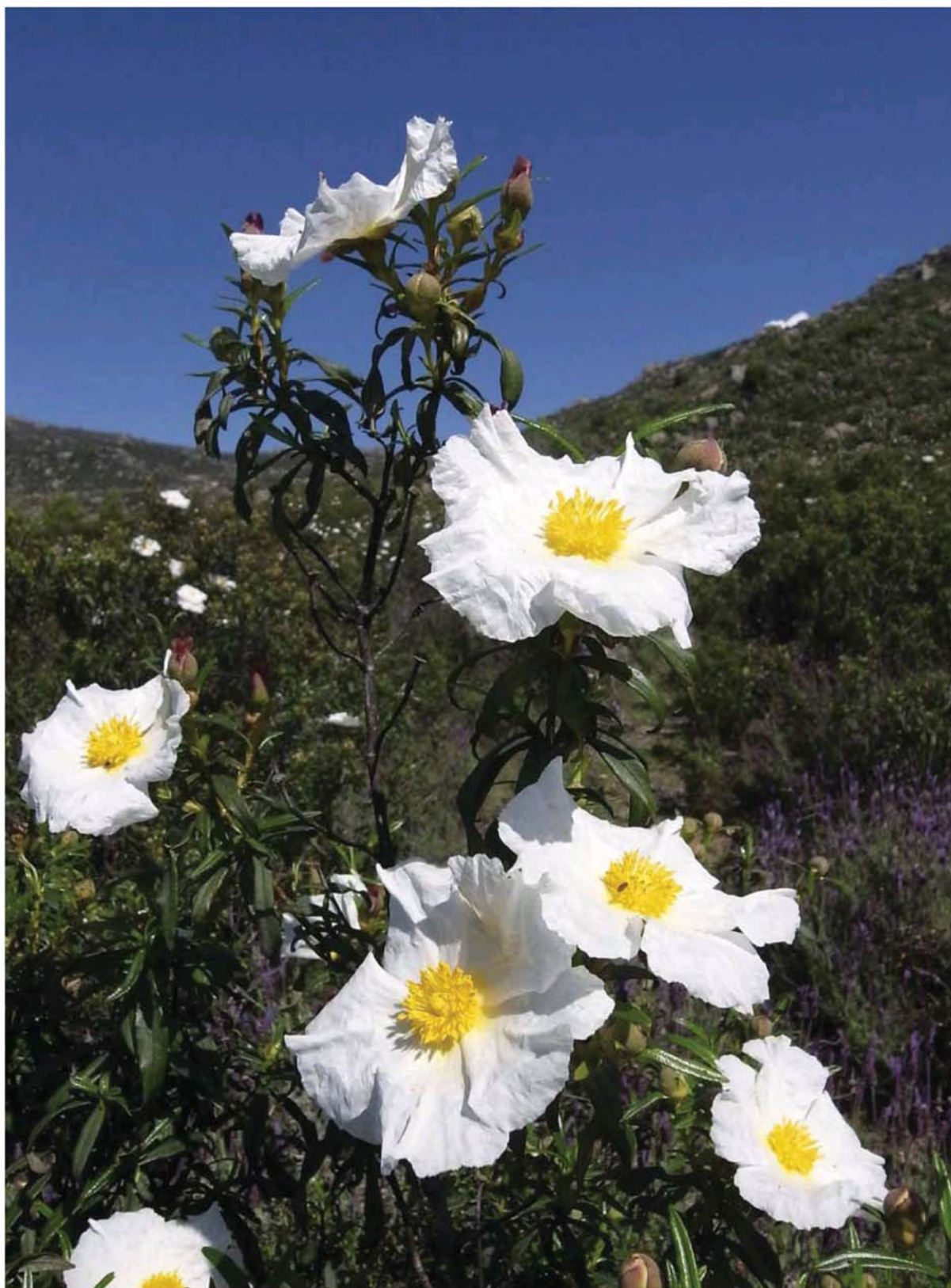




LAS FLORES GRANDES Y LONGEVAS PUEDEN TENER EFECTOS MUY DISPARES EN EL ÉXITO DE LAS PLANTAS

Florivoría frente a polinización

Las plantas han adquirido numerosos rasgos que favorecen su éxito reproductivo frente a las interacciones con los animales. Sin embargo, algunos de estos rasgos pueden estar sometidos a conflictos selectivos, debido a que las ventajas que aportan podrían verse eclipsadas por la intervención de animales antagonistas. Así, el tamaño y la longevidad de las flores, que sirven para incrementar las visitas de polinizadores, pueden atraer también una mayor cantidad de florívoros. Un estudio sobre la jara pringosa en la Comunidad de Madrid revela efectos contraproducentes de algunos rasgos cuya misión es atraer a los polinizadores.

por Alberto L. Teixido y Fernando Valladares



Las plantas interactúan con una gran variedad de organismos a lo largo de su ciclo vital, desde bacterias, hongos y animales, hasta otras plantas vecinas. Las interacciones con animales son muy comunes y extendidas, como queda de manifiesto en nuestra experiencia cotidiana: abejas revoloteando sobre las flores, pájaros en busca de frutos o ganado pastando en los prados. En la gran mayoría de los casos, los animales obtienen beneficios de dicha asociación con las plantas, aunque hay excepciones, como en el caso de las plantas carnívoras o la polinización por engaño de las orquídeas. Para la planta, su interacción con los animales puede ser desde muy beneficiosa hasta sumamente perjudicial. Si nos centramos en el ejemplo en que el animal siempre sale beneficiado, éste se comportará como un mutualista si pro-

porciona asimismo otro servicio positivo a la planta, caso de los polinizadores o los dispersores de frutos y semillas. Pero la relación será de antagonismo si arroja un balance negativo para la planta, como ocurre con los herbívoros (1).

La naturaleza de ambas interacciones, positivas y negativas, ha ejercido presiones selectivas sobre las plantas con el fin de incrementar su éxito reproductor. Por ejemplo, ahí está la función atractiva y aromática de las flores, o la de los frutos nutritivos que mejoran la dispersión de las semillas al ser buscados por animales que acaban trasladándolas a distancia. En el caso opuesto, no es raro que las plantas hayan desarrollado rasgos defensivos, como espinas o sustancias urticantes, cuyos costes de construcción y mantenimiento se ven compensados por las ventajas de mantener alejados a los herbívoros. Pero esto no

Sobre estas líneas, un sirfido (díptero que imita el aspecto de una avispa) posado en la flor de una jara pringosa (foto: Alberto Aparicio).

En la página anterior, mata en flor de jara pringosa, arbusto común en los suelos secos y ácidos de la península Ibérica (foto: Alberto L. Teixido).

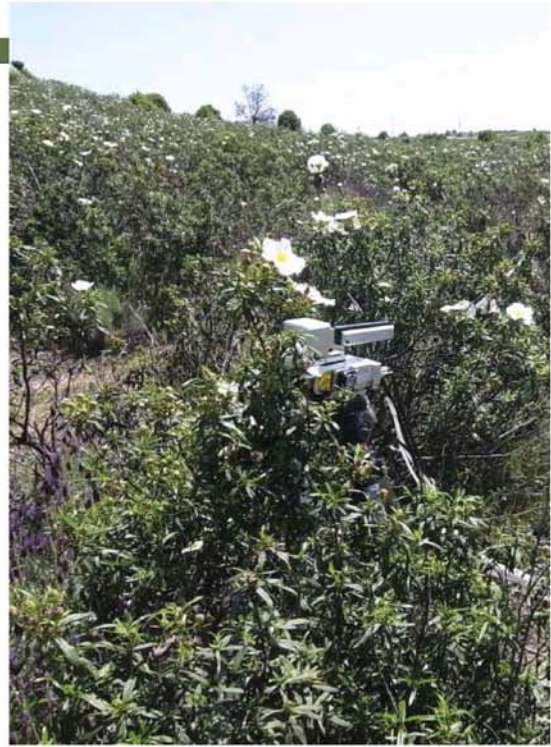
Quercus 313 - Marzo 2012 - 35

FLORIVORÍA frente a polinización

Medición de la respuesta fisiológica de las jaras en la localidad de Vista Real, cerca del puerto de Navacerrada (foto: Alberto L. Teixido).

siempre resulta tan sencillo y, en ocasiones, ciertos rasgos que en principio pueden ofrecer beneficios a una planta, al atraer una mayor cantidad de mutualistas, también pueden suponer un problema al favorecer la presencia de antagonistas (2, 3). Los herbívoros, en sentido amplio, son un claro ejemplo de antagonistas que pueden percibir las mismas señales de calidad de los rasgos seleccionados por los mutualistas, lo que les lleva a depredar los frutos más nutritivos, robar el néctar de las flores más aromáticas o consumir las flores más atractivas (Cuadro 1).

El consumo de flores por parte de los herbívoros, denominado florivoría, constituye uno de los procesos antagónicos más singulares que se interponen a la polinización (4). El grado de florivoría aumenta a medida que se incrementan los rasgos que atraen a los polinizadores, como el número de flores desplegadas o el tamaño de cada una de ellas. Incluso la longevidad de las flores —el tiempo que permanecen abiertas y funcionales—, rasgo que favorece la dispersión y la recepción de polen, podría incrementar también la intensidad de la florivoría. Aunque no hay estudios específicos, sí sabemos que ciertos patógenos, como los hongos, aumentan su incidencia sobre las flores más longevas. El consiguiente consumo y degradación de las flores puede reducir el éxito reproductivo debido a una menor producción de frutos y semillas. Esta merma en la producción se produce a través de tres vías (3, 4): disminuyendo el número de flores disponibles y dejando las más pequeñas, alte-



rando los rasgos que atraen a los polinizadores y mediante el consumo directo de gametos viables (estambres y carpelos).

Cuadro 1

Flores atractivas y herbívoros

Algunos herbívoros son animales antagonistas cuya presión selectiva puede modificar los rasgos adquiridos por las flores para atraer a sus polinizadores.

Florívoros: cualquier tipo de herbívoro que consume y causa daños a las flores abiertas (brácteas, sépalos, pétalos) o a sus estructuras reproductivas (estambres, carpelos). En consecuencia, degradan las propiedades atractivas de las flores y eliminan sus gametos.

Ladrones de néctar: estos animales, principalmente insectos y algunas aves, eliminan el néctar de las flores sin entrar en contacto con las estructuras reproductivas, por lo que no proporcionan el servicio de polinización. Pueden acceder al néctar perforando la corola u otras partes de la flor. Se han dado casos de robo de néctar sin que se llegue a producir ningún daño a las flores, aunque tampoco se proporciona polinización. En general, la terminología inglesa diferencia a unos ladrones de otros como *nectar-robbers* y *nectar-thieves*, respectivamente.

Depredadores de semillas: algunos insectos, aves y roedores se alimentan de semillas antes de que sean dispersadas, de manera que se comportan como auténticos depredadores. La selección de los frutos más grandes o con semillas de mejor calidad, así como la propia eliminación de frutos y semillas, pueden ejercer importantes fuerzas selectivas sobre la longitud del cáliz, el tamaño floral y la producción total de flores, respectivamente.

Florivoría en la jara pingosa

Dada la relación potencial entre el atractivo de las flores y el grado de florivoría, decidimos evaluar los efectos de tres rasgos relacionados con la atracción de polinizadores (tamaño floral, longevidad y número de flores desplegadas) sobre la incidencia de florívoros en la jara pingosa (*Cistus ladanifer*), una de las plantas ibéricas con flores más grandes.





La jara pringosa es un arbusto mediterráneo muy frecuente en zonas abiertas, más o menos degradadas y afectadas por los incendios, que crece sobre suelos ácidos y secos. Las flores brotan de marzo a junio, son blancas—a menudo con máculas purpúreas sobre los pétalos—, ofrecen algo de néctar y alcanzan un gran tamaño: entre 7 y 10 centímetros de diámetro. Su permanencia es especialmente corta, ya que sólo duran unas horas, pero puede extenderse a dos o tres días en ausencia de polinizadores, por lo general cuando las temperaturas son frías (5). La gama de polinizadores de esta jara es amplia y abarca distintas especies de



Cuadro 2

Rasgos florales y probabilidad de florivoría en la jara pringosa

Población	Tamaño floral (cm)	Longevidad (días)	Número de flores	Florivoría (%)
Valdelatas	7'00	1'38	17'31	9'77
La Pedriza	8'02	1'92	19'93	9'70
Vista Real	8'12	1'21	18'57	3'68
Puerto de Canencia	8'60	1'23	19'40	4'77
Promedio	7'95	1'44	18'82	6'94

abejas, abejorros y avispas, así como moscas y escarabajos, de los que la planta depende totalmente para producir sus frutos. Dichos frutos, que contienen cientos de semillas, son atacados por las larvas de la polilla *Cleonymia yvannii*, que llegan a consumir hasta un 40% del total (6). Sin embargo, hasta el presente estudio no había datos sobre ataques a las flores y, por tanto, no se contaba con información sobre la incidencia de la florivoría en esta especie.

Durante la primavera de 2009 registramos el grado de florivoría en cuatro poblaciones de jara pringosa a lo largo de un gradiente altitudinal en la Comunidad de Madrid: monte Valdelatas (720 m), La Pedriza (940 m), Vista Real (1.120 m) y puerto de Canencia (1.300 m). La fuerza de las interacciones planta-animal puede variar geográficamente y generar, por lo tanto, distintas presiones selectivas en cada localidad. Además, algunos estudios han mostrado que aquellos individuos expuestos a una mayor incidencia de los florívoros despliegan un menor número de flores, que además son más pequeñas (7, 8). Por consiguiente, es preciso documentar la variación espacial en cuanto al grado de florivoría para entender las diferencias en los rasgos de atracción floral entre poblaciones sometidas a diferentes condiciones ambientales.

En cada población seleccionamos 10 plantas de tamaño similar y, en cada una de ellas, durante el pico de floración, marcamos entre 63 y 74 flores, anotando el número de flores desplegadas cada día. Además, diferenciamos entre individuos con ausencia o presencia de mácula en sus flores. En otras especies este rasgo ha sido detectado como señal visual para los polinizadores (9), por lo que también podría serlo para los florívoros. Además medimos el diámetro y registramos la longevidad de cada flor.

Influencias del tamaño y la longevidad de las flores

Los tres rasgos florales evaluados variaron según los individuos, pero sólo el tamaño y la longevidad difirieron entre poblaciones, manteniéndose constante el número de flores (Cuadro 2). De las flores observadas, un total de 189, casi un 7%, fueron sometidas a algún tipo de florivoría. Los principales florívoros fueron varias especies de hormigas recolectoras

A la izquierda, flor aún indemne con un escarabajo entre sus estambres. A la derecha, aspecto de la flor una vez que los florívoros han empezado a alimentarse de sus pétalos (fotos: Alberto L. Teixido).

FLORIVORÍA frente a polinización

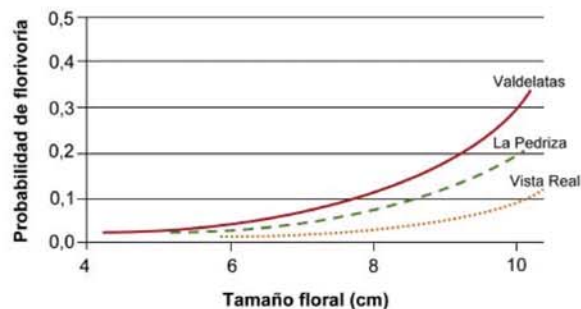
De izquierda a derecha, flores de jara pringosa con algunos de sus insectos polinizadores: una abeja, un sirfido (díptero que imita el aspecto de las avispas) y un escarabajo (fotos: Alberto Aparicio).

de estambres y escarabajos consumidores de pétalos y polen.

Aunque el grado de florivoría cayó ligeramente en las dos poblaciones situadas a mayor altitud, no tuvimos certeza estadística de que estos valores fueran inferiores a los de Valdelatas y La Pedriza. Lo que sí fue evidente es que la presencia de florívoros estuvo influida por el tamaño y la longevidad de las flores. Sin embargo, no fue así respecto al número de flores desplegadas, ni tampoco respecto a la ausencia o presencia de mácula. El incremento del tamaño floral estuvo relacionado con una mayor incidencia de los florívoros en tres de las cuatro poblaciones estudiadas (Cuadro 3). A pesar de que el grado de florivoría fuera siempre inferior al 10%, las flores de mayor tamaño tenían una probabilidad más alta de ser atacadas, especialmente en Valdelatas (35%) y La Pedriza (20%). Respecto a la longevidad, también fue un rasgo significativamente relacionado con el porcentaje de flores dañadas, que osciló entre el 3% para las flores de un día y el 67% para las flores de cinco días (Cuadro 4).

Cuadro 3

Riesgo de florivoría según el tamaño de las flores en la jara pringosa



Por tanto, nuestros resultados apoyan la hipótesis de que algunos rasgos florales asociados a la atracción de polinizadores resultan también atrayentes para diferentes tipos de florívoros. Las flores más grandes y longevas sufrieron una mayor incidencia de los florívoros dentro de las poblaciones de jara pringosa estudiadas. Aunque estos patrones ya habían sido documentados para el tamaño de la flor, nuestras evidencias sobre la longevidad son un resultado novedoso. Sin embargo y en contra de nuestras expectativas, el número de flores no se reflejó en una mayor florivoría. Este resultado puede resultar sorprendente, ya que es un rasgo que sí había sido asociado anteriormente a la atracción de florívoros y otros herbívoros antagonistas (2, 8). Quizá los florívoros dominantes en el presente estudio (hormigas y escarabajos) usen otras señales para localizar a sus plantas nutricias.

Consecuencias evolutivas

Así pues, los rasgos de las plantas que afectan al éxito reproductivo serán potencialmente seleccionados en sus poblaciones naturales. En el caso de la atracción floral, se ha demostrado en numerosas ocasiones la influencia general de los polinizadores (1, 3). Entonces, ¿por qué persisten las flores pequeñas y poco longevas en las poblaciones de muchas plantas? El mantenimiento de dicha variación se ha asociado con limitaciones de recursos y costes reproductivos, entre otros factores (3, 7). Pues bien, dentro de esos otros factores habría que contar a nuestros protagonistas, los florívoros. El consumo y degradación de las flores más atractivas y expuestas durante un mayor periodo de tiempo impide o reduce la polinización y, en consecuencia, la dispersión del polen. Todo esto acarrea un declive en la producción de frutos y semillas y, en última instancia, una presión selectiva negativa hacia la atracción floral, lo que podría ayudar a mantener las flores más pequeñas y menos longevas.

Esta interesante hipótesis fue inicialmente propuesta por Candace Galen, de la Universidad de Missouri (Estados Unidos), en 1999 (7). A partir de sus



estudios con una planta alpina, Galen postuló la "hipótesis del escape", según la cual las flores menos atractivas perdurarían en las poblaciones si ello les permitiera permanecer ocultas a animales antagonistas consumidores de flores o semillas. Así pues, Galen puso de manifiesto una convergencia en la elección por las flores entre polinizadores mutualistas y florívoros antagonistas. Desde entonces, varios estudios han corroborado conflictos selectivos sobre los rasgos de atracción floral. En otras palabras: la selección mediada por polinizadores puede ser cancelada por la influencia de los florívoros (3, 4). Como los efectos de ambas interacciones son de signo opuesto, garantizan una selección estabilizadora de dichos rasgos. La magnitud de estas interacciones tendrá una gran relevancia selectiva y la variación regional en cuanto a incidencia de los florívoros dará lugar a variación local en la adaptación de las plantas a los polinizadores (7, 8).

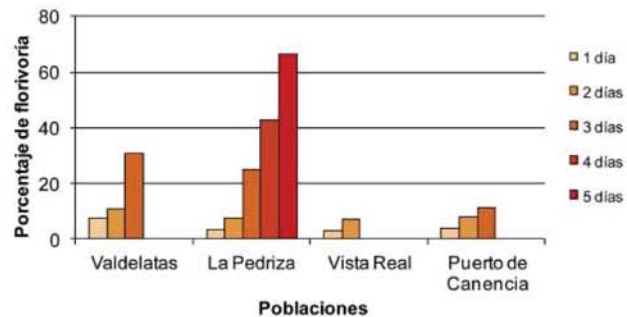
En conclusión, el grado de florivoría sobre flores más grandes y longevas que se registra en la jara pringosa abre la posibilidad de ejercer una presión selectiva relevante hacia las flores más pequeñas y de menor duración en algunas de las poblaciones de estudio. Aunque para confirmar esta hipótesis son necesarios nuevos estudios temporales de florivoría y análisis formales, tanto de selección fenotípica como de control genético de los rasgos, sabemos que los polinizadores también incrementan las tasas de visitas en aquellas plantas que resultan más atractivas. Por tanto, florívoros y polinizadores raramente operan de manera independiente, sino que generan un proceso antagonístico que es relevante para la evolución de los rasgos florales relacionados con la atracción. ✎

Bibliografía

- (1) Medel, R.; Alzen, M.A. y Zamora, R. (2010). *Ecología y evolución de las interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- (2) Irwin, R.E.; Adler, L.S. y Brody, A.K. (2004). The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defence. *Ecology*, 85: 1.503-1.511.
- (3) Strauss, S.Y. y Whittall, J.B. (2006). Non-pollinator agents of selection on floral traits. En *Ecology and evolution of flowers*, 120-138. L.D. Harder y S.C.H. Barrett (eds.), Oxford University Press, Oxford (UK).

Cuadro 4

Riesgo de florivoría según la longevidad de las flores en la jara pringosa



- (4) McCall, A.C. e Irwin, R.E. (2006). Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9: 1.351-1.365.
- (5) Teixido, A.L.; Méndez, M. y Valladares, F. (en revisión). Do large flowers have to be short-lived in Mediterranean ecosystems? Insights from the *Cistaceae*.
- (6) Delgado, J.A. y otros autores (2007). Seed predation heterogeneity in the loculate fruits of a Mediterranean bushy plant. *Journal of Natural History*, 41: 1.853-1.861.
- (7) Galen, C. (1999). Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience*, 49: 631-640.
- (8) Mosleh Arany, A.; De Jong, T.J. y Van der Meijden, E. (2009). Herbivory and local genetic differentiation in natural populations of *Arabis alpina* (Brassicaceae). *Plant Ecology*, 201: 651-659.
- (9) Johnson, S.D. y Midgley, J.J. (1997). Fly pollination of *Gorteria diffusa* (Asteraceae), and a possible mimetic function for dark spots. *American Journal of Botany*, 84: 429-436.

Hemeroteca

Quercus 269 (julio 2008)
Ref. 5301269 / 3'90 €
- Ladrónes florales invisibles.
Carlos M. Herrera.
Quercus 254 (abril 2007)
Ref. 5301254 / 3'90 €
- Triángulos naturales.
Carlos M. Herrera.

Inseramos un botón de pedidos en la página 77.



Alberto López Teixido es biólogo y está adscrito al Departamento de Biología y Geología de la Universidad Rey Juan Carlos (Móstoles, Madrid), donde trabaja en ecología evolutiva de las jaras. También ha llevado a cabo estudios de fragmentación y conservación de los helechos amenazados en el Parque Natural de las Fraguas del Eume, situado en la provincia de La Coruña (www.albertoteixido.info). Actualmente está destinado a la Universidad de Uppsala (Suecia), donde colabora en un estudio sobre genética de poblaciones y adaptación en plantas.

Fernando Valladares Ros es profesor de investigación en el Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) y profesor asociado en la Universidad Rey Juan Carlos. Se interesa por las interacciones tanto entre factores como entre organismos y procura orientar su trabajo para que resulte de utilidad en restauración ecológica y cambio global (www.valladares.info). Es presidente de la Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET) y escribe un blog ambiental (*Planeta mutante*) en el periódico Público.

Dirección de contacto: Alberto L. Teixido - Departamento de Biología y Geología - Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología - Universidad Rey Juan Carlos - 28933 Móstoles - Madrid - Correo electrónico: alberto.teixido@urjc.es

Agradecimientos

Estamos muy agradecidos a Marcos Méndez por sus sugerencias durante la valoración de los resultados de este estudio. Agradecemos también a Alejandro Aparicio la cesión de algunas de las fotos utilizadas. El trabajo fue subvencionado por los proyectos REMEDIAL (S-0505/AMB/000355) de la Comunidad de Madrid y CONSOLIDER MONTES (CSO2008-00040) del Ministerio de Ciencia e Innovación.

A la izquierda, Alberto L. Teixido en el Parque Nacional de Waipoua (Nueva Zelanda), uno de los bosques templados húmedos mejor conservados del planeta. Sobre estas líneas, Fernando Valladares con su hija Elena camino de una colonia de pingüinos de Magallanes en el desierto de Atacama (Chile).