

¿Por qué los polinizadores visitan a las flores?

Jordan Golubov
María C. Mandujano

The first question which has to be answered on investigating any flower is whether it is a nectar flower or not because if one regards a nectar flower as lacking nectar, one will not quite possibly be in a position to give in any reason why it has this particular structure but not other.

Christian Konrad Sprengel (1793)

LAS PLANTAS SUPERIORES o plantas con flor conforman una sexta parte de todas las especies descritas y los insectos casi dos terceras partes de los animales. Por lo tanto, estos dos grupos dominan la flora y la fauna terrestre, y sus interacciones son una parte fundamental del funcionamiento de la vida que conocemos. Dos interacciones entre plantas e insectos nos vienen a la mente: la primera es la interacción entre una planta y un herbívoro, como las grandes plagas de langostas descritas en la Biblia, y la segunda es una interacción mucho más sutil y poética: la de los insectos como polinizadores. La mayoría de las angiospermas o plantas con flor requieren de visitantes florales que muevan los gametos (polen) entre diferentes individuos para poder reproducirse y el grupo más frecuente dentro de los animales que realiza esta función es el de los insectos. No todos los insectos son polinizadores ni todos los polinizadores son insectos. Hablamos de alrededor de un cuarto de millón de especies de plantas y un número semejante de insectos. Históricamente el estudio de la polinización empieza con los trabajos experimentales de Kolreuter (1733-1806) que mientras estudiaba en la Universidad de Tubingen fue expuesto a las ideas de Gmelin sobre hibridación y de Camerarius sobre la posibilidad de la reproducción sexual en plantas. Kolreuter describe por primera vez, con lujo de detalle, el transporte de polen

de una flor a otra –polinización– y las implicaciones para las plantas. La segunda gran contribución al estudio de la polinización es de Sprengel (1750–1816), básicamente por observación y comparación en ambientes naturales de varios cientos de plantas. Sprengel categorizó los cientos de flores que estudió en un sistema de clases basado en la clasificación de partes florales de Linneo.

Casi cien años después, llega a la escena Darwin, claramente influido por los trabajos de Sprengel y las ideas de Kolreuter sobre la hibridación, y los incluye en sus estudios sobre la sexualidad de las plantas. De esta manera en donde Sprengel veía un diseño intencional en los atributos florales, Darwin veía una adaptación por selección natural y construía sobre las ideas de Kolreuter que reconocía los intereses contrastantes de plantas y polinizadores (reproducción sexual de las plantas versus la adquisición de comida de los insectos) que moldean la interacción. Sólo tres años después de la publicación de *El Origen de las Especies*, Darwin hace una contribución importante en su libro sobre la polinización de las orquídeas que pone a la biología floral en un contexto evolutivo moderno. Sin embargo, el propósito principal de Darwin en estos trabajos fue la tesis de que la selección favorece la cruce entre individuos diferentes. Posteriormente los estudios de polinización vienen del defensor alemán de Darwin, Hermann Muller y su sucesor Paul Knuth, ambos botánicos. Estos trabajos detallan las flores y los polinizadores de cerca de 400 especies y descripciones más someras de varios miles de especies de más de plantas.

Por más de 300 años, las flores han sido consideradas como estructuras que atraen polinizadores y evitan la en-

dogamia entre plantas. Las flores presentan varios atributos, morfos y funcionamiento como el color, la forma de la corola, el tamaño, la presencia de néctar, polen, fragancias y aceites, la longevidad, el horario de apertura y cierre, la época en que florecen, el despliegue floral (i.e., muchas flores simultáneas, pocas flores por largos periodos de tiempo, etc.), entre otras, que atraen e influyen el comportamiento de los visitantes a las flores. La expresión de cada uno de estos componentes florales va a tener un efecto sobre el éxito reproductivo de las plantas —el número de frutos y semillas que producen—, pues afectan cuestiones tales como el número de visitas recibidas, la calidad de la visita, el patrón de forrajeo, y el costo de producir el atributo floral para atraer o recompensar a los visitantes. Como estos atributos tienen efectos tan importantes en el éxito reproductivo y la adecuación de las plantas, el legado de Darwin permite considerar como hipótesis que la selección natural es la principal fuerza que los modifica.

En el caso específico de la polinización, podemos encontrar varios procesos, cada uno con una dinámica compleja, que afectan el éxito de las plantas. Por ejemplo, el efecto que el número de visitas de un polinizador tiene en la dinámica del flujo de polen afecta de manera diferencial el éxito reproductivo de la función hembra (recepción de polen) así como de la función macho (donación de polen). Podemos subdividir el proceso global de la polinización en los distintos factores que contribuyen al éxito de una planta, con el fin de analizar modelos más sencillos que puedan ser integrados para formar un modelo más general. En otras palabras, al simplificar cada proceso podemos considerar los costos y beneficios involucrados en producir y mantener un atributo para generar hipótesis acerca de su evolución, es decir ¿cómo ha cambiado? En particular, en los sistemas de polinización, además de los atributos que se han considerado como adaptativos (aceites, néctar, forma de la flor), hay muchos otros factores no adaptativos (por ejemplo las restricciones genéticas) que deben ser considerados. Entendemos como una adaptación a: (1) los caracteres que promueven la adecuación y además fueron “seleccionados” por los beneficios que aportan en una función determinada, y (2) una variante fenotípica que goza de una mayor adecuación entre otras variantes, en un ambiente definido y sin considerar el componente histórico. Al estudiar la evolución de las flores y la función de la polinización, no sólo se requiere información acerca de cada proceso, sino que además se necesita incluir un componente histórico (filogenético) y/o un componente experimental.

Los atributos florales tienen varios efectos sobre la conducta de los visitantes que afectan la adecuación de las plantas:

- Determinan la probabilidad y frecuencia de visitas. Esto se puede observar como un incremento en el número de visitas conforme aumenta el despliegue floral.
- Influyen en la secuencia de forrajeo de los visitantes dentro de cada conjunto de flores. Este mecanismo conductual se basa en la probabilidad de encontrar recursos, dada la abundancia del mismo. La conducta se modifica de tal manera que a lo largo del tiempo se disminuye la probabilidad de visitar la misma flor dentro de una inflorescencia por medio de patrones de forrajeo (e.g., movimientos basales o apicales constantes).
- Modifican el patrón de forrajeo de los polinizadores. Cuando un visitante floral encuentra una flor o planta con recompensas, es probable que las flores o plantas de la zona vayan a dar recompensas de la misma calidad. Por lo tanto, el visitante tiende a quedarse dentro del parche de recursos, haciendo visitas cortas. En cambio, cuando un polinizador visita una flor sin recompensas tendería a desplazarse distancias más largas en busca de un parche con recursos.
- Determinan cómo y cuánto polen se deposita en el cuerpo del polinizador. Los ejemplos más sorprendentes de estos mecanismos se encuentran en orquídeas. Las polinias son insertadas en posiciones específicas del cuerpo del polinizador lo que incrementa la probabilidad del contacto entre la polinia y la superficie estigmática de otra flor.
- La interacción de la planta con su visitante determina, en gran medida, la dispersión del polen en el espacio. Tanto el patrón de forrajeo entre y dentro de las plantas va a tener efectos importantes en las tasas de acarreo de polen (entrecruzamiento) y de autofertilización (geitonogamia, autogamia).

La polinización genera una disyuntiva importante entre el visitante floral y la planta como la planteó Kolreuter. En el caso de la producción de polen, el conflicto es especialmente importante, ya que es usado como alimento de las larvas de algunos polinizadores. Por lo tanto, un incremento en el consumo de polen por parte de los polinizadores representa un secuestro de genes y recursos del acervo genético de la población de plantas. Sin embargo, en plantas donde

no existe una producción de atrayentes como el néctar, se ha sugerido que hay un incremento en la producción de polen que funciona como recompensa. Desde el punto de vista del polinizador, las visitas a las flores están limitadas a encontrar los recursos (que pueden ser aceites, néctar, polen, fragancias) que maximicen la función costo–beneficio en términos de recursos para el visitante. Desde el punto de vista de la planta, también se va a maximizar la función costo–beneficio que garantice la reproducción. Estos componentes de la interacción con el polinizador son, en buena parte, determinantes de la dispersión del polen (la adecuación por vía masculina). Por ejemplo, un incremento en la producción de néctar incrementa la probabilidad de dispersión y depósito del polen, pero también puede incrementar la tasa de autofertilización y disminuir el flujo de polen si el polinizador permanece en el mismo sitio.

La producción de atributos florales atractivos para los polinizadores puede ser costosa en términos energéticos, por lo que cada atributo debe de ser optimizada. Estos costos no sólo son en términos energéticos, sino también en términos de recursos utilizados, como el agua y los nutrientes necesarios para mantener las flores. Los costos pueden ser tan altos que tienen consecuencias en otros atributos que en muchos casos involucran compromisos entre varias características de los frutos o supervivencia de las plantas. De manera indirecta, algunos atributos florales también tienen efectos en atraer polinizadores que no siempre son adecuados, especialmente si incrementan la autofertilización o dañan las partes florales. En el caso del néctar se ha demostrado que hay una correlación positiva entre su producción y alguna medida de la adecuación (e.g., número de visitas, cantidad de polen exportado e importado, calidad del polen). Esto se debe a que un incremento en la producción de néctar provoca un incremento en la tasa de visitas, que lleva a un incremento en la exportación e importación de polen. Estos incrementos en la cantidad de polen transportado permiten una mayor fertilización de óvulos (vía masculina) y abren la posibilidad de una mejor selección de la calidad de las semillas (vía femenina), aumentando así la adecuación por ambas vías.

En algunos casos se han desarrollado sistemas de polinización por engaño intra e inter específica en donde se incrementa la adecuación pero se reducen los costos de producir recompensas. Ejemplos de estos sistemas son frecuentes en orquídeas, en donde las plantas mimetas que no producen néctar por lo general tienen una menor producción de frutos pero no tienen el costo de producir el recurso. En los sistemas en donde hay plantas que no

producen néctar, por lo general hay una sustitución de la recompensa por fragancias y/o polen. Estos sistemas casi siempre son mantenidos por algún proceso de selección. Por ejemplo, la orquídea mimeta *Orchis israelitica* es más exitosa en frutos producidos en presencia del modelo *Bellevalia flexuosa* que produce néctar, que en su ausencia.

Como hemos visto, la presencia/ausencia de atributos florales (como el néctar y el polen) atractivos para los polinizadores tiene consecuencias en varios aspectos relacionados con la adecuación de las plantas. Para poder determinar el efecto que sobre la adecuación de una planta tiene de algún atributo floral particular, debemos analizar las consecuencias sobre la historia de vida de las plantas (como el crecimiento y la reproducción) para poder generar hipótesis que puedan aproximarnos a explicar la evolución de sistemas biológicos. Esto hace que los modelos de optimización tengan que incluir todos los factores que involucran la adecuación de la planta. Para esto, necesitamos conocer la mayoría de los factores causales en el proceso, y determinar la importancia relativa de cada factor. Partimos del supuesto de que el atributo floral en cuestión tiene algún efecto sobre los polinizadores (incrementa el número de visitas, el tiempo de cada visita). Estos, a su vez, modifican la dinámica del flujo de polen y la fecundación, que se traduce en cambios en la adecuación por las vías femenina y masculina. Por otro lado, tenemos los costos asociados en cuestión que pueden anular los beneficios obtenidos. Al juntar estas dos vertientes, podríamos aproximarnos a evaluar el efecto del atributo en la adecuación final de una planta. Entonces ¿Por qué los polinizadores visitan a las flores? Las flores se benefician con el movimiento de sus gametos entre individuos diferentes, necesitan invertir energía en atraer y recompensar agentes que se avoquen a realizar esta transferencia de polen, dado su carácter sésil, y los insectos ganan alimento, refugio, sitios de apareamiento, anidamiento e interacción con otros insectos. Así, las flores y sus visitantes se transforman en un sistema muy complejo en el que diversos actores se benefician, hemos elaborado una historia desde el punto de vista de la flor, pero debemos invitarle a conocer la historia desde el punto de vista del visitante floral, pues es igualmente apasionante. •

JORDAN GOLUBOV es profesor investigador adscrito al Departamento El Hombre y su Ambiente, en la Unidad Xochimilco de la UAM. Correo electrónico: gfordan@correo.xoc.uam.mx.

MARÍA C. MANDUJANO SÁNCHEZ es investigadora del Instituto de Ecología de la UNAM. Correo electrónico: mcmandu@miranda.ecologia.unam.mx