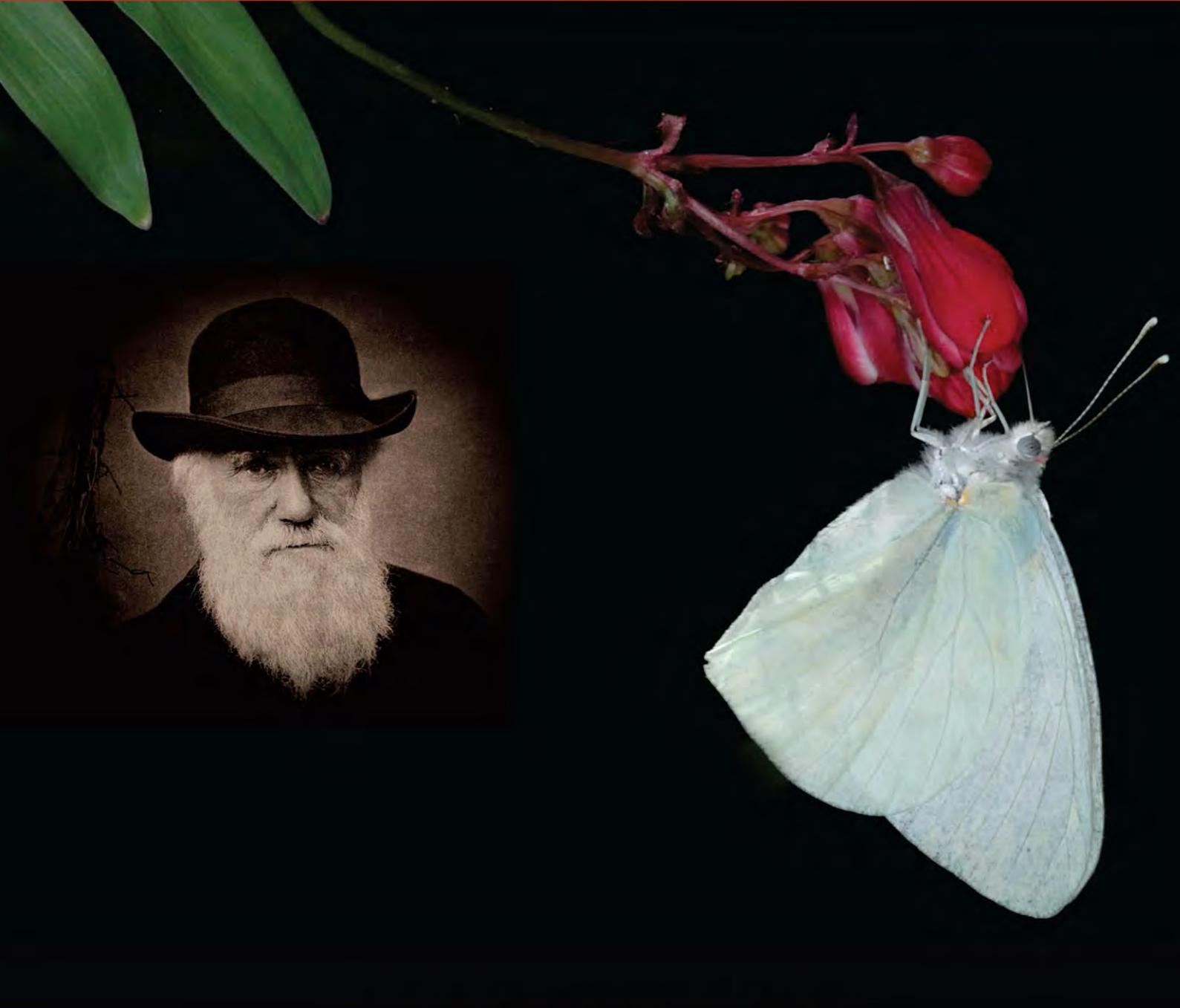


ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL

RODRIGO MEDEL - MARCELO A. AIZEN - REGINO ZAMORA
(EDITORES)



EDITORIAL UNIVERSITARIA

ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL

RODRIGO MEDEL, MARCELO A. AIZEN & REGINO ZAMORA
(Editores)



EDITORIAL UNIVERSITARIA

577

E19e Ecología y evolución de interacciones planta-animal /
Rodrigo Medel, Marcelo A. Aizen & Regino Zamora (editores) --
1ª ed.
— Santiago de Chile : Universitaria, 2009.
399 p.: 75 il. (algs. col.) ; 21,5 x 27 cm. —
(Bicentenario Charles Darwin)
Incluye glosario e índice de términos.
Bibliografía: p.343-399.

ISBN: 978-956-11-2092-1

1. Ecología. 2. Evolución. I. Medel, Rodrigo, ed.
II. Aizen, Marcelo A., ed. III. Zamora, Regino, ed.

© 2009, RODRIGO MEDEL, MARCELO A. AIZEN, REGINO ZAMORA.
Inscripción N° 184.800, Santiago de Chile.

Derechos de edición reservados para todos los países por
© Editorial Universitaria, S.A.
Avda. Bernardo O'Higgins 1050, Santiago de Chile.

editor@universitaria.cl

Ninguna parte de este libro, incluido el diseño de la portada,
puede ser reproducida, transmitida o almacenada, sea por
procedimientos mecánicos, ópticos, químicos
o electrónicos, incluidas las fotocopias,
sin permiso escrito del editor.

ISBN 978-956-11-2092-1

Se terminó de imprimir esta
PRIMERA EDICIÓN,
en los talleres de Salesianos Impresores S.A.,
General Gana 1486, Santiago de Chile,
en diciembre de 2009.

DISEÑO Y DIAGRAMACIÓN
Yenny Isla Rodríguez
Norma Díaz San Martín

PORTADA

Fotografía Darwin. Reproducida con autorización de John Van Wyhe ed.,
The Work of Charles Darwin Online (<http://darwin-online.org.uk/>)

Fotografía interacción. *Bomarea salsilla* (Alstroemeraceae) visitada por
Mathania leucothea (Pieridae). Crédito: Rodrigo Medel.

AÑO DEL BICENTENARIO
del nacimiento de CHARLES DARWIN.

www.universitaria.cl

IMPRESO EN CHILE / PRINTED IN CHILE

CAPÍTULO 3

Diversidad de polinizadores, generalización ecológica y conservación de plantas

JOSÉ M. GÓMEZ Y FRANCISCO PERFECTTI

3.1. Introducción

La mayoría de la información empírica existente muestra que muchas especies de plantas son visitadas y polinizadas por un amplio y diverso espectro de especies animales (Herrera, 1996; Gómez y Zamora, 2006). Como consecuencia, la ecología y evolución de la generalización en sistemas de polinización son actualmente el foco de atención de un gran número de investigadores (Waser *et al.*, 1996; Herrera, 1996; Johnson y Steiner, 2000; Fenster *et al.*, 2004; Waser y Ollerton, 2006). La determinación de las causas que provocan que, contrario a la visión ortodoxa, la generalización sea frecuente en los sistemas de polinización es un programa de investigación muy activo y exitoso, que ha generado una gran cantidad de información sobre el funcionamiento de dichos sistemas. A nivel evolutivo, dos causas principales suelen ser esgrimidas para explicar la existencia de sistemas de polinización generalistas: la variación espacio-temporal en la identidad de los polinizadores más efectivos y la similitud en las presiones selectivas producidas por especies de polinizadores alejadas filogenéticamente (Aigner, 2006; Gómez y Zamora, 2006). Por el contrario, las causas ecológicas que determinan la diversidad de polinizadores visitantes a una determinada especie vegetal no están del todo esclarecidas.

A pesar del esfuerzo destinado a caracterizar la generalización en sistemas de polinización y a determinar las posibles causas de su ubicuidad, apenas existe información sobre las consecuencias de dicha generalización para las poblaciones vegetales. Desde un punto de vista estrictamente evolutivo, se supone que la generalización disminuye la capacidad de las plantas de responder a la selección mediada por los polinizadores más frecuentes y/o abundantes, disminuyendo así el potencial de microevolución y adaptación (Johnson y Steiner, 2000; pero ver Gómez y Zamora, 2006; Sargent y Otto, 2006). Desde una perspectiva ecológica, la generalización favorece la capacidad competitiva y el potencial de colonización e invasión de muchas especies de plantas (Richardson *et al.*, 2000ab). A pesar de esto, aún faltan estudios ecológicos empíricos y teóricos que exploren la relación funcional entre el nivel de generalización y diversidad de polinizadores que visitan las especies de plantas y el potencial reproductivo y demográfico de estas últimas (Kremen *et al.*, 2002; Klein *et al.*, 2003a; Gómez *et al.*, 2007). Este esfuerzo es hoy en día aún más necesario que nunca en el contexto de crisis de polinizadores que está asolando muchos ecosistemas de nuestro planeta. Una comprensión rigurosa y precisa de dicho efecto es crucial no sólo para entender la evolución de la generalización en los sistemas de polinización sino también para desarrollar herramientas de gestión y control y poder establecer adecuadas estrategias de conservación (Kearns *et al.*, 1998;

Allen-Wardell *et al.*, 1998; Memmott *et al.*, 2004; Jaboury, 2005; Beismejijer *et al.*, 2006; Klein *et al.*, 2006).

El propósito de este capítulo es explorar las consecuencias que tiene una modificación de la diversidad de polinizadores en la reproducción de las plantas y en la dinámica de sus poblaciones. Para ello, el capítulo abordará una serie de preguntas, que servirán para entender mejor la relación existente entre diversidad de polinizadores, generalización, y adecuación de las plantas. Empezaremos explicando brevemente cómo se define y cuantifica la generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. Seguiremos explorando las causas ecológicas de la generalización, para luego describir los patrones de variación espacio-temporal en la diversidad de polinizadores. A continuación, revisaremos los escasos estudios empíricos que existen sobre el tema, específicamente en lo relacionado al efecto que un cambio en la diversidad de polinizadores tiene sobre la reproducción y demografía de las plantas. Finalizamos el capítulo modelando la relación entre la diversidad de polinizadores y el éxito reproductivo de las plantas en varios escenarios de polinización.

3.2. Cómo definir generalización

Existen numerosos intentos de definir adecuadamente el concepto de generalización. En biología de la polinización, generalización ha sido definida desde una perspectiva puramente ecológica o bien desde una perspectiva evolutiva. Evolutivamente hablando, generalización se considera como la ausencia de rasgos adaptados a la interacción con una o unas pocas especies de animales altamente eficientes. Así definida, generalización está inversamente relacionada con el grado de ajuste o adaptación de las plantas a sus polinizadores. Desde una perspectiva puramente ecológica, generalización se define simplemente como el uso de un espectro amplio de recursos, es decir, se equipara con una gran amplitud de nicho (Futuyma, 2001). Adecuando esta definición a la biología de la polinización, Armbruster *et al.* (1999, 2000) definen operativamente generalización como la polinización exitosa por un número elevado de especies animales. Este concepto de generalización ecológica será el que usaremos a lo largo de este capítulo. El concepto ecológico de generalización tiene las siguientes cuatro características (Figura 3.1):

- 1) Es un concepto relativo. Generalización y especialización son términos comparativos que no representan soluciones únicas y excluyentes. Así, podemos ubicar a las diferentes especies de plantas a lo largo de un eje de uso de recursos, donde unas especies son más o menos especializadas en relación a otras. La generalización mide la amplitud en el uso de los recursos, que es una variable continua.
- 2) Es un concepto dependiente del contexto. El grado de generalización dependerá de una mayor capacidad de usar los recursos disponibles. Así, una planta que habite una región altamente empobrecida o un ecosistema poco diverso podría ser considerada más generalista que otra planta polinizada por el mismo número de polinizadores pero que habita un región rica y diversa. Por ello, para determinar el grado de generalización de una especie vegetal, es conveniente en algunos casos considerar la fauna de polinizadores disponibles en la región. Las comparaciones entre especies que habiten diferentes localidades, hábitats o ecosistemas hay por tanto que efectuarlas con suma cautela. Asimismo, bajo esta idea, algunas especies

pueden ser generalistas a una escala espacial amplia, pero especialistas a escalas poblacionales reducidas.

- 3) Depende de la equitatividad de recursos usados. El grado de generalización es sensible a la sobrerrepresentación de un determinado recurso en el conjunto de recursos usados. Así, dos conjuntos de polinizadores compuestos por el mismo número de especies podrían tener diferentes grados de generalización si en uno de los conjuntos casi todas las visitas son efectuadas por unas pocas especies.
- 4) Es sensible a la diversidad funcional y filética de los recursos, es decir, de los polinizadores. Así, una planta polinizada por pocas especies perteneciente a grupos filéticos diferentes podría ser considerada más generalista que una planta polinizada por muchas especies de animales íntimamente relacionadas entre sí (Fenster *et al.*, 2004; Gómez y Zamora, 2006). De forma similar, podemos considerar también la diversidad funcional de los animales polinizadores como una estimación más rigurosa del grado de generalización. Una especie vegetal polinizada por coleópteros, abejas de trompa corta y moscas de trompa larga podría ser considerada más generalista que una especie de planta polinizada sólo por insectos de trompa larga.

Generalización como característica poblacional

Las estimaciones de generalización ecológica son válidas principalmente a escala local. Esto significa que la generalización ecológica de una planta es una característica poblacional, y como tal debe ser estudiada preferentemente a esta escala espacial. Si se agrupan observaciones de diferentes poblaciones, estaremos obviando procesos ecológicos importantes que determinan el grado de generalización, como son los factores abióticos externos que determinan la viabilidad de las poblaciones de animales, la com-

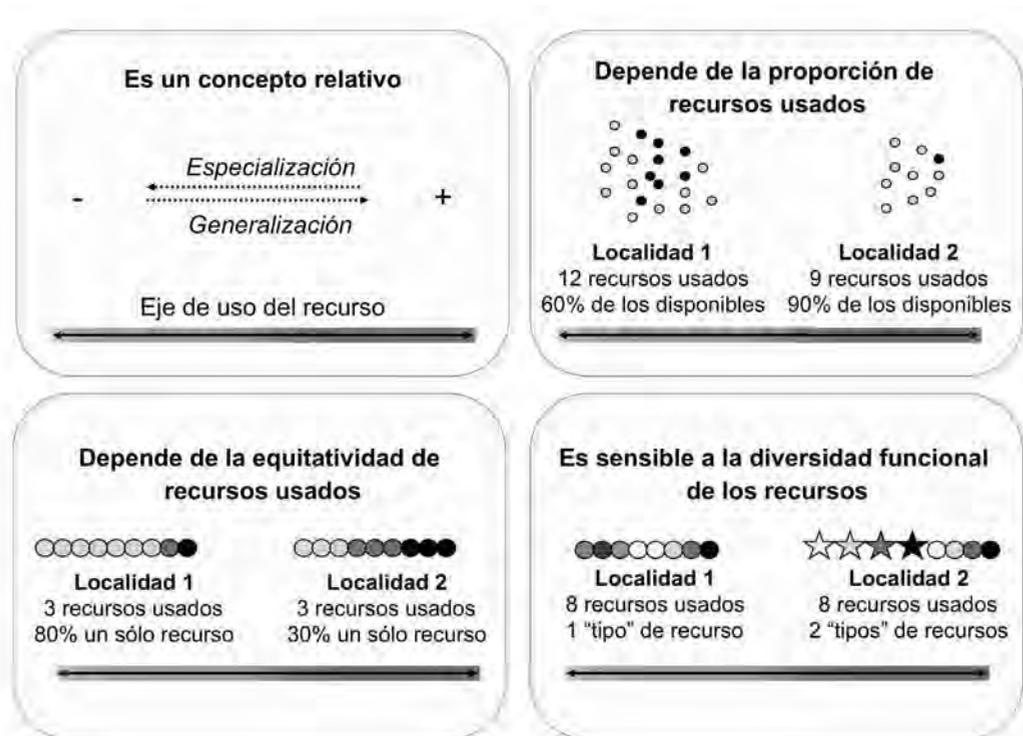


Figura 3.1. Principales características del concepto ecológico de generalización.

petencia y/o facilitación ejercida por especies vegetales co-ocurrentes o los procesos de adaptación local. Es muy probable que las estimaciones de generalización generadas sobre la base de varias localidades se refieran más al grado de generalización evolutiva de la planta que a su grado de generalización ecológica. Aunque relacionadas, ambas variables no son idénticas.

3.3. Cómo cuantificar la generalización: una mirada a la ecología de comunidades

La generalización ha sido tradicionalmente estimada como el número de diferentes especies de polinizadores que visitan una determinada especie de planta. Sin embargo, tal como ha sido definida, generalización es un concepto netamente ecológico y como tal, reúne características que han sido obviadas en todas las discusiones llevadas a cabo durante las pasadas décadas.

Desde una perspectiva de ecología de comunidades, el grado de generalización de una población de plantas se puede estimar de forma más rigurosa no sólo como el número de especies que visitan sus flores (riqueza específica de polinizadores), sino además como la diversidad de dichos visitantes. Esta idea nos abre un amplio abanico de posibilidades de cuantificación de generalización.

Riqueza específica observada

En primer lugar, la generalización se puede cuantificar como la riqueza específica de polinizadores. Usualmente se utiliza la riqueza observada, que se nomina como S_{obs} . Esta se refiere al número de especies o de OTUS (Operational Taxonomic Units) de visitantes florales detectados en una población durante una estación reproductiva. Esta estimación de generalización es la forma más simple de describir la diversidad local, y es por ello la más usada en los estudios de biología de la polinización. Se describe como (Ecuación 3.1),

$$\text{Ecuación 3.1} \quad S_{obs} = \sum_{j=1}^H s_j$$

donde s_j es el número de especies presente exclusivamente en j muestras (asi, s_1 son especies que aparecen exclusivamente en una muestra, s_2 son las especies que aparecen en exclusivamente en dos muestras, y así sucesivamente), siendo H el número total de muestras (Colwell *et al.*, 2004). Sin embargo, esta estimación posee algunos problemas: 1) Es muy sensible al esfuerzo de muestreo. En principio, es imposible detectar todas las especies y sus abundancias relativas mediante un número limitado, aunque grande, de censos (Chao *et al.*, 2005). 2) Además, la detectabilidad de las especies raras varía de una localidad a otra, por lo que la mera comparación de riquezas observadas puede conllevar grandes sesgos e inexactitudes. 3) Como consecuencia del punto anterior, existe una correlación positiva entre número de individuos censados y número de especies registradas (Bunge y Fitzpatrick, 1993).

Una forma rápida de reducir el problema del esfuerzo de muestreo es expresar la riqueza de especies en términos relativos, estandarizando por individuos censados (riqueza numérica de especies) o por muestra efectuada (densidad de especies). Sin embargo, esta solución es sólo parcial, ya que estos índices aún serán sensibles al esfuerzo de muestreo porque en muchos casos las especies más escasas son muestreadas con menor probabilidad de lo que cabría esperar en función de su abundancia. Para superar este problema, se han desarrollado en los últimos tiempos una serie de estimadores de la riqueza específica. Estos estimadores usan dos métodos: extrapolación a partir de curvas de acumulación de especies, y la aplicación de métodos de estimación no paramétricos (Magurran, 2004).

Curvas de acumulación de especies

Se basan en el principio de que el número de especies nuevas que se muestrean disminuye a medida que aumentamos el esfuerzo de muestreo. Representado gráficamente, se obtendrá una curva de saturación de especies, que se denominan curvas de acumulación. Una curva de acumulación es un gráfico del número de especies observadas en función de alguna medida del esfuerzo de muestreo y puede basarse en el número de especies por censo o en el número de especies por individuo censado (Gotelli y Colwell, 2001; Colwell *et al.*, 2004). A partir de una curva de acumulación de especies podemos extrapolar el número máximo de especies mediante ajustes a funciones asintóticas con ecuación conocidas. La más usada es la función de Michaelis-Menten (Ecuación 3.2):

$$S_n = \frac{S_{max} * n}{B + n} \quad \text{Ecuación 3.2}$$

donde S_n es el número de especies observadas, S_{max} es el número de especies total, y B es el esfuerzo de muestreo requerido para detectar el 50% de las especies. El objetivo es hallar S_{max} . Un método mejorado para estimar este parámetro es aleatorizar muchas veces el orden de entrada de especies en la muestra.

No se debe confundir las curvas de acumulación con las curvas de rarefacción. Estas últimas, por el contrario, se obtienen mediante el remuestreo repetido de un conjunto de N individuos o muestras, tomados al azar, representados gráficamente frente al número de individuos o muestras. Este remuestreo se lleva a cabo usualmente sin reemplazo. Así, la rarefacción genera un número esperado de especies en una colección pequeña de n individuos o muestras obtenidas al azar del conjunto inicial de N individuos o muestras (Gotelli y Colwell, 2001). Las curvas de rarefacción se utilizan para comparar la riqueza específica observada en varias localidades (Gotelli y Entsminger, 2005).

Estimadores no paramétricos de la riqueza

Son estimadores que usan algoritmos similares a los usados en los estudios de captura-recaptura para estimar tamaños poblacionales (Magurran, 2004). Suelen tener en cuenta la abundancia relativa de las especies raras o que están representadas por sólo uno o

dos individuos. Por ello, son estimadores muy robustos, aunque suelen sobreestimar la riqueza específica real. Los índices más usados son el índice de Chao₁ (S_{Chao1}), el índice ACE (S_{ACE}), el índice ICE (S_{ICE}) y el índice de Jackknife de primer orden (S_{jack}) (Chiarucci et al. 2003). En la Tabla 3.1 se indica como calcular cada uno de estos índices. Cada índice es apropiado en cada situación. Por ejemplo, S_{ICE} es el más recomendado cuando se analizan agrupaciones de especies comparables, mientras que S_{jack} es muy apropiado para datos de incidencia de especies, más que abundancia (Walther y Morand, 1998). El muestreo se considera adecuado cuando las curvas de acumulación y los estimadores de riqueza convergen en sus valores máximos (Colwell et al., 2004). La principal ventaja de estos índices radica en que permite obtener estimaciones muy exacta del número de especies de una localidad con un esfuerzo de muestreo moderado (Brose, 2002; Chiarucci et al., 2003).

Tabla 3.1. Principales estimadores no paramétricos de la riqueza.

Índice	Fórmula	Definición de variables
Chao 1	$S_{Chao1} = S_{obs} + \frac{F_1^2}{2F_2^2}$	F_1 = frecuencia de especies con 1 individuo F_2 = frecuencia de especies con 2 individuos
ACE	$S_{ACE} = S_{abund} + \frac{S_{rara}}{C_{ACE}} + \frac{F_1}{C_{ACE}} \gamma_{ACE}^2$	$S_{obs} = S_{rara} + S_{abund}$ $C_{ACE} = 1 - F_1 / N_{rara}$ S_{abund} = número de especies abundantes (> 10 individuos por especie) S_{rara} = número de especies raras (<= 10 individuos por especie) N_{rara} = número total de individuos en las especies raras
ICE	$S_{ICE} = S_{freq} + \frac{S_{inf}}{C_{ICE}} + \frac{Q_1}{C_{ICE}} \gamma_{ICE}^2$	$S_{obs} = S_{inf} + S_{freq}$ S_{freq} = número de especies frecuentes (aparecen en > 10 muestras) S_{inf} = número de especies infrecuentes (aparecen en <= 10 muestras) Q_1 = frecuencia de especies únicas $C_{ICE} = 1 - Q_1 / N_{inf}$ N_{inf} = número total de ocurrencia de las especies infrecuentes
Jackknife	$S_{jack} = S_{obs} + Q_1 \left(\frac{m-1}{m} \right)$	m = número total de muestras

Medidas de diversidad: introduciendo la equitatividad de las especies

El problema que tienen todos los índices de riqueza es que no consideran la equitatividad de las muestras, es decir, cómo se distribuyen los individuos muestreados entre las especies. Este dato es importante porque nos indica la probabilidad que tiene una planta de ser visitada por diferentes especies de polinizadores, lo cual dependerá de las abundancias relativas o de la intensidad de interacción de éstos. Hay muchos índices que recogen esta doble vertiente de riqueza de especies y equitatividad. Quizás los más

usados son el índice de Shannon (H') y el índice de probabilidad interespecífica de encuentro de Hurlbert (PIE). El índice de Shannon se computa como (Ecuación 3.3),

$$H' = \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \tag{Ecuación 3.3}$$

donde p_i es la abundancia relativa de la especie i . El índice de Hurlbert se calcula como (Ecuación 3.4),

$$\text{PIE} = \left[\frac{N}{N-1} \right] \left[1 - \sum_{i=1}^S \left(\frac{n_i}{N} \right)^2 \right] \tag{Ecuación 3.4}$$

donde s es el número de especies, N es el número total de individuos y n_i es el número de individuos de la especie i . Estos índices ofrecen una información complementaria a la ofrecida por los índices de riqueza específica. Sin embargo, es importante tener en cuenta que son menos exactos con tamaños de muestras pequeños.

3.4. Causas ecológicas y evolutivas de la diversidad de polinizadores

A nivel interespecífico existen especies de plantas que poseen conjuntos de polinizadores especializados frente a otras que poseen insectos generalizados. Es obvio decir que a este nivel, los principales factores que determinan la diversidad de polinizadores que visitan una planta suelen ser de carácter evolutivo. Su análisis, aunque interesante, escapa al objetivo de este capítulo, aunque el lector puede consultar algunas revisiones recientes (Waser *et al.*, 1996; Gómez, 2002; Gómez y Zamora, 2006). Más interesante para nuestros objetivos es comentar qué factores afectan a la diversidad de polinizadores a un nivel intraespecífico. Es decir, por qué algunas poblaciones de plantas tienen un conjunto más diverso de polinizadores que otras poblaciones de plantas. La mayoría de estas causas ecológicas son extrínsecas, es decir, no vienen determinadas exclusivamente por características o rasgos de la propia planta. Asimismo, es importante tener en cuenta que todos estos factores no son independientes entre sí. Al contrario, en muchos casos dichos factores están íntimamente interrelacionados y actúan de forma sinérgica.

Tipo de hábitat ocupado por una especie vegetal

Una primera causa que determina la diversidad de polinizadores es el tipo de hábitat. El hábitat afecta a la diversidad de polinizadores mediante su efecto inmediato sobre los requerimientos ecofisiológicos de los polinizadores que determina las especies de polinizadores que pueden permanecer en dicho hábitat. Como consecuencia, las plantas que ocupan diferentes hábitats suelen enfrentarse a conjuntos de polinizadores con diferente diversidad. En este sentido, muchos estudios han mostrado que la diversidad, abundancia y actividad de insectos es menor en ecosistemas de montaña que en ecosis-

temas de menor altitud (e.g., Kearns, 1992; Kearns e Inouye, 1994; Gómez y Zamora, 1999). Esta tendencia se ha verificado en poblaciones diferentes de la misma especie (Bingham y Orthner, 1998; Gómez y Zamora, 1999; Totland, 2001; Medan, 2003), en pares de subespecies distribuidas a distinta altitud (Blionis y Vokou, 2002), en especies emparentadas y también a nivel comunitario (McCall y Primack, 1992). Las tasas de visita de polinizadores también son más bajas en especies de altura respecto a especies emparentadas de distribución más amplia (Eriksen *et al.*, 1993; Kasagi y Kudo, 2003). A esta escasez no sólo contribuye una disminución en la abundancia poblacional de los polinizadores, sino una alteración en su patrón de actividad diaria como consecuencia de las extremas y cambiantes condiciones climatológicas típicas de la alta montaña (McCall y Primack, 1992).

Efecto del tamaño poblacional y de la densidad de las plantas

Un factor importante que afecta la diversidad de polinizadores es el tamaño poblacional de la propia planta. Poblaciones vegetales mayores suelen atraer a una mayor diversidad de polinizadores que poblaciones vegetales pequeñas. El tamaño poblacional de muchas especies de plantas depende en gran medida del área de hábitat disponible o tamaño del fragmento (Sih y Baltus, 1987), por lo que esta relación entre tamaño poblacional de plantas y diversidad de polinizadores se puede entender en el contexto de la relación general que existe entre riqueza de especies y área, si suponemos que el tamaño poblacional representa el área de hábitat disponible para los polinizadores. La relación entre tamaño de fragmento y riqueza de especies de polinizadores se supone universal, y ha sido demostrada en algunos casos (Sih y Baltus, 1987; Jennersten, 1988; Steffan-Dewenter, 2003). Sin embargo, a medida que se profundiza en su estudio empírico, emergen algunos resultados contradictorios. Por ejemplo, Donaldson *et al.* (2002), estudiando fragmentos de hábitat en Sudáfrica, encontraron que la riqueza total de abejas, moscas y mariposas no varió con el tamaño de los fragmentos, aunque la abundancia de algunas especies sí lo hizo. Más recientemente, Galetto *et al.* (2007) han mostrado que no existe una relación clara entre riqueza de especies de polinizadores y tamaño de fragmento en el Bosque Chaqueño de Argentina. Curiosamente, Conner y Neumeier (1995) encuentran que poblaciones grandes de *Brassica nigra* poseen menor diversidad de polinizadores porque son monopolizadas por las abejas melíferas, que expulsan a las abejas solitarias más pequeñas y de menor habilidad competitiva.

Además de la abundancia de flores, la densidad de ellas también puede afectar a la diversidad de polinizadores. La densidad de flores viene determinada en muchos casos por la propia productividad del hábitat. Poblaciones vegetales más densas suelen atraer a una mayor diversidad de polinizadores que poblaciones vegetales poco densas porque representan un recurso más atractivo. Esto ha sido demostrado por Kunin (1997), quien de forma experimental demostró que la densidad, pero no el número de plantas de *Brassica kaber*, tiene un fuerte efecto sobre la diversidad de polinizadores que visitan sus flores. De forma similar, Bosch y Waser (2001) demostraron que la densidad de *Aconitum columbianum* afecta positivamente a la tasa de visita de varias especies de abejas, mientras que Hegland y Boeke (2006) encontraron que la diversidad de abejorros del género *Bombus* y de coleópteros florícolas depende en muchas praderas noruegas de la densidad de flores.

Relación diversidad-abundancia de visitantes florales

Un cuarto factor que afecta a la diversidad de polinizadores es su propia abundancia. La relación entre abundancia y diversidad es una relación universal en ecología (ver por ejemplo Huston, 1995), que ha sido hallada también para insectos antófilos (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Steffan-Dewenter, 2003). La abundancia de insectos puede estar motivada por factores externos, tales como la productividad del hábitat, la disponibilidad de sitios para reproducción, ovoposición y puesta, la probabilidad de supervivencia de los insectos durante estadios larvarios, etc. Además de estos factores extrínsecos, la abundancia de insectos antófilos puede estar modulada por algunos factores descritos anteriormente. Por ejemplo, poblaciones vegetales mayores o más densas soportan una mayor abundancia de insectos, lo que a su vez afecta a la diversidad de doble forma. Mustajärvi *et al.* (2001) demostró que poblaciones más grandes de *Lychnis viscaria* atraen un mayor número de abejorros del género *Bombus*, lo que incrementó indirectamente la diversidad de insectos polinizadores de dichas plantas.

Diversidad de plantas acompañantes

Un factor adicional que puede determinar la diversidad de polinizadores que visitan las flores de una especie de planta es la comunidad vegetal acompañante. El efecto de la comunidad vegetal sobre el conjunto de polinizadores puede ser negativo y/o positivo, y el balance entre ambos efectos determinará si la relación que se establece entre las plantas es competitiva o facilitadora (Rathcke, 1983; Waser, 1983; Feldman *et al.*, 2004). Las plantas acompañantes pueden disminuir la diversidad de polinizadores de nuestra planta focal secuestrando determinadas especies de polinizadores, un mecanismo que Waser (1983) denominó “competencia mediada por la preferencia de los polinizadores”. Es necesario resaltar que la competencia entre plantas que comparten polinizadores también puede aparecer mediante la transferencia de polen heteroespecífico, aunque los efectos de este mecanismo no se manifiestan a través de una disminución en la diversidad del conjunto de polinizadores. Aunque es considerado un elemento estructurador de las comunidades vegetales, desgraciadamente no abundan los estudios que hayan mostrado que la competencia entre plantas puede afectar a la tasa de visita y diversidad de polinizadores (Brown *et al.*, 2002; Bell *et al.*, 2005).

Además de competir por polinizadores, la presencia de algunas plantas acompañantes puede incrementar la diversidad de polinizadores de nuestra planta focal permitiendo el establecimiento en el hábitat de especies polinizadoras que necesitan más de una especie vegetal para su completo desarrollo, ya sea de forma simultánea o secuencial. Por ejemplo, muchas mariposas son especialistas durante su estadio larvario, para pasar durante su corta vida como adulto a libar de las flores de especies de plantas que coexisten en un mismo sitio. De igual manera, algunas especies de abejas nidifican en ramas secas de unas pocas especies de plantas, por lo que la presencia de estas plantas puede ayudar al establecimiento de estas abejas solitarias. Curiosamente, pocos estudios empíricos han demostrado facilitación entre plantas por polinizadores en sistemas naturales (Schemske, 1981; Rathcke, 1988; Laverty, 1992; Lamont *et al.*, 1993), aunque recientemente Lopezaraiza-Mikel *et al.* (2007) han mostrado experimentalmente que la introducción de una especie invasora en una comunidad de plantas puede incrementar la diversidad de polinizadores de las especies nativas.

Efectos tróficos producidos por depredadores o competidores

Finalmente, las interacciones bióticas pueden jugar un papel sustancial sobre la estructura y dinámica de las comunidades de insectos antófilos. Aún son escasos los estudios que han abordado esta relación, pero es fácilmente entendible que un aumento en la presión de depredación por parte de depredadores generalistas debería contribuir a aumentar la diversidad de las comunidades de insectos florícolas, como ha sido comprobado una multitud de veces para otras comunidades de insectos. Otras interacciones bióticas también pueden afectar a la diversidad de insectos florícolas de forma menos evidente. Por ejemplo, diversos ungulados incrementan la diversidad de polinizadores en algunas poblaciones de *Erysimum mediohispanicum* donde el polinizador más abundante es *Meligethes aureus* (Nitidulidae) (Gómez, 2005). Aparentemente, los ungulados afectan a la densidad de plantas y benefician a otros polinizadores con mayor capacidad de vuelo, disminuyendo la dominancia de estos pequeños coleópteros con baja tendencia a moverse entre plantas.

3.5. Variación espacio-temporal en la diversidad de polinizadores

Plantas polinizadas por varias especies de animales generalmente muestran una conspicua variación espacial y temporal en la diversidad de sus visitantes florales. A pesar de ello, es notable el hecho de que aún son pocos los estudios que han explorado explícitamente esta cuestión. Así, existen bastantes datos empíricos que demuestran que la abundancia y composición específica de conjuntos de polinizadores varían entre poblaciones o entre años (ver referencias en Ollerton y Cranmer, 2002; Gómez y Zamora, 2006). Sin embargo, son escasísimos los estudios que han demostrado esta variación para la diversidad de visitantes florales. Quizás uno de los estudios más completos realizados hasta la fecha sobre este asunto sea el de Herrera (2005) con la alhucema (*Lavandula latifolia*, Lamiaceae). La riqueza de polinizadores observada a nivel de población osciló entre 3 y 30 especies de insectos en un conjunto de 15 poblaciones estudiadas. Más importante, las curvas de rarefacción difirieron entre poblaciones pero fueron similares entre años para una misma población, lo que sugiere que la diversidad de polinizadores es específica de cada localidad. Esta observación puede tener profundas consecuencias para el establecimiento de mosaicos de polinización a escala regional. Moeller (2005) ha mostrado un caso similar con *Clarkia xantiana* spp. *xantiana*. Este autor encontró la existencia de un núcleo de polinizadores que mantenían una especial interacción con la planta, pero que dicha interacción era diluida por la presencia de un nutrido grupo de visitantes accidentales poco eficientes. En un contexto geográfico, la diversidad de polinizadores variaba debido a la presencia y abundancia relativa de estos polinizadores accidentales.

Consecuencias para la reproducción y demografía de las plantas hospedadoras

Quizás el aspecto más interesante en los estudios sobre la generalización en especies vegetales sea el saber qué efecto tiene sobre las plantas un determinado grado de generalización y diversidad de polinizadores. Curiosamente, este terreno está tremendamente yermo, ya que el número de estudios que existen es muy bajo.

3.6. La relación entre diversidad y función aplicada a la biología de la polinización

Derivado de los estudios existentes sobre la relación entre diversidad y funcionamiento de los ecosistemas, la idea general de los biólogos de la polinización es que debe haber una relación positiva entre la diversidad de polinizadores, la reproducción de las plantas, y la demografía y crecimiento de las poblaciones (Figura 3.2). En este sentido, alguna información se va generando en este sentido. Por ejemplo, Klein y colaboradores (2003a,b) han mostrado que la producción de frutos del café *Coffea arabica* y *Coffea canephora* (Rubiaceae) incrementa con la diversidad de visitantes florales que visitan sus flores. Más recientemente, Albrecht *et al.* (2007) han encontrado que la riqueza de especies que visitan las flores de *Raphanus sativus* y *Campanula glomerata* en Suiza se relaciona positiva y linealmente con la producción de semillas de estas plantas. Fontaine *et al.* (2006) han demostrado recientemente de forma experimental que un incremento en diversidad funcional del conjunto de polinizadores no sólo beneficia a las especies de plantas individualmente sino que favorece el desarrollo de comunidades de plantas también más diversas.

La relación positiva entre diversidad de polinizadores y producción de semillas de las plantas puede ser consecuencia de varios procesos. Primero, diferentes especies de visitantes florales tienen diferente eficiencia como polinizadores y diferente comportamiento de forrajeo. Por lo tanto, un incremento en diversidad de visitantes florales puede acompañarse de un incremento en la probabilidad de aumentar las visitas efectuadas por polinizadores eficientes, lo que redundaría en un incremento en la reproducción de las plantas (Klein *et al.*, 2003ab; pero véase también Moeller, 2005). Como consecuencia, un incremento de diversidad de polinizadores suele ir acompañado de una reducción en la limitación de polinización de muchas especies y grupos de plantas (Ashman *et al.*, 2004; Knight *et al.*, 2005). Una segunda razón para explicar la relación positiva entre diversidad de polinizadores y reproducción vegetal podría ser que al aumentar la diversidad de polinizadores aumenta también la diversidad genética de los granos de polen depositado en los estigmas de las plantas. Esta variabilidad genética de granos de polen conllevaría una mayor competencia entre ellos, lo cual podría conllevar la generación de semillas de mayor calidad, ya sea de forma directa (“la hipótesis de

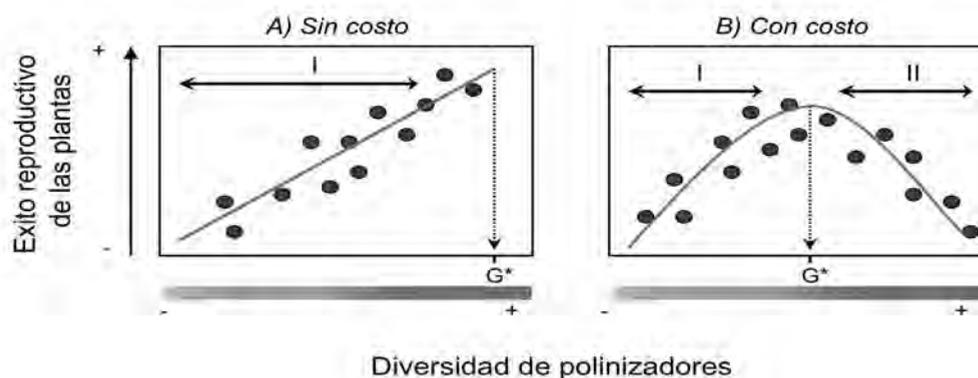


Figura 3.2. Posibles efectos de la diversidad de polinizadores sobre el éxito reproductivo de las plantas. G^* es el grado de generalización óptimo para la especie de planta en ambos escenarios. Escenario A: Cuando no existe un costo asociado al aumento de diversidad debido a que todas las especies de visitantes florales que se incorporan tienen un efecto positivo y aditivo sobre el éxito reproductivo de las plantas. Escenario B: Cuando existe un costo asociado a un aumento de la diversidad por encima de un umbral, a partir del cual el éxito reproductivo de las plantas disminuye a medida que se incorporan más especies de visitantes florales porque éstos tienen un efecto neto negativo sobre la reproducción de la planta e interactúan negativamente con otras especies de polinizadores más eficientes.

la competencia polínica” Mulcahy y Mulcahy, 1987) o indirecta como consecuencia de efectos maternos.

Una mirada más profunda: el costo de la generalización

Aumentar indefinidamente el número de especies de visitantes florales puede conllevar consecuencias indeseadas en algunos sistemas (Figura 3.2). De hecho, un estudio reciente ha demostrado que un incremento en la diversidad de polinizadores puede acarrear un costo para la herbácea mediterránea *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae) (Gómez *et al.*, 2007). Este costo se manifiesta por el hecho de que los individuos pertenecientes a poblaciones de plantas con diversidad de polinizadores intermedia tuvieron una máxima producción de semillas y plántulas. Las causas que generan una disminución de la capacidad reproductiva de las plantas por encima de un umbral de generalización pueden ser variadas. Una primera causa es consecuencia directa del patrón de abundancias de polinizadores. En general, la distribución de frecuencias de las abundancias de polinizadores, como las de todos los demás organismos estudiados, se ajusta a una lognormal sesgada a la derecha, a una binomial negativa o más genéricamente a una distribución gamma. Esto significa que las plantas son visitadas por algunas especies frecuentes y una larga cola de especies raras. Esta rareza puede ser debido a que las especies de visitantes florales son raras *per se*, o a que aun siendo frecuentes en la zona, solo visitan la planta focal de forma esporádica. En estas condiciones, las especies raras suelen mostrar poca fidelidad floral, realizando con mayor probabilidad visitas entre diferentes especies de plantas. Como consecuencia inmediata de este patrón de forrajeo, es muy probable el transporte de polen heteroespecífico cuyos efectos sobre el éxito reproductivo de las plantas es negativo debido a la saturación estigmática y descuento polínico. Una disminución en la contribución proporcional de los polinizadores más efectivos debido a la co-ocurrencia de visitantes florales inefectivos es una desventaja ecológica de la generalización que ha sido ampliamente expuesta como factor que promueve la evolución de la especialización (Herrera, 1996; Johnson y Steiner, 2000; Fenster *et al.*, 2004). Segundo, un aumento de la diversidad de polinizadores puede producirse como consecuencia de la visita por parte de polinizadores excesivamente generalistas que presentan muy poca eficiencia por visita, ya que transfieren pocos granos de polen, o granos de polen geitonógamos, etc. Una consecuencia es que los eventos de polinización son llevados a cabo por este conjunto de polinizadores extras pero de baja calidad. Estos procesos sugieren que un incremento en la generalización por encima de un determinado nivel se lleva a cabo por visitantes florales con poca probabilidad de efectuar polinizaciones efectivas, restringiendo la generalización extrema en los sistemas de polinización.

3.7. Una aproximación teórica al estudio de la relación entre la diversidad de polinizadores y la producción de semillas

Para entender mejor las consecuencias de la diversidad de polinizadores sobre el funcionamiento de las poblaciones vegetales, y debido a la escasez de estudios empíricos sobre este tema, una aproximación alternativa es la simulación de diversos escenarios teóricos de polinización donde se modifique a nuestro albedrío la diversidad de

polinizadores y se explore las consecuencias sobre la producción de semillas de las plantas.

Nuestra aproximación ha consistido en la generación de poblaciones de plantas sometidas a diferentes regímenes de polinización. Estos regímenes han sido definidos en base a dos funciones, una primera función denominada función de intensidad de interacción, y que genera conjuntos de polinizadores de diferente diversidad interespecífica como consecuencia del muestreo al azar de una distribución teórica de abundancia de polinizadores en las flores, y una segunda función denominada función de eficiencia, y que asigna un valor de eficiencia a cada especie de polinizador. La función de intensidad de interacción se ha ajustado a una función de densidad gamma aproximada al entero más próximo (Schmidt y Garbutt, 1985) y con parámetro de forma igual a la unidad. Modificando el parámetro de escala de esta distribución se obtienen diferentes abundancias de polinizadores, que se han transformado en diversidades calculadas mediante la aplicación de los índices de riqueza específica (S'_{obs}) y probabilidad interespecífica de encuentro de Hurlbert (PIE).

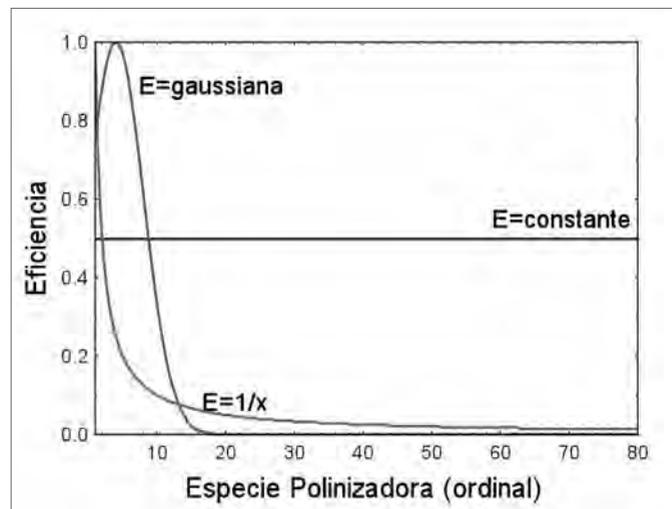
La función de eficiencia fue modelada como la proporción de óvulos fecundados por visita de cada especie de polinizador. Esta función de eficiencia es muy interesante, porque relaciona la eficiencia particular de cada visitante floral con su abundancia en las flores. Así, modificando los parámetros de estas funciones, podemos explorar situaciones donde los polinizadores más eficientes mantengan una determinada intensidad de interacción con la planta en relación con los polinizadores menos eficientes. Acudiendo a la literatura sobre el tema, vemos que existen al menos tres posibles escenarios descritos por ecólogos en función de la distribución de eficiencias entre polinizadores (Figura 3.3). Un primer escenario asume que los polinizadores más frecuentes, aquellos que mantienen una mayor intensidad de interacción con la planta, deben ser también los más frecuentes en las flores. Este escenario fue propuesto por Stebbins (1970) como una forma de explicar la evolución de la especialización en los sistemas de polinización, y es conocido como el Principio del Polinizador Más Eficiente (MEPP, de sus siglas en inglés). En estas circunstancias, la planta está especializada en estos polinizadores muy eficientes y muy abundantes. En nuestros modelos teóricos, esta función de eficiencia la representamos por una distribución decreciente del tipo (Ecuación 3.5),

$$eficiencia = \frac{1}{rango_i} \quad \text{Ecuación 3.5}$$

donde $rango_i$ expresa el ordinal del rango de abundancia relativa de la especie i (curva $E = 1/x$ en Figura 3.3). Un segundo escenario supone que todos los polinizadores son funcionalmente equivalentes para la planta, por lo que todos tienen una eficiencia análoga. Este escenario ha sido propuesto por algunos autores (e.g., Schemske y Horvitz 1984, Gómez y Zamora 2006) para explicar, al menos parcialmente, la gran frecuencia de plantas generalistas en la naturaleza, en contra de lo que predice el MEPP. En nuestros modelos teóricos, este escenario se simuló asignando un valor igual de eficiencia para todas las especies de polinizadores (curva $E = \text{constante}$ en Figura 3.3). Por último, algunos estudios empíricos recientes han observado que, aunque las especies de poli-

nizadores difieren entre sí en eficiencia, las más eficientes no son las más abundantes, como cabría esperar del modelo de Stebbins (1970), sino que mantienen una intensidad de interacción moderada-baja con la planta (Larsson, 2005; McIntosh, 2005). Este escenario ha sido modelado ajustando la función de eficiencia a una gaussiana (con media m y desviación estándar s) normalizada con respecto a la media (curva $E =$ gaussiana en Figura 3.3, para el caso particular de $\mu = 4$, $\sigma = 4$). Así descrita, la media de la distribución indica exactamente cuál es el polinizador más eficiente. Por lo tanto, desplazando la media a lo largo del eje de abscisa, modificamos la intensidad de interacción del polinizador más eficiente, lo que nos da la posibilidad de explorar un gran abanico de situaciones.

Figura 3.3. La tres curvas de eficiencia de los polinizadores probadas en nuestras simulaciones explorando el efecto de la diversidad de polinizadores sobre el éxito reproductivo de las plantas en cada uno de los escenarios estudiados



El efecto de cada polinizador sobre el éxito reproductivo de la planta lo obtuvimos multiplicando la función de intensidad de interacción por la función de eficiencia que quisiésemos explorar. A continuación, se simularon 1.000 poblaciones de plantas compuestas por 500 individuos con 50 flores cada uno. En cada población se permitió una única visita por flor efectuada por un polinizador elegido al azar del conjunto de polinizadores generado por la función de intensidad para dicha población. De esta forma se obtienen 1.000 réplicas sometidas a diferentes diversidades de polinizadores.

Los resultados de las simulaciones muestran que la relación entre diversidad de polinizadores y éxito reproductivo de las plantas puede adoptar muchas formas, dependiendo de la distribución de eficiencias entre polinizadores (Figura 3.4). En primer lugar, y como se observa en dicha figura, cuando las especies más frecuentes en las flores son también las más eficientes, existe un efecto negativo de la diversidad de visitantes florales. Las plantas que producen más semillas son aquellas que pertenecen a las poblaciones con menor diversidad de polinizadores. Este resultado concuerda plenamente con el escenario vislumbrado por Stebbins (1970) y sugiere que efectivamente bajo estas circunstancias una mayor diversidad de polinizadores es negativa para la planta. Estas son las condiciones donde cabría esperar la evolución de la especialización en sistemas de polinización.

Nuestra aproximación teórica también muestra que cuando los polinizadores son intercambiables desde el punto de vista de su eficiencia, no hay un efecto neto de la diversidad sobre la reproducción de las plantas. Bajo estas condiciones, estar visitado por un número elevado de especies de polinizadores no es ni mejor ni peor que estar visitado por un número bajo de especies. Una planta, bajo estas condiciones, no tiene capacidad de diferenciar entre polinizadores, y desde una perspectiva exclusivamente funcional no es capaz de averiguar si está polinizada por pocas o por muchas especies diferentes. Esta es la situación que podría favorecer el desarrollo de sistemas no adaptativos de polinización generalista (Gómez, 2002; Gómez y Zamora, 2006).

Por último, el resultado más interesante e innovador nos lo arroja la exploración con la función de efectividad donde los polinizadores más eficientes son los que tienen una intensidad de interacción intermedia. Así, bajo estas circunstancias, un aumento moderado de diversidad es positivo para la planta, pero un gran aumento de diversidad de visitantes florales vuelve a ser negativo, resultando en un valor óptimo a niveles intermedio de generalización (Figura 3.4). Recordar que el polinizador más eficiente fue en esta simulación el polinizador con la cuarta intensidad de interacción ($m = 4$). Cambiando el valor de este parámetro, nosotros hemos obtenido relaciones entre diversidad de polinizadores y éxito reproductivo de las plantas que oscila entre negativa (al estilo

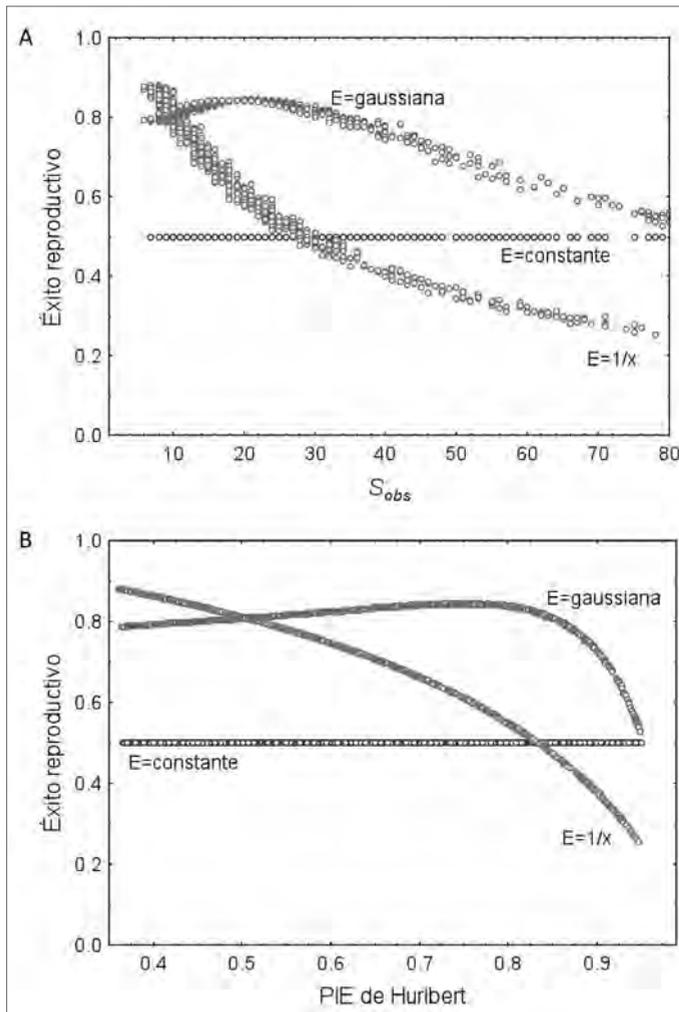


Figura 3.4. Resultado de las simulaciones explorando el efecto de la diversidad de polinizadores sobre el éxito reproductivo de las plantas en cada uno de los escenarios estudiados: (A) El resultado para el índice de riqueza específica. (B) El resultado para el índice PIE de Hurlbert.

del escenario MEPP), unimodal e incluso positiva, donde un incremento de diversidad de polinizadores supone un incremento continuado de la producción de semillas de las plantas. Estos resultados teóricos avalan los recientes resultados empíricos que han encontrado una relación positiva (Klein *et al.*, 2003ab; Albrecht *et al.*, 2007) o unimodal (Gómez *et al.*, 2007) entre diversidad de polinizadores y éxito reproductivo de las plantas, y sugieren que un único mecanismo, la distribución de eficiencias entre diferentes especies de polinizadores, puede estar detrás de las múltiples relaciones entre diversidad y función observada en la naturaleza para los sistemas de polinización.

3.8. Consideraciones finales

Los estudios sobre coevolución entre plantas y polinizadores, sobre evolución de la especialización en sistemas de polinización y sobre selección fenotípica en plantas mediada por polinizadores han proliferado durante los últimos años. Es por tanto mucho el conocimiento teórico y empírico acumulado ya sobre estas cuestiones. Desgraciadamente hemos descuidado el estudio de los aspectos ecológicos de la generalización. No tenemos aún una idea clara y nítida de las consecuencias que tiene para las plantas, tanto a nivel individual como poblacional, ser visitada por un conjunto diverso de polinizadores. Y este desconocimiento ocurre a pesar de que se trata de una información crucial, tanto desde un punto de vista evolutivo como aplicado. Sólo tras conocer de forma rigurosa la relación existente entre diversidad de polinizadores y éxito reproductivo de las plantas podremos situarnos en el camino de determinar las ventajas evolutivas de la especialización y de predecir los efectos negativos de la depauperación antrópica de las faunas de polinizadores. Quizás sea ya el momento de abordar estas preguntas tanto en el plano teórico como en el empírico. Con este capítulo hemos deseado llamar la atención sobre esta idea, lo que a nuestro juicio puede constituir un fructífero programa de investigación.

Agradecimientos

Este trabajo se enmarca dentro de los proyectos CYTED (Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo), GLB2006-04883/BOS financiados por el Ministerio de Educación y Ciencia y 078/2007 financiado por el Ministerio de Medio Ambiente de España. Agradecemos a Regino Zamora su trabajo de coordinación, a Rodrigo Medel por habernos invitado a participar en este libro, y a todos los participantes en el proyecto CYTED por las interesantes discusiones.