

**DISPONIBILIDAD DE POLINIZADORES: UNA POSIBLE EXPLICACION
PARA LA VARIACION FLORAL ENTRE ISLAS DE
JUSTICIA GALAPAGANA (ACANTHACEAE)**

Por: Conley K. McMullen

INTRODUCCION

Los estudios florísticos han tenido una historia admirable, y han culminado en trabajos tales como la “Flora de las Islas Galápagos” (Wiggins and Porter, 1971) y “Lista actualizada de las plantas vasculares de las Islas Galápagos” (Lawesson et.al., 1987). Sin embargo, el entendimiento de las relaciones existentes entre los miembros de esta flora única y sus insectos cohabitantes está todavía en pañales.

Stewart (1911), luego de visitar las Islas Galápagos como parte de la expedición realizada en 1905-6 por la Academia de Ciencias de California, hizo una de las primeras referencias sobre este punto cuando notó que la mayoría de los angiospermas tenían flores pequeñas y sugirió que esto era debido a la escasez de insectos en el archipiélago. La deducción fue que las grandes y llamativas corolas tenían poco valor selectivo ya que habían pocos insectos para atraer como polinizadores.

Han continuado estudios sobre la biología de la polinización de varios angiospermas de Galápagos (Aide, 1986; Elisens, 1989; Grant & Grant, 1981; Linsley et al., 1966; McMullen, 1987; Rick, 1963, 1966). Los resultados sugieren que la abeja carpintera endémica, *Xylocopa darwini* Cockerell (Hymenoptera: Apidae), es una gran polinizadora en las islas donde habita. Un total de 73 taxones de angiospermas (70 especies) se han registrado como visitados por esta abeja. Al parecer las plantas no endémicas son favorecidas ya que sólo 24 de estos taxones están limitados a las Islas Galápagos. Linsley et al. (1966) sugirió que probablemente *X. darwini* era más importante para el establecimiento de los elementos nativos e introducidos de la flora de Galápagos que para los miembros endémicos más antiguos. Los reportes de otros insectos visitantes son limitados (Grant & Grant, 1981; Linsley, 1966; McMullen, 1986). También se

han realizado estudios sobre la reproducción de las plantas, dando como resultado 53 angiospermas clasificadas como auto-compatibles, con 50 de éstos capaces de auto-fecundarse (Aide, 1986; Elisens, 1989; McMullen, 1990; Rick, 1966). Sólo una especie ha sido clasificada como auto-incompatible (Grant & Grant, 1981).

En base a los resultados de estos estudios de reproducción y al hecho de que existen relativamente pocos polinizadores potenciales en las Galápagos, se ha planteado la hipótesis de que los primeros angiospermas que colonizaron las islas fueron aquellos que se posesionaron al llegar, o desarrollaron poco después, la habilidad de reproducirse por auto-fecundación (Aide, 1986; McMullen, 1987, 1990; Rick, 1966). La escasez inicial de insectos polinizadores, incluyendo a *X. darwini*, puede explicar también el pequeño tamaño de las flores y el color opaco de la mayoría de endémicas. Sin polinizadores constantes habría poca o ninguna ventaja selectiva aparente para corolas atractivas grandes. La poca cantidad de polen producido por la mayoría de flores apoya aún más este argumento (Colinvaux & Schofield, 1976; McMullen & Close, 1993).

El objeto de este estudio fue investigar las relaciones entre la disponibilidad de polinizadores y la reproducción de las plantas, comparando estas variables en las Islas Pinta y Santa Cruz. *Xylocopa darwini* es común en Santa Cruz, pero no ha sido encontrada en Pinta. Estos estudios ayudarían a determinar si la abeja carpintera ha tenido influencia desde su llegada en el desarrollo de las características florales y en las estrategias de polinización de plantas seleccionadas en las islas que habita.

Hipotéticamente, la presencia de *X. darwini* en Santa Cruz habría promovido más la exhibición de los atractivos florales que aquellos de la flora de Pinta. Estas cualidades

Tabla 1. Resultados de los experimentos de reproducción. Los de Santa Cruz se basan en estudios realizados en 1983-84 (McMullen, 1987).

	<u># de flores muestreadas</u>	<u>% de frutos establecidos</u>	<u>% de semillas establecidas</u>
En fundas			
Pinta	80	43.8	31.3
Santa Cruz	68	32.4	18.0
Polinización abierta			
Pinta	92	29.3	19.6
Santa Cruz	125	14.4	10.8

atractivas podrían estar expresadas en características tales como inflorescencia y tamaño de la flor. Además, una característica como es tener flores más grandes podría significar que las plantas de Santa Cruz dependen menos de la autogamia.

METODOS

El trabajo de campo para la primera fase de esta investigación se llevó a cabo en la Isla Pinta entre junio 23 y julio 26 de 1990. Cuatro especies de angiospermas establecidas en Pinta y en Santa Cruz tenían suficientes flores para ser analizadas durante esta temporada (McMullen, 1993). Sin embargo, sólo *Justicia galapagana* Lindau (Acanthaceae) se reporta aquí ya que era la única de la que se conocía, por estudios anteriores, que era visitada y polinizada por *X. darwini* en Santa Cruz (Linsley et al., 1966; McMullen, 1985; Rick, 1966).

Esta planta es una hierba endémica que puede alcanzar 1 m de altura. Produce inflorescencias axilares las que típicamente tienen sólo pocas flores. Las corolas son de color púrpura hasta lavanda o blancas, y a menudo las primeras tienen marcas en el cuello. No tienen fragancia. El fruto es una cápsula que puede producir hasta cuatro semillas.

El sitio de estudio se encontraba a 580 m de altura en la ladera sureste de Pinta. Los experimentos de reproducción se realizaron para determinar si la especie podía autofecundarse. Los frutos y semillas producidos eran compa-

rados entre inflorescencias completamente aisladas de los insectos (en bolsas) y otras que estuvieron expuestas a polinizadores potenciales antes de ser cubiertas (open-pollinated). Fue imposible determinar el número de individuos estudiados ya que se corría el riesgo de destruir las plantas, debido al poco espacio y al crecimiento de vegetación tapadora.

Otros estudios se realizaron mientras esperábamos los resultados de los experimentos de reproducción: Primero, se midió una variedad de inflorescencias y características florales utilizando calibres de vernier. Segundo, durante 26 horas se realizaron observaciones durante cuatro días para determinar qué insectos visitaban las flores y que podían actuar como polinizadores. Se obtuvo información sobre cuántas visitas hacían y cuánto tiempo duraba cada una. Para hacer estas mediciones se utilizó un cronómetro LED.

Estudios similares se realizaron en la Isla Santa Cruz entre julio 31 y agosto 10 de 1990. Se usaron dos sitios cercanos a los cráteres conocidos como Los Gemelos (aprox. 630 m de altura). No se hicieron experimentos de reproducción ya que esta información estaba disponible por estudios anteriores desarrollados en 1983-84 (McMullen, 1987). Todas las otras medidas y observaciones se realizaron igual que en la Isla Pinta. Sin embargo, en esta isla se emplearon sólo cinco horas durante dos días observando insectos visitantes. Una vez más, esto se debió a los estudios anteriores realizados en Santa Cruz.

Tabla 2. Medidas (mm) de inflorescencias y flores:
*** = P<.001; * = P<.05. (Muestras probadas independientemente).

	Medida	SD	N
Largo de la Inflorescencia***			
Pinta	33.09	16.76	50
Santa Cruz	44.75	18.70	97
Flores abiertas/Inflorescencia			
Pinta	1.00	0.00	50
Santa Cruz	1.03	0.17	97
Largo total de la Corola***			
Pinta	9.52	0.53	50
Santa Cruz	10.07	0.68	100
Largo del Tubo de la Corola*			
Pinta	5.24	0.54	50
Santa Cruz	5.45	0.51	100
Ancho del Tubo de la Corola***			
Pinta	2.36	0.27	50
Santa Cruz	2.17	0.21	100
Ancho del Labio de la Corola			
Pinta	7.87	1.24	50
Santa Cruz	8.27	1.67	100

RESULTADOS

Los estudios de reproducción indican que al menos *J. galapagana* es facultativamente autógama (Tabla 1). Esta especie mostró en Pinta mayor porcentaje de frutos y semillas autógamas establecidas que en Santa Cruz. La polonización abierta produjo en ambas islas menos frutos y semillas establecidas que las flores en fundas. Sin embargo, una vez más, se encontró mayor porcentaje en Pinta que en Santa Cruz.

La Tabla 2 muestra los resultados de las mediciones de inflorescencias y flores. Se encontraron diferencias significativas entre Pinta y Santa Cruz en todas las características, a excepción del número de flores abiertas por inflorescencia y el ancho del labelo de la corola. Los valores promedios de todas las características a excepción del ancho del tubo de la corola son mayores en Santa Cruz.

Se observó a un sólo insecto visitando *J. galapagana* en Pinta (Tabla 3), era una ninfa del

chinche damisela (Hemiptera: Nabidae), que visitó a sólo una flor por un total de 95 segundos. Tres especies de insectos visitaron esta planta en Santa Cruz durante la fecha de las observaciones. Estos fueron *Toxomerus crockeri* Curran (Diptera: Syrphidae), *Urbanus dorantes galapagensis* Williams (Lepidoptera: Hesperiiidae) y una ninfa de saltamontes de cuerno corto (Orthoptera: Acrididae). *Toxomerus crockeri* fue observado con más frecuencia (44 visitas, 3.810 segundos). Una visita intempestiva fue hecha por *Phoebis sennae* L. (Lepidoptera: Pieridae).

Durante estos estudios no se observó a *Xylocopa darwini* en flores de *J. galapagana*. Probablemente esto se debió al clima. Las partes altas a menudo estuvieron húmedas por la lluvia y la neblina de la época de garúa. Sin embargo, debe recordarse que estudios anteriores han mostrado que en Santa Cruz, las flores de esta plantas son visitadas frecuentemente por *X. darwini*. Adicionalmente, *Leptotes parrhasioides* Wallengren (Lepidoptera: Lycaenidae) y *Wasmannia auropunctata* Roger (Hymenoptera: Formicidae) visitan sus flores (Linsley et al., 1966; McMullen, 1986, 1990; Rick, 1996).

DISCUSION

Justicia galapagana mostró un elevado nivel de autogamia y en general son típicas flores más pequeñas en Pinta que en Santa Cruz. Estos resultados pueden explicarse por la escasez de insectos que visitan esta planta en Pinta. Aunque la ninfa del chinche damisela tenía polen adherido a su cuerpo, ésto se vio sólo una vez. Durante una segunda visita a Pinta realizada en 1993, confirmé la ausencia de polinizadores constantes. Aun cuando no se hicieron observaciones determinadas, fue claro que estas flores son de poco interés para los insectos locales. Era común ver volar a *Leptotes parrhasioides* alrededor de las plantas. Rara vez se posaba en alguna flor y sólo un instante. Estas mariposas parecían no hacer contacto con las antenas durante sus breves visitas.

En Santa Cruz, *Toxomerus crockeri* fue el visitante más común de *J. galapagana* durante

Tabla 3. Insectos visitantes. Los tiempos de visita están en segundos. El total se refiere al tiempo de todas las visitas combinadas. N se refiere al número de visitas.

	<u>Total</u>	<u>Medida</u>	<u>SD</u>	<u>N</u>
Pinta				
Ninfa del chinche damisela (Hemiptera: Nabidae)	95	-	-	1
Santa Cruz				
<i>Toxomerus Crockeri</i> (Diptera: Syrphidae)	3.810	86.59	122.50	44
<i>Urbanus dorantes galapagensis</i> (Lepidoptera: Hesperidae)	300	-	-	1
Ninfa de saltamontes de cuerno corto (Orthoptera: Acrididae)	6	2.00	0.00	3
<i>Phoebis semmae</i> (Lepidoptera: Pieridae)	No cronometrado			1

este estudio. A menudo se vieron individuos introduciéndose en el cuello de la corola. Este movimiento hizo que el abdomen de los insectos, y a menudo su superficie dorsal, rozara contra las antenas y estigmas de las flores. Al parecer este es el movimiento ideal para la polinización. Las mariposas y ninfas de saltamontes que visitaron *J. galapagana* durante este estudio al parecer no son importantes como polinizadores. *Leptotes parrhasioides* y *W. auropunctata* también son polinizadores improbables para esta especie (McMullen, 1986). Aunque no fue observada en 1990, *X. darwini* sigue siendo una importante polinizadora de esta planta.

Las flores de polinización abierta produjeron menos frutos y semillas que aquellas en fundas. Con tan pocos polinizadores, uno no puede esperar que las flores con polinización abierta tengan una mayor producción. Esto es especialmente cierto ya que se piensa que la polinización por medio del viento no tiene consecuencias para esta planta (McMullen & Close, 1993). Estos resultados sugieren que la reproducción de esta especie está limitada al polen en ambas islas. En otras palabras, pueden producir más frutos si hay más vectores del polen. Sin embargo, es más difícil de obtener una explicación para los pocos frutos y semillas de polinización abierta. Tal vez algunas de las flores fueron dañadas por pájaros o insectos antes de ser enfundadas.

Los resultados de este estudio apoyan la hipótesis de que los angiospermas autógamos fueron favorecidos en la primera colonización

de las islas. La presencia de *X. darwini* en Santa Cruz, junto con otros insectos como *T. crockeri*, pudieron haber sido seleccionados por las flores e inflorescencias mejor capacitadas para competir por la atención de polinizadores potenciales que los de la misma especie de planta en Pinta. Esto explicaría también por qué *J. galapagana* tuvo un nivel menor de frutos producidos por autogamia en Santa Cruz.

A pesar de las diferencias observadas entre estas islas, pueden darse dos explicaciones de por qué no fueron más obvias. Primero, a pesar de que no existe evidencia, es posible que *X. darwini* habitara Pinta en el pasado. Varias especies de árbol que esta especie usa para anidar en Santa Cruz se encuentran también en Pinta. Segundo, tal vez *X. darwini* no ha estado tiempo suficiente en el archipiélago para haber tenido más de un efecto. Esto puede ser cierto dado que podría haber necesitado varios alimentos y plantas para anidar en las islas antes de poder sobrevivir y producirse (Linsley et al., 1966). Adicionalmente, el hecho de que las mismas abejas no difieran entre islas parecería indicar un arribo reciente al archipiélago. Esta es otra área en la que es necesario trabajar.

Una pregunta final que debe investigarse. ¿Qué otras explicaciones pueden considerarse para la variación floral encontrada entre islas? Quizás este es simplemente un ejemplo intraespecífico de la variación poblacional entre islas. En otras palabras, las flores más pequeñas de Pinta pueden mostrar un efecto fundador. La distancia entre Pinta y Santa Cruz serviría como un refuerzo estricto del aislamiento reproductivo

entre las poblaciones de estas islas. Rick (1983) y Elisens (1989) han demostrado tal variación entre islas en las caracteres morfológicos y "alozímicos" de *Lycopersicon cheesmanii* Riley (Solanaceae) y *Galvezia leucantha* Wiggins (Scrophulariaceae).

Quizás la variación morfológica observada se deba a los diferentes regímenes ambientales en Pinta y Santa Cruz. Un siguiente paso obvio sería cultivar individuos de ambas islas en el ambiente uniforme de un invernadero, y luego hacer las mismas mediciones en flores e inflorescencias. Si las diferencias persisten, ésto eliminaría los factores ambientales como una explicación. Desafortunadamente, implementar tales investigaciones a menudo es mucho más difícil que formular la idea. Queda por superarse la logística para obtener las semillas necesarias, regresar con ellas, y cultivar las plantas hasta su madurez reproductiva.

AGRADECIMIENTOS

Hago extensivo mi agradecimiento a Jeraldine W. Dailey, Bryan E. Dutton, Emma K. Dutton, Bret Kuss, André Mauchamp, Sandra J. Naranjo, Jim W. Ross y a Hugo Valdebenito por su ayuda en este proyecto. Agradezco especialmente a E. Gorton Linsley; su trabajo pionero sobre la polinización por insectos en las Galápagos ha sido una continua fuente de inspiración. T.J. Henry, M. Lacey-Theisen, D.A. Nickle y F.C. Thompson (Systematic Entomology Laboratory, United States Department of Agriculture, Beltsville, Maryland) me ayudó graciosamente con la identificación de los insectos.

Como siempre, el personal de la Fundación y de la Estación Charles Darwin, y del Parque Nacional Galápagos fueron de mucha ayuda solucionando los problemas logísticos. Finalmente, agradezco a TAME por concederme una tarifa aérea reducida para los vuelos entre el continente y Galápagos. Este trabajo fue financiado por una beca de la National Geographic 4327-90.

LITERATURA CITADA

- Aide, M. 1986. The influence of *Xylocopa darwini* on floral evolution in the Galápagos. Charles Darwin Research Station, Informe Anual, 1983:19-21.
- Colinvaux, P.A. y E.K. Schofield. 1976. Historical ecology of the Galápagos Islands. A Holocene pollen record from El Junco, Isla San Cristóbal. *Journal of Ecology* 64:989-1012.
- Elisens, W.J. 1989. Genetic variation and evolution of the Galápagos shrub snapdragon. *National Geographic Research* 5:98.110.
- Grant, B.R. y P.R. Grant. 1981. Exploitation of *Opuntia* cactus by birds on the Galápagos. *Oecología* (Berlín) 49:179-187.
- Lawesson, J.E., H. Adersen y P. Bentley. 1987. An annotated checklist of the vascular plants of the Galápagos Islands. Informe para el Botanical Institute 16:1-74. Universidad de Aarhus, Dinamarca.
- Linsley, E.G. 1966. Pollinating insects of the Galápagos Islands. Pp. 225-232 en R. Bowman (de.) *Las Galápagos*. University of California Press, Berkeley.
- Linsley, E.G., C.M. Rick y S.G. Stephens. 1966. Observations on the floral relationships of the Galápagos carpenter bee. *Pan-Pacific Entomologist* 42:1-18.
- McMullen, C.K. 1985. Observations on insect visitors to flowering plants of Isla Santa Cruz. I. The endemic carpenter bee, *Noticias de Galápagos* 42:24.
- McMullen, C.K. 1986. Observations on insect visitors to flowering plants of Isla Santa Cruz. II. Butterflies, moths, ants, hover flies and stilt bugs. *Noticias de Galápagos* 43:21-23.
- McMullen, C.K. 1987. Breeding systems of selected Galápagos Islands angiosperms. *American Journal of Botany* 74:1694-1705.
- McMullen, C.K. 1990. Reproductive biology of Galápagos Islands angiosperms. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 32:35-45.
- McMullen, C.K. 1993. Angiosperm breeding systems and pollination ecology in the Galá-

- pagos Islands. National Geographic Research and Exploration 9:380-382.
- McMullen, C.K. y D.D. Close. 1993. Wind pollination in the Galápagos Islands. *Noticias de Galápagos* 52:12-17.
- Rick, C.M. 1963. Biosystematic studies on Galápagos tomatoes. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 44: 59-77.
- Rick, C.M. 1966. Some plant-animal relations on the Galápagos Islands. Pp 215-224 *en* R.I. Bowman (de.) *The Galápagos*. University of California Press, Berkeley.
- Rick, C.M. 1983. Genetic variation and evolution of Galápagos tomatoes. Pp. 97-106 *en* R.I. Bowman, M. Berson y A.E. Levitan (eds.) *Patterns of evolution in Galápagos organismos*. American Association for the Advancement of Science, San Francisco.
- Stewart, A. 1911. A botanical survey of the Galápagos Islands. *Proceedings of the California Academy of Sciences, Ser. 4*, 1:7-288.
- Wiggins, I.L. y D.M. Porter. 1971. *Flora de las Islas Galápagos*. Stanford University Press, Stanford, California.
- Conley K. McMullen, Department of Biology and Chemistry, West Liberty State College, West Liberty, West Virginia, 26074, EE.UU.**

