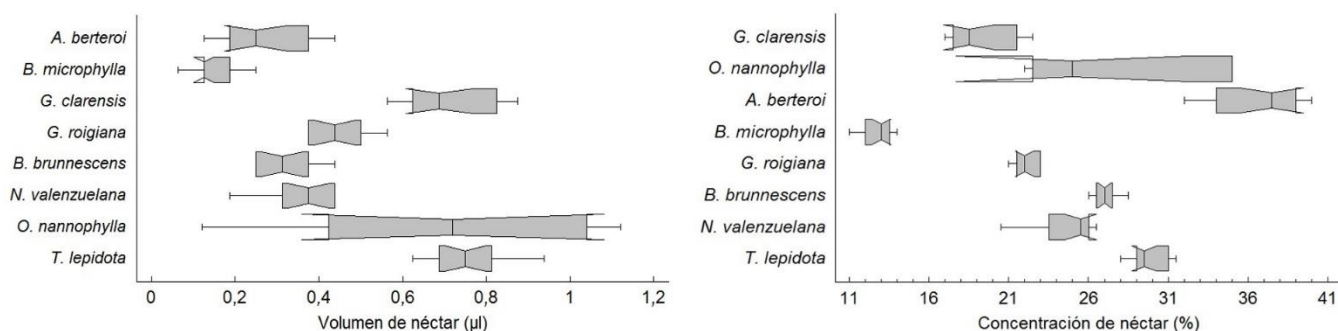


Figura 12. Representación de las medianas de los volúmenes y concentraciones de néctar de las especies del vecindario floral de *Guettarda clarensis* en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, en 2016.

4.2 Frecuencia de robo y presentación floral de *G. clarensis*

La frecuencia de robo de néctar en *G. 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 en las parcelas de estudio y disminuyó al final (Fig. 13). Sin embargo, las parcelas 3 y 5 no mostraron este patrón. En cada momento de la floración la frecuencia de robo se incrementó en la parcela 3 y disminuyó en la parcela 5.

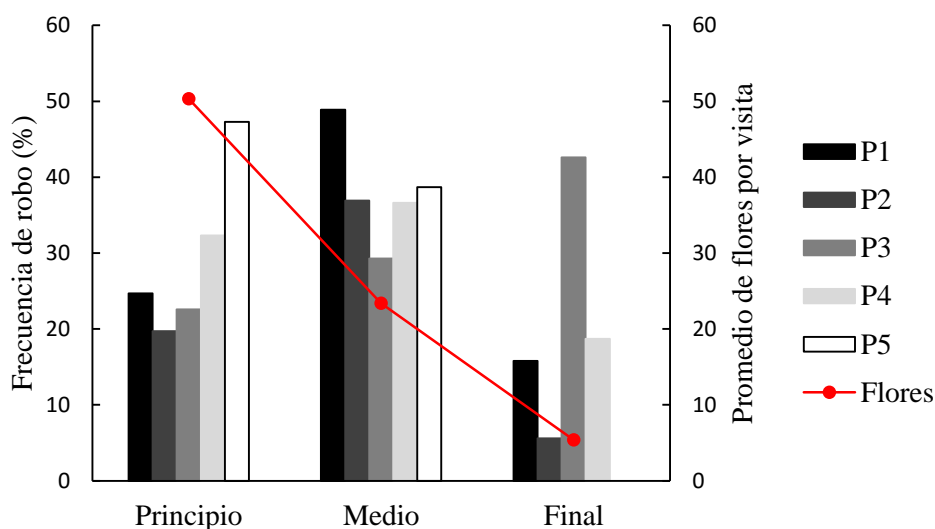


Figura 13. Frecuencia de robo de néctar de *G. clarensis*, durante principio, medio y final de su floración en 2016, en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara (P1 - P5: parcelas de estudio).

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 las diferencias son entre las frecuencias de robo del medio y el final de la floración. La frecuencia de robo del principio no mostró diferencias significativas con ninguno de los otros dos momentos.

También se obtuvieron diferencias en las cantidades de flores abiertas ($H = 12,02$; $p < 0,001$) y las presentaciones florales de *G. clarensis* ($H = 12,5$; $p < 0,001$), entre los momentos estudiados. El número de flores abiertas fue significativamente distinto para cada momento (Fig. 14). La mayor producción de flores y presentación floral se observaron al principio de la floración ($\bar{x} = 62,53$ y $\bar{x} = 47,52$ cm², respectivamente). Por su parte, las presentaciones florales del medio y el final fueron iguales entre sí y distintas de la del principio (Fig. 10).

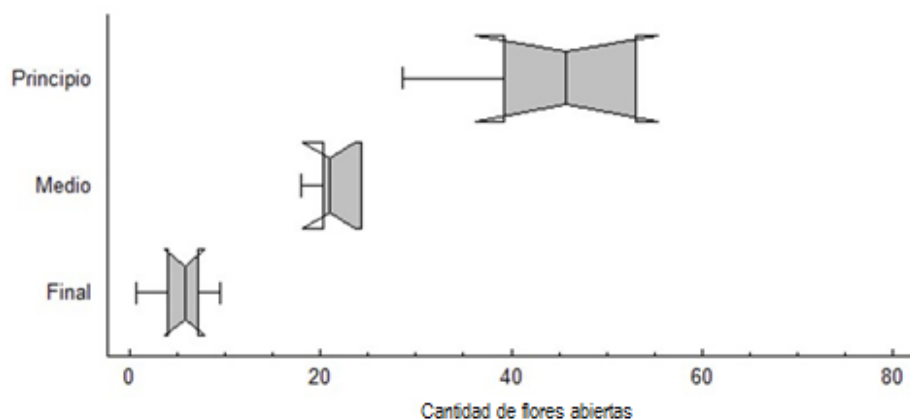


Figura 14. Representación de las medianas de la cantidad de flores abiertas de *Guettarda clarensis* en los tres momentos de su floración en Cerro de Pelo Malo, Villa Clara, en 2016.

4.3 Relación entre frecuencia de robo en *G. clarensis* y las particularidades de su vecindario floral

Se encontró una relación estadísticamente significativa entre la frecuencia de robo de *G. 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*. No obstante, disminuyó con el aumento de las presentaciones florales de *A. berteroi* y de *B. microphylla* (Tabla IV).

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

Especies	Estimación	t	p
<i>A. berteroi</i>	-0,07	-3,95	0,01
<i>B. microphylla</i>	-0,04	-2,73	0,04
<i>G. clarensis</i>	0,01	2,48	0,06
<i>G. roigiana</i>	0,06	3,73	0,01
<i>G. savannarum</i>	-0,03	-0,68	0,52
<i>N. valenzuelana</i>	-0,00	-1,60	0,17
<i>O. nannophylla</i>	-0,18	-1,84	0,12
<i>P. clusioides</i>	-0,00	-2,25	0,07
<i>T. lepidota</i>	0,00	0,82	0,45

V. Discusión

5.1 Morfología, presentación floral y producción de néctar de especies del vecindario floral de *G. clarensis*

El alto número de especies florecidas junto con *G. clarensis*, en el área de estudio, se corresponde con el hecho de que la mayoría de las plantas cubanas inician su floración con la temporada lluviosa, de acuerdo con los criterios de Albert y López (1993). El aumento de las precipitaciones y las condiciones ecológicas que esto genera, traen consigo una disminución del estrés hídrico. Ello estimula la floración en varias especies del lugar. 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.

El cambio climático está generando a nivel mundial variaciones significativas en las temperaturas y las precipitaciones. Si se considera que no todas las especies responden de igual modo a esas variaciones, se podrían esperar cambios en el vecindario floral de *G. clarensis*. Ello podría tener implicaciones para su éxito reproductivo y su frecuencia de robo de néctar. Sin embargo, según la consulta a los materiales de herbario, este vecindario floral parece no variar mucho. La mayoría de las especies se han colectado florecidas en igual período que *G. clarensis*, en otros años. Además, la mayor parte de esas plantas se incluyen dentro de la asociación *Rondeletio camariocae* - *Guettardetum clarensis*, según los criterios de Borhidi (1991), y por tanto están adaptadas a las mismas condiciones ambientales. Por ende, los cambios deben afectarlas a todas de manera similar.

El predominio de especies de plantas con flores pequeñas en el vecindario floral de *G. clarensis*, es el reflejo de la micrantia característica de la flora cubana, planteada por Borhidi (1991). Dicho rasgo puede relacionarse al estrés hídrico que tipifica a los cuabales de Cuba. En este tipo de hábitat se acentúa la micrantia en las especies debido a los elevados costos reproductivos que implican las altas temperaturas, la baja humedad relativa y la escasez de agua. Esto se corresponde con lo planteado por Galen (2000) y Reekie y Bazzaz (2005), de que el estrés ambiental puede acrecentar los costos de la reproducción en las plantas.

La primacía de flores blancas y tubulares en el vecindario apunta hacia la posible relevancia de lepidópteros y abejas como polinizadores, según los criterios de Faegri y van der Pijl

(1966) sobre los síndromes de polinización. También la presencia de corola tubular es una de las características principales que seleccionan los robadores tal como lo plantean Castro *et al.* (2008; 2009), Navarro y Medel (2009) y Rojas-Nossa *et al.* (2016a). Esto podría ratificar la diversidad de especies halladas con evidencias de robo en el vecindario: *O. nannophylla*, *A. berteroi*, *N. valenzuelana* y *G. roigiana*.

En lo referente a la presentación floral, los patrones varían entre las especies dominantes. *P. clusioides* muestra cerca de 60 flores por individuo, que son relativamente grandes y agrupadas en inflorescencias. Tal patrón, combinado con la imitación de flores polinizadas por polillas, le garantiza a la especie una polinización “por engaño”, corroborando el estudio de Haber (1984) en *P. rubra*. Por otra parte, la alta presentación floral de *P. clusioides*, por encima de la de *G. clarensis*, podría atraer a *X. cubaecola*, en correspondencia con los estudios de Brys y Jacquemyn (2010) y Moreira *et al.* (2014). Sin embargo, la producción nula de néctar y el hecho de que los insectos aprenden a reconocer las flores sin recompensa, según Goulson *et al.* (2013), determina que no muestre evidencias de robo. De ahí que no afecte la frecuencia de robo de *G. clarensis*.

En el caso de *N. valenzuelana*, las flores son más pequeñas que las de *P. clusioides*, y abren entre ocho y quince por planta diariamente. Esto representa un número importante en comparación con el resto de las especies del vecindario, y no difiere estadísticamente de la presentación floral de *G. clarensis*. En esta última, las flores son aun menores que las de *N. valenzuelana*, pero se encuentra un mayor número de ellas por planta. No obstante, aunque *N. valenzuelana* tuvo una presentación floral dominante en el vecindario de *G. clarensis*, no afectó su frecuencia de robo. La agrupación de las flores en ambas especies podría explicar ese resultado. Anteriormente se ha descrito que las visitas de los robadores también pueden depender de este factor, de acuerdo con lo planteado por Rojas-Nossa *et al.* (2016a) de que a nivel de planta, los insectos roban con mayor frecuencia en aquellas que poseen una mayor agrupación de sus flores. En este trabajo no se midió esa variable pero se observó que están mucho más agrupadas en *G. clarensis* que en *N. valenzuelana*.

Unido a las presentaciones florales, la producción de néctar juega un papel importante en la atracción de los robadores por parte de las especies del vecindario floral. Las bajas producciones de néctar de las especies también pueden deberse al estrés ambiental discutido

anteriormente, ya que la secreción de néctar disminuye con altas temperaturas, según los criterios de Freeman y Head (1990) y Jakobsen y Kristjansson (1994). Al mismo tiempo, la producción del néctar puede estar muy influenciada por la disponibilidad de agua, tal como expresaron O'Brien *et al.* (1996) y Wyatt *et al.* (1992). También, los bajos volúmenes de néctar encontrados pueden ser reflejo de la adaptación de las plantas a los polinizadores que predominan en este ambiente, corroborando los resultados de la investigación realizada por Opler (1983).

Por su parte, el predominio de néctares concentrados en las especies del vecindario floral puede depender de características fisiológicas intrínsecas de cada una o de las altas temperaturas del lugar, que hacen que se evapore parte del agua en el néctar. De cualquier forma, los insectos robadores, como *Xylocopa cubaecola*, son más atraídos por néctares con elevadas concentraciones de azúcares, en correspondencia con lo planteado por Irwin y Brody (2000) y Nicolson (1998).

Es necesario destacar que aunque el volumen de néctar producido por *T. lepidota* fue mayor que el de *G. clarensis*, su presentación floral fue mucho menor debido a que su floración estaba culminando. En el área de estudio, el pico de floración (momento de mayor producción de flores por individuo) de *T. lepidota* sucede a finales de febrero, mientras que la floración de *G. clarensis* comienza a finales de mayo. Posterior al pico de floración, algunas plantas de *T. lepidota* producen flores, pero muy escasamente. De ahí que esta especie no afectara la frecuencia de robo de *G. clarensis*.

También se halló que *G. savannarum* no produce néctar. Esto es un hecho poco común que no se corresponde con los estudios de Rodríguez-Riano *et al.* (1999) sobre las fabáceas trepadoras y de porte herbáceo, que generalmente poseen néctar. Adicionalmente puede estar relacionado con el estrés hídrico del área de estudio. Al no producir néctar, se infiere que no ocurra la acción de robo, y por tanto su presentación floral tampoco influya en la frecuencia de robo de *G. clarensis*.

Según los resultados obtenidos, *G. clarensis* podría ser una especie “clave” dentro de su vecindario floral ya que presenta elevada presentación floral y producción de néctar en comparación con el resto de las especies que florecen junto a ella. Esto podría favorecer la atracción de polinizadores, facilitando la polinización no solo de sus flores sino también de las

otras especies florecidas con igual síndrome de polinización, en correspondencia con los criterios de Faegri y van der Pijl (1966). Lo anterior podría corroborar lo descrito por Borhidi (1991) de que *G. clarensis* es una especie principal dentro de la asociación vegetal en que se encuentra (*Rondeletio camariocae* – *Guettardetum clarensis*).

Entre las especies estudiadas también se registró robo de néctar por *Xylocopa cubaecola* en *A. berteroi* y *N. valenzuelana*. Esto pudiera contradecir lo planteado por Leonard *et al.* (2013) en relación a las flores con guías de néctar (como las anteriores), en las cuales es menos costoso para los robadores realizar visitas legítimas que robar. Aun así, la posición de los nectarios en estas especies y el tamaño de *X. cubaecola* le impiden realizar una visita legítima a esas flores. No obstante, descubrir robo de néctar en otras especies del área de estudio no es un suceso extraño, pues la disponibilidad de flores en el cuabal donde se realizó esta investigación es muy baja. Por otro lado, numerosas especies de *Xylocopa* actúan comúnmente como robadores de néctar en varias comunidades vegetales de acuerdo con Maloof e Inouye (2000) y Zhang *et al.* (2011).

5.2 Frecuencia de robo y presentación floral de *G. clarensis*

La fluctuación de la frecuencia de robo en *G. clarensis* se puede explicar por la disponibilidad de flores de la especie y la selección de las presentaciones florales por los robadores. De manera general, al principio y en el medio de la floración fue *G. clarensis* la especie predominante en el vecindario floral del área de estudio. Al final, disminuyó la presentación floral de *G. clarensis* resaltando las presentaciones de otras especies como *B. microphylla* y *N. valenzuelana*. Ello podría confirmar lo planteado por Benítez-Vieyra *et al.* (2006), Goulson *et al.* (1998) y Ohashi y Yahara (1998) que los polinizadores y robadores prefieren las plantas con mayor presentación floral. Esto se debe a que los visitantes florales (robadores incluidos) detectan más fácilmente las flores y utilizan menos tiempo para moverse entre plantas con un alto número de flores por individuo. De esa forma disminuye la energía que invierten en el forrajeo y el riesgo de ser depredados, tal como lo refiere Eckhart (1991).

Particularmente en la parcela 3, la frecuencia de robo al final no disminuyó quizás porque *G. clarensis* fue la única especie con una floración y producción de néctar significativas en ese momento. El vecindario floral de *G. clarensis* en esa parcela, estaba constituido por pocos individuos florecidos de *N. valenzuelana*, *B. microphylla* y *P. clusioides*. En la parcela 5, al

principio de la floración, había una gran cantidad de plantas florecidas de *G. clarensis* y muy pocos individuos con flores de las otras especies. Al final de la floración casi todos los individuos de *G. clarensis* de esa parcela estaban en estado vegetativo.

La presentación floral de *G. clarensis* resultó elevada debido a la gran cantidad de flores que produce, a pesar de su pequeño tamaño. Esto puede ser una estrategia de la especie para atraer a los polinizadores y asegurar su reproducción, de acuerdo con Harder y Barret (1996). Una presentación floral alta le permite compensar su incapacidad de resintetizar néctar y su sistema de incompatibilidad heteromórfico, reportados por Martínez-Pérez (2013). La presentación floral alta le permite. Además, una amplia y sincronizada floración puede ser un mecanismo efectivo para reducir el impacto negativo de los robadores de néctar. De esa forma, las plantas pueden satisfacer a sus antagonistas y a la vez atraer suficientes polinizadores que mantengan el servicio de polinización activo tal como plantean Rojas-Nossa *et al.* (2016a).

5.3 Relación entre frecuencia de robo en *G. clarensis* y las particularidades de su vecindario floral

La frecuencia de robo de *G. clarensis*, en el área de estudio, está influenciada por su vecindario floral y particularmente por algunas especies como *G. roigiana*, *B. microphylla* y *A. 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 corroborando los criterios de Faegri y 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*.

Contrario a lo que sucede con *G. roigiana*, la frecuencia de robo de *G. clarensis* disminuye durante su floración en relación con el aumento de la presentación floral de *B. microphylla* y *A. berteroi*. La disminución del robo en *G. clarensis* 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) plantea que al existir flores de distintas especies, y no destacarse una en particular, los

polinizadores visitan varias especies, disminuyendo así las visitas a una especie determinada. Lo observado en esta investigación podría confirmar dicho planteamiento.

Otras especies del vecindario floral de *G. clarensis*, tales como *T. lepidota*, pudieran influenciar su frecuencia de robo por contar con una mayor presentación floral o producción de néctar. No obstante, como ya se ha mencionado, el pico de floración de *T. lepidota* ocurre antes que *G. clarensis* florezca, lo cual convierte sus flores en un recurso a utilizar por los visitantes florales durante otra época del año.

En el área de estudio, durante el tiempo de la investigación, *G. clarensis* parece ser la especie con mayor frecuencia de robo de néctar. Si bien no se calculó ese parámetro para el resto de las especies del vecindario, sí se observaron muy pocas de sus flores (una o dos en cada parcela) con evidencias de robo. Esto concuerda con el hecho de que en la mayoría de las comunidades de plantas el robo de néctar ocurre principalmente en una especie mientras que otras, también nectaríferas, no son robadas o sufren este fenómeno con menos frecuencia, tal y como describieron Rojas-Nossa *et al.* (2016a). En otros momentos podría ser otra la especie más robada, dependiendo de las características del vecindario floral y de los criterios de selección del robador durante el forrajeo.

Partiendo del hecho de que el robo de néctar tiene efectos negativos para la reproducción sexual de *G. clarensis* y que se incrementa su frecuencia durante su pico de floración, dicho fenómeno provoca que menos flores terminen produciendo frutos. Esto limita la formación de nuevos individuos en la población. A ello se suma la existencia de un sistema de incompatibilidad heteromórfico en esta especie heterostila. Por tanto, la dependencia de la fertilización con polen proveniente de individuos de otro morfo y el efecto negativo del robo de néctar pueden constituir una amenaza para la conservación de la especie. Aun cuando la misma se pueda reproducir de manera vegetativa, la disminución de la producción de frutos conllevará a la reducción de la variabilidad genética en la población, con los esperables efectos que tiene la endogamia en las poblaciones de plantas. No obstante, la alta reproducción vegetativa de la especie, así como el hecho de que se comporta como planta pionera ante los disturbios, podrían representar adaptaciones para contrarrestar los efectos del robo de néctar en sus poblaciones.

VI. Conclusiones

1. Las especies del vecindario floral de *G. clarensis* se caracterizan por tener, en su mayoría, bajas presentaciones florales, y flores pequeñas con bajas producciones de néctar.
2. El robo de néctar en *G. clarensis* ocurre con una frecuencia relativamente alta que se incrementa durante el pico de floración de la especie, dada su altísima presentación floral.
3. La frecuencia de robo de *G. clarensis* depende de la disponibilidad de flores de esta especie y está influida por la presentación floral de *G. roigiana*, *A. berteroi* y *B. microphylla*.

VII. Recomendaciones

1. Estudiar la presentación floral de las especies teniendo en cuenta el grado de agrupación de las flores.
2. Calcular la frecuencia de robo de néctar de todas las especies que lo presentan en el vecindario floral de *Guettarda clarensis*, durante su floración, para determinar si los robadores seleccionan esta especie como objetivo principal en la comunidad vegetal del área de estudio.
3. Evaluar el efecto de *G. clarensis* en el éxito reproductivo de su vecindario floral.

Referencias bibliográficas

- Addicott, J.F., J.M. Aho, M.F. Antolin, D.K. Padilla, J.S. Richardson, D.A. Soluk 1987. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49: 340-346.
- Alain, H. 1964. *Flora de Cuba. Tomo V: Rubiales, Valerianales, Cucurbitales, Campanulales, Asterales*. Publicaciones Asociación de Estudiantes de Ciencias Biológicas, Ciudad de la Habana. 362.
- Albert, D., L. López 1993. Observaciones fenológicas en árboles tropicales. Consideraciones metodológicas. *Fontqueria* 36: 257-263.
- Angulo, R., O. Alfonso 1975. Especies botánicas endémicas en el cerro de Pelo Malo, Santa Clara, Las Villas. *Centro Agrícola* 1: 1-12.
- Ashman, T.L., D.J. Schoen 1997. The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: An experimental investigation. *Evolutionary Ecology* 11: 289-300.
- Benítez-Vieyra S., A.M. Medina, E. Glinos, A.A. Cocucci 2006. Pollinator-mediated selection on floral traits and size of floral display in *Cyclopogon elatus*, a sweat bee-pollinated orchid. *Functional Ecology* 20: 948-957.
- Bernardello, G. 2007. A systematic survey of floral nectaries. En: Nicolson S.W., M. Nepi, E. Pacini (eds.) *Nectaries and Nectar*. Springer, Berlin. 19-122.
- Biernaskie, J.M., R.V. Cartar 2004. Variation in rate of nectar production depends on floral display size: a pollinator manipulation hypothesis. *Functional Ecology* 18: 125-129.
- Borhidi, A. 1991. *Phytogeography and Vegetation Ecology of Cuba*. Akadémiai Kiadó, Budapest. 938.
- Boyd, A.E. 2004. Breeding system of *Macromeria viridiflora* (Boraginaceae) and geographic variation in pollinator assemblages. *American Journal of Botany* (91) 11: 1809-1813.
- Bruckman, D., D.R. Campbell 2014. Floral neighborhood influences pollinator assemblages and effective pollination in a native plant. *Oecologia* (176) 2: 465-476.
- Brys, R., H. Jacquemyn 2010. Floral display size and spatial distribution of potential mates affect pollen deposition and female reproductive success in distylous *Pulmonaria officinalis* (Boraginaceae). *Plant Biology* 12: 597-603.

- Búrquez, A., S.A. Corbet 1998. Dynamics of production and exploitation of nectar: lessons from *Impatiens glandulifera* Royle. En: Bahadur B. (ed.) *Nectary biology*. Dattsons, Nagpur. 130-152.
- Capote, R.P., R. Berazaín 1984. Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* (5) 2: 27-75.
- Carlson, J.E. 2008. Hummingbird responses to gender-biased nectar production: are nectar biases maintained by natural or sexual selection? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 1717-1726.
- Castro, S., P. Silveira, L. Navarro 2008. Consequences of nectar robbing for the fitness of a threatened plant species. *Plant Ecology* 199: 201-208.
- Castro, S., P. Silveira, L. Navarro 2009. Floral traits variation, legitimate pollination, and nectar robbing in *Polygala vayredae* (Polygalaceae). *Ecological Research* 24: 47-55.
- Charlesworth, D., B. Charlesworth 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268.
- Cheng, M.L., X.P. Zhang 2010. Distyly in *Polygonum jucundum* Meisn. (Polygonaceae). *Plant Systematics and Evolution* 288: 139-148.
- Corbet, S. 2003. Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie* 34: 1-10.
- Cruden, R.W., S.M. Hermann, S. Peterson 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. En: Bentley B., T. Elias (eds.) *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York. 80-125.
- Darwin, C. 1900. *The effects of cross and self-fertilisation in the vegetable kingdom*. J Murray, Londres. 487.
- de Jong, T.J., N.M. Waser, P.G.L. Klinkhamer 1993. Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 321-325.
- Dedej S., K.S. Delaplane 2004. Nectar-Robbing Carpenter Bees Reduce Seed-Setting Capability of Honey Bees (Hymenoptera: Apidae) in Rabbiteye Blueberry, *Vaccinium ashei*, ‘Climax’. *Environmental Entomology* (33) 1: 100-106.

- Dedej, S., K.S. Delaplane 2005. Net energetic advantage drives honey bees (*Apis mellifera* L.) to nectar larceny in *Vaccinium ashei* Reade. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57: 398-403.
- Del-Claro, K. 2012. Origens e importância das relações plantas-animais para a ecologia e conservação. En: Del-Claro K., H.M. Torezan-Silingardi (eds.) *Ecologia das Interações Plantas-Animais, uma abordagem ecológico-evolutiva*. Technical Books Editora, Rio de Janeiro. 37-50.
- Eckhart, V.M. 1991. The effects of floral display on pollinator visitation vary among populations of *Phacelia linearis* (*Hydrophyllaceae*). *Evolutionary Ecology* 5: 370-384.
- Euler, M., I.T. Baldwin 1996. The chemistry of defense and apparency in the corollas of *Nicotiana attenuata*. *Oecologia* 107: 102-112.
- Faegri, K., L. van der Pijl 1966. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press Ltd., Oxford. 248.
- Freeman, C.E., K.C. Head 1990. Temperature and sucrose composition of floral nectars in *Ipomopsis longiflora* under field conditions. *Southwestern Naturalist* 35: 423-426.
- Galen, C. 2000. High and dry: drought stress, sex-allocation trade-offs, and selection on flower size in the alpine wildflower *Polemonium viscosum*. *American Naturalist* 156: 72-83.
- Galloway, L.F., T. Crigliano, K. Gremski 2002. The contribution of display size and dichogamy to potential geitonogamy in *Campanula americana*. *International Journal of Plant Science* 163: 133-139.
- González-Torres, L.R., A. Palmarola, L. González-Oliva, E.R. Bécquer, E. Testé, D. Barrios (Eds.) 2016. Lista roja de la flora de Cuba. *Bissea* 10 (número especial 1): 1-352.
- Gori, D.F. 1983. Post-pollination phenomena and adaptive floral changes. En: Jones C.E., R.J. Little (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York. 31-49.
- Goulson, D., J.C. Stout, S.A. Hawson, J.A. Allen 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., K.J. Park, M.C. Tinsley, L.F. Bussière, M. Vallejo-Marín 2013. Social learning drives handedness in nectar-robbing bumblebees. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67: 1141-1150.
- Haber, W.A. 1984. Pollination by Deceit in a Mass-flowering Tropical Tree *Plumeria rubra* L. (*Apocynaceae*). *Biotropica* (16) 4: 269-275.
- Harder, L.D., S.C.H. Barrett 1996. Ecology of geitonogamous pollination. En: Lloyd D.G., S.C.H. Barrett (eds.) *Floral Biology*. Chapman & Hall, New York. 140-190.
- Hargreaves, A.L., L.D. Harder, S.D. Johnson 2009. Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biological Reviews* 84: 259-276.
- Hegland, S.J. 2014. Floral neighborhood effects on pollination success in red clover are scale-dependent. *Functional Ecology* doi: 10.1111/1365-2435.12223.
- Henslow, M.A. 1888. *The origin of floral structures through insect and other agencies*. D. Appleton and Company, New York. 349.
- Hernández-Jiménez, A., J.M. Pérez-Jiménez, D. Bosh-Infante, N. Castro-Speck 2015. *Clasificación de los suelos de Cuba*. Ediciones INCA, Mayabeque. 93.
- Herrera, C.M. 2005. Flower size variation in *Rosmarinus officinalis*: individuals, populations and habitats. *Annals of Botany* 95: 431-437.
- Howe, H.F., L.C. Westley 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York. 273.
- Inouye, D.W. 1983. The ecology of nectar robbing. En: Bentley B., T.S. Elias (eds.) *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York. 153-174.
- Irwin, R.E., A.K. Brody 2000. Consequences of nectar robbing for realized male function in a hummingbird-pollinated plant. *Ecology* (81) 9: 2637-2643.
- Irwin, R.E., J.E. Maloof 2002. Variation in nectar robbing over time, space, and species. *Oecologia* 133: 525-533.
- Irwin, R.E., J.L. Bronstein, J.S. Manson, L. Richardson 2010. Nectar Robbing: Ecological and Evolutionary Perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 271-292.
- Jakobsen, H.B., K. Kristjansson 1994. Influence of temperature and floret age on nectar secretion in *Trifolium repens* L. *Annals of Botany* 74: 327-334.

- Kearns, C.A., D.W. Inouye 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Colorado. 583.
- Kevan, P.G. 1983. Floral colors through the insect eye: what they are and what they mean. En: Jones C.E., R.J. Little (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York. 3-25.
- Kunin, W.E. 1993. Sex and the single mustard: Population density and pollinator behavior effects on seed set. *Ecology* 74: 2145-2160.
- Lamont, B.B., P.G.L. Klinkhamer, E.T.F. Witkowski 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii*—A demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94: 446-450.
- Leadbeater, E., L. Chittka 2008. Social transmission of nectar-robbing behavior in bumble-bees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 1669-1674.
- Leonard, A.S., J. Brent, D.R. Papaj, A. Dornhaus 2013. Floral Nectar Guide Patterns Discourage Nectar Robbing by Bumble Bees. *PLoS ONE* doi:10.1371/journal.pone.0055914.
- Maloof, J.E., D.W. Inouye 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* (81) 10: 2651-2661.
- Manasse, R.S, H.F. Howe 1983. Competition for dispersal agents among tropical trees: influences of neighbors. *Oecologia* 59: 185-190.
- 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. 63.
- Maruyama, P.K., J. Vizentin-Bugoni, B. Dalsgaard, I. Sazima, M. Sazima 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., L. Abdala-Roberts, Y.B. Linhart, K.A. Mooney 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. *American Journal of Botany* (87) 7: 980-

985.

- Navarro, L., J. Guitián 2000. Variación en el robo de néctar y efecto en la fructificación en *Petrocoptis grandiflora* Rothm. (*Caryophyllaceae*). En: Péfaur J.E. (ed.) *Ecología Latinoamericana. Actas III Congreso Latinoamericano de Ecología*. Publicaciones Universidad de Los Andes-Consejo de Publicaciones, Mérida. 117-122.
- Navarro, L., R. Medel 2009. Relationship between floral tube length and nectar robbing in *Duranta erecta* L. (*Verbenaceae*). *Biological Journal of the Linnean Society* 96: 92-398.
- Nicolson, S.W. 1998. The importance of osmosis in nectar secretion and its consumption by insects. *American Zoologist* 38: 418-425.
- Nicolson, S.W. 2007. Nectar consumers. En: Nicolson S.W., M. Nepi, E. Pacini (eds.) *Nectaries and Nectar*. Springer, Berlin. 289-340.
- Nuttman, C.V., F.M. Semida, S. Zalut, P.G. Willmer 2006. Visual cues and foraging choices: bee visits to floral colour phases in *Alkanna orientalis* (*Boraginaceae*). *Biological Journal of the Linnean Society* 87: 427-435.
- O'Brien, S.P., B.R. Loveys, W.J.R. Grant 1996. Ultrastructure and function of floral nectaries of *Chamelaucium uncinatum* (*Myrtaceae*). *Annals of Botany* 78: 189-196.
- Ohashi, K., T. Yahara 1998. Effects of variation in flower number on pollinator visits in *Cirsium purpuratum* (*Asteraceae*). *American Journal of Botany* 85: 219-224.
- Ohashi, K., T. Yahara 2001. Behavioral responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits. En: Chittka L., J.D. Thomson (eds.) *Cognitive Ecology of Pollination, Animal Behavior and Floral Evolution*. Cambridge University Press, Londres. 274-296.
- Ohashi, K., T. Yahara 2002. Visit larger displays but probe proportionally fewer flowers: counterintuitive behaviour of nectar-collecting bumble bees achieves an ideal free distribution. *Functional Ecology* 16: 492-503.
- Opler, P.A. 1983. Nectar production in a tropical ecosystem. En: Bentley B., T. Elias (eds.) *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York. 30-79.
- Ornelas, J.F., M. Ordano, A.J. De-Nova, M.E. Quintero, T. Garland Jr. 2007. Phylogenetic analysis of interspecific variation in nectar of hummingbird-visited plants. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1904-1917.


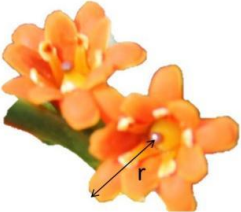

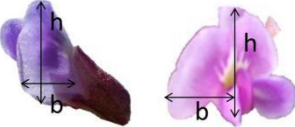

- Pacini, E., M. Nepi 2007. Nectar production and presentation. En: Nicolson S.W., M. Nepi, E. Pacini (eds.) *Nectaries and Nectar*. Springer, Berlin. 167-214.
- Petanidou, T. 2005. Sugars in Mediterranean floral nectars: a community and evolutionary approach. *Journal of Chemical Ecology* (31) 5: 1065-1088.
- Petanidou, T. 2007. Ecological and evolutionary aspects of floral nectars in Mediterranean habitats. En: Nicolson S.W., M. Nepi, E. Pacini (eds.) *Nectaries and Nectar*. Springer, Berlin. 343-375.
- Proctor, M., P. Yeo, A. Lack 1996. *The Natural History of Pollination*. British Wildlife Publishing, Hampshire. 479.
- Reekie, E.G., F.A. Bazzaz (eds.) 2005. *Reproductive allocation in plants*. Elsevier Academic Press, California. 247.
- Robertson, A.W., M.R. Macnair 1995. The effects of floral display size on pollinator service to individual flowers of *Myosotis* and *Mimulus*. *Oikos* 72: 106-114.
- Rodríguez-Riano, T., A. Ortega-Olivencia, J.A. Devesa 1999. *Biología floral en Fabaceae*. RUIZIA Real Jardín Botánico, Madrid. 176.
- Rojas-Nossa, S.V. 2007. Estrategias de extracción de néctar por pinchaflores (Aves: Diglossa y Diglossopis) 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., J.M. Sánchez, L. Navarro 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., J.M. Sánchez, L. Navarro 2016b. Effects of nectar robbing on male and female reproductive success of a pollinator-dependent plant. *Annals of Botany* 117: 291-297.
- Somanathan, H., R.M. Borges, V. Shakravarthy 2004. Does Neighborhood Floral Display Matter? Fruit Set in Carpenter Bee-pollinated *Heterophragma quadriloculare* and Beetle-pollinated *Lasiosiphon eriocephalus*. *Biotropica* (36) 2: 139-147.
- Torres-Roche, E.M. 2013. Redes ecológicas en el análisis de la fenología reproductiva



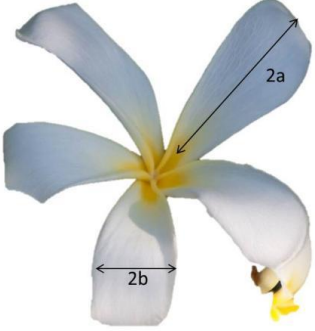
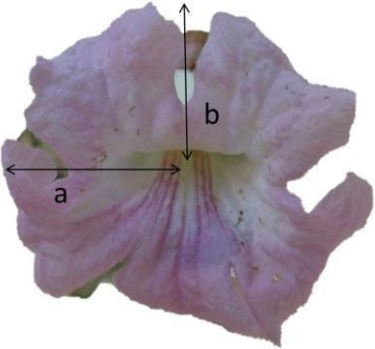
de una comunidad vegetal. Tesis de Diploma. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas. 74.

- Urcelay, C., C.L. Morales, V.R. Chalcoff 2006. Relationship between corolla length and floral larceny in the South American hummingbird-pollinated *Campsidium valdivianum* (Bignoniaceae). *Annales Botanici Fennici* (43) 3: 205-211.
- Valois-Cuesta, H., P.J. Soriano, J.F. Ornelas 2011. Dimorphisms and self-incompatibility in the distylous species *Palicourea demissa* (Rubiaceae): possible implications for its reproductive output. *Journal of Plant Research* 124: 137–146.
- Weiss, M.R. 1995. Floral color change: a widespread functional convergence. *American Journal of Botany* 82: 167-185.
- Wyatt, R., S.B. Broyles, G.S. Derda 1992. Environmental influences on nectar production in milkweeds (*Asclepias syriaca* and *A. exaltata*). *American Journal of Botany* 79: 636-642.
- Yan-Wen, Z., Y. Qian, Z. Ji-Min, G. You-Hao 2009. Differential effects of nectar robbing by the same bumble-bee species on three sympatric *Corydalis* species with varied mating systems. *Annals of Botany* 104: 33-39.
- Ye, Z.M., X.F. Jin, Q.F. Wang, C.F. Yang, D.W. Inouye 2017. Nectar replenishment maintains the neutral effects of nectar robbing on female reproductive success of *Salvia przewalskii* (Lamiaceae), a plant pollinated and robbed by bumble bees. *Annals of Botany* 119: 1053-1059.
- Zar, J.H. 2009. *Biostatistical Analysis 5th Edition*. Pearson Prentice Hall, New Jersey. 944.
- Zhang, C., R.E. Irwin, W. Yun, H. Ya-Ping, Y. Yong-Ping, D. Yuan-Wen 2011. Selective seed abortion induced by nectar robbing in the selfing plant *Comastoma pulmonarium*. *New Phytologist* 192: 249-255.
- Zhang, Y.W., G.W. Robert, Y. Wang, Y.H. Guo 2007. Nectar robbing of a carpenter bee and its effects on the reproductive fitness of *Glechoma longituba* (Lamiaceae). *Plant Ecology* 193: 1-13.

Anexos

ANEXO 1. Fórmulas utilizadas para calcular el área floral de cada especie del vecindario floral de *G. clarensis* en Cerro de Pelo Malo, entre mayo y junio de 2016 (**n**: número de pétalos de cada flor).

Especies	Variables	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		bh	0,18
<i>Guettarda roigiana</i> Borhidi & O. Muñiz		πnab	1,56

<p><i>Neobracea valenzuelana</i> (A. Rich.) Urb.</p>		πr^2	<p>3,95</p>
<p><i>Oplonia nannophylla</i> (Urb.) Stearn</p>		πnab	<p>0,76</p>
<p><i>Plumeria clusioides</i> Griseb.</p>		πnab	<p>21,19</p>
<p><i>Tabebuia lepidota</i> (Kunth) Britton</p>		πab	<p>9,02</p>