

BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN DE TRES ESPECIES DEL GÉNERO *LONICERA* (CAPRIFOLIACEAE) EN LA SIERRA DE CAZORLA

por

PEDRO JORDANO*

Resumen

JORDANO, P. (1990). Biología de la reproducción de tres especies del género *Lonicera* (Caprifoliaceae) en la Sierra de Cazorla. *Anales Jard. Bot. Madrid* 48(1): 31-52.

Se exponen observaciones básicas sobre biología floral y fructificación de tres especies de madreselvas (*Lonicera arborea* Boiss., *L. etrusca* G. Santi y *L. splendida* Boiss., Caprifoliaceae) en las sierras de Cazorla y Segura (Jaén). La polinización es diurna, realizada por abejorros y abejas, en *L. arborea*; y predominantemente crepuscular y nocturna, por esfingidos, en *L. etrusca* y *L. splendida*. Las tres especies son muy nectaríferas; *L. arborea* secreta en promedio 1,7 μ l por flor y día, con una concentración del 40,2%; *L. etrusca* y *L. splendida* producen 2,8 y 4,6 μ l, con concentraciones de 23,5 y 19,6%, respectivamente. Los visitantes de las flores de la primera especie son en su mayoría *Bombus terrestris* y *Apis mellifera* (99% de las visitas), y los esfingidos (*Lepidoptera*, *Sphingidae*) predominan en las dos últimas (76,7 y 60,4% de las visitas); en éstas, las abejas y abejorros actúan como "ladrones" de néctar, perforando la base de la corola. El porcentaje medio de flores robadas por planta fue de 34,2% [10,1-75,6] para *L. etrusca* y de 18,2% [3,6-48,8%] para *L. splendida*. En las tres especies aumentó significativamente la fructificación y la producción de semillas tras la polinización xenógama respecto a los cruces geitonógamos o al control (polinización libre). Solo en *L. arborea* se registró producción de frutos en ausencia de polinizadores (autogamia). En las tres especies los frutos de las polinizaciones xenógamas produjeron más semillas que los resultantes de la geitonogamia. *L. arborea* no mostró diferencias significativas en el peso de frutos o de semillas resultantes de estos tratamientos, pero en *L. splendida* y *L. etrusca* los frutos y semillas tras la xenogamia resultaron de mayor peso, aunque este efecto fue debido a las diferencias en número de semillas por fruto y no a un efecto directo del tratamiento.

Palabras clave: Polinización, fructificación, tamaño de semillas, *Bombus*, *Sphingidae*, Caprifoliaceae, *Lonicera*, robo de néctar, néctar.

Abstract

JORDANO, P. (1990). Reproductive biology of three species of genus *Lonicera* (Caprifoliaceae) in the Sierra de Cazorla. *Anales Jard. Bot. Madrid* 48(1): 31-52 (in Spanish).

The first data on flower biology and breeding systems of three species of honeysuckle (*Lonicera arborea* Boiss., *L. etrusca* G. Santi and *L. splendida* Boiss.) are reported for populations in the Sierra de Cazorla y Segura (Jaén province, Spain). *L. arborea* is predominantly pollinated during the day by bumblebees (*Bombus* spp., *Xylocopa* spp. and *Psiuhyrus vestalis*, 70.1% of visits) and honeybees (28.3% of the visits recorded), while *L. etrusca* and *L. splendida* are pollinated during the evening and night by sphingid moths (76.7 and 60.4% of visits, respectively). Bees are nectar robbers in these two species with long tubular corollas. Percen-

* Estación Biológica de Doñana, C.S.I.C. Apartado 1056. 41080 Sevilla.

tage of flowers damaged by nectar thieves averaged, per plant, 34.2% [10.1-75.6] for *L. etrusca* and 18.2% [3.6-48.8%] for *L. splendida*. Flowers of *L. arborea* last 4 days, with the stigma being receptive during the first and second day; anthers dehisce on the second day of anthesis. Nectar production in this species peaks in the second and third days. Flowers of both *L. etrusca* and *L. splendida* open approximately 1 h before dusk; the stigma is receptive on the first and second nights and anther dehiscence occurs on the second day. Maximum nectar secretion for both species was recorded during the first night of anthesis. Nectar secretion by *L. arborea* amounts to 1.7 μ l per flower/day with 40.2% disaccharide sugar concentration while the other two species secrete 2.8 and 4.6 μ l with concentration of 23.5 and 19.6%, respectively. Seed set increased significantly after crossed (xenogamous) pollinations (57-95% of flowers) relative to geitonogamous crossings (18-29%) or controls. *L. arborea* was the only species setting fruits with pollinators excluded. Xenogamous pollinations resulted in greater weights of fruits and seeds for *L. etrusca* and *L. splendida* because of the increased number of seed set but not as a result of the treatment itself. Xenogamous crossings resulted in significant increases in number of seeds per fruit for the three species. Results suggest a dichotomy of pollination systems within the genus among the sections *Caprifolium* (long-tubed corollas) and *Lonicera* (short-tubed corollas), strongly associated with other differences in growth patterns, geographic distribution and habitat occupancy.

Key words: Pollination, breeding system, seed size, *Bombus*, *Sphingidae*, *Caprifoliaceae*, *Lonicera*, nectar robbing, nectar.

INTRODUCCIÓN

Tal vez los ejemplos más llamativos de relaciones de mutualismo altamente específicas y de estrecha dependencia recíproca entre plantas e insectos polinizadores se dan en aquellos casos en que la morfología de la flor limita el acceso del animal a los nectarios y, consecuentemente, las posibilidades de polinización. Las plantas con corola tubular de gran tamaño, polinizadas principalmente por grandes ápidos (*Hymenoptera: Apoidea*) (KEVAN & BAKER, 1983), esfíngidos (*Lepidoptera: Sphingidae*) (GREGORY, 1963, 1964; NILSSON & *al.*, 1987; NILSSON, 1978) o colibríes (*Aves: Trochilidae*) (STILES, 1980) han llamado la atención desde que DARWIN (1862) pusiera de manifiesto el potencial selectivo inherente a esa interacción tan ajustada.

Al examinar la forma de la corola de una orquídea de Madagascar —*Angraecum sesquipedale*, cuyo tubo mide 28-32 cm (NILSSON, 1988)—, DARWIN (1862) postuló una fuerte correlación entre la adecuación de cada individuo y el exceso de longitud del nectario respecto a la longitud de la trompa del polinizador (un esfíngido, *Xanthopan morgani praedicta*, que fue descubierto cuarenta años después). Las plantas de corola tubular más larga obligarían a los insectos polinizadores a introducir la probóscide al fondo de la corola para alcanzar todo el néctar, favoreciendo así una mayor transferencia de polen. En sus rasgos generales, las propuestas de Darwin se han visto apoyadas por pruebas experimentales posteriores (KISLEV & *al.*, 1972; NILSSON & *al.*, 1985; NILSSON, 1988; NILSSON & RABAKONANDRIANINA, 1988; véase, no obstante, C. M. HERRERA, 1990). Sin embargo, cualquier estudio que pretenda considerar los efectos selectivos de los polinizadores sobre la morfología floral necesita tener en cuenta el signo y magnitud de las presiones selectivas ejercidas por visitantes "ilegítimos", que obtienen néctar pero no efectúan la polinización y cuya actividad puede resultar negativa para la adecuación biológica de la planta. La actividad de estos "ladrones de néctar" (INOUE, 1980, 1983) puede ser muy importante en flores de corola tubular que, generalmente, producen gran cantidad de néctar difícilmente accesible (CRUDEN

& al., 1983; J. HERRERA, 1985). Por lo tanto, un primer paso antes de abordar estudios detallados sobre la biología floral de estas especies e inferir los patrones evolutivos que han originado síndromes de polinización altamente específicos, es obtener una buena base de información sobre la historia natural del sistema flor/insecto y las consecuencias de la interacción.

El presente trabajo describe la biología floral y fructificación de tres especies de madresevas —*Lonicera arborea* Boiss., *L. etrusca* G. Santi y *L. splendida* Boiss.— en la Sierra de Cazorla, provincia de Jaén. Se aportan los primeros datos sobre su fenología de la floración y fructificación, polinizadores y dispersantes de semillas, e información adicional sobre biología de la reproducción. También se presentan resultados de experimentos de campo sobre incompatibilidad y maduración de semillas y sus efectos sobre las características de los frutos. En el caso de *L. arborea* y *L. splendida* se da un interés adicional al tratarse de táxones endémicos, o de distribución limitada a las montañas del sureste de la Península Ibérica y el norte de África, para los que la información disponible sobre biología de la reproducción era hasta ahora escasa o nula.

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El trabajo de campo se realizó en el Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y las Villas (provincia de Jaén). Se estudiaron poblaciones de las tres especies, situadas en la Nava de las Correhuelas (1615 m) (*L. arborea* y *L. splendida*), Cañada del Espino (1350 m) (*L. etrusca*) y Roblehondo (1300 m) (*L. splendida*), en la Reserva de Navahondona-Guadahornillos. Una descripción de la climatología y vegetación de la región puede encontrarse en VALLE & al. (1989).

Para la realización de este estudio se utilizaron plantas de las tres especies identificadas individualmente por medio de marcas numeradas. En total se controlaron 20 individuos de *L. arborea*, 12 de *L. etrusca* y 16 de *L. splendida*. Estas plantas sirvieron para llevar a cabo los seguimientos de fenología, mediciones de la producción de néctar, ensayos de polinización y observaciones y censos de visitantes florales. En todos los casos se trataba de plantas aisladas espacialmente.

Para cada especie se muestrearon entre 12 y 15 flores de varias plantas al objeto de obtener dimensiones de la corola y peso de la flor. Se midieron la longitud de corola, desde el borde distal del cáliz al punto de arranque de los cuatro lóbulos superiores de los pétalos (longitud del tubo de la corola); la longitud entre la entrada del tubo y la antera más distal y el estigma; la anchura de los cuatro lóbulos soldados superiores, y la longitud del lóbulo libre, inferior.

Las plantas marcadas se revisaron periódicamente, al menos una vez por semana durante la floración y la fructificación, para registrar el estado fenológico.

Para medir la producción de néctar se embolsaron ramas por separado, incluyendo un número variable de flores, con tela de tul y se recogieron las flores al cabo de 24 horas. Para cada flor se midió el volumen de néctar con una micropipeta y la concentración de sólidos disueltos ("equivalencia en sacarosa") (CRUDEN & HERMAN, 1983), con un refractómetro para azúcares Bellingham, modificado especialmente para lecturas en pequeñas cantidades de néctar. Las mediciones se realizaron en las 2 horas posteriores a la finalización del período de 24 horas de embolsado. Para calcular la cantidad de azúcar producida por flor y día se

obtuvo primero el peso del azúcar por unidad de volumen que se corresponde con el peso del azúcar por 100 g de solución que mide el refractómetro, a partir de las tablas de WEAST (1978; véase también PRYS-JONES & CORBET, 1978). El producto de esta cantidad, el volumen de néctar secretado y la concentración del néctar dio como resultado la estimación de la cantidad (mg) de azúcar producida por flor y día.

Los ensayos de polinización artificial consistieron, para cada especie, en tres tratamientos diferentes más un grupo testigo o control. Para cada tratamiento se embolsaron entre 3 y 9 inflorescencias, a modo de réplicas, antes de la antesis. Un grupo de flores fue emasculado, en el primer día y antes de la apertura de las anteras, y polinado con polen de otra planta (cruce xenógamo; "polinización cruzada", en lo sucesivo). En otras se realizaron las polinizaciones con polen de la propia planta, sin efectuar emasculación previa, y también se mantuvieron embolsadas (cruce alógamo geitonógamo; "autopolinización", en adelante). Un tercer grupo se mantuvo embolsado, sin efectuar manipulación alguna, a fin de controlar la presencia de autogamia espontánea (en adelante, "embolsadas"). Los cruces geitonógamos se realizaron sobre flores de la misma inflorescencia o de una inflorescencia diferente según disponibilidad, pero en todos los casos usando flores de una misma rama. Las flores del grupo testigo ("control") quedaron expuestas libremente a la visita de los polinizadores. Se estudiaron entre 35 y 70 flores para cada tratamiento y especie, y entre 200 y 400 flores, para cada especie, como control.

Una vez finalizada la floración, y tras dos semanas de desarrollo de los frutos, se realizaron conteos en cada rama embolsada para determinar el porcentaje de fructificación y la presencia de abortos en la primera fase del desarrollo. Posteriormente, tras la maduración de los frutos, se repitieron los conteos y se recogieron los frutos de cada tratamiento. Estos frutos se desecaron en una estufa a 40 °C, a peso constante, y se obtuvo para cada uno el peso seco, el número de semillas/fruto, el número de semillas abortadas/fruto y el peso seco de cada semilla viable. No hemos observado producción de frutos sin semillas (apocarpia). Aunque no hemos realizado ensayos de germinación, suponemos que todas las semillas bien desarrolladas y con presencia de embrión y endospermo eran viables.

Para conocer los visitantes florales se realizaron observaciones en plantas con flor, tanto durante el día como de noche. Para *L. etrusca* y *L. splendida* se realizaron muestreos esporádicos que totalizaron 10 y 20 horas de observación, respectivamente. Para *L. arborea* se realizaron 21 censos de 30 minutos de duración y observaciones esporádicas, totalizando conjuntamente 19 horas de observación.

RESULTADOS

Generalidades

***Lonicera arborea* Boiss.**

Esta madreselva se encuentra distribuida en el área de estudio sobre todo en zonas de altura superior a 1400 m. En áreas próximas (Sierra de Baza, Sierra Nevada; Granada) puede encontrarse hasta 2250 m (Jordano, obs. pers.). Se trata de un arbusto alto, de hoja caediza, que puede alcanzar los 5 m, con tallos vertica-

les. En la Sierra de Cazorla crece en la zona de pino laricio [*Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco], en suelos profundos de las "navas", acompañado por *Crataegus monogyna* Jacq., *Prunus mahaleb* L. y *Berberis vulgaris* subsp. *australis* (Boiss.) Heywood, entre otros arbustos.

Los brotes foliares comienzan a desarrollarse a partir de la segunda semana de abril, de forma que para la primera semana de junio la mayor parte de las hojas ha alcanzado el tamaño definitivo (fig. 1). Los botones florales apuntan en la última semana de mayo; la floración se extiende entre la segunda semana de junio y la primera semana de agosto. En 1989 la población de Nava de las Correhuelas (1615 m) alcanzó el máximo de floración el 27 de junio (fig. 1B) y la mayor parte de los individuos tuvieron el máximo de floración (>50% de las flores abiertas) entre el 21 de junio y el 8 de julio. Los frutos maduran entre finales de septiembre y primeros de noviembre.

Los polinizadores son básicamente himenópteros (*Apoidea*), especialmente *Bombus* spp. (ver más adelante). Los frutos—bayas de color blanco cuando están maduros—son consumidos por aves frugívoras, las cuales actúan como dispersantes de las semillas. Las especies observadas consumiendo frutos son: mirlo común (*Turdus merula*), mirlo capiblanco (*T. torquatus*) y curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*). Por otra parte, algunas especies de herrerillos y carboneros (*Parus* spp.) y el pinzón vulgar (*Fringilla coelebs*) picotean las bayas y únicamente comen la pulpa; por lo tanto, estas especies no actuarían como verdaderos dispersantes de las semillas (SNOW & SNOW, 1988).

Algunas plantas muestran daños en las hojas jóvenes, brotes y botones florales, producidos por pulgones (*Homoptera*, *Aphidoidea*: *Hyadaphis foeniculi*); en estas plantas pueden presentarse fuertes reducciones del potencial reproductivo como resultado del daño por estos insectos. En algunas plantas se observan ramas dañadas por ácaros (*Acarina*, *Eryophidae*), que acaban secándose. Hemos coleccionado una oruga de *Hemaris fuciformis* (*Lepidoptera*, *Sphingidae*), consumiendo el follaje, y también hemos observado en varias ocasiones hembras de *Limenitis reducta* (*Lepidoptera*, *Nymphalidae*), realizando la puesta sobre las hojas.

Lonicera etrusca G. Santi

Se distribuye en la Sierra de Cazorla entre 1200 y 1450 m de altitud, en zonas de *Pinus nigra*, *Quercus rotundifolia* y *Q. faginea*. Es una liana que puede alcanzar gran desarrollo y que generalmente crece apoyada en *C. monogyna*, en lugares húmedos y con suelo profundo. De 34 plantas censadas, un 79,5% tenía como soporte a *C. monogyna*; un 2,9%, a *Rosa canina* L., y el resto, 17,6%, a *P. nigra* o *Q. faginea*.

Las plantas pierden las hojas casi totalmente a finales de otoño y comienzan a rebrotar en la última semana de febrero (fig. 1A). A finales de mayo las hojas están expandidas y ya son visibles los botones florales. La floración abarca un período que va desde mediados de junio a la última semana de julio, en una población situada a 1490 m de altitud (fig. 1B); a menor altura se adelanta 1 ó 2 semanas cada fenofase. En 1989 la mayoría de los individuos de la población de la Cañada del Espino (fig. 1B) tuvieron el máximo de floración entre el 25 de junio y el 15 de julio. La maduración de los frutos y dispersión de las semillas tiene lugar entre mediados de septiembre y la última semana de octubre. Los frutos son bayas de

color rojo o naranja oscuro y son consumidos por pájaros frugívoros. Se han observado *S. atricapilla*, *T. merula* y petirrojo (*Erithacus rubecula*) como principales dispersantes de las semillas; los páridos y el pinzón vulgar (*F. coelebs*) pican solo la pulpa o extraen las semillas y no contribuyen a su dispersión.

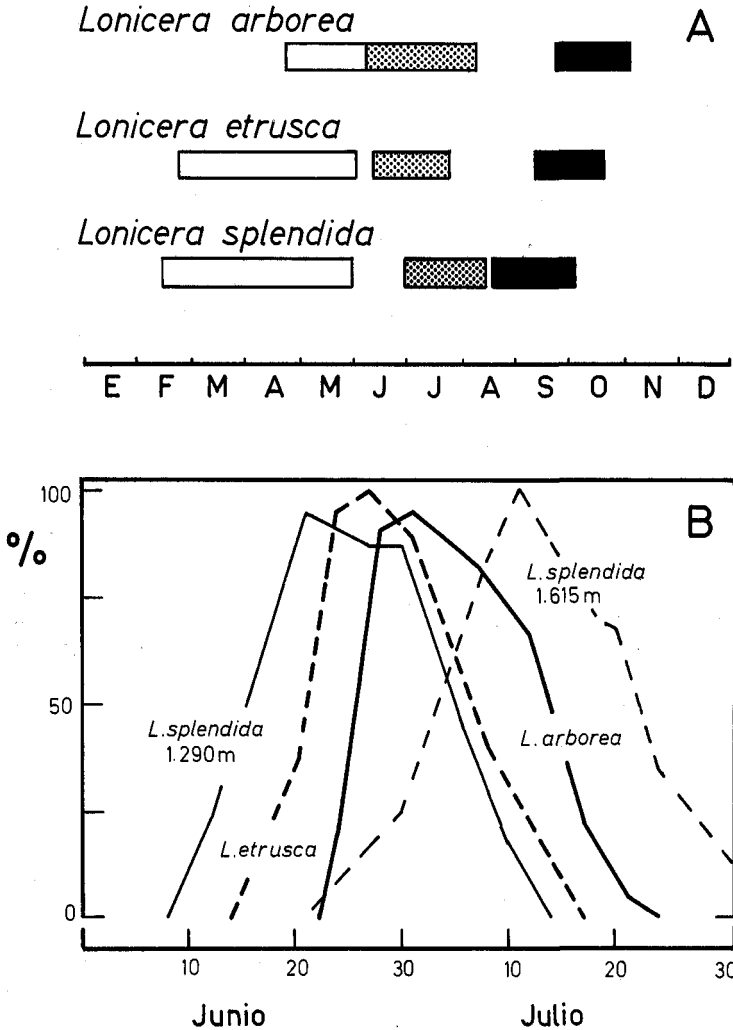


Fig. 1.—Parte superior: A, esquema del desarrollo fenológico de las tres especies de *Lonicera* en la Sierra de Cazorla, según observaciones realizadas durante 1988 y 1989. Las barras indican el inicio y el final de cada fenofase: en blanco, rebrote y crecimiento vegetativo; sombreado, floración; negro, maduración y dispersión de los frutos. Existen diferencias entre poblaciones de la misma especie debidas a la altitud (véase texto). Parte inferior: B, proporción de individuos en flor de poblaciones de las tres especies estudiadas (datos de 1989). En el caso de *L. splendida* se presentan las curvas de floración para dos poblaciones a diferente altitud.

Al igual que en la especie anterior, los pulgones (*H. foeniculi*) pueden causar enormes pérdidas de flores y frutos en desarrollo en ciertas plantas, aunque hemos observado una gran variación de la intensidad de ataque entre años y entre plantas. La mariposa *Euphydryas aurinia* (*Lepidoptera*, *Nymphalidae*) causa también, en determinados años y poblaciones, grandes pérdidas de hojas y flores.

Lonicera splendida Boiss.

Esta especie se distribuye en el área de estudio entre altitudes de 1250 y 1750 m. Se trata de un bejuco que no llega a alcanzar el desarrollo de la especie anterior. Sus soportes más frecuentes son *Juniperus phoenicea* L. y *J. oxycedrus* L. (59,5% de $n = 37$ plantas reproductoras censadas), y se encuentra también sobre *J. sabina* L. (8,1%), *C. monogyna* (5,4%), *P. nigra* subsp. *salzmannii* (5,4%), *J. communis* L. (2,7%), *B. vulgaris* subsp. *australis* (8,1%) o enraizada sobre paredes de roca (10,8%). Se la encuentra normalmente en suelos poco profundos, secos y rocosos y, en las zonas de estudio, asociada estrechamente a enebros y sabinas.

Durante el invierno las plantas pierden la hoja casi totalmente. Las hojas nuevas comienzan a brotar a mediados de febrero, completándose la foliación en la primera semana de junio (fig. 1A). Los botones florales se diferencian a comienzos de este mes y la floración se extiende entre finales de junio y mediados de agosto (fig. 1A). Los frutos, bayas de color naranja pálido, comienzan a madurar en la tercera semana de agosto, y la fructificación se prolonga hasta la segunda semana de octubre. Estas fechas y duraciones corresponden a una población situada a 1615 m de altitud, de forma que a menor altura (poblaciones a 1300 m) la fenología se adelanta unas 2 semanas (fig. 1B). Así, en 1989 la mayor parte de los individuos de la población de Roblehondo (fig. 1B) alcanzaron el máximo de floración entre el 19 de junio y el 2 de julio, mientras que la población de la Nava de las Correhuelas tuvo el máximo de floración entre el 2 y el 23 de julio.

Las observaciones de dispersión de semillas para esta especie son muy escasas; hemos observado que actúan como dispersantes la curruca capirotada y el petirrojo, pero los frutos sufren una intensa predación por páridos (*Parus* spp.) y pinzones (*F. coelebs*), que destruyen la pulpa o semillas (OBESO, 1987). Algunas plantas son muy atacadas por pulgones (*H. foeniculi*), los que llegan a causar pérdidas de la totalidad de la cosecha de botones florales y flores; también hemos colectado orugas de *Euphydryas aurinia* (*Lepidoptera*, *Nymphalidae*), que se alimentan del follaje.

Floración

Las tres especies producen flores tubulares de color blanco (amarillento en el caso de *L. splendida*), con leve tinte púrpura en los botones florales. Las tres especies son entomófilas, pero se diferencian en el patrón de antesis y en el tipo de polinizadores. *L. arborea*, con el menor tamaño de flor, muestra una pauta diurna de apertura de las flores y la polinización la efectúan principalmente abejas y abejorros durante el día (véase más adelante). La antesis en *L. etrusca* y *L. splendida* es crepuscular; sus corolas son tubulares, muy largas, con adaptaciones a la polinización por mariposas nocturnas, especialmente esfíngidos (véase más adelante).

Las flores de *L. arborea* duran aproximadamente 4 días y, en caso de ausencia de polinización, hasta 6 días. La flor no cambia apreciablemente de coloración en los días en que permanece abierta. El estigma es receptivo en el primer día y en el segundo; y las anteras se abren en el segundo día. La antesis tiene lugar siempre en las primeras horas de la mañana. En las otras dos especies la antesis siempre se produce en el crepúsculo, aproximadamente 1 hora antes de la puesta de sol. En el caso de *L. etrusca* la flor es de color blanco en la primera noche de apertura, con el estigma ya receptivo y los estambres cerrados. La dehiscencia de las anteras se produce en la segunda o tercera noche y el estigma permanece receptivo. En la segunda noche la flor toma una coloración amarillenta y se marchita en la tercera o cuarta noche. Este cambio de color no es tan apreciable en *L. splendida*, pero el patrón de antesis y la duración floral son muy similares a los de *L. etrusca*.

Las diferencias entre especies en morfología floral son altamente significativas para todas las variables medidas, consideradas simultáneamente (lambda de Wilks = 0,00035; $F = 283,5$; g.l. = 10 y 54; $P \ll 0,0001$), especialmente la longitud de la porción tubular de la corola ("tubo", en adelante) (tabla 1). Al comparar

TABLA 1
ESTADÍSTICOS DE LOS CARACTERES FLORALES ESTUDIADOS EN ESPECIES
DEL GÉNERO *LONICERA*

	$\bar{x} \pm \text{d.t.}$	Intervalo de variación	Coefficiente de variación
<i>Lonicera arborea</i> (n = 12)			
Longitud del tubo	4,9 ± 0,5	4,0- 5,0	10,2
Longitud del labio superior	13,5 ± 1,3	11,2-15,0	9,6
Anchura del labio superior	13,4 ± 1,8	9,5-16,0	13,4
Longitud del labio inferior	14,2 ± 1,0	12,5-15,5	7,0
Longitud al estigma	11,1 ± 0,6	10,0-12,0	5,4
Peso seco de la flor (\bar{x}) (n = 50)	7,26	—	—
<i>Lonicera etrusca</i> (n = 12)			
Longitud del tubo	25,7 ± 1,7	21,7-29,0	6,6
Longitud del labio superior	23,5 ± 2,4	17,0-26,5	10,2
Anchura del labio superior	9,9 ± 0,8	8,5-11,0	8,0
Longitud del labio inferior	27,2 ± 3,5	20,5-30,7	12,9
Longitud al estigma	20,5 ± 1,7	18,0-23,5	8,3
Peso seco de la flor (\bar{x}) (n = 20)	18,22	—	—
<i>Lonicera splendida</i> (n = 10)			
Longitud del tubo	25,6 ± 0,4	25,0-26,5	1,6
Longitud del labio superior	21,3 ± 1,0	20,0-23,0	4,7
Anchura del labio superior	20,5 ± 1,3	19,0-23,5	6,3
Longitud del labio inferior	23,5 ± 2,0	20,0-26,5	8,5
Longitud al estigma	23,6 ± 1,7	21,5-26,5	7,2
Peso seco de la flor (\bar{x}) (n = 15)	28,09	—	—

Todas las medidas, en mm; pesos, en mg; d.t., desviación típica.

las dos especies de corola larga (*L. etrusca* y *L. splendida*) no hallamos diferencias significativas en la longitud del tubo ($F = 0,125$; $P = 0,726$; g.l. = 1 y 31), aunque este carácter se presenta mucho más variable en *L. etrusca* (C.V. = 6,6) que en *L. splendida* (C.V. = 1,6) (tabla 1). En cualquier caso, se trata del carácter que muestra menor variabilidad en las tres especies estudiadas. Las dos especies de tubo largo presentan la mayor diferencia en la anchura de la corola en los cuatro lóbulos superiores, casi 1 cm más en *L. etrusca* ($F = 341,7$; $P \ll 0,0001$; g.l. = 1 y 31).

Las correlaciones entre las variables medidas en cada una de las especies son positivas y altamente significativas (en todos los casos, $r > 0,350$; $P < 0,05$). Efectivamente, las tres matrices de correlación entre las variables medidas de la corola no difirieron significativamente entre sí, indicando homogeneidad de los coeficientes de correlación entre las variables para las tres especies—log-ratio = 0,045; $t_s = 0,41$; $P = 0,716$; con 2 g.l. (véase RÍSKA, 1985), para una descripción del estadístico—. Ello indica que, a pesar de las diferencias de especies en las magnitudes que describen la morfología floral, la covariación entre éstas es estrecha y no muestra diferencias entre especies. Todo ello sugiere una alta integración de las piezas del perianto, que se mantiene invariante entre especies.

Producción de néctar

Las tres especies estudiadas aquí son muy nectaríferas, con cifras de producción por día y flor que superan, en promedio, los dos microlitros de néctar (tabla 2). Las diferencias de producción entre especies son altamente significativas para las dos componentes, esto es, volumen secretado ($F = 25,60$; $P = 0,0001$; g.l. = 2 y 253) y concentración del néctar ($F = 139,11$; $P = 0,0001$; g.l. = 2 y 220) (fig. 2); y las tres especies difieren entre sí en todas las comparaciones posibles, *a posteriori*, de las dos variables (F de Scheffé $> 4,00$; $P < 0,05$, en todos los casos).

L. arborea produce un volumen de néctar relativamente pequeño ($\bar{x} = 1,7 \mu\text{l}$), pero de alta concentración (40,2%); *L. splendida* produce en promedio un volumen algo mayor ($\bar{x} = 2,8 \mu\text{l}$), aunque de menor concentración ($\bar{x} = 23,5\%$); y,

TABLA 2

PRODUCCIÓN DE NÉCTAR EN LAS ESPECIES ESTUDIADAS DEL GÉNERO *LONICERA*

	<i>Lonicera arborea</i>	<i>Lonicera etrusca</i>	<i>Lonicera splendida</i>
Volumen de néctar (μl /flor y día)	1,74 \pm 0,14 (67) [0,03-4,92]	4,59 \pm 0,34 (78) [0,00-11,10]	2,79 \pm 0,24 (111) [0,00-11,30]
Concentración (%)	40,15 \pm 1,06 (66) [12,50-54,00]	19,58 \pm 0,75 (69) [5,50-29,00]	23,55 \pm 0,84 (88) [11,50-46,00]
mg azúcar/flor y día	0,73 \pm 0,06 (66)	1,06 \pm 0,07 (69)	0,75 \pm 0,05 (88)

Las cifras indican $\bar{x} \pm 1$ error estándar y tamaño de muestra (entre paréntesis). Se indica también el intervalo de valores observados.

La concentración está expresada en peso/peso.

finalmente, *L. etrusca* produce una gran cantidad de néctar ($\bar{x} = 4,6 \mu\text{l}$), muy diluido ($\bar{x} = 19,6\%$) (tabla 2). La relación entre ambas variables varía ampliamente entre las tres especies, de tal modo que para *L. etrusca* y *L. splendida* se compensan estas diferencias si consideramos la producción de néctar medida como peso de azúcar por flor y día (fig. 2, tabla 2), con cifras de producción diaria

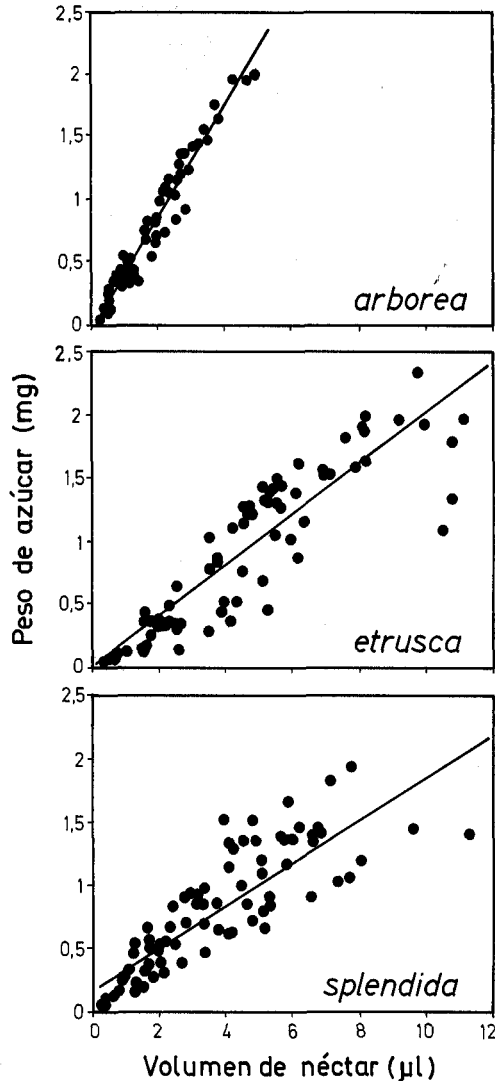


Fig. 2.—Relación entre el volumen de néctar secretado por flor y día (microlitros) y el peso de azúcar correspondiente. Cada punto indica una medida para una flor individual. Las ecuaciones de las rectas de regresión ajustadas son: $Y = 0,444X - 0,0517$; $r^2 = 0,955$, para *L. arborea*; $Y = 0,200X + 0,0210$; $r^2 = 0,763$, para *L. etrusca*; $Y = 0,169X + 0,1607$; $r^2 = 0,728$, para *L. splendida* (Y, peso de azúcar; X, volumen de néctar).

que oscilan, para las tres especies, entre 0,7 y 1 mg de azúcar/flor. No obstante, un análisis de covarianza muestra que la heterogeneidad entre las regresiones de la figura 2 es debida al efecto de *L. arborea*, que para un volumen de néctar determinado (manteniendo como covariante el volumen secretado) produce dos veces más azúcar/flor y día que las dos especies de corola larga ($F = 5,71$; g.l. = 1 y 219; $P = 0,018$). Por otro lado, el análisis de covarianza muestra que, manteniendo constante el volumen de néctar secretado, no hay diferencias significativas entre *L. etrusca* y *L. splendida* en la cantidad de azúcar producido ($F = 2,51$; g.l. = 1 y 153; $P = 0,115$). Por lo tanto, *L. arborea* muestra un patrón de secreción de néctar que difiere ampliamente de *L. etrusca* y *L. splendida*, las dos especies de corola larga.

Las cantidades antes mencionadas infravaloran la producción de néctar, al ser promedios calculados para todas las flores muestreadas, sin tener en cuenta el estadio floral. Para las tres especies, la producción de néctar varía significativamente con la edad de la flor (fig. 3), tanto en la concentración ($F = 5,21$; $P = 0,006$; g.l. = 2 y 200) como en el volumen ($F = 28,13$; $P = 0,0001$; g.l. = 2 y 232). El patrón de producción de azúcar según la edad de la flor varía también de especie a especie (fig. 3), de forma que la máxima producción se da en *L. arborea* en el segundo y tercer día, y en *L. splendida* y *L. etrusca*, en la primera noche. Para estas dos últimas especies la producción de azúcar disminuye drásticamente en la tercera noche y siguientes, lo que refleja su más corta duración floral. En *L. arborea*, en cambio, se mantiene el nivel de producción en las flores de 3 y 4 días. En dependencia de la especie, la variación de la producción de azúcar se debe a cambios en el volumen de néctar secretado o a cambios de su concentración. *L. arbo-*

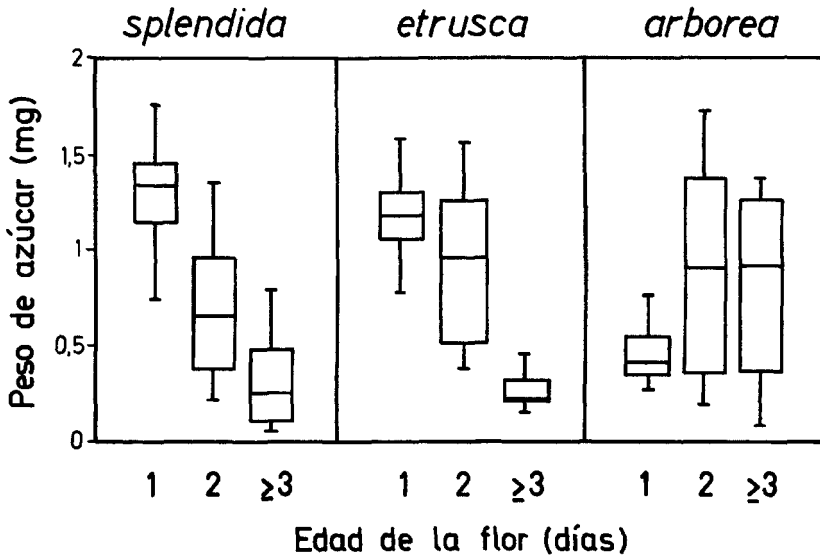


Fig. 3.—Evolución de la secreción de néctar (en peso de azúcar por flor y día) según la edad de la flor (en días). Para cada especie se presentan tres diagramas ("box plot"), que representan la mediana de la producción de azúcar (línea horizontal), los percentiles del 25 y 75 % (caja) y el intervalo de variación (línea vertical) en el primer, segundo y tercer día y sucesivos, respectivamente, de la antesis.

rea aumenta ambas componentes, pasando de 1,1 μ l secretados en el primer día, en promedio, a 2,6 μ l en el segundo, con concentraciones de 39,4% y 43,6%, respectivamente. En el caso de *L. etrusca* la reducción de la cantidad secretada en la segunda noche se debe a una disminución de la concentración del néctar, que pasa de 25,3% a 18,9%, en promedio, pero el volumen secretado prácticamente no muestra variación (de 5,6 a 5,8 μ l, respectivamente). Este patrón contrasta con *L. splendida*, que no muestra variación de la concentración (de 23,3 a 22,8%), pero sí una fuerte disminución del volumen secretado (de 5,7 μ l a 3,5 μ l, respectivamente).

Existe, por tanto, una amplia variación entre las tres especies en el patrón de secreción de néctar, aunque se observen mayores similitudes entre *L. etrusca* y *L. splendida*, adaptadas a polinización nocturna. No obstante, ambas especies difieren también en la pauta de variación de la concentración y el volumen de néctar según la edad de la flor.

Polinizadores: comportamientos y visitas

La tabla 3 resume las observaciones de visitantes a las flores de las tres especies de *Lonicera* estudiadas. Casi la totalidad de visitantes a *L. arborea* son himenópteros (99%), entre los que destacan diversos abejorros (*Bombus* spp., *Xylocopa* spp. y *Psithyrus vestalis*, 70,1%) y la abeja doméstica (*Apis mellifera*, 28,3%) (tabla 3). Este patrón contrasta con *L. etrusca* y *L. splendida*, que reciben visitas en su mayor parte de lepidópteros nocturnos (*Sphingidae*, 76,7% y 60,4%, respectivamente).

Las dos especies de corola tubular larga (*L. etrusca* y *L. splendida*) reciben también visitas de insectos que toman néctar y no polinizan la flor. Estos "ladrones" de néctar (INOUE, 1980, 1983) son sobre todo *Bombus* spp. y *Xylocopa* spp. (tabla 3), que perforan la corola en su base e introducen la trompa, de forma que consumen el néctar sin contactar con los estambres o estilo. Los abejorros se suelen posar en la superficie externa de la corola, cerca de la base del labio superior, caminando después hacia la parte proximal de la corola a lo largo del tubo. Muerden el tubo con las mandíbulas, perforándolo o, en el caso de *Xylocopa violacea*, introducen las maxilas e hienden la corola longitudinalmente hasta alcanzar el néctar. Otras especies de ápidos de menor tamaño, como *Anthophora* sp., han sido observadas en *L. etrusca* cuando aprovechaban para obtener néctar los orificios de robo practicados por los abejorros. En otras ocasiones son los propios abejorros los que usan esta técnica en flores ya perforadas, aunque una misma flor puede tener varios orificios a diferentes distancias de la base de la corola. Por último, en las escasas visitas de dípteros a las flores de *L. etrusca* no hemos observado que contactasen con el estigma, limitándose a consumir polen posados directamente en las anteras.

La incidencia del robo de néctar varía entre las dos especies y también entre individuos de cada una, de forma que en algunas plantas puede afectar a la mayoría de las flores abiertas. Dada la actividad diurna de los ladrones de néctar, el robo se realiza tras la primera noche de antesis, de forma que debe ocurrir en una alta proporción de flores que ya han sido polinizadas. Todos los casos de robo de néctar en *L. etrusca* se han observado en flores de, al menos, 1,5 días, la mañana siguiente a la primera noche de antesis. Para 12 plantas de *L. etrusca*, la propor-

ción de flores robadas ($\bar{x} \pm \text{d.t.}$) fue de $34,2 \pm 18,7$ ($n = 1.208$ flores censadas), que oscila entre 10,1 % y 75,6 %. Para 9 plantas de *L. splendida* este promedio fue de $18,2 \pm 14,7$ ($n = 408$ flores; margen entre 3,6 y 48,8 %). Actualmente llevamos a cabo experimentos para determinar la influencia del robo de néctar sobre la producción de semillas en estas especies y su relación con características florales.

TABLA 3

VISITANTES DE LAS FLORES Y POLINIZADORES POTENCIALES DE TRES ESPECIES DEL GÉNERO *LONICERA*

Especie	<i>L. arborea</i> <i>n</i> = 1.202		<i>L. etrusca</i> <i>n</i> = 318		<i>L. splendida</i> <i>n</i> = 48	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Hymenoptera	1.190	99,0	58	18,2	19	39,6
Apidae:						
<i>Apis mellifera</i>	339	28,2				
<i>Bombus pascuorum</i>	51	4,2				
<i>B. pratorum</i>	47	3,9				
<i>B. terrestris</i>	701	58,3	50 ^a	15,7	19 ^a	39,6
Anthophoridae:						
<i>Psithyrus vestalis</i>	10	0,8				
<i>Xylocopa cantabrita</i>	1	0,1				
<i>X. violacea</i>	32	2,7	7 ^a	2,2		
<i>Andrena synadelpha</i>	7	0,6				
<i>Megachile centuncularis</i>	2	0,2				
<i>Anthophora</i> sp.			1 ^{ab}	0,3		
Lepidoptera	12	1,0	253	79,7	29	60,4
Sphingidae:						
<i>Hyloicus pinastri</i>			91	28,6	24	50,0
<i>Macroglossum stellatarum</i>	12 ^b	1,0	147	46,2	5	10,4
<i>Sphinx ligustri</i>			4	1,3		
Sphingidae no ident.			2	0,6		
Noctuidae:						
<i>Ochropleura flammatra</i>			6	2,0		
<i>O. forcipula</i>			3	0,9		
Diptera			7	2,2		
Syrphidae:						
<i>Meliscaeva auricollis</i>			6 ^b	1,9		
<i>Scaeva selenitica</i>			1 ^b	0,3		

n: número de registros realizados. En negrita se presentan los totales de cada orden.

^a: observaciones de "robo" de néctar con perforación de la corola o a través de orificios de robo ya existentes.

^b: visitas sin contacto con estigma; solo para toma de polen.

En el caso de *L. arborea*, todas las visitas de *Apoidea* eran legítimas y, en cambio, en las escasas visitas de *Macroglossum stellatarum* no observamos que contactara con los estambres o estilo; este esfíngido diurno introduce una pequeña porción de su larga trompa (longitud, $\bar{x} = 26,4$ mm) en la corta corola de *L. arborea*, obteniendo el néctar sin que ninguna otra porción de su cuerpo contacte con la flor. Nótese que esta especie es uno de los principales polinizadores de *L. etrusca* (tabla 3), que tiene la corola mucho más larga.

En *L. arborea*, la mayor parte de las visitas de *Apoidea* se producen entre flores de la misma planta y, probablemente, una alta proporción de las flores resultan autopolinizadas en un cruce alógamo geitonógamo (véase más adelante). En cambio, los esfíngidos que visitan *L. etrusca* y *L. splendida* deben de efectuar una mayor proporción de transferencias de polen verdaderamente alógamas (xenógamas), ya que visitan un número no muy grande de flores de cada planta y vuelan a otra cercana. Así, *Hyloicus pinastri* y *Sphinx ligustri* visitan entre 12 y 20 flores por cada planta de *L. etrusca* y vuelan a una próxima. *M. stellatarum* visita consecutivamente entre 40 y 60 flores de una misma planta, pero tenemos registros de 117 flores visitadas. Es más, según las observaciones realizadas, estas especies visitan preferentemente flores que se encuentran en su primera noche de anthesis, período en el cual las anteras están cerradas. Estas flores tienen entonces un color blanco intenso, que contrasta con el color amarillento de flores de más edad. En estas condiciones, la transferencia xenógama de polen por los esfíngidos ha de ser máxima. Varios individuos de *H. pinastri* colectados durante sus visitas a *L. etrusca* y *L. splendida* tenían abundantes cargas de polen en la cara ventral del tórax y parte delantera del abdomen, zonas ambas de amplio contacto con anteras y estigma durante la inserción de la trompa en la corola tubular de estas especies.

Producción de semillas

Las tres especies estudiadas mostraron un patrón diferencial de producción de semillas, como indican los resultados de los ensayos de polinización (tabla 4, fig. 4), aunque todas ellas aparecen como fuertemente alógamas, ya que en todos los casos el tratamiento de polinización cruzada aumentó la frecuencia de fructificación respecto a la autopolinización y al control. Las tres especies produjeron un mayor número de frutos maduros en el tratamiento de polinización cruzada (xenógama) (entre el 57 y 95 % de fructificación, en promedio; tabla 4) que en el tratamiento geitonógamo (autopolinización) (entre el 18 y 29 %). El efecto de la polinización cruzada fue mucho mayor en *L. splendida* que en *L. etrusca*. Para *L. etrusca* y *L. splendida* el tratamiento de autopolinización no consiguió incrementar la fructificación respecto al control (tabla 4). En *L. arborea* ambos tratamientos dieron porcentajes similares y también se observó producción de frutos en ausencia de polinizadores, aunque en baja proporción (10,9 %).

Las tres especies mostraron también grandes variaciones en las características de los frutos resultantes de cada tratamiento de polinización. En todas ellas los frutos de las polinizaciones xenógamas contenían mayor número de semillas que los obtenidos en los cruces geitonógamos. En el caso de *L. arborea*, la mayoría de los frutos en ambos tratamientos contenía una semilla; solo el 16,7 % de los frutos resultantes de autopolinización contenía dos o tres semillas, mientras que el 31,2 % de los resultantes de polinización cruzada era de dos o tres semillas por

fruto, con lo que la heterogeneidad entre tratamientos altamente significativa [$\chi^2 = 8,71$; $P = 0,003$; χ^2 estimado según la prueba "exacta" de Wells & King (1980) con una distribución hipergeométrica]. Para *L. etrusca* y *L. splendida* no se obtuvieron frutos con más de cuatro semillas en los tratamientos de autopolinización (una semilla por fruto como número modal); en cambio, las polinizaciones xenógamas produjeron frutos de hasta nueve semillas y tres semillas por fruto como número modal. En *L. etrusca* un 62,5% de los frutos resultantes de las autopolinizaciones tenía una semilla, mientras que el 69,2% de los producidos en las polinizaciones cruzadas, tres o más semillas. En *L. splendida* un 51,1% de los frutos

TABLA 4

PRODUCCIÓN DE FRUTOS EN LAS TRES ESPECIES DE *LONICERA*
SOMETIDAS A DISTINTOS ENSAYOS DE POLINIZACIÓN

	TRATAMIENTO			
	Flores embolsadas	Flores autopolinizadas	Polinización cruzada	Control
Exclusión de insectos	Sí	Sí	Sí	No
Emasculación	No	No	Sí	No
Polinización	Ninguna	Autopol. manual	Manual cruzada	Libre
Fructificación atribuible a:	Autogamia espontánea	Geitonogamia	Xenogamia	Insectos
<i>Lonicera arborea</i>				
Número de flores	64	35	40	392
Porcentaje de frutos producidos*	10,9	28,6	65,0	26,8
Porcentaje de frutos abortados**	3,1	20,0	15,0	0,0
<i>Lonicera etrusca</i>				
Número de flores	64	65	68	132
Porcentaje de frutos producidos*	0,0	21,5	57,4	37,1
Porcentaje de frutos abortados**	0,0	44,3	29,4	35,6
<i>Lonicera splendida</i>				
Número de flores	43	51	41	222
Porcentaje de frutos producidos*	0,0	17,7	95,1	42,8
Porcentaje de frutos abortados**	0,0	13,7	4,9	33,8

*: frutos producidos que han sobrepasado 3 mm de diámetro, aproximadamente; **: frutos abortados al alcanzar, aproximadamente, 3 mm.

Véase GEBER (1985) para una descripción detallada de los tratamientos.

que se produjeron por autopolinización contenía solo una semilla, pero el 73,5% de los obtenidos como consecuencia de polinizaciones cruzadas contenía tres o más. Para estas dos especies la heterogeneidad entre tratamientos en el número de semillas por fruto fue altamente significativa ($\chi^2 = 18,94$; $P = 0,003$ y $\chi^2 = 12,92$; $P = 0,04$, respectivamente).

Las tres especies mostraron variaciones altamente significativas en el tamaño

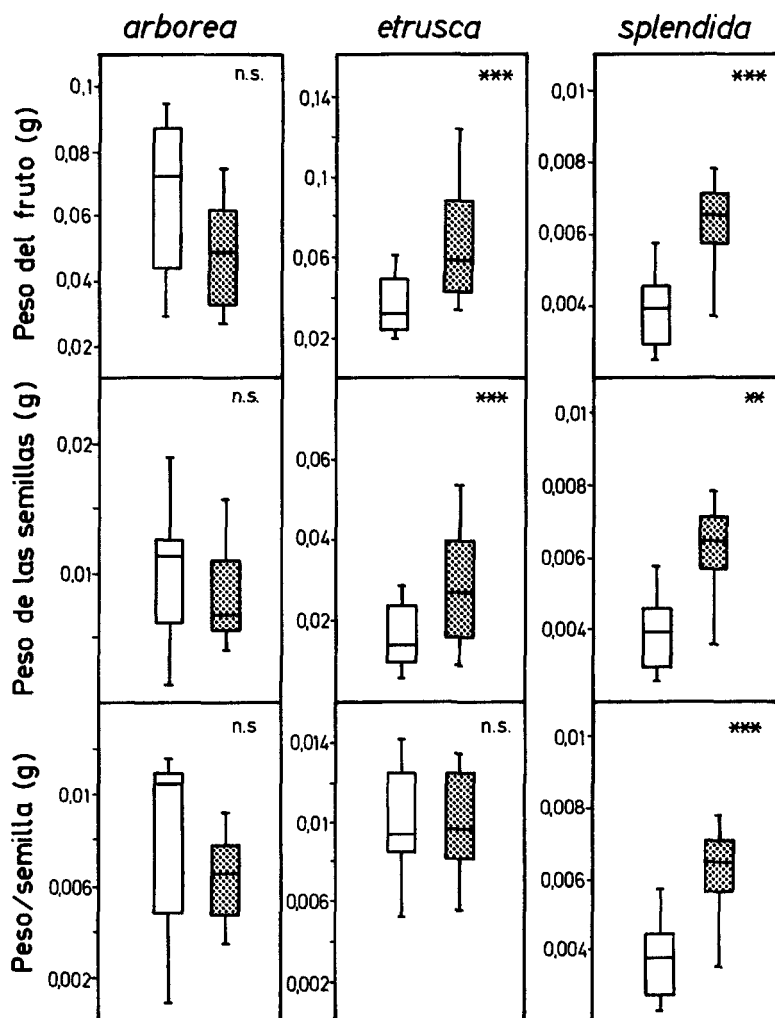


Fig. 4.—Variación de las características de frutos y semillas resultantes de los ensayos de polinización. En blanco, tratamiento de polinización geitonógama; sombreado, tratamiento de polinización xenógama. Para cada especie y variable se indica el resultado del análisis de varianza (nivel de probabilidad asociado a las diferencias entre tratamientos; ***, $P < 0,001$; **, $P < 0,01$; n.s., no significativa). Los diagramas ("box plot") representan la mediana de cada variable (línea horizontal), los percentiles del 25 y 75% (caja) y el intervalo de variación (línea vertical).

(peso seco) de los frutos y semillas resultantes de los tratamientos de polinización, pero de nuevo *L. arborea* mostró diferencias en el patrón de respuesta respecto a *L. etrusca* y *L. splendida* (fig. 4). En estas dos especies los frutos de polinizaciones cruzadas fueron de mayor tamaño, con mayor peso total de semillas y, en el caso de *L. splendida*, semillas más grandes ($F > 8,00$; $P \leq 0,008$ en todas las comparaciones de estas tres variables) (fig. 4). En *L. arborea* los frutos de polinizaciones cruzadas resultaron de menor peso ($F = 3,99$; $P = 0,026$; g.l. = 2 y 39) y con semillas más pequeñas ($F = 6,74$; $P = 0,003$) que los obtenidos en las autopolinizaciones. No obstante, no observamos diferencias significativas entre tratamientos por lo que hace al peso total de semillas por fruto ($F = 1,16$; $P = 0,32$).

Los resultados de las pruebas estadísticas univariantes (fig. 4) no descartan la posibilidad de que la variación entre tratamientos en el peso de frutos y semillas sea un resultado de las diferencias en el número de semillas por fruto y no un efecto directo del tratamiento. Esto es, al producirse un mayor número de semillas en los tratamientos de polinización cruzada, si cada una de éstas muestran similar peso (caso de *L. etrusca*), se originan frutos más grandes y mayor peso total de semillas. El efecto sería similar para *L. splendida* (fig. 4), aunque en este caso las semillas procedentes de las polinizaciones cruzadas son también mayores.

Para examinar esta posibilidad realizamos unos análisis de covarianza tendentes a comprobar la significación de las diferencias entre tratamientos en peso de frutos, peso total de semillas y peso de cada semilla manteniendo constante (covariante) el número de semillas por fruto. En todos los casos obtuvimos $F \leq 0,745$; $P \geq 0,394$, lo que indica la ausencia de diferencias entre los frutos resultantes de distintos tratamientos al controlar la variación del número de semillas por fruto.

Ello indica que la heterogeneidad de peso de frutos y semillas observada entre los tratamientos experimentales se debe principalmente al efecto de la variación de producción de semillas y no a un efecto directo del tratamiento.

DISCUSIÓN

Variación de los modos de polinización

Las especies consideradas en este estudio ponen de manifiesto un patrón de variación de los síndromes de polinización que probablemente ilustra la variabilidad de las interacciones de las especies del género *Lonicera* con sus polinizadores. La mayor parte de los autores han señalado a este género como polinizado básicamente por esfíngidos (PERCIVAL, 1965; KISLEV & al., 1972; OTTOSEN, 1986, y referencias allí citadas), sin duda por referirse a las especies de la sección *Caprifolium*, de corola tubular larga (BROWICZ, 1976). Nuestros resultados sugieren una posible dicotomía en los sistemas de polinización de las madreselvas, distinguiéndose las especies de corola larga (como *L. etrusca* y *L. splendida*) de aquellas con corolas más cortas (representadas aquí por *L. arborea*); de tal forma que esta dicotomía podría ser generalizable a las especies de las secciones correspondientes (sect. *Caprifolium* y sect. *Lonicera*, respectivamente).

Tanto el patrón de antesis como la secreción de néctar, los conjuntos de visitantes florales o los patrones de producción de semillas difirieron significativamente entre los dos grupos. *L. arborea* se revela como una especie con cierta auto-

gamia espontánea, al tener un cierto nivel de fructificación en los ensayos de exclusión de polinizadores. Las tres especies resultan ser parcialmente autocompatibles, con baja proporción de frutos tras la autopolinización. A diferencia de *L. arborea*, las otras dos especies son fuertemente alógamas, con ausencia total de fructificación en las flores embolsadas y muy baja producción de frutos, especialmente en el caso de *L. splendida*, en los ensayos geitonógamos. También es significativo el hecho de que el control (polinización libre) en *L. arborea* resultase con similar producción de semillas a los cruces geitonógamos. Ésta, claramente, no es la situación en *L. etrusca* y *L. splendida*, en las que la geitonogamia produjo una menor fructificación que el control. Todo ello sugiere la posibilidad de que la producción de frutos y semillas en estas dos especies esté limitada —al menos, a juzgar por los resultados de esa temporada de estudio— por la disponibilidad de polinizadores que efectúen transferencias de polen xenógamas (BYERZICHUDEK, 1981; véase más adelante); en estas especies las flores polinizadas libremente produjeron muchos menos frutos que las sujetas a polinización artificial cruzada. Aunque dicha situación se dio también en *L. arborea*, esta madreSelva podría amortiguar tal efecto por la autogamia espontánea. No obstante, con los datos disponibles no se puede descartar la hipótesis alternativa (JANZEN & *al.*, 1980) de una limitación de recursos con efecto aplazado, debida a sobreproducción de frutos en años precedentes; esto es, que la fructificación sea baja por limitación de recursos y no de polinizadores.

Es bien conocida la reducción de la producción de semillas resultante de la geitonogamia, generalmente debida a reacciones de incompatibilidad (SEAVEY & BAWA, 1986) o depauperación genética debida a endogamia (WIENS & *al.*, 1987). Como ponen de manifiesto nuestros ensayos de polinización con estas madreSelvas, el incremento de la producción de semillas resultante de la xenogamia se reflejó en varias componentes y no sólo en una mayor producción de frutos: mayor probabilidad de fructificación, mayor producción de semillas en cada fruto y mayor peso de las semillas resultantes. Estos resultados coinciden con los de otros autores (GALEN & *al.*, 1985; GEBER, 1985; STEPHENSON & WINSOR, 1986) e indican que en estas madreSelvas, al menos en las dos especies de la sect. *Caprifolium*, las condiciones de polinización pueden tener efectos aplazados sobre la viabilidad de las semillas, vigor de las plántulas y, en última instancia, posibilidades de establecimiento de los ejemplares juveniles. Es bien conocida la relación positiva entre el tamaño de la semilla y estas variables (HARPER, 1977).

De nuevo *L. arborea* se apartó de este patrón de respuesta a los tratamientos de polinización, ya que tras la xenogamia solo obtuvimos frutos con mayor número de semillas; los pesos de frutos, semillas y el peso medio de la semilla no difirieron significativamente entre tratamientos. Al igual que en otras especies (cf. STEPHENSON, 1979; VAUGHTON, 1988), la tendencia a disminuir el peso de frutos y semillas tras el tratamiento xenógamo en *L. arborea* se debió al incremento del número de semillas por fruto y no a un efecto directo del tratamiento sobre los pesos de las mismas. Más aún, el análisis de covarianza llevado a cabo en el caso de *L. etrusca* y de *L. splendida* demostró que la varianza entre tratamientos en lo referente a características de los frutos se debe solo al efecto del tratamiento sobre el número de semillas y no a un efecto directo. De existir éste, solo se habría puesto de manifiesto en *L. splendida*, que para frutos de igual número de semillas produjo semillas de mayor peso tras la xenogamia. Además, debe tenerse en

cuenta el papel de la disponibilidad de recursos de la planta madre como limitador de la producción de frutos (GALEN & *al.*, 1985) y, respecto a esto, hay que resaltar que, tras la polinización xenógama, solo en el caso de *L. splendida* se observó una reducción significativa de la frecuencia de abortos. Sería, pues, interesante realizar experimentos combinados de polinización experimental y reducción simultánea del número de frutos, para ver el efecto de la disminución de la competitividad entre los frutos de una misma rama.

Patrones de producción de néctar y visitantes

L. etrusca y *L. splendida* ilustran el patrón común de producción de néctar y visitantes florales/polinizadores que ha sido registrado en otras especies del género (J. HERRERA, 1985; OTTOSEN, 1986, y referencias allí citadas; TALAVERA & *al.*, 1988) y en otras plantas de corola tubular larga polinizadas por esfíngidos (BAKER, 1961). *L. arborea* se aparta claramente de estas pautas, aunque alcanza niveles de secreción de néctar similares; de forma que las especies del género *Lonicera* se encuentran entre las más nectaríferas de los hábitats mediterráneos (J. HERRERA, 1985; TALAVERA & *al.*, 1988). No detectamos con los datos disponibles hasta ahora (J. HERRERA, 1985; TALAVERA & *al.*, 1988; C. M. Herrera, comm. pers., y presente estudio) ninguna correlación entre el peso seco de la flor y la producción de azúcar por día en las especies del género (las estudiadas aquí más *L. periclymenum* L. y *L. implexa* Aiton). Una correlación positiva y altamente significativa entre estas variables fue descrita por J. HERRERA (1985) para numerosas especies mediterráneas y por ARROYO & HERRERA (1988) para especies del género *Erica*. Únicamente cabe hacer constar que las dos especies de *Lonicera* más ampliamente distribuidas en altitudes bajas (*implexa* y *periclymenum*) secretan, en promedio, casi 1 mg más de azúcar/flor y día que las tres especies de montaña estudiadas aquí. Esta pauta de variación de la producción con la altitud parece común y ya ha sido descrita anteriormente en otras especies (CRUDEN & *al.*, 1983).

La secreción de menor volumen de néctar —mucho más concentrado—, el patrón diario diurno de secreción de néctar, la menor longitud del tubo de la corola y la existencia de mayores niveles de autogamia espontánea, entre otros aspectos, ilustran la adaptación de *L. arborea* a polinización por abejas y abejorros y la diferencian de las otras especies del género estudiadas hasta ahora. En el caso de las dos especies de corola larga, estos himenópteros actúan como visitantes “ilegítimos” de las flores o “ladrones” de néctar, ya que no tocan estambres o estilo ni siquiera en sus vuelos de aproximación y situación en la flor para perforar la base de la corola. Por el momento solo podemos avanzar datos preliminares sobre su efecto en la producción de semillas, indicando que la frecuencia de robo puede ser muy alta en ciertas poblaciones. Esto es especialmente válido para poblaciones densas de *L. etrusca*, pero la incidencia de robo en *L. splendida* parece mucho menor, tal vez debido al mayor distanciamiento entre los pies de planta y su efecto sobre los movimientos de los abejorros. Los datos disponibles sobre influencia de los ladrones de néctar en la producción de semillas de otras especies son contradictorios (INOUE, 1983). En el caso de las especies de *Lonicera* dependerá de si el robo, que por fuerza ha de producirse como muy pronto tras la primera noche de antesis, es efectuado en flores que ya han sido visitadas

esa noche anterior o en flores no visitadas. En este último caso, la menor disponibilidad de néctar remanente tras la visita de los abejorros disminuiría las posibilidades de polinización de la flor en cuestión.

La divergencia de modos de polinización descrita en este trabajo, entre el síndrome claramente melitófilo de *L. arborea*, por una parte, y el síndrome esfingófilo de *L. etrusca* y *L. splendida*, por otra, ha de tener implicaciones en la estructura demográfica de las poblaciones de estas especies y su flujo génico. Los movimientos de las abejas y abejorros entre las flores de *L. arborea*, muy concentrados en una misma planta, con vuelos de corta distancia entre plantas, tendrán implicaciones muy diferentes que los rápidos movimientos, cortas visitas y vuelos a larga distancia de los esfingidos en las madreSelvas de corola larga. A excepción de *Macroglossum stellatarum*, los esfingidos visitan un bajo número de flores en cada planta para luego volar lejos, perdiéndose de vista, a la búsqueda de otra planta. Este tipo de movimientos —característico de los esfingidos y motivado por la necesidad de obtención del néctar—, la búsqueda de plantas nutricias para la oviposición o la necesidad de agua deben de jugar un papel muy importante en la transferencia de polen en especies con nivel muy bajo de autocompatibilidad, como *L. splendida*, cuyos individuos se encuentran muy espaciados entre sí.

Correlaciones de los modos de polinización en Lonicera

Aunque nuestros resultados son aún preliminares y están limitados a solo tres especies del género, sugieren que las diferencias de hábito, morfología floral, morfología de las partes vegetativas, etc., que diferencian a las especies de las secciones *Caprifolium* y *Lonicera* están asociadas a rasgos comunes de biología de la reproducción y especialmente a síndromes de polinización característicos. Es interesante señalar que en las especies europeas de la sect. *Lonicera* (BROWICZ, 1976) se dan con mayor frecuencia (50%) los táxones endémicos o de distribución geográfica limitada generalmente a áreas de montaña (v.gr., *L. pyrenaica* L., *L. glutinosa* Vis., *L. alpigena* L., *L. arborea*, *L. biflora* Desf., *L. nummulariifolia* Jaub. & Spach), que en las especies encuadradas en la sect. *Caprifolium* (20%), las que en su mayoría tienen amplia distribución (v.gr., *L. implexa*, *L. caprifolium* L., *L. etrusca*, *L. periclymenum*).

Casos similares de segregación altitudinal de especies cogenéricas, de forma que las adaptadas a esfingofilia se encuentran a menor altitud que las polinizadas por *Apoidea* o colibríes, han sido descritos por CRUDEN (1972) y se deben a las limitaciones fisiológicas que las bajas temperaturas imponen a los esfingidos. Por debajo de 15 °C estos insectos no pueden regular su temperatura torácica y calentarse suficientemente para volar; de esta forma, a mayor altitud, la menor actividad de los esfingidos trae como consecuencia una menor producción de frutos (CRUDEN & al., 1976). Habría que valorar, por tanto, el papel de la polinización por insectos diurnos (*Apoidea* o esfingidos diurnos como *Macroglossum* o *Hemaris*) en la adaptación de las especies de *Lonicera* de hábitats montañosos (especialmente, sect. *Lonicera*) y su asociación a formas de distribución geográfica limitada. Cabría entonces barajar la hipótesis alternativa de que el síndrome de polinización sea una consecuencia indirecta de la ocupación de hábitats de montaña por estas especies, sin jugar un papel importante en la radiación del género.

AGRADECIMIENTOS

Las determinaciones de los insectos se deben a Enrique Asensio y Leopoldo Castro (*Apoidea*), M.^a Ángeles Marcos (*Syrphidae*), J. M. Nieto Nafría (*Aphididae*) y José L. Yela (*Noctuidae*), a quienes estoy muy agradecido por su indispensable colaboración. Con su ayuda en el campo y numerosas discusiones, Manolo Carrión, Margarita Cobo, Carlos M. Herrera, Luis López Soria, Myriam Márquez y Eugene W. Schupp prestaron una colaboración inestimable para llevar a buen término este estudio. C. M. Herrera aportó valiosa información inédita y revisó una versión inicial del manuscrito. Agradezco también las aportaciones de un revisor anónimo. La Agencia de Medio Ambiente (Junta de Andalucía) permitió realizar este trabajo en Cazorla y prestó innumerables facilidades para llevarlo a cabo. El estudio contó con financiación de la D.G.I.C.Y.T., dentro del proyecto PB 87-0452, y su realización fue posible gracias al convenio de cooperación entre la Agencia de Medio Ambiente y el Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARROYO, J. & J. HERRERA (1988). Polinización y arquitectura floral en Ericaceae de Andalucía occidental. *Lagascala* 15(Extra): 615-623.
- BAKER, H. G. (1961). The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *Quart. Rev. Biol.* 36: 64-73.
- BROWICZ, K. (1976). Lonicera L. In: T. G. Tutin & al. (eds.), *Flora Europaea* 4: 46-48. Cambridge.
- BYERZICHUDEK, P. (1981). Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Amer. Naturalist* 117: 838-840.
- CRUDEN, R. W. (1972). Pollinators in high-elevation ecosystems: relative effectiveness of birds and bees. *Science* 176: 1439-1440.
- CRUDEN, R. W. & S. M. HERMAN (1983). Studying nectar? Some observations on the art. In: B. Bentley & T. S. Elias (eds.), *The biology of nectaries*: 223-242. Columbia Univ. Press, New York.
- CRUDEN, R. W., S. KINSMAN, R. E. STOCKHOUSE & Y. B. LINHART (1976). Pollination, fecundity and the distribution of moth-flowered plants. *Biotropica* 8: 204-210.
- CRUDEN, R. W., S. PETERSON & S. M. HERMANN (1983). Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In: B. Bentley & T. S. Elias (eds.), *The biology of nectaries*: 80-125. Columbia Univ. Press, New York.
- DARWIN, C. (1862). *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects*. Murray, Londres.
- GALEN, C., R. C. PLOWRIGHT & J. D. THOMSON (1985). Floral biology and regulation of seed set and seed size in the lily, *Clintonia borealis*. *Amer. J. Bot.* 72: 1544-1552.
- GEBER, M. (1985). The relationship of plant size to self-pollination in *Mertensia ciliata*. *Ecology* 66: 762-772.
- GREGORY, D. P. (1963). Hawkmoth pollination in the genus *Oenothera*. *Aliso* 5: 357-384.
- GREGORY, D. P. (1964). Hawkmoth pollination in the genus *Oenothera*. Pollination of species in other subgenera of *Oenothera*. *Aliso* 5: 385-419.
- HARPER, J. L. (1977). *The population biology of plants*. Academic Press, Londres.
- HERRERA, C. M. (1990). The adaptedness of the floral phenotype in a relict endemic, hawkmoth-pollinated violet. I. Reproductive correlates of floral variation. *Biol. J. Linn. Soc.* 40: 263-274.
- HERRERA, J. (1985). Nectar secretion patterns in southern Spanish mediterranean scrublands. *Israel J. Bot.* 34: 47-58.
- INOUE, D. W. (1980). The terminology of floral larceny. *Ecology* 61: 1251-1253.
- INOUE, D. W. (1983). The ecology of nectar robbing. In: B. Bentley & T. S. Elias (eds.), *The biology of nectaries*: 153-173. Columbia Univ. Press, New York.
- JANZEN, D. H., D. E. GLADSTONE, P. DEVRIES, T. M. LEWISOHN & M. L. HIGGINS (1980). Self- and cross-pollination of *Encyclia cordigera* (Orchidaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Biotropica* 12: 72-74.
- KEVAN, P. G. & H. G. BAKER (1983). Insects as flower visitor and pollinators. *Annual Rev. Entomol.* 28: 407-453.

- KISLEY, M. E., J. LORCH & Z. KRAVIZ (1972). A study of hawkmoth pollination by a palynological analysis of the proboscis. *Israel J. Bot.* 21: 57-75.
- NILSSON, L. A. (1978). Pollination ecology and adaptation in *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae). *Bot. Not.* 131: 35-51.
- NILSSON, L. A. (1988). The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature* 334: 147-149.
- NILSSON, L. A. & E. RABAKONANDRIANINA (1988). Hawk-moth scale analysis and pollination specialization in the epiphytic malagasy endemic *Aerangis ellisii* (Reichenb. fil) Schltr. (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 97: 49-61.
- NILSSON, L. A., L. RALISON, L. JONSSON & E. RANDRIANJOHANY (1987). Angraecoid orchids and hawkmoths in central Madagascar: specialized pollination systems and generalist foragers. *Biotropica* 19: 310-318.
- NILSSON, L. A., L. RASON, L. JONSSON & E. RANDRIANJOHANY (1985). Monophily and pollination mechanisms in *Angraecum arachnites* Schltr. (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawk-moths (Sphingidae) in Madagascar. *Biol. J. Linn. Soc.* 26: 1-19.
- OBESO, J. R. (1986). Los pájaros frugívoros: incidencia en la regeneración y conservación de los hábitats de la Sierra de Cazorla. *Actas I Congr. Parques Naturales*: 166-170.
- OTTOSEN, C. O. (1986). Pollination ecology of *Lonicera periclymenum* L. in NE.-Zealand, Denmark: floral development, nectar production and insect visits. *Flora* 178: 271-279.
- PERCIVAL, M. S. (1965). *Floral biology*. Pergamon Press, Oxford.
- PRYS-JONES, O. & S. A. CORBET (1978). *Bumblebees*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- RISKA, B. (1985). Group size factors and geographic variation of morphometric correlations. *Evolution* 39: 792-803.
- SEAVEY, S. R. & K. S. BAWA (1986). Late-acting self-incompatibility in angiosperms. *Bot. Rev. (Lancaster)* 52: 195-219.
- SNOW, B. K. & D. W. SNOW (1988). *Birds and berries*. T. & A. D. Poyser, Londres.
- STEPHENSON, A. G. (1979). An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Evolution* 33: 1200-1209.
- STEPHENSON, A. G. & J. A. WINSOR (1986). *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. *Evolution* 40: 453-458.
- STILES, F. G. (1978). Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *Amer. Zool.* 18: 715-727.
- TALAVERA, S., J. HERRERA, J. ARROYO, P. L. ORTIZ & J. A. DEVESA (1988). Estudio de la flora apícola de Andalucía occidental. *Lagascalia* 15(Extra): 567-599.
- VALLE, F., F. GÓMEZ, F. J. MOTA & C. DÍAZ (1989). *Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas. Guía botánico-ecológica*. Ed. Rueda, Madrid.
- VAUGHTON, G. (1988). Pollination and seed set of *Banksia spinulosa*: evidence for autogamy. *Austral. J. Bot.* 36: 633-642.
- WEAST, R. C. (1980). *CRC handbook of chemistry and physics*. CRC Press, Inc., Boca Ratón, Florida.
- WELLS, H. & J. L. KING (1980). A general "exact test" for $N \times M$ contingency tables. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.* 79: 65-77.
- WIENS, D., C. A. WILSON, C. L. CALVIN, D. FRANK, C. I. DAVERN & S. R. SEAVEY (1987). Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecol., Berl.* 71: 501-509.

Aceptado para publicación: 5-VI-1990