

COMPONENTES DEL FLUJO GÉNICO EN *LAVANDULA LATIFOLIA* MEDICUS: POLINIZACIÓN Y DISPERSIÓN DE SEMILLAS

por

CARLOS M. HERRERA *

Resumen

HERRERA, C. M. (1987). Componentes del flujo génico en *Lavandula latifolia* Medicus: Polinización y dispersión de semillas. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44(1): 49-61.

Se analizan comparativamente las distancias recorridas entre visitas florales consecutivas por 36 polinizadores diferentes de *Lavandula latifolia* Medicus (*Labiatae*) en una localidad de la Sierra de Cazorla (Jaén, España). Este es un método indirecto para evaluar diferencias entre polinizadores en cuanto al flujo génico originado por su transporte de polen entre flores. Se estudia también la distancia de dispersión de las semillas, con objeto de determinar la importancia relativa del flujo de genes vía semillas frente al flujo vía polen. Existe una amplia variabilidad en los patrones de vuelo de las distintas especies de polinizadores. Las especies de abejas tienden a volar entre flores más cercanas y a tener distribuciones más sesgadas y leptocúrticas que las especies de mariposas. Las semillas generalmente recorren distancias más cortas que los granos de polen. Se concluye que la estructura genética de las poblaciones locales de esta especie en la Sierra de Cazorla puede ser profundamente afectada por variaciones en la composición específica del conjunto de polinizadores.

Palabras clave: *Labiatae*, *Lavandula*, polinización, entomofilia, comportamiento de polinizadores, dispersión de semillas, flujo génico.

Abstract

HERRERA, C. M. (1987). Gene flow components in *Lavandula latifolia* Medicus: Pollination and seed dispersal. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44(1): 49-61 (in Spanish).

Distances flown between consecutive floral visits are analyzed comparatively for 36 pollinators of *Lavandula latifolia* Medicus (*Labiatae*) in a locality of the Sierra de Cazorla (Jaén, Spain). This is an indirect method to assess differences between pollinators in the gene flow generated by their pollen transport between flowers. Seed dispersal distances are also examined, to determine the relative importance of seed and pollen dispersal in gene flow. There is broad variation between pollinators in flight distance patterns. On average, bee species tend to fly shorter distances and have more skewed and leptokurtic flight distance distributions than butterflies. Seeds generally disperse over shorter distances than pollen grains. It is concluded that the genetic structure of local populations may be strongly modified by variation in the species composition of the pollinator assemblage.

Key words: *Labiatae*, *Lavandula*, pollination, entomophily, pollinator behaviour, seed dispersal, gene flow.

* Estación Biológica de Doñana. Apartado 1056. 41013 Sevilla.

INTRODUCCIÓN

La magnitud y direccionalidad del flujo de genes condicionan las posibilidades de diferenciación genética y microevolución en las poblaciones vegetales. Flujos restringidos favorecen la diferenciación genética local y producen menores "tamaños efectivos" de población (desde el punto de vista de los intercambios génicos). Por el contrario, flujos extensivos favorecen los intercambios génicos, aumentan el tamaño efectivo de las poblaciones y reducen las posibilidades de diferenciación local y microevolución (BRADSHAW, 1972; ENDLER, 1973; SCHAAL, 1974). En plantas superiores, el flujo de genes se lleva a cabo por la dispersión del polen y la diseminación de las semillas. En ambos procesos, el vehículo que transporta los genes contenidos en polen o semillas es a menudo un animal (polinizador, dispersante de semillas), por lo que, en última instancia, la estructura genética de las poblaciones de estas plantas va a depender del modo en que los animales se muevan (LEVIN & KERSTER, 1974; LEVIN, 1978, 1979; HANDEL, 1983a). El análisis de estos movimientos, y de cómo diferentes especies animales pueden generar con su comportamiento distintas distribuciones espaciales de genes, tiene importancia para entender la influencia de las relaciones mutualistas planta-animal sobre la estructura genética y el potencial evolutivo de las poblaciones vegetales (BEATTIE, 1978). Este es el tema del presente estudio. En él se analizan comparativamente las distancias recorridas entre visitas florales consecutivas por 36 polinizadores diferentes de *Lavandula latifolia* Medicus (*Labiatae*) en una localidad de la Sierra de Cazorla (Jaén, España). Este es un método indirecto para evaluar diferencias entre polinizadores en cuanto al flujo génico originado por su transporte de polen entre flores (SCHMIDT, 1980; LEVIN, 1981; HANDEL, 1983a). Se examina también información sobre distancias de dispersión de semillas, con objeto de determinar la importancia relativa de este mecanismo de flujo génico frente al que representa el movimiento de polen efectuado por los polinizadores.

Lavandula latifolia es un matorral bajo perennifolio cuyas flores son polinizadas por insectos. Aunque la especie es autocompatible, es necesario el concurso de un polinizador para que se produzcan semillas, ya que la autogamia espontánea es extremadamente rara (HERRERA, 1987). En la Sierra de Cazorla, más de 50 especies de *Hymenoptera*, *Diptera* y *Lepidoptera* visitan las flores y depositan polen en el estigma (HERRERA, 1987, presenta información sobre biología floral y un análisis detallado de la eficiencia de los distintos polinizadores). Las semillas no tienen ningún mecanismo especial de dispersión. Cuando las núculas están maduras (4-7 semanas después de la polinización), el cáliz (persistente hasta entonces) se ensancha por su abertura distal, se raja longitudinalmente y las semillas van siendo liberadas progresivamente por el simple movimiento de los largos tallos que sostienen a las inflorescencias.

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en una población de *L. latifolia* contigua al arroyo Aguaderillos, en su intersección con la pista forestal Roblehondo-Hoyos de

Muñoz, en la Sierra de Cazorla. Las observaciones sobre el comportamiento de los visitantes florales se efectuaron durante julio-septiembre de 1982-84, en una parcela de 800 m² de extensión. El método usado consistió en seguir a insectos individuales durante el curso de sus visitas a las flores, estimando visualmente (con una aproximación de 5 cm) la distancia en línea recta recorrida entre cada dos flores visitadas consecutivamente. Con objeto de evitar errores sistemáticos de apreciación, la precisión de las estimas visuales fue verificada periódicamente.

Para cada especie (o sexo, en el caso de *Anthidium florentinum*) se ha obtenido una sola muestra de distancias de vuelo, combinando las observaciones de todas las fechas y años, siendo estos los datos que sirven de base al presente análisis. No es de esperar que la heterogeneidad interna de estas muestras (en cuanto a fechas de observación) produzca ningún sesgo o artefacto en los resultados. No hubo cambios importantes de un año a otro en cuanto al tamaño, cantidad de flores producidas o disposición espacial de las plantas en la parcela de estudio. Además, aunque la densidad de flores abiertas cambió a lo largo de cada período de estudio (y, por consiguiente, la distribución de distancias entre ellas), para todos los polinizadores aquí considerados las observaciones se efectuaron a lo largo de prácticamente todo el período julio-septiembre.

La distancia de dispersión de las semillas fue estudiada en 1986 mediante el uso de placas de plástico rectangulares (30 × 20 cm) fijadas al suelo, recubiertas en su cara superior de una sustancia fuertemente adhesiva que conserva sus propiedades inalteradas durante períodos prolongados, incluso a la intemperie ("Tack-Trap"; Animal Repellents Inc., Griffin, Georgia, USA). El 25 de septiembre de 1986 se colocaron 10 series de 4 placas cada una en una parcela próxima a aquella donde se efectuaron las observaciones de los polinizadores. En cada serie, la primera placa estaba contigua al borde de la proyección vertical de una planta de *L. latifolia*, y las tres restantes, en línea recta con la anterior y a distancias de 0,5, 1,5 y 2,5 m del borde de la proyección de la planta. Las series de placas se distribuyeron entre 6 plantas diferentes y las direcciones definidas por los cuatro puntos cardinales. Plantas y orientaciones fueron elegidas de forma que no pudiesen llegar semillas de plantas vecinas al área cubierta por las placas. En algunos casos, todos los tallos fructíferos de plantas cercanas fueron cortados en la fecha de colocación de las placas. La "captura" de semillas realizada por cada serie de placas adhesivas es, por tanto, el resultado únicamente de la lluvia de semillas de la planta asociada (en la dirección definida por las placas). Las placas fueron recogidas el 12 de noviembre, contándose el número de semillas de *L. latifolia* adheridas a cada una de ellas.

RESULTADOS

Distancias de vuelo de los polinizadores

Las distribuciones de frecuencias de las distancias recorridas entre flores visitadas consecutivamente (= "distancias de vuelo", en lo sucesivo) se muestran en la figura 1, para los 36 polinizadores estudiados. Para la mayoría de las especies, una fracción importante de los vuelos tiene lugar entre flores separadas por una

corta distancia (del orden de decenas de centímetros). No obstante, existen notables diferencias entre polinizadores no sólo en cuanto a tendencia central de las distribuciones, sino también en cuanto a su forma y grado de dispersión. Para examinar en detalle estas diferencias y caracterizar el patrón de distancias de vuelo de cada polinizador, se han utilizado tres estadísticos diferentes, referidos, respectivamente, a tendencia central (distancia media), sesgo (g_1) y curtosis (g_2) de las distribuciones. Estos dos últimos parámetros permiten comparar la forma de las distribuciones observadas de distancias con la de una distribución normal.

La media de distancias entre flores consecutivas varía entre los 17 cm de la abeja *Anthophora ochroleuca* y los 2,2 m de la mariposa *Lysandra albicans* (tabla 1). Considerando, pues, a todas las especies conjuntamente, los extremos del campo de variación de distancias medias difieren en más de un orden de magnitud. Las distancias medias de las distintas especies se distribuyen, además, a lo largo de todo el campo de variación (tabla 1). Existe también amplia variación interespecífica dentro de cada uno de los tres órdenes de insectos representados en la muestra. Los respectivos campos de variación de las distancias medias son 17-64 cm (*Hymenoptera*), 18-72 cm (*Diptera*) y 28-220 cm (*Lepidoptera*). En este último caso, el campo de variación es de 43-220 cm si se consideran sólo las especies de *Rhopalocera* ("mariposas diurnas"). Hay una heterogeneidad estadísticamente significativa entre órdenes de insectos en cuanto a sus distancias medias de vuelo entre flores consecutivas ($H = 19,28$, $P = 0,0001$; prueba de Kruskal-Wallis). Las especies de lepidópteros tienden a efectuar vuelos más largos que las de himenópteros ($H = 18,08$, $P < 0,0001$) y dípteros ($H = 4,46$, $P = 0,035$). Estos dos últimos grupos no difieren significativamente ($H = 0,03$, $P = 0,86$). No parecen existir patrones consistentes de variación de la distancia media de vuelo entre las familias de himenópteros. Los campos de variación de las tres principales familias son equivalentes: 23-61 cm (*Megachilidae*), 17-64 cm (*Anthophoridae*) y 21-22 cm (*Apidae*) (el reducido número de especies por familia desaconseja el uso de pruebas estadísticas). Dentro de los lepidópteros, por el contrario, se aprecian ciertas diferencias entre familias. Las especies de *Nymphalidae* (95-168 cm) y *Lycaenidae* (90-220 cm) tienden a efectuar vuelos más largos entre flores visitadas consecutivamente que las especies de *Pieridae* (50-74 cm) y *Hesperidae* (44-92 cm).

Solo se ha estudiado la variabilidad intraespecífica en distancia de vuelo en el caso de la abeja *Anthidium florentinum* (figura 1 y tabla 1). En esta especie, la media de distancias para los machos (61 cm) es casi tres veces mayor que la correspondiente a las hembras (23 cm), y la diferencia entre ambos grupos es estadísticamente significativa ($t = 5,95$, $P < 0,0001$, prueba t de Student). A pesar de estar limitados a una sola especie, estos resultados sugieren la existencia de otro nivel de variabilidad en distancias de vuelo, además de los ya referidos anteriormente (entre órdenes, familias y especies).

Los valores de g_1 (sesgo) describen el grado de simetría de una distribución. Valores de $g_1 < 0$ describen distribuciones sesgadas a la izquierda (media < mediana), mientras que valores de $g_1 > 0$ caracterizan a las distribuciones sesgadas a la derecha (media > mediana). Los valores de g_1 (curtosis) describen la forma de la distribución. Valores de $g_2 < 0$ describen distribuciones platicúrticas (más valores entre la media y las colas que en una distribución normal), mientras que valores de $g_2 > 0$ caracterizan a distribuciones leptocúrticas (más valores alrededor de la

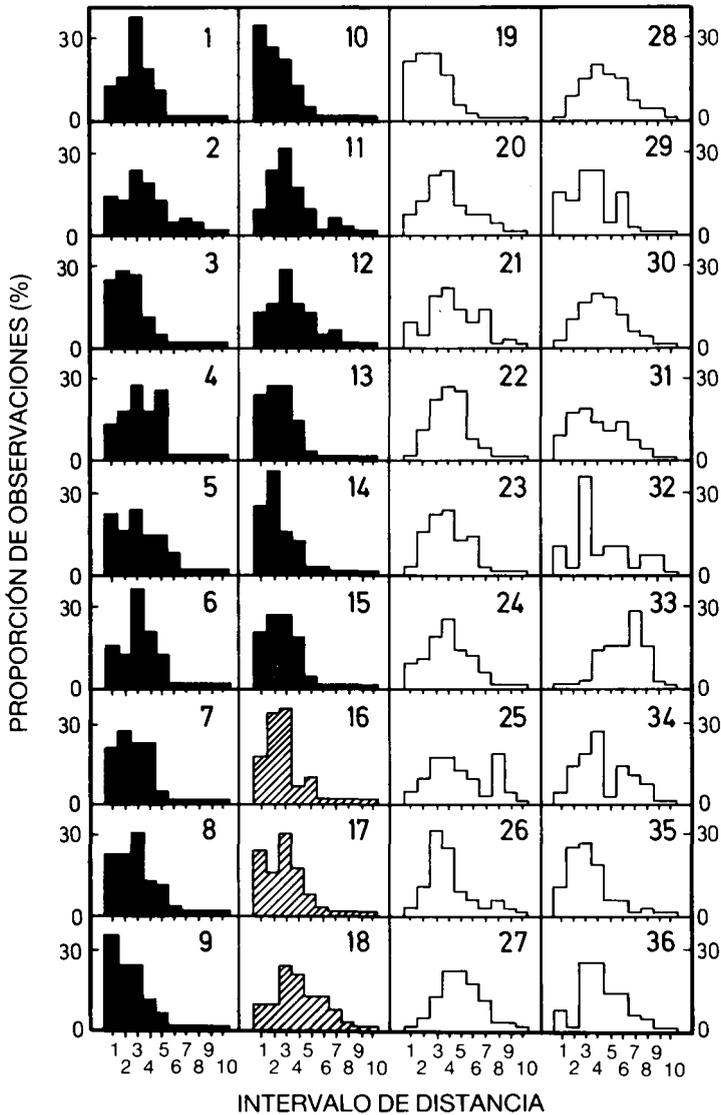


Fig. 1.—Distribuciones de frecuencias de las distancias recorridas entre visitas florales consecutivas por 36 polinizadores de *Lavandula latifolia* en una localidad de la Sierra de Cazorla (Jaén). Cada histograma corresponde a un polinizador diferente, identificado por el número que le corresponde en la tabla. Los histogramas rellenos (1-15) corresponden a *Hymenoptera*; los rayados (16-18), a *Diptera*, y los restantes (19-36), a *Lepidoptera*. Los límites de los intervalos empleados para agrupar las distancias (eje horizontal) siguen una serie geométrica creciente, de forma que el extremo superior del intervalo i es $5 \times 2^{i-1}$. El intervalo 1 corresponde a distancias ≤ 5 cm; el 2, a distancias > 5 cm y ≤ 10 cm; el 3, a distancias > 10 cm y ≤ 20 cm, y así sucesivamente. El intervalo 10 incluye las distancias > 1280 cm. Los tamaños muestrales y estadísticos de las distribuciones se recogen en la tabla.

TABLA 1

ESTADÍSTICOS DE LAS DISTRIBUCIONES DE DISTANCIAS ENTRE VISITAS FLORALES CONSECUTIVAS REALIZADAS POR 36 POLINIZADORES DE *LAVANDULA LATIFOLIA* (N = número de observaciones; g_1 = sesgo; g_2 = curtosis; d.t. = desviación típica; e.s. = error standard. El número que precede al nombre de cada polinizador sirve para identificar su distribución de frecuencias de distancias de vuelo en la figura. La media se expresa en cm)

	N	Media (d.t.)	g_1 (e.s.)	g_2 (e.s.)
<i>HYMENOPTERA</i>				
1. <i>Bembix zonata</i> Klug. (<i>Sphécidae</i>)	177	37(102)	7,5(0,2)	61,1(0,4)
<i>Anthidium florentinum</i> Fabr. (<i>Megachilidae</i>):				
2. Machos	144	61(98)	2,8(0,2)	5,1(0,4)
3. Hembras	325	23(40)	4,7(0,1)	23,0(0,3)
4. <i>Anthidium cingulatum</i> Latr. (<i>Megachilidae</i>)	70	38(73)	5,8(0,3)	34,8(0,6)
5. <i>Anthidiellum brevisculum</i> Pér. (<i>Megachilidae</i>)	124	43(105)	7,7(0,2)	66,5(0,4)
6. <i>Megachile pilidens</i> Alfk. (<i>Megachilidae</i>)	69	25(24)	2,5(0,3)	4,9(0,6)
7. <i>Anthophora crassipes</i> Lep. (<i>Anthophoridae</i>)	41	23(31)	3,7(0,4)	13,3(0,7)
8. <i>Anthophora albigena</i> Lep. (<i>Anthophoridae</i>)	171	23(30)	3,2(0,2)	9,2(0,4)
9. <i>Anthophora quadrifasciata</i> Vill. (<i>Anthophoridae</i>)	306	20(39)	9,3(0,1)	112,0(0,3)
10. <i>Anthophora ochroleuca</i> Pér. (<i>Anthophoridae</i>)	209	17(34)	10,6(0,2)	131,7(0,3)
11. <i>Ceratina</i> spp.* (<i>Anthophoridae</i>)	30	49(85)	2,8(0,4)	3,9(0,8)
12. <i>Xylocopa violacea</i> Latr. (<i>Anthophoridae</i>)	264	64(163)	8,1(0,2)	84,2(0,3)
13. <i>Bombus terrestris</i> L. (<i>Apidae</i>)	485	23(45)	6,7(0,1)	51,6(0,2)
14. <i>Bombus pascuorum</i> Scop. (<i>Apidae</i>)	124	33(106)	7,8(0,2)	67,7(0,4)
15. <i>Apis mellifera</i> L. (<i>Apidae</i>)	301	21(34)	6,7(0,1)	54,4(0,3)
<i>DIPTERA</i>				
16. <i>Systoechus</i> sp. (<i>Bombyliidae</i>)	41	18(16)	2,0(0,4)	0,7(0,7)
17. <i>Eristalis tenax</i> L. (<i>Syrphidae</i>)	105	32(57)	4,0(0,2)	14,6(0,5)

	N	Media (d.t.)	\bar{g}_1 (e.s.)	\bar{g}_2 (e.s.)
18. <i>Volucella</i> spp. ** (Syrphidae)	214	72(110)	3,4(0,2)	12,4(0,3)
LEPIDOPTERA				
19. <i>Macroglossum stellatarum</i> L. (Sphingidae)	575	28(55)	6,4(0,1)	46,9(0,2)
20. <i>Iphiclides podalirius</i> L. (Papilionidae)	86	81(137)	3,2(0,3)	8,7(0,5)
21. <i>Papilio machaon</i> L. (Papilionidae)	67	128(261)	4,0(0,3)	13,5(0,6)
22. <i>Pontia daplidice</i> L. (Pieridae)	119	50(55)	2,9(0,2)	7,6(0,4)
23. <i>Colias crocea</i> Geoffr. (Pieridae)	190	74(148)	4,7(0,2)	21,4(0,4)
24. <i>Gonepteryx</i> ssp. *** (Pieridae)	109	59(75)	2,4(0,2)	3,0(0,5)
25. <i>Argynnis paphia</i> L. (Nymphalidae)	120	168(242)	1,7(0,2)	-0,7(0,4)
26. <i>Fabriciana adippe</i> Den. & Schiff. (Nymphalidae)	134	95(204)	3,6(0,2)	10,2(0,4)
27. <i>Pandoriana pandora</i> Den. & Schiff. (Nymphalidae)	143	159(329)	4,7(0,2)	22,6(0,4)
28. <i>Issoria lathonia</i> L. (Nymphalidae)	63	133(244)	3,9(0,3)	15,7(0,6)
29. <i>Pyronia bathseba</i> Fabr. (Satyridae)	56	43(49)	1,7(0,3)	-0,6(0,6)
30. <i>Melanargia galathea</i> L. (Satyridae)	97	110(216)	4,5(0,2)	20,9(0,5)
31. <i>Plebicula escheri</i> Hüb. (Lycaenidae)	63	90(166)	3,9(0,3)	15,7(0,6)
32. <i>Lycaena phlaeas</i> L. (Lycaenidae)	26	143(260)	2,6(0,5)	3,5(0,9)
33. <i>Lysandra albicans</i> Herr.-Schäff. (Lycaenidae)	51	220(263)	3,1(0,3)	9,0(0,7)
34. <i>Hesperia comma</i> L. (Hesperiidae)	105	88(122)	2,1(0,2)	0,9(0,5)
35. <i>Thymelicus acteon</i> Rott. (Hesperiidae)	81	44(88)	4,4(0,3)	17,3(0,5)
36. <i>Spialia sertorius</i> Hoff. (Hesperiidae)	58	92(163)	4,2(0,3)	18,6(0,6)

* Incluye *C. cyanea* K. y *C. mocsaryi* Fr.** Incluye *V. elegans* Loew., *V. zonaria* Poda y *V. inanis* L.*** Incluye *G. rhamnii* L. y *G. cleopatra* L.

media y en las colas que en una distribución normal) (cf. v.gr., ZAR, 1984). Todos los polinizadores estudiados muestran distribuciones de distancias de vuelo significativamente asimétricas y sesgadas a la derecha ($g_1 > 0$, tabla 1). En lo que se refiere a la curtosis, todas las distribuciones, excepto las de *Systoechus* sp. (*Diptera*), *Argynnis paphia*, *Pyronia bathseba* y *Hesperia comma* (*Lepidoptera*), son significativamente leptocúrticas ($g_2 > 0$, tabla 1)*.

Existe heterogeneidad significativa entre órdenes de insectos en los valores de g_1 ($H = 7,78$, $P = 0,02$) y g_2 ($H = 8,22$, $P = 0,016$). Esto es debido a que las especies de himenópteros presentan distribuciones de distancias de vuelo más asimétricas y leptocúrticas que las de lepidópteros ($H = 6,88$, $P = 0,009$, para g_1 ; $H = 7,35$, $P = 0,007$, para g_2). Las restantes comparaciones entre órdenes (lepidópteros-dípteros; himenópteros-dípteros) no son estadísticamente significativas.

El análisis del sesgo y la curtosis de las distribuciones de distancias de vuelo permite concluir: 1) que, en mayor o menor grado, todos los polinizadores tienden a efectuar la mayoría de sus vuelos sobre distancias próximas a la media de su distribución, pero una apreciable proporción de los vuelos son relativamente "lejanos"; los vuelos a distancias intermedias son relativamente raros; y 2) que este patrón es más pronunciado entre los himenópteros que entre dípteros y lepidópteros. De hecho, tres especies de mariposas (*A. paphia*, *P. bathseba*, *H. comma*) presentan distribuciones de vuelo sólo ligeramente asimétricas y con curtosis no significativa, muy próximas, por tanto, a distribuciones normales.

Dispersión de las semillas

Para determinar si existen efectos significativos de la orientación y la distancia (respecto a la planta base) sobre el número de semillas adheridas a cada placa, se ha efectuado un análisis de varianza bifactorial, usando dichas variables como factores. Los resultados indican que hay un efecto significativo de la distancia ($F = 7,92$, $P = 0,0004$), pero que ni el efecto de la orientación ($F = 1,07$, $P = 0,37$) ni el término de interacción ($F = 0,96$, $P = 0,49$) son estadísticamente significativos. Por este motivo, los datos originales fueron agrupados exclusivamente en función de la distancia de cada placa a la planta base, sin tener en cuenta las diversas orientaciones.

Las placas situadas en el borde de la proyección vertical de la planta recogieron una media de 21,3 semillas (desviación típica = 23,0, $N = 10$). Los valores para las placas situadas a 0,5, 1,5 y 2,5 m de la anterior fueron de 0,2 (d.t. = 0,4, $N = 10$), 0,1 (d.t. = 0,3, $N = 10$) y 0,2 (d.t. = 0,3, $N = 10$) semillas/placa, respectivamente. Estos valores sugieren que, en promedio, alrededor del 98% de las semillas de una planta de *L. latifolia* no se dispersan más allá de los 30 cm contiguos a la proyección vertical del matorral. Hay que resaltar además que esta estima presenta una imagen bastante conservadora de la distancia de dispersión de las semillas, ya que no se colocaron placas dentro de dicha proyección vertical, donde la lluvia de semillas debe ser igual o mayor que la registrada en el borde de la planta.

* Debe tenerse en cuenta que las distribuciones representadas en la figura usan una escala geométrica en su eje horizontal con el propósito de mejorar su presentación. Por ello, la percepción intuitiva de sus características de normalidad no tiene por qué corresponder con las reflejadas por g_1 y g_2 , parámetros calculados sobre los datos originales.

Los datos analizados en este apartado han sido obtenidos en una sola temporada, por lo que en cierto modo deben ser tomados como preliminares. No creo, sin embargo, que futuras investigaciones modifiquen sustancialmente los presentes resultados, especialmente en lo que se refiere al efecto de la distancia sobre la densidad de deposición de semillas.

DISCUSIÓN

La distancia de vuelo de los polinizadores entre visitas florales consecutivas se ha usado con frecuencia para evaluar las distancias de flujo de polen (LEVIN & KERSTER, 1968, 1974; SCHAAL & LEVIN, 1978; SCHMITT, 1980; WADDINGTON, 1981; HANDEL, 1983a). Este método tiende generalmente a subestimar la distancia real de desplazamiento del polen (SCHAAL, 1980; LEVIN, 1981; HANDEL, 1982). Esto se debe principalmente a un efecto de "arrastre" del polen a lo largo de la secuencia de flores visitadas, ya que el polen de una flor determinada no se deposita por completo en la siguiente flor que el polinizador visita, sino que va siendo depositado también (aunque en menor cantidad) sobre las flores visitadas ulteriormente ("carryover effect"; THOMSON & PLOWRIGHT, 1980; PRICE & WASER, 1982; THOMSON, 1986). Varios estudios han demostrado, sin embargo, una buena correlación entre distancia media de vuelo de los polinizadores y distancia media del flujo de polen que generan (LEVIN, 1981; HANDEL, 1983b; WEBB & BAWA, 1983; BROWN & CLEGG, 1984). Ello justifica el uso de las distancias de vuelo como método indirecto de estimación del flujo de polen en estudios comparativos como el presente.

Para cuantificar con exactitud la contribución relativa del movimiento de polen y semillas al flujo génico de *L. latifolia*, sería necesario manejar además información sobre la abundancia y actividad de los diversos polinizadores. La distribución global de distancias de vuelo (la que las plantas realmente experimentan) es la media de las distribuciones individuales de los distintos polinizadores, ponderada cada una de ellas por un factor de abundancia y actividad. Un análisis de este tipo excede los límites del presente estudio. No obstante, a la vista de los datos presentados, parece seguro afirmar que en la población estudiada las semillas generalmente recorren distancias más cortas que los granos de polen. En otras palabras, que el flujo génico parece depender más de la dispersión de polen que de la dispersión de semillas. Este resultado coincide con los de algunos otros estudios, que han considerado simultáneamente la contribución relativa del movimiento de polen y semillas al flujo génico de una especie (RICHARDS & IBRAHIM, 1978; SCHAAL, 1980; WASER & PRICE, 1983). Por el contrario, SCHAAL & LEVIN (1978) y WASER & *al.* (1982) encuentran distancias medias de dispersión de semillas superiores a las distancias medias de dispersión del polen. Estos ejemplos sugieren la existencia de una amplia variabilidad entre especies en cuanto a contribución relativa de polen y semillas al flujo génico (cf. LEVIN & KERSTER, 1974). Esta variabilidad no es inesperada, a la vista de la enorme diversidad existente en cuanto a mecanismos y agentes de polinización y dispersión de semillas. A lo largo de un hipotético gradiente de especies r y K (cf. v.gr., PIANKA, 1970), LEVIN & KERSTER (1974) proponen que en especies cercanas al extremo r predominaría el

flujo génico vía semillas, mientras que en las cercanas al extremo K sería dominante el flujo vía polen. No tengo conocimiento, sin embargo, de que este modelo haya sido nunca evaluado críticamente ni verificado con datos reales. En cualquier caso, los resultados de los estudios antes mencionados, junto con los del presente trabajo, no parecen apoyar las predicciones del modelo.

Con las salvedades discutidas anteriormente, del presente estudio puede deducirse que la estructura genética de las poblaciones de *L. latifolia* en el área de estudio va a estar determinada principalmente por el flujo de genes que efectúan sus polinizadores. El análisis de las distancias de vuelo ha demostrado que la mayoría de los movimientos entre flores tienen lugar a distancias relativamente cortas (unas pocas decenas de centímetros), con cierta proporción a distancias "lejanas" (varios metros) y pocos a distancias intermedias. Estos resultados coinciden, en general, con los obtenidos por otros autores para una amplia variedad de especies de plantas (LEVIN & KERSTER, 1968, 1974; PRICE & WASER, 1979; WADDINGTON, 1979; WASER, 1982; GINSBERG, 1985). No obstante, la variabilidad observada entre los polinizadores de *L. latifolia* en sus patrones de vuelo (distancia media, sesgo y curtosis) es superior a la encontrada por otros autores que han hecho comparaciones de especies individuales (WADDINGTON, 1979; WASER, 1982; BÖCHER & PHILLIPP, 1985; GINSBERG, 1985). Ningún estudio anterior había considerado, sin embargo, un número tan elevado de especies como el presente. Las marcadas diferencias en patrones de vuelo observadas entre especies del mismo género o familia (véase, por ejemplo, *Anthophora* ssp. en tabla 1), o incluso dentro de una misma especie (*Anthidium florentinum*, tabla 1), sugieren un comentario metodológico. La amalgama de datos de especies individuales para formar muestras más numerosas referidas a categorías taxonómicas superiores (orden o familia) podrá tener sentido estadístico, pero ciertamente va a producir una subestimación de la gama real de variabilidad con que la planta se encuentra. Este efecto es particularmente importante si se están considerando las posibles implicaciones evolutivas que las diferencias entre polinizadores tienen para la planta (HERRERA, 1987). En otras palabras, aquellos estudios de distancias de vuelo de polinizadores que centran sus análisis en la comparación de muestras amalgamadas en categorías amplias (v. gr., LEVIN & KERSTER, 1968; SCHMITT, 1980; ENNOS & CLEGG, 1982) están ignorando mucha de la variabilidad real que existe entre las especies de polinizadores.

Este estudio ha demostrado diferencias significativas entre órdenes de insectos en la distancia media, sesgo y curtosis de las distribuciones de distancias de vuelo. Las abejas tienden a volar entre flores más cercanas y a tener distribuciones más sesgadas y leptocúrticas que las mariposas. Estos resultados son similares a los encontrados por otros autores (BEATTIE, 1976; SCHMITT, 1980; WASER, 1982). A pesar de las diferencias existentes entre órdenes, hay amplia variación dentro de cada uno de estos grupos y cierta superposición entre ellos. Las abejas de mayor tamaño (*Xylocopa violacea*, machos de *Anthidium florentinum*) muestran distancias medias de vuelo similares a las de algunas mariposas, mientras que *M. stellatarum*, *P. daphidice*, *P. bathseba* y *T. acteon* son mariposas con distancias medias de vuelo tan cortas como las de algunas abejas (tabla 1). Esto indica que las diferencias encontradas aquí y en otros estudios entre "abejas" y "mariposas" en cuanto a distancias de vuelo (y presumiblemente en cuanto al flujo de genes

que producen) son tendencias estadísticas resultantes de combinar especies. Pero debe tenerse en cuenta que en el campo una planta no interacciona con “combinados taxonómicos”, sino con especies concretas de insectos, cualquiera de las cuales puede resultar “atípica” dentro del combinado taxonómico amplio al que pertenece (abejas, moscas, mariposas). Por este motivo, un análisis realista de cualquier conjunto de polinizadores debería siempre basarse en una consideración de las especies individuales que lo integran. Esto es particularmente importante en plantas como *L. latifolia*, que son polinizadas por una amplia variedad de especies.

Teniendo en cuenta la amplia variabilidad específica observada en los patrones de vuelo de los polinizadores, y que el flujo de genes parece llevarse a cabo sobre todo vía polen, puede concluirse que la estructura genética (“neighborhood structure”, *sensu* LEVIN & KERSTER, 1971) de las poblaciones de *L. latifolia* va a ser profundamente afectada por la proporción de polinizaciones que lleven a cabo las distintas especies de polinizadores. Esto dependerá de la eficiencia polinizadora de cada especie (HERRERA, 1987), pero también de sus respectivas abundancias locales. Variaciones espaciales en la abundancia de las distintas especies darán lugar previsiblemente a variaciones en la estructura genética de las poblaciones de *L. latifolia*. Observaciones preliminares en la Sierra de Cazorla indican que las poblaciones que viven en laderas secas, pedregosas y muy soleadas son polinizadas, sobre todo, por especies de abejas, mientras que aquellas que viven cerca de cursos permanentes de agua (como la estudiada aquí) son polinizadas por abejas y mariposas. Si estas observaciones son confirmadas en el futuro por observaciones más detalladas, los resultados del presente estudio permiten predecir que el flujo de genes va a ser mucho más restringido en el primer caso, y que la estructura genética de las poblaciones locales será diferente en ambas situaciones. Ello implicará un mayor potencial de diferenciación y microevolución en las poblaciones que ocupan lugares más áridos, originado en última instancia por el comportamiento de sus polinizadores locales. Además, ya que las polinizaciones efectuadas por las abejas tienden a ser producidas por geitonogamia, mientras que las efectuadas por mariposas tienden a serlo por alogamia (HERRERA, 1987), cabe predecir también un menor grado de variabilidad genética en las poblaciones que ocupan los hábitat más secos (debido a mayores niveles de endogamia). En conclusión, que la interacción mutualista de *L. latifolia* con sus polinizadores es capaz de tener una notable incidencia sobre la estructura genética y el potencial evolutivo de sus poblaciones.

AGRADECIMIENTOS

La ayuda de Dori y Manolo en todas las fases del trabajo de campo ha sido inestimable. Enrique Asensio (*Apoidea*), Marcos Báez (*Bombyliidae*) y María Angeles Marcos (*Syrphidae*), amablemente identificaron para mí muchos ejemplares de insectos. La Agencia del Medio Ambiente, Junta de Andalucía, autorizó mi trabajo en la Sierra de Cazorla y proporcionó todo tipo de facilidades.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BEATTIE, A. J. (1976). Plant dispersion, pollination and gene flow in *Viola*. *Oecol., Berlin* 25: 291-300.
- BEATTIE, A. J. (1978). Plant-animal interactions affecting gene flow in *Viola*. In: A. J. Richards (Ed.), *The pollination of flowers by insects*, 151-164. Academic Press, London.
- BEATTIE, A. J. & D. C. CULVER (1979). Neighborhood size in *Viola*. *Evolution* 33: 1226-1229.
- BOCHER, J. & M. PHILLIPP (1985). Aspects of the reproductive biology of *Mimulus repens* (Scrophulariaceae) at Lake Ellesmere, Canterbury, New Zealand. *New Zealand J. Bot.* 23: 141-149.
- BRADSHAW, A. (1972). Some of the evolutionary consequences of being a plant. *Evol. Biol.* 5: 25-48.
- BROWN, B. A. & M. T. CLEGG (1984). Influence of flower color polymorphism on genetic transmission in a natural population of the common morning glory, *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 38: 796-803.
- ENDLER, J. A. (1973). Gene flow and population differentiation. *Science* 179: 243-249.
- ENNOS, R. A. & M. T. CLEGG (1982). Effect of population substructuring on estimates of outcrossing rate in plant populations. *Heredity* 48: 283-292.
- GINSBERG, H. S. (1985). Foraging movements of *Halictus ligatus* (Hymenoptera: Halictidae) and *Ceratina calcarata* (Hymenoptera: Anthophoridae) on *Chrysanthemum leucanthemum* and *Erigeron annuus* (Asteraceae). *J. Kansas Ent. Soc.* 58: 19-26.
- HANDEL, S. N. (1982). Dynamics of gene flow in an experimental population of *Cucumis melo* (Cucurbitaceae). *Amer. J. Bot.* 69: 1538-1546.
- HANDEL, S. N. (1983a). Pollination ecology, plant population structure, and gene flow. In: L. Real (Ed.), *Pollination biology*, 163-211. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- HANDEL, S. N. (1983b). Contrasting gene flow patterns and genetic subdivision in adjacent populations of *Cucumis sativus* (Cucurbitaceae). *Evolution* 37: 760-771.
- HERRERA, C. M. (1987). Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50 (en prensa).
- LEVIN, D. A. (1978). Pollinator behaviour and the breeding structure of plant populations. In: A. J. Richards (Ed.), *The pollination of flowers by insects*, 133-150. Academic Press, London.
- LEVIN, D. A. (1979). Pollinator foraging behavior: genetic implications for plants. In: O. T. Solbrig & al. (Eds.), *Topics in plant population biology*, 131-153. Columbia Univ. Press, New York.
- LEVIN, D. A. (1981). Dispersal versus gene flow in plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 233-253.
- LEVIN, D. A. & H. W. KERSTER (1968). Local gene dispersal in *Phlox*. *Evolution* 22: 130-139.
- LEVIN, D. A. & H. W. KERSTER (1971). Neighborhood structure under diverse reproductive methods in plants. *Amer. Naturalist* 104: 345-354.
- LEVIN, D. A. & H. W. KERSTER (1974). Gene flow in seed plants. *Evol. Biol.* 7: 139-220.
- PIANKA, E. R. (1970). On *r*- and *K*-selection. *Amer. Naturalist* 104: 592-597.
- PRICE, M. V. & N. M. WASER (1979). Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature* 277: 294-297.
- PRICE, M. V. & N. M. WASER (1982). Experimental studies of pollen carryover: hummingbirds and *Ipomopsis aggregata*. *Oecol., Berlin* 54: 353-358.
- RICHARDS, A. J. & H. IBRAHIM (1978). Estimation of neighbourhood size in two populations of *Primula veris*. In: A. J. Richards (Ed.), *The pollination of flowers by insects*, 165-174. Academic Press, London.
- SCHAAL, B. A. (1974). Isolation by distance in *Liatris cylindracea*. *Nature* 252: 703.
- SCHAAL, B. A. (1980). Measurement of gene flow in *Lupinus texensis*. *Nature* 284: 450-451.
- SCHAAL, B. A. & D. A. LEVIN (1978). Morphological differentiation and neighbourhood size in *Liatris cylindracea*. *Amer. J. Bot.* 65: 923-928.
- SCHMITT, J. (1980). Pollinator foraging behavior and gene dispersal in *Senecio* (Compositae). *Evolution* 34: 934-943.
- 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. & R. C. PLOWRINGHT (1980). Pollen carryover, nectar rewards, and pollinator behavior with special reference to *Diervilla lonicera*. *Oecol., Berlin* 46: 68-74.
- WADDINGTON, K. D. (1979). Flight patterns of three species of sweat bees (Halictidae) foraging at *Convolvulus arvensis*. *J. Kansas Ent. Soc.* 52: 751-758.
- WADDINGTON, K. D. (1981). Factors influencing pollen flow in bumblebee-pollinated *Delphinium virescens*. *Oikos* 37: 153-159.
- WASER, N. M. (1982). A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. *Oecol., Berlin* 55: 251-257.

- WASER, N. M., R. K. VICKERY & M. V. PRICE (1982). Patterns of seed dispersal and population differentiation in *Mimulus guttatus*. *Evolution* 36: 753-761.
- WASER, N. M. & M. V. PRICE (1983). Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interaction. In: C. E. Jones & R. J. Little (Eds.), *Handbook of experimental pollination biology*, 341-359. Van Nostrand Reinhold, New York.
- WEBB, C. J. & K. S. BAWA (1983). Pollen dispersal by hummingbirds and butterflies: a comparative study of two lowland tropical plants. *Evolution* 37: 1258-1270.
- ZAR, J. H. (1984). *Biostatistical analysis*, 2.^a ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.

Aceptado para publicación: 17-II-1987