

TAMAÑO DEL NÚCLEO DE POBLACIÓN Y POLINIZACIÓN EN *ECHIMUM PLANTAGINEUM*

por

JAVIER GUITIÁN, PABLO GUITIÁN & LUIS NAVARRO*

Resumen

GUITIÁN, J., P. GUITIÁN & L. NAVARRO (1993). Tamaño del núcleo de población y polinización en *Echium plantagineum*. *Anales Jard. Bot. Madrid* 51(1): 65-72.

Estudiamos el comportamiento de los polinizadores en núcleos de población de diferente tamaño de *Echium plantagineum* (*Boraginaceae*). Los polinizadores que muestran mayores índices de actividad (número de flores visitadas por minuto) son *Hemaris fuciformis* (*Sphingidae*) 46 flores/min, *Bombus terrestris* (*Apidae*) 23 flores/min y *Apis mellifera* (*Apidae*) 15 flores/min. Las flores de plantas dispuestas en núcleos de población grandes reciben la visita de un insecto cada 9 minutos, en núcleos de población pequeños cada 18 minutos, y en plantas aisladas cada 30 minutos. Se discuten las consecuencias de la variación espacial en la intensidad de la interacción entre *E. plantagineum* y sus polinizadores.

Palabras clave: *Echium plantagineum*, *Boraginaceae*, visitas de polinizadores.

Abstract

GUITIÁN, J., P. GUITIÁN & L. NAVARRO (1993). Patch size and pollination in *Echium plantagineum*. *Anales Jard. Bot. Madrid* 51(1): 65-72 (in Spanish).

We studied pollinator behaviour in different-sized patches of *Echium plantagineum* (*Boraginaceae*). The pollinators displaying greatest activity were *Hemaris fuciformis* (*Sphingidae*) (46 flowers per minute, fpm), *Bombus terrestris* (*Apidae*) (23 fpm) and *Apis mellifera* (*Apidae*) (15 fpm). On average, the flowers of plants in large patches were visited once every 9 min, the flowers of plants in small patches once every 18 min, and the flower of isolated plants once every 30 min. These results indicate that pollinator activity in *Echium plantagineum* is dependent on patch size.

Key words: *Echium plantagineum*, *Boraginaceae*, pollinator visitation.

INTRODUCCIÓN

La intensidad de una interacción entre dos especies es proporcional a su frecuencia de ocurrencia y a la magnitud de sus consecuencias en la "fitness" (HERRERA, 1989). En las interacciones planta-polinizador estas dos componentes dependen, entre otros factores, de la variación espacio-temporal en las relaciones con los polinizadores (tasa de visitas a las flores, conjunto de poli-

nizadores) y de la diferente efectividad polinizadora de cada una de las especies (WASER & PRICE, 1983).

Las tasas de visitas de los polinizadores a las flores ("componente de cantidad") han sido estudiadas en numerosas especies, documentándose importantes variaciones en función del tamaño de las inflorescencias (WYATT, 1982; ANDERSON, 1988; SCHMID-HEMPEL & SPEISER, 1988; KLINKHAMER & al., 1989; PLEASANTS & ZIMMERMAN,

* Laboratorio de Botánica, Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Farmacia, Universidad de Santiago. 15706 Santiago de Compostela (La Coruña).

1990), de las plantas (SCHEMSKE, 1980; SCHMITT, 1983; GEBER, 1985; KLINKHAMER & *al.*, 1990) y de los núcleos de población (BULLOCK, 1989; KLINKHAMER & *al.*, 1990). De igual manera, se han señalado importantes variaciones espacio-temporales en las relaciones planta-polinizador (WASER, 1979; WILLSON & BERTIN, 1979; AKER, 1982; HERRERA, 1988, 1989). La diferente efectividad de los polinizadores ("componente de calidad") ha recibido, por el contrario, menor atención (ver, no obstante, HERRERA, 1987, y referencias allí citadas).

Cuando el número de visitas que recibe una flor es elevado, la sucesiva extracción de néctar puede traer como consecuencia la producción de néctar adicional (CORBET & DELFOSSE, 1984), limitando los recursos disponibles para la producción de semillas (PYKE, 1991). Si el número de visitas a cada flor puede variar en función del tamaño del núcleo de población (BULLOCK & *al.*, 1989; KLINKHAMER & *al.*, 1990), este último aspecto puede ser relevante en la biología de la planta.

En este trabajo estudiamos algunos aspectos básicos de la polinización de *Echium plantagineum* (*Borraginaceae*), y tratamos de analizar un componente básico en la interacción entre la planta y sus polinizadores: las variaciones espaciales en las tasas de visitas a las flores en función de los tamaños de los núcleos de población.

EL ÁREA DE ESTUDIO Y LA PLANTA

El estudio se realizó en el Bierzo (noroeste de la Península Ibérica), en las proximidades de la localidad de Covas (Orense). La vegetación del área es típicamente mediterránea, y está constituida por bosques de *Quercus rotundifolia*, y un mosaico de comunidades arbustivas y pastizales desarrollados como consecuencia de la acción humana.

La población donde se realizaron los experimentos está situada entre los 400-450 m, en el borde de los caminos que atraviesan el bosque.

Echium plantagineum L. (*Borraginaceae*) es una hierba perenne, que presenta numerosos tallos floridos con flores dispuestas en inflorescencias bracteadas. Las flores son azul-violáceas, marcadamente zigomorfas, protándricas y hermafroditas.

El período de floración abarca los meses de mayo y junio, presentando un máximo en la segunda quincena del mes de mayo, fecha en que se realizó el estudio. Su hábitat en el área de estudio son los pastizales y bordes de caminos sobre substratos calcáreos, sometidos a cierto grado de influencia humana (J. Guitián, obs. pers.).

Numerosos detalles sobre las características de la planta, su biología floral y polinización han sido publicados con anterioridad (CORBET & DELFOSSE, 1984; BURDON & *al.*, 1988).

MÉTODOS

El estudio se realizó en la primavera de 1992, en tres subpoblaciones de *Echium plantagineum* de diferente tamaño y densidad (en adelante, núcleos de población A, B y C).

El núcleo de población A ocupa una superficie de aproximadamente 100 m de longitud y 1 m de anchura, situada a ambos lados de un estrecho camino. El núcleo de población B ocupa una superficie de 5 m de largo y 2 m de ancho, situada asimismo al borde de un camino, a 250 m del anterior. La tercera mancha, núcleo de población C, está constituida tan solo por una planta aislada, que cubría una superficie aproximada de 1 m², situada a 20 m del núcleo de población B.

Para calcular el número de flores abiertas en cada núcleo de población en los días en que se realizaron los censos, se contó el número total de tallos floridos y se estimó el número medio de flores abiertas en cada tallo.

En la segunda quincena del mes de mayo, los tres observadores realizamos censos cada hora a través de un transecto lineal que nos permitía observar la totalidad de las plantas presentes en el núcleo de población A, entre las 6 horas GMT y las 18 horas

GMT. Durante la realización de los censos registramos humedad y temperatura con un termohigrómetro portátil.

En cada uno de los censos anotamos: 1, número de visitantes florales de cada especie activos a cada una de las horas; 2, número de flores visitadas por cada uno de los visitantes florales en fracciones de tiempo durante las que se consiguió seguir cada insecto. Con este dato se calculó el número de visitas por minuto (IA = índice de actividad) en cada hora, que combinado con el número de insectos activos a cada una de las horas permite estimar el número total de visitas florales en el período en que se realizaron las observaciones. A continuación estimamos el número medio de visitas

a cada flor por minuto (N), según la expresión: $N = n.^{\circ} \text{ visitas totales} / n.^{\circ} \text{ de flores} \times \text{ tiempo (min.)}$.

Transcurridos dos días realizamos observaciones similares en el núcleo B contando el número de visitantes florales activos a cada hora, y el número de visitas por minuto para cada insecto. El número medio de visitas a cada flor por minuto se calculó de forma similar a la empleada en el núcleo A.

Simultáneamente, cada hora, se registró el número de visitantes florales presentes en el núcleo C, en un determinado instante; los cálculos efectuados fueron similares a los realizados para los núcleos A y B.

En los días en que se realizaron los experimentos las condiciones climáticas durante

TABLA 1

ESPECTRO DE POLINIZADORES DE *ECHIU*M PLANTAGINEUM EN LOS TRES NÚCLEOS COMPARADOS ENTRE LAS 6 Y 11 HORAS GMT (Núcleo A, 64.200 flores; B, 1.274 flores; C, 244 flores. Entre paréntesis se expresan los valores de las frecuencias de aparición de cada polinizador)

Especie	Núcleo de población		
	A (abundancia)	B (abundancia)	C (abundancia)
HIMENOPTERA			
Apidae			
<i>Bombus terrestris</i>	2.242 (84,9%)	27 (71,0%)	5 (62,5%)
<i>Apis mellifera</i>	56 (2,1%)		
Anthophoridae			
<i>Anthophora acervorum</i>	11 (0,4%)	2 (5,3%)	
Megachilidae			
<i>Osmia</i> sp.	6 (0,2%)		
<i>Megachile</i> sp.	28 (1,1%)	2 (5,3%)	
Xylocopidae			
<i>Xylocopa violacea</i>	2 (0,1%)		
DIPTERA			
Syrphidae			
	12 (0,5%)		
LEPIDOPTERA			
Sphingidae			
<i>Hemaris fuciformis</i>	20 (0,8%)		
<i>Macroglossum stellatarum</i>	8 (0,3%)	3 (7,9%)	
Pieridae			
<i>Aporia crataegi</i>	21 (0,8%)	1 (2,6%)	
<i>Gonepteryx rhamni</i>	4 (0,1%)		
Papilionidae			
<i>Iphiclides podalirius</i>	13 (0,5%)		
COLEOPTERA			
Carabidae			
	217 (8,2%)	3 (7,9%)	3 (37,5%)

Además, en el núcleo A, *Bombylius major*, *Colias croceus*, *Artogeia rapae*, *Anthocharis cardamines* y visitantes de las familias *Licaenidae* y *Noctuidae*, aparecen con una frecuencia $\leq 0,01$.

la realización de los censos y los niveles de floración en los diferentes núcleos de población fueron similares.

Para comprobar si el principal polinizador (*Bombus terrestris*) extrae la totalidad del néctar disponible en las flores en cada visita, y, consecuentemente, fuerza a la planta a producir néctar adicional, embolsamos 13 tallos floridos impidiendo el acceso de los insectos durante las 24 horas siguientes. Transcurrido este tiempo, las bolsas se abrieron, permitiendo el acceso a cada flor de un único *Bombus terrestris* ($n = 13$), midiendo de inmediato la cantidad de néctar presente tras la visita y comparándola con la de una flor próxima embolsada y no visitada ($n = 12$).

RESULTADOS

Polinizadores e índice de actividad en el núcleo de población A

En conjunto registramos 6.781 insectos, de los que el 90,2% pertenecen a especies de la familia *Apidae*. De éstos, 5.955 (87,8%) fueron *Bombus terrestris* y 162 (2,4%) *Apis mellifera*. El resto de los polinizadores aparecen como menos importantes (tabla 1).

Las variaciones horarias de los índices de actividad de los principales polinizadores aparecen recogidas en la figura 1. El polinizador que presentó un mayor índice de actividad fue *Hemaris fuciformis*, con 46,1 flo-

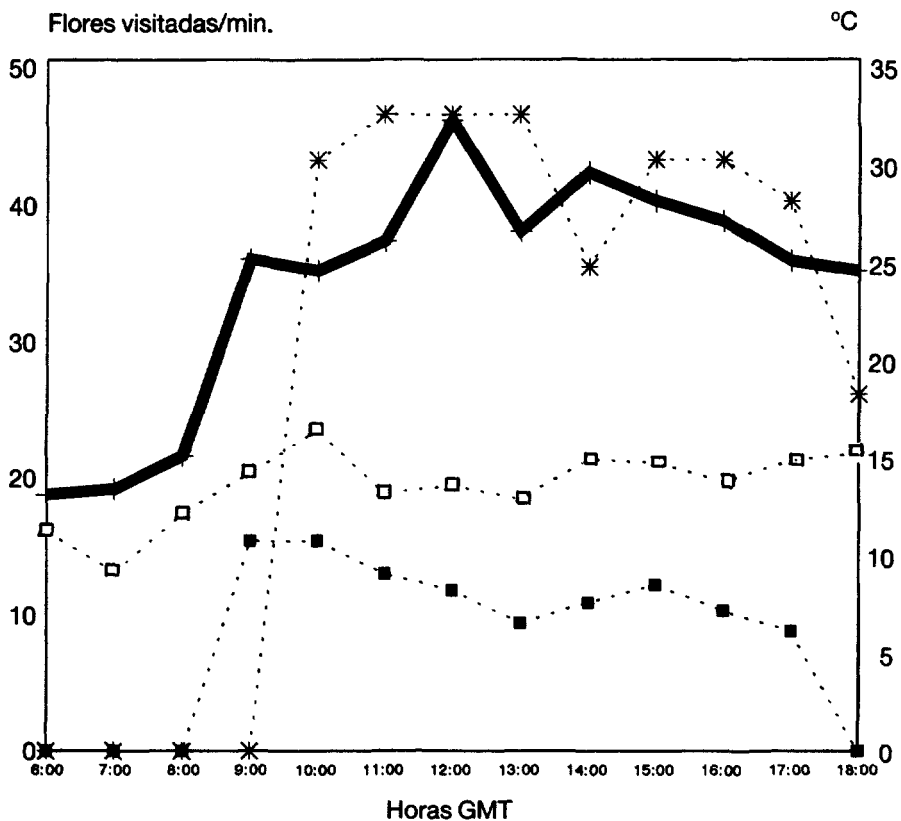


Fig. 1.—Variación horaria en el índice de actividad (número de flores visitadas por minuto) de los principales polinizadores de *Echium plantagineum*. ■ *Apis mellifera*, □ *Bombus*, * *Hemaris*, — temperatura.

res/minuto entre las 11 y 13 h. *Bombus terrestris* tiene el mayor índice de actividad a las 10 h, con 23,1 flores/minuto, al igual que *Apis mellifera*, con 15,4 flores/minuto.

El número estimado de visitas de los *Bombus terrestris* a las flores a lo largo de todo el día fue de $7,2 \times 10^6$, *Hemaris* realizó $1,5 \times 10^5$, y *Apis*, $1,2 \times 10^5$. En total, en el núcleo de población A contabilizamos 64.200 flores [27 ± 14 flores/tallo ($n=30$) $\times 2.369$ tallos], por lo que cada flor fue visitada, en el total del día: 111 veces, por *Bombus terrestris*; 2,3 veces, por *Hemaris fuciformis*, y 1,9 veces, por *Apis mellifera*. El número total de visitas a cada hora del día está correlacionado con la temperatura del aire ($r=0,92$, $p<0,05$). En cada una de las visitas *Bombus terrestris* extrajo la totalidad del néctar presente en la flor (tabla 2).

Variaciones en función del tamaño del núcleo de población

En los núcleos de población B y C *Bombus terrestris* es el polinizador principal, como sucede en el núcleo de población A. El espectro de polinizadores en las horas que se realizó el estudio comparativo es similar en los núcleos de población A y B (tabla 1). En el núcleo de población C, debido al pequeño número de visitas realizadas, las frecuencias difieren de forma sustancial. El índice de actividad más elevado de *Bombus terrestris* en los núcleos de población B y C es de 14,8 flores/minuto.

Entre las 6 y las 12 horas GMT, el número de visitas a las flores difiere entre los tres núcleos de población (fig. 2). En el núcleo de población A fue de $2,6 \times 10^6$; esto supone 40 visitas/flor, por lo que cada flor es visitada cada 9 minutos. En el núcleo de población B (1.274 flores) se realizaron $2,5 \times 10^4$ visitas, lo que representa 15 visitas/flor, y en el núcleo de población C (244 flores) se registraron 3×10^3 visitas, lo que representa 12 visitas/flor. En estos dos últimos núcleos de población cada flor es visitada cada 18 y 30 minutos, respectivamente. De acuerdo con esto, el número medio de visitas a las flores se incrementa al aumentar el tamaño del núcleo de población (fig. 3).

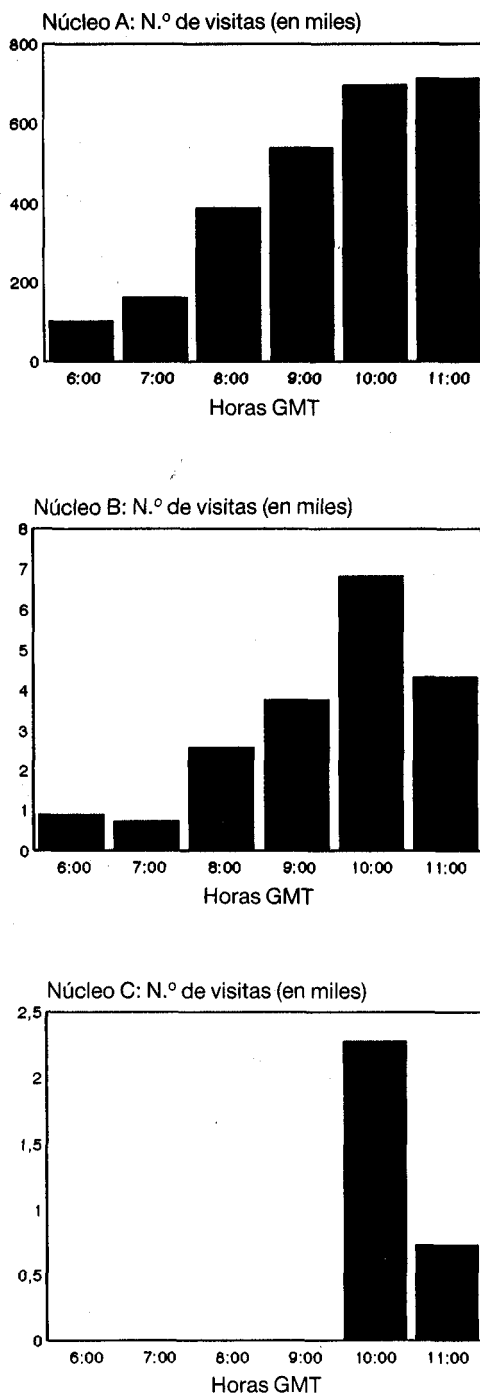


Fig. 2.—Variación horaria en el número de visitas de *Bombus terrestris* en los tres núcleos de población estudiados.

TABLA 2

VALORES DE VOLUMEN, CONCENTRACIÓN Y CANTIDAD DE AZÚCAR EN EL NÉCTAR DE *ECHIMUM PLANTAGINEUM*, ANTES Y DESPUÉS DE LA VISITA DE UN *BOMBUS*

	Volumen (μ l) ($\bar{x} \pm dt$)	Concentración (%) ($\bar{x} \pm dt$)	Azúcar (mg) ($\bar{x} \pm dt$)
Antes	1,6 \pm 0,3	15,7 \pm 4,2	0,25 \pm 0,10
Después	0,1 \pm 0,2	12,5 \pm 0,7	0,06 \pm 0,02

DISCUSIÓN

En las relaciones entre plantas y polinizadores, la variación espacio-temporal en la interacción (diferencias en el espectro de polinizadores, en la efectividad, en el número de visitas, en la frecuencia de transferencias xenógamas) limita las posibilidades de adaptación de la planta a los polinizadores (HERRERA, 1988).

En el caso de *Echium plantagineum* el espectro de polinizadores es taxonómicamente diverso, aunque presenta cierta homogeneidad en la medida que *Bombus terrestris* es el polinizador más importante en todos los casos (CORBET & DELFOSSE, 1984; BURDON & *al.*, 1988; ver, no obstante, SOWING, 1989). Los patrones de actividad de los insectos coinciden con los señalados para las mismas especies de polinizadores en *Echium vulgare*, aunque los índices de actividad en esta especie son más elevados que los obtenidos en el Bierzo para *Echium plantagineum* (ver CORBET, 1978).

Nuestros resultados muestran una fuerte variación entre sitios en el número medio de visitas que recibe cada flor en función del tamaño del núcleo de población elegido. Esto contrasta con los resultados obtenidos por KLINKHAMER & JONG (1990), quienes encuentran que el número medio de visitas a las flores de *Echium vulgare* no difiere entre plantas situadas en núcleos de población densos y plantas aisladas. KLINKHAMER & *al.* (1989) encuentran, además, que en *Cynoglossum officinale* las plantas aisladas reciben menos aproximaciones de insectos que las plantas situadas en núcleos de población densos, aunque la proporción de visitas a las flores en cada aproximación es mayor en las plantas aisladas.

Se ha documentado ya que las flores de *E. plantagineum* son visitadas varias veces en un día (CORBET & DELFOSSE, 1984), y se han dado a conocer tasas de visitas a las flores como las que muestran nuestros resultados (NÚÑEZ, 1977). En otras especies la frecuencia de visitas a las flores es mucho más elevada (por ejemplo, cada tres minutos, en *Caesalpinia pulcherrima*; CRUDEN & HERMANN, 1983).

El patrón de visitas obtenido es coherente con las hipótesis de atracción que postulan un mayor número de visitas de polinizadores al incrementarse la señal de atracción, en este caso, el número total de flores (ver, por ejemplo, THOMPSON, 1981). La tasa de visitas a las flores se ha relacionado con el éxito reproductivo de las plantas (WASER, 1979; DIERINGER, 1991, y referencias allí citadas), por lo que las plantas en núcleos de población densos tendrían "ventajas" reproductivas frente a las plantas aisladas.

La diferente distribución en núcleos de población puede afectar al tipo de transferencia de polen en varios sentidos. Por un lado, los núcleos grandes deben ser genéticamente homogéneos y, por lo tanto, la probabilidad de cruzamientos entre plantas emparentadas será elevada, si se tiene en cuenta el comportamiento de forrajeo de *Bombus terrestris* observado en otras plantas del género (ver KLINKHAMER & DE JONG, 1990). Asimismo las flores de plantas aisladas reciben menos visitas (KLINKHAMER, DE JONG & DE BRUYN, 1989), pero la fuente inicial de polen al inicio de cada aproximación debe estar, en principio, menos relacionada. Por otro lado, en plantas aisladas la proporción de flores visitadas tras una aproximación es mayor que en

plantas en núcleos amplios y, por lo tanto, los cruces geitonógamos serán más frecuentes, con la consiguiente reducción en la producción de semillas (SEAVEY & BAWA, 1986; WIENS & *al.*, 1987).

Nuestros experimentos de extracción de néctar muestran que *Bombus terrestris* extrae, en cada visita, la totalidad del néctar presente en las flores, forzando a la planta a producir cantidades adicionales. CORBET & DELFOSSE (1984) han encontrado nuevas secreciones de néctar tras haber vaciado la flor, en un período de 8-23 minutos. Por consiguiente, las variaciones en el número de visitas a las flores, esto es, el que las plantas se dispongan en núcleos grandes o pequeños, podría traducirse en una diferente cantidad de recursos destinada a la producción de néctar.

Los datos de este trabajo no permiten evaluar las consecuencias reproductivas que para las plantas de *E. plantagineum* tiene el tamaño de sus núcleos poblacionales, pero sí reflejan, de forma clara, una

fuerte variación espacial en un aspecto básico de la interacción entre la planta y sus insectos polinizadores

AGRADECIMIENTOS

Pedro Jordano, José Guitián y Carlos Herrera revisaron críticamente el manuscrito mejorándolo con sus comentarios. Moncho Obeso determinó los ejemplares de *Bombus terrestris*. El trabajo se realizó gracias a la financiación de la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología (PB89-0762, J. Guitián y P. Guitián), y al Gobierno Vasco (Beca Formación Personal Investigador, L. Navarro).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKER, C. L. (1982). Spatial and temporal dispersion patterns of pollinators and their relationship to the flowering strategy of *Yucca whipplei* (Agavaceae). *Oecologia* 54: 243-252.
- ANDERSON, S. (1988). Size-dependent pollination efficiency in *Anchusa officinalis* (Boraginaceae): causes and consequences. *Oecologia* 76: 125-130.
- BULLOCK, S. H., C. MARTÍNEZ DEL RIO & R. AYALA

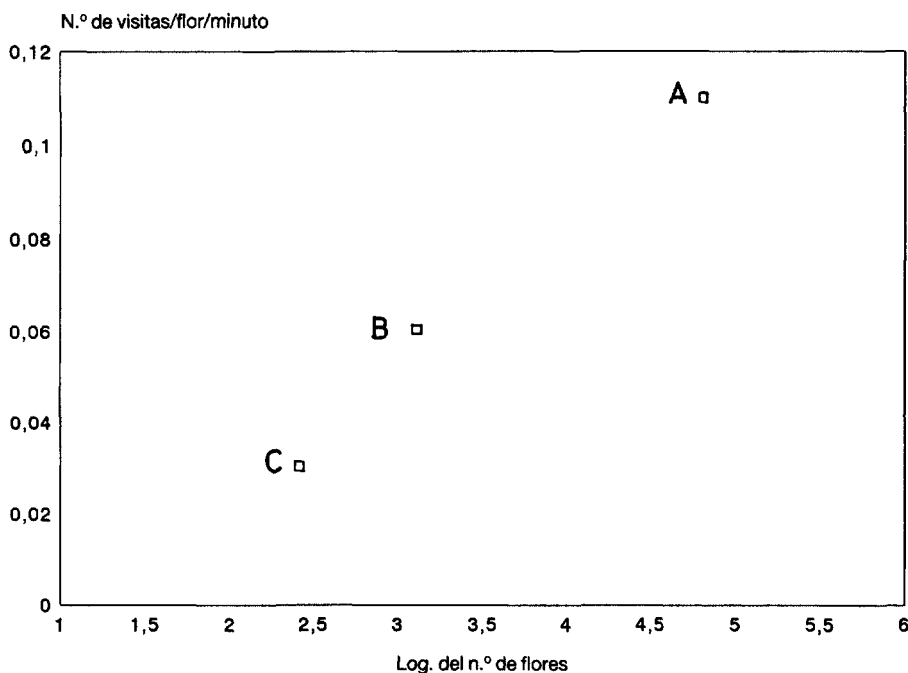


Fig. 3.—Número de visitas que recibe cada flor en función del número de flores de cada núcleo de población (A, 64.200 flores; B, 1.274 flores; C, 244 flores).

- (1989). Bee visitation rates of *Prockia crucis* differing in flower number. *Oecologia* 78: 389-393.
- BURDON, J. J., A. M. JAROSZ & A. H. D. BROWN (1988). Temporal patterns of reproduction and outcrossing in weedy populations of *Echium plantagineum*. *Biol. J. Linn. Soc.* 34: 81-92.
- CORBET, S. A. (1978). Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* L. and *Sinapis alba* L. *Ecol. Entomol.* 3: 25-27.
- CORBET, S. A. & E. S. DELFOSSE (1984). Honeybees and the nectar of *Echium plantagineum* L. in south-eastern Australia. *Austral. J. Ecol.* 9: 125-139.
- CRUDEN, R. W. & S. M. HERMANN (1983). Studying nectar? Some observations on the art. In: B. Bentley & T. Elias (eds.), *The Biology of nectaries*: 223-242. New York.
- DIERINGER, G. (1991). Variation in individual flowering time and reproductive success of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *Amer. J. Bot.* 78: 497-503.
- GEBER, M. A. (1985). The relationship of plant size to self-pollination in *Mertensia ciliata*. *Ecology* 66: 762-772.
- HERRERA, C. M. (1987). Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50: 79-90.
- HERRERA, C. M. (1988). Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biol. J. Linn. Soc.* 35: 95-125.
- 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.
- KLINKHAMER, P. G. L. & T. J. DE JONG (1990). Effect of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 57: 399-405.
- KLINKHAMER, P. G. L., T. J. DE JONG & G. DE BRUYN (1989). Plant size and pollinator visitation in *Cynoglossum officinale*. *Oikos* 54: 201-204.
- NÚÑEZ, J. (1977). Nectar flow by melliferous flora and gathering flow by *Apis mellifera ligustica*. *J. Insect Physiol.* 23: 265-275.
- PLEASANTS, J. M. & M. ZIMMERMAN (1990). The effect of inflorescence size on pollinator visitation of *Delphinium nelsonii* and *Aconitum columbianum*. *Collect. Bot., Barcelona* 19: 21-39.
- PYKE, G. H. (1991). What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature* 350: 58-59.
- SCHEMSKE, D. W. (1980). Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution* 34: 489-493.
- SCHMID-HEMPEL, P. & B. SPEISER (1988). Effects of inflorescence size on pollination in *Epilobium angustifolium*. *Oikos* 53: 98-104.
- SCHMITT, J. (1983). Flowering plant density and pollinator visitation in *Senecio*. *Oecologia* 60: 97-102.
- SEAVEY, S. R. & K. S. BAWA (1986). Late-acting self-incompatibility in angiosperms. *Bot. Rev.* 52: 195-219.
- SOWING, P. (1989). Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies, and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Oecologia* 78: 550-558.
- THOMSON, J. D. (1981). Spatial and temporal components of resource assessment by flower-feeding insects. *J. Anim. Ecol.* 50: 49-59.
- WASER, N. M. (1979). Pollinator availability as a determinant of flowering time in *Ocotillo* (*Fouquieria splendens*). *Oecologia* 39: 107-121.
- WASER, N. M. & M. V. PRICE (1983). Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interaction. In: C. E. Jones & R. J. Little (eds.), *Handbook of experimental pollination biology*: 341-359. New York.
- WIENS, D., C. A. WILSON, C. L. CALVIN, D. FRANK, C. I. DAVERN & S. R. SEAVEY (1987). Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia* 71: 501-509.
- WILLSON, M. F. & R. I. BERTIN (1979). Flower visitors, Nectar production, and inflorescence size in *Asclepias syriaca*. *Can. J. Bot.* 57: 1380-1388.
- WYATT, R. (1982). Inflorescence architecture: How flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. *Amer. J. Bot.* 69: 585-594.