IV. Interacciones mutualistas planta-animal y reproducción de las plantas

IV.1. Producción de semillas: polinización

IV.1.1. Introducción

Desde las primeras observaciones científicas de Erasmus Darwin (abuelo de Charles Darwin) y los posteriores estudios del propio Charles Darwin, el fenómeno de la polinización ha originado un enorme interés científico. Dicho interés se fundamenta en que supone el punto de partida de la reproducción de las plantas donde los procesos de selección comienzan a originar efectos definitivos en la evolución de las plantas. Además, esas observaciones de Darwin, quien vio que las flores de las orquídeas y los abejorros tenían estructuras morfológicas bien adaptadas para la polinización, sentaron las bases de la idea de una evolución paralela y relacionada entre plantas y animales, que supondría a la postre, la "semilla" de un importantísimo capítulo en la historia de la ecología como es el concepto de *coevolución*. Dicho fenómeno se establece entre dos o más especies unidas por una relación de interacción, ya sea esta mutualista, como la dispersión o la polinización, o antagonista, como la herbivoría. A pesar de la observación hecha por Darwin, el término *coevolución* fue acuñado como tal por Ehrlich y Raven en 1965, en una publicación referida a aspectos coevolutivos en la relación de herbivoría entre plantas y mariposas.

La intensidad de una determinada interacción ecológica entre dos especies es proporcional a la frecuencia con la que ocurre (*componente cuantitativo*) multiplicada por la magnitud de las consecuencias que ello tiene para el éxito reproductivo (fitness) de la planta (*componente cualitativo*). Reconocer estos dos componentes es fundamental para el correcto entendimiento de la evolución de sistemas mutualistas como el de dispersión de semillas y el de polinización, que frecuentemente han

Figura IV.1.1. Representantes de los principales grupos de insectos polinizadores del espliego *(Lavandula latifolia)*. De izquierda a derecha: díptero del género *Rhinchomya*, lepidóptero de la especie *Pyronia bathseba* e himenóptero del género *Ceratina*.

sido tratados desde una perspectiva coevolutiva. En estos mutualismos, la interacción entre plantas y animales genera presiones selectivas mutuas que pueden ocasionar adaptaciones recíprocas. Para que una planta desarrolle adaptaciones a algunas de las especies animales con las que interactúa, es necesario que los diferentes mutualistas difieran en la intensidad y resultados de sus respectivas interacciones con la planta. Así, un método para explorar el potencial evolutivo inherente a un determinado sistema mutualista, como el sistema polinizador-planta, es diseccionar los componentes cualitativo y cuantitativo, y examinar después su variación entre los diferentes mutualistas que lo componen. Dicho método ha supuesto el "vehículo" del que se han servido las investigaciones que el CSIC ha realizado en el PNCSV, para "recorrer" el estudio de este tipo de interacciones, llegando a las conclusiones científicas que se pormenorizarán a continuación.

IV.1.2. Investigaciones realizadas

Los trabajos realizados por el CSIC desde principios de los 80 en el PNCSV, y concretamente centrados en la RNG, se han basado en el reconocimiento y análisis de los componentes cuantitativo y cualitativo de los sistemas planta-polinizador, usando como sistema modelo principal el integrado por el espliego (*Lavandula latifolia*) y las decenas de especies que lo polinizan. En los sistemas de polinización, las diferencias entre los vectores de polen en relación al componente cuantitativo han sido frecuentemente evaluadas en la literatura ecológica. Sin embargo, pese a ser conocido como una importante precondición para la especialización de los sistemas mutualistas, el componente cualitativo (referido a diferencias en la efectividad de los polinizadores) ha recibido una menor atención, por lo que gran parte de las investigaciones realizadas con el espliego se han centrado en el conocimiento de este componente crucial. Para la exploración de

Figura IV.1.2. La adición manual de polen, procedente de la propia planta o de otra distinta, es una técnica experimental empleada muy frecuentemente para explorar el grado de autoincompatibilidad respecto al polen propio y si el éxito reproductivo de las plantas está limitado por la disponibilidad de polen.

estos componentes se analizaron las diferencias de actividad entre cada uno de los grupos de insectos polinizadores de espliego, incluyendo himenópteros, dípteros y lepidópteros (Figura IV.1.1), así como las diferencias de eficiencia entre cada una de las especies.

Desde la perspectiva del **componente cuantitativo** se han analizado los patrones interespecíficos de los diferentes grupos de insectos que polinizan el espliego (*Lavandula latifolia*). Así, estos análisis, basados en censos de polinizadores complementados con observaciones de tasas de visita de flores, han aportado gran cantidad de información sobre las diferentes frecuencias de interacción entre determinados polinizadores y especies de plantas.

El **componente cualitativo** ha sido investigado analizando las diferencias interespecíficas en la frecuencia de las transferencias de polen, en el tamaño de las cargas de polen depositadas en los estigmas, y en lo adecuado del polen para la planta madre. Este último aspecto depende de que la planta sea compatible o no con el polen propio y de las diferencias de efectividad del polen propio frente al ajeno, y su efecto se evaluó mediante polinizaciones manuales controladas (Figura IV.1.2). El componente cualitativo también depende de que el polinizador sea capaz de seleccionar flores en el estadio adecuado de receptividad de polen (según este estadio, las flores pueden haber activado o no su función femenina, haciendo que sus estigmas sean receptivos), por lo que fue necesario estudiar la selección que hacen los polinizadores del estadio reproductivo de las flores, y los patrones de distancia de vuelo entre flores.

A igualdad de abundancia, un determinado polinizador puede ser "mejor" que otros por una o varias de las siguientes razones: (1) Que deposite polen más a menudo en los estigmas de las flores que visita. (2) Que, cuando ocurre una deposición de polen, deje mayor número de granos en el estigma. Mejorando con ello la germinación del polen y el crecimiento del tubo polínico y aumentando así el número de óvulos que serán potencialmente fertilizados. (3) Que el polen sea consistentemente más adecuado, o "mejor", para la planta madre. Son numerosas las especies de plantas, como el espliego, que producen más y mejores semillas cuando el polen procede de otra planta, asegurándose así la existencia de un mayor flujo de genes entre los individuos de una población y el mantenimiento de la variabilidad genética necesaria para que los procesos de selección vayan construyendo los "cimientos" de la evolución de estas poblaciones. La calidad del polen no sólo influye sobre la producción de semillas, sino también sobre el tamaño de éstas, su capacidad de germinación y el éxito de establecimiento de las plántulas resultantes.

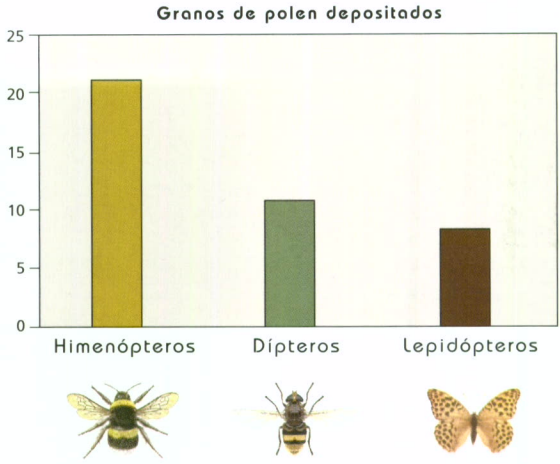

Figura IV.1.3. La efectividad polinizadora es un componente cualitativo crucial en el estudio del nivel de especialización de los polinizadores de una especie de planta. En el caso de las flores de espliego, representado en esta figura, los himenópteros depositan en promedio más granos de polen en los estigmas de las flores que dípteros y lepidópteros.

IV.1.3. Principales resultados

Con respecto a la calidad de los polinizadores, los estudios realizados demostraron que los himenópteros (abejas y avispas) depositaron más polen y más a menudo que los lepidópteros (mariposas) o los dípteros (moscas). Estas diferencias se debieron a que los himenópteros visitaron más frecuentemente flores en estadio receptivo y depositaron más granos de polen en sus respectivos estigmas que los otros dos grupos de polinizadores (Figura IV.1.3). Por otro lado, se encontró también que los lepidópteros tendieron a volar distancias más largas entre visitas consecutivas, lo que significa que este grupo de polinizadores transfiere más a menudo polen procedente de plantas diferentes.

Para que la actuación de los polinizadores ejerza una presión selectiva sobre las plantas, ésta habrá de tener unas consecuencias para el éxito reproductivo de las plantas y estar ligada a algún carácter fenotípico susceptible de modificación. Las polinizaciones manuales determinaron que en ausencia de polinizadores las flores produjeron menos frutos, y con un menor número de semillas, que las que fueron polinizadas con polen de la propia flor o de otra planta distinta. Por otra parte, flores que fueron polinizadas con polen ajeno fueron capaces de generar frutos que produjeron más semillas que las flores polinizadas con polen propio (Figura IV.1.4). Estos resultados demuestran que las diferencias en actividad de los polinizadores repercuten en la fitness de las plantas, pudiendo establecerse presiones selectivas que lleven a una mayor especialización de las plantas a favor de sus polinizadores más eficientes.

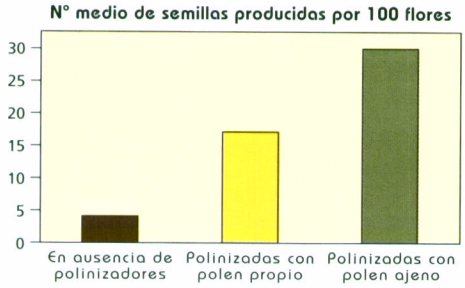

Figura IV.1.4. La actividad de los polinizadores tiene enormes consecuencias para el éxito reproductivo de las plantas. En la figura se observan los resultados, en número de semillas producidas por cada 100 flores, de las diferentes situaciones experimentales de polinización de plantas de espliego. En ausencia de polinizadores apenas se produjeron semillas. Cuando las flores fueron polinizadas con polen ajeno, el número de semillas producidas fue mayor que cuando el polen provino de la propia planta. Esto confirma que la actividad de los polinizadores, que van visitando multitud de flores y así dispersando el polen de distintas plantas, repercute en un aumento del éxito reproductivo.

Las investigaciones realizadas para explorar el componente cuantitativo de la actividad de los polinizadores mostraron que los diferentes grupos de polinizadores existentes (himenópteros, dípteros y lepidópteros) difirieron ampliamente en sus tasas de visita de flores (0.2-30 flores/min) y la mayor parte de esta variación se explicaba por diferencias en el tiempo de manipulación de las flores de cada uno de los grupos (Figura IV.1.5).

Un resultado muy interesante de estos estudios es que la abundancia de una especie de polinizador y su tasa de visita a las flores no estuvieron correlacionadas o, en otras palabras, los polinizadores más abundantes no eran los que visitaban más flores por unidad de tiempo. Un grupo pequeño de especies, pero taxonómicamente diverso (1 polilla, 1 mariposa, 4 abejas) acumularon la mayoría de las visitas, lo que podría ejercer efectivamente alguna selección sobre caracteres florales. No obstante, la alta diversidad morfológica del grupo de polinizadores dominantes probablemente limita la especialización de las plantas, siempre y cuando distintos polinizadores seleccionen rasgos florales distintos o, aún en el caso de que seleccionen el mismo rasgo, lo hagan en direcciones opuestas.

IV.1.4. Aplicabilidad

La conclusión más importante que puede extraerse de todos estos trabajos gira en torno a la importancia que los mutualismos de polinización tienen en la dinámica natural de las poblaciones vegetales. Sean más o menos abundan-

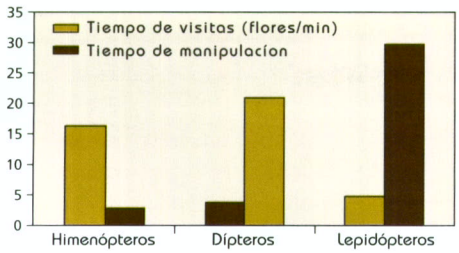

Figura IV.1.5. Factores principales que conforman el componente cuantitativo de los polinizadores del espliego. Puede observarse que los diferentes grupos de polinizadores difieren tanto en la tasa de visita como en el tiempo de manipulación de las flores. Los himenópteros visitaron flores más frecuentemente que los lepidópteros, fundamentalmente debido a que requieren menos tiempo para manipular la flor.

tes, o de mejor o peor calidad, los polinizadores juegan un papel sin el cual muchas especies simple y llanamente se verían abocadas a la extinción. Por su papel crucial, la actividad de los polinizadores ha de ser considerada como una de las bases a gestionar cuando se elaboran planes de conservación, puesto que de ella va a depender el éxito reproductivo de muchas y variadas especies vegetales. Estas investigaciones ayudan además a determinar qué grupos concretos de polinizadores son los más eficientes para el éxito reproductivo de determinadas especies, por lo que aportan importantes claves concretas para la gestión y conservación.

El determinar los grupos de polinizadores de mayor eficiencia es fundamental también en relación con aspectos como la gestión de plagas. Modificaciones poco perceptibles en el medio pueden reducir las poblaciones de polinizadores concretos y traducirse en un declive en la producción de semillas. Cuando se aplican tratamientos de insecticidas químicos contra plagas de insectos, si los pesticidas empleados no son muy específicos pueden diezmar la comunidad de polinizadores de una determinada región, produciendo reducciones drásticas de la producción de frutos y semillas en las poblaciones vegetales.

La evolución, tanto de plantas como de polinizadores, requiere del mantenimiento de sus interacciones mutualistas, sin las cuales no se mantendrían determinadas presiones selectivas básicas para el desarrollo de los procesos de selección. Normalmente, la filosofía de la gestión y conservación se basa en especies. Esto puede ocasionar problemas de desequilibrio o desacoplamiento entre los participantes en una determinada interacción, que de repente, tras un tratamiento de gestión se ven "liberados" de una determinada presión selectiva. Una gestión que contemplara la persistencia de las interacciones y no solo las especies evitaría muchos de estos problemas. La gran mayoría de las investigaciones realizadas por el CSIC en el PNCSV ponen de manifiesto la importancia que las interacciones tienen a todos los niveles en las dinámicas de las poblaciones vegetales y animales.

IV.1.5. Algunas referencias representativas

- **Herrera, C. M. 1987.** Components of pollinator 'quality': comparative analysis of a diverse insect assemblage. Oikos 50: 79-90.
- **Herrera, C. M. 1989.** Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the 'quantity' component in a plant-pollinator system. Oecologia 80: 241-248.
- **Jordano, P. 1993.** Pollination biology of *Prunus mahaleb* L.: deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size. Biological Journal of the Linnean Society 50: 5065-5084.