

RECOMPENSAS FLORALES Y EXITO REPRODUCTIVO

Luis Navarro, Cristina Rosas & Garbiñe Ayensa

Departamento de Biología Vexetal. Facultade de Farmacia. Universidade de Santiago.
15706-Santiago de Compostela.

Navarro, L., Rosas, C. & Ayensa, G. (2000). Recompensas florales y éxito reproductivo. *Portugaliae Acta Biol.* **19**: 121-126.

Con el fin de examinar la importancia relativa de cada una de las recompensas ofertadas por las flores de *Helleborus foetidus* L. (Ranunculaceae) en el éxito reproductivo de la planta, se realizaron las siguientes manipulaciones: a) a un grupo de flores se les eliminaron las anteras; b) a un grupo de flores se les eliminaron los nectarios; c) a un grupo de flores se les eliminaron anteras y nectarios y d) un grupo de flores se dejó sin manipular. La eliminación conjunta de anteras y nectarios redundó en un descenso significativo del número de semillas formadas en esas flores. Los resultados se discuten en relación al comportamiento y necesidades energéticas de los polinizadores.

Palabras clave: Comportamiento, *Helleborus foetidus*, néctar, polen, *Ranunculaceae*.

Navarro, L., Rosas, C. & Ayensa, G. (2000). Floral rewards and reproductive success. *Portugaliae Acta Biol.* **19**: 121-126.

To examine the relative importance of different floral rewards offered by *Helleborus foetidus* L. (Ranunculaceae) on reproductive success, we realized the following experiments: a) a group of flowers was emasculated; b) a group of flowers was nectaries removed; c) a group of flowers was emasculated and nectaries removed, and d) a group of flowers was not manipulated. The elimination of both anthers and nectaries supposed a significant decrease on seed set. The results are discussed in relation to pollinators' behavior and its energetic demands.

Key words: Behaviour, *Helleborus foetidus*, nectar, pollen, *Ranunculaceae*.

INTRODUCCIÓN

Generalmente las plantas con flores presentan recompensas con el fin de atraer a los polinizadores. Entre éstas, el néctar y el polen son las más habituales. La cantidad y calidad de la recompensa ofertada por la planta a los visitantes puede tener enorme influencia en la actividad de estos potenciales polinizadores (GALEN & PLOWRIGHT 1985; THOMSON 1986; HARDER & THOMSON 1989; DUKAS & REAL 1993).

Por otra parte, las plantas que presentan dicogamia (separación temporal de las fases masculina y femenina), a menudo muestran variaciones en la cantidad y calidad de la recompensa ofertada a sus visitantes entre las fases masculina y femenina (GALEN & PLOWRIGHT 1985; MITCHELL 1993). Estas variaciones pueden llegar a condicionar enormemente la frecuencia y calidad de las visitas, afectando finalmente al éxito reproductivo de la planta (PLEASANT & CHAPLIN 1983; THOMSON 1986; HARDER & THOMSON 1989; THOMSON et al. 1989; REAL & RATHCKE 1991; MITCHELL 1993).

Helleborus foetidus L. (Ranunculaceae) es una herbácea perenne de floración temprana (Febrero-Abril) con flores penduladas dispuestas en inflorescencias terminales (PROCTOR & YEO 1973). Varios nectarios de forma tubular se encuentran insertos radialmente en el eje floral. Las flores, que duran 18 días, son marcadamente protoginas. Además, esta separación de las fases florales femenina y masculina está acompañada de variaciones en el tipo de recompensa ofertada. Así, durante la fase femenina, la mayoría de las anteras están cerradas por lo que las flores apenas presentan polen. El néctar por el contrario se presenta desde el primer día cayendo la mayoría de los nectarios hacia la mitad de la fase masculina. Aunque las flores son auto compatibles, la producción de frutos y semillas está supeditada a la visita de polinizadores. Los frutos son polifolículos (1-4). Sus flores en el área de estudio (noroeste de la Península Ibérica) son polinizadas principalmente por abejorros (*Bombus terrestris*) (Navarro, datos sin publicar). El período de floración de *H. foetidus* en el área de estudio coincide con la fase de cría de los abejorros. Así, los requerimientos de nitrógeno, obtenidos en forma de polen, durante este período, pasan a ser esenciales para los abejorros. Por otra parte, el néctar sigue constituyendo un aporte energético que les permite mantener su actividad forrajera.

OBJETIVO

El objetivo de este estudio fue examinar la importancia relativa de ambas recompensas, néctar y polen, sobre las preferencias nutricionales de los visitantes florales de *H. foetidus*, evaluando el efecto de la posible preferencia de los polinizadores por un tipo de recompensa u otro sobre el éxito reproductivo femenino de la planta (medido en términos de producción de semillas).

MÉTODOS

El trabajo de campo se llevó a cabo en la localidad de Las Cruces situada a 1200 m en la Sierra de Caurel (Lugo, España) durante los meses de Febrero a

Junio de 1999. *H. foetidus* es abundante en la población de estudio y se encuentra creciendo en pinares y márgenes de caminos.

Con el fin de examinar la importancia relativa de cada una de las recompensas ofertadas por las flores de *H. foetidus* (Ranunculaceae) en el éxito reproductivo de la planta, durante la última semana del mes de febrero se marcaron 15 plantas. En cada una de ellas se realizaron las siguientes manipulaciones: a) a 2 flores se les eliminaron las anteras; b) a 2 flores se les eliminaron los nectarios; c) a 2 flores se les eliminaron anteras y nectarios y d) 2 flores se dejaron sin manipular. Estos tratamientos se realizaron simultáneamente en todas las plantas. Cada uno de los tratamientos realizados se identificó en la flores con finos hilos de costura de diferente color. Experimentos preliminares mostraron que estos hilos no afectan al comportamiento de los abejorros, principales visitantes de las flores de esta especie. En estos grupos de flores se realizaron censos de observación utilizando para ello una grabadora magnética. En los censos se anotó la especie visitante a cada tipo de flor, y cuando fue posible, los momentos de entrada y salida del visitante en cada flor. Se realizaron 4 censos de 5 minutos de duración en cada planta totalizando 20 minutos de observación para cada una de las 15 plantas. Todas las sesiones de censos se realizaron en días despejados con condiciones atmosféricas similares. Transcurridos dos meses de estos experimentos se procedió a estimar el nivel de fructificación y el número medio de semillas por folículo en cada uno de los grupos de flores.

Análisis estadístico.- El posible efecto del tratamiento realizado sobre la tasa de visitas fue analizado mediante un test de chi cuadrado con los datos incorporados en una tabla de contingencia. El análisis de las diferencias en los tiempos de estancia de los polinizadores en cada uno de los tipos florales se realizó mediante un análisis de varianza de una vía. El efecto de los tratamientos florales realizados sobre el éxito reproductivo, medido como producción de semillas, fue testado mediante un análisis de varianza con diseño de bloques al azar en el cual cada planta fue tratada como un bloque y el tratamiento realizado como unidad experimental (Zar, 1984).

RESULTADOS

Durante el tiempo en que se realizó este estudio sólo se observaron abejorros "de culo blanco" (*Bombus terrestris*) visitando las flores de *H. foetidus*. Estos acuden indiferentemente a las flores en busca de néctar y/o polen.

Las observaciones obtenidas en los censos muestran que no hay diferencias evidentes en la frecuencia de visitas recibidas por las flores emasculadas, las flores sin nectarios o el grupo de flores control. Sin embargo, el grupo de las flores emasculadas y sin nectarios, recibió un 31.6 % menos de visitas que las flores control (Tabla 1). Cuando se comparó en una tabla de contingencia el número de flores visitadas frente al de flores no visitadas de cada tratamiento con respecto al control nos encontramos con que solo hubo diferencias significativas

en la comparación del control de la población con las flores en las que se eliminaron anteras y nectarios ($\chi^2 = 4.5$, $p < 0.05$). Los tiempos de estancia tampoco variaron de manera significativa entre los grupos de flores emasculadas, sin nectarios o control. Sin embargo, los abejorros pasaron significativamente mucho menos tiempo en las flores emasculadas y sin nectarios ($F_{3,63} = 18.4$; $p < 0.0001$) (Tabla 1).

Tabla 1 - Frecuencia de visitas y tiempo medio (\pm D. E.) de estancia en cada flor (en segundos) del principal visitante de las flores tratadas y el control de la población de *Helleborus foetidus* estudiada (EM = flores emasculadas; NEC = flores sin nectarios; EM+NEC = flores emasculadas y sin nectarios; C = flores control de la población no sometidas a manipulación). Entre paréntesis se presenta el número de observaciones

Polinizador: <i>B. terrestris</i>		
EM	# visitas	32
	Tiempo	4.6 ± 1.5 (15)
NEC	# visitas	32
	Tiempo	3.9 ± 1.3 (20)
EM+NEC	# visitas	26
	Tiempo	1.4 ± 0.6 (19)
C	# visitas	38
	Tiempo	4.9 ± 2.6 (13)

Al analizar el éxito reproductivo femenino de los diferentes grupos de flores (Figura 1) se observó un efecto significativo del tratamiento en el índice semillas/ óvulos (Tabla 2). Sin embargo estas diferencias son debidas únicamente a las diferencias obtenidas entre las flores emasculadas y sin nectarios y el resto. No se observaron diferencias significativas en este índice semillas/ óvulos entre las flores emasculadas, las flores sin nectarios y el grupo de flores control. Las flores emasculadas y sin nectarios, sin embargo, produjeron un porcentaje de semillas / óvulos significativamente inferior (Figura 1).

Tabla 2 - Resultados del análisis de varianza (diseño de bloques al azar) realizado para comparar el efecto de los distintos tratamientos efectuados (ver métodos) en relación con la producción de semillas en las plantas de *Helleborus foetidus*

Fuente	Suma de Cuadrados	Grados de Libertad	F	P
Tratamiento	1.7238	3	11.6	0.0001
Planta	1.3123	14	1.9	0.0522
Error	2.4281	49		

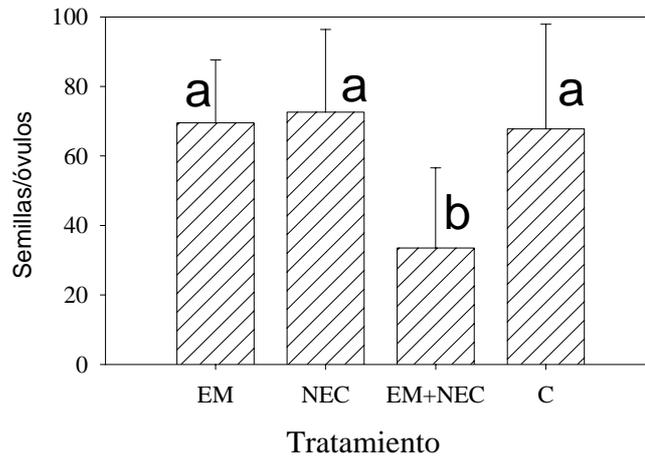


Figura 1 - Número medio (\pm D. E.) de semillas (frente al número de óvulos) obtenido en cada uno de los grupos de flores experimentales (EM = flores emasculadas; NEC = flores sin nectarios; EM+NEC = flores emasculadas y sin nectarios; C = flores control de la población no sometidas a manipulación). Letras distintas indican diferencias significativas entre los grupos (Test de Tukey a posteriori).

DISCUSIÓN

Los requerimientos nutricionales de los abejorros *B. terrestris*, principales polinizadores de las flores de *H. foetidus* en el período y área de estudio, pasan por la necesidad de encontrar un aporte energético, en forma de néctar, para mantener su actividad forrajera, así como por conseguir un aporte de nitrógeno, que obtienen a partir del polen, que permita el crecimiento de las colonias. El período de floración de *H. foetidus* coincide con el inicio del ciclo de las colonias de *Bombus* al principio de la primavera. En este momento, hay una necesidad apremiante por parte de las reinas de *Bombus* de conseguir nitrógeno para "producir" obreras.

La ausencia de polen durante los primeros días de la vida de una flor (coincidiendo con la fase femenina) podría suponer un obstáculo para la especie desde un punto de vista reproductivo, en el caso de que los polinizadores acudieran únicamente en busca de este tipo de recompensa. En este sentido, numerosos trabajos muestran que variaciones en la calidad / cantidad de la oferta ofrecida por las plantas en diferentes estados florales pueden tener un efecto significativo en la producción de frutos y/o semillas (ver revisión en MITCHELL 1993). Una variación en el tipo o cantidad de la oferta presentada entre fases florales puede suponer un déficit en la exportación o en la deposición del polen.

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que, en el caso de *H. foetidus*, las variaciones en el tipo de recompensa ofertado entre las dos fases florales no deberían de tener un efecto significativo en la producción de frutos y/o semillas. Por un lado, no se han observado diferencias en la frecuencia y duración de las visitas del polinizador principal, en función de que la recompensa ofertada fuera néctar ó polen. Por otra parte, no se observaron diferencias en la producción de semillas entre las flores que presentaban polen o néctar como única recompensa.

Únicamente la eliminación de ambas recompensas provoca una disminución de la tasa de visitas con tiempos de estancia en las flores inferiores, lo que finalmente repercute en un descenso de la producción de semillas. Así se puede concluir que en *H. foetidus* la producción de semillas está asegurada con la presentación de polen o néctar, si bien es necesaria una de las dos recompensas al menos.

AGRADECIMIENTOS

Durante la realización de este trabajo los autores contaron con financiación parcial del Proyecto PB-96-0856 de la CICYT del Gobierno Español.

BIBLIOGRAFÍA

- DUKAS, R. & REAL, L.A. 1993. Effects of nectar variance on learning by bumble bees. *Animal Behaviour* 45: 37-41.
- GALEN, C. & PLOWRIGHT, R.C. 1985. Contrasting movement patterns of nectar-collecting and pollen-collecting bumble bees (*Bombus terricola*) on fireweed (*Chaemanerion angustifolium*) inflorescences. *Ecol. Entomol.* 10: 9-17.
- HARDER, L.D. & THOMSON, J.D. 1989. Evolutionary options for maximizing pollen dispersal of animal-pollinated plants. *Amer. Nat.* 133: 323-344.
- MITCHELL, R.J. 1993. Adaptive significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production- Observation and experiment in the field. *Evolution* 47: 25-35.
- PLEASANT, J.M. & CHAPLIN, S.J. 1983. Nectar production rates in *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia* 59: 232-238.
- PROCTOR, M. & YEO, P. 1973. *The pollination of flowers*. London, Collins.
- REAL, L.A. & RATHCKE, B.J. 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* 72: 149-155.
- THOMSON, J.D. 1986. Pollen transport and deposition by bumble bees in *Erythronium*: influences of floral nectar and bee grooming. *J. Ecol.* 74: 329-341.
- THOMSON, J.D.; MCKENNA, M.A. & CRUZAN, M.B. 1989. Temporal patterns of nectar and pollen production in *Aralia hispida*: implications for reproductive success. *Ecology* 70 :1061-1068.
- WILLSON, M. F. & ÅGREN, J. 1989. Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. *Oikos* 55: 23-29.
- ZAR, J. H. 1984. Biostatistical análisis. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. USA.