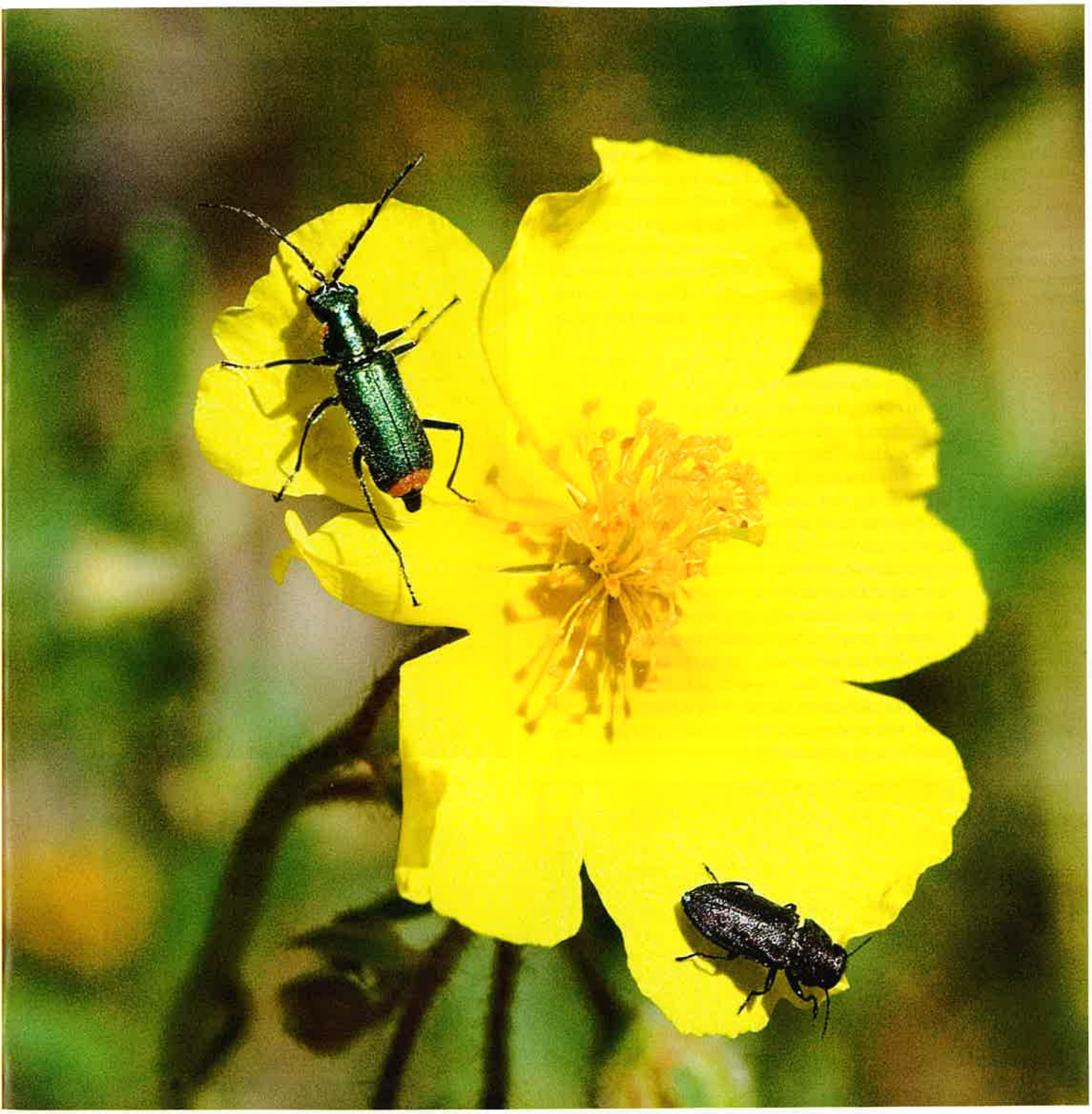
ECOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN EN TRES ENCLAVES DE DOS CONTINENTES

# Polinización por insectos en comunidades vegetales hiperdiversas



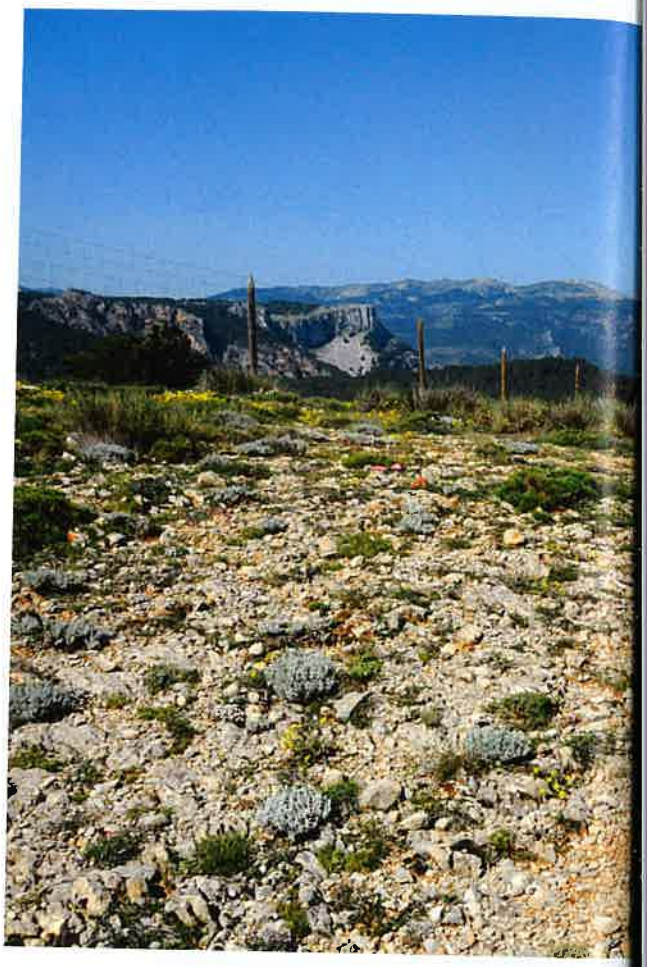
por Conchita Alonso, Víctor Parra-Tabla y Carlos M. Herrera

Es fácil imaginar que, allí donde se registra una alta variedad de plantas, las especies implicadas compiten entre ellas para recibir los servicios que prestan los insectos polinizadores. Pero la naturaleza es siempre mucho más sutil y en la mejor o peor fertilización de las flores intervienen otros muchos factores.

La naturaleza es un sistema tremendamente dinámico. Los cambios geológicos, climáticos y biogeográficos que han jalonado la historia de la Tierra dieron lugar a la diversidad de hábitats, ecosistemas y organismos que podemos observar hoy en día. Aunque con algunas excepciones, apreciamos un gradiente latitudinal de aumento en el número de especies que arranca en los polos y culmina en el ecuador, asociado a la mayor variedad y disponibilidad de recursos, y a un clima menos

**Insectos polinizadores sobre dos plantas que florecen a la vez: *Fumana baetica* (izquierda) y *Helianthemum apenninum* (derecha). Fotos: Carlos M. Herrera.**

adverso. No obstante, fuera de las regiones tropicales también puede darse una elevada diversidad de especies, mayor incluso de la esperada por su situación geográfica, en espacios relativamente pequeños y bien delimitados que hemos dado en llamar "puntos calientes". En ellos, la historia geológica se combina frecuentemente con una elevada heterogeneidad ambiental, consecuencia de su compleja orografía, y allí conviven linajes antiguos junto a otros diversificados en épocas más recientes. Todo lo cual se traduce en una mayor riqueza de especies y variedades.

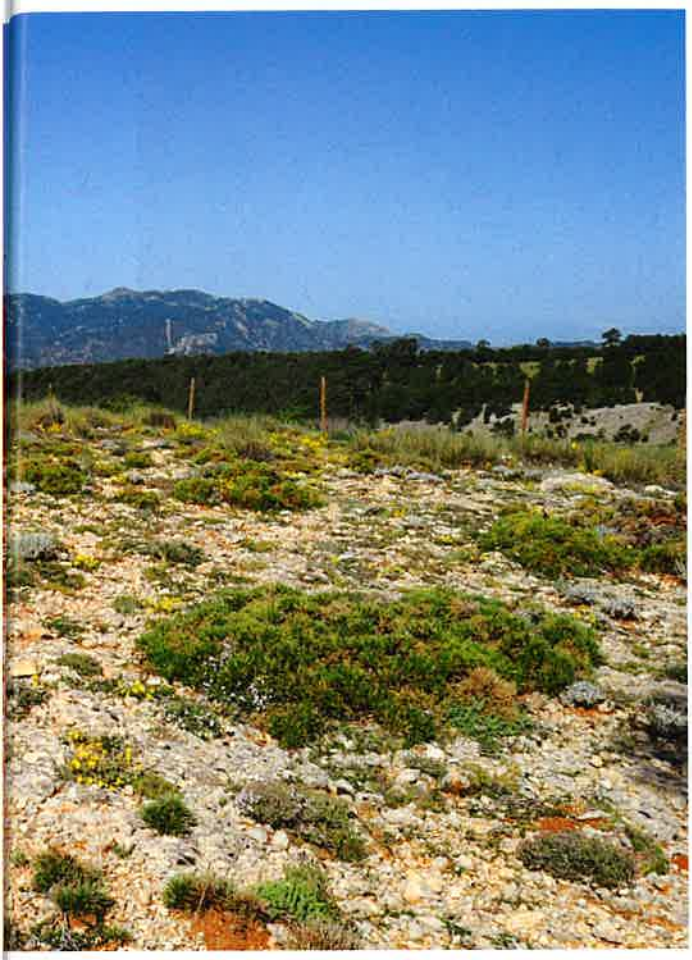


Vegetación de un afloramiento rocoso dolomítico en el Parque Natural Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas (Jaén). Las sierras Béticas son un punto caliente de diversidad vegetal a escala mundial (foto: Conchita Alonso).

## Un punto caliente de diversidad vegetal

La cuenca del Mediterráneo es uno de esos puntos de alta diversidad que no pertenece a las regiones tropicales. Destaca especialmente por la riqueza y exclusividad de sus plantas, reptiles y anfibios, mientras que su principal amenaza es la destrucción y fragmentación de los hábitats debido a la intensa actividad humana. Si nos centramos en el reino vegetal, las sierras Béticas del sureste peninsular sobresalen por la elevada proporción de plantas endémicas, es decir, por la frecuencia con la que sus especies se ajustan a un área de distribución restringida. Entre un 20 y 30% de sus 4.000 especies vegetales son exclusivas de la región y muchas de ellas sólo se encuentran en unos pocos macizos

Arroyo temporal en la Reserva Natural Donald & Sylvia McLaughlin (California, Estados Unidos). La floración está muy ligada a la disponibilidad de agua en las comunidades vegetales de estos afloramientos serpentinos (foto: George A. Meindl).



montañosos, a veces únicamente en uno solo de ellos (1).

Sin entrar en otras consideraciones, el mero hecho de que cada especie sea una pieza exclusiva del rompecabezas evolutivo que da vida a nuestro planeta debería impulsarnos a conservarlas. Por eso se ha hecho ineludible proteger los puntos calientes de diversidad, capaces de reunir a muchas especies en muy poco espacio, y existen organizaciones internacionales destinadas a tal fin (2). La biología de la conservación ha contribuido a mejorar las estimas de diversidad en todos los niveles de organización ecológica, desde los grandes ecosistemas mundiales, hasta la variabilidad genética dentro de una misma especie. Esta última, aunque suele pasar más desapercibida, resulta esencial para su supervivencia a largo plazo. Los esfuerzos conservacionistas se destinan principalmente a detectar y frenar los impactos humanos que más directamente contribuyen a la pérdida de especies y hábitats, es decir, a reducir la velocidad a la que el rompecabezas va perdiendo piezas. Sin embargo, nunca llegará a resolverse si no entendemos además cómo se relacionan entre sí esas piezas y cuáles resultan esenciales para descifrar el modelo. Por eso la moderna biología de la conservación trata de entender la dinámica natural que genera y mantiene la diversidad biológica. Una forma de conseguirlo es estudiar cómo cambia la diversidad, tanto en el espacio como

**Comunidad vegetal estudiada en la península de Yucatán (México) al inicio de la floración, justo después de que cayeran las primeras lluvias en la estación húmeda (foto: Conchita Alonso).**

En Cazorla, la mayoría de las especies sólo se encuentran en algunos de los lugares estudiados, por lo que la diversidad local de plantas es muy inferior a la regional (foto: Conchita Alonso).

en el tiempo, y, por supuesto, la importancia de dichos cambios. Otra forma consiste en analizar cómo los distintos niveles de organización (genes, especies, poblaciones, comunidades, biomas) interaccionan entre sí y condicionan la diversidad de los sistemas ecológicos actuales.

## Polinizadores de comunidades vegetales hiperdiversas

Justo desde esta perspectiva planteamos un proyecto de investigación en el que no sólo era importante inventariar la diversidad vegetal existente, sino desentrañar también los procesos ecológicos que pueden favorecer la coexistencia local en esas regiones hiperdiversas y cuya ruptura supondría una amenaza colectiva para su flora. Nuestra valoración positiva de la diversidad biológica tiende a hacernos pensar, por ejemplo, que su incremento es siempre beneficioso para el funcionamiento de los ecosistemas. Pero, paradójicamente, la reproducción de las plantas parece verse mucho más limitada por el escaso polen que reciben sus flores en aquellas regiones donde la diversidad específica es más alta. Aunque los datos disponibles no recogen información de todos los ecosistemas terrestres, ni evalúan el papel de la riqueza específica a escala local, el patrón descrito tiene un enorme interés. Como veremos, sugiere que una deficiente polinización podría afectar de forma negativa a la

Una deficiente polinización negativa a la supervivencia endémicas en regiones de

Muchas de las flores del tomillo *Thymus orospedanus* (izquierda) se abren al mismo tiempo; sin embargo, fue la especie con mayor porcentaje de flores no visitadas por los polinizadores. Menor aún fue el porcentaje de estigmas sin polen en *Teucrium aureum* (derecha), una especie de la misma familia con la que se comparó durante el estudio (fotos: Carlos M. Herrera).

podría afectar de forma de muchas plantas elevada biodiversidad.

supervivencia de muchas especies endémicas asociadas a regiones de elevada diversidad (3).

Hemos llamado al proyecto *¿Y si la biodiversidad fuese auto-limitante? Polinización de especies endémicas en comunidades vegetales hiperdiversas* (4) y su objetivo principal es entender cómo se articulan las interacciones entre plantas y polinizadores. Las hipótesis iniciales planteaban que la elevada diversidad de plantas podría incrementar la competencia en cuanto al servicio que les prestan los polinizadores y que la escasez de polen condicionaría el potencial reproductivo de las especies endémicas e incrementaría su riesgo de extinción. Para profundizar en estas cuestiones diseñamos un ambicioso trabajo de campo que permitiera analizar cómo la diversidad de plantas y flores varía en el espacio y también en el tiempo a lo largo de la época de floración. Además, queríamos comprobar qué uso hacen de estas flores los insectos polinizadores en diferentes comunidades vegetales ricas en especies y endemismos.

## Tres comunidades distantes y distintas

Aplicamos el mismo protocolo en tres regiones de alta diversidad vegetal, ricas en especies endémicas y geográficamente muy distantes: las comunidades dolomíticas de las sierras Béticas (España), las comunidades serpentinas de California

**Tanto en Cazorla como en California (Estados Unidos) y Yucatán (México), se establecieron cuadros permanentes de muestreo para registrar periódicamente la diversidad de especies, el número de flores abiertas y las visitas de los insectos polinizadores (foto: Carlos M. Herrera).**

(Estados Unidos) y las asociadas a pequeños claros del matorral costero en la zona subtropical seca de la península de Yucatán (México). Las tres guardan similitudes en cuanto a especificidad de hábitat y aislamiento, pues forman parches relativamente pequeños en terrenos aislados y claros de bosque, donde los suelos son pobres, heterogéneos y tienen escasa capacidad para retener el agua, así como poca cobertura arbórea. También comparten una marcada estacionalidad de la floración, que se asocia precisamente con la disponibilidad de agua en el suelo.

Seleccionamos cinco afloramientos dolomíticos dentro del Parque Natural Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas (Jaén), otros cinco afloramientos serpentinos asociados a arroyos temporales de la Reserva Natural Donald & Sylvia McLaughlin (California) y tres parches próximos a los pueblos de Dzemul y Chicxulub (Yucatán). En cada uno de estos lugares trazamos varios transectos lineares y una serie de cuadros de muestreo fijos donde se contaron los individuos reproductores de cada especie. También contabilizamos el número de flores abiertas y cuántas eran visitadas por polinizadores a lo largo del periodo de floración: durante la primavera en dolomías y serpentinas, y durante la estación húmeda en la región subtropical.

**Las comunidades vegetales de los afloramientos rocosos dolomíticos son de bajo porte y eso hace que la diversidad resulte poco patente. Por ejemplo, en la foto pueden distinguirse al menos cinco especies, aunque sólo una de ellas está en flor. Por eso la diversidad de flores disponibles para los polinizadores es habitualmente inferior a la diversidad global de especies presentes en cada localidad (foto: Carlos M. Herrera).**

## Cazorla alberga la mayor diversidad de plantas

Nuestros resultados muestran que la diversidad de las plantas que florecieron durante el periodo de estudio fue significativamente mayor en Cazorla (5), con entre 38 y 44 especies, mientras que en California el promedio fue de 26 y sólo de 18 en Yucatán. También encontramos que en California y Yucatán la diversidad global y local fue similar, porque la mayoría de las especies aparecieron en todos los lugares estudiados. En Cazorla, sin embargo, la diversidad local fue notablemente menor que la global, ya que un buen número de plantas sólo se encontraron en uno o dos de los afloramientos dolomíticos analizados.

Es indudable que la orografía montañosa de Cazorla favorece el aislamiento geográfico, lo que no ocurre en las otras dos regiones, con terrenos menos abruptos y más humanizados. El resultado es relevante para la conservación de hábitats fragmentados, ya que si el objetivo es no perder sus especies más exclusivas, no siempre basta con proteger los pocos fragmentos que albergan una mayor abundancia de especies.

## Estacionalidad de la floración y frecuencia de visitas

La floración también arrojó fuertes diferencias entre las tres comunidades. El número de especies que florecen al mismo tiempo en cada localidad fue relativamente bajo, entre 3 y 16, similar a lo que viene ocurriendo en pastizales menos singulares y florísticamente más pobres. Muy por debajo, además, de nuestras expectativas, ya que, dada la alta diversidad de las zonas estudiadas, esperábamos que durante la floración coincidieran entre 17 y 42 especies. Otro detalle importante es que la diversidad de flores abiertas fue mucho menor en los terrenos dolomíticos, lo que redujo las diferencias esperadas entre comunidades. Este dinamismo hace que la diversidad simultánea de recursos florales disponibles para los insectos polinizadores sea mucho menor de la esperada por los datos globales de cada comunidad, lo que también reduce las posibilidades de competencia por sus servicios.

Aún así, el resultado más novedoso fue que los polinizadores no visitaron buena parte de los recursos florales disponibles y elegían especies de forma poco constante. Las mayores diferencias se encontraron entre fechas y localidades dentro de una misma comunidad, de modo que la elección de flores visitadas fue más variable que el propio recurso en sí. En resumidas cuentas, podemos deducir que la diversidad de flores disponible se encuentra auto-limitada dentro de cada ambiente y que la posibili-

El polen que reciben la mayoría de las flores que hemos estudiado no es suficiente en cantidad, ni tampoco en calidad, para que puedan fertilizarse todos los óvulos disponibles.

dad de que sean visitadas es independiente de las diferencias geográficas a escala regional o mundial. No obstante, también podrían influir otros factores, como las características particulares de cada microhábitat.

Los resultados sugieren que estos sistemas aislados serían capaces de alimentar a más polinizadores de los que consiguen atraer. La mayoría de las especies vegetales verían limitado su potencial reproductivo a causa de una polinización deficiente, no por competencia entre ellas, sino por el fugaz atractivo de cada comunidad en sus respectivas regiones.

## Cómo medir la calidad y el éxito de la polinización

Ante este nuevo escenario altamente dinámico de recursos disponibles, habría que profundizar en las interacciones que establecen las especies que florecen al mismo tiempo con sus polinizadores. Para ello es necesario estudiar la identidad de los polinizadores y su especialización.

Aunque sin entrar en mucho detalle, pudimos diferenciar hasta 11 grupos funcionales de polinizadores, entre ellos consumidores exclusivos de néctar (mariposas y moscas), de polen (escarabajos) y recolectores de ambos recursos (abejas de diferentes tamaños). Tres de estos grupos funcionales de polinizadores estuvieron presentes en las tres comunidades estudiadas: abejorros del género *Bombus*, abejas carpinteras del género *Xylocopa* y abejas domésticas (*Apis mellifera*), que fueron visitantes relativamente abundantes y explotaron múltiples especies en cada una de ellas. También podemos añadir que buena parte de las plantas de cada comunidad compartían insectos polinizadores, lo que podría influir en la calidad de la polinización.

Analizando al microscopio el polen recibido por las flores, nuestros estudios demuestran que la mayoría de ellas no reciben una cantidad de polen suficiente, ni de buena calidad, para fertilizar el total de óvulos disponibles. Es un detalle importante a la hora de entender las diferencias entre especies endémicas y otras de más amplia distribución (6). Curiosamente, las especies endémicas de las dolomías béticas recibieron un polen de mejor calidad que las plantas no endémicas, al revés de lo observado en California y Yucatán. Este dato vuelve a alejarnos de cualquier patrón universal.

Otros aspectos también importantes para el éxito de la polinización, y que quedan pendientes de estudiar, son la importancia de la cantidad y la calidad del néctar ofertado como recompensa a los polinizadores, la capacidad para formar semillas viables sin mediación de insectos, el diferente éxito en la germinación y el crecimiento de las semillas formadas con polen ajeno y de la propia planta, así como el modo en que la presencia de polen procedente de otras especies altera la fertilización de la flor (7).

## El único patrón universal es la impredecibilidad

En resumidas cuentas, cuando se trata de hábitats estacionales y naturalmente fragmentados, la diversidad específica no siempre se estructura según el mismo patrón espacial. En concreto, encontramos que las comunidades dolomíticas de las sierras Béticas son particularmente diversas debido a la mayor heterogeneidad que ofre-

cen estos afloramientos rocosos. En cuanto a posibles competencias y su efecto sobre la reproducción, la diversidad de las flores abiertas, que es el recurso explotado por los insectos polinizadores, ha resultado ser muy dinámica. Esta alta variabilidad, tanto espacial como temporal, hace que las flores abiertas sean un recurso puntualmente menos diverso y más impredecible. Lo cual quizá resulte poco interesante para la mayoría de los polinizadores, que prefieren hábitats con una recompensa alimenticia más estable aunque menos variada.

Las plantas de comunidades diversas ven así limitada su capacidad reproductiva, ya que la calidad de la polinización juega un papel muy importante en la práctica totalidad de las especies estudiadas. No encontramos, sin embargo, un patrón universal que justifique una mayor desventaja de las especies endémicas en su conjunto. Así pues, debería estudiarse con mayor detalle la limitación reproductiva por baja calidad del polen en aquellas especies especialmente interesantes o amenazadas.

## Bibliografía


(1) **Blanca, G. y otros editores (2011).** *Flora vascular de Andalucía Oriental.* Universidades de Almería, Granada, Jaén y Málaga. Los 4 tomos están disponibles en: http://botanica.ugr.es/pages/publicaciones/libros/florandor

(2) http://www.conservation.org/How/Pages/Hotspots.aspx

(3) **Alonso, C. y otros autores (2010).** Is reproduction of endemic plant species particularly pollen limited in biodiversity hotspots? *Oikos,* 119: 1.192-1.200.

(4) http://www.plant-animal.es/endlimit/index.html

(5) **Alonso, C. y otros autores (2017).** Delimiting plant diversity that is functionally related via interactions with diurnal pollinators: an expanded use of rarefaction curves. *Flora,* 232: 56-62.

(6) **Alonso, C. y otros autores (2013).** Among species differences in pollen quality and quantity limitation: implications for endemics in biodiverse hotspots. *Annals of Botany,* 112: 1.461-1.469.

(7) **Arceo-Gómez, G. y otros autores (2016).** Patterns of among- and within-species variation in heterospecific pollen receipt: the importance of ecological generalization. *American Journal of Botany,* 103: 396-407.

**1. Conchita Alonso junto a un tronco de encina en la sierra de Cazorla (foto: Nico Varo).**

**2. Víctor Parra-Tabla en una duna costera cerca de la localidad mejicana de Celestún (foto: Conchita Alonso).**

**3. Carlos M. Herrera junto a un tronco de pino centenario en la sierra de Cazorla (foto: Mónica Medrano).**


Autores

**CONCHITA ALONSO MENÉNDEZ** es ecóloga y trabaja en el Departamento de Ecología Evolutiva de la Estación Biológica de Doñana (CSIC). Estudia el papel de la biología reproductiva, las interacciones planta-animal, la ecología química y la regulación epigenética en los procesos de adaptación de las plantas. Se interesa especialmente por las comunidades de ambientes estresantes, como las montañas mediterráneas y, en particular, las sierras de Cazorla, Segura y Las Villas.

**VÍCTOR PARRA TABLA** es ecólogo y profesor del Departamento de Ecología Tropical en la Universidad Autónoma de Yucatán (México), donde investiga las interacciones entre plantas, herbívoros, polinizadores, parasitoides y hongos. Trata así de obtener información útil para gestionar, conservar y restaurar los ecosistemas humanizados.

**CARLOS M. HERRERA MALIANI** es ecólogo, profesor de investigación en el Departamento de Ecología Evolutiva de la Estación Biológica de Doñana (CSIC) y un viejo conocido para los lectores habituales de *Quercus*, donde, entre otras colaboraciones, firmó una sección fija titulada *Una imagen, mil palabras*. Apasionado observador de la naturaleza, pasa buena parte de su tiempo en las sierras de Cazorla, Segura y Las Villas, donde investiga dinámicas evolutivas a diferentes escalas espaciales y temporales con múltiples protagonistas, desde genes y microbios, hasta poblaciones y comunidades.



AGRADECIMIENTOS

La Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía y el personal del Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas facilitaron nuestro trabajo en este espacio protegido. La Fundación BBVA financió el proyecto ENDLIMIT en la quinta convocatoria de Ayudas a la Investigación en Ecología y Biología de la Conservación (BIOCON08-125). Este estudio ha sido posible gracias a la participación de muchas personas en las tareas de campo, especialmente Alfredo Benavente, María del Mar Alonso, Carmen Navarro, Francisco Molina, Patricia Téllez, Nataly Celaya, Luis-Abdala Roberts, Luis Salinas, Tia-Lynn Ashman, Gerardo Arceo-Gómez y George A. Meindl.



DIRECCIÓN DE CONTACTO: Conchita Alonso • Departamento de Ecología Evolutiva • Estación Biológica de Doñana (CSIC) • Avda. Américo Vespucio, 26 • 41092 Sevilla • Correo electrónico: conalo@ebd.csic.es