

**UNIVERSIDAD DEL AZUAY FACULTAD DE
CIENCIA Y TECNOLOGÍA ESCUELA DE
BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y GESTIÓN**

**VARIACIÓN DE CARACTERES FUNCIONALES DE
MORFOS DE FLORES DE *BEJARIA RESINOSA* CON
RELACIÓN A LA COMUNIDAD DE VISITANTES FLORALES**

Trabajo de graduación previo a la obtención del título de:
BIÓLOGA CON MENCIÓN EN ECOLOGÍA Y GESTIÓN

Autoras: Evelyn Noraya Castro Zaruma y
Cristina Alexandra Lalama Moreno

Director: Boris Adrián Tinoco Molina

CUENCA-ECUADOR

2020

DEDICATORIA

A nuestras madres por ser nuestros pilares, por demostrarnos que siempre se puede seguir hacia adelante con esfuerzo y amor hacia todos los seres que nos rodean.

A nuestros padres por el gran apoyo para cumplir nuestras metas.

A nuestra familia, amigas y amigos por acompañarnos durante esta etapa y ponerle alegría a nuestros días.

¡A la naturaleza por inspirarnos con su resiliencia!

AGRADECIMIENTOS

A Boris Tinoco y Michael Melampy por el acompañamiento constante, la paciencia, la confianza, el conocimiento compartido y el financiamiento económico durante este proceso. A doña Rosita y a todos nuestros amigos que nos acompañaron y cuidaron en la fase de campo. A Danilo Minga y Sebastián Padrón por sus consejos y comentarios que han sido de gran ayuda.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE DE CONTENIDOS	iv
ÍNDICE DE FIGURAS	v
ÍNDICE TABLAS.....	vi
ÍNDICE DE ANEXOS	vi
RESUMEN	vii
ABSTRACT.....	viii
INTRODUCCIÓN	9
CAPÍTULO 1 METODOLOGÍA	11
1.1 Área de estudio.	11
1.2 Especie en estudio.....	12
1.3 Diseño experimental	12
1.3.1 Cruces intra e inter morfotipos.....	12
1.3.2 Caracterización de la flor.....	13
a)Medición de estructuras florales.....	13
b)Producción de néctar y concentración de azúcares en el néctar.....	14
1.3.3 Observación de visitantes florales.....	15
1.4 Análisis de datos.....	15
CAPÍTULO 2 RESULTADOS	16
2.1 Cruces intra e inter morfotipos	16
2.2 Caracterización de la flor.....	17
a)Medición de estructuras florales.....	17
b)Producción de néctar y concentración de azúcares en el néctar.....	17
2.3 Observación de visitantes florales.....	20
CAPÍTULO 3 DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN.....	23
BIBLIOGRAFÍA	27
ANEXOS	32

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Puntos de muestreo en la estación científica El Gullán, Cochaseca y Garupamba – Nabón.

Figura 2: Flores de *Bejaria resinosa* morfotipo no pegajoso.

Figura 3: Morfotipo no pegajoso de *B. resinosa*.

Figura 4: Morfotipo pegajoso con mediciones realizadas a estructuras florales de *B. resinosa*.

Figura 5: Gráfico de barras del porcentaje de flores que produjeron frutos en base a los cuatro tratamientos aplicados a flores de los morfotipos no pegajoso (NP) y pegajoso (P) de *Bejaria resinosa*. En la parte superior de las barras se encuentra el número de flores que produjeron frutos en cada tratamiento.

Figura 6: Gráficos de barras del promedio y el error estándar en escala de centímetros de las medidas de los tamaños de las estructuras florales de los morfotipos no pegajoso (NP) y pegajoso (P) de *Bejaria resinosa*. a) Medidas del gineceo; b) Medidas de la corola; c) Medidas de la diferencia entre el estigma y las anteras; d) Medidas del ancho de la corola.

Figura 7: Gráficos de caja y bigote mostrando la mediana, el cuartil superior, cuartil inferior, y puntos de datos únicos en escala de microlitros del tratamiento de flores de los morfotipos no pegajoso (NP) y pegajoso (P) de *Bejaria resinosa* embolsadas y monitoreadas cada 24 horas: a) Volumen de producción de néctar en microlitros y b) Cantidad de azúcar disuelta en Grados Brix.

Figura 8: Gráficos de caja y bigote mostrando la mediana, el cuartil superior, cuartil inferior, y puntos de datos únicos en escala de microlitros del tratamiento de flores de los morfotipos no pegajoso (NP) y pegajoso (P) de *Bejaria resinosa* embolsadas y monitoreadas cada 6 horas: a) Volumen de producción de néctar en microlitros y b) Cantidad de azúcar disuelta en Grados Brix.

Figura 9: Gráficos de caja y bigote mostrando la mediana, el cuartil superior, cuartil inferior, y puntos de datos únicos en escala de microlitros del tratamiento de flores de los morfotipos no pegajoso (NP) y pegajoso (P) de *Bejaria resinosa* del tratamiento Cosecha en pie: a) Volumen de producción de néctar en microlitros y b) Cantidad de azúcar disuelta en Grados Brix.

Figura 10: Gráfico de líneas mostrando mediante un punto el promedio de la tasa de visita general por hora por flor de acuerdo al morfotipo de planta y al tipo de visita. Las líneas verticales son la desviación estándar y las líneas horizontales facilitan observar los cambios.

Figura 11: Gráficos de línea mostrando mediante un punto el promedio, el cambio existente entre variables dependientes mediante una línea horizontal y la desviación estándar de las tasas de visitas por hora a flores de los morfotipos no pegajoso (NP) y pegajoso (P) de *Bejaria resinosa* mediante una línea vertical. a) Tasa de visita por hora de abeja melífera; b) Tasa de visita por hora de colibrí; c) Tasa de visita por hora de pinchaflor; d) Tasa de visita por hora de abeja nativa.

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Tasa de visita flor/hora en flores de los morfotipos de *Bejaria resinosa* (promedios y desviación estándar).

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1: Abeja nativa en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo pegajoso.

Anexo 2: Colibrí en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo pegajoso.

Anexo 3: Pinchaflor en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo pegajoso.

Anexo 4: Abeja melífera adherida en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo pegajoso.

Anexo 5: Abeja nativa en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo no pegajoso.

Anexo 6: Colibrí en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo no pegajoso.

Anexo 7: Pinchaflor en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo no pegajoso.

Anexo 8: Abeja melífera en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo no pegajoso.

RESUMEN

Los cambios en factores bióticos o abióticos provocan diferencias en los caracteres funcionales de las flores, alterando las interacciones dentro de la comunidad. Para conocer si existen diferencias significativas y comprender que podría estar manteniendo dos morfotipos de *Bejaria resinosa* dentro de una misma población, se registró los tamaños de sus estructuras florales, la producción y concentración de azúcares en el néctar y la ocurrencia de visitantes florales diurnos. Los resultados indican que ciertas estructuras morfológicas de las flores y propiedades del néctar varían entre morfotipos. Además, la tasa de visita legítima e ilegítima en el morfotipo pegajoso fue mayor por parte de polinizadores nativos y en el morfotipo no pegajoso las dos tasas fueron lideradas por la abeja melífera. En consecuencia, los resultados obtenidos sugieren que polinizadores “específicos” para cada morfotipo podrían modificar la conectividad dentro de la red ecológica provocando probablemente aislamiento genético al reducir el intercambio de polen.

Palabras clave: polimorfismo, polinizadores, abejas, Andes, Ericaceae.



Antonio Crespo Ampudia

Director de Escuela



Boris Tinoco Molina

Director de Tesis



Evelyn Castro Zaruma



Cristina Lalama Moreno

Autoras

ABSTRACT

Changes in biotic and abiotic factors cause differences in functional characters of flowers, which alter interactions within the community. To know if there are significant differences and understand what may be maintaining two morphotypes of *Bejaria resinosa* in the same population, floral structures measurements, production and concentration of sugars in nectar and the occurrence of daytime floral visitors were registered. The obtained outcomes show that some morphological structures, nectar properties and pollinators vary among morphotypes. The legitimate and illegitimate visit rate for the sticky morphotype were higher by native pollinators. Both rates for the non-sticky morphotype were led by a non-native honey bee. These results suggest that “specific” pollinators for each morphotype could modify ecological net connectivity and, therefore, led to genetic isolation by reducing pollen exchange.

Key words: polymorphism, pollinators, bees, Andes, Ericaceae.



Antonio Crespo Ampudia

Director de Escuela



Boris Tinoco Molina

Director de Tesis

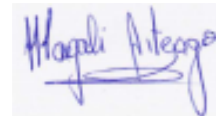


Evelyn Castro Zaruma



Cristina Lalama Moreno

Authors



Translated by

Arteaga

Magali

Castro Zaruma Evelyn Noraya

Lalama Moreno Cristina Alexandra

Trabajo de Titulación

Tinoco Molina Boris Adrián, PhD

2020

VARIACIÓN DE CARACTERES FUNCIONALES FLORALES EN MORFOTIPOS DE *BEJARIA RESINOSA* Y SU RELACIÓN CON LA COMUNIDAD DE VISITANTES

INTRODUCCIÓN

Individuos de una población de plantas pueden mostrar diferencias en sus caracteres funcionales como respuesta a distintos factores (Polo, 2008). Es la plasticidad fenotípica lo que les permite a los individuos de una misma población generar distintos fenotipos a partir de un mismo genotipo (Pigliucci, 2001; Smekens & Van Tienderen, 2001; Gianoli, 2004). Un ejemplo es la heterostilia, en el que las poblaciones se componen de dos o tres morfos que difieren en alturas de los estigmas y anteras en las flores (Barrett, 1992). Esas variaciones fenotípicas en flores, de una misma especie, podrían estar relacionadas con la influencia de distintos grupos de polinizadores (Mitchell et al., 2004; Benitez-Vieyra et al., 2012), pues aquellos rasgos de las plantas que sirven como señales sensoriales importantes para atraer polinizadores (Bonilla, 2012), serán seleccionados en relación a los polinizadores más efectivos (Faegri & van der Pijl, 1979; Armbruster et al., 2000; Johnson & Steiner, 2000).

Al conjunto de adaptaciones florales que se ajustan a una clase de polinizadores o un modo de polinización se lo conoce como “síndrome de polinización”. La existencia de síndromes implica algún nivel de especialización que es un proceso evolutivo que conduce al uso de un rango reducido de polinizadores (Wilson & Thomson, 1996). Por ejemplo, flores melitófilas se han especializado en ser polinizadas por abejas, otras ornitófilas por aves como colibríes o pinchaflores y las entomófilas por insectos de varios órdenes, sin embargo su especificidad no restringe la visita de otros animales (Thomson et al., 2000). Un estudio de ecología evolutiva del polimorfismo en estructuras reproductivas en Amaryllidaceae, que recibe a varios visitantes florales con diferencias morfológicas y de comportamiento (Simon, 2013), asocia los distintos patrones de polinización a cada morfotipo floral. Los polinizadores, mediante su preferencia por caracteres funcionales reproductivos de las plantas, pueden determinar la existencia de los morfotipos en una población (Simon, 2013).

Especies introducidas de polinizadores con hábitos generalistas compiten con especies nativas por los mismos recursos florales (Goulson, 2003; Paini, 2004; Traveset & Richardson, 2006). Recientemente se ha demostrado que pueden actuar como agente de selección afectando la evolución de plantas en un lapso relativamente breve de tiempo y reduciendo la eficacia reproductiva (Agüero et al., 2018; Valido, 2014). Uno de los ejemplos más comunes es la abeja melífera *Apis mellifera* que fue traída al continente americano por colonizadores europeos en el siglo XVII (Roubik & Wolda, 2001;

Labougle, 1986). Varios estudios registran los impactos que *A. mellifera* puede tener frente a polinizadores nativos, sin embargo, la mayoría basados en muestreos indirectos no muestran una repercusión negativa en especies nativas generalistas, ya que su forrajeo es desplazado a otras especies de plantas para disminuir la competencia (Paini, 2004). Por otro lado, los polinizadores nativos especialistas, según estudios realizados en Australia, si se ven directamente afectados en cuanto a una disminución en la población (Paini, 2005). Ocho estudios han demostrado asociaciones negativas a nivel espacial y temporal entre frecuencia de visitas de polinizadores nativos e introducidos. Estas asociaciones indicarían competencia por los recursos florales sugiriendo posibles impactos tanto a polinizadores nativos como a los procesos de reproducción de las plantas (Dohzono & Yokoyama, 2010). Sin embargo, no se conoce aún como la ocurrencia de la abeja melífera puede generar un impacto a procesos de selección natural como el polimorfismo en *B. resinosa*.

Actualmente la familia de plantas *Ericaceae* registra cerca de 900 especies en el neotrópico con 94% de endemismo (Pedraza, 2011) Esto debido a los eventos climáticos y de formación de montañas en el Plioceno / Pleistoceno que promovieron una fuerte especiación y una extensa radiación adaptativa que moldeó su plasticidad ecológica, capacidad de colonización, adaptación a los hábitos epífitos y coevolución con polinizadores (Luteyn, 2002). De esta familia, en Ecuador existen cinco especies del género *Bejaria*, cuatro especies son típicas de áreas de vegetación montano alto y la especie de interés, *Bejaria resinosa*, ocurre en el subpáramo (Luteyn, 2002). De acuerdo a hallazgos registrados en Colombia y observados también al sur del Ecuador se conocen dos morfotipos de *B. resinosa*, uno cuyas flores y frutos están cubiertos de una sustancia gomosa donde se observan insectos adheridos y otro morfotipo sin resina (Melampy, art no publicado; Clemants, 1991).

Existen varios artículos relacionados a la composición bioquímica de varias estructuras de *B. resinosa*, otros sobre su importancia como miembro de comunidades vegetales en los Andes y dos estudios (Melampy, 1987 y Kramer, 2001) sobre su ecología realizados en Colombia, pero ninguno ofrece datos sobre los factores que podrían promover la variación morfológica de la especie. Melampy (1987) estudió la fenología floral, fluctuación de polen y producción de frutos, y obtuvo como resultado que la variación en el número de individuos en flor y el número de flores por individuo inciden en la producción de frutos. A pesar de haber endogamia las flores producen mayor cantidad de frutos cuando el cruce se da entre distintos individuos (Melampy, 1987). Kraemer (2001) estudió los polinizadores de *B. resinosa*, y encontró que es visitada por colibríes, picaflores y abejas melíferas, actuando como polinizadores o robadores de néctar que llegan también a las estructuras reproductivas (Kraemer, 2001).

La presencia o ausencia de la resina en las estructuras florales de los morfotipos de *B. resinosa* estaría relacionada con varios elementos y procesos del entorno: los organismos que visitan las flores, la frecuencia de visitas, el mantenimiento y/o diferenciación de estructuras florales, la producción diferenciada de néctar y el intercambio de genes entre morfotipos. Por ello el propósito de esta investigación fue comprender cómo coexisten los dos morfotipos y registrar las interacciones que generan, mediante la observación diferenciada de los tamaños de las estructuras florales, la producción de néctar y la observación de visitantes diurnos legítimos e ilegítimos al sur del Ecuador.

CAPÍTULO 1

METODOLOGÍA

1.1 Área de estudio

El estudio se desarrolló en tres localidades al sur del Ecuador, en el cantón Nabón, provincia del Azuay: la estación científica “El Gullán”, en un terreno privado en el sector de Cochaseca y un terreno para conservación de vegetación nativa, de la Prefectura del Azuay, en la localidad de Garupamba. La estación científica pertenece a la Universidad del Azuay, se ubica a 52 kilómetros al sudoeste de Cuenca ($3^{\circ}22'24.35''S$, $79^{\circ}13'35.76''O$), la propiedad privada en Cochaseca ($3^{\circ}19'17''S$, $79^{\circ}11'15''O$) se encuentra a 4 km al noroeste de la estación y el terreno de la Prefectura ($3^{\circ}22'25''S$, $79^{\circ}12'18''O$) a 5 km al suroeste de la estación (**Figura 1**).

El ecosistema en las localidades de estudio corresponde a un arbustal siempreverde montano del sur de los Andes (MAE, 2013). Las especies que predominan son de los géneros *Puya*, *Miconia*, *Neurolepis*, *Oreocallis*, *Weinmannia* y *Blechnum* (Mena et al., 2001) e incluye especies diagnósticas como *Bejaria resinosa* (Lozano, 2002) distribuidas entre los 2800- 3300 m s. n. m. La lluvia en la región alcanza rangos de precipitación de 280 mm entre los meses de junio y julio, y rangos menores en el mes de noviembre con 100 mm. La temperatura media es de 15 grados centígrados (Iglesias et al., 2012). La vegetación se caracteriza por ser un mosaico dominado por matorrales densos con una altura del dosel mayor a 6 m (MAE, 2013), parches de bosque de pino circundante y zonas de baja producción agropecuaria, con evidente dominancia de poáceas introducidas que sirven para forraje (Ansaloni & Chacón, 2003).



Figura 1. Puntos de muestreo en la estación científica El Gullán, Cochaseca y Garupamba – Nabón. Fuente: IGM (2010) MAE (2010).

1.2 Especie en estudio



Figura 2. Flores de *Bejaria resinosa*, morfotipo no pegajoso.

Las ericáceas se encuentran en tierras ácidas de zonas templadas, subtempladas y en bosques montanos tropicales, bajo condiciones de humedad elevada y temperaturas medias entre los 6 y 24 grados centígrados (Pedraza et al., 2011). La mayor concentración de estas especies se encuentra en Colombia, sin embargo, Ecuador cuenta con 22 géneros y 221 especies de las cuales 98 son endémicas (Pedraza et al., 2011). Por sus requerimientos climáticos tienen distribuciones restringidas, tanto en sentido latitudinal como altitudinal. Prefieren los ecotonos de bosques y son abundantes en bordes de caminos, trochas, barrancos y claros; constituyen un elemento importante del proceso de sucesión de bosque andino (Luteyn, 1989). Además, ofrecen alimento a un diverso grupo de animales como insectos, colibríes y pequeños mamíferos (Kraemer, 2001). En cuanto al estado de conservación de *Ericaceae* en el país, la mayoría de especies (89,7%) están amenazadas por deforestación, fragmentación del hábitat, colonización y expansión de la frontera agrícola que incluyen prácticas como el pastoreo y el fuego provocado (Pedraza et al., 2011).

En esta familia se encuentra el género *Bejaria*, que abarca 15 especies en total (Luteyn, 2002). La especie en estudio, *Bejaria resinosa*, es un arbusto andino con flores, entre rojas, rosadas o blancas (Luteyn, 1996). Consideradas hermafroditas o plantas monoecias, cuyas anteras maduran antes del estigma y duran cerca de catorce días (Kraemer, 2001). (**Figura 2**). Es frecuentemente visitada por colibríes y pinchaflores (Pedraza et. al, 2011). Existen colecciones de esta especie en 6 provincias del Ecuador con rangos que van desde los 1500 a los 3700 m s. n. m. (Luteyn, 2002). Los morfotipos comparados en este estudio, a pesar de ser tomados de distintas localidades, pertenecen geográficamente a una misma población.

1.3 Diseño experimental

1.3.1 Cruces reproductivos intra e inter morfotipos

Para comprobar la compatibilidad entre morfotipos de *B. resinosa* se seleccionó plantas con un mínimo de 5 inflorescencias con dos botones cerrados. Cubrimos las inflorescencias con bolsas. En Cochaseca realizamos los cruces en 13 plantas pegajosas. En el Gullán 6 plantas no pegajosas y 7 plantas pegajosas. En Garupamba en 6 plantas no pegajosas, diferenciando los distintos tratamientos mediante marcaje sistemático.

En total, hubo 12 plantas no-pegajosas y 20 plantas pegajosas que usamos para 4 tratamientos.

El primer tratamiento fue una polinización cruzada intraespecífica “Diferentes plantas del mismo morfotipo(DPMM)”: consistió en coleccionar las anteras que presentaban polen de una

planta del mismo morfotipo, retirar las anteras de las flores que serían polinizadas y con ayuda de una pinza esterilizada con alcohol al 90% se colocó el polen en el estigma y se volvió a cubrir.

El segundo tratamiento fue una polinización cruzada interespecífica “Entre morfotipos(EM)”: se colectó las anteras de una planta del morfotipo contrario al que se polinizó y se realizó el mismo proceso de polinización anterior.

El tercer tratamiento fue una autopolinización “Misma flor (MF)”: se cubrieron los dos botones con bolsas de tela y se dejaron las anteras una vez formadas las flores, a fin de que se autopolinizaran.

El cuarto tratamiento fue una polinización cruzada “Misma planta (MP)”: se utilizó el polen de diferentes flores dentro de la misma planta, se polinizó y se cubrió nuevamente.

Se seleccionaron las plantas que tuvieron dos botones para cada tratamiento, además de seleccionar un grupo de flores extra con el fin de que provea polen a ser usado en los tratamientos. A este total de cinco grupos de botones se los cubrió con una bolsa de polipropileno (10,16 cm x 15,24 cm, California Biological Supply Company) para evitar su contaminación. Una vez que los estambres estaban visibles, se procedió con los tratamientos intra e inter morfotipo de *B. resinosa*. Luego de dos semanas los pétalos se desprenden y se observó la formación inicial del fruto que se consideró como polinización efectiva. Estos datos son el registro cuantitativo de la capacidad de fertilizar las flores manualmente aplicando los distintos tratamientos. No siempre existió disponibilidad de plantas pegajosas y no pegajosas en la misma localidad, por ello el número de individuos tratado varió entre localidades.

1.3.2 Caracterización de la flor

a) Medición estructuras florales

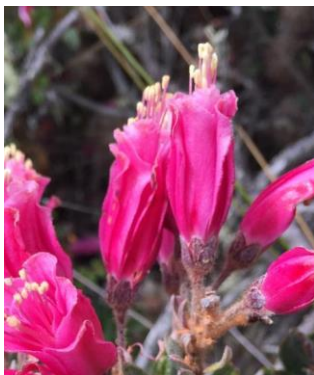


Figura 3



Figura 4

Figura 3 Morfotipo no pegajoso de *B. resinosa*; **Figura 4** Morfotipo pegajoso con mediciones realizadas a estructuras florales de *B. resinosa*.

Considerando dos morfotipos de *B. resinosa*, se midieron, con un calibrador en centímetros, las estructuras florales a fin de explorar si existen variaciones morfológicas.

En El Gullán y Cochaseca, seleccionamos flores que estaban completamente abiertas de 38 plantas por morfotipo dependiendo de la disponibilidad de flores por planta al momento del muestreo, con un total de 118 flores no pegajosas (**Figura 3**) y 116 pegajosas (**Figura 4**). Se tomaron datos del tamaño (cm) de corola, gineceo, ancho y diferencia entre el largo total del estigma, menos el largo

total de la antera, que resultaría igual a la distancia entre estos elementos. Para la medición de la corola se tomó la distancia desde el inicio del pedicelo hasta el fin de los pétalos. Para el gineceo se tomó la medida desde el inicio del pedicelo hasta el estigma. Para el ancho de la corola se midió horizontalmente la abertura en la parte superior de los pétalos. Por último, la diferencia hace referencia a la medida entre las anteras y el estigma. Solo se consideraron flores completamente abiertas con estigmas de coloración blanco amarilla, que se presenta después de abrirse la flor en los días de receptividad del polen por parte del gineceo o conocida como fase reproductiva.

b) Producción de néctar y concentración de azúcares en el néctar

Se realizaron tres tratamientos por morfotipo para medir volumen y concentración de azúcares en el néctar en flores de *B. resinosa* completamente abiertas cuyos estigmas presentaron una coloración blanco amarilla (evitando usar los estigmas con coloración roja ya que este color ocurre en flores posterior a la fase reproductiva).

La producción de néctar de cada flor se cuantificó usando tubos microcapilares de 10 μ l (VWR, USA). Posteriormente se obtuvo la concentración de azúcares en Grados Brix (%) cuantificados con un refractómetro manual (Bellingham and Stanley Ltd, Basingstoke, UK), utilizado también en estudios de ecología de la polinización de *Oreocallis grandiflora* (Hazlehurst et. al, 2016).

En dos tratamientos, el primer día se extrajo todo el néctar presente y se cubrieron las flores con bolsas de polipropileno de aberturas pequeñas (10,16 cm x 15,24 cm, California Biological Supply Company). Se realizó un nudo en la base para evitar el ingreso de visitantes florales, sin aislar a la flor de los procesos ambientales a los que se expone normalmente. Una vez transcurrido el lapso de tiempo requerido se retiró la bolsa para extraer nuevamente el néctar.

1. Producción de néctar en 24 horas en este tratamiento se registraron en total datos de 135 flores no pegajosas de 10 plantas (5 en el Gullán y 5 en Cochaseca) y 180 flores pegajosas de 15 plantas (5 en el Gullán y 10 en Cochaseca). Las flores muestreadas por planta varió de 1 a 3 según las cantidad presente. La jornada de monitoreo se realizó a las 8 am cada día, por tres días.
2. Producción de néctar en 6 horas en este tratamiento se registraron en total datos de 315 flores no pegajosas de 15 plantas (5 en el Gullán y 10 en Cochaseca) y 315 flores pegajosas de 15 plantas (5 en el Gullán y 10 en Cochaseca). Las flores muestreadas por planta varió de 1 a 3 según las cantidad presentes. El primer monitoreo se realizó a las 10 am y el segundo a las 4 pm cada día, por tres días.
3. Cosecha en pie (cantidad de néctar en una flor a un momento dado) es un método que permite cuantificar patrones de visita (Kearns & Inouye 1993). Datos mayores en la cantidad de néctar son de flores no visitadas y datos menores son de flores recientemente visitadas o frecuentemente visitadas. Se seleccionaron las flores abiertas disponibles en ese momento 46 flores no pegajosas (7 flores en Cochaseca y 39 flores en el Gullán) y 175 flores pegajosas (115 flores en Cochaseca y 60 flores en el Gullán), ya que la época de floración presenta diferencias temporales con la posibilidad de que infiera en los resultados, sin repeticiones, midiendo el volumen y concentración a distintas horas del día que podía variar entre 9am a 5pm.

1.3.3 Observación de visitantes florales

Se observó la llegada de visitantes florales legítimos (ingresaron a la flor teniendo contacto con las partes reproductivas) e ilegítimos (no tocan el gineceo y androceo ni ingresan a la flor) en 22 plantas de *B. resinosa*. Los datos se obtuvieron en 22 plantas de *B. resinosa*. Los datos se obtuvieron mediante cámaras trampa (Day6 PlotWatcher Pro Game Surveillance System,) que tomaron una foto por segundo en un periodo de 12 horas al día por tres días consecutivos. Las plantas observadas tenían un mínimo de 3 flores plenamente desarrolladas, cuyas anteras estaban abiertas y se pudo observar polen mediante una lupa manual. Luego de tres días las flores se marchitaron y trasladamos las cámaras a otra planta.

Se utilizó un diseño experimental con dos niveles:

- Plantas pegajosas (12): en el Gullán se colocaron 2 cámaras a 0,30 m para detectar insectos y 3 cámaras a 1 metro para detectar aves. En Cochaseca se colocaron 3 cámaras a 0,30 m y 4 cámaras a 1 metro.
- Plantas no pegajosas (10): en el Gullán se colocaron 4 cámaras a 0,30 m y 4 cámaras a 1 metro para detectar aves. En Cochaseca dos cámaras para cada distancia.

Las imágenes fueron procesadas con el programa GameFinder (Informer Technologies, Inc. 2020) y procesadas manualmente. Se registró; sitio, número de planta, código de grabación, hora de inicio de la observación, hora final de observación, fecha de grabación, número de flores, morfotipo hora en que se observó una visita, animal observado, ingreso a la flor o visita por fuera.

1.4 Análisis de datos

El análisis estadístico de todos los datos se realizó mediante el programa “R studio” versión 1.2.5019 (R Core Team, 2019).

Los datos de cruces intra e inter morfotipos se anotaron como 0, 1 o 2 dependiendo la cantidad de frutos obtenidos a partir de la polinización manual a dos botones por tratamiento. Del total de flores que generaron o no frutos se realizó un gráfico de barras usando la función “plyr” del paquete ggplot2 (Wickham, 2016).

Para conocer si existen diferencias estadísticamente significativas entre los promedios de los tamaños (cm) de las estructuras florales (corola, gineceo, ancho y diferencia entre el estigma y la antera) de ambos morfotipos se realizó el test T-Student usando el paquete “stats” (R Core Team, 2019). Interpretamos las posibles diferencias entre morfotipos en los tamaños de las estructuras florales mediante un gráfico de barras usando la función “plyr” del paquete ggplot2 (Wickham, 2016).

Para evaluar diferencias en la producción de néctar y la concentración de azúcares entre morfotipos se realizó el test T-Student usando el paquete “stats” (R Core Team, 2019) y gráficos de caja y bigote, usando la función “plyr” del paquete ggplot2, que nos permite ver varias características importantes de dispersión y simetría de los datos (Wickham, 2011). Para comparar los datos de volumen del tratamiento de cosecha en pie, se utilizó el test wilcoxon (Wilcoxon, 1992) debido a que no hay normalidad en los datos por la presencia de datos en cero.

Para los datos de observación de visitantes florales se obtuvo la tasa de visita por hora multiplicando el número total de visitantes (según el animal) a cada planta en 60 minutos, dividido para el lapso de tiempo de grabación en minutos y este resultado nuevamente dividido para el número de flores observado en cada planta. Para explorar las diferencias se realizó un test ANOVA para la tasa de visita general y para el tipo de visitante floral, debido a que contamos con más de dos niveles:

morfotipo (Pegajoso y No Pegajoso) y tipo de visita (legítima e ilegítima). Se realizaron gráficos de líneas (Wickham, 2016), que nos permiten combinar más de una variable dependiente. No se consideraron visitas menores a dos registros, por parte de otros animales (mariposas, escarabajos, moscas y abejorros).

CAPÍTULO 2

RESULTADOS

2.1 Cruces intra e inter morfotipos

El gráfico de barras (**Figura 5**) nos permite visualizar la viabilidad en fertilizar una flor tanto con polen de flores del mismo morfotipo como con polen del otro morfotipo. Existieron resultados viables en los cuatro tratamientos, mostrando una mayor producción de frutos en la polinización entre morfotipos de flores no pegajosas.

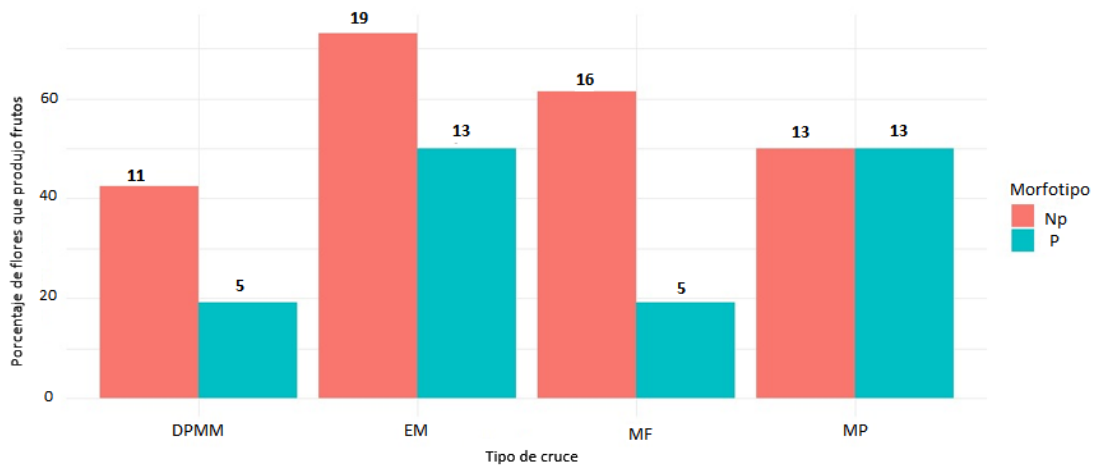


Figura 5. Gráfico de barras del porcentaje de flores que produjeron frutos en base a los cuatro tratamientos aplicados (diferentes plantas del mismo morfotipo DPMM; entre morfotipos EM; misma flor MF; misma planta diferente flor MP) a flores de los morfotipos no pegajoso (NP) y pegajoso (P) de *Bejaria resinosa*. En la parte superior de las barras se encuentra el número de flores que produjeron frutos en cada tratamiento.

2.2 Caracterización de la flor

a) Medición de estructuras florales

El tamaño del gineceo presentó diferencias estadísticamente significativas entre morfotipos ($T=-5.66$, $gl=179.14$, $p<0.01$), el morfotipo pegajoso tuvo medidas mayores ($P \bar{x}=4.79 \pm 0.98$; $NP \bar{x}=4.21 \pm 0.55$) (**Figura 6.a**). La corola también presentó diferencias ($T=-13.66$, $gl=203.14$, $p<0.01$), siendo mayor el tamaño en flores del morfotipo pegajoso ($P \bar{x}=4 \pm 0.85$; $NP \bar{x}=2.69 \pm 0.58$) (**Figura 6.b**).

Las medidas de la diferencia entre anteras y estigma no fueron significativas ($T=-1.86$, $gl=231.87$, $p=0.06$) ($P \bar{x}=0.72 \pm 0.43$; $NP \bar{x}=0.61 \pm 0.43$) (**Figura 6.c**) y tampoco las medias del ancho de la corola ($T=-1.41$, $gl=224.92$, $p=0.16$) ($P \bar{x}=0.74 \pm 0.38$; $NP \bar{x}=0.67 \pm 0.33$) (**Figura 6.d**).

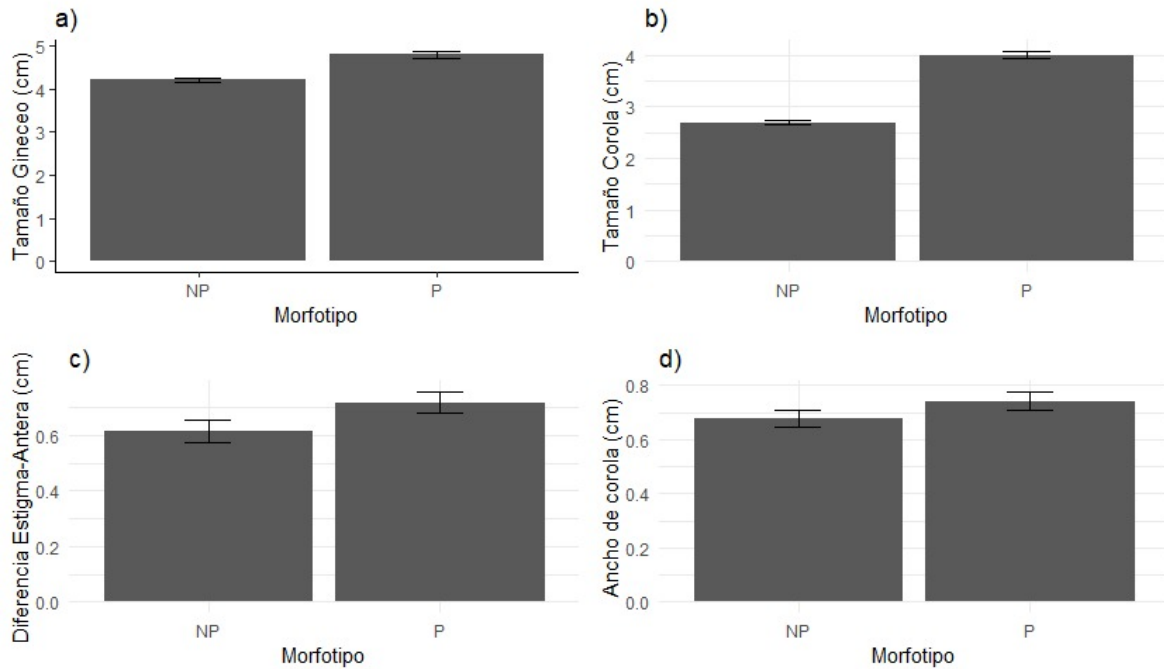


Figura 6. Gráficos de barras del promedio y el error estándar en escala de centímetros de las medidas de los tamaños de las estructuras florales de los morfotipos no pegajoso (NP) y pegajoso (P) de *B.resinosa*. a) Medidas del gineceo; b) Medidas de la corola; c) Medidas de la diferencia entre el estigma y las anteras; d) Medidas del ancho de la corola.

b) Producción de néctar y concentración de azúcares en el néctar

Producción de néctar 24 horas

En el tratamiento de 24 horas con bolsa, para volumen no se encontraron diferencias significativas entre morfotipos ($T=-0.20$, $gl=131.19$, $p=0.84$), ($P \bar{x}=4 \pm 3.45$; $NP \bar{x}=3.9 \pm 2.86$) (**Figura 7.a**). En concentración de azúcares o grados Brix tampoco se obtuvo diferencias significativas ($T=-0.63$, $gl=114.32$, $p=0.53$), mostrando valores similares ($P \bar{x}=25.60 \pm 4.57$; $NP \bar{x}=25.09 \pm 4.79$) (**Figura 7.b**).

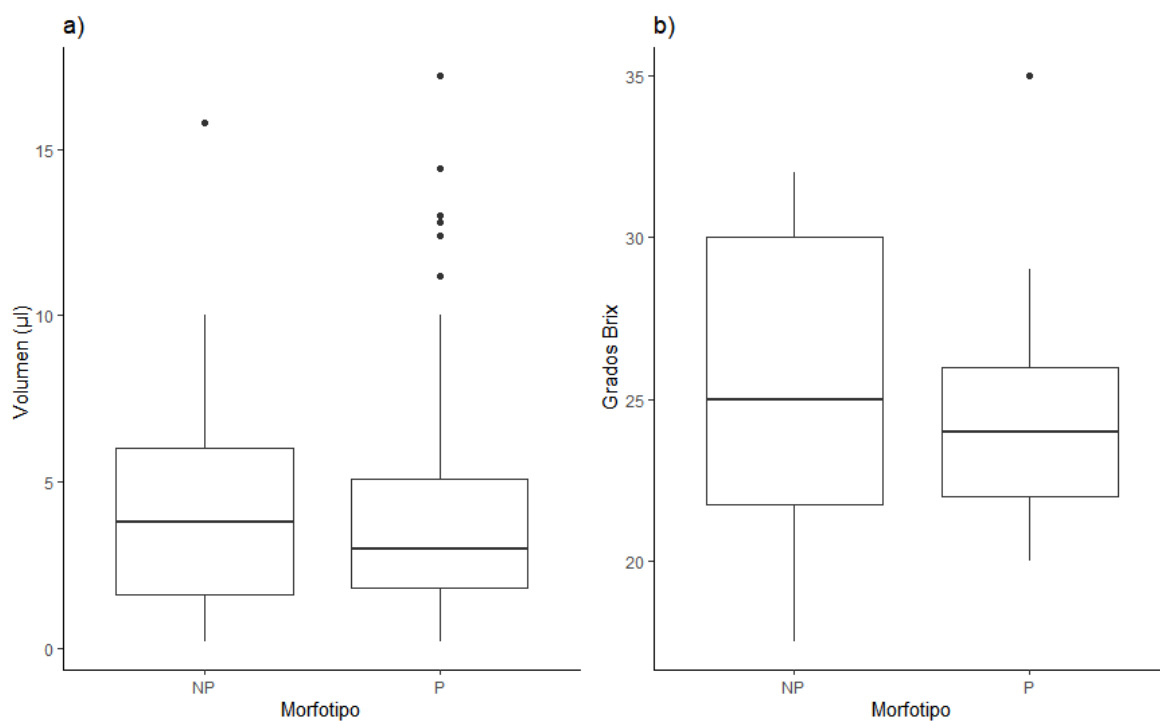


Figura 7. Gráficos de caja y bigote mostrando la mediana, el cuartil superior, cuartil inferior, y puntos de datos únicos en escala de microlitros del tratamiento de flores de los morfotipos no pegajoso (NP) y pegajoso (P) de *Bejaria resinosa* embolsadas y monitoreadas cada 24 horas: a) Volumen de producción de néctar en microlitros y b) Cantidad de azúcar disuelta en Grados Brix.

Producción de néctar 6 horas

En el tratamiento de 6 horas con bolsa el test T realizado para volumen no mostró diferencias significativas ($T=-1.09$, $gl=289.84$, $p=0.27$) ($P \bar{x}=4.29 \pm 3.56$; $NP \bar{x}=3.56 \pm 3.12$) (**Figura 8.a**). En concentración de azúcares o grados Brix, tampoco se obtuvo diferencias significativas ($T=1.90$, $gl=294.82$, $p=0.06$) ($P \bar{x}=24.15 \pm 6.87$; $NP \bar{x}=25.48 \pm 5.14$) (**Figura 8.b**).

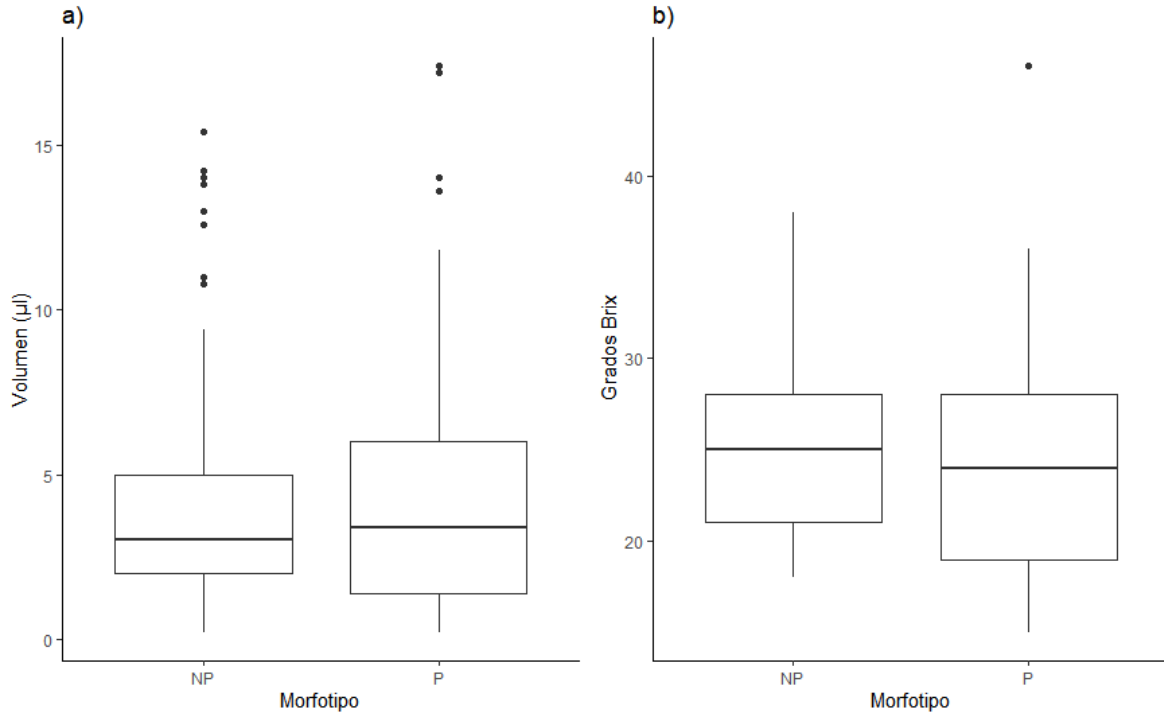


Figura 8. Gráficos de caja y bigote mostrando la mediana, el cuartil superior, cuartil inferior, y puntos de datos únicos en escala de microlitros del tratamiento de flores de los morfotipos no pegajoso (NP) y pegajoso (P) de *Bejaria resinosa* embolsadas y monitoreadas cada 6 horas: a) Volumen de producción de néctar en microlitros y b) Cantidad de azúcar disuelta en Grados Brix.

Cosecha en pie

En el tratamiento de Cosecha en pie el test Wilcoxon realizado para volumen mostró diferencias significativas ($W=4759$, $p=0.05$), siendo el morfotipo no pegajoso el que mayor volumen produjo durante los periodos de muestreo ($P \bar{x}=2.39 \pm 3.26$; $NP \bar{x}=3.46 \pm 4.53$) (**Figura 9.a**). En concentración de azúcares o grados Brix también se mostraron diferencias significativas en el test T ($T=-4.48$, $gl=101.77$, $p<0.01$), siendo el morfotipo pegajoso el de mayor concentración de azúcares ($P \bar{x}=25.38 \pm 5.74$; $NP \bar{x}=21.89 \pm 3.47$) (**Figura 9.b**).

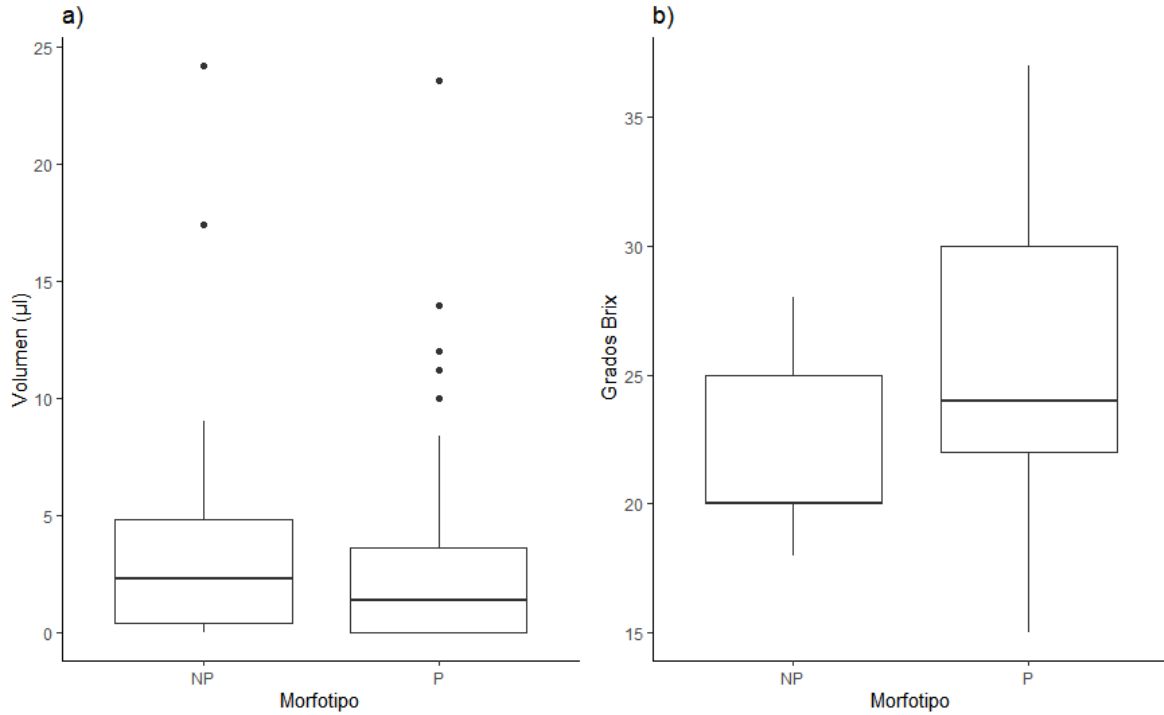


Figura 9. Gráficos de caja y bigote mostrando la mediana, el cuartil superior, cuartil inferior, y puntos de datos únicos en escala de microlitros del tratamiento de flores de los morfotipos no pegajoso (NP) y pegajoso (P) de *Bejaria resinosa* del tratamiento Cosecha en pie: a) Volumen de producción de néctar en microlitros y b) Cantidad de azúcar disuelta en Grados Brix.

2.3 Observación de visitantes florales

El número de visitas de polinizadores para el morfotipo no pegajoso fue 1539 (legítima=585; ilegítimas=954) y para el morfotipo pegajoso 169 (legítima=121; ilegítimas=48). La interacción entre el tipo de visita y el morfotipo de planta no es significativa en la tasa de visita de polinizadores por hora ($F=0.002$, $df=1/16$, $p=0.9$) (**Figura 10**). Sin embargo, la tasa de visita ilegítima de flores fue mayor en el morfotipo no pegajoso ($NP=\bar{x} 0.42$; ± 0.48 ; $P=\bar{x} 0.19$; ± 0.18) y la tasa de visitas legítimas también fue mayor en este morfotipo ($NP \bar{x}=0.32$; ± 0.49 ; $P \bar{x}=0.21$; ± 0.23).

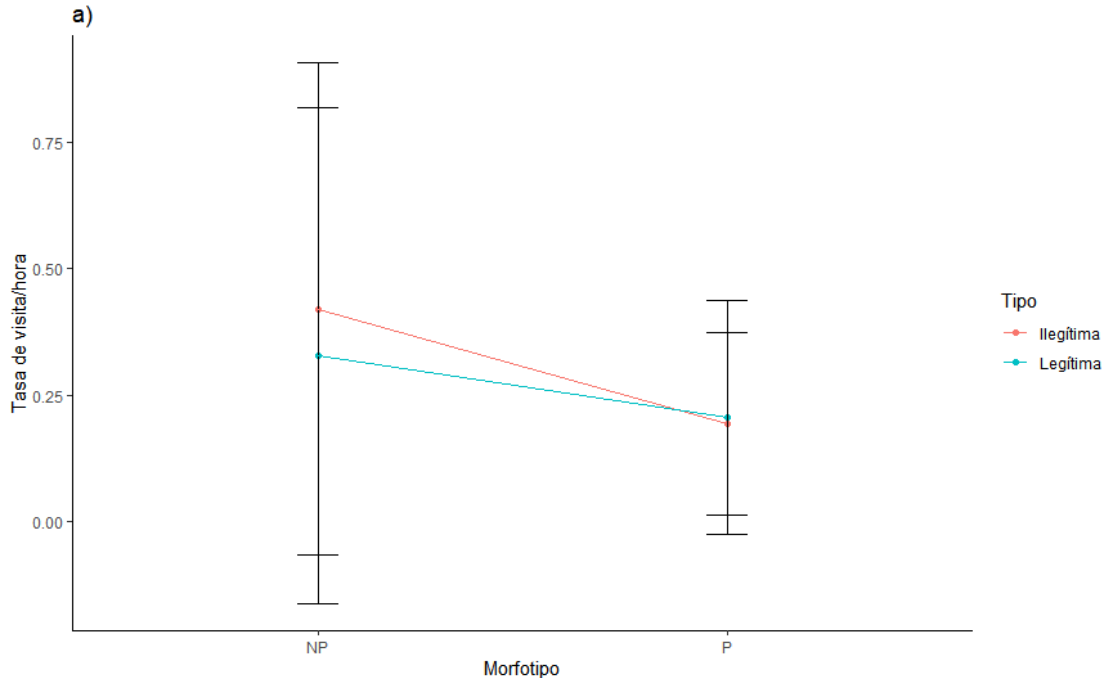


Figura 10. Gráfico de líneas mostrando mediante un punto el promedio de la tasa de visita general por hora por flor de acuerdo al morfotipo de planta y al tipo de visita. Las líneas verticales son la desviación estándar y las líneas horizontales facilitan observar los cambios.

Comparaciones entre los distintos visitantes de manera legítima e ilegítima a los dos morfotipos

Tabla 1. Tasa de visita flor/hora en flores de los morfotipos de *B. resinosa* (promedios y desviación estándar).

	Abeja melífera	Colibrí	Pincha flor	Abeja nativa
NP/Legítima	\bar{x} 0.48 ; \pm 0.60	\bar{x} 0.04 ; \pm NA	\bar{x} 0.04 ; \pm 0.007	\bar{x} 0.21 ; \pm 0.001
NP/Ilegítima	\bar{x} 0.67 ; \pm 0.50	0	\bar{x} 0.05 ; \pm 0.01	\bar{x} 0.08 ; \pm 0.09
P/Legítima	\bar{x} 0.23 ; \pm 0.06	\bar{x} 0.05 ; \pm 0.02	\bar{x} 0.06 ; \pm 0.00004	\bar{x} 0.62 ; \pm 0.05
P/Ilegítima	\bar{x} 0.11 ; \pm 0.01	0	\bar{x} 0.29 ; \pm 0.21	\bar{x} 0.06 ; \pm 0.06

Para el morfotipo no pegajoso se registró más visitas legítimas e ilegítimas por parte de abejas melíferas, en cambio en el morfotipo pegajoso se registró más visitas legítimas por parte de abejas nativas e ilegítimas por pinchaflores (**Tabla 1**).

Para cada animal registrado se representó los promedios de tasa de visita por hora y su desviación estándar en una gráfica (**Figura 11**).

No existió diferencias en las visitas de abejas melíferas tomando en cuenta el tipo de visita (legítima o ilegítima) y el morfotipo de planta ($F=7.37$, $df=1/2$, $p=0.11$); sin embargo, las medias muestran mayor visitas legítimas e ilegítimas en flores del morfotipo no pegajoso. El número de visitas para el

morfotipo no pegajoso fue 1467 (legítima=553; ilegítimas=914) y para el morfotipo pegajoso 19 (legítima=13; ilegítimas=6) (**Figura 11.a**).

Los colibríes realizaron únicamente visitas legítimas, y no mostraron diferencias significativas en sus visitas a los dos morfotipos ($F=0.44$ $df=1/7$ $p=0.55$); sin embargo prefieren el morfotipo pegajoso. El número de visitas para el morfotipo no pegajoso fue 3 (legítima=3; ilegítimas=0) y para el morfotipo pegajoso 7 (legítima=7; ilegítimas=0) (**Figura 11.b**).

En el caso de pinchaflores, no existieron diferencias significativas en el número de visitas en relación al tipo de visita y morfotipo ($F=2.31$ $df=1/4$ $p=0.20$); sin embargo, existieron mayores visitas ilegítimas en flores del morfotipo pegajoso. El número de visitas para el morfotipo no pegajoso fue 31 (legítima=6; ilegítimas=25) y para el morfotipo pegajoso 51 (legítima=19; ilegítimas=32) (**Figura 11.c**).

Las visitas de abejas nativas variaron en relación al tipo de visita y el morfotipo de la planta ($F= 80.8$ $df=1/2$ $p=0.01$) y las medias muestran mayor visitas legítimas en flores del morfotipo pegajoso. El número de visitas para el morfotipo no pegajoso fue 38 (legítima=23; ilegítimas=15) y para el morfotipo pegajoso 92 (legítima=82; ilegítimas=10) (**Figura 11.d**).

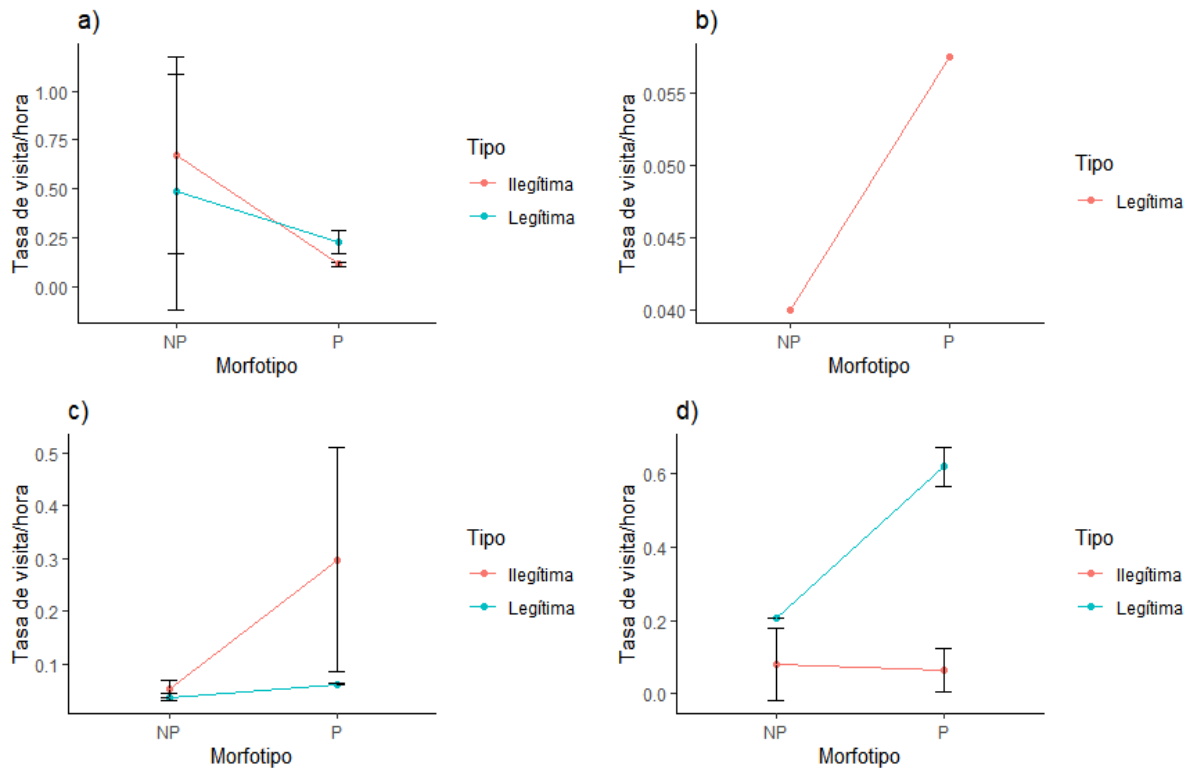


Figura 11. Gráficos de línea mostrando mediante un punto el promedio, el cambio existente entre variables dependientes mediante una línea horizontal y la desviación estándar de las tasas de visitas por hora a flores de los morfotipos no pegajoso (NP) y pegajoso (P) de *Bejaria resinosa* mediante una línea vertical. a) Tasa de visita por hora de abeja melífera; b) Tasa de visita por hora de colibrí; c) Tasa de visita por hora de pinchaflores; d) Tasa de visita por hora de abeja nativa.

CAPÍTULO 3

DISCUSIÓN

Existió compatibilidad reproductiva entre morfotipos de *B. resinosa*, tratándose de una especie polimórfica de flores con y sin resina. Presenta diferencias entre morfotipos en relación a los caracteres funcionales de la flor y en menor medida a la producción y concentración de azúcares en el néctar. La flor es visitada principalmente por aves y abejas, con diferencias en las tasas de visita entre los polinizadores de los dos morfotipos. Estos resultados sugieren que la presencia de los morfotipos florales y su mantenimiento en el espacio podría estar influenciada por la presión selectiva de visitantes florales.

Diferencias en las estructuras florales y néctar

Dentro de las medidas de morfometría floral, el gineceo y la corola presentaron diferencias estadísticamente significativas en los tamaños entre morfotipos, siendo ambas estructuras más largas en el morfotipo pegajoso. Esto puede relacionarse con la presión selectiva que ejercen los polinizadores diferenciados a cada morfotipo. Muchos de los visitantes nativos poseen estructuras evolutivamente relacionadas con la forma y tamaño de las flores (Maglianesi et al., 2014; Haverkamp et al., 2016). Por otro lado el morfotipo no pegajoso presenta estructuras de menor tamaño siendo visitadas principalmente por abejas melíferas que acceden con facilidad al néctar y al polen y no poseen estructuras especializadas.

Entre las flores de los dos morfotipos la distancia anteras - estigma y el diámetro de su corola, no fue estadísticamente significativo. Esto podría deberse a que ambos morfotipos cuentan con las anteras a una distancia similar del estigma, para facilitar la autopolinización o la polinización indirecta, varias ericáceas como *Vaccinium meridionale* tienen este mecanismo de autopolinización el cual muestra que no es tan efectivo como el de polinización cruzada, sin embargo se ha mantenido en el tiempo como mecanismo que asegura su reproductividad (Chamorro & Nates-Parra, 2015).

Por otra parte, no hubo diferencias estadísticamente significativas en el diámetro de la corola, debido a que las abejas melíferas visitan flores no pegajosas y las abejas nativas o colibríes visitan las flores pegajosas, por lo tanto el diámetro no necesita ser muy amplio para acceder al néctar en flores de ambos morfotipos. El método de acceso para forrajeo de las abejas melíferas es desde la parte de arriba o del costado de la flor (Santos, 2018). Sin embargo se vió que en varias flores que eran visitadas por abejas melíferas, sus pétalos luego de algunas visitas terminaban abiertos por un tiempo debido a la forma en la que manipularon las corolas. Esto no ocurrió en flores pegajosas ya que las abejas nativas no se movieron bruscamente dentro de la flor puesto que la resina mantiene pegados los pétalos entre sí, el método de forrajeo en abejas nativas es desde la parte superior de la flor, en algunos estudios de las abejas nativas la colección de néctar y polen está asociado a las condiciones extremas de algunas flores en este caso el ingreso al morfotipo pegajoso se daría solo por la parte superior (Roubik, D. 1992).

A pesar de pertenecer a una misma población, las diferencias entre los distintos morfotipos, podrían también estar influenciadas por la variabilidad en factores de las localidades que no fueron considerados en este estudio como: datos meteorológicos, altitud, inclinación del terreno y altura de la vegetación circundante y estos factores a su vez son importantes en relación al comportamiento de visitantes florales (Corbet, 1978).

La producción del néctar en dos de los tratamientos fue similar. La producción cada 24 horas no tuvo diferencias en volumen ni concentración de azúcares entre morfotipos, esto puede deberse a que la planta al permanecer embolsada y sin extracción de néctar, no necesita generar recompensa o de generarla el nectario reabsorbe parte de la producción. También es importante mencionar que el monitoreo al ser a la misma hora cada día no presentó variaciones importantes, las diferencias se darían al tener distintas horas de muestreo como en el estudio de (Ortiz, 1996)

El tratamiento donde la planta se mantuvo embolsada, con tiempo de extracción de néctar cada 6 horas, presentó diferencia de un grado brix en la concentración de azúcares siendo mayor en el morfotipo no pegajoso, con un resultado estadístico que bordea el límite y sin diferencias en el volumen. Las fluctuaciones del volumen y la concentración de néctar dependen del patrón de secreción y reabsorción de los nectarios, del efecto de las condiciones meteorológicas y del consumo por los visitantes florales (Corbet, 1978), al aislar las flores de sus visitantes naturales y muestrear en el mismo horario cada día las diferencias pueden minimizarse para ambos morfos.

Por otro lado, en el tratamiento de cosecha en pie se obtuvo mayor volumen de néctar para el morfotipo no pegajoso debido a que tiene constantemente visitantes florales tanto legítimos como ilegítimos, provocando una sobreproducción de néctar (Irwin et al., 2008). En el mismo tratamiento la cantidad de azúcar fue mayor por 4 grados Brix para el morfotipo pegajoso respondiendo de igual manera a los requerimientos que tienen sus visitantes florales. El colibrí es uno de ellos y prefiere néctar con concentraciones altas en azúcar que van de 21 a 26 grados optando siempre por aquellas flores con mayor concentración (Baker, 1975).

Observación de visitantes florales

A. mellifera mostró mayores tasas de visita en el morfotipo no pegajoso (a pesar de no tener diferencias estadísticamente significativas) que en el morfotipo pegajoso. Este resultado podría indicar que la resina dificulta el acceso de las abejas melíferas al adherirse a la flor (Melampy 1987), mostrando que esa sustancia podría estar actuando como barrera selectiva hacia la visita de ciertos polinizadores.

El visitante legítimo e ilegítimo más frecuente para el morfotipo no pegajoso fue *A. mellifera*, al ser sumamente generalista, satisface su demanda energética mediante el néctar de diferentes especies vegetales con una concentración de azúcares que no necesariamente es alta (Goulson, 2003). El acceso al néctar se da ingresando por la parte superior lateral de la cápsula con contacto a estructuras reproductivas de la flor o externamente utilizando orificios existentes en la base de algunas flores, al igual que registros donde esta abeja utiliza perforaciones hechas por robadores primarios (Irwin et al., 2010). Las abejas melíferas actúan como polinizadoras y robadoras. Mediante observaciones directas realizadas en el campo sus visitas fueron cortas a múltiples flores cercanas durante periodos de sol pero no de lluvia o neblina, puesto que no responden bien en condiciones ambientales adversas (Vicens & Boch, 2000).

Los colibríes presentan visitas legítimas en ambos morfotipos pero registran mayor número de visitas al morfotipo pegajoso, esto puede tratarse de un mecanismo para evitar competencia con abejas melíferas que frecuentan el otro morfotipo. A su vez, al ser mayor la concentración de azúcar en el néctar de las flores pegajosas su demanda energética se satisface. Se observó que el grupo de abejas nativas tiene preferencia similar por flores del morfotipo pegajoso sin importar las condiciones meteorológicas ambientales. Su estructura morfológica le permite fácil y directo ingreso por la parte superior de la cápsula a pesar de la resina ya que su tórax y abdomen se encuentran cubiertos de pelos plumosos, y carece de estructuras o superficies completamente lisas que se adhieran.

Por otro lado las visitas ilegítimas fueron efectuadas por pinchaflores principalmente en flores pegajosas considerándolo así un robador de néctar primario (Irwin, 2010) a pesar de que el test ANOVA, al comparar las medias de visitas entre morfotipos, no arrojó diferencia estadísticamente significativa. Se observó que el acceso fue por la parte inferior externa de la base de la corola, como los resultados en otros estudios que determinan que especies con flores de corolas tubulares más largas presentan mayor incidencia de robo de néctar (Rojas, 2007).

La abeja melífera visitó los dos morfotipos pero con mayor frecuencia las flores no pegajosas, por otro lado los polinizadores nativos podrían estar evitando la competencia con la abeja melífera optando por visitar el morfotipo pegajoso (Agüero et al., 2018, Roubik, D. & Wolda, H. 2001). Las diferencias en los patrones de visita de polinizadores nativos (Thomson, 2004) y la abeja melífera podrían indicar una reducción en el flujo de polen entre morfotipos que a su vez provoca diferencias en los caracteres morfológicos de las flores que reflejan el nivel de aislamiento genético (Dick et al. 2003; Dohzono. 2010). Se conoce que las abejas melíferas frecuentan gran variedad de plantas, forrajeando varias flores de un mismo individuo y no de distintos individuos (Dupont et al. 2004). Esta conducta promueve la geitonogamia y reduce el intercambio genético, con posibles cambios en la estructura genética en la población. En Australia luego de la introducción de la abeja melífera, ésta se volvió visitante número uno del arbusto *Grevillea macleayana* pero su presencia se asoció con el incremento de la autofecundación en la planta de estudio, la menor visita o exclusión de aves a las flores, y la disminución en las tasas de entrecruzamiento (England et al. 2001; Whelan et al. 2009). Por ello se puede afirmar que en algunos casos al igual que en nuestro estudio la introducción de *A. mellifera* puede alterar el flujo de polen, y afectar así la estructura genética intra e inter poblacional (England et al. 2001; Dupont et al. 2004; Whelan et al. 2009). Los efectos serán mayores si la abeja melífera desplaza a polinizadores nativos más eficientes donde sus poblaciones se encuentran reducidas. Ciertas especies de abejas solitarias pueden cambiar las familias de plantas que utilizan para no competir con las abejas exóticas, como se ha observado en zonas tropicales con la introducción de las abejas africanizadas (Roubik y Villanueva-Gutiérrez 2009).

En estudios futuros sería importante analizar mediante redes de interacción bi-modales comparadas en distintos periodos de tiempo (donde sus nodos representan los dos morfotipos de *B. resinosa* frente a los polinizadores), ilustrando el patrón de reciprocidad de interacciones para validar si existiría un aislamiento genético entre los morfotipos (Bascompte & Jordano, 2007). En otros ecosistemas donde ha sido introducida la abeja melífera, a pesar de ser una especie útil para ciertas actividades (Válido et al., 2014), genera presión sobre los rasgos morfológicos de especies vegetales (Herrera, 1990) y altera el comportamiento de polinizadores como abejas nativas o aves nectaríferas al competir por los recursos (Roubik, 2001; Goulson 2003; Paine 2004). A nivel de comunidad modifica la abundancia, diversidad y composición de especies de abejas nativas (Kato et al., 1999; Goulson & Sparrow, 2009). Estas alteraciones en los polinizadores nativos pueden tener efectos sobre las especies vegetales (Traveset & Richardson, 2006; Dohzono & Yokoyama, 2010) cambiando su oferta de néctar y a su vez alterando la reproducción de la planta (Hansen et al., 2002; Valido et al., 2002) inclusive en un estudio realizado en China la introducción de esta abeja ha provocado cambios en la dinámica ecológica y evolutiva en la flora nativa en relación a la producción de néctar (Mu et al., 2014).

CONCLUSIÓN

Encontramos que entre los morfotipos de *B. resinosa* existen diferencias tanto en sus caracteres funcionales florales como en la comunidad de visitantes florales. Basado en nuestros resultados podemos asociar estas diferencias a las interacciones morfotipo-polinizador. Dado que la abeja melífera lidera la tasa de visitas por hora al morfotipo no pegajoso, y la abeja nativa al morfotipo pegajoso, el intercambio de polen entre morfotipos sería reducido, provocando probablemente un aislamiento genético de los morfotipos, que podría resultar en un caso de especiación. Por ello es importante realizar estudios espacio temporales dentro de esta comunidad para comprobar la base genética del polimorfismo. Este estudio es un ejemplo de que especies de animales introducidas podrían tener un impacto en la evolución de especies vegetales y en el desempeño de polinizadores nativos al sur del Ecuador.

BIBLIOGRAFÍA

Agüero, J., Rollin, O., Torretta, J., Aizen, M., Requier, F., & Garibaldi, L. (2018). Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales. *Ecosistemas*, 27(2): 60-69.

Ansaloni, R., & Chacón, G. (2003). Interacción suelo, vegetación y agua: el efecto de las plantaciones de pino en ecosistemas alto andinos del Azuay y Cañar. Universidad - Verdad. Universidad del Azuay: 31-32.

Armbruster, S., Fenster, C., & Dudash, M. (2000). Pollination 'principles' revisited: specialization, pollination syndromes, and the evolution of flowers. *The Scandinavian Association for Pollination Ecology Honours Knut Faegri*, 39: 179-200.

Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38: 567-593.

Barrett, S. (1992). Heterostylous genetic polymorphisms: Model systems for evolutionary analysis. In: Barrett, S. (eds) *Evolution and function of heterostyly*. Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Springer, Berlin, Heidelberg, 15: 1-29.

Benitez, S., Glinos, E., Medina, A., & Cocucci, A. (2012). Temporal variation in the selection on floral traits in *Cyclopogon elatus* (*Orchidaceae*). *Evolutionary Ecology*, 26(6): 1451-1468.

Baker, H. (1975). Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica*, 7: 37-41.

Bonilla, M. (2012). La polinización como servicio ecosistémico. Iniciativa colombiana de polinizadores (ICPA). Universidad Nacional de Colombia, Instituto Humboldt. Bogotá, Colombia. Cap I: Abejas: 1-103.

Chamorro, F., & Nates-Parra, G. (2015). Biología floral y reproductiva de *Vaccinium meridionale* (*Ericaceae*) en los Andes orientales de Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 63(4), 1197-1212.

Clemants, S. (1991). Two New Species of *Bejaria* (*Ericaceae*) from South America. *Brittonia*, 43(3): 171-177.

Corbet, S. (1978). Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* L. and *Sinapis alba* L.. *Ecological Entomology*, 3(1): 25-37.

Dick, C., Etchelecu, G., & Austerlitz, F. (2003). Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: *Fabaceae*) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology* 12(3): 753-764.

Dohzono, I., & Yokoyama, J. (2010). Impacts of alien bees on native plant-pollinator relationships: A review with special emphasis on plant reproduction. *Applied Entomology and Zoology*, 45(1): 37-47.

- Dupont, Y., Hansen, D., Valido, A., & Olesen, J. (2004). Impact of introduced honey bees on native pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (*Boraginaceae*) on Tenerife, Canary Islands. *Biological Conservation* 118(3): 301–311.
- England, P., Beynon, F., Ayre, D., & Whelan, R. (2001). A molecular genetic assessment of mating-system variation in a naturally bird-pollinated shrub: contributions from birds and introduced honeybees. *Conservation Biology* 15: 1645–1655.
- ESRI 2011. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fægri, K., & van der Leendert, P. (1979). *The Principles of Pollination Ecology* (3rd rev. ed). Pergamon Press, Oxford ; New York.
- Game Finder PlotWatcher. (2020). version 1.6. Informer Technologies, Inc.
- Gianoli, E. (2004). Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (*Convolvulaceae*) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences*, 165(5): 825-832.
- Goulson, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1): 1-26.
- Goulson, D., & Sparrow, K. (2009). Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *Journal of Insect Conservation*, 13(2): 177-181.
- Goulson, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1): 1-26.
- Hazlehurst, J., Tinoco, B., Cárdenas, S., & Karubian, J. (2016). Pollination ecology of *Oreocallis grandiflora* (*Proteaceae*) at the northern and southern ends of its geographic range. *Journal of Pollination Ecology*, 19(15).
- Hansen, D., Olesen, J., & Jones, C. (2002). Trees, birds and bees in Mauritius: exploitative competition between introduced honey bees and endemic nectarivorous birds?. *Journal of Biogeography*, 29(5-6): 721-734.
- Haverkamp, A., Bing, J., Badekel, E., Hansson, B., & Knaden, M. (2016). Innate olfactory preferences for flowers matching proboscis length ensure optimal energy gain in a hawkmoth. *Nature communications*, 7(1): 1-9.
- Herrera, C. (1990). The adaptedness of the floral phenotype in a relict endemic, hawk moth-pollinated violet. 1. Reproductive correlates of floral variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 40(3): 263-274.

Iglesias, J., Morales, C., Chinchero, M., Herrera, X., Santiana, J., Sola, A., Acosta, N., Beltrán, L., Cadena, V., Bustos, A., Periche, O., & Viteri, G. (2012). Un insumo clave de información ambiental en el país: "Mapa de Ecosistemas del Ecuador Continental". Tabla de contenidos. En: Ministerio del Ambiente del Ecuador. Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito.

Irwin R., Galen C., Rabenold J., Kaczorowski R., & McCutcheon M. (2008). Mechanisms of tolerance to floral larceny in two wildflower species. *Ecology*, 89 (11): 3093-3104.

Irwin, R., Bronstein, J., Manson, J., & Richardson, L. (2010). Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 41: 271-292.

Johnson, S., & Steiner, K. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(4): 140-143.

Kato, M., Shibata, A., Yasui, T., & Nagamasu, H. (1999). Impact of introduced honeybees, *Apis mellifera*, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Population Ecology*, 41(2): 217-228.

Kearns, C., & Inouye, D. (1993). *Techniques for pollination biologists*. University press of Colorado.

Kraemer, M. (2001). On the pollination of *Bejaria resinosa* Mutis ex Linne f. (Ericaceae), an ornithophilous Andean paramo shrub. *Flora*, 196: 59-62.

Labougle, J., & Zozaya, J. (1986). La apicultura en México. *Ciencia y Desarrollo*, 12(69): 17-36.

Lozano, P. (2002). Los tipos de bosque en el Sur del Ecuador. en: Aguirre, Z., Madsen, J., Cotton, E., & Balslev, H. (eds.). *Botánica Austroecuatorialiana - Estudios sobre los recursos vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora-Chinchi*. Abya Yala, Quito: 29-49.

Luteyn, J. (1989). Speciation and diversity of Ericaceae in neotropical montane vegetation. *Tropical forests—botanical dynamics, speciation and diversity*: 297-310.

Luteyn, J. (1996). *Flora of Ecuador*. Ericaceae 157(54) 15-18.

Luteyn, J. (2002). Diversity, adaptation, and endemism in neotropical *Ericaceae*: Biogeographical patterns in the *Vaccinieae*. *The Botanical Review* 68(1): 55-87.

Maglianesi, M., Bluthgen, N., Bohning, K., & Schleuning, M. (2014). Morphological traits determine specialization and resource use in plant-hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, 95(12): 3325-3334.

Melampy, M. (1987). Flowering phenology, pollen flow and fruit production in the Andean shrub *Bejaria resinosa*. *Oecologia*, 73(2): 293-300.

Mena, P., Medina G., & Hofstede R. (2001). Los páramos en el Ecuador. Botánica económica de los Andes Centrales, 2006: 91-109.

Mitchell, R., Karron, J., Holmquist, K., & Bell, J. (2004). The influence of *Mimulus ringens* floral display size on pollinator visitation rate. *Functional Ecology*, 18(1): 116-124.

Mu, J., Peng, Y., Xi, X., Wu, X., Griffin, J., Niklas, K., & Sun, S. (2014). Domesticated honey bees evolutionarily reduce flower nectar volume in a Tibetan lotus. *Ecology*, 95(11): 3161-3172.

Ortiz, P., Arista, M., & Talavera, S. (1996). Producción de néctar y frecuencia de polinizadores en ceratonia *Siliqua L (Caesalpinaceae)*. *Anales Jardín Botánico Madrid* 54: 540-546.

Paini, D. (2004). Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (*Hymenoptera: Apidae*) on native bees: a review. *Austral Ecology*, 29(4): 399–407.

Paini, D., & Roberts, J. (2005). Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*). *Biological Conservation*, 123(1): 103–112.

Pedraza, P., Valencia, R., Montúfar, R., Santiana, J., & Tye, A. (2011). *Ericaceae*. En: León, S., Valencia, R., Pitman, N., Endara, L., Ulloa, C. & Navarrete, H. (eds.). 2011. Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador. Publicaciones del Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito. 2: 299- 315.

Pigliucci, M. (2001). Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Baltimore: The John Hopkins University Press.

Polo, C. (2008). Ejemplo elemental sobre cómo establecer relaciones de parentesco. *Revista Facultad de Ciencias Básicas- Universidad Militar Nueva Granada*. 4(1): 124-134.

R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing, version 1.2.5019. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rojas, S. (2007). Estrategias de extracción de néctar por pinchaflores (Aves: Diglossa y Diglossopsis) y sus efectos sobre la polinización de plantas de los altos Andes. *Ornitología Colombiana*, 5(3): 21-39.

Roubik, D. (1992). Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press, 43.

Roubik, D., & Wolda, H. (2001). Do competing honey bees matter? Dynamics and abundance of native bees before and after honey bee invasion. *Population Ecology*, 43(1): 53-62.

Roubik, D., & Villanueva Gutiérrez, R. (2009). Invasive Africanized honey bee impact on native solitary bees: a pollen resource and trap nest analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 98(1): 152-160.

- Santos, E. (2018). Comportamiento de pecoreo de las abejas melíferas en manzanos de las variedades Cripps Pink y Red Chief. Universidad de la República, Facultad de Ciencias. Iguá 4225, CP 11400 Montevideo, Uruguay.
- Simon, V. (2013). Ecología evolutiva del polimorfismo estilar en *Narcissus papyraceus* Ker-Gawl. (*Amaryllidaceae*). Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- Smekens, M. & van Tienderen, P. (2001). Genetic variation and plasticity of *Plantago coronopus* under saline conditions. *Acta Oecologica*, 22(4): 187-200.
- Thomson, J., Wilson, P., Valenzuela, M. & Malzone, M. (2000) Pollen presentation and pollination syndromes, with special reference to Penstemon. *Plant Species Biology*, 15(1): 11-29.
- Thomson, D. (2004). Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology* 85(2): 458–470.
- Traveset, A., & Richardson, D. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21(4): 208-216.
- Valido, A., Dupont, Y., & Hansen, D. (2002). Native birds and insects, and introduced honey bees visiting *Echium wildpretii* (*Boraginaceae*) in the Canary Islands. *Acta Oecologica*, 23(6): 413-419.
- Valido, A., Rodríguez, M., & Jordano, P. (2014). Impacto de la introducción de la abeja doméstica (*Apis mellifera*, *Apidae*) en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). *Ecosistemas* 23(3): 58-66.
- Vicens, N., & Bosch, J. (2000). Weather-Dependent Pollinator Activity in an Apple Orchard, with Special Reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (*Hymenoptera: Megachilidae* and *Apidae*). *Environmental Entomology*, 29(3): 413-420.
- Whelan, R., Ayre, D., & Beynon, F. (2009). The birds and the bees: Pollinator behaviour and variation in the mating system of the rare shrub *Grevillea macleayana*. *Annals of Botany* 103(9): 1395–1401.
- Wickham, H. (2011). The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. *Journal of Statistical Software*, 40(1), 1-29. URL <http://www.jstatsoft.org/v40/i01/>.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. URL: <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Wilcoxon, F. (1992). Individual comparisons by ranking methods. In *Breakthroughs in statistics*. Springer, New York: 196-202.
- Wilson, P., & Thomson, J. (1996). How do flowers diverge?. In: Lloyd, D. & Barrett, S. (eds) *Floral biology*. Springer, Boston: 88-111.

ANEXOS

Anexo 1: Abeja nativa en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo pegajoso.



Anexo 2: Colibrí en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo pegajoso.



Anexo 3: Pinchaflor en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo pegajoso.



Anexo 4: Abeja melífera adherida en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo pegajoso.



Anexo 5: Abeja nativa en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo no pegajoso.



Anexo 6: Colibrí en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo no pegajoso.



Anexo 7: Pinchaflor en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo no pegajoso.



Anexo 8: Abeja melífera en flores de *Bejaria resinosa* en el morfotipo no pegajoso

