

VARIACIÓN EN EL ROBO DE NÉCTAR Y EFECTO EN LA FRUCTIFICACIÓN EN *Petrocoptis grandiflora* ROTHM (CARYOPHYLLACEAE)

Luis Navarro & Javier Guitián

Laboratorio de Botánica, Facultad de Farmacia, Universidad de Santiago, 15706, Santiago de Compostela, España. Fax: 34 - 981 - 59 49 12. E-mail: bvluna@usc.es

RESUMEN

Tradicionalmente se ha considerado el robo de néctar como un suceso perjudicial para las flores. Sin embargo en los últimos años se han documentado casos en los que este comportamiento "ilegítimo" de algunos visitantes resulta beneficioso para el desarrollo de la función reproductiva femenina de las plantas. *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae) es una especie endémica del noroeste de la península Ibérica. Sus flores son tubulares y producen 0.5 microlitros de néctar. Entre los visitantes habituales de *Petrocoptis grandiflora* hay tres que se comportan como robadores de néctar: *Xylocopa violaceae* (Xylocopidae, Hymenoptera), *Bombus terrestris* y *Bombus jonellus* (Apidae, Hymenoptera). Estos visitantes roban el néctar agujereando el tubo de la corola con sus potentes probóscides. En tres poblaciones y durante un periodo de tres años fueron examinadas un total de 6508 flores, anotando, en el momento de la fructificación, si se encontraban robadas o no y si habían producido fruto o no. La incidencia del robo de néctar difiere entre las tres poblaciones y los tres años de estudio. Además la probabilidad de que una flor fructifique se ve mejorada significativamente con el robo.

Palabras claves: *Polinización, robo de néctar, Bombus, Petrocoptis, Xylocopa, España.*

INTRODUCCIÓN

Las flores de muchas angiospermas producen sustancias (néctar, polen, lípidos) que sirven de recompensa a determinados visitantes. Estos, a su vez están generalmente adaptados tanto desde el punto de vista morfológico, como en el comportamiento para transferir el polen entre las flores de una especie. En este sentido, determinadas morfologías florales son responsables de que algunos visitantes no puedan acceder directamente a la recompensa ofertada por la flor. Así, por ejemplo, insectos con probóscides cortas no podrán obtener el néctar cuando éste se encuentre en la base de la corola de flores tubulares alargadas. Sin embargo, algunos visitantes han superado estas limitaciones realizando una perforación en el tubo de la corola que les permite acceder a esta recompensa tan preciada (robadores primarios *sensu* Løken, 1949 citado en Inouye, 1983).

A pesar de que este aspecto de las interacciones planta-polinizador, ya fue tratado hace más de un siglo (Pammel, 1880, citado en Barrows, 1980), actualmente no existe consenso para denominar a los diferentes tipos de visitantes ilegítimos. En este estudio se considera robador de néctar a cualquier visitante floral que acceda al néctar realizando una perforación en el tubo de la corola, independientemente de que durante esta acción entre en contacto o no con anteras y estigma.

El robo de néctar generalmente se ha considerado perjudicial desde el punto de vista reproductor de la planta, puesto que el robador mientras consume el néctar disponible no entra en contacto con anteras y estigma (Inouye, 1983; McDade & Kinsman, 1980; Soper, 1952 citado en Inouye, 1983; Kendall & Smith, 1976). Sin embargo, en algunos casos también se han observado efectos positivos bien como consecuencia de la acción directa del robador: al realizar el agujero en la corola, entra en contacto con anteras y estigmas, funcionando de esta manera como "vector del polen" (Macior, 1966; Navarro *et al.*, 1993; Guitián *et al.*, 1994) o también, debido a que, como sugieren Zimmerman & Cook (1985), como consecuencia de la tasa de robo, los visitantes "legítimos" deberán incrementar las distancias de vuelo en los parches de flores que han sido robadas, mejorando de esta forma la fitness femenina (incremento de la variabilidad genética).

En comparación con la atención que han recibido otros aspectos de las interacciones polinizador-planta, muy poco esfuerzo ha sido dedicado a evaluar la tasa de robo en poblaciones naturales y/o el efecto del robo sobre el nivel de fructificación desde la revisión realizada por Inouye (1983) (ver no obstante McDade & Kinsman, 1980; Willmer & Corbet, 1981; Roubik, 1982; Young, 1983; Zimmerman & Cook, 1985; Ottosen, 1986; Jordano, 1990; Guitián *et al.*, 1993; Navarro *et al.*, 1993; Guitián *et al.*, 1994; Heard, 1994). El objetivo de este trabajo es cuantificar la frecuencia espacial y temporal de este fenómeno en *Petrocoptis grandiflora* y contribuir a esclarecer el efecto que sobre la reproducción de la planta tiene este comportamiento, considerado a menudo perjudicial desde el punto de vista reproductivo. Para ello, se analizan las variaciones interanuales en el robo, las variaciones entre diferentes poblaciones, así como la aportación que estos robadores hacen a la fitness reproductiva femenina.

La planta. Petrocoptis grandiflora Rothm. (Caryophyllaceae) es una planta endémica del noroeste de la Península Ibérica cuya área de distribución, de poco más de 100 km², se limita a unas pocas poblaciones en el Bierzo Occidental (provincias de León y Orense). Se trata de una planta herbácea, perenne de 15-30 cm, con flores de 1-1.5 cm de longitud de color rosáceo-purpúreo, dispuestas en cimas dicótomas terminales (dicasios). El fruto es una cápsula que encierra 4-25 semillas de 1 mm provistas de un pequeño estrofiolo de pelos. La producción de semillas se ve mejorada con las transferencias de polen entre plantas. Sus flores, tubulares, encierran en el fondo del tubo de la corola el néctar que ofrecen como recompensa a los visitantes. Por esta razón los visitantes son polinizadores de trompa larga, a excepción de *Xilocopa violacea*, *Bombus terrestris* y *Bombus jonellus* que actúan como robadores de néctar perforando el tubo de la corola (Navarro, datos sin publicar). Las flores producen cantidades del orden de 0.5 microlitros de néctar en 24 horas (Navarro *et al.*, 1993). La floración comienza a mediados de marzo y termina a mediados de junio. Las semillas están maduras aproximadamente tres semanas después de la fertilización. Las plantas se encuentran en grietas y fisuras de paredones y extraplomos calizos.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio fue llevado a cabo en tres poblaciones que esta especie vegetal tiene en la región del Bierzo, en el noroeste de la Península Ibérica, en un área caracterizada por un mosaico de hábitats que incluye campos cultivados, pequeñas aldeas, paredones calizos, encinares (*Quercus rotundifolia*, *Arbutus unedo* y *Quercus suber*) y comunidades de arbustos de tipo Mediterráneo dominadas por *Cistus ladanifer* en los suelos silíceos o *Cytisus* spp. y Rosaceae espinosas en suelos calcáreos. El clima en esta área es típicamente Mediterráneo.

MÉTODOS

El estudio se llevo cabo durante las primaveras de 1992, 1993 y 1994 en tres poblaciones: Estrecho, Covas y Vilardesilva. Un total de 6508 flores fueron controladas durante la floración y la fructificación contabilizando en cada una de las poblaciones el número de flores robadas, no robadas y anotando si produjeron fruto o no. La determinación en el campo de si las flores han sido robadas o no es sencilla, ya que la incisión hecha por el robador en el cáliz es fácilmente visible.

Análisis estadísticos. El efecto de la población, el año y el robo de néctar sobre la probabilidad de que una flor fructifique o no, fue examinada por el método de "maximum likelihood" utilizando el procedimiento CATMOD con el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1988). Un valor del índice Likelihood no significativo ($p > 0.05$) indica que el modelo propuesto es significativo. Las comparaciones en la tasa de robo entre poblaciones para los tres años se realizaron mediante un análisis de Chi-square con corrección de Yates.

RESULTADOS

El robo de néctar en *Petrocoptis grandiflora* ocurre en todas las poblaciones estudiadas, aunque de forma desigual (Fig. 1). Los resultados del análisis de la varianza Catmod Proc (SAS) muestran que la probabilidad de que una flor haya sido robada, está condicionada por la población, por el año y por la interacción de población y año (Tabla 1). Así por ejemplo, encontramos que si en las poblaciones de Covas y Vilardesilva la tasa de flores robadas en 1992 fue baja, durante los dos siguientes años alcanzó valores superiores al 50 % de las flores, mientras que en la población de Estrecho que fue la más robada en 1992, se observó la tasa de robo más baja el año siguiente (Fig. 1). En el cómputo de los tres años de estudio la tasa de robo en la población de Estrecho (28.5 %, $n = 2220$), fue significativamente inferior a la observada en las poblaciones de Covas (44.2 %, $n = 2156$) y Vilardesilva (43.8 %, $n = 2132$) ($\chi^2 = 54.2$, $p < 0.0001$ para Estrecho-Covas; $\chi^2 = 52.2$, $p < 0.0001$ para Estrecho-Vilardesilva; $\chi^2 = 0.01$, $p = 0.9236$ para Covas-Vilardesilva).

Por otro lado la probabilidad de que una flor fructifique se ve mejorada significativamente con el efecto del robo (Tabla 2). El nivel de fructificación también es dependiente de la población, del año y de la interacción de estas dos variables.

DISCUSIÓN

La recompensa que ofrece *Petrocoptis grandiflora* a sus visitantes es néctar de una concentración elevada. El sistema de reproducción y la estructura de la flor de *P. grandiflora* indican que la flor está adaptada a la polinización por visitantes con una proboscide suficientemente larga como para alcanzar el néctar que se encuentra en el fondo del tubo de la corola (Navarro *et al.*, 1993). Sin embargo, también sufre las visitas de tres especies de abejorros robadores de néctar.

Varios estudios de robo de néctar han señalado que este tipo de visitantes, ocasionalmente pueden actuar también como polinizadores al entrar en contacto con los órganos sexuales de las flores durante el robo (Macior, 1966; Navarro *et al.*, 1993; Guitián *et al.*, 1994). Además se han documentado diferentes efectos del robo de néctar en la producción de semillas (Inouye, 1983), así como variaciones interanuales en estos efectos (Hawkins, 1961).

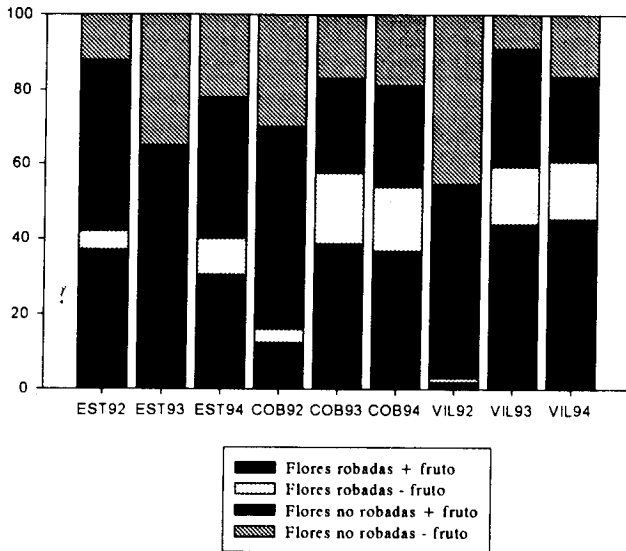


Fig. 1. Frecuencia relativa de a) flores robadas productoras de fruto, b) flores robadas no productoras de fruto, c) flores no robadas productoras de fruto y d) flores no robadas no productoras de fruto en cada una de las tres poblaciones de *Petrocoptis grandiflora* estudiadas (Estrecho, Cobas y Vilardeasilva) durante tres años (1992, 1993 y 1994).

Tabla 1. Efecto de la población y el año de muestreo en la probabilidad de que una flor de *Petrocoptis grandiflora* esté robada o no.

Source	Df	Chi-square	Prob.
Intercepto	1	353.77	0.0000
Población	2	105.50	0.0000
Año	2	427.90	0.0000
Población * Año	4	444.64	0.0000
Likelihood ratio	0		

Tabla 2. Efecto de la población, el año y el robo, en la probabilidad de que una flor de *Petrocoptis grandiflora* fructifique.

Source	Df	Chi-square	Prob.
Intercepto	1	577.23	0.0000
Población	2	23.26	0.0000
Año	2	12.31	0.0021
Flor robada	1	33.63	0.0000
Población * Año	4	72.32	0.0000
Likelihood ratio	6	6.98	0.3227

De este estudio se deduce que el robo de néctar tiene un efecto positivo sobre la probabilidad de fructificación de las flores durante los tres años y en las tres poblaciones. Soper (1952, citado en Inouye, 1983) y Kendall & Smith (1976), sugieren que el robo de néctar en flores autocompatibles, puede mejorar la polinización simplemente como consecuencia del movimiento provocado por el robador en las flores. Sin embargo, aunque en este trabajo sólo se presentan los valores de fructificación, el número de semillas obtenido en las flores robadas es similar al observado tras realizar polinizaciones cruzadas (xenogamia) (Navarro, datos sin publicar). Estos datos sugieren que la fructificación en las flores robadas de esta especie se produce principalmente como consecuencia de cruces xenógamos. Efectos positivos del robo de néctar sobre la fructificación ya han sido mostrados también por otros autores, con diferentes interpretaciones. Así, Free & Butler (1959), y posteriormente Hawkins (1961), sugieren que las flores al ser robadas hacen accesible el néctar a las abejas (*Apis mellifera*) y éstas al ser atraídas por el néctar recolectarán también el polen, efectuando de esta manera la polinización; Heinrich & Raven (1972) postulan que al haber flores robadas los polinizadores "legítimos" visitarán mayor número de flores para poder mantener sus requerimientos energéticos. Finalmente, Macior (1966), Navarro *et al.*, (1993) y Guitián *et al.*, (1994) atribuyen el incremento en el nivel de fructificación observado en las flores robadas, al hecho de que el robador contacta con las partes sexuales de la flor mientras aterriza y realiza el agujero en la corola. En este estudio, las observaciones muestran que las tres especies de visitantes florales robadores de néctar en *Petrocoptis grandiflora*, extraen el néctar colocándose en posición invertida a la dirección del tubo floral y apoyando, a menudo, la parte inferior del abdomen sobre estambres y estigma de la flor. Este comportamiento facilita el que se produzca la transferencia de polen entre su cuerpo y el estigma de la flor que visita, o entre anteras y estigmas en la misma flor, con lo cual queda asegurada la transferencia de polen.

Además existen variaciones en el porcentaje de flores robadas, tanto entre poblaciones como entre años. Ambos efectos pueden ser en principio, atribuibles a la abundancia local y anual de los robadores *Xylocopa violacea*, *Bombus terrestris* y *Bombus jonellus*, así como al ritmo de actividad de dichos robadores. Así, el porcentaje de flores robadas en la población de Estrecho para los tres años es inferior al observado en las otras dos poblaciones (Fig. 1). Mientras que en las poblaciones de Covas y Vilardeasilva el robo corre a cuenta de *Bombus terrestris* y *Bombus jonellus*. En la población de Estrecho no se han registrado visitas de estos dos abejorros, siendo *Xylocopa violacea* el robador observado (Navarro, datos sin publicar).

AGRADECIMIENTOS

Durante la elaboración de este trabajo Luis Navarro disfrutó de una beca para Formación de Personal Investigador del Gobierno Vasco. El trabajo de campo estuvo financiado por los proyectos XUGA-20313B92 de la Xunta de Galicia y PB90-0762 de la DGICYT.

BIBLIOGRAFÍA

- Barrows, E. M. 1980. Robbing of exotic plants by introduced carpenter and honeybees in Hawaii, with comparative notes. *Biotropica*, 12: 23-29.
- Free, J. B. & C. G. Butler. 1959. *Bumblebees*. Collin. London, England.
- Guitián, P., J. Guitián & L. Navarro. 1993. Pollen transfer and diurnal versus nocturnal pollination in *Lonicera etrusca*. *Acta Oecologica*, 14: 219-227.

- Guitián, J., J. M. Sánchez & P. Guitián. 1994. Pollination ecology of *Petrocoptis grandiflora* Rothm. (Caryophyllaceae); a species endemic to the north-west part of the Iberian Peninsula. Bot. J. Linn. Soc., 115: 19-27.
- Hawkins, R. P. 1961. Observations on the pollination of red clover by bees. I. The yield of seed in relation to the numbers and kinds of pollinators. Ann. Appl. Biol., 49: 55-65.
- Heard, T. A. 1994. Behaviour and pollinator efficiency of stingless bees and honey bees on macadamia flowers. J. Apic. Res., 33: 191-198.
- Heinrich, B. & P. H. Raven. 1972. Energetics and pollination ecology. Science, 185: 747-756.
- Inouye, D. W. 1983. The ecology of nectar robbing. pp: 153-173. In: Bentley, B., & T. Elias (Eds.). The biology of nectaries. Columbia University Press, New York.
- Jordano, P. 1990. Biología de la reproducción de tres especies del género *Lonicera* (Caprifoliaceae) en la Sierra de Cazorla. Anal. Jardín Bot. Madrid, 48: 31-52.
- Macior, L. W. 1966. Foraging behavior of *Bombus* (Hymenoptera: Apidae) in relation to *Aquilegia* pollination. Amer. J. Bot., 53: 302-309.
- McDade, L. A. & S. Kinsman. 1980. The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird-pollinated plant species. Evolution, 34: 944-958.
- Navarro, L., J. Guitián & P. Guitián. 1993. Reproductive biology of *Petrocoptis grandiflora* Rothm. (Caryophyllaceae): a species endemic to northwest Iberian Peninsula. Flora, 188: 253-261.
- Ottosen, C. O. 1986. Pollination ecology of *Lonicera periclymenum* L. in EN Zealand, Denmark: floral development, nectar production and insect visits. Flora, 178: 271-279.
- Roubik, D. W. 1982. The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. Ecology, 63: 354-360.
- SAS Institute, 1988. SAT/STAT *User's guide*. Release 6.03 Edition. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Willmer, P. G. & S. A. Corbet. 1981. Temporal and microclimatic partitioning of the floral resources of *Justicia aurea* amongst a concourse of pollen vectors and nectar robbers. Occologia, 51: 67-78.
- Young, A. M. 1983. Nectar and pollen robbing of *Thunbergia grandiflora* by *Trigona* bees in Costa Rica. Biotropica, 15: 78-80.
- Zimmerman, M. & S. Cook, 1985. Pollinator foraging, experimental nectar-robbing and plant fitness in *Impatiens capensis*. Amer. Mid. Nat., 113: 84-91.