

BIOLOGÍA FLORAL DE *PITCAIRNIA NUBIGENA* (BROMELIACEAE) EN UNA SELVA NUBLADA ANDINA: II. FENOLOGÍA Y DISPONIBILIDAD DE NÉCTAR PARA LOS VISITANTES FLORALES

FLORAL BIOLOGY OF *PITCAIRNIA NUBIGENA* (BROMELIACEAE) IN AN ANDEAN CLOUD FOREST: II. PHENOLOGY AND NECTAR AVAILABILITY FOR FLORAL VISITORS

Roxiris A. Azuaje R. y María Elena Naranjo^{1,*}

¹Laboratorio de Ecología Animal A, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela. *E-mail: mnaranjo@ula.ve

RESUMEN

La mayoría de las Bromeliaceae son polinizadas por colibríes, constituyendo un recurso alimentario importante para las aves nectarívoras en los ecosistemas que habitan. *Pitcairnia nubigena* es una Bromeliaceae terrestre, endémica de la Cordillera de los Andes venezolanos. Estudiamos la fenología floral y la disponibilidad de néctar de *P. nubigena* para sus visitantes florales en un ecosistema intervenido de selva nublada andina, evaluando la producción anual de inflorescencias, número de flores por inflorescencia y producción de néctar. *P. nubigena* presentó un patrón de floración sostenido en el año, con 1-2 inflorescencias sincrónicas por planta y un máximo de 49 ± 20 flores por inflorescencia. El néctar fue producido fundamentalmente durante las primeras doce horas de antesis, en concentración de $14,6 \pm 3,8\%$, con volumen acumulado de $33,9 \pm 23,4 \mu\text{l}$. La disponibilidad de néctar mostró un patrón mensual variable, con 0 a $9572 \mu\text{l}$ por mes por cada 100 plantas y estuvo definido por la constante producción de flores y por la asincronía en la maduración de las inflorescencias. Las aves nectarívoras podrían estar explotando permanentemente este recurso y complementándolo con la producción de otras plantas ornitofílas de floración puntual en la localidad.

Palabras claves: Andes, disponibilidad de recursos, floración, ornitofilia, Venezuela

ABSTRACT

Most Bromeliaceae are pollinated by hummingbirds constituting an important food resource for nectarivorous birds in the ecosystems that they inhabit. *Pitcairnia nubigena* is a terrestrial Bromeliaceae, endemic of the Venezuelan Andean range. *P. nubigena*'s floral phenology and nectar availability for their floral visitors were studied in a disturbed Andean cloud forest, evaluating inflorescence annual production, flower numbers by inflorescence, and nectar production. *P. nubigena* presented a continuous flowering pattern throughout the year, with 1-2 synchronic inflorescences per plant, and 49 ± 20 flowers per inflorescence. Nectar was mostly produced during the first twelve hours of anthesis, in concentrations of $14.6 \pm 3.8\%$ and accumulated volume of $33.9 \pm 23.4 \mu\text{l}$. Nectar availability showed a variable monthly pattern with 0 to $9572 \mu\text{l}$ per month per every 100 plants and was defined by a constant flower production and asynchrony in inflorescence maturation. Nectarivorous birds could be exploiting permanently this resource and complementing it with the production by other ornithophilic plants with specific local flowering patterns.

Key words: Andes, flowering, ornithophily, resources availability, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Pitcairnia nubigena Planch. & Linden es una planta terrestre de la Familia Bromeliaceae, endémica para la Cordillera de los Andes venezolanos, capaz de habitar selvas nubladas, subpáramos y páramos en una franja altitudinal de 1800 a 4000 msnm (Oliva-Esteva y Steyermark 1987, Hornung 1998, Hornung y Gaviria 2013, Morillo *et al.* 2009). El conocimiento actual sobre esta especie es fundamentalmente taxonómico, botánico y biogeográfico (Smith y Downs 1974, Oliva-Esteva y Steyermark 1987, Morillo *et al.* 2009, Hornung 1998, Hornung y Gaviria 2013), y poco se conoce acerca de su reproducción y ecología.

Dentro de la Familia Bromeliaceae existen diversos modos de polinización y dispersión de semillas (Hornung 1998, Carranza y Estévez 2008, Morillo *et al.* 2009), aunque la gran mayoría de sus especies son polinizadas por colibríes, los cuales se ven atraídos por los vistosos colores de las inflorescencias y por la presencia de abundante néctar (Pellmyr 2002, Cronk y Ojeda 2008). Otros polinizadores también referidos en las Bromeliaceae son murciélagos, mariposas, abejas y escarabajos (Moreira *et al.* 2006). Los caracteres ornitófilos descritos en las flores de *P. nubigena* permiten la atracción de aves nectarívoras pertenecientes a la Familia Trochilidae (Colibríes) y a la Familia Thraupidae (Pinchaflores) como *Adelomyia melanogenys*, *Coeligena torquata*, *Heliangelus mavors*, *Colibri coruscans*, *Agelaiocercus kingi* y *Diglossa albilatera* (Azuaje y Naranjo 2013). Ambos grupos de aves nectarívoras se han registrado visitando otras especies de plantas ornitófilas localizadas en selvas nubladas venezolanas (Valois-Cuesta y Novoa-Sheppard 2006, Betancourt 2009, Bastidas 2012).

Las flores que son visitadas por aves tienden a producir una gran cantidad de néctar diluido y fluido (Cronk y Ojeda 2008), cuya concentración de sacarosa puede variar entre 16 y 40% (Stromberg y Jhonsen 1990, McDade y Weeks 2004), aunque también puede contener otros azúcares como glucosa y fructosa (Hainsworth y Wolf 1976). Sin embargo, el néctar es un recurso que se encuentra restringido espacial y temporalmente (Carranza y Estévez 2008) y su disponibilidad puede variar con el grado de sincronía en la floración de las diferentes plantas, la tasa de producción de las flores por inflorescencia, el tamaño de las flores y la tasa de producción de néctar de las flores (Stiles

1975, Nicolson y Thornburg 2007).

La evaluación de la disponibilidad de recursos ofrecidos por las plantas requiere de estudios fenológicos que detecten los periodos de mayor y menor abundancia de flores y frutos y la manera en la que estas variaciones afectan los patrones de migración, comportamiento y frecuencia de visita de los visitantes florales (Levey y Stiles 1992, Ortiz 2000, Dias *et al.* 2007, Ramírez *et al.* 2007). A medida que los visitantes acceden a los recursos ofrecidos por las plantas (néctar, agua, polen, resinas, esencias y aceites), estas visitas permiten incrementar la efectividad en el transporte de polen y promover la polinización cruzada entre las plantas de una misma especie (Pellmyr 2002). A pesar de la importancia ecológica de la disponibilidad de recursos, la dificultad implícita en la estimación de este parámetro probablemente ha conducido a la escasez de trabajos de investigación en el área. En este trabajo nos proponemos evaluar la fenología floral de *Pitcairnia nubigena*, su producción de néctar y estimar la disponibilidad de néctar para los visitantes florales en una selva nublada intervenida de Los Andes de Venezuela, en el marco de un proyecto que persigue contribuir al conocimiento ecológico de esta especie y cuyos primeros resultados han sido presentados por Azuaje y Naranjo (2013).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La localidad de estudio se ubica en la Estancia La Bravera, 10 km SE de La Azulita, Municipio Campo Elías, Estado Mérida, Venezuela (coordenadas 8°38'29" N 71°23'00" W), a 2357 msnm. La unidad ecológica corresponde a la selva nublada montana alta (Ataroff y Sarmiento 2003) que en el caso de La Bravera ha sido intervenida por la extracción de especies maderables y el enriquecimiento con especies ornamentales autóctonas, teniendo al menos 50 años de recuperación. Una descripción más detallada del área de estudio puede consultarse en Azuaje y Naranjo (2013).

Métodos

Fenología floral

Entre los meses de febrero de 2011 y febrero de 2012, contamos el número de plantas con inflorescencias de un conjunto de 265 a 575 plantas presentes en diferentes recorridos dentro

de la localidad. A lo largo del año, mantuvimos el conteo sobre el mismo conjunto de plantas (265), aunque ampliamos el muestreo durante algunos de los meses sucesivos hasta llegar a 575. Construimos un histograma de frecuencias para mostrar el patrón mensual de floración de la especie.

Seleccionamos y marcamos 92 plantas visiblemente separadas entre sí para evitar incluir clones en el muestreo. Cada 10 a 15 días contamos el número de inflorescencias producidas por cada una. Seleccionamos 38 inflorescencias provenientes de plantas diferentes con al menos una flor en antesis y contamos en cada una de ellas el número de botones florales, flores en pre-antesis, flores marchitas y número de pedicelos sin perianto. Adicionalmente, contamos el número de flores en antesis simultánea por inflorescencia, como un reflejo de la disponibilidad de néctar de las plantas en un momento dado (Stiles 1975).

Producción de néctar

Excluimos 15 flores en preantesis empleando mallas de tul con orificio de 0,14 mm de diámetro, un tamaño suficiente como para evitar el ingreso del pico de las aves y de algunos insectos. Una vez en antesis, realizamos colectas de néctar utilizando capilares de 80 μ l (Kearns e Inouye 1993) sólo dos veces al día (0600h y 1800h) para minimizar la manipulación de las flores y evitar que daños internos por la introducción repetida de los capilares provocaran el cese de la producción de néctar. Adicionalmente, medimos la concentración de néctar con un refractómetro de campo Bellingham + Stanley 45–81. Aplicamos una prueba t de Wilcoxon para evaluar diferencias entre la producción de néctar entre los días de antesis (Zar 1999, SPSS 1993).

Para determinar si la remoción de néctar favorece su producción, extrajimos el néctar en 12 flores en antesis previamente excluidas, a las 0600h y luego medimos la cantidad producida hasta las 1800h del primer día de antesis. Aplicamos una prueba U de Mann-Whitney para evaluar las diferencias en el volumen y la concentración obtenidos a las 1800h en estas flores con remoción respecto a las flores medidas por el tratamiento anterior (Zar 1999, SPSS 1993).

Disponibilidad de néctar para los visitantes florales

Número de inflorescencias maduras (I_M): Contamos

el número de plantas con inflorescencias nuevas registradas cada mes y proyectamos el momento en el que alcanzarían la madurez, tomando en cuenta que el tiempo que transcurre entre la aparición de las inflorescencias y la antesis de las flores es de 87 días (Azuaje y Naranjo 2013), con lo cual la producción de néctar ocurre alrededor de tres meses después de que se detectan nuevas inflorescencias inmaduras. Puesto que una planta produce en promedio 1,2 inflorescencias, multiplicamos el número de plantas con nuevas inflorescencias por este valor. Debido a que el tipo de datos colectado correspondió al número de plantas con inflorescencias para una proporción particular de plantas chequeadas cada mes (entre 265 y 575), expresamos la I_M como el número de inflorescencias maduras producidas por cada 100 plantas.

Número de flores por inflorescencia que alcanzan la antesis (F): Calculamos el número promedio de botones florales y flores que permanecen vivos en las inflorescencias una vez que sus botones basales alcanzaron la antesis (F). Esto da una aproximación del número de flores que llegarán a la madurez y que efectivamente producirán néctar.

Disponibilidad de recursos: Calculamos la disponibilidad mensual de recursos (DR_m) generada por *P. nubigena* mediante la siguiente relación: $DR_m = I_M * F * V_{Nf}$, donde DR_m queda expresada como el volumen de néctar (en μ l) producido en un mes por cada 100 plantas de *P. nubigena* y V_{Nf} corresponde al volumen de néctar producido por flor.

Este parámetro DR_m pretende expresar en una medida la cantidad de néctar que la especie produce durante un mes en la población estudiada, y cuya cantidad es potencialmente utilizable por los visitantes nectarívoros. Sin embargo, al no contar con ningún parámetro demográfico para la población de *P. nubigena* en estudio, como el tamaño o la densidad poblacional, la disponibilidad mensual de recursos queda como una función del número de plantas, en este caso por cada 100 plantas. La medida tiene la ventaja de responder a un cálculo sencillo y ser comparable con la de otras poblaciones y otras especies ornitófilas.

Para comparar la disponibilidad de recursos generada por *P. nubigena* y algunas especies de Bromeliaceae ornitófilas estudiadas por Wendt *et al.* (2002) y Siqueira y Machado (2001), empleamos el número promedio total de flores maduras producidas por inflorescencia (F),

el número de flores en antesis sincrónica por inflorescencia (Fa) y el volumen de néctar total (en μl) producido por una flor (V_{NF}) y aplicamos las siguientes relaciones:

$DR_t = Fa * V_{NF}$, donde DR_t es la disponibilidad de recursos instantánea expresada en μl de néctar producidos por una inflorescencia al mismo tiempo. $DR_{if} = F * V_{NF}$, donde DR_{if} es la disponibilidad de recursos por inflorescencia, expresada en μl de néctar. La diferencia entre DR_t y DR_{if} se debe a la madurez secuencial de las flores desde la base hasta el ápice del escapo, con sólo 3 flores maduras simultáneamente.

RESULTADOS

Fenología floral

Encontramos una floración sostenida de *P. nubigena* a lo largo de todo el año, con 1 a 4 plantas con al menos una inflorescencia cada mes. Sin embargo, no observamos una floración masiva de la población, ya que en ninguno de los

meses de muestreo la floración logró alcanzar ni siquiera la mitad de las plantas registradas (Figura 1). Obtuvimos la mayor proporción de plantas con inflorescencias en los meses de mayo, junio y julio con un 8,3; 8,5 y 8,0% respectivamente y la menor proporción en los meses de abril y diciembre con 1,2 y 1,6% (Figura 1). Aunque no realizamos el seguimiento fenológico para el mes de enero del 2012, no encontramos indicios de inflorescencias marchitas en el mes de febrero de 2012 que pudiesen indicar que durante el mes de enero hubo floración.

Sólo el 15% de las plantas produjo nuevas inflorescencias durante los muestreos. Cada planta produjo $1,2 \pm 0,4$ inflorescencias simultáneas, con un máximo de 2 y un mínimo de 1 inflorescencia. Una misma planta podía presentar inflorescencias con botones florales y flores de distintas fenofases, infrutescencias e inclusive escapos secos sin flores o semillas. Esta especie puede llegar a producir 49 ± 20 botones por inflorescencia, con 3 ± 1 flores en antesis sincrónica, lo cual indica que, en un

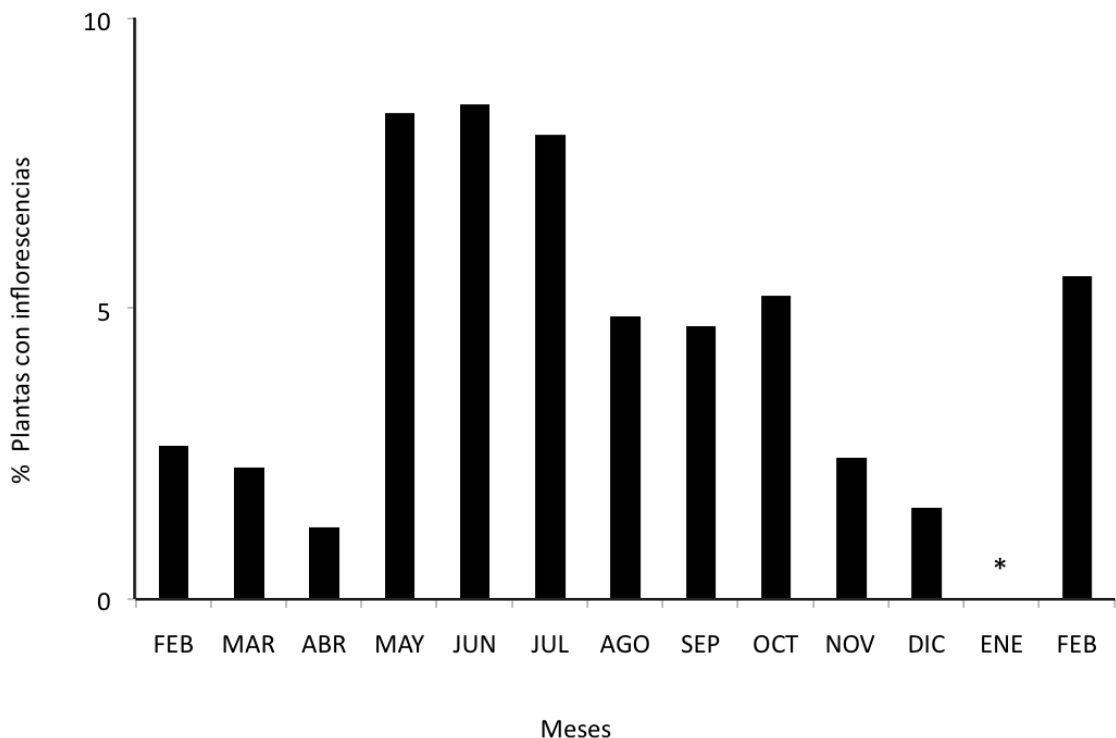


Figura 1. Proporción mensual de plantas de *P. nubigena* con inflorescencias en la selva nublada de la Estancia La Bravera entre febrero 2011 y febrero 2012. Asterisco indica ausencia de muestreo.

momento dado, sólo el 6,1% de las flores está disponible para los visitantes florales. De hecho, para el conjunto de inflorescencias evaluadas en este trabajo, el 40,8% de la producción de flores correspondió a pedicelos sin flores y el 59,2% a botones florales y flores vivas. El número promedio de botones florales en la inflorescencia cuando las flores de la base del escapo alcanzan la antesis fue de $33,2 \pm 17,5$.

Producción de néctar

A medida que transcurrió el tiempo de antesis de las flores, disminuyó la producción de néctar secretado, hasta cesar al finalizar el segundo día de antesis (Figura 2a). El néctar extraído de las flores alcanzó un volumen de $33,85 \pm 23,42 \mu\text{l}$, con un máximo de producción de $17,57 \pm 10,83 \mu\text{l}$ a las 0600 h del primer día de antesis y un volumen mínimo de $0,91 \pm 1,84 \mu\text{l}$ a las 0600 h del segundo día de antesis. A las 1800 h de este mismo día, no registramos producción de néctar en las flores y la mayoría de estas se encontraron cerradas y marchitas. La máxima producción acumulada fue de $33,90 \mu\text{l}$ para las primeras horas del segundo día de antesis. Además de ello, hubo diferencias significativas en el volumen secretado inicialmente (0600 h) por las flores en ambos días de antesis ($t=-3,233$; $P<0,05$).

El néctar producido en las flores de *P. nubigena* tuvo una concentración promedio de $14,64 \pm 3,78$ % Brix, con un valor máximo alcanzado de $16,94 \pm 2,88$ % Brix a las 0600 h del primer día de antesis y un valor mínimo de $13,67 \pm 2,89$ % Brix a las 1800 h del primer día de antesis (Figura 2b). Con respecto a la concentración de néctar, no hubo diferencias significativas entre el néctar producido a las 0600 h en ambos días de antesis ($t=-0,405$; $P>0,05$). El efecto de la remoción inicial de néctar en las flores de *P. nubigena* no afectó el volumen total producido ($t=-1,028$; $P>0,05$); sin embargo, ocasionó una disminución en su concentración desde $18,10 \pm 4,41$ a $12,22 \pm 3,42$ % Brix ($t=-2,500$; $P<0,05$).

Disponibilidad de néctar para los visitantes florales

La disponibilidad mensual de recursos producidos por *P. nubigena* resultó ser muy variable a lo largo del año (Figura 3) y mostró un patrón desfasado con respecto al patrón de fenología floral. Encontramos la mayor disponibilidad de néctar para los visitantes florales en los meses

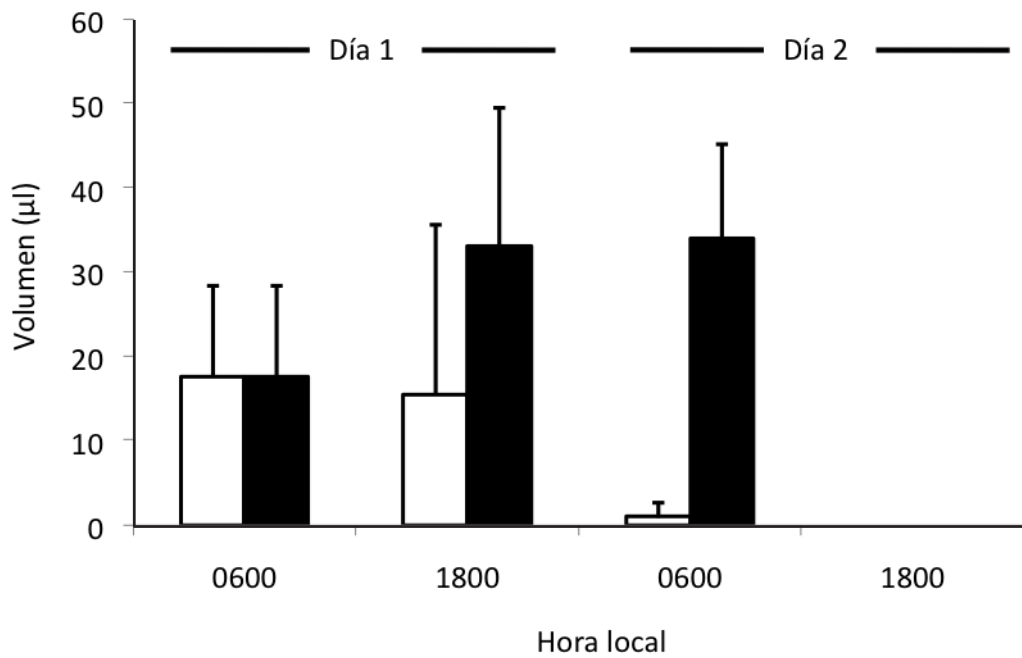
de agosto y mayo con 9572 y 7100 μl de néctar producido por cada 100 plantas, respectivamente, mientras que durante los meses de junio, julio y abril, no registramos producción de néctar en las inflorescencias, ya que ninguna de ellas había alcanzado la madurez.

DISCUSIÓN

Fenología floral

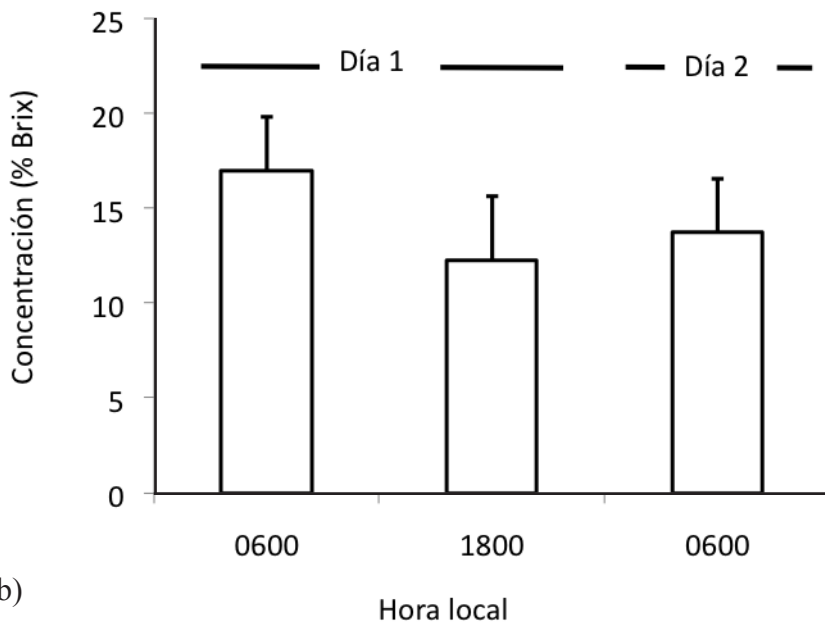
La floración registrada en *P. nubigena* fue sostenida a lo largo de la mayor parte del año, pero no ocurrió de manera masiva, pues la mayoría de las plantas permanecieron vegetativas y menos del 9% mostró inflorescencias simultáneas cada mes. Este patrón específico no coincide con el patrón de floración general en las Bromeliaceae, que suele presentarse durante un periodo al año y extenderse por algunos días (Smith y Downs 1974, Machado y Semir 2006). Una floración sostenida como la de *P. nubigena* podría ser ventajosa al mantener la disponibilidad de flores por más tiempo e incrementar las probabilidades de reproducción a lo largo del año, a la vez que podría disminuir el costo energético en la producción de una menor cantidad de inflorescencias mensualmente. Sin embargo, la asincronía en la floración podría constituir una desventaja al disminuir la probabilidad de intercambio génico entre los individuos de la población (Roldan y Martínez 2000).

Por otra parte, sólo el 15% de las plantas observadas produjo inflorescencias durante los muestreos y dado que en años recientes anteriores parece haber ocurrido una floración masiva en estas plantas (Obs. Pers.), esto podría indicar que la especie tiene un patrón reproductivo superior a un año y/o que la floración está respondiendo a factores ambientales que tienen variación interanual. Algunas especies de Bromeliaceae registran su floración durante el periodo de máximas precipitaciones (Machado y Semir 2006), aunque en general son varios los factores climáticos capaces de estimular la floración, como temperatura y humedad relativa, entre otros asociados con la llegada de las lluvias (Roldan y Martínez 2000). Aunque no podemos descartar a la lluvia como el factor disparador de la floración, puesto que los datos de precipitación disponibles provienen sólo del lapso 1964 - 1997, la mayor producción de inflorescencias durante los meses de mayo, junio y julio no coincide



a)

□ Producción horaria ■ Producción acumulada



b)

Figura 2. Patrón de producción de néctar de las flores de *P. nubigena* en la selva nublada de la Estancia La Bravera, edo. Mérida, Venezuela. a. Volumen. b. Concentración.

exactamente con el primer pico de máximas precipitaciones reportado para la zona (Engwald 1999). Este desfase entre el periodo de máximas precipitaciones y la máxima floración podría ser generado por el lapso de 3 meses que requieren las inflorescencias para alcanzar la madurez (Azuaje y Naranjo 2013) y la antesis de las primeras flores. De acuerdo a nuestros resultados, *P. nubigena* produjo más de una inflorescencia por planta, siendo lo más frecuente entre las Bromeliaceae la producción de una sola (Siqueira y Machado 2001, Wendt *et al.* 2002), aunque ocurren excepciones como en el caso de *Tillandsia complanata* que puede presentar varias inflorescencias axilares (Hornung 2011). Existe la posibilidad de que las inflorescencias sincrónicas de *P. nubigena*, en realidad correspondan a la reproducción de más de un individuo, ya que su forma de crecimiento, policárpico y en un simpodio tipo macolla, donde los brotes que dan lugar a los vástagos son ramificaciones subterráneas (Hornung 1998), dificulta la separación de individuos por observación en el campo. Si este fuera el caso, sería la razón para obtener un promedio de inflorescencias ligeramente mayor a la unidad. Cada inflorescencia de *P. nubigena* produjo 33,2 botones que tardaron de 2 a 3 semanas para alcanzar la antesis y marchitar. Otras especies de Bromeliaceae como *Pitcairnia heterophylla* requieren de 20 a 25 días para completar la antesis de todos sus botones florales, mientras que en otras como *Aechmea bracteata* la antesis continúa ocurriendo transcurridos los 80 días (Smith y Downs 1974). Estas variaciones pueden ocurrir tanto intra como interespecíficamente y podrían deberse al número de botones presentes en cada inflorescencia y a su complejidad. Así, aquellas inflorescencias con un mayor número de botones florales requerirán de un mayor tiempo para alcanzar la marchitez de todas sus flores. Por ejemplo, *Aechmea beeriana* produce $95,4 \pm 48$ botones por inflorescencia, tomándole 31,5 días para que todos sus botones alcancen la antesis y marchiten (Nara y Webber 2002), tiempo superior al registrado en las inflorescencias de *P. nubigena*.

Producción de néctar

La producción de néctar en las flores de *P. nubigena* mostró un pico durante las 12 horas iniciales de antesis, con una máxima cantidad en las primeras

horas de la mañana. Una vez iniciada la antesis, las flores poseían completa madurez de sus estructuras reproductivas. La oferta simultánea de polen y néctar constituye una adaptación evolutiva que permite incrementar el número de ocasiones en las cuales los polinizadores transportan efectivamente el polen (Fabbri y Valla 1998), por lo que parece ser una estrategia común en las flores productoras de néctar (Velásquez e Imery 2008, Ángel *et al.* 2011). Más aun, hay evidencias que indican que la actividad de los visitantes florales (polinizadores y robadores) se incrementa en las horas del día de mayor disponibilidad de néctar en las flores (Gill 1988, Navarro 1999, Lasso y Naranjo 2003, Valois-Cuesta y Novoa-Sheppard 2006).

La producción de néctar disminuyó conforme avanzó el tiempo de antesis y pudimos constatar que la mayoría de las flores no secretaron néctar durante el segundo día de apertura. Ello podría ser ventajoso, puesto que permite mantener las estructuras atrayentes para los polinizadores potenciales, reduciendo el costo energético de producir néctar, dejando abierta la posibilidad de polinización por algún ave nectarívora en busca de alimento, tal como lo han sugerido Ashman y Schoen (1997). De esta manera, los visitantes florales podrían ser atraídos por decepción sin recompensa (Pellmyr 2002), fenómeno que se ha observado en otras especies de Bromeliaceae como *Billbergia amoena*, en la cual sólo unas pocas flores por cada individuo producen néctar. Puesto que los polinizadores usualmente no distinguen entre las flores vacías y las llenas, visitan ambos tipos (Machado y Semir 2006), produciéndose un efecto similar al generado por el patrón blanco bonanza descrito por Feinsinger (1983).

Nicolson y Thornburg (2007) indican que la producción de néctar en las flores puede variar con respecto a la edad de la planta; aquellas plantas más viejas producen menores cantidades de néctar. Del mismo modo, la tasa de secreción de néctar podría variar con respecto al tiempo de antesis de las flores, secretando paulatinamente menor cantidad de néctar hasta alcanzar su marchitez. Este patrón de secreción ha sido registrado en otras especies de plantas ornitófilas como *Macleania bullata* (Ericaceae) (Navarro 1999).

Los experimentos de remoción inicial de néctar indicaron que las flores de *P. nubigena* producen néctar a una menor concentración luego de su remoción sin afectar el volumen. Ordano y Ornelas

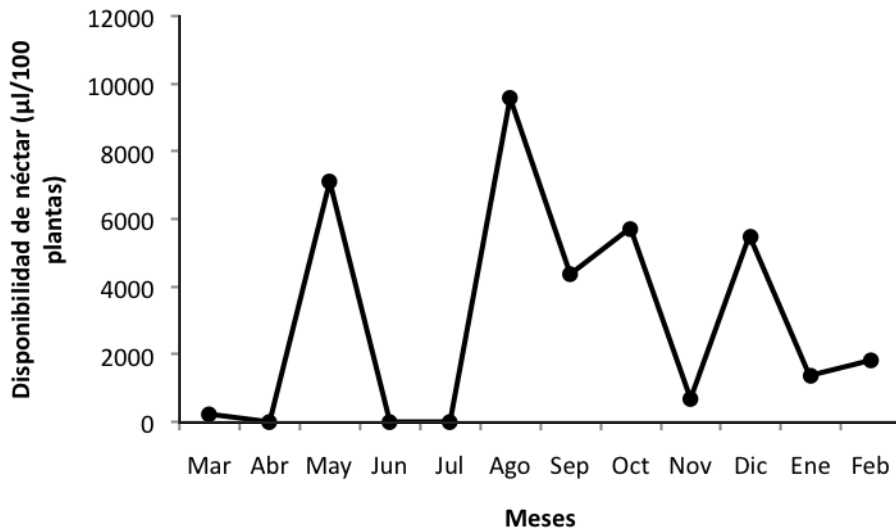


Figura 3. Disponibilidad mensual de recursos producida por *P. nubigena* en la selva nublada de la Estancia La Bravera, edo. Mérida, Venezuela. Nota: en los meses de abril, junio y julio no hubo inflorescencias maduras.

(2004), señalan que en aquellas especies de hábitats húmedos se ha observado más reposición de néctar que en las especies de hábitats secos, ya que el agua no constituye un factor limitante para la sobrevivencia de las plantas en estos ambientes. Por asociación, *P. nubigena* estaría en capacidad de producir néctar adicional luego de su remoción, ya que habita en una unidad ecológica que dispone de una alta nubosidad y humedad relativa en el ambiente (Ataroff y Sarmiento 2003).

Ahora bien, ya que la producción de néctar requiere de una inversión energética en las plantas (Pacine *et al.* 2003), disminuir la cantidad de azúcares secretados en el néctar sin afectar el volumen, podría constituir una estrategia que permite mantener la recompensa para los visitantes florales, incrementar sus probabilidades de polinización y reducir los costos energéticos de la producción de néctar adicional. Este fenómeno también ha sido observado en otras especies de Bromeliaceae como *Tillandsia multicaulis* sometidas a experimentos de remociones sucesivas de néctar (Ordano y Ornelas, 2004). Algunos estudios indican que la producción de néctar adicional en las flores, y por ende una mayor inversión energética, puede tener efectos negativos al disminuir producción de frutos y afectar la germinación de las semillas de las plantas (Ashman y Schoen 1997, Ordano y Ornelas 2004).

Las flores de *P. nubigena* produjeron $33,85 \pm 23,42$ µl de néctar, aproximadamente la mitad del volumen que la especie congénérica *P. imbricata* es capaz de producir. La especie *P. imbricata* produce 62,5 µl de néctar (Hornung 2006), posiblemente porque el mayor tamaño de las corolas permite una mayor capacidad de almacenamiento (Hornung 2006, Arizmendi y Ornelas 1990). Por otro lado, la concentración del néctar secretado por las flores de *P. nubigena* de 14,6% queda dentro del rango de 11,9 a 18,8% encontrado en otras especies ornitófilas como *P. imbricata* (Bromeliaceae), *Hamelia patens* (Rubiaceae), *Palicourea demissa* (Rubiaceae) y *Psammisia hookeriana* (Ericaceae) (Hornung 2006, Lasso y Naranjo 2003, Valois-Cuesta y Novoa-Sheppard 2006, Bastidas 2012).

Disponibilidad de néctar para los visitantes florales

Las plantas de *P. nubigena* produjeron néctar durante la mayoría de los meses del año, aunque siguiendo un patrón irregular. Esta disponibilidad de néctar es una consecuencia del patrón de floración continuo registrado en esta especie, ya que las plantas tienen la capacidad de producir inflorescencias que maduran de forma asincrónica, generando un patrón alternado de floración entre las plantas que constituyen la población. Sin embargo, el patrón de disponibilidad de néctar muestra un

desfase temporal con relación al patrón de floración debido a que transcurren aproximadamente 87 días para la maduración de las inflorescencias, desde que se detecta su aparición hasta el inicio de la producción de néctar (Azuaje y Naranjo 2013). Este patrón casi continuo de disponibilidad podría ser ventajoso, ya que permitiría suministrar néctar a lo largo del año a un amplio espectro de especies nectarívoras, tanto residentes como migratorias, incrementando así las oportunidades de reproducción de *P. nubigena*. Estudios de floración en una selva nublada colombiana han encontrado que el ensamblaje de plantas ornitófilas presenta una floración continua, lograda a través de la alternancia en la floración de las diferentes especies que la componen (Parada *et al.* 2012), lo que garantiza la disponibilidad de néctar durante todo el año para las aves nectarívoras. En este sentido, *P. nubigena* por sí sola podría aportar recursos durante la mayor parte del año y tendría ventaja sobre otras especies ornitófilas distribuidas en el sitio de estudio que no presenten un patrón continuo de producción de flores y néctar (i.e., *Psammisia hookeriana*, Bastidas 2012).

Durante los periodos de menor disponibilidad de néctar, las aves nectarívoras podrían estar usando los recursos de otras plantas ornitófilas presentes en la localidad, como *P. hookeriana*, *Fuchsia* sp., *Palicourea* spp., *Pitcairnia meridensis*, *Passiflora gritesis* y *Cuphea ignea* (Ely *et al.* 2012) o podrían buscar el néctar de otras especies ornitófilas distribuidas en localidades aledañas. Se sabe que las aves nectarívoras son capaces de realizar migraciones altitudinales y latitudinales en busca de recompensas de alta calidad, asociadas a los periodos de floración de las especies de las cuales se alimentan (Ford 1985, Ornelas 1996, Mac Nally y Timewell 2005). En contraste, durante

el periodo de mayor disponibilidad de néctar, es posible que las flores de *P. nubigena* experimenten una mayor frecuencia de visitas por parte de las aves nectarívoras, ya que esta alta disponibilidad estaría asociada a una mayor cantidad de flores en anthesis y a un mayor despliegue floral que podrían generar un mayor atractivo para las aves.

En el contexto de otras Bromeliaceae de las que se dispone de datos, *P. nubigena* produce la mayor cantidad de néctar por planta, con un total de 1943,5 μ l de néctar secretado con respecto a otras especies del mismo género como *P. flammea* y *P. albiflos* con un total de 833,9 y 127,7 μ l de néctar producidos respectivamente (Tabla 1). Sin embargo, esta especie generó una menor cantidad de néctar en comparación con *Canistrum auranticicum*, la cual produce 5041,2 μ l de néctar por planta. En cuanto a la cantidad de néctar que las Bromeliaceae son capaces de producir simultáneamente, en función del número de flores en anthesis sincrónica por inflorescencia, *P. flammea* presenta la mayor disponibilidad de néctar simultáneo con 166,6 μ l por inflorescencia, mientras que *P. albiflos* presenta la menor disponibilidad de néctar con 11,3 μ l por inflorescencia (Tabla 1).

Pitcairnia nubigena es capaz de generar una mayor cantidad de néctar por planta en comparación con especies congéneras, mientras que produce una menor cantidad de néctar con respecto a *Canistrum auranticicum*. Aunque ambas especies secretan cantidades similares de néctar por flor, *C. auranticicum* está en capacidad de producir una mayor cantidad de flores por inflorescencia (173 \pm 35 flores) con respecto a *P. nubigena* (48 \pm 19 flores). Por otro lado, pese a que *P. nubigena* puede producir 3 \pm 1 flores en anthesis simultánea, no superó a *P. flammea* en la producción simultánea de néctar por inflorescencia, ya que esta especie

Tabla 1. Disponibilidad de néctar producida por algunas especies de Bromeliaceae (promedios y desviación estándar).

Especie	F	Fa	V _{Nf}	DR _{if}	DR _t	Fuente
<i>Pitcairnia nubigena</i>	48,7 \pm 19,7	3,0 \pm 1,0	33,9 \pm 11,3	1943,5	101,7	Este trabajo
<i>Pitcairnia flammea</i>	58,4 \pm 21,2	11,7 \pm 5,8	14,3 \pm 5,9	833,9	166,6	Wendt <i>et al.</i> 2002
<i>Pitcairnia albiflos</i>	18,1 \pm 5,8	1,6 \pm 0,5	7,1 \pm 2,4	127,7	11,3	Wendt <i>et al.</i> 2002
<i>Canistrum auranticicum</i>	173,0 \pm 35,0	2,5 \pm 0,9	29,1 \pm 4,3	5041,2	72,9	Siqueira –Filho y Machado 2001

puede generar 11,7±1 flores en antesis simultánea. Un mayor número de flores en antesis simultánea podría generar un mayor atractivo para las aves visitantes, lo que a su vez se traduciría en un incremento de la frecuencia de visita de las especies ornitófilas.

Sería conveniente valorar la fenología floral de esta especie por un periodo mayor a un año, considerando los periodos de floración simultánea con otras especies ornitófilas para un entendimiento más completo de la repartición de recursos de las aves nectarívoras en las selvas nubladas, ecosistemas únicos por su diversidad, ecología y ecohidrología.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico, Tecnológico y de las Artes, CDCHTA, de la Universidad de Los Andes, mediante proyecto C1719-11-01-F. El Sr. Jorge Bravo nos permitió el acceso y nos dio hospedaje en las instalaciones de la Estancia La Bravera, por lo cual le estamos muy agradecidos. El Dr. Pascual J. Soriano, el Dr. Javier C. Estrada S., la Dra. Francisca Ely y un revisor anónimo realizaron aportes que contribuyeron a mejorar sustancialmente el presente manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ÁNGEL, C., G. NATES, C. OSPINA y C. MELO. 2011. Biología floral y reproductiva de la gulupa *Passiflora edulis* Sims. *F. edulis*. *Caldasia* 33(2): 433 – 451.
- ARIZMENDI, M. y F. ORNELAS. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22(2):172-180.
- ASHMAN, T.L. y D.J. SCHOEN. 1997. The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: An experimental investigation. *Evolutionary Ecology* 11:289–300.
- ATAROFF, M. y L. SARMIENTO. 2003. Diversidad en Los Andes de Venezuela. I Mapa de Unidades Ecológicas del Estado Mérida. CD-ROM, Ediciones Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- AZUAJE, R. y M.E. NARANJO. 2013. Biología floral de *Pitcairnia nubigena* (Bromeliaceae) en una selva nublada andina: I. Morfología, fenofases y autocompatibilidad. *ECOTROPICOS*, 26(1-2):28-39.
- BASTIDAS, A. 2012. Ensamble de aves y polinización de *Psammisia hookeriana* Klotzsch (Ericaceae) en una selva nublada de Los Andes venezolanos. Tesis de Licenciatura, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 51pp.
- BETANCOURT, R.Z. 2009. Colibríes como vectores de polen en *Palicourea demissa* (Rubiaceae) una planta diestílica de la selva nublada tropical andina. Tesis de Licenciatura, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 54pp.
- CARRANZA, J. y J. ESTÉVEZ. 2008. Ecología de la polinización en Bromeliaceae en el dosel de los bosques neotropicales de montaña. *Boletín Científico del Museo de Historia Natural* 12: 38-47.
- CRONK, Q. e I. OJEDA. 2008. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *Journal of Experimental Botany* 59(4):715–727.
- DIAS, R., Y. ANTONINI, C. JACOBI y R. PARENTONI. 2007. Disponibilidad de recursos florales en campos metalíferos: riqueza de especies, frecuencia de visitación y comportamiento de abejas. *Bioikos* 21(1): 41-50.
- ELY, F., M. LUJÁN, G. BUSTOS, L. OJEDA, N. SANTOS, F. SANTIAGO, D. CASTILLO, H. TAJAN y M. CASTRO. 2012. Formaciones Vegetales en la Estancia La Bravera. <http://www.estancialabravera.com/jardin%20botanico/formaciones-vegetales.html>. Consultado 12/09/2012
- ENGWALD, S. 1999. Diversität und ökologie der vaskularen epiphyten in einem berg.und einem tieflandregenwald in Venezuela. Tesis de Doctorado, Universität Bonn, Bonn. 362pp.
- FABBRI, L. y J. VALLA. 1998. Aspectos de la biología reproductiva de *Tropaeolum pentaphyllum* (Tropaeolaceae). *Darwiniana* 35(1-4): 51–58.
- FEINSINGER, P. 1983. Variable nectar secretion in a *Heliconia* species pollinated by hermit hummingbirds. *Biotropica* 15(1):48-52.
- FORD, H.A. 1985. Nectarivory and pollination by birds in southern Australia and Europe. *Oikos* 44(1):127-131.
- GILL, F. 1988. Effects of nectar removal on nectar accumulation in flowers of *Heliconia imbricata* (Heliconiaceae). *Biotropica* 20(2):169-171.
- HAINSWORTH, F.R. y L.L. WOLF. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25(2):101-113.

- HORNUNG, C. 1998. Flora de las Bromeliáceas del estado Mérida. Tesis de Licenciatura, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 377pp.
- HORNUNG, C. 2006. Nectar production in *Pitcairnia imbricate* (Bromeliaceae). *Journal of Botanical Science* 56(6):260-269.
- HORNUNG, C. 2011. Anatomía foliar de *Tillandsia complanata* Benth. *Pittieria* 35:133-142.
- HORNUNG, C. y J. GAVIRIA. 2013. Sinopsis del género *Pitcairnia* (Bromeliaceae) para el estado Mérida, Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 36(1):61-80.
- KEARNS, C.A. y D.W. INOUE. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Nwot, Colorado. 383pp.
- LASSO, E. y M.E. NARANJO. 2003. Effect of pollinators and nectar robbers on nectar production and pollen deposition in *Hamelia patens* (Rubiaceae). *Biotropica* 35(1):57-66.
- LEVEY, D. y G. STILES. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: Resource availability and movement patterns in neotropical landbirds. *The American Naturalist* 140(3):447-476.
- MACHADO, C. y J. SEMIR. 2006. Fenología da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botanica* 29(1):163-174.
- MAC NALLY, R. y C. TIMEWELL. 2005. Resource availability controls bird-assembly composition through interspecific aggression. *The Auk* 122(4):1097-1111.
- MCDADE, L. y J. WEEKS. 2004. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants I: patterns of production and variability in 12 species. *Biotropica* 36(2):196-215.
- MOREIRA, B., LAPA, M. y M.V. DA CRUZ. 2006. Bromélias: Importância ecológica e diversidade, taxonomia e morfologia. IBt. Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente, Curso de Capacitação de monitores e educadores, Sao paulo. 12pp.
- MORILLO, G., B. BRICEÑO y F. OLIVA-ESTEVA. 2009. Bromeliaceae de los páramos y subpáramos andinos venezolanos. *Acta Botánica Venezuelica* 32(1):179-224.
- NAVARRO, L. 1999. Pollination ecology and effect of nectar removal in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Biotropica* 31(4):618-625.
- NARA, A.K. y A.C. WEBBER. 2002. Biología floral e polinização de *Aechmea beeriana* (Bromeliaceae) en vegetação de baixio na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 32(4):571-588.
- NICOLSON, S. y R. THORNBURG. 2007. Nectar Chemistry. Pp. 215-263, in: S. Nicolson, M. Nepi y E. Pacini (eds.). *Nectaries and nectar*. Springer, Dordrecht. 414pp.
- OLIVA-ESTEVA, F. y J.A. STEYERMARK. 1987. Las bromeliáceas de Venezuela. Nativas y Cultivadas. Ediciones Armitano, Caracas. 373pp.
- ORDANO, M. y J.F. ORNELAS. 2004. Generous-like flowers: nectar production in two epiphytic bromeliads and a meta-analysis of removal effects. *Oecologia* 140:495-505.
- ORNELAS, J.F. 1996. El origen y evolución de los colibríes. *Ciencias* 42:38-47.
- ORTIZ, P. 2000. Abundance of frugivorous birds and richness of fruit resource: is there a temporal relationship? *Caldasia* 22(1):93-107.
- PACINE, E., M. NEPI y J.L. VESPRINI. 2003. Nectar biodiversity: a short review. *Plant Systematics and Evolution* 238:7-21.
- PARADA, M., D. ALARCÓN y L. ROSERO. 2012. Fenología de la floración de especies ornitófilas de estratos bajos en dos hábitats altoandinos del parque natural municipal Ranchería (Paipa-Boyacá-Colombia). *Caldasia* 34(1):139-154.
- PELLMYR, O. 2002. Pollination by animals. Pp. 157-184, in C.M. Herrera y O. Pellmyr (eds.). *Plant / animal interactions: An evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford. 328pp.
- RAMÍREZ, M., J. SANDOVAL y L. GÓMEZ. 2007. Uso de recursos florales por el Zamarrillo multicolor *Eriocnemis mirabilis* (Trochilidae) en el Parque Nacional Natural Munchique, Colombia. *Ornitología Colombiana* 5:64-77.
- ROLDAN, M. y J. MARTÍNEZ. 2000. Floración y su control ambiental. Pp. 403-416, in: J. Azcón y M. Talon (eds.). *Fundamentos de fisiología vegetal*. McGraw-Hill, Interamericana de España, Barcelona. 522pp.
- SIQUEIRA-FILHO, J. e I. MACHADO. 2001. Biología reproductiva de *Canistrum aurantiacum* E. Morren (Bromeliaceae) em remanescente da floresta atlântica, nordeste do Brasil. *Acta Botânica Brasilica* 15(3):427-443.
- SMITH, L. y R. DOWNS. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica* 14(1):1-660.

FENOLOGÍA Y DISPONIBILIDAD DE NÉCTAR DE *PITCAIRNIA NUBIGENA*

- SPSS. 1993. Manual del usuario de SPSS Statistics Base 17.0. <http://web.udl.es/Biomath/Bioestadistica/SPSS/v17/SPSS%20Statistes%20Base%20User's%20Guide%2017.0.pdf> . Consultado 14/09/2010.
- STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbirds pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56(2):285–301.
- STROMBERG, M. y P. JHONSEN. 1990. Hummingbird sweetness preferences: taste or viscosity? *The Condor* 92(3):606-612.
- VALOIS-CUESTA, H. y S. NOVOA-SHEPPARD. 2006. Ecología reproductiva de *Palicourea demissa* (Rubiaceae): Néctar y colibríes en una selva nublada de Los Andes venezolanos. *Revista institucional Universidad Tecnológica del Chocó* 25:40-46.
- VELÁSQUEZ, R. y J. IMERY. 2008. Fenología reproductiva y anatomía floral de las plantas *Aloe vera* y *Aloe saponaria* (Aloaceae) en Cumaná, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 56(3):1109-1125.
- WENDT, T., M. CANELA, D. KLEIN y R. RIOS. 2002. Selfing facilitates reproductive isolation among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *Plant Systematics and Evolution* 232(1):201–212.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 663pp+212App.

Recibido 18 de febrero de 2014; revisado 17 de julio de 2014; aceptado 02 de febrero de 2015