



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Esta tesis doctoral contiene un índice que enlaza a cada uno de los capítulos de la misma.

Existen asimismo botones de retorno al índice al principio y final de cada uno de los capítulos.

[Ir directamente al índice](#)

Para una correcta visualización del texto es necesaria la versión de [Adobe Acrobat Reader 7.0](#) o posteriores

Aquesta tesi doctoral conté un índex que enllaça a cadascun dels capítols. Existeixen així mateix botons de retorn a l'índex al principi i final de cadascun dels capítols .

[Anar directament a l'índex](#)

Per a una correcta visualització del text és necessària la versió d' [Adobe Acrobat Reader 7.0](#) o posteriors.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales



**Biología de los sírfidos (*Diptera: Syrphidae*)
de los ecosistemas insulares
de la Comunidad Valenciana:
aspectos de la relación sírfido-planta**

M^a Celeste Pérez Bañón

Marzo, 2000





Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales

**Biología de los sírfidos (*Diptera: Syrphidae*)
de los ecosistemas insulares de la Comunidad
Valenciana: aspectos de la relación sírfido-planta**

Memoria presentada por la Licenciada en Ciencias Biológicas
M^a Celeste Pérez Bañón, para aspirar al grado de
Doctora en Biología por la Universidad de Alicante,
bajo la dirección de la Dra. M^a Ángeles Marcos García
y el Dr. Manuel B. Crespo Villalba, profesores titulares de
la Universidad de Alicante.

V^o B^o



M^a Ángeles Marcos García

Manuel B. Crespo Villalba

Alicante, Marzo de 2000



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

A mis padres

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar deseo expresar mi agradecimiento a los directores de esta memoria, a la Dra. M^a Ángeles Marcos García, principal responsable de mi formación investigadora, y al Dr. Manuel B. Crespo Villalba, que con su saber hacer, han hecho posible que en esta memoria se aborden aspectos de la relación sírfido-planta. Gracias no sólo por compartir conmigo vuestros conocimientos y experiencias sino también por vuestro incondicional apoyo y amistad.

Gracias a esta memoria he tenido la gran suerte de conocer a Theodora, la Dra. Petanidou, a quien agradezco enormemente el asesoramiento científico que me ha permitido dar mis primeros pasos en el fascinante mundo de la polinización. Estoy segura de que nunca olvidaré nuestras "largas vacaciones" en Columbretes, ¡cuánto trabajo, pero qué buenos momentos! A pesar de lo mucho que valoro tus aportaciones a mi formación investigadora, es sin duda, el hecho de poder contar con tu amistad lo que más estimo.

Son numerosos los especialistas en diferentes materias los que de una forma u otra han contribuido en la realización de esta tesis doctoral, así considero inestimable la ayuda prestada por: la Dra. Isabel Mateu de la Universidad de Valencia por su asesoramiento en palinología, al Dr. Willem N. Ellis de la Universidad de Amsterdam por resolver mis dudas estadísticas, al Dr. Graham Rotheray del Museo Nacional de Escocia, por sus comentarios en los estudios larvarios y a los especialistas que han identificado los diversos grupos de insectos capturados: Dr. Juan Nieto y Dra. Pilar Mier de la Universidad de León (Pulgones), Dra. Concepción Ornos de la Universidad Complutense de Madrid (Ápidos), Dr. Boucek del Museo de Historia Natural de Londres (Calcídidos), Dr. Jordi Pujade de la Universidad de Barcelona (Calcídidos) y Ana Isabel Martínez de la Universidad de Alicante (Califóridos).

A Juan Jiménez director del Parque Natural de Columbretes por facilitar nuestra estancia en las islas y su apoyo a nuestras investigaciones. Inestimable también ha sido la ayuda prestada por la guardería de este Parque Natural, especialmente quiero mostrar mi agradecimiento a Valentín, Antonio, Felipe, Vicente, Santi, Carlos, Javi, Elvira, Josep y, especialmente a "Capi" que lamentablemente no ha podido ver acabada esta memoria. Gracias por vuestro apoyo incondicional y por compartir conmigo tantos buenos momentos.

Con especial cariño a mi gran amiga Ana con la que he tenido la suerte de adentrarme en los estudios de polinización, lo que nos ha hecho compartir si cabe más horas de campo y de encierro en el laboratorio. No hay duda de que sin tu apoyo esta tesis no hubiese sido posible, con amigas como tú es fácil superar los malos momentos.

Sin ninguna duda es mi compañero de trabajo y gran amigo Santos (Dr. Rojo), el que más de cerca ha vivido los buenos y malos momentos que ha supuesto la realización de esta memoria, pero afortunadamente él siempre estaba allí apoyándome, alentándome y a veces aguantándome. Gracias por todo.

A los Dres. Vicent Falcó y Santiago Bordera, que siempre han estado dispuestos a resolver mis numerosas dudas sobre el apasionante mundo de los parasitoides. También, al Dr. Valentín Pérez Mellado con quien he compartido tantas jornadas de trabajo y "aventuras" en las islas.

Al Dr. Eduardo Galante, director del grupo de entomología, por su inestimable apoyo durante la realización de esta memoria.

Por supuesto agradecer al resto de los integrantes del equipo de entomología: Carmina, Anabel, Estefanía, Paula y José Ramón, su colaboración de manera directa o indirecta durante la elaboración de esta memoria.

A todos los miembros del Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales, por crear un ambiente de trabajo tan amigable.

Como no, a mi gran amiga Pili, que afortunadamente siempre esta ahí cuando la necesito; es una suerte poder contar siempre contigo.

A Theadora, Hjalmar, Effie, Heliana y Marios, por abrirme la puerta de vuestra casa en Atenas y hacerme sentir una más de la familia.

A Lola que aunque a muchos kilómetros de distancia siempre ha estado dispuesta a ayudarme.

Gracias a las "visitas" de Nieves, Joaquí, David, Toñi y de mi sobrina María este último año de encierro ha sido mucho más llevadero.

Son muchas las personas que de forma indirecta han colaborado, a veces sin saberlo, en la realización de esta memoria animándome y ayudándome a pasar mis momentos de agobio. Mis compañeros del departamento, Conchi, Toñi, Carmina, Anabel, Elena (química), Paula, M^a Luz, Leti, Elena, M^a Luísa, Estefanía, Elena (pulgonera), Myriam, Tere, María, Jesús, José Carlos y Carlos con las que he compartido tantas sobremesas. Los amigos de siempre Auxi, Jorge, Angel, Merce, José e Israel. Por último, la peña valenciana que sin duda es la que más directamente ha sufrido la última etapa de esta tesis: Estrella, Vicen, Inés, Silvia, Rosa, M^a Jesús, Paz, Encarna, Angus, Ana, Miguel y, especialmente, a Ángela, quien desgraciadamente no va poder celebrar con todos nosotros el final de esta tesis.

A Sun por estar a mi lado durante estos dos últimos años, apoyándome en todo lo que ha sido necesario, nadie sabe también como tú el gran esfuerzo que me ha supuesto la realización de esta tesis. Gracias por haber sido capaz de soportarlo, sin tu respaldo no hubiese sido posible.

A mi familia, especialmente a mis padres y a mi hermana M^a José, a quienes ha tocado vivir la peor parte de esta tesis, mis malos momentos y en muchas ocasiones mi mal humor, pero a pesar de todo siempre han estado detrás de mí respaldándome y alentándome en mi trabajo.

Este trabajo ha sido realizado gracias a la obtención de una beca dentro del proyecto de investigación titulado "Biodiversidad y conservación en las islas de las Comunidades de Valencia y Murcia" dirigido por el Dr. Valentín Pérez Mellado, concedida por la Conselleria de Cultura, Educació y Ciència de la Generalitat Valenciana.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	3
--------------------	---

Capítulo 1: ÁREA DE ESTUDIO

Islas Columbretes	11
Localización y topografía	11
Geología	16
Suelos	17
Flora y vegetación	17
Climatología	22
Intervención humana	24
Isla de Nueva Tabarca	25
Localización y topografía	25
Geología	25
Flora y vegetación	27
Climatología	30
Intervención humana	31
Islote de Benidorm	32
Localización y topografía	32
Geología	32
Flora y vegetación	34
Climatología	36
Intervención humana	37

Capítulo 2: LOS SÍRFIDOS DE LOS ECOSISTEMAS INSULARES: FENOLOGÍA Y VISITAS FLORALES

Material y métodos	41
Métodos de muestreo	41
Preparación e identificación del material	42
Resultados	44
<i>Eristalinus aeneus</i>	46
<i>Eristalis similis</i>	47
<i>Eristalis tenax</i>	48



Universitat d'Alacant
 Universidad de Alicante

<i>Helophilus trivittatus</i>	51
<i>Eumerus etnensis</i>	52
<i>Syritta flaviventris</i>	54
<i>Syritta pipiens</i>	55
<i>Sphaerophoria rueppellii</i>	57
<i>Sphaerophoria scripta</i>	59
<i>Melanostoma scalare</i>	62
<i>Paragus tibialis</i>	62
<i>Paragus quadrifasciatus</i>	63
<i>Chrysotoxum intermedium</i>	64
<i>Episyrphus balteatus</i>	65
<i>Eupeodes corollae</i>	67
<i>Meliscaeva auricollis</i>	71
<i>Scaeva mecogramma</i>	73
<i>Scaeva pyrastris</i>	74
Discusión	75

Capítulo 3: BIOLOGÍA DE LOS SÍRFIDOS ASOCIADOS CON LA CACTÁCEA *OPUNTIA MAXIMA*

Material y métodos	88
Descripción de los estadios preimaginales	88
Estudio de la biología	93
Resultados	97
Descripción de los estadios preimaginales	97
<i>Eumerus etnensis</i>	97
<i>Syritta flaviventris</i>	109
Ciclos biológicos	120
<i>Eumerus etnensis</i>	97
Comportamiento reproductor	121
Desarrollo preimaginal	123
Biología imaginal	131
<i>Syritta pipiens</i>	135
Comportamiento reproductor	135
Desarrollo preimaginal	135
<i>Syritta flaviventris</i>	138



Universitat d'Alacant
 Universidad de Alicante

Parasitismo 139

Discusión 148

**Capítulo 4: LOS SÍRFIDOS Y OTROS DÍPTEROS COMO AGENTES
 POLINIZADORES EN ECOSISTEMAS INSULARES.**

Principales características de las plantas estudiadas 161

Medicago citrina 161

Daucus gingidium subsp. *commutatus* 170

Material y métodos 179

Marca de las flores objeto de estudio 179

Aislamiento de las flores objeto de estudio 180

Técnicas de polinización 187

Técnicas de emasculación 187

Fenología floral 188

Caracterización morfológica 192

Producción de néctar 193

Receptividad del estigma 196

Viabilidad del polen 199

Determinación del comportamiento reproductivo: tratamientos
 de polinización 204

Censos de insectos 212

Eficiencia de los polinizadores 213

Resultados 222

Estudio fenológico 222

Caracterización morfológica de las poblaciones de *D.gingidium*
 subsp. *commutatus* 231

Análisis de proporción de sexos en los distintos órdenes de
 umbelas y en el conjunto del individuo en *D. gingidium* subsp.
commutatus 235

Producción de néctar 243

Receptividad del estigma 256

Viabilidad del polen 271

Determinación del comportamiento reproductivo 275

El papel de los insectos en la polinización 292



Discusión	323
Capítulo 5: RESUMEN Y CONCLUSIONES	345
BIBLIOGRAFÍA	353

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Introducción y objetivos



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Introducción

Los sírfidos constituyen una familia de dípteros ciclorrafos que incluye cerca de 6000 especies repartidas por todo el mundo (THOMSON & ROTHERAY, 1998). En la región Paleártica se han contabilizado unas 1800 especies, de las cuales aproximadamente un quinto forman parte de la entomofauna ibérica.

Los representantes de esta familia muestran una gran variedad morfológica, tanto de tamaño como de color y forma, mostrando como característica típica y definitoria la venación alar. En el ala aparece un nervio vestigial, que recorre la segunda celda basal y la celda discal.

La distribución geográfica de los sírfidos abarca todas las regiones biogeográficas con la excepción de la Antártida. Estos dípteros están presentes en una gran variedad de hábitats, desde bosques densos hasta las zonas más antropizadas. Las características biológicas más relevantes de los imagos son su peculiar vuelo, –tremendamente rápido y vivo, teniendo, además, la capacidad de mantenerse suspendidos sobre un punto sin que se produzca desplazamiento–, y sus hábitos florícolas. Los imagos presentan un aparato bucal de tipo chupador, alimentándose principalmente de polen y néctar. Es este carácter antófilo el que determina que los sírfidos desempeñen un importante papel en la polinización de algunas plantas herbáceas, arbustivas y arbóreas, tanto en ecosistemas naturales como en zonas de cultivo. De hecho, en determinadas ocasiones se les ha atribuido una eficacia superior a la de los himenópteros como agentes polinizadores (SPEIGHT & LUCAS, 1992).

Los sírfidos son heliófilos y muy activos, siendo algunas de las especies migradoras. Otro aspecto a destacar es el gran parecido de algunos de los representantes de esta familia con especies de bombílidos, véspidos, ápidos, múscidos y conópidos. Estas semejanzas, en algunas ocasiones, pueden ser interpretadas como un caso de mimetismo batesiano, más patente en las especies de hábitos boscosos donde se da una mayor depredación debido a la avifauna insectívora (MAIER, 1977).

Respecto a los estadios preimaginales, cabe señalar que las larvas son de aspecto fusiforme, ápodas, metapneústicas al principio y anfipneústicas al final de su desarrollo. En ellas se diferencian tres segmentos torácicos y ocho abdominales. La cabeza, al igual que en otros dípteros, está muy modificada estando representada por los órganos anteno-maxilares y los labios dorsales, ventrales y laterales. Las piezas bucales presentan morfologías muy variadas, siendo éste un importante carácter taxonómico y válido en los estudios filogenético. En su extremo posterior tienen una

Introducción

estructura de forma tubular, esclerotizada y más o menos elongada, denominada proceso respiratorio posterior. A diferencia de otros grupos de dípteros, los dos tubos respiratorios que forman este proceso se hallan fusionados desde su base. El tegumento es translúcido y está finamente granuloso presentando diversos tipos de ornamentación (espinas, sensilios, nódulos, etc.). En cuanto a su biología, cabe destacar que las larvas muestran una gran diversidad trófica: fitofagia/micofagia (*Eumerus*, *Merodon*, *Cheilosia* y *Portevinia*), entomofagia (*Volucella*, *Microdon*, *Pipizini*, *Syrphinae*) y saprofagia (el resto de sírfidos) (THOMPSON & ROTHERAY, 1998). En consecuencia las larvas pueden desarrollarse sobre una gran variedad de medios. Debido a esta variación de regímenes y hábitos larvarios, los sírfidos se comportan como buenos indicadores de la diversidad de un hábitat, ya que las diferentes especies interactúan de modo muy diverso con el medio. Así, por ejemplo ciertas especies de sírfidos son indicadoras de bosques maduros (WHITELEY, 1987; SPEIGHT, 1989), mientras que otras informan sobre la calidad de zonas húmedas (WHITELEY, 1987). Por todos estos motivos, se han empleado a estos dípteros, en ocasiones, como bioindicadores de la riqueza de un medio para su gestión y conservación (SPEIGHT, 1989; ROTHERAY, 1993).

Algunas especies de sírfidos pueden constituir importantes plagas agrícolas, principalmente algunos representantes de los géneros *Merodon* y *Eumerus* cuyas larvas se desarrollan sobre los bulbos de plantas de gran interés económico como patatas, cebollas, jacintos, narcisos, etc. (HODSON, 1927; ASSEM & NASR, 1967; ARZONE, 1972; WAITZBAUER, 1976; FARAG & DOSS, 1981; DIRICKX, 1994).

Dentro de la familia *Syrphidae*, es especialmente reconocido el importante papel que desempeñan las especies afidófagas en el control biológico de las plagas de pulgones (LYON, 1971; HUREJ, 1982). De hecho, son las larvas de los sírfidos junto con las de los coccinélidos los depredadores afidófagos más importantes. Menos conocidas son las posibilidades que pueden ofrecer algunas especies fitófagas en el control de las malas hierbas (ROTHERAY, 1993), o el empleo de algunas especies saprófagas en el reciclaje de la materia orgánica en descomposición; particularmente en América Central se está estudiando la posibilidad de utilizar las larvas de *Ornidia obesa* Fabricius, 1775 en el reciclado de la pulpa del café (LARDÉ, 1989).

Antecedentes en la Península Ibérica

Los estudios sobre la sirfidofauna ibérica se iniciaron a finales del siglo XIX. Los primeros trabajos en los que se recopila la sirfidofauna ibérica y se aportan datos sobre su distribución, se deben en España a STROBL (1898; 1906), CZERNY & STROBL (1909), ANDREU (1926) y GIL COLLADO (1930), y en Portugal a GOMES (1978; 1980; 1981). Los trabajos publicados con posterioridad se han centrado en determinadas áreas geográficas, dando como resultado nuevas citas repartidas irregularmente por la geografía española, así como, la descripción de nuevas especies (PERIS, 1958; 1962; VAN DER GOOT, 1958; 1966; VAN DER GOOT & LUCAS, 1967; LECLERCQ, 1971; TORP, 1971; LUCAS, 1976; BÁEZ, 1977; 1982; ANADON, 1984). Por último, cabe destacar las publicaciones de la Dra. Marcos-García, que han contribuido especialmente a ampliar los conocimientos de este grupo en nuestro país, tanto desde el punto de vista faunístico (1984; 1985a, b, c y d; 1986a; 1990a; 1991), taxonómico (1986b; 1987a; 1989a, y b; 1990b; 1993; 1998) como biológico (1987b). En cuanto al conocimiento de la sirfidofauna del Levante peninsular, área donde se han realizado los estudios comprendidos en esta memoria, cabe destacar los trabajos realizados por COMPTE (1958; 1968) en las Baleares y más recientemente los de MARCOS-GARCÍA & ROJO (1994), ISIDRO (1995), MARCOS-GARCÍA & ISIDRO (1995), PÉREZ-BAÑÓN (1995), ROJO (1995), PÉREZ-BAÑÓN *et al.* (1996), ROJO & MARCOS-GARCÍA (1997) en la Comunidad Valenciana.

Justificación y objetivos de este estudio

Siguiendo con la línea de investigación de los sírfidos en el ámbito de la Comunidad Valenciana y en el marco del proyecto de investigación titulado “Biodiversidad y conservación en las islas de las Comunidades de Valencia y Murcia”, la presente memoria surge con el objetivo de profundizar en el conocimiento de la biología de esta familia de dípteros en los ecosistemas insulares más representativos de la Comunidad Valenciana: isla de Nueva Tabarca, islote de Benidorm e islas Columbretes. El carácter multidisciplinar de este proyecto ha favorecido una estrecha colaboración entre entomólogos y botánicos. Fruto de esta cooperación es la profundidad con la que ha sido posible abordar la relación sírfido-planta desde una doble perspectiva. Por un lado, la utilización de las plantas como

Introducción

recurso trófico de larvas e imagos; y por otro, y como consecuencia del anterior, el papel que pueden desempeñar los imagos en la polinización.

Los estudios sobre polinización se han centrado en dos especies vegetales entomófilas: la leguminosa *Medicago citrina* (Font Quer) Greuter, endemismo iberolevantino cuya única población en la Comunidad Valenciana se sitúa en el Archipiélago de Columbretes; y en la umbelífera *Daucus gingidium* L. subsp. *commutatus* (Paol.) O. Bolòs & Vigo un endemismo del mediterráneo occidental, bien representado en los ecosistemas insulares. Ambas plantas presentan unos mecanismos de polinización bien diferenciados, que pueden condicionar de modo muy distinto la actuación de los sírfidos como agentes polinizadores.

Por lo anteriormente indicado, los objetivos planteados en este trabajo son los siguientes:

1. Conocer la sírfidofauna presente en las islas estudiadas y establecer su distribución temporal a lo largo del año.
2. Estudiar la biología de los sírfidos presentes en las islas, especialmente las relaciones que se establecen entre estos dípteros y las plantas, desde dos puntos de vista: como recurso trófico de los imagos y como medio de desarrollo larvario.
3. Determinar si los sírfidos desempeñan un papel destacable en la polinización de *Medicago citrina* y *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Área de estudio



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Capítulo I. Área de estudio

Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Introducción

De las islas de la Comunidad Valenciana se han seleccionado para efectuar el presente estudio: las islas Columbretes, la isla de Nueva Tabarca y el islote de Benidorm, ya que además de ser las islas más alejadas de la costa son las que presentan una mayor extensión (Fig. 1). A continuación se describen brevemente estos tres medios insulares.

1.1. Islas Columbretes

1.1.1. Localización y topografía

El Parque Natural del Archipiélago de las islas Columbretes está constituido por una serie de pequeños islotes de origen volcánico, situados frente a la costa de Oropesa (Castellón), a unos 50 km mar adentro (39° 54' N, 0° 41' E).

El conjunto de islotes cubre una superficie total de 19 hectáreas y está formado por cuatro grupos de pequeñas islas, a los que se denomina tradicionalmente con el nombre de la isla de mayor entidad dentro de cada uno de ellos. Así de norte a sur los grupos de islotes que constituyen el archipiélago son: la Grossa, la Ferrera, la Foradada y el Bergantín (Fig. 1).

I. Grossa o Columbrete Grande

De los cuatro grupos de islotes, éste puede considerarse el principal tanto por su tamaño como configuración, siendo además el que se sitúa más al norte y al este dentro del archipiélago. Las cuatro islas que lo forman (Grossa, Mascarat, Senyoreta y Mancolibre), se disponen configurando un semicírculo, cuyos extremos distan entre sí unos 400 m y con la concavidad orientada hacia el este (Fig. 2).

La isla de mayor extensión (1,3 ha), la I. Grossa, tiene forma de herradura abierta al este. Su longitud es de unos 1200 m, alcanzando su anchura máxima unos 220 m en el extremo más septentrional donde se sitúa el faro, y la mínima con apenas 40 m en la zona central de la isla (Escala de Puerto Tofiño).

Área de estudio

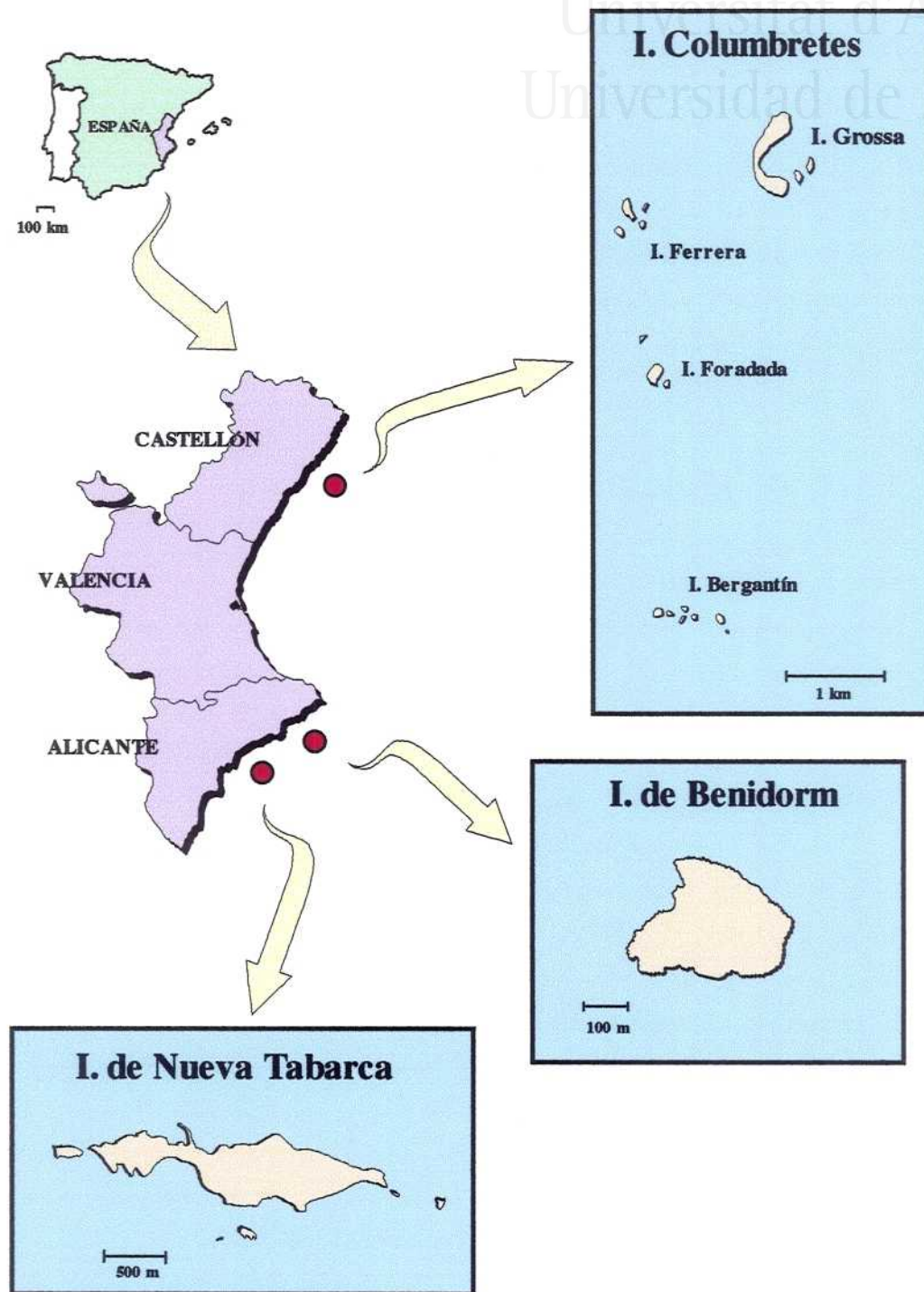


Figura 1. Situación geográfica de las islas estudiadas.

Cada extremo de la isla está coronado por una colina, de 67 m de altura en el extremo norte y de 43 m en el extremo sur, unidas entre sí por un alargado y estrecho istmo que alcanza su cota más baja en las proximidades de la Escala de Puerto Tofiño donde no sobrepasa los 17 m (Fig. 2). El contorno de la isla es escarpado, estando dominadas ambas vertientes por acantilados abruptos, presentando tan sólo tres puntos abordables (Puerto Tofiño, en la ensenada interior y las escalas de Rossi y España en la parte exterior) que consisten en escalinatas excavadas en la misma roca.

I. Ferrera

A unos 1400 m al suroeste de la I. Grossa, se encuentra la I. Ferrera de la que recibe nombre este grupo de islotes. Esta isla con tan sólo 0,15 ha es la más importante de la agrupación, mostrando, vista desde el mar, la forma de una silla de montar. Las laderas que presenta son muy abruptas con paredes casi verticales en las que destacan tonos gris metalizados, de los que probablemente proceda su nombre. Las dimensiones máximas de este islote son de unos 280 m de longitud y unos 90 m de anchura con una altitud de 43 m (Fig. 3).

El conjunto se completa al este, con los islotes de Bauza y Espinosa, de muy reducidas dimensiones, al sur con el islote Valdés que apenas emerge del agua y al suroeste con los peñascos de Navarrete.

I. Foradada o Horadada

La Foradada, isla más importante de este grupo de islotes, se ubica a escasamente una milla al sur de La Ferrera. Sus escarpados acantilados, frecuentemente de paredes verticales, y de intensos tonos rojizos, enmarcan un espectacular arco natural abierto en la zona central de la isla, del que proviene su nombre. Esta isla de extensión muy similar a la de la Ferrera (0,16 ha) presenta su cota más elevada a 55 m, con una longitud máxima de 330 m en arco y de aproximadamente 130 m de anchura (Fig. 4).

Dentro de este grupo de islotes le sigue en importancia el islote del Lobo, situado al este de la Foradada de la que se separa por un canal de no más de 25 m de anchura. Este islote de planta redondeada presenta una extensión muy reducida con 0,05 ha y una altura máxima de 37 m (Fig. 4). La agrupación de islotes se completa al sureste con el Méndez Núñez, un peñasco de escasa entidad y al norte con el alto fondo de Piedra Joaquín, que emerge apenas un metro sobre el nivel del mar.

I. Grossa o Columbrete Grande

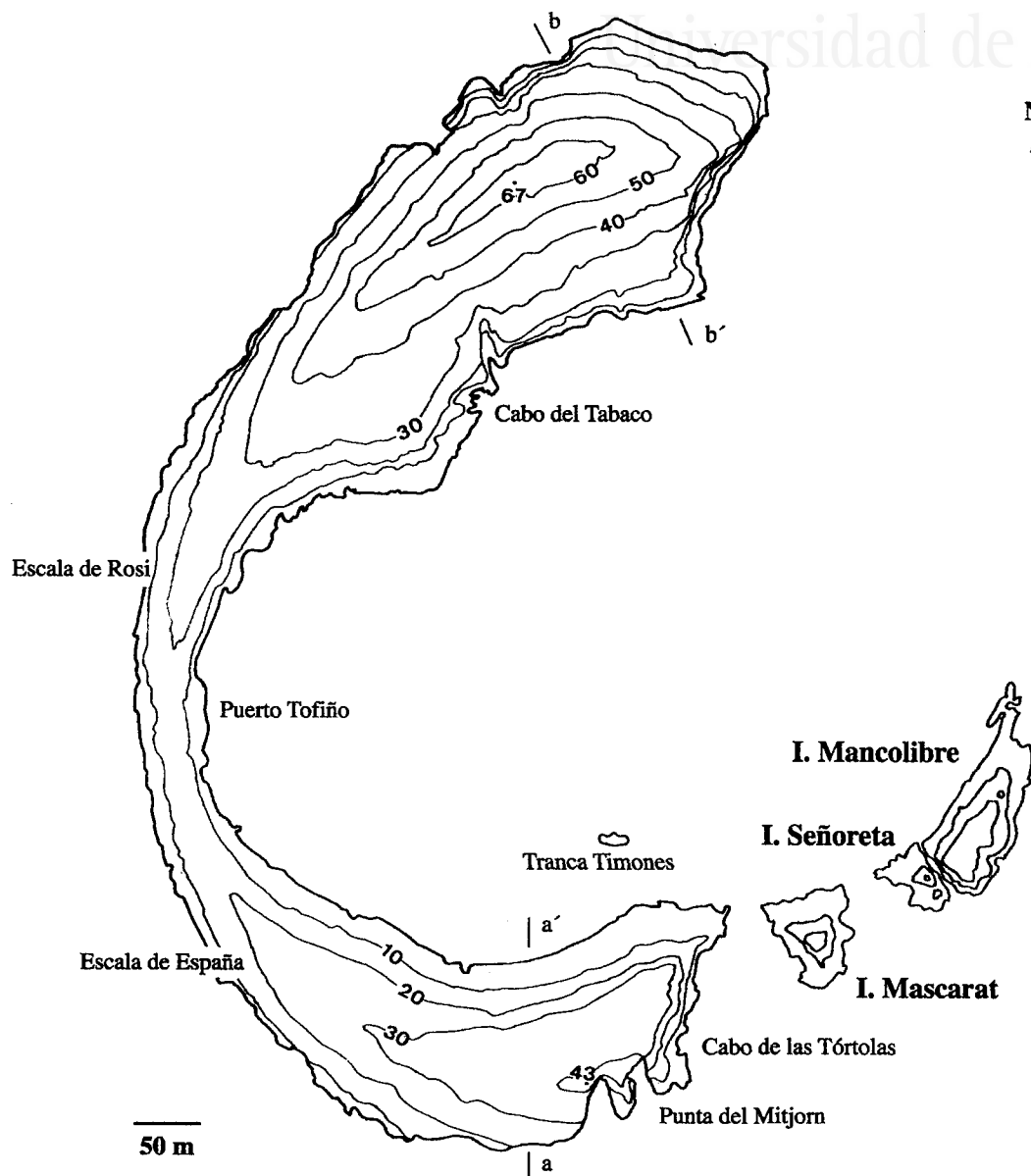


Figura 2. Mapa topográfico de la I. Grossa (a-a' y b-b' representan las secciones de las catenas de vegetación).

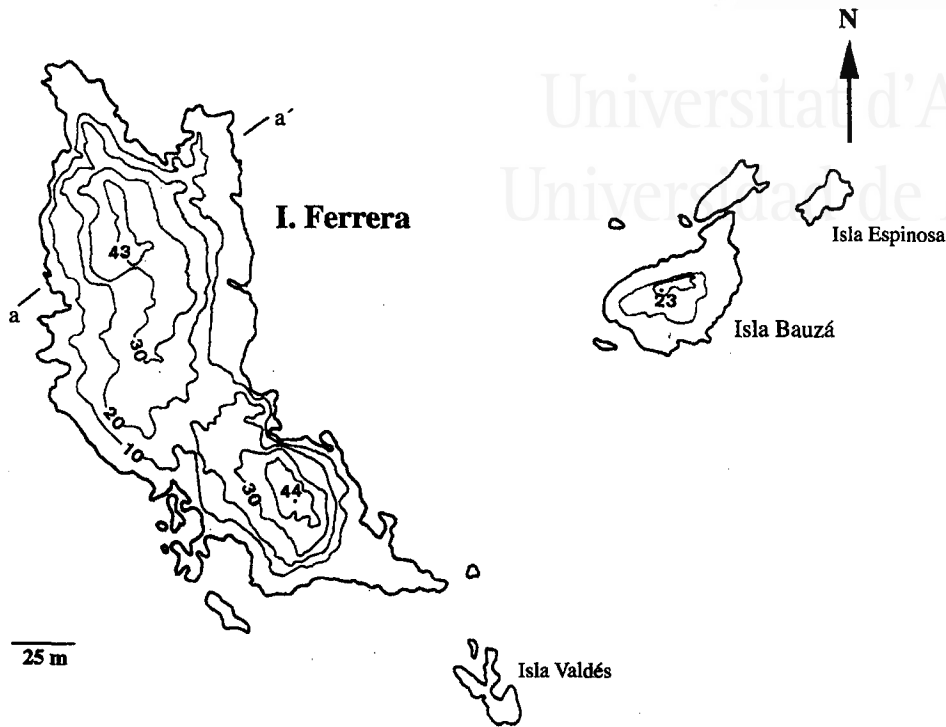


Figura 3. Mapa topográfico de la I. Ferrera (a-a' representa la sección de la catena de vegetación).

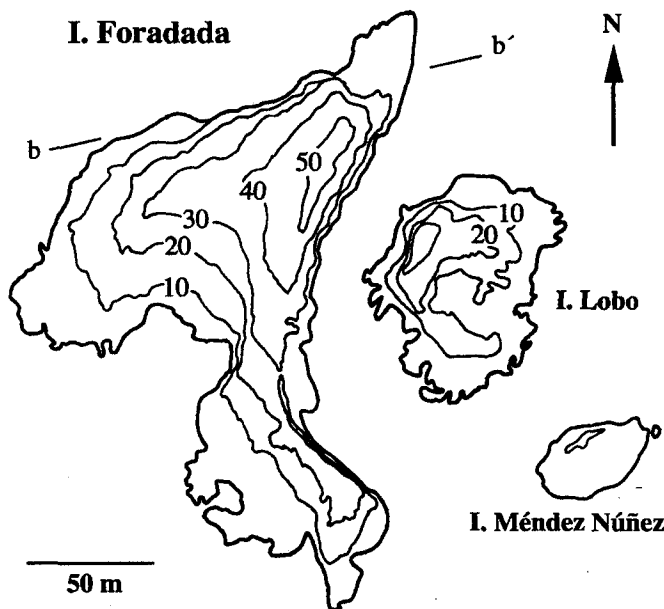


Figura 4. Mapa topográfico de la I. Foradada (b-b' representa la sección de la catena de vegetación).

I. Carallot o Bergantín

Este grupo de islotes es el que se sitúa más al sur del archipiélago, concretamente a 1,3 millas de la Foradada. Los islotes que lo constituyen se disponen de este a oeste recibiendo los nombres de Churruca, Baleato, Cerquero y Carallot, siendo este último el más importante, más que por su extensión (14 áreas) por su altura 32 m. Cabe destacar la completa ausencia de vegetación cormofítica terrestre en este conjunto de islotes.

La topografía de todos los islotes que constituyen el archipiélago es extraordinariamente abrupta y difícil, como corresponde a su origen volcánico. Salvo la I. Grossa, a la que se accede con relativa facilidad, el resto de los islotes son difícilmente abordables (sólo en excepcionales condiciones de buen tiempo) y de complicadas condiciones de escalada, como consecuencia tanto de sus fuertes pendientes como de la naturaleza deleznable de sus materiales.

1.1.2. Geología

Los islotes del archipiélago de Columbretes son de origen volcánico, representando antiguos edificios emergidos y parcialmente destruidos por la erosión marina. La edad de estas manifestaciones volcánicas es atribuida al Plio-Cuaternario, más concretamente parecen haber tenido origen hace un millón de años (APARICIO *et al.*, 1991; MARTÍ *et al.*, 1992) (300000 años en caso de la I. Grossa). Este hecho junto con las características petrológicas que presentan, permiten relacionarlos con los vulcanismos recientes de la Comunidad Valenciana.

La vista aérea del grupo de islotes de la I. Grossa dibuja una sucesión de cráteres en dirección ENE-OSO, a lo largo de la cual éstos decrecen de tamaño hacia el suroeste. A partir de la estructura original, las calderas de los distintos cráteres que conformaron el conjunto se colapsaron en su contorno noreste, siendo ésta la orientación de los vientos más fuertes del archipiélago cuya acción unida a la del oleaje acabaron por derrumbar paredes y abrir el volcán. Desde el punto de vista petrológico se pueden reconocer diversos niveles piroclásticos y depósitos de caída, en los que abundan las bombas y los bloques de material sedimentario. En conjunto los materiales son de carácter básico, presentando estructura traquítica con fragmentos basálticos. No obstante, en amplias zonas de las islas, sobre todo en sus partes superiores, se originan depósitos sedimentarios constituidos por arenas eólicas y materiales carbonatados procedentes de la alteración de las rocas (MARTÍ, 1992).

El resto de los islotes del archipiélago se alinean en dirección N-S, destacando como formaciones volcánicas más aparentes el domo volcánico que forman la Foradada junto al Lobo y al Méndez Núñez y, principalmente, la chimenea volcánica que constituye el Carallot. El grupo de islotes está constituido de materiales escoriáceos con alternancia de niveles de oleadas piroclásticas y niveles freatomagmáticos de caída. Petrológicamente, las rocas son de naturaleza básica y ultrabásica (fonolitas) ricas en nefelina (MARTÍ, 1992).

1.1.3. Suelos

Los suelos de las islas Columbretes son en general de escaso desarrollo genético, estando una gran parte del archipiélago ocupado por litosuelos. Los suelos más desarrollados de perfil A B_w C (Aridosoles) se encuentran únicamente en la I. Grossa, siendo los suelos menos evolucionados del tipo A C con carácter Léptico (Entisoles) los más frecuentes en el archipiélago, presentes tanto en las zonas resguardadas de la Ferrera y la Foradada como en las zonas más erosionadas de la I. Grossa (GISBERT, 1991).

1.1.4. Flora y Vegetación

Introducción

El catálogo florístico de las Columbretes incluye cerca de 114 táxones, de los cuales el 92% son autóctonos (CALDUCH, 1992). La mayor parte de la vegetación es terofítica, estando constituida principalmente por especies ornitofílicas asociadas a las colonias de aves marinas. Florísticamente, es muy destacable la existencia de algunas especies extraordinariamente raras en el ámbito territorial valenciano o iberolevantino. Entre ellas destaca *Lobularia maritima* (L.) Desv. subsp. *columbretensis* R. Fern., endemismo local del archipiélago, o *Medicago citrina*, endemismo valenciano-balear, que cuenta aquí con una de sus poblaciones más importantes y mejor conservadas. Otras plantas de interés son *Reseda hookeri* Guss. y *Lavatera mauritanica* Durieu subsp. *davaei* (Cout.) Cout., representadas en puntos muy localizados del litoral iberolevantino, y que cuentan con buenas poblaciones en el archipiélago (BOIRA & CARRETERO, 1991).

Aunque la acusada xericidad de las I. Columbretes impide la existencia de formaciones arbóreas, sí que existen en la Ferrera pequeños fragmentos de matorral esclerófilo espinoso (*Chamaerops humilis* L., *Pistacia lentiscus* L. y *Smilax aspera* L.), propios de la vegetación climática característica del bioclima termomediterráneo

semiárido. Este matorral probablemente constituya los restos de una vegetación antiguamente más extendida en el archipiélago y enormemente diezmada como resultado de la presión antrópica (CARRETERO & BOIRA, 1991).

El mejor exponente de este fenómeno de antropización, lo representa la I. Grossa, donde han desaparecido las especies pertenecientes a la formación climática potencial, siendo sustituidas por un tapiz vegetal, con predominancia de *Suaeda vera* Forssk. y *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*, de carácter más xérico y ruderal, que el que sin duda existiría de no estar el medio tan alterado (Fig. 5 y 6).

En la Foradada y parte de la Ferrera, donde la actuación humana ha sido mucho menos intensa, existe una comunidad vegetal formada por *Medicago citrina* y *Lavatera arborea* L. de indudable valor corológico y ecológico (Fig. 7 y 8). El resto de las formaciones vegetales corresponde a diversas asociaciones de carácter nitrófilo.

Comunidades vegetales

A continuación se detallan brevemente las características fisionómicas, espectros biológicos y combinaciones florísticas de las principales asociaciones vegetales presentes en el archipiélago de Columbretes, según BOLÒS (1989) y CARRETERO & BOIRA (1991).

Ass. Dauco commutati-Sonchetum diana O. Bolòs, Folch & Vigo in O. Bolòs & Vigo 1984.

Esta asociación se encuentra representada en las tres islas de mayor entidad dentro del archipiélago, no obstante es en la isla Foradada donde cubre una mayor extensión, constituyendo la vegetación dominante de su ladera suroeste. Se trata de una comunidad halófila en sentido estricto, constituida por caméfitos propios de acantilados litorales. Las especies que predominan en estas formaciones son *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*, *Crithmum maritimum* L. y *Sonchus tenerrimus* L. (incluyendo la variedad *diana* Lacaita ex Willk.), acompañadas de *Mesembrythemum nodiflorum* L., *Lavatera arborea* y *Medicago citrina*, entre otras.

Ass. Hyoscyamo albi-Lavateretum davaei Carretero & Boira 1991.

Comunidad de terófitos propios de lugares donde se acumulan gran cantidad de compuestos nitrogenados. Se localiza en las áreas de la I. Grossa donde la acción antrópica es más acusada, concretamente en los alrededores del Faro y de las Casernas. Entre las especies características de la asociación cabe destacar *Hyoscyamus albus* L., *Lavatera mauritanica* subsp. *davaei* y *Chenopodium murale* L., entre otras.

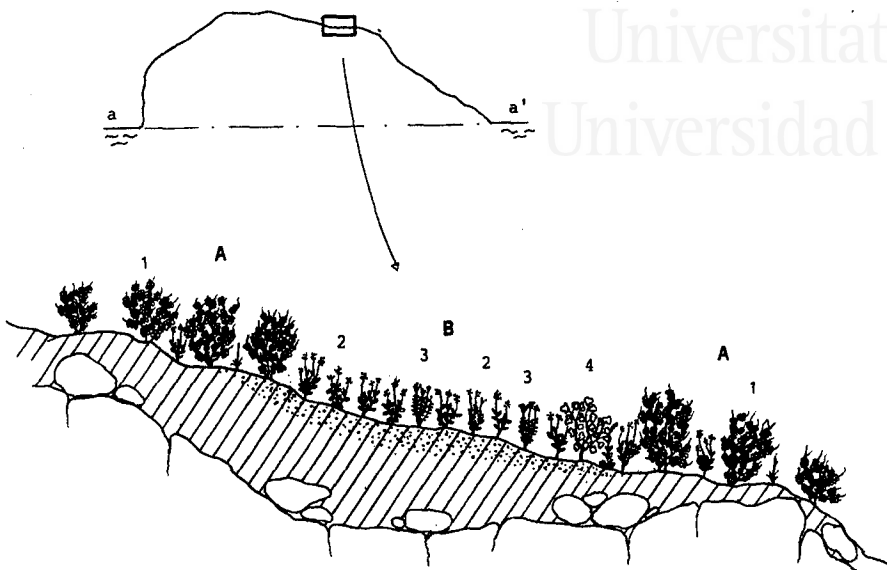


Figura 5. Catena de vegetación de la I. Grossa a-a': A. *Suaedetum verae*. B. *Euphorbio-Lobularietum columbretensis*. 1. *Suaeda vera*. 2. *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*. 3. *Euphorbia terracina*. 4. *Lavatera mauritanica* subsp. *davaei*. (Tomado de CARRETERO & BOIRA, 1991).

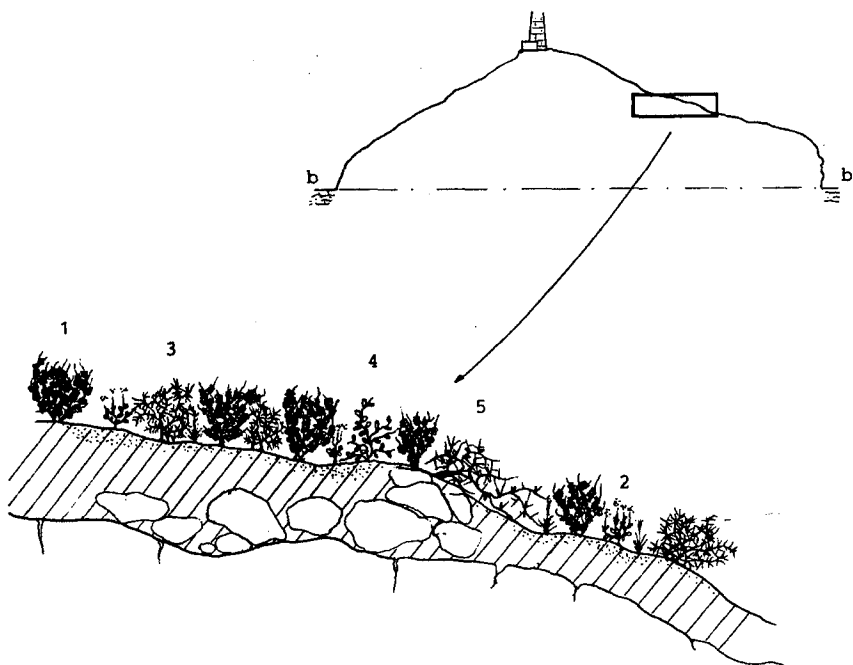


Figura 6. Catena de vegetación de la I. Grossa b-b': *Suaedetum verae*. 1. *Suaeda vera*. 2. *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*. 3. *Asparagus horridus*. 4. *Withania frutescens*. 5. *Lycium intricatum*. (Tomado de CARRETERO & BOIRA, 1991).

Área de estudio

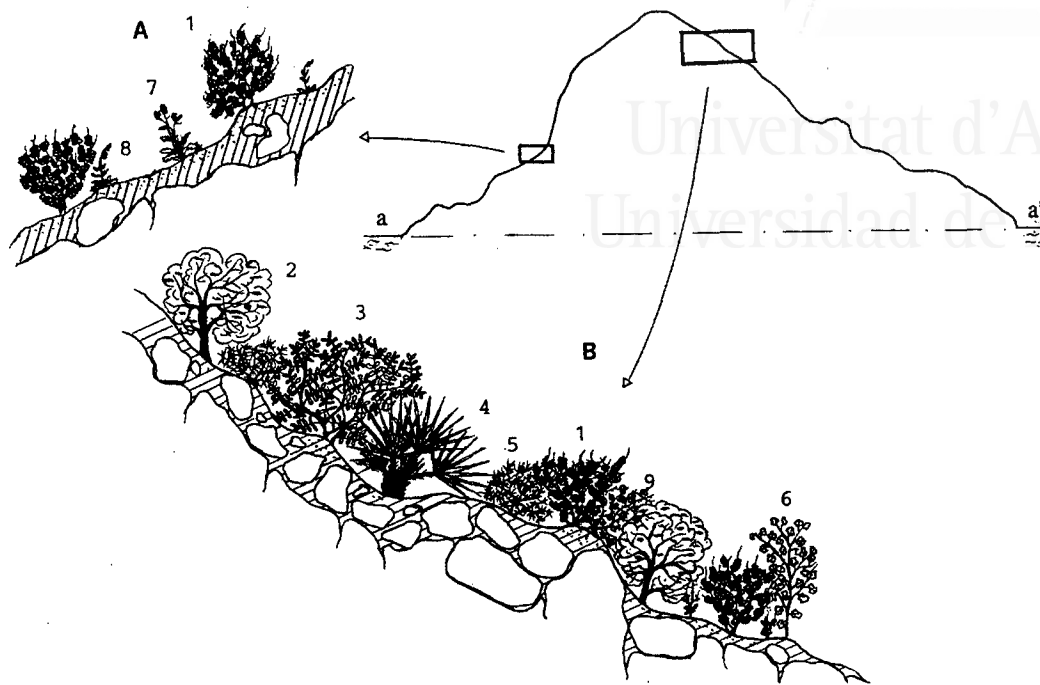


Figura 7. Catena de vegetación de la I. Ferrera a-a': A. *Suaedetum verae*.
 B. *Chamaeropo-Rhamnetum lycioidis*. 1. *Suaeda vera*. 2. *Medicago citrina*.
 3. *Pistacia lentiscus*. 4. *Chamaerops humilis*. 5. *Asparagus horridus*.
 6. *Lavatera arborea*. 7. *Sonchus tenerrimus*. 8. *Silene secundiflora*.
 9. *Smilax aspera*. (Tomado de CARRETERO & BOIRA, 1991).

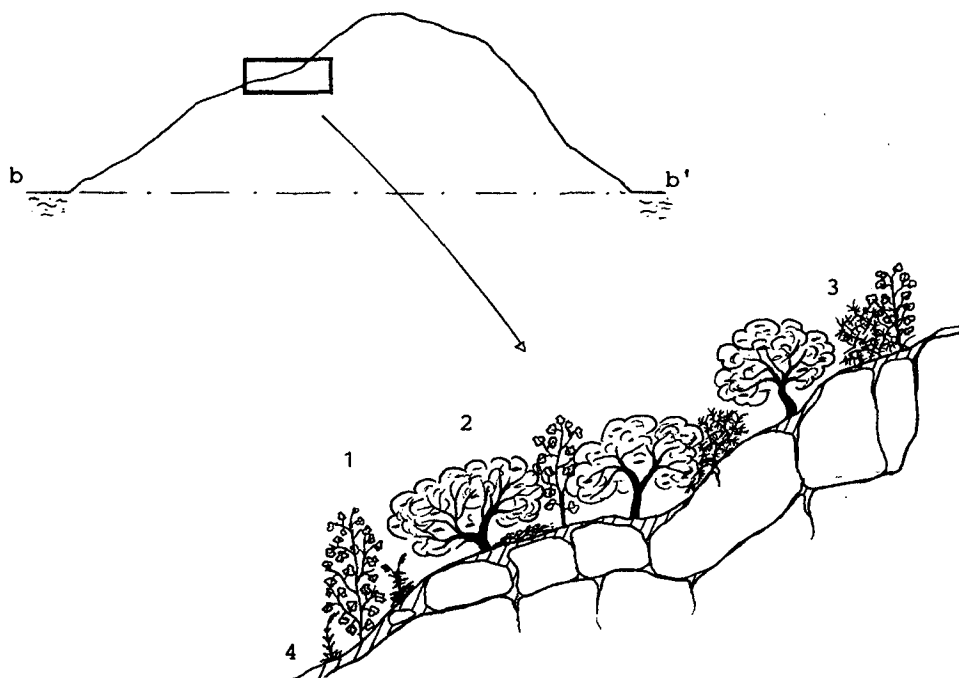


Figura 8. Catena de vegetación de la I. Foradada b-b': *Medicagini-Lavaterion arboreae*.
 1. *Lavatera arborea*. 2. *Medicago citrina*. 3. *Asparagus horridus*. 4. *Silene latifolia*.
 (Tomado de CARRETERO & BOIRA, 1991).

Ass. Medicagini citrinae-Lavateretum arboreae O. Bolòs, Folch & Vigo in O. Bolòs & Vigo 1984.

Comunidad ornitocoprófila de nanofanerófitos, caméfitos y terófitos propios de zonas ocupadas por colonias de aves marinas presentes en islas deshabitadas y poco alteradas por la acción del ser humano. Desde el punto de vista florístico esta formación está constituida casi exclusivamente por los arbustos *Medicago citrina* y *Lavatera arborea*, acompañados de otras especies nitrófilas y nitrohalófilas generalmente herbáceas, tales como *Beta vulgaris* L. subsp. *maritima* (Arcang.), *Silene latifolia* Poir., *Sonchus tenerrimus* y *Reseda hookeri* (Fig. 8).

Ass. Euphorbio terracinae-Lobularietum columbretensis Carretero & Boira 1991, corr. Carretero & Aguilera 1995.

Esta asociación, endémica del archipiélago, se encuentra ampliamente representada en la I. Grossa, ocupando los claros que se abren en el matorral de *Suaeda vera*, donde los suelos arenosos son más profundos y presentan niveles de nitrificación relativamente altos. Las especies que la forman son principalmente *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis* y *Euphorbia terracina* L., conjuntamente con otras especies terófitas cuya proporción varía en función de las condiciones climáticas del año (Fig. 5).

Ass. Suadetum (fruticosae) verae (Br.-Bl. 1952) O. Bolòs & R. Molinier 1958.

Territorialmente, constituye la comunidad de mayor extensión en el archipiélago, caracterizando fisionómicamente la I. Grossa y gran parte de la I. Ferrera (Fig. 5, 6 y 7). No obstante, no se encuentra representada en la Foradada como consecuencia probablemente de la falta de suelo. En esta comunidad de carácter nitrohalófilo predominan las plantas perennes fruticasas o sufruticasas acompañadas de otras anuales nitrófilas. En las islas destaca desde el punto de vista florístico, por el predominio de *Suaeda vera* subsp. *vera*.

Ass. Gasouletum cristallino-nodiflori O. Bolòs 1957.

Esta asociación se halla diseminada por la mayoría de las islas, estando especialmente representada en la zona central alta de la I. Grossa, ocupando las fisuras de las rocas. Se trata de una comunidad terofítica de mediana o escasa cobertura propia de suelos salobres y ligeramente nitrificados, estando constituida en el área de

estudio, por formaciones prácticamente monoespecíficas de *Mesembryanthemum nodiflorum*.

Ass. Chamaeropo-Rhamnetum lycioidis O. Bolòs 1957.

Comunidad heliófila formada por arbustos esclerófilos y espinosos, que constituyen el clímax en los biotopos térmicos y xéricos mediterráneos. Florísticamente está dominada por *Chamaerops humilis*, *Withania frutescens* (L.) Pauq., *Smilax aspera*, *Pistacia lentiscus* y *Lycium intricatum* Boiss. entre otros táxones (Fig. 7). Probablemente, era una de las formaciones dominantes de la I. Grossa antes de la intervención del hombre.

1.1.5. Climatología

Este apartado se ha elaborado a partir de los datos climáticos de la estación meteorológica ubicada en la I. Grossa, que han sido facilitados por el Servicio Meteorológico Zonal de Levante (Valencia). Los diagramas ombrotérmicos se han realizado con el programa informático Bioclimate (ALCARAZ, 1993).

A. Temperatura

El archipiélago de Columbretes presenta un clima con una escasa oscilación térmica. Tanto en el otoño como en la primavera, las temperaturas son suaves, con medias anuales entre los 17-19°C. Por el contrario, el verano es largo y riguroso con máximas que en general no sobrepasan los 35°C, siendo el mes de julio el más caluroso. La temperatura media anual es de 18,6°C (Fig. 9).

B. Precipitaciones

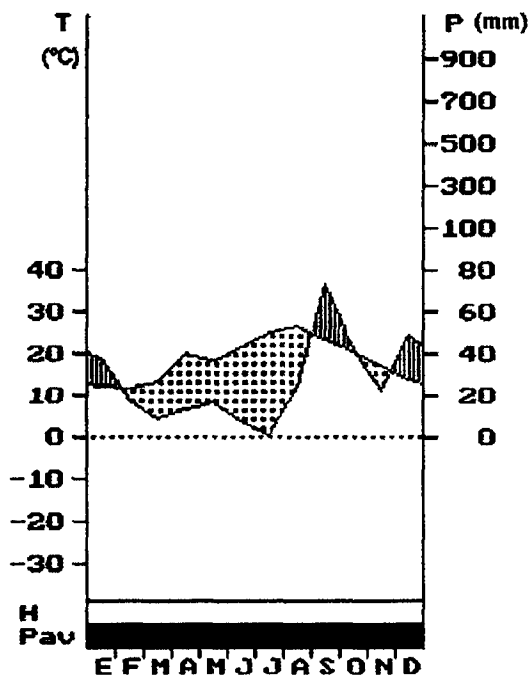
El régimen de precipitaciones es muy irregular concentrándose en el otoño (principalmente en los meses de septiembre y octubre) cerca del 50% de la lluvia anual, llegando en algunos años a superar las precipitaciones caídas durante esta estación a la media anual (315 mm). El periodo más seco corresponde a los meses de junio y julio en los que el volumen de precipitación representa 2-3% del total anual (Fig. 9).

Capítulo aparte merecen las criptoprecipitaciones, como el rocío y principalmente las nieblas que, con gran frecuencia, se forman a primeras horas del

día y que en ocasiones se mantienen hasta bien entrada la mañana, provocando un aumento adicional de la humedad que no queda reflejado en los datos pluviométricos.

Con estos datos, se puede afirmar que las islas Columbretes se encuadran desde el punto de vista bioclimático en el piso termomediterráneo semiárido (RIVAS MARTÍNEZ, 1983), más seco que el que debería corresponder a la latitud de las islas y guardando mayor similitud con gran parte del sudeste ibérico (provincia biogeográfica Murciano-Almeriense).

Columbretes (1)				38 m (3)	
P= 315	39° 53'N/	0° 41'E (2)	9/	9 a (4)	
T= 18.6°	Ic= 14.7	Tp=2227	Tn=	0	
m= 8.6	M= 14.8	Itc= 420	Io=	1.41	
			Tv=	727.0	



- | | |
|--|--|
| 1. estación meteorológica | M. media de las máximas del mes más frío |
| 2. coordenadas geográficas | Tp. temperatura positiva anual |
| 3. altitud | Itc. índice de termicidad compensado |
| 4. años de observación | Tn. Temperatura negativa anual |
| P. precipitación media anual | Io. índice ombrotérmico |
| T. temperatura media anual | Tv. temperatura estival |
| m. media de las mínimas del mes más frío | H. heladas |
| Ic. índice de continentalidad | Pav. periodo de actividad vegetal |

Figura 9. Diagrama ombrotérmico de la I. Grossa (archipiélago de Columbretes)

1.1.6. Intervención Humana

Los asentamientos humanos permanentes en el archipiélago de Columbretes no tuvieron lugar hasta finales del siglo XIX. Toda referencia anterior está relacionada con su papel como lugar de paso de piratas y naufragos, ya que la ausencia de agua dulce impidió todo intento de colonización. La ocupación permanente de la I. Grossa, única isla dentro del archipiélago que ha estado habitada, comenzó con el inicio de la construcción del faro en 1855. Los obreros encargados de dicha construcción se encontraron ante un hábitat desértico y hostil donde tuvieron que hacer frente a dos peculiares “peligros”, los escorpiones (*Buthus occitanus* Amour.) y las serpientes (*Vipera latasti*), de la abundancia de estas últimas es de donde proviene el nombre de estas islas; así los griegos denominaron a estas islas “Ophioussa” y los romanos “Serpentaria” (SALVATOR, 1895) .

Desde 1855 hasta la automatización del faro en 1975, la presencia humana en la I. Grossa ha sido continua, lo que conllevó la introducción de animales domésticos como cerdos, cabras, conejos, etc. Todo ello ha contribuido a aumentar los fenómenos antropozoógenos que han alterado fuertemente la vegetación.

No obstante, los impactos antrópicos sobre el archipiélago no cesaron una vez deshabitadas las islas, puesto que fueron utilizadas durante varios años como campo de tiro por la aviación de la Armada española. Los restos de estos bombardeos aún pueden verse en la Ferrera, Foradada y Bergantín en forma de enormes proyectiles incrustados en las rocas. Estas prácticas incidieron muy negativamente sobre las islas acelerando los procesos erosivos y afectando gravemente tanto a la flora como a la fauna de las mismas.

Finalmente, el valor ecológico del archipiélago de Columbretes fue reconocido legalmente declarándose en 1988 Parque Natural (Decreto 15/1988), poniéndose así fin a las acciones antrópicas descontroladas sobre este peculiar enclave.

1.2. La Isla Plana o de Nueva Tabarca

1.2.1. Localización y topografía

La isla Plana o de Nueva Tabarca (38° 9' 57" N, 0° 28' 2" W; YH2027, YH2127) está situada a unos 18 km al sur de la ciudad de Alicante, concretamente en la entrada de la bahía de Alicante frente al cabo de Santa Pola, del que dista tan sólo 4 km. La forma de la isla es alargada en dirección NO-SE, con una longitud máxima de 1800 m y una anchura máxima de 400 m, presentando un estrechamiento en su tercio oeste (Fig. 10). La isla está rodeada además de por numerosos escollos, por tres islotes denominados La Cantera, La Galera y La Nao que se localizan respectivamente al oeste, sur y este de la misma. La extensión total del conjunto de islotes es de aproximadamente 43 ha, de las cuales 6 están ocupadas por el pequeño pueblo amurallado de San Pedro y San Pablo ubicado en el tercio oeste (Fig. 10). La línea de costa está formada por pequeños acantilados de pocos metros de altura, interrumpiéndose la misma a la altura del estrechamiento de la isla, donde se sitúa al norte un pequeño puerto y, al sur, la única playa de arena de la isla. La isla Plana, como su nombre indica, no presenta relieves marcados, siendo su cota más alta de 15 m sobre el nivel del mar.

1.2.2. Geología

Los materiales que forman la isla Nueva Tabarca pertenecen a las zonas internas de las Cordilleras Béticas. El contexto geológico en el que se enmarca es muy particular por encontrarse en el entrecruzamiento de dos accidentes tectónicos importantes como son el accidente de dirección N110-120E, denominado Elche-Jumilla, y el del Bajo Segura de dirección N60-70E. La combinación de estos accidentes tectónicos es la responsable del aspecto fusiforme parcialmente emergido de la isla (ESTÉVEZ *et al.*, 1985).

Los materiales más antiguos de la isla pertenecen al complejo Alpujarride y están formados por dos tipos de rocas diferentes. Las inferiores son rocas diabásicas cuyos componentes fundamentales (anfíboles, piroxenos y plagioclasas) forman un entramado de textura ofítica; estos materiales afloran en superficie constituyendo la mayor parte de los dos tercios orientales de la isla. A estas ofitas se superponen un grupo de rocas carbonatadas en el que se pueden distinguir dos tramos, uno inferior margoso que aflora en la costa sur de la isla, y otro tramo superior formado por calizas grises con yesos y dolomías negras.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Figura 10. Mapa de la I. de Nueva Tabarca (a-a' representa la sección de la catena de vegetación).

Sobre los materiales del complejo Alpujárride descansan en discordancia un conjunto de calcarenitas neógenas y los depósitos cuaternarios (ESTÉVEZ *et al.*, 1985).

Desde el Mioceno superior la isla ha sufrido sucesivos periodos de inmersión y emersión, pero es a finales del Pleistoceno cuando tiene lugar la última emersión de todo el conjunto como resultado de la regresión marina, quedando incluso unida al cabo de Santa Pola. A partir de este momento el juego de la tectónica local y de los movimientos eustáticos han dado lugar a la situación actual, caracterizada por un episodio erosivo que tiende a disminuir la extensión de la isla (ESTÉVEZ *et al.*, 1985).

1.2.3. Flora y Vegetación

Introducción

De los tres medios insulares estudiados es sin ninguna duda en la isla de Nueva Tabarca donde la presión antrópica ha condicionado en mayor medida la fisonomía del paisaje vegetal. La flora de la isla es pobre, con algo menos de un centenar de especies, contando entre ellas con especies naturalizadas (*Nicotiana glauca* R. C. Graham), subespontáneas (*Pelargonium* sp.) o introducidas para su cultivo (*Opuntia maxima* Mill.).

Cabe destacar que una gran parte de la superficie de la isla que queda al este del puerto estuvo cultivada hasta el año 1960. De estos cultivos, en la actualidad únicamente se conserva una plantación abandonada de *Opuntia maxima* de gran extensión, siendo ésta una de las principales responsables de la caracterización fisionómica del paisaje insular.

La vegetación actual de la isla es el resultado de la fuerte presión antrópica que viene sufriendo desde tiempos seculares, con un claro dominio de las comunidades nitrófilas. Únicamente en la línea de costa aparecen comunidades marcadamente halófilas constituidas casi exclusivamente por *Crithmum maritimum*.

Comunidades vegetales

La vegetación de la isla de Nueva Tabarca está formada básicamente por asociaciones de las clases *Ruderali-Secalieta* Br. -Bl. 1936, *Lygeo-Stipetea* Rivas Mart. 1977 y *Crithmo-Limonieta* Br.-Bl. 1947 (Fig. 11), cuyas combinaciones

Área de estudio

florísticas y características fisionómicas más destacadas se comentan brevemente a continuación.

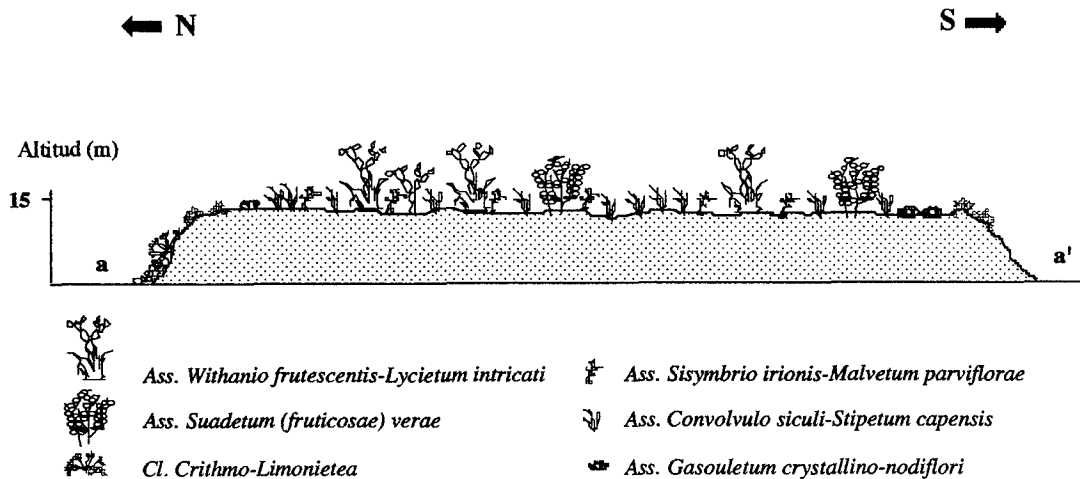


Figura 11. Catena de vegetación de la isla de Nueva Tabarca a-a'.

Ass. Withanio frutescentis-Lycietum intricati Alcaraz et al. 1991

Esta comunidad se sitúa en las cercanías del faro, concretamente a ambos lados del camino que une éste con la Torre de San José, ocupando los márgenes de una antigua plantación de *Opuntia maxima*. Se trata de un matorral nitrohalófilo que llega a alcanzar los dos metros y medio de altura, estando constituido principalmente por los nanofanerófitos *Withania frutescens* y *Lycium intricatum*, a los que acompaña *Asparagus albus* L. Esta maquia espinosa puede ser considerada como los restos de la vegetación potencial de la isla.

Ass. Gasouletum crystallino-nodiflori O. Bolòs 1957

Comunidad de terófitos suculentos dominada por representantes del género *Mesembryanthemum* que se instala sobre suelos algo arenosos, intensamente nitrificados y salobres. Se encuentra diseminada por el extremo oriental de la isla.

Ass. Convolvulo siculi-Stipetum capensis O. Bolòs & Vigo 1989

Esta asociación es una de las mejor representadas en el extremo sudeste, siendo unos de los elementos más importantes en la caracterización paisajística de la isla durante la primavera. Este pastizal terofítico dominado por *Stipa capensis* Thunb. se han instalado sobre los antiguos campos de cultivo presentes en la isla.

Ass. Sisymbrio irionis-Malvetum parviflorae Rivas Mart. 1978 *subass. anacyclorum valentini* M.B. Crespo & Mateo 1988

El acentuado carácter nitrófilo de esta comunidad es el principal condicionante de su localización en la isla. Así, aparece representada en las zonas sometidas a una mayor presión antrópica como son los alrededores del núcleo de la población y las áreas circundantes a las construcciones presentes en el extremo oriental (faro, Torre de San José y cementerio). Este herbazal terofítico está dominado por *Sisymbrium irio* L., *Malva parviflora* L. y *Lavatera cretica* L., acompañados por diversos elementos hipernitrófilos.

Ass. Suaetum (fruticosae) verae (Br.-Bl. 1952) O. Bolòs & R. Molinier 1958.

Esta formación de matorral nitro-halófilo dominada por *Suaeda vera* subsp. *vera* se sitúa principalmente en el sudeste de la isla, aunque también aparece de forma más fragmentaria en los márgenes de los caminos.

Cl. *Crithmo-Limonietea* Br.-Bl. 1947

Vegetación de marcado carácter halófilo constituida por caméfitos y hemicriptófitos propios de acantilados litorales. Estas formaciones se localizan principalmente en la franja costera de la vertiente noreste de la isla donde la influencia de la maresía se ve incrementada por la acción de los vientos dominantes. Dentro de este tipo de vegetación se encuentran dos formaciones casi monoespecíficas y bien diferenciadas, que constituyen dos franjas de vegetación paralelas a la costa. La primera de ellas corresponde a *Crithmum maritimum* que se sitúa en las pequeñas playas de grava gruesa que aparecen al pie de una serie de pequeños acantilados de tres o cuatro metros de desnivel y la segunda a formaciones de *Asteriscus maritimus* (L.) Less. que se instalan sobre la cumbre de los mismos, donde el efecto de la maresía es menor.

1.2.4. Climatología

La ausencia de una estación meteorológica en la I. de Nueva Tabarca ha obligado a recurrir, para la caracterización climática del medio insular, a los datos tomados en el Observatorio Meteorológico del Aeropuerto de Alicante (L'Altet), la estación meteorológica más próxima. Este observatorio se encuentra a unos 15 km en línea recta de la isla y a unos 4 km de la línea de costa. La respuesta climática de ambos lugares a las situaciones meteorológicas dominantes, tanto las marítimas como las de tipo continental, es muy similar puesto que ambos se localizan en la salida del valle que forma el río Vinalopó no encontrándose separados por ningún obstáculo orográfico.

Los datos utilizados en este estudio han sido recopilados del trabajo de BARTOLOMÉ (1985), siendo en algunos casos ampliados y/o corregidos con los proporcionados por el Centro Meteorológico Zonal de Levante (Valencia).

Alicante (L'Altet)			30 m
P= 302	38° 17'N/	0° 33'E	30/ 30 a
T= 17.9°	Ic= 14.2	Tp=2145	Tn= 0
m= 6.5	M= 16.6	Itc= 410	Io= 1.41
			Tv= 729.0

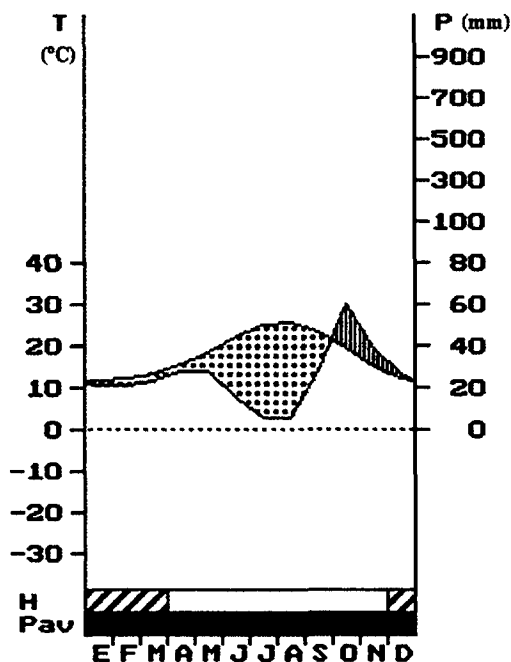


Figura 12. Diagrama ombrotérmico del L'Altet (Alicante).

A. Temperatura

Las temperaturas son muy suaves, con valores medios que alcanzan como máximo 25,1°C en agosto y descienden en enero a 11,5°C con un intervalo de variación anual de 14,2°C (Fig. 12). Otra característica térmica a destacar es la homogeneidad de la oscilación media mensual que se establece alrededor de los 10°C, no existiendo, por tanto, fuertes contrastes térmicos entre el día y la noche, como consecuencia del efecto termorregulador del mar. En función de estas características térmicas, BARTOLOMÉ (1985) considera que en la isla únicamente pueden establecerse tres estaciones climáticas: primavera de enero a mayo, verano de junio a septiembre y otoño de octubre a diciembre. Desde el punto de vista boiclimático el termotipo asignado es el termomediterráneo (RIVAS-MARTINEZ, 1983).

B. Precipitaciones

En primer lugar destacar la irregular distribución de la precipitación anual, siendo frecuente que la mitad de la precipitación anual se recoja en un sólo mes, o aun más en uno o dos días. El periodo de máxima precipitación coincide con el otoño, sobresaliendo los meses de octubre y noviembre como los más lluviosos. Durante la primavera tiene lugar un segundo máximo de precipitación (abril y mayo) pero de menor entidad que el precedente (Fig.12). La estación estival, por su parte, se caracteriza por una acusada sequía. Por último, indicar que de acuerdo con la precipitación media anual (302 mm) el ombrotipo que le corresponde es el semiárido (RIVAS-MARTINEZ, 1983).

1.2.5. Intervención Humana

Los asentamientos humanos permanentes en la I. Plana datan de mediados del siglo XVIII. Durante este periodo Carlos III liberó del cautiverio a un grupo de familias italianas que residían en la península tunecina de Tabarka dedicadas a la pesca del coral rojo, trasladándolas a la I. Plana y fundando el poblado amurallado que perdura hasta nuestros días. A partir de ese momento, comenzó a denominarse a la isla con el nombre de Nueva Tabarca.

Desde entonces y hasta nuestros días este medio insular ha contado con un núcleo de población estable cuyo número de habitantes ha disminuido considerablemente en las últimas décadas, contando en la actualidad con cerca de medio centenar de habitantes permanentes en otoño e invierno, alcanzando en verano más de un millar. La actividad económica de la villa de San Pedro y San Pablo es

marcadamente estacional, basándose principalmente en el turismo y la pesca. En relación a la actividad turística es importante señalar, la gran afluencia de visitantes que acoge la isla principalmente entre los meses de abril y octubre, alcanzándose en los meses de verano (Julio y Agosto) una densidad superior a los 2000 visitantes/día (ALBEZA *et al.*, 1994).

1.3. El islote de Benidorm

1.3.1. Localización y topografía

El islote de Benidorm (30° 30' N, 0° 07' W; YH5065) está situado frente a la ciudad del mismo nombre, concretamente a 3,2 km del puerto de Benidorm (Alicante). Su superficie es de 6,57 ha, con una longitud máxima de 350 m en dirección este-oeste y una anchura máxima de 250 m en dirección norte-sur (Fig. 13). El relieve de la isla es abrupto con un acusado desnivel entre el extremo occidental y oriental de la misma, aumentando progresivamente la altura desde los 10 m de la zona occidental a una cota máxima de 73 m en el extremo oriental. Un acantilado horadado de cuevas constituyen las fachadas nordeste, este y sudeste de la isla. La fisonomía general de la isla es fundamentalmente rocosa, con predominio de los litosuelos.

1.3.2. Geología

El islote de Benidorm constituye una prolongación de la Sierra Helada, macizo montañoso costero del este de Benidorm, tal y como atestiguan la inclinación de los estratos rocosos y la composición petro-estratigráfica de los mismos, constituidos principalmente por calizas y calizas-margosas del Cretácico (Aptiense-Albiense). En consecuencia, al igual que en el caso de Sierra Helada, los materiales que forman el I. de Benidorm pertenecen a las zonas internas de las Cordilleras Béticas.

Durante la crisis del Messiniense el islote quedó unido al continente como consecuencia de la desecación que se produjo en el mar Mediterráneo a causa del cierre del Estrecho de Gibraltar. Por tanto, el aislamiento actual del islote de Benidorm puede relacionarse con la elevación subsiguiente del nivel del mar tras la reaparición del Estrecho de Gibraltar. No obstante, es posible que durante las últimas glaciaciones, el islote quedase de nuevo en contacto con el continente dado que la profundidad del agua en el área de separación entre ambos no es superior a los 50 m. En este caso el aislamiento más reciente dataría de unos quince mil años (ESTÉVEZ, com. pers.).

I. de Benidorm

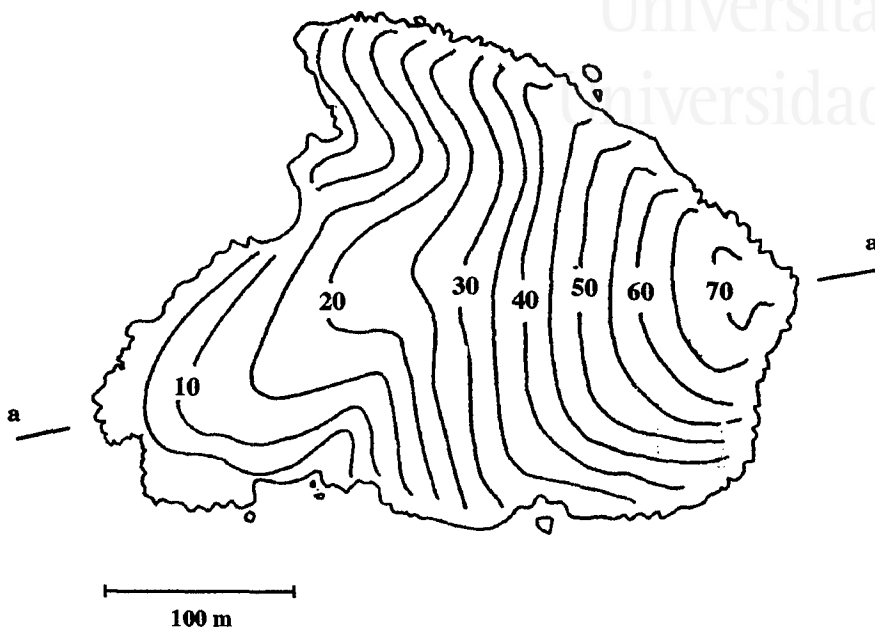


Figura 13. Mapa topográfico del Islote de Benidorm (a-a' representa la sección de la catena de vegetación).

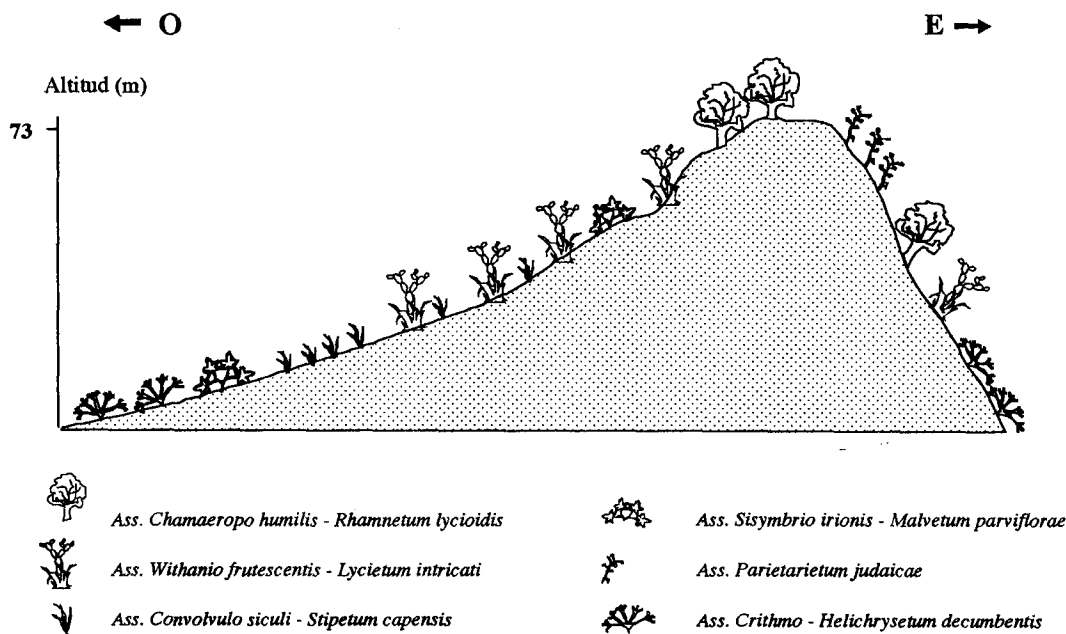


Figura 14. Catena de vegetación del Islote de Benidorm a-a' (Modificado de DE LA TORRE et al., 1995).

1.3.3. Flora y Vegetación

Introducción

La flora de este islote es muy similar a la de las áreas costeras próximas sometidas a fenómenos de maresía y alteración antropozógena. La composición florística que presenta es muy pobre con aproximadamente 60 táxones contando entre ellos con algunos neófitos (*Opuntia maxima*, *Opuntia subulata* Engelm. y *Agave americana* L.) perfectamente naturalizados y en algunos enclaves dominantes. En cuanto al espectro biológico, los terófitos son los dominantes constituyendo más del 50% del total de especies, no obstante, las especies que marcan la fisionomía del islote corresponden a fanerófitos, nanofanerófitos y caméfitos entre los que destacan *Opuntia maxima*, *Suaeda vera*, *Lycium intricatum*, *Withania frutescens* y *Lobularia maritima*, como las especies más importantes (Fig. 14) (DE LA TORRE *et al.*, 1995).

La vegetación nitrófila es la dominante en este islote, como consecuencia tanto de la influencia humana directa o indirecta (introducción de animales domésticos) como de la presencia de aves marinas. Sin embargo, las condiciones de insularidad provocan que la salinidad matice en distintos grados de halófila el carácter nitrófilo de la vegetación.

No obstante, aún pueden observarse en las áreas culminales del islote especies tales como *Olea europaea* L. var. *sylvestris* L., *Pistacia lentiscus*, *Ephedra fragilis* Desf. y *Rubia peregrina* L. subsp. *longifolia* (Poir.) O. Bolòs, que constituyen los restos del matorral esclerófilo espinoso propio de la vegetación climácica potencial.

Comunidades vegetales

A continuación se describen las asociaciones vegetales presentes en el medio insular, comentando brevemente sus características fisionómicas y las combinaciones florísticas que presentan, atendiendo a los estudios realizados por DE LA TORRE *et al.* (1995).

Ass. Chamaeropo humilis-Rhamnetum lycioidis O. Bolòs 1957

Se localiza en las zonas más elevadas de la isla, donde aparece constituyendo formaciones arbustivas abiertas dominadas por *Olea europaea* var. *sylvestris* acompañada por algunos ejemplares de *Pistacia lentiscus*, *Ephedra fragilis* y *Rubia peregrina* subsp. *longifolia*. Esta comunidad se halla bastante degradada como consecuencia fundamentalmente del alto grado de antropización que sufre la isla.

Ass. Withania frutescentis-Lycietum intricati Alcaraz et al. 1991

Constituye la comunidad vegetal de mayor extensión en el islote, caracterizándolo además fisionómicamente. Se desarrolla principalmente en la ladera oriental donde el suelo es menos rocoso y la salinidad de los mismos es todavía alta. Esta formación está constituida por arbustos nitro-halófilos entre los que destaca el predominio de los nanofanerófitos de hojas suculentas como *Withania frutescens*, *Lycium intricatum*, *Suaeda vera* y *Salsola oppositifolia* Desf.

Ass. Sisymbrio irionis-Malvetum parviflorae Rivas Martínez 1978 subass. *anacyletosum valentini* M.B. Crespo & Mateo 1988

Asociación de óptimo iberolevantino termomediterráneo propia de suelos compactados y altamente nitrificados. En el islote de Benidorm son principalmente las colonias de aves marinas y en menor medida los animales domésticos (patos, gallinas, pavos, etc.), los responsables del aporte al medio de las sales nitrogenadas necesarias para la instalación de éste herbazal dominado por *Chenopodium murale*, *Malva parviflora*, *Sisymbrium irio* y *Calendula arvensis* L. La presencia además de algunos elementos termófilos, como *Emex spinosa* (L.) Campd. o *Carrichtera annua* (L.) DC. permiten adscribirla a la subasociación *anacyletosum valentini*.

Ass. Convolvulo siculi-Stipetum capensis O. Bolòs & J. Vigo 1989

Comunidad ruderal menos nitrófila que la precedente constituida por praderas terofíticas dominadas por *Stipa capensis* a la que acompañan *Convolvulus siculus* L., *Erodium chium* (L.) Willd., *Medicago littoralis* Rhode y *Reichardia picroides* (L.) Roth, entre otras plantas anuales.

Ass. Parietarium judaicae K. Bachwald 1952

Asociación ampliamente representada en las zonas culminantes de los acantilados del islote. Se trata de una comunidad rupícola constituida por comófitos y casmófitos de carácter nitrófilo y heliófilo, relativamente rica en especies si se tiene en cuenta que generalmente se presenta como poblaciones puras de *Paretaria judaica*.L. En el islote aparecen enriquecidas en táxones tales como *Umbiliculus rupestris* (Salisb.) Dandy y *Sedum dasyphyllum* L. subsp. *glanduliferum* (DC.) Nyman.

Ass. Crithmo maritimi-Helichrysetum decumbentis Rigual 1972

Se localiza en las zonas de acantilados y pendientes abruptas situadas a pocos metros sobre el nivel del mar, donde la maresía y las salpicaduras del agua marina son continuas. Florísticamente, está constituida por un herbazal de hinojo marino (*Crithmum maritimum*) en el que también aparecen representadas *Asteriscus maritimus* y *Sonchus tenerrimus*.

1.3. 4. Climatología

La caracterización climática de este medio insular se ha llevado a cabo con los datos registrados en la estación meteorológica de la ciudad de Benidorm, al carecer el islote de una estación propia. Se ha seleccionado este observatorio por la reducida distancia que lo separa del islote, menos de 4 km.

Los datos utilizados en este estudio han sido proporcionados por el Centro Meteorológico Zonal de Levante (Valencia).

BENIDORM			67 m
P= 314	38° 32'N/	0° 16'W	9/ 30 a
T= 17.3°	Ic= 13.3	Tp=2077	Tn= 0
m= 7.2	M= 15.2	Itc= 397	Io= 1.51
			Tv= 692.5

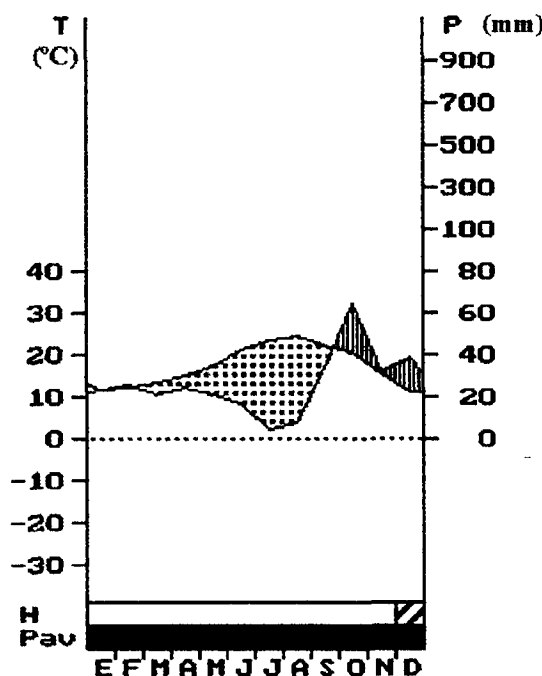


Figura 15. Diagrama ombrotérmico de Benidorm.

A. Temperatura

El régimen térmico está fuertemente influenciado por el efecto amortiguador del mar, confiriéndole una notable suavidad térmica. Así, la temperatura media del mes más frío se sitúa alrededor de los 11°C mientras que la del mes más cálido raramente supera los 25°C, con una oscilación térmica anual de aproximadamente 14°C (Fig. 15). En función de estas características térmicas el termotipo asignado a este medio insular es el termomediterráneo.

B. Precipitaciones

El régimen pluviométrico resulta claramente mediterráneo, detectándose una acusada sequía estival que, en todos los casos, corresponde a los meses de julio y agosto. En cuanto a los máximos, puede apreciarse la existencia de un máximo principal otoñal (octubre y noviembre) con cerca del 42% del reparto anual de precipitaciones, al que acompañan otros secundarios de menor entidad durante el invierno con un 28% del total anual (Fig. 15). La precipitación media anual es de 314 mm, lo que permite caracterizar la isla como de ombrotipo semiárido.

1.3.5. Intervención Humana

La escasa distancia que separa a este islote de la costa hace suponer que la intervención del hombre en este medio insular se remonte a muy antiguo. No obstante, las dimensiones y características del islote no han facilitado el desarrollo de actividades humanas en el mismo.

En la actualidad este islote es de dominio público y desde el punto de vista terrestre no goza de ninguna categoría especial de protección. De hecho, hoy en día se ha convertido en una más de las atracciones turísticas que ofrece la ciudad de Benidorm a sus visitantes. La afluencia de visitantes tiene lugar mayoritariamente entre abril y octubre, periodo durante el cual un barco con una capacidad máxima de 150 personas, une diariamente el puerto de Benidorm y el islote con una frecuencia horaria. No obstante, el impacto humano que sufre el medio insular como consecuencia de este gran volumen de visitantes no es muy acusado, dado que la mayor parte de los mismos se concentran en la única construcción presente en el islote, (habilitada actualmente como bar) que se sitúa frente al muelle de desembarco. Los pocos turistas que optan por visitar el islote disponen de unas sendas perfectamente señalizadas de las que no les está permitido desviarse.

La intervención antrópica continuada que ha sufrido este islote ha favorecido el desplazamiento del equilibrio de las comunidades vegetales a favor de especies de marcado carácter nitrófilo tolerantes a la salinidad en detrimento de aquéllas de la clímax o de sus etapas seriales más próximas.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Capítulo II. Los sírfidos de los ecosistemas insulares: fenología y visitas florales

1. Material y Métodos

1.1. Métodos de muestreo

De los tres medios insulares estudiados en esta memoria, únicamente ha sido posible realizar un muestreo sistemático de la sirfidofauna en la isla de Nueva Tabarca y el islote de Benidorm, puesto que tan sólo estas islas disponen de un servicio de transporte marítimo que las comunique diariamente con la costa. En estas islas, no se creyó conveniente el establecimiento de diferentes puntos de muestreo dadas sus reducidas dimensiones y homogeneidad paisajística. No obstante, cabe señalar que en la isla de Nueva Tabarca los muestreos se efectuaron principalmente en la zona no habitada, es decir en su extremo este. Las islas se muestrearon con una periodicidad quincenal, durante el periodo comprendido entre marzo del 1995 y febrero de 1996. La duración de cada una de las visitas fue de aproximadamente 3 horas, comprendidas entre las 11-12 h y las 16-17 h. Durante este periodo se recorría la isla capturando con la manga entomológica todos los sírfidos observados. Cuando los imagos fueron capturados sobre flores se anotó en el cuaderno de campo la especie vegetal de que se trataba. Con el propósito de alterar lo menos posible la sirfidofauna de estos medios y dada la facilidad con la que podían identificarse de *visu* las especies capturadas, se optó por liberar, una vez acabado el muestreo, la mayor parte de los ejemplares tras realizar un recuento de los representantes de cada una de las especies. No obstante, en todos los muestreos unos cuantos ejemplares de cada especie fueron trasladados al laboratorio para corroborar su determinación.

En el archipiélago de Columbretes los muestreos de la sirfidofauna se centraron principalmente en la isla de mayor extensión y más accesible, la isla Grossa, aunque también se han capturado algunos ejemplares en la isla Foradada. En estos medios insulares, los muestreos se realizaron principalmente durante la primavera, periodo de máxima actividad de esta familia de dípteros; concretamente en marzo y mayo de 1995, de mayo a julio de 1996, de febrero a abril de 1997 y de febrero a marzo de 1998. En consecuencia, no ha sido posible establecer la fenología de los sírfidos en

estas islas, indicándose únicamente en qué meses de los comprendidos en el periodo de muestreo se ha capturado cada una de las especies.

También se han incluido en esta memoria los sírfidos capturados en estas islas en fechas anteriores o posteriores a dichos periodos de muestreo, contribuyendo de este modo a completar el catálogo faunístico y a esclarecer, en la medida de lo posible, la fenología de algunas especies. En este sentido, cabe destacar que parte de este material se ha capturado con otra técnica de muestreo: la trampa Malaise (TOWENS, 1962). Esta trampa fue instalada por el departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales de la Universidad de Alicante en la I. de Nueva Tabarca y en la I. Grossa; en esta última isla con la debida autorización de la dirección del Parque Natural. El propósito de la colocación de estas trampas fue profundizar en el conocimiento de la entomofauna voladora de estas islas, dentro del proyecto de investigación GV-1175/93 titulado "Biodiversidad y conservación en islas de las Comunidades de Valencia y Murcia". Dada la fragilidad de los ecosistemas insulares el periodo de permanencia de éstas en el campo fue muy reducido, efectuándose una observación periódica con el fin de controlar el número de capturas. Los sírfidos capturados con esta técnica se detallan en el anexo I.

Además, con el fin de conocer si las especies de sírfidos afidófagas pueden completar su ciclo biológico en las islas estudiadas se recogieron muestras de las plantas atacadas por pulgones, depositándose en cajas de cría. Estas cajas eran posteriormente transportadas al laboratorio donde se disponían en el interior de una cámara climatizada durante 3 ó 4 días, bajo condiciones controladas de temperatura, humedad y fotoperiodo (22-17°C; 65-85% h. r.; 15 horas de luz y 9 de oscuridad). Una vez transcurrido este periodo, se procedía a la recogida y aislamiento de las larvas de sírfidos presentes en las muestras. Cada larva era alimentada de forma individualizada en el interior de una placa Petri con la misma especie de áfido sobre la que se había recolectado. De cada una de estas larvas se llevó a cabo el seguimiento diario de su ciclo biológico hasta la emergencia de los imagos.

1.2. Preparación e identificación del material

Los imagos se han preparado, etiquetado y conservado siguiendo la metodología habitualmente empleada para este tipo de insectos (STUBBS & FALK, 1993). La identificación del material se ha llevado a cabo utilizando básicamente la clave de STUBBS & FALK (1993), aunque para confirmar la identidad de algunas de las especies ha sido preciso consultar la extensa bibliografía taxonómica existente sobre esta familia de dípteros.

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

Dado que en páginas posteriores se describirá brevemente cada una de las especies capturadas, se ha creído conveniente incluir un esquema sobre la morfología externa de los imagos (Fig. 16). De este modo, se facilita la comprensión de algunos de los términos empleados en el texto.

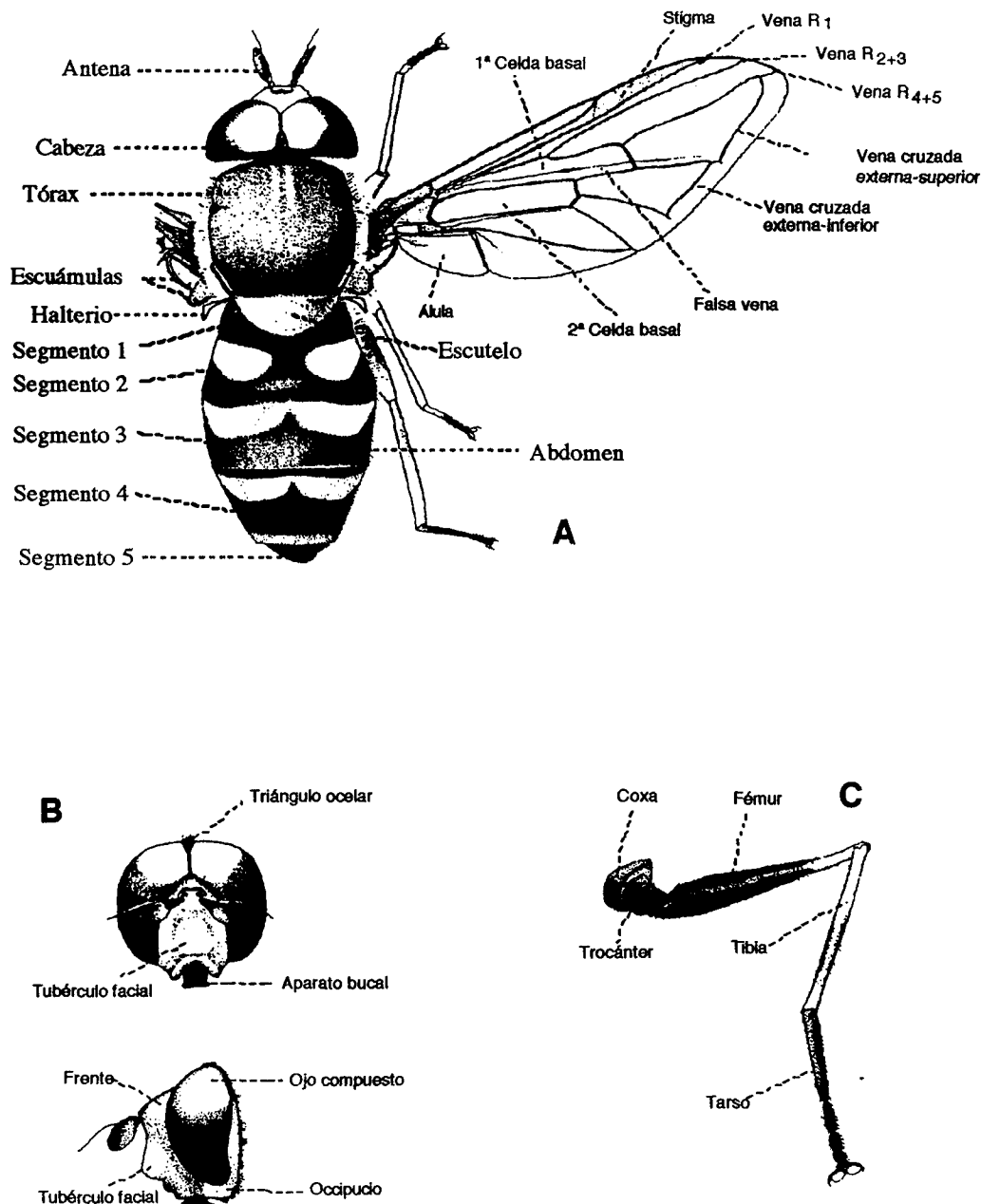


Figura 16: Morfología externa de un imago de *Syrphidae*; A. aspecto general; B. cabeza en visión frontal (arriba) y lateral (abajo); C. pata (Dibujos tomados de VAN DER GOOT, 1981).

Los ejemplares capturados se encuentran depositados en la Colección de Entomología del Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales de la Universidad de Alicante (CEUA).

2. Resultados

2.1. Catálogo de especies

Para la elaboración de este catálogo se ha seguido básicamente la nomenclatura propuesta en el catálogo Paleártico de dípteros (PECK, 1988), excepto en aquellos casos en los que ésta ha sido modificado con posterioridad (STUBBS & FALK, 1993; TORP, 1994; SPEIGHT, 1999).

Las especies de sírfidos capturadas en este trabajo se ordenan según la siguiente clasificación taxonómica:

DIPTERA

SYRPHIDAE

MILESIINAE

Eristalini

Eristalinus Rondani, 1857

E. (Lathyrrophthalmus) aeneus (Scopoli, 1763)

Eristalis Latreille, 1804

E. similis (Fallén, 1817)

E. tenax (Linnaeus, 1758)

Helophilus Meigen, 1822

H. trivittatus (Fabricius, 1805)

Eumerini

Eumerus Meigen, 1822

E. etnensis van der Goot, 1964

Milesiini

Syritta Le Peletier et Serville, 1828

S. pipiens (Linnaeus, 1758)

S. flaviventris (Macquart, 1842)

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

SYRPHINAE

Bacchini

Sphaerophoria Le peletier et Serville, 1828

S. rueppellii (Wiedemann, 1830)

S. scripta (Linnaeus, 1758)

Melanostomini

Melanostoma Schiner, 1860

M. scalare (Fabricius, 1794)

Paragini

Paragus Latreille, 1804

P. (Pandasyopthalmus) tibialis (Fallén, 1817)

P. (Paragus) quadrifasciatus Meigen, 1822

Syrphini

Chrysotoxum Meigen, 1803

C. intermedium Meigen, 1822

Episyrphus Matsumura et Adachi, 1917

E. balteatus (De Geer, 1776)

Eupeodes Osten Saken, 1877

E. corollae (Fabricius, 1794)

Meliscaeva Frey, 1946

M. auricollis (Meigen, 1822)

Scaeva Fabricius, 1805

S. mecogramma (Bigot, 1860)

S. pyrastris (Linnaeus, 1758)

S. albomaculata (Macquart, 1842)

SUBFAMILIA MILESIINAE

Tribu Eristalini

***Eristalinus (Lathyrophthalmus) aeneus* (Scopoli, 1763)**

Descripción y antecedentes

Esta especie es muy similar a *Eristalinus sepulchralis* (Linnaeus, 1758) de la que se diferencia, por su coloración verde metálica y por la forma en la que se dispone la setosidad ocular, ya que tan sólo recubre la parte superior del ojo (STUBBS & FALK, 1993). La genitalia masculina ha sido descrita por VAN DER GOOT (1981). En lo referente a los estadios preimaginales, se conoce únicamente la descripción de la larva (DIXON, 1960; HARTLEY, 1961).

Se trata de una especie eminentemente costera en los países del norte de Europa (Gran Bretaña, Dinamarca), pero esta tendencia se va disipando conforme nos acercamos al centro y sur de Europa, en donde presenta una distribución mucho más homogénea (SPEIGHT, 1999). Un caso claro de transición lo constituye Bélgica, en donde coexisten poblaciones de *E. aeneus* ligadas al ámbito costero con poblaciones propias del interior (VERLINDEN & DECLEER, 1987; STUBBS & FALK, 1993; TORP, 1994). De hecho en la Península Ibérica, esta especie ha sido citada, entre otras localidades, de Ávila y Madrid, provincias con un marcado carácter continental. Respecto al periodo de actividad, cabe destacar que es muy similar en todos los países europeos, extendiéndose desde finales de marzo a octubre, con un máximo poblacional en la Península Ibérica durante los meses estivales (MARCOS-GARCÍA, 1985a; PEREZ-BAÑÓN, 1995; SPEIGHT, 1999).

En cuanto a la biología larvaria, destacar que la larva de *E. aeneus* se ha encontrado en las algas en estado de putrefacción acumuladas en la orilla de las salinas, así como en el estiércol y en las aguas residuales producidas en las granjas (ROTHERAY, 1993; SPEIGHT, 1999).

Distribución geográfica: es una especie subcosmopolita, conocida de todas las regiones del mundo, con la excepción de la región Neotropical y la Antártida (SPEIGHT, 1999).

Fenología

A pesar de la aparente asociación de *E. aeneus* con las áreas costeras, únicamente se han capturado ejemplares de esta especie en la isla de Nueva Tabarca.

La presencia de *E. aeneus* en este medio insular fue muy puntual, capturándose tan sólo dos imagos durante febrero y marzo, coincidiendo, por tanto, con el inicio de su periodo de actividad indicado por PEREZ-BAÑÓN (1995) en el sureste ibérico.

Eristalis similis (Fallén, 1817)

Descripción y antecedentes

Hasta la revisión realizada por NIELSEN (1995), esta especie se venía denominando como *E. pratorum* Meigen 1822. En este trabajo, dicho autor tras estudiar el material tipo de *E. similis* (Fallén, 1817) y *E. pratorum* Meigen, 1822, concluye que ambos nombres se refieren al mismo taxon. Por tanto, el nombre correcto de esta especie es *E. similis* (Fallén, 1817), al ser *E. pratorum* un sinónimo más reciente.

E. similis es una especie muy similar a *E. tenax* y *E. pertinax*. De la primera se diferencia por su arista plumosa y de la segunda por la coloración negruzca de, al menos, los dos últimos tarsómeros del primer y segundo par de patas (SPEIGHT & LUCAS, 1992). La genitalia masculina ha sido estudiada por diversos autores (KANERVO, 1938; SPEIGHT, 1988), sin embargo los estadios preimaginales no han sido descritos.

Esta especie migradora presenta una alta afinidad por las formaciones boscosas, siendo muy abundante tanto en los bosques caducifolios centroeuropeos como en los bosques mediterráneos (TORP, 1994; SPEIGHT, 1999). En cuanto al comportamiento de los imagos, cabe destacar que ambos sexos vuelan y se posan sobre troncos expuestos al sol, donde posiblemente realicen su termorregulación. Además es muy frecuente encontrar a las hembras volando en los alrededores de las zonas de puesta, como son charcas, fangos húmedos, etc. (SPEIGHT & LUCAS, 1992). El periodo de actividad de los imagos se extiende desde principios de primavera a mediados de verano en el centro y norte de Europa, pero en la Península Ibérica se prolonga hasta mediados de otoño (MARCOS-GARCÍA, 1985a; PÉREZ-BAÑÓN, 1995).

Distribución geográfica: desde Noruega y Finlandia hasta la cuenca Mediterránea, el norte de África y Turquía; desde Gran Bretaña y el norte de Francia a través de Europa Central hasta las regiones Europeas de la antigua URRS y Asia (SPEIGHT & LUCAS, 1992).

Fenología y visitas florales

Únicamente se han capturado ejemplares de *E. similis* en el archipiélago de Columbretes. Estas capturas tuvieron lugar durante el final de la primavera, coincidiendo, por tanto, con el máximo poblacional de esta especie (MARCOS-GARCÍA, 1985a).

Las flores visitadas por los imagos de esta especie fueron las de *Sonchus tenerrimus*, *Phagnalon saxatile* (L.) Cass., *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*, *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*, *Suaeda vera*, *Chenopodium murale* y *Erodium chium*.

Eristalis tenax (Linnaeus, 1758)

Descripción y antecedentes

Los imagos de esta especie son fácilmente identificables debido a la ancha franja negra del epistoma y a la característica disposición de la setosidad ocular, formando dos bandas longitudinales de contorno fusiforme. Se conocen tanto la descripción de la genitalia masculina (KANERVO, 1938) como la de la larva (DIXON, 1960; HARTLEY, 1961).

Se trata de una especie ubicua, especialmente abundante en los ambientes antropizados tales como campos de cultivo, caminos, etc. El periodo de actividad de sus imagos es largo, prolongándose desde comienzos de la primavera hasta finales del otoño (CAMPAN & CAMPAN, 1979; MARCOS-GARCÍA, 1985a). Durante el invierno ambos sexos permanecen en estado de quiescencia, siendo sus imagos unos de los primeros en comenzar su actividad al principio de la primavera (SPEIGHT, 1999). Los patrones de coloración de esta especie son un claro ejemplo de mimetismo batesiano con *Apis mellifera* (HEAL, 1982). Sin embargo, otros autores sugieren que algunos de los rasgos morfológicos que asemejan a *E. tenax* con este árido, concretamente las fuertes setas de los márgenes de las patas posteriores, han sido desarrollados en ambos insectos como adaptaciones para la recolección del polen, independientemente del modelo mimético (HOLLOWAY, 1976). Ésta y otras adaptaciones hacen de este sírfido un buen agente polinizador (FERRAZZI & MARLATTO, 1990; KEVAN *et al.*, 1990). *E. tenax* es una especie migradora, de la que se han capturado un gran número de ejemplares en los pasos alpinos (AUBERT *et al.*, 1976). Cabe destacar también el comportamiento territorial de sus machos, que

defienden agresivamente su territorio ante la llegada no sólo de otros machos, sino también de otros intrusos tales como himenópteros, lepidópteros y otros insectos (WELLINGTON & FITZPATRICK, 1981).

Las larvas de esta especie se desarrollan sobre una gran variedad de restos orgánicos en descomposición, preferentemente en estado líquido o semilíquido (ROTHERAY, 1993). Este hecho explica que varios autores hayan observado la presencia de hembras sobre los montones de estiércol donde probablemente realizan la puesta (MARCOS-GARCÍA, 1984; ROTHERAY, 1993). Por último, cabe señalar que *E. tenax* es uno de los pocos representantes de la familia *Syrphidae* capaces de ocasionar una enfermedad en el ser humano, la miasis gástrica, como consecuencia de la ingestión de aguas contaminadas con sus larvas (BACIGALUPO *et al.*, 1941; KUN *et al.*, 1998).

Distribución geográfica: especie cosmopolita, conocida de todas las regiones del mundo con la excepción de la Antártida (SPEIGHT, 1999).

Fenología y visitas florales

Los datos obtenidos acerca de la distribución anual de esta especie, indican que los imagos de *E. tenax* hacen su aparición en la isla de Nueva Tabarca y en el islote de Benidorm, en los primeros días de buen tiempo del final del invierno, teniendo su máximo poblacional a mediados de la primavera (Fig. 17). Tras un brusco descenso del número de imagos durante los meses estivales, se produce una reaparición de éstos a principios del otoño, si bien en menor número, para finalmente desaparecer a mediados de dicha estación, confirmándose así los resultados de MARCOS-GARCÍA (1985) en las zonas montañosas del centro de España. En el archipiélago de Columbretes se han capturado ejemplares de esta especie desde finales del invierno hasta comienzos del periodo estival.

En la figura 18 se observa que más del 75% de las capturas de *E. tenax* se llevaron a cabo sobre las flores de *Sonchus tenerrimus* y *Phagnalon saxatile*. Estos resultados confirman la preferencia de los imagos de esta especie por las flores e inflorescencias de color amarillo (KUGLER, 1950). Otras de las plantas visitadas por *E. tenax* en el archipiélago de Columbretes fueron *Medicago citrina*, *Daucus*

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

gingidium subsp. *commutatus*, *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*, *Suaeda vera*, *Chenopodium murale* y *Erodium chium*.

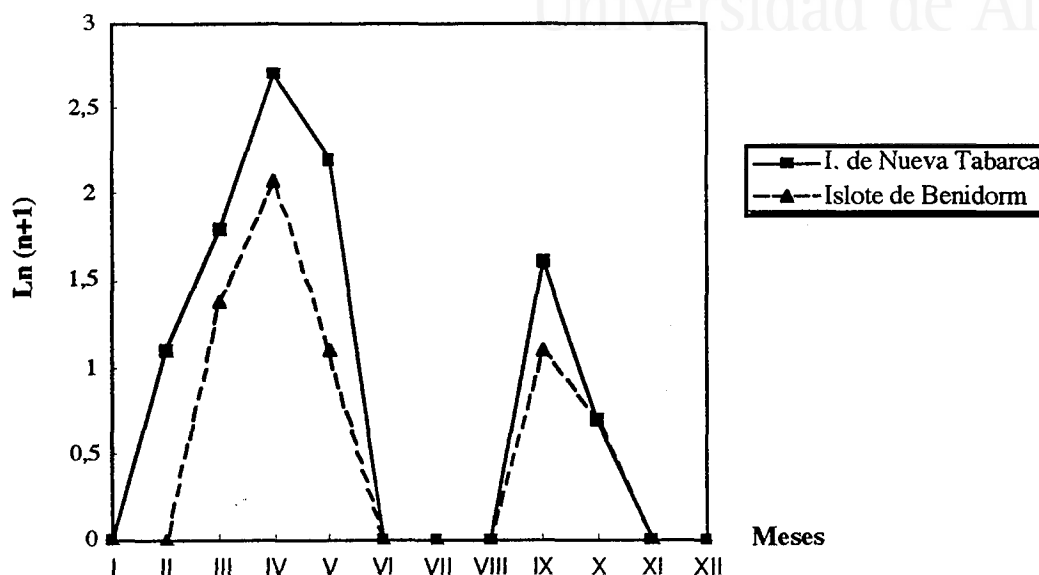


Figura 17: Fenología de *E. tenax* en las islas de la costa de Alicante.

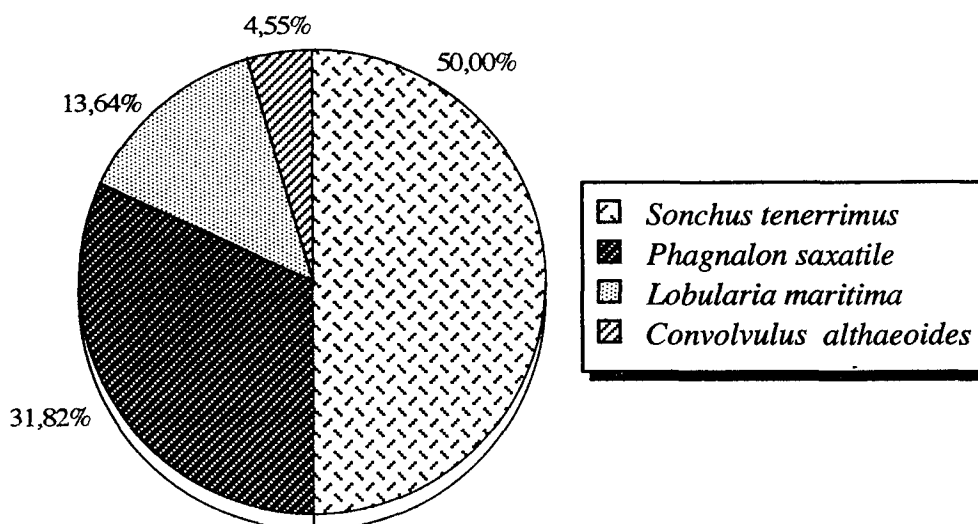


Figura 18: Porcentajes de captura de *Eristalis tenax* sobre diferentes especies vegetales en las islas de la costa de Alicante.

***Helophilus trivittatus* (Fabricius, 1805)**

Descripción y antecedentes

Esta especie aparece en el catálogo de los sírfidos Paleárticos de PECK (1988) como *H. parallelus* (Harris, 1776). No obstante, VAN DER GOOT (1986), tras un estudio exhaustivo de la descripción que HARRIS (1776) hace de *Musca parallela*, considera que esta especie no es idéntica a *Helophilus trivittatus*, y por tanto, no se la puede considerar como un sinónimo suyo.

Los rasgos que caracterizan a los imagos de esta especie son la franja amarillenta libre de pruinosidad que recorre el epistoma desde las antenas a la boca y la coloración gris-amarillenta de los tarsos y tibiae del primer y segundo par de patas (SPEIGHT, 1988).

En cuanto a su biología cabe destacar que se trata de una especie migradora que presenta cierta afinidad por los ambientes húmedos tales como pantanos, llanuras de inundación, áreas costeras, estuarios, dunas, etc. No obstante, también ha sido capturada, aunque en menor medida, en jardines, bosques, brezales, etc. (NIELSEN, 1966; SPEIGHT & NASH, 1993; TORP, 1994). El periodo de actividad de sus imagos se extiende desde mayo a octubre, con un máximo poblacional en el mes de agosto (STUBBS & FALK, 1993). Con respecto a su biología larvaria, sus larvas se han encontrado sobre barro líquido con un alto contenido orgánico, principalmente de excrementos animales y restos vegetales en avanzado estado de descomposición (SPEIGHT, 1999). No obstante, sus estadios preimaginales no han sido descritos hasta el momento.

Distribución geográfica: desde la zona meridional del noroeste de Europa al Mediterráneo y desde el oeste de Gran Bretaña a través de Eurasia hasta la costa del Pacífico, incluyendo Irán y Afganistán (SPEIGHT, 1999).

Fenología

Los dos únicos ejemplares estudiados de *Helophilus trivittatus* se capturaron en la I. Grossa durante el mes de junio, posados sobre *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*.

Tribu Eumerini

***Eumerus etnensis* van der Goot, 1964**

Descripción y antecedentes

Inicialmente identificamos los ejemplares de esta especie como *E. purpurariae* Báez, 1982, determinación que fue corroborada por el autor de dicha especie tras estudiar el material. Recientemente, el Dr. M. Speight después de estudiar nuestros ejemplares y compararlo con los tipos de *E. etnensis* van der Goot 1964 considera que se trata del mismo taxon, por lo que hemos decidido incluirlo en esta memoria con ese nombre (SPEIGHT, 1999). Anteriormente, SPEIGHT *et al.* (1998) sinonimizaron *E. etnensis* con *E. nigrostriatus* Lambeck 1973, especie esta última descrita del monte Etna (Sicilia) al igual que *E. etnensis*.

Entre los pocos datos que se conocían sobre la biología de esta especie cabe destacar que sus imagos se han hallado en bosques abiertos de castaños (VAN DER GOOT, 1964), así como en localidades densamente pobladas de cactáceas del género *Opuntia* (LAMBECK, 1973; PÉREZ-BAÑÓN & MARCOS-GARCÍA, 1998).

Los estadios preimaginales de *E. etnensis* han sido descritos por PÉREZ-BAÑÓN & MARCOS-GARCÍA (1998) con material procedente de las islas de Nueva Tabarca y Benidorm, incluyéndose estos datos y el ciclo biológico de esta especie en el capítulo III de esta memoria.

Distribución geográfica: Portugal, España, sur de Francia, Sicilia e Islas Canarias (SPEIGHT, 1999).

Fenología y visitas florales

E. etnensis es junto con *Syrpitta pipiens* uno de los sírfidos más abundantes en los medios insulares de la costa de Alicante. Los imagos están presentes en estas islas durante todo el año, si bien puede existir un periodo de inactividad coincidiendo con los días más fríos del invierno y los más calurosos del verano (Fig. 19). En consecuencia *E. etnensis* presenta dos máximos poblacionales, uno primavera y otro de menor entidad a principios del otoño.

Respecto a su biología, cabe señalar que en estos medios insulares el ciclo biológico de *E. etnensis* está ligado a la cactácea *Opuntia maxima*, como se describe con más detalle en el capítulo III de la presente memoria.

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

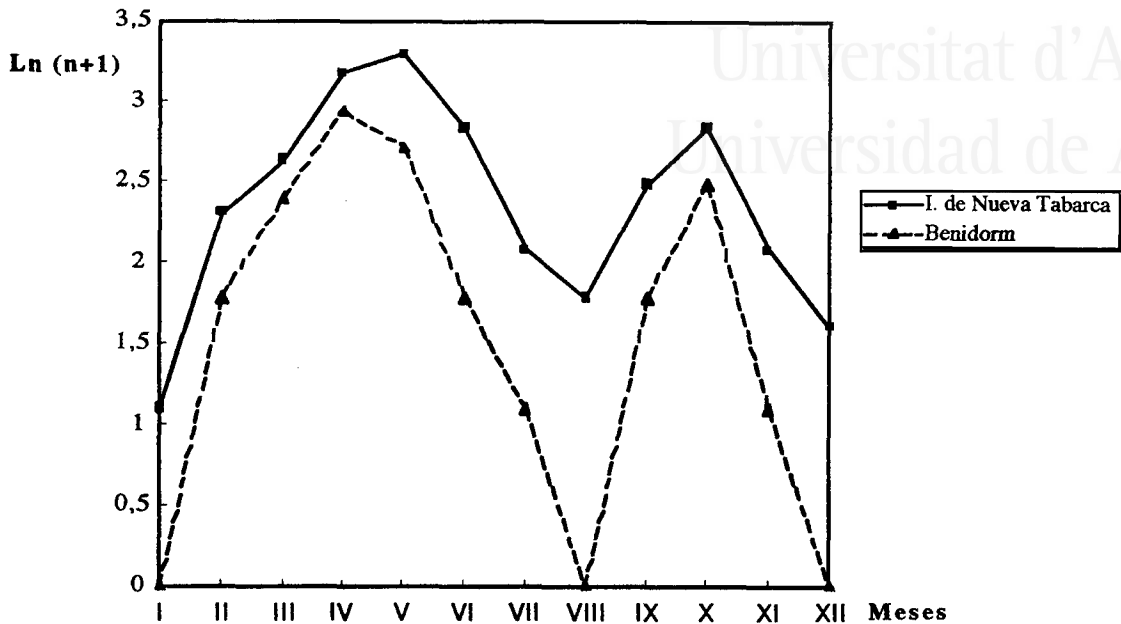


Figura 19: Fenología de *E. etnensis* en las islas de la costa de Alicante

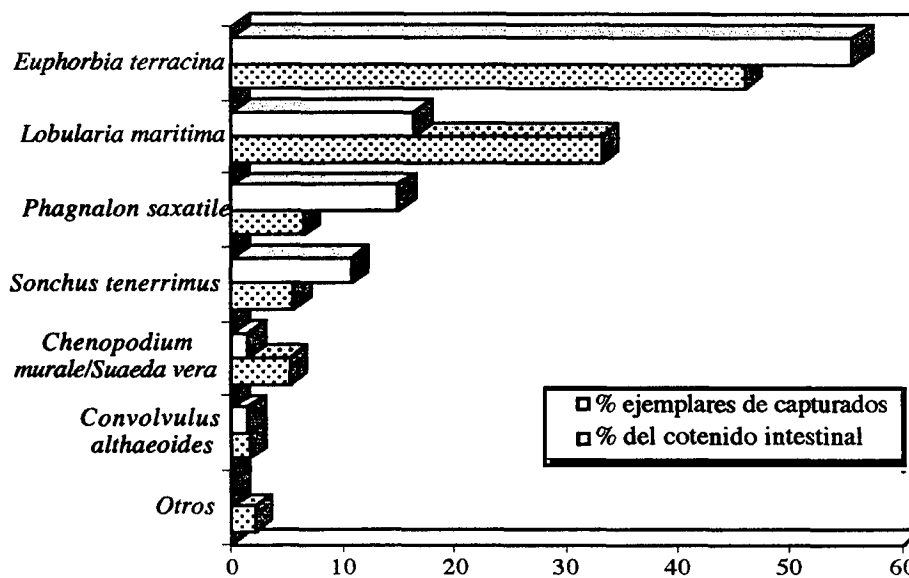


Figura 20. Relación entre el porcentaje de visitas de los imagos de *E. etnensis* a distintas especies vegetales y la proporción de los diferentes tipos de pólenes encontrados en el aparato digestivo de los imagos.

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

De los datos obtenidos sobre las visitas florales (Fig. 20) se puede concluir que los imagos de *E. etnensis* frecuentan una amplia variedad de flores de diferentes morfologías y colores. No obstante, son con diferencia las flores de *Euphorbia terracina* sobre las que se han capturado un mayor número de imagos (56%), seguidas de las de *Lobularia maritima* subsp. *maritima*, *Phagnalon saxatile* y *Sonchus tenerrimus* con unos porcentajes similares (Fig. 20). Con el fin de determinar en qué medida los datos sobre las visitas florales reflejan la dieta polínica de esta especie, se ha analizado el contenido del sistema digestivo de 30 ejemplares (metodología capítulo IV; Pag. 215). Estos análisis ponen de manifiesto que los datos sobre las visitas florales muestran una gran correspondencia con la dieta polínica de los imagos (Fig. 19). Por último, indicar que no se han observado diferencias en la dieta en función del sexo de los imagos.

Tribu Milesiini

Syritta flaviventris (Macquart, 1842)

Descripción y antecedentes

S. flaviventris se separa fácilmente de su congénere *S. pipiens* gracias al tubérculo que presenta en la base de los fémures posteriores (SEGUY, 1961).

Esta especie está ligada preferentemente a zonas húmedas tales como lagunas costeras, charcas estacionales, ciénagas, etc. (SPEIGHT, 1999). La actividad de vuelo de los adultos se prolonga desde abril a octubre, con dos máximos poblacionales: uno en primavera (mayo) y otro a principios de otoño. Entre los pocos datos que se conocen sobre su biología, cabe destacar el vuelo bajo de los imagos entre la vegetación que aparece en la orilla del agua (SPEIGHT, 1999).

Los estadios preimaginales (larva y pupa) de esta especie han sido descritos por PÉREZ-BAÑÓN & MARCOS-GARCÍA (en prensa) con material procedente de Nueva Tabarca y el cabo de las Huertas (Alicante), incluyéndose la descripción completa junto con los primeros datos sobre su biología larvaria en el capítulo III de esta memoria.

Distribución geográfica: Portugal, cuenca Mediterránea y países del este de la región Afrotropical. Además, se ha citado en varios países de la región Neotropical (Brasil, Argentina y Chile) y en algunas islas situadas en el este de Oceanía; no

obstante es muy probable que en estas áreas *S. flaviventris* haya sido introducida como consecuencia de actividades antrópicas (SPEIGHT, 1999).

Fenología y biología

S. flaviventris es una especie muy poco frecuente en los medios insulares estudiados, estando sólo representada en la isla de Nueva Tabarca. Debido al escaso número de ejemplares capturados, ha sido imposible establecer su fenología; no obstante, cabe destacar que el periodo de actividad de los imagos parece iniciarse a finales del mes de febrero, lo que supone un ligero adelanto con respecto al señalado por SPEIGHT (1999).

En cuanto a su biología, cabe señalar que esta especie completa su ciclo biológico en la I. de Nueva Tabarca, desarrollándose sus larvas sobre los cladodios en avanzado estado de descomposición de *Opuntia maxima*, como se describe más extensamente en el capítulo III de esta memoria.

Syritta pipiens (Linnaeus, 1758)

Descripción y antecedentes

En condiciones naturales, *S. pipiens* está ligada a ambientes acuáticos como pantanos, marismas, etc., pero como resultado de su gran éxito en la colonización de los medios alterados por el hombre sus preferencias naturales son ahora menos evidentes (SPEIGHT & LUCAS, 1992). Los imagos se caracterizan por sus vuelos bajos entre la vegetación herbácea, no sobrepasando el metro de altura y posándose con frecuencia sobre las plantas (SPEIGHT & LUCAS, 1992). El periodo de vuelo de *S. pipiens* se extiende desde primavera a mediados del otoño, con un máximo poblacional entre mediados y finales de la estación estival (NIELSEN, 1972; MARCOS-GARCÍA, 1985a; ISIDRO, 1995; PEREZ-BAÑÓN, 1995).

Respecto a la biología larvaria, cabe señalar que sus larvas se desarrollan sobre acúmulos húmedos de materia orgánica en descomposición como compost, estiércol, ensilaje, etc. (ROTHERAY, 1993). Los estadios preimaginales de esta especie han sido descritos por varios autores (METCALF, 1916; HODSON, 1931; JOHANSEN, 1935; HEISS, 1938; HARTLEY, 1961)

Distribución geográfica: Cosmopolita (SPEIGHT & LUCAS, 1992).

Fenología y visitas florales

La presencia de los imagos de *S. pipiens* en las islas del litoral alicantino se extiende a lo largo de todo el año (Fig. 21), no apreciándose apenas diferencias en las fenologías obtenidas en los dos medios insulares estudiados. Del periodo de actividad de vuelo obtenido, cabe destacar el acusado descenso en el número de imagos que se produce durante el invierno. No obstante, a diferencia de los resultados obtenidos en otros puntos de la Península Ibérica (MARCOS-GRACÍA, 1985; ISIDRO, 1995; PÉREZ-BAÑÓN, 1995), algunos representantes de ambos sexos permanecen activos durante el periodo invernal. Actividad, que sin duda se ve favorecida por la benignidad del clima en estos medios insulares.

En la isla Grossa (I. Columbretes) también se han observado algunos ejemplares de esta especie durante la primavera posados sobre *Sonchus tenerrimus* y *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*, así como volando en los alrededores de la pequeña planta de compostaje presente en la isla. La presencia de los imagos sobre estos acúmulos de materia orgánica en descomposición obedece probablemente a que es allí donde se desarrollan sus estadios preimaginales en este archipiélago.

Las flores más visitadas por los imagos de *S. pipiens* en las islas de las costas alicantinas han sido las de *Euphorbia terracina* y *Phagnalon saxatile*, sobre las que se han recogido el 90% de los ejemplares que se hallaban sobre las flores en el momento de su captura (Fig. 22).

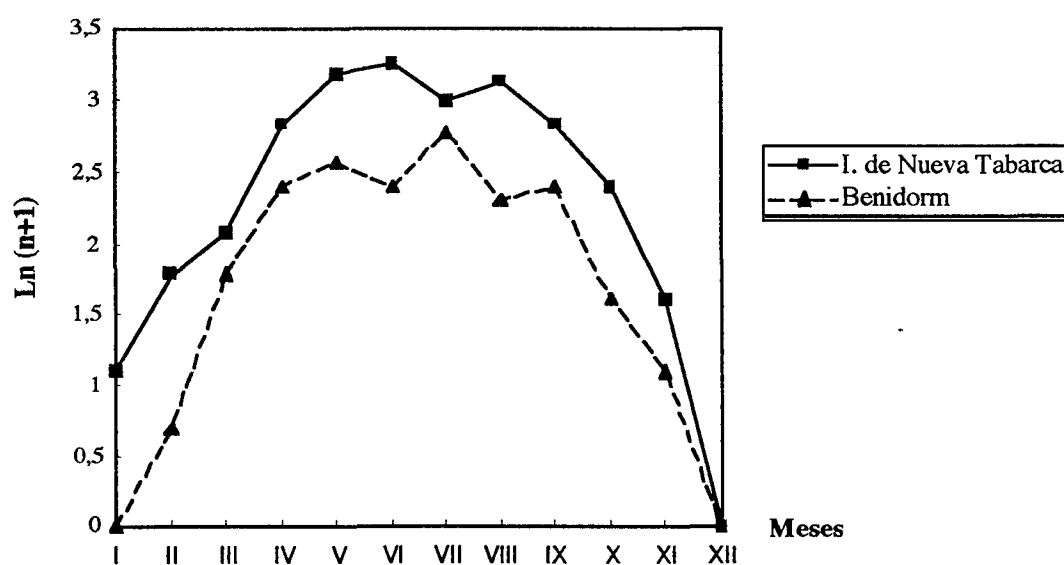


Figura 21: Fenología de *S. pipiens* en las islas de la costa de Alicante

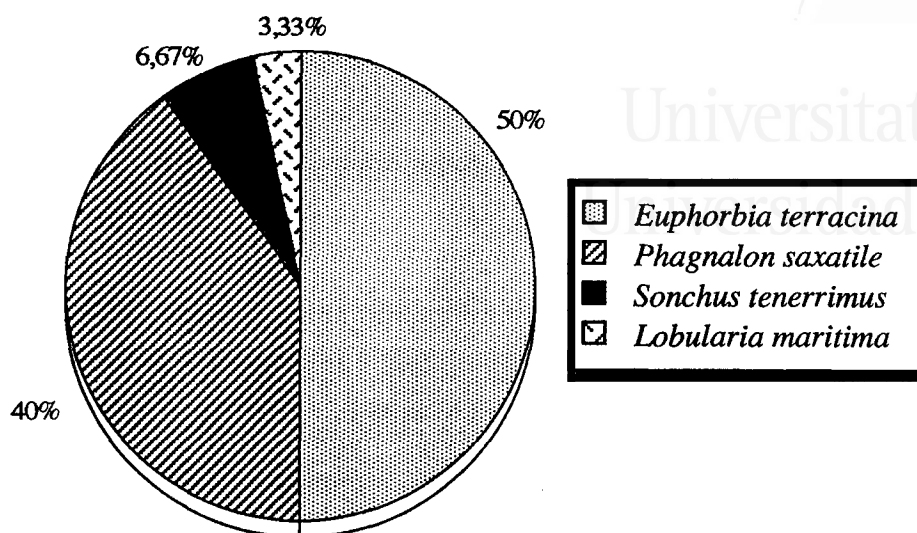


Figura 22: Porcentajes de captura de *S. pipiens* sobre diferentes especies vegetales en las islas de la costa de Alicante.

SUBFAMILIA SYRPHINAE

Tribu Bacchini

Sphaerophoria rueppellii (Wiedemann, 1830)

Descripción y antecedentes

La identificación de esta especie es sencilla gracias a la presencia en los laterales del dorso torácico de una banda amarilla, que queda interrumpida a la altura de la base del ala, y a la coloración generalmente amarilla de las antenas (STUBBS & FALK, 1993). No obstante, en el caso de los machos es conveniente comprobar su determinación con un estudio detallado de su genitalia, que ha sido descrita por varios autores (SKUFJIN, 1980; SIMIC, 1982; GOELDLIN DE TIEFENAU, 1991). De los estadios preimaginales, solamente se conoce la descripción de la larva (BHATIA, 1939; DUSEK & LASKA, 1961; BANKOWSKA, 1964).

Esta especie está ligada principalmente a espacios abiertos, siendo también abundante en la vegetación herbácea próxima a los cursos de agua (SPEIGHT, 1999). Entre los pocos datos que se conocen acerca de su biología, cabe destacar el típico vuelo de los imagos entre las plantas herbáceas, siempre muy cerca del suelo. La fenología de los imagos se extiende desde mayo hasta agosto (DACCORDI, 1979;

MARCOS-GARCÍA, 1985b). *S. rueppellii* es una especie polivoltina que presenta al menos 3 generaciones durante su periodo de actividad (ROJO, 1995). A pesar de tratarse de una especie polífaga, existe una clara tendencia en sus hembras a seleccionar colonias de áfidos deformadores foliares o situadas sobre cultivos arbustivos (ROJO, 1995).

Distribución geográfica: desde el sureste de Noruega y sur Suecia hasta el norte de África e Islas Canarias; desde Irlanda a través de la mayor parte de la región Paleártica hasta las costas asiáticas del Pacífico; región Afrotropical (SPEIGHT 1999; DIRICKX, 1998).

Fenología y visitas florales

La práctica totalidad de los imagos de esta especie se han capturado en el islote de Benidorm. En este islote la fenología de *S. rueppellii* es similar a la observada por ROJO (1995) en los campos de cultivo de la provincia de Alicante (Fig. 23). Estos resultados confirman que el periodo de actividad de vuelo de esta especie se inicia en el sudeste ibérico a finales de marzo, lo que supone un ligero adelanto con respecto a la fecha del inicio de actividad detectada por MARCOS-GARCÍA (1985b) en las zonas montañosas del centro de España. En la isla de Nueva Tabarca tan sólo se ha capturado un ejemplar de esta especie, en el mes de abril. *S. rueppellii* también está presente en las islas Columbretes durante los meses de mayo y junio.

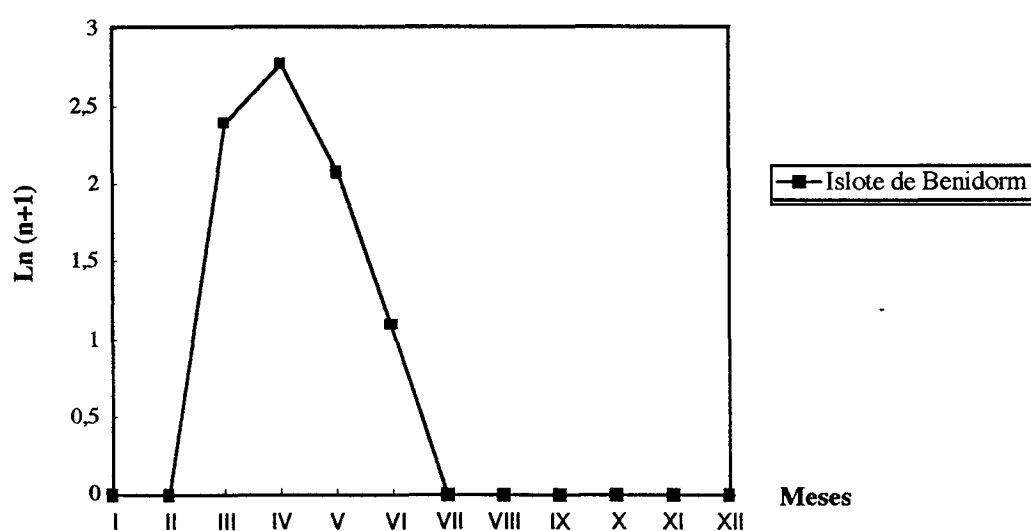


Figura 23: Fenología de *S. rueppellii* en las islas de la costa de Alicante.

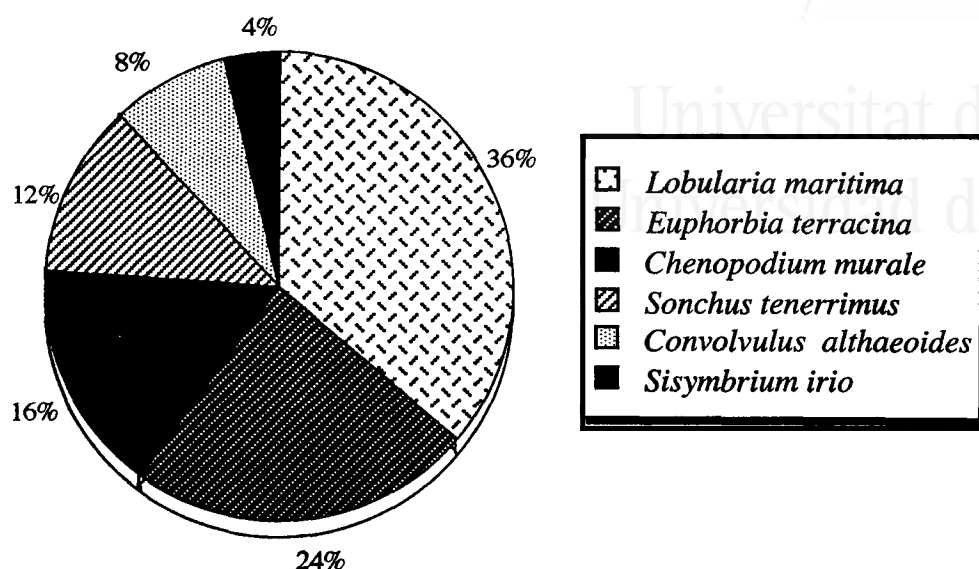


Figura 24: Porcentajes de captura de *S. rueppellii* sobre diferentes especies vegetales en las islas de la costa de Alicante.

En cuanto a las visitas florales de *S. rueppellii* debe indicarse que las flores más visitadas por esta especie fueron las de *Lobularia maritima* subsp. *maritima*, *Euphorbia terracina*, *Chenopodium murale* y *Sonchus tenerrimus* (Fig. 24).

Sphaerophoria scripta (Linnaeus, 1758)

Descripción y antecedentes

La determinación de los machos de esta especie es prácticamente instantánea, dada la gran longitud de su abdomen, que se extiende más allá del extremo final de las alas. Las hembras son muy parecidas a las del grupo *menthastri*, de las que se diferencian por la presencia de una amplia zona carente de setas cerca de la base de los fémures del tercer par de patas. Además ambos sexos presentan la banda amarilla de los laterales del dorso torácico completa, es decir, extendiéndose desde las callosidades humerales al escudete (STUBBS & FALK, 1993). Se conoce tanto la descripción de la genitalia masculina (SIMIC, 1982) como la de los estadios preimaginales: huevo (CHANDLER, 1968a; KULA, 1988) y larva (BHATIA, 1939; BANKOWSKA, 1964; GOEDLIN DE TIEFENAU, 1974).

S. scripta es probablemente una de las especies más abundante y más ampliamente distribuida en toda la Península Ibérica. Esta especie propia de zonas

abiertas, se localiza preferentemente entre la vegetación herbácea, siempre muy próxima al suelo. Este tipo de comportamiento facilita la captura de sus ejemplares mediante sucesivos "barridos" de la vegetación. El periodo de actividad de sus imagos se extiende en la Península Ibérica desde principios de primavera a finales de otoño (MARCOS-GARCÍA, 1985b; PÉREZ-BAÑÓN, 1995; ROJO, 1995). Esta especie polivoltina pasa la estación invernal en estado de larva, sin que se observe diapausa en éstas (LYON, 1965; GOEDLIN DE TIEFENAU, 1974). Ampliamente conocido es el carácter migrador de *S. scripta* de la que se han llegado a capturar más de 150.000 ejemplares en pasos alpinos situados a más de 2000 metros de altura (AUBERT *et al.*, 1976).

Las larvas son polífagas y depredan a varias especies de áfidos plaga de cultivos hortícolas y de cereales (DEAN, 1974; LASKA, 1984; LAPCHIN *et al.*, 1987; ROJO, 1995)

Distribución geográfica: Región Holártica y Oriental (PECK, 1982).

Fenología y visitas florales

A pesar de tratarse de una de las especies de sírfidos más comunes y ampliamente distribuidas, únicamente se capturaron ejemplares suficientes para poder establecer su periodo de actividad en la isla de Nueva Tabarca. En este medio insular, la fenología de *S. scripta* se extiende desde febrero hasta noviembre, exceptuando los meses más cálidos del verano (Fig. 25). La desaparición de los imagos durante julio y agosto no ha sido detectada en otras zonas de Península Ibérica (MARCOS-GARCÍA, 1985). En consecuencia, es posible que esta acusada reducción obedezca a las extremas condiciones climáticas que padece la isla de Nueva Tabarca durante esta época del año. De hecho, PÉREZ-BAÑÓN (1995) ya observó en la Sierra del Negrete (Valencia) una disminución, aunque no tan acusada, en las poblaciones de esta especie durante los meses más rigurosos del verano.

En el archipiélago de Columbretes se ha detectado la presencia de esta especie durante la primavera.

Respecto a las visitas florales, la mayor parte de los ejemplares se han capturado sobre *Euphorbia terracina*, *Lobularia maritima* subsp. *maritima* y *Sonchus tenerrimus* (Fig. 26). En el archipiélago de Columbretes se han capturado además sobre las flores de *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*, *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*, *Suaeda vera*, *Phragmalon saxatile* y *Erodium chium*.

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

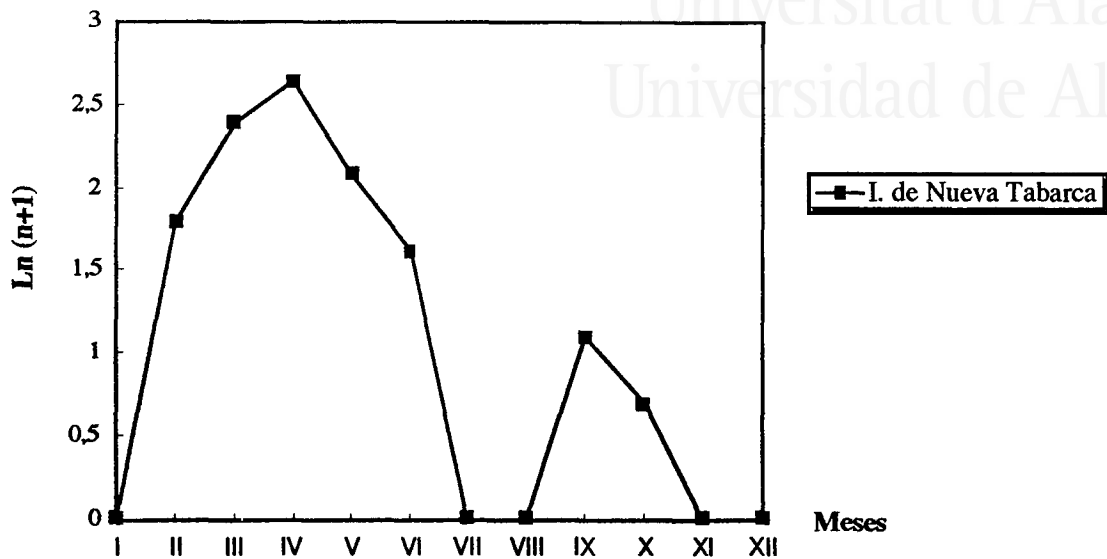


Figura 25: Fenología de *S. scripta* en las islas de la costa de Alicante

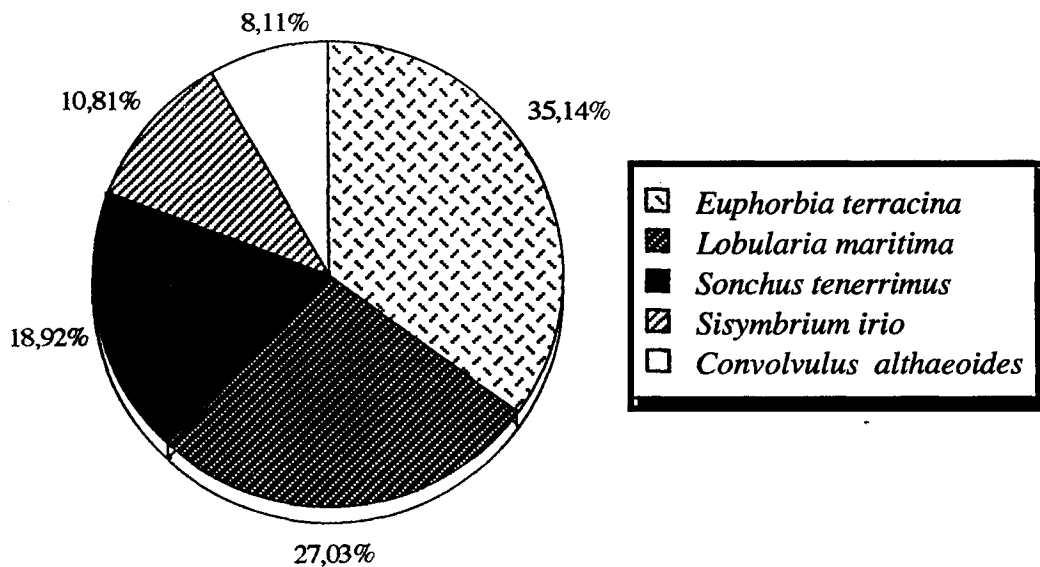


Figura 26: Porcentajes de captura de *S. scripta* sobre diferentes especies vegetales en las islas de la costa de Alicante.

Tribu Melanostomini

***Melanostoma scalare* (Fabricius, 1794)**

Descripción y antecedentes

Los imagos de *M. scalare* muestran una clara afinidad por las zonas boscosas, aunque también son muy abundantes en medios antropizados como jardines, campos de cultivo, plantaciones de coníferas, etc. (SPEIGHT, 1999). La actividad de vuelo de los imagos se extiende de marzo a septiembre. Entre los pocos datos que se conocen sobre la biología de esta especie cabe destacar su carácter no migrador y su preferencia por las zonas de altitud no muy elevada (GOELDLIN DE TIEFENAU, 1974; STUBBS & FALK, 1993). En cuanto a su biología larvaria, al igual que sus congéneres esta especie pertenece al grupo de sírfidos afidófagos denominados “fitoatóxicos”, es decir, aquellos en los que el estímulo para la ovoposición no son las colonias de áfidos, sino determinadas características de las plantas (CHANDLER, 1968b). La larva de esta especie ha sido descrita por DUSEK & LASKA (1959).

Distribución geográfica: región Paleártica y región Oriental hasta Nueva Guinea (SPEIGHT & LUCAS, 1992).

Fenología

Únicamente se ha capturado un ejemplar de esta especie en la isla de Nueva Tabarca, durante el mes de marzo.

Tribu Paragini

***Paragus (Pandasyophthalmus) tibialis* (Fallén, 1817)**

Descripción y antecedentes

Desde el punto de vista de la morfología externa, esta especie es prácticamente idéntica a *P. haemorrhous*, lo que ha conducido a una gran cantidad de equívocos y diagnósticos erróneos en el pasado. Sin embargo, es fácilmente distinguible de su congénere debido al gran tamaño de los parámetros de la genitalia masculina (GOELDLIN DE TIEFENAU, 1976). No obstante, en la actualidad no se conocen

rasgos fiables que permitan la identificación de las hembras de ambas especies (STUBBS & FALK, 1993).

Se conocen muy pocos datos acerca de la biología de esta especie. En general, se considera que sus imagos son menos frecuentes y con mayores restricciones en su distribución geográfica que *P. haemorrhous* (STUBBS & FALK, 1993). Aunque es frecuente hallar a los imagos de estas dos especies volando juntos (SPEIGHT & LUCAS, 1992), en determinadas áreas se aprecia una clara preferencia de hábitats entre los imagos de ambas especies (TORP, 1994). El periodo de actividad observado se extiende desde mayo a octubre, con un máximo poblacional al inicio del verano (MARCOS-GARCÍA, 1985b; PÉREZ-BAÑÓN, 1995).

Distribución geográfica: Región Paleártica y Oriental (SPEIGHT, 1999).

Fenología

Los cuatro únicos representantes de *P. tibialis* se capturaron en la isla de Nueva Tabarca en el mes de junio, coincidiendo, por tanto, con el máximo poblacional de esta especie.

Paragus (Paragus) quadrifasciatus Meigen, 1822

Descripción y antecedentes

Los imagos de este especie se separan fácilmente del resto de sus congéneres gracias a la peculiar estructura genital de los machos y a la típica morfología externa de las hembras, que presentan sobre el VII terguito abdominal una doble protuberancia (GOELDLIN DE TIEFENAU, 1976). En cuanto a los estadios preimaginales existe únicamente la descripción de la pupa (GOELDLIN DE TIEFENAU, 1974).

Al igual que otros representantes de este género, los imagos de *P. quadrifasciatus* muestran una clara preferencia por los ambientes cálidos y secos, volando entre la vegetación herbácea próxima al suelo. SEGUY (1961) propone una fenología bimodal para esta especie, con un primer periodo de actividad de los imagos desde abril a julio y otro a principios de otoño. Sin embargo, MARCOS-GARCÍA (1985) observa una restricción en dicho periodo (desde julio a septiembre) para las zonas montañosas del centro de España.

Distribución geográfica: Europa meridional, Japón y Corea (OKUNO, 1967; GOELDLIN DE TIEFENAU, 1976).

Fenología

P. quadrifasciatus es una especie muy poco frecuente en los medios insulares estudiados. De hecho, únicamente se han capturado dos imagos en la isla de Nueva Tabarca, en el mes de junio.

Tribu Syrphini

Chrysotoxum intermedium Meigen, 1822

Descripción y antecedentes

Los imagos de esta especie se diferencian claramente del resto de sus congéneres porque presentan el tercer artejo antenal con una longitud igual o mayor que la de los otros dos artejos reunidos (GIL COLLADO, 1930; SEGUY, 1961).

Los imagos vuelan rápido y bajo, entre la vegetación herbácea próxima al suelo de las zonas abiertas. La actividad de vuelo de *C. intermedium* se prolonga en el centro de Europa desde mayo a septiembre, extendiéndose en el sur de Europa desde marzo hasta octubre, con un máximo poblacional entre finales de la primavera y principios de verano (MARCOS-GARCÍA, 1984; SPEIGHT & LUCAS, 1992).

La biología larvaria de esta especie se desconoce, aunque es muy probable que se desarrolle en colonias de áfidos radicícolas asistidos por hormigas (SPEIGHT, 1976; ROTHERAY & GILBERT, 1989).

Distribución geográfica: zona centro y sur de Europa, teniendo como límite Afganistán, Israel, y la parte europea de la antigua URSS.

Fenología

Los imagos de *C. intermedium* son muy poco frecuentes en los medios insulares estudiados, habiéndose capturado tan sólo algunos ejemplares durante el principio de la primavera, tanto en las islas de la costa de Alicante como en el archipiélago de Columbretes.

Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776)*Descripción y antecedentes**

Los imagos de esta especie son probablemente los más fáciles de identificar dentro de la familia *Syrphidae*, debido a su característico diseño abdominal con una doble banda negra sobre los terguitos III y IV (STUBBS & FALK, 1993). Varios autores han estudiado la genitalia masculina (HIPPA, 1968; VOCKEROT, 1969) así como los estadios preimaginales: huevo (CHANDLER, 1968a; KUZNETSOV, 1988) y larva (BHATIA & SHAFFI, 1933; DIXON, 1960; GOELDLIN DE TIEFENAU, 1974).

E. balteatus es, sin ninguna duda, uno de los sírfidos más estudiado y mejor conocido en la actualidad, debido probablemente a su amplia distribución geográfica y a su gran abundancia. Generalmente esta especie aparece en una extensa variedad de biotopos, siendo muy frecuente en los ambientes fuertemente antropizados. Esta especie es polivoltina, ginoivernante y migradora, característica esta última que se pone de manifiesto al haberse capturado un elevado número de sus imagos en varios pasos montañosos como los Alpes (AUBERT *et al.*, 1969; 1976; AUBERT & GOELDLIN DE TIEFENAU, 1981; AUBERT & JACCARD, 1981) y los Pirineos (LACK & LACK, 1951; WILLIAMS *et al.*, 1956). El carácter marcadamente migrador de esta especie influye directamente sobre el periodo de actividad que presentan sus imagos en las diferentes regiones europeas. Así, mientras que en los países del norte de Europa el periodo de actividad se extiende desde finales de la primavera hasta comienzos del otoño, con un máximo poblacional durante julio y agosto, en los países del sur de Europa los imagos pueden estar presentes prácticamente a lo largo de todo el año, pero con un brusco descenso de su población durante el periodo estival.

El hecho de que se trate del sírfido afidófago más polífago lo capacita para su empleo en el control biológico de áfidos (LASKA, 1959; WNUK, 1977; CHAMBERS & ADAMS, 1985; ANKERSMIT *et al.*, 1986; ROJO, 1995). Por este motivo existe un elevado número de trabajos sobre distintos aspectos de su biología, tales como: consumo de áfidos (KHAN & YUNUS, 1970; SHARMA & BHALLA, 1991; ROJO *et al.*, 1996), cría masiva (GAUDCHAU, 1982; TORNIER & DRESCHER, 1991), etc.

Distribución geográfica: desde el noroeste de Europa a la Región Mediterránea, Madeira, Islas Canarias y norte de África; desde Irlanda, por la mayor parte de la

Región Paleártica, hasta las costas asiáticas del Pacífico; Japón, sur de la Región Oriental hasta Sri Lanka; Australia (SPEIGHT & LUCAS, 1992).

Fenología y visitas florales

Tras el análisis de los datos de captura de esta especie, podemos concluir que el periodo de actividad de *E. balteatus* es similar en los dos medios insulares estudiados (Fig. 27), estando los imagos presentes durante todo el año, salvo a mediados del verano y comienzos del invierno. El acusado descenso del número de imagos durante los meses estivales también ha sido detectado en otros puntos de la Península Ibérica (MARCOS-GARCÍA, 1985b; ISIDRO, 1995; PÉREZ-BAÑÓN, 1995; ROJO, 1995). Este descenso está en consonancia, al igual que ocurre en otras especies de sírfidos migradoras, con el repentino aumento de la población de *E. balteatus* que tiene lugar durante esta época del año en los países del centro y norte de Europa, así como con su desaparición, en estos mismos países, durante el otoño (TORP, 1994).

En el archipiélago de Columbretes también se ha detectado la presencia de esta especie coincidiendo con la primavera (de abril a junio).

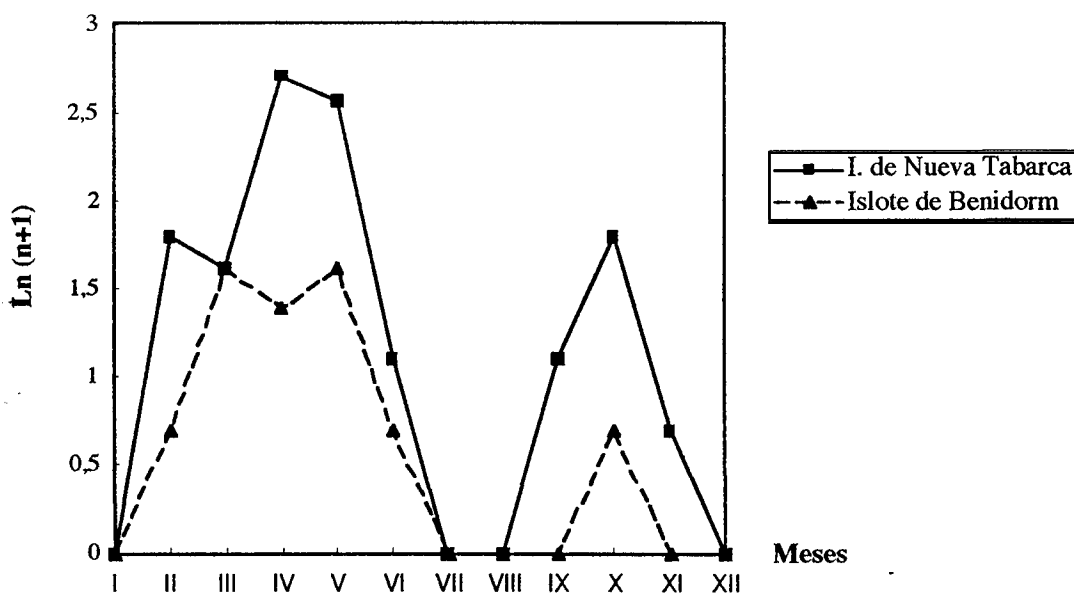


Figura 27: Fenología de *E. balteatus* en las islas de la costa de Alicante

Si comparamos la proporción de capturas de los imagos de *E. balteatus* sobre las diferentes especies vegetales (Fig. 28), se observa que más del 70% de éstas se realizaron sobre tan sólo tres especies: *Sonchus tenerrimus*, *Euphorbia terracina* y *Lobularia maritima* subsp. *maritima*. En el archipiélago de Columbretes, los imagos

de esta especie se han observado, además, sobre *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*, *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis* y *Suaeda vera*.

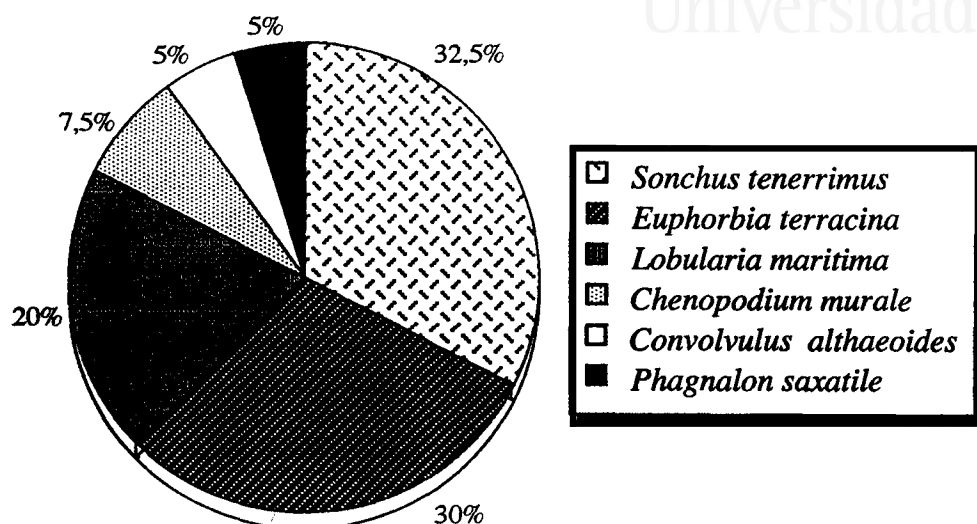


Figura 28: Porcentajes de captura de *E. balteatus* sobre diferentes especies vegetales en las islas de la costa de Alicante.

Eupeodes corollae (Fabricius, 1794)

Descripción y antecedentes

La característica diagnóstica de los machos es el gran tamaño de su genitalia, apreciable a simple vista. La identificación de las hembras resulta algo más compleja y está basada principalmente en la extensión de la coloración negra de la frente y la venación alar (DUSEK & LASKA, 1976). Existen numerosas descripciones tanto de la genitalia (HIPPA, 1968; VOCKEROTH, 1969; DUSEK & LASKA, 1976) como de los estadios preimaginales: huevo (CHANDLER, 1968a; KUZNETSOV, 1988) y larva (SCOTT, 1939; DIXON, 1960; DUSEK & LASKA, 1961).

Se trata de uno de los sírfidos más abundantes en los espacios abiertos. Frecuenta un amplio rango de biotopos, incluso los más fuertemente antropizados como pueden ser jardines y campos de cultivo. El periodo de actividad de sus imagos se prolonga desde primavera a otoño en el centro y norte de Europa. Sin embargo, en la Península Ibérica los imagos están presentes durante todo el año, salvo a comienzos del invierno (MARCOS-GARCÍA, 1985b; ISIDRO, 1995; PÉREZ-BAÑÓN,

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

1995). *E. corollae* es una especie polivoltina, con al menos cinco posibles generaciones desde el final del invierno hasta el verano y otra como mínimo, en otoño (ROJO, 1995). Durante el invierno permanecen en estado de larva sin diapausa (GILBERT, 1986), pudiendo estar los imagos activos en ocasiones durante esta época del año (MARCOS-GARCÍA, 1984).

Se trata de una especie migradora (WILLIAMS *et al.*, 1956; JOHNSON, 1960; OVERGAARD-NIELSEN, 1968; AUBERT & GOELDLIN DE TIEFENAU, 1981; AUBERT & JACCARD, 1981), cuyos grupos migratorios están formados mayoritariamente por hembras inmaduras que alcanzarán su óptimo reproductivo al final del viaje (SVENSSON & JANZON, 1984), siendo posiblemente ésta la razón del repentino aumento de las poblaciones de esta especie durante los meses estivales en los países centroeuropeos (SPEIGHT & LUCAS, 1992)

E. corollae es una especie con grandes posibilidades en el control biológico de áfidos (AGARWALLA *et al.*, 1981; CHAMBERS & SUNDERLAND, 1983; CHAMBERS, 1986; LAPCHIN *et al.*, 1987). Este hecho explica la gran cantidad de trabajos que existen sobre diversos aspectos de su biología, tales como cría masiva en laboratorio (BARLOW, 1961; BENESTAD, 1970), competencia con otras especies (HAGVARD, 1973; 1974; ADAMS *et al.*, 1987), biología larvaria (SCOTT & BARLOW, 1984; 1986; 1990; LEIR & BARLOW, 1982; ROJO *et al.*, 1996), etc.

Distribución geográfica: desde noroeste de Europa a la Región Mediterránea, Madeira, Islas Canarias, norte de África; países costeros de África hasta Sudáfrica y San Mauricio; desde Irlanda a la mayor parte de Europa, incluyendo la zona europea de la antigua URSS y Turquía; desde los Montes Urales y Siberia, hasta la costa del Pacífico; China y Japón (SPEIGHT & LUCAS, 1992)

Fenología y visitas florales

En los medios insulares estudiados, el periodo actividad de *E. corollae* guarda un claro paralelismo con el observado por PÉREZ-BAÑÓN (1995) en la Sierra del Negrete (Valencia). Este periodo se extiende desde febrero hasta noviembre, con un marcado descenso de sus poblaciones durante los meses de julio y agosto (Fig. 29). En el archipiélago de Columbretes, se ha observado la presencia de esta especie a lo largo de todo el periodo de muestreo, es decir, desde mediados de febrero hasta finales de junio.

Como ya hemos indicado anteriormente, es clara la capacidad migratoria de esta especie. De hecho, el descenso del número de imagos durante el verano en la

Península Ibérica (MARCOS-GARCÍA, 1985b), puede explicar el aumento, a veces explosivo, del número de imagos en los países del centro y norte de Europa, durante estas fechas (TORP, 1994).

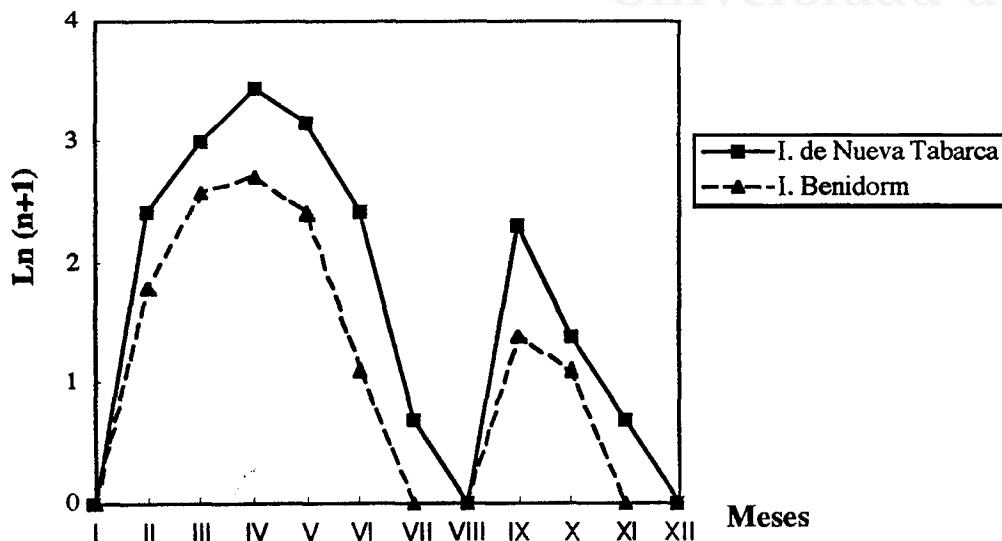


Figura 29: Fenología de *E. corollae* en las islas de la costa de Alicante

Si estudiamos la proporción de capturas de los imagos de *E. corollae* sobre las diferentes especies vegetales (Fig. 30), podemos concluir que se trata de una de las especies de sírfidos con una mayor variedad de plantas visitadas. No obstante, cabe destacar que más del 75% de las capturas se llevaron a cabo sobre las flores de tan sólo 4 especies: *Lobularia maritima* subsp. *maritima*, *Euphorbia terracina*, *Chenopodium murale* y *Sonchus tenerrimus*. Cuando se comparan estos resultados con las proporciones de polenes de las distintas especies vegetales encontradas en el aparato digestivo los ejemplares capturados ($n=35$) se observa un claro paralelismo, salvo en el caso de *Euphorbia terracina* y *Anagallis arvensis* L. (Fig. 31) Las diferencias detectadas en el primer caso pueden atribuirse a que *E. terracina* es una planta principalmente nectarífera, por lo que el recurso alimenticio obtenido por los imagos de *E. corollae* en sus visitas es principalmente néctar. En el caso de *A. arvensis* el desfase observado puede deberse a un defecto de muestreo dadas las características de la planta (porte rastro y flores de tamaño reducido).

En el archipiélago de Columbretes, esta especie se ha capturado, además, sobre *Medicago citrina*, *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*, *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*, *Phagnalon saxatile* y *Erodium chium*.

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

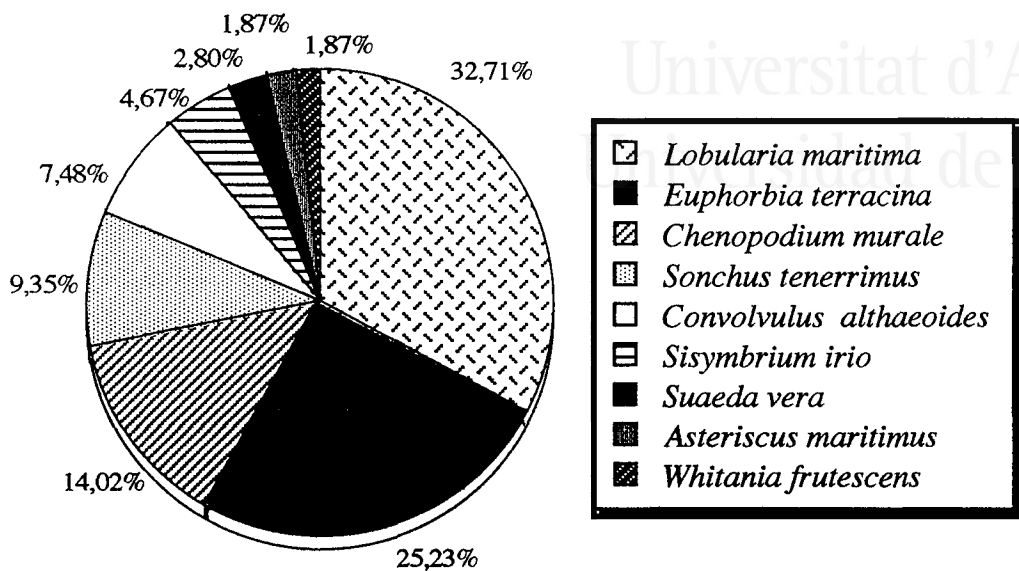


Figura 30: Porcentajes de captura de *E. corollae* sobre diferentes especies vegetales en las islas de la costa de Alicante.

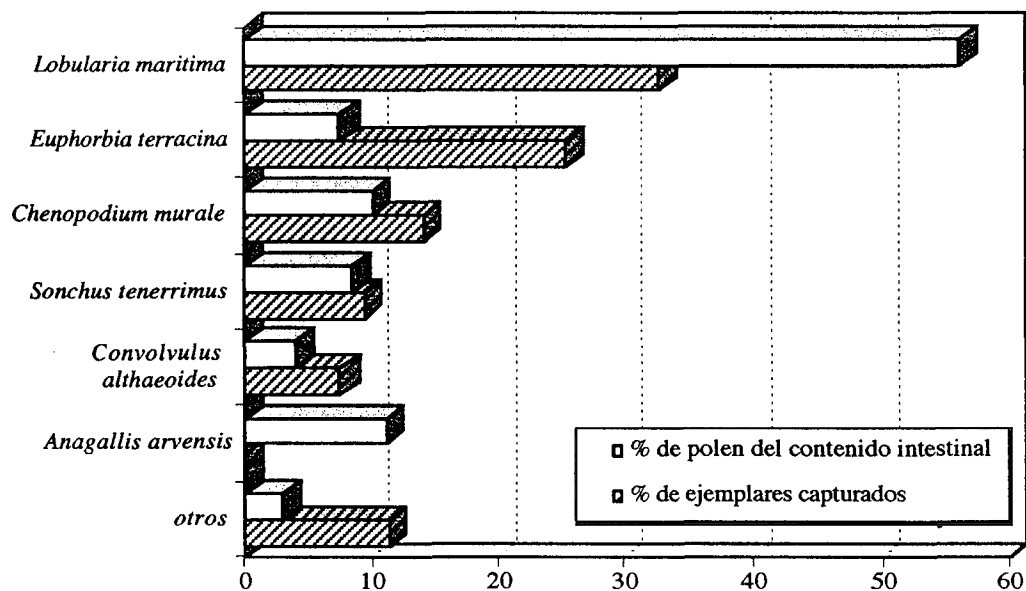


Figura 31: Relación entre el porcentaje de visitas de los imagos de *E. corollae* a distintas especies vegetales y la proporción de los diferentes tipos de pólenes encontrados en el aparato digestivo de los imagos.

***Meliscaeva auricollis* (Meigen, 1822)**

Descripción y antecedentes

Los principales rasgos diagnósticos de esta especie son su alargado y estrecho abdomen, que presenta en su forma más típica un par de manchas amarillas triangulares sobre los terguitos III y IV, dispuestas de tal forma que delimitan en el centro de ambos una mancha triangular negra. La genitalia masculina ha sido estudiada por diversos autores (DUSEK & LASKA, 1967; HIPPA, 1968), al igual que los estadios preimaginales: huevo (CHANDLER, 1968a) y larva (SCOTT, 1939; DIXON, 1960; GOELDLIN DE TIEFENAU, 1974).

Con respecto a su biología, cabe señalar que se trata de una especie propia de zonas boscosas. De hecho, se cree que su actual área de distribución está ampliándose, como consecuencia de la colonización, por parte de sus poblaciones, de las plantaciones comerciales de coníferas que proliferan en la mayor parte de Europa (SPEIGHT & LUCAS, 1992). *M. auricollis* es una especie migradora, por este motivo el número de sus individuos varía enormemente de un año a otro en algunos países europeos (TORP, 1994). Los imagos están activos durante la mayor parte del año (LYON, 1965; AUBERT & JACCARD, 1981), aunque el periodo de máxima actividad abarca desde finales de la primavera hasta mediados de la estación estival. Las larvas permanecen en estado de quiescencia durante el invierno, no existiendo diapausa en ninguno de sus estadios preimaginales (GOELDLIN DE TIEFENAU, 1974).

Sus larvas son polífagas y no exclusivamente afidófagas. En el laboratorio se ha puesto de manifiesto esta característica al criar esta especie utilizando como presas larvas de coleópteros, lepidópteros e incluso larvas de *Syrphidae* (GOELDLIN DE TIEFENAU, 1974). En la naturaleza se ha detectado también la presencia de larvas de este sírfido sobre colonias de *Psyllidae* (THOMPSON & SIMMONDS, 1965; ROTHERAY, 1993; ROJO *et al.*, 1999).

Distribución geográfica: desde la zona meridional del noroeste de Europa al Mediterráneo incluyendo Chipre, Malta, Madeira, Islas Canarias, Israel y el norte de África; desde Irlanda a la zona europea de la antigua URSS y Turquía (SPEIGHT & LUCAS, 1992).

Fenología y visitas florales

M. auricollis es una especie muy poco abundante en los medios insulares estudiados. Únicamente se han capturado algunos ejemplares durante los meses de

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

abril y mayo, coincidiendo con el periodo de máxima actividad señalado por ISIDRO (1995), para las montañas del interior de la provincia de Alicante. En las islas Columbretes, se ha constatado su presencia durante los meses de mayo y junio.

Los imagos se han capturado posados sobre las flores de *Sonchus tenerrimus*, *Lobularia maritima* subsp. *maritima*, *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*, *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*, *Sisymbrium irio*, *Suaeda vera*, *Chenopodium murale*, *Phagnalon saxatile* y *Erodium chium*.

***Scaeva albomaculata* (Macquart, 1842)**

Descripción y antecedentes

Dentro del género *Scaeva*, los imagos de esta especie se identifican fácilmente debido a la forma y disposición de las manchas abdominales, poco curvadas, oblicuas y con su margen interno cercano a la base del terguito (STUBB & FALK, 1983). Existen varias descripciones de la genitalia masculina (VIOLOVITCH, 1975; DUSEK & LASKA, 1985; KUZNETSOV, 1985). Sin embargo, los estadios preimaginales no se han descrito.

Aunque son muy pocos los datos que se conocen a cerca de la biología de esta especie, es posible que se trate de una especie migradora (SPEIGHT, 1996). El periodo de vuelo de los imagos se centra fundamentalmente durante la primavera y el verano (MARCOS-GARCÍA, 1985; ROJO, 1995). *S. albomaculata* es una especie ginoinvernante con al menos tres generaciones al año. Sus larvas son polífagas, desarrollándose sobre diferentes cultivos hortofrutícolas (ROJO, 1995). IBRAHIM & AFIFI (1991) consideran que es posible que esta especie pueda desempeñar un papel destacado en el control de algunas plagas de áfidos del área mediterránea.

Distribución geográfica: Europa meridional y norte de África. Zona límite: áreas muy secas del norte de Francia o sur de Inglaterra (SPEIGHT *et al.*, 1986).

Fenología y visitas florales

Los únicos representates de esta especie se han capturado en la isla Grossa durante finales de la primavera sobre las flores de *Daucus gingidium* subsp. *commutatus* y *Sonchus tenerrimus*. Durante este mismo periodo se recogieron 10 larvas sobre *Lavatera x columbretensis* A. Juan & M. B. Crespo (en prensa) atacada por colonias del áfido *Myzus (Nectarosiphon) persicae* (Sulzer, 1776). El periodo transcurrido entre la recogida de las larvas y su pupación osciló entre 8-10 días, en

función del estadio larvario en el que se encontraban las larvas en el momento de su captura. Los imagos emergieron al cabo de 9-10 días tras la formación de la pupa.

Scaeva mecogramma (Bigot, 1860)

Descripción y antecedentes

Los rasgos morfológicos que diferencian a los imagos de esta especie del resto de sus congéneres es la presencia de una banda amarillenta sobre los terguitos abdominales III y IV (STUBBS & FALK, 1983).

Los imagos de *S. mecogramma* son frecuentes en los bosques de quercíneas (*Quercus ilex* L., *Q. suber* L.) y en los campos de cultivo de olivos y cítricos (SPEIGHT, 1999). La fenología de esta especie es claramente bimodal con un periodo de actividad de mayo a junio y otro de agosto a septiembre (SPEIGHT *et al.*, 1986). Al igual que otros representantes del género *Scaeva* es posible que se trate de una especie migradora. De hecho, se han hallado ejemplares aislados en Escocia, Suiza e Irlanda (COLLIN, 1946; MAIBACH *et al.*, 1992; SPEIGHT, 1996), países alejados del ámbito mediterráneo típico de esta especie. En cuanto a la biología larvaria, cabe señalar que sus larvas se han encontrado alimentándose sobre colonias de psílidos del olivo (ROJO *et al.*, 1999).

Distribución geográfica: abarca la mitad oeste de la cuenca Mediterránea, extendiéndose desde el centro de España hasta el sureste de Francia e Italia, incluyendo Córcega y Sicilia (DIRICKX, 1994).

Fenología y visitas florales

Los dos únicos ejemplares estudiados de *S. mecogramma* se capturaron en la I. Grossa a finales del mes de mayo posados sobre *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*. El análisis de la carga polínica del tegumento, así como del polen contenido en el tracto digestivo de estos ejemplares, indica que los imagos de esta especie visitan, además, las flores de *Sonchus tenerrimus*, *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*, *Suaeda vera*, *Chenopodium murale*, *Phagnalon saxatile* y *Erodium chium* (ROJO *et al.*, 1999).

Scaeva pyrastris (Linnaeus, 1758)

Descripción y antecedentes

Los imágos de esta especie son generalmente de gran tamaño y se diferencian del resto de sus congéneres por la forma y disposición de las manchas de los terguitos III y IV (DUSEK & LASKA, 1985). Se conoce la descripción de la genitalia masculina (DUSEK & LASKA, 1985; HIPPA, 1968; VOCKEROTH, 1969) y de los estadios preimaginales: huevo (CHANDLER, 1968a; KUZNETSOV, 1988) y larva (DIXON, 1960; GOELDING DE TIEFENAU, 1974; SCOTT, 1939).

Respecto a su biología, cabe destacar que se trata de una especie migradora (AUBERT & JACCARD, 1981), por lo que resulta muy difícil asociarla con un hábitat determinado. De hecho, puede localizarse en cualquier ambiente, desde bosques y praderas a campos de cultivo y jardines (SPEIGHT & LUCAS, 1992). La fenología que presenta esta especie en las diversas regiones europeas está fuertemente condicionada por su comportamiento migrador. Así, en los países del norte de Europa existe una oleada de inmigrantes desde finales de junio, que ocasiona un máximo poblacional durante el mes de agosto. Las hembras fecundadas abandonan estos lugares durante el otoño, e invernán en estado de quiescencia en el centro y sur de Europa, tratándose, por tanto, de una especie ginoinvernante (LYON & GOELDING DE TIEFENAU, 1974; TORP, 1994; ROJO, 1995). Como cabría esperar, el periodo de actividad que presenta en la Península Ibérica se prolonga desde principios de la primavera hasta finales de otoño observándose dos máximos poblacionales, uno en primavera y otro en otoño, y un marcado descenso poblacional durante los meses estivales (MARCOS-GARCÍA, 1985b; ROJO, 1995). Es posible que las hembras que se observan a principios de la primavera sean en su mayoría individuos invernantes que en ocasiones coincidirán en el tiempo con la primera generación primaveral a la que han dado lugar.

La larva de *S. pyrastris* es afidófaga y extraordinariamente polífaga, como lo demuestra el hecho de ser capaz de desarrollarse sobre al menos 50 especies de áfidos (ROJO, 1995). Esta especie tiene grandes posibilidades para su utilización en el control biológico de pulgones, tanto en cultivos hortícolas y frutales como en invernaderos (LASKA, 1959; KOZŁOWSKA, 1978; AGARWALA *et al.*, 1981; HANZHONG & HUIFANG, 1991).

Distribución geográfica: desde la zona meridional del noroeste de Europa a la Península Ibérica, Islas Canarias y norte de África; desde Irlanda al resto de Europa y

las partes Europeas de la antigua URSS, Irán e Irak; desde los Urales hasta Siberia y su costa del Pacífico, Japón; India; China; en Norteamérica desde Alaska a California y Nuevo México (SPEIGHT & LUCAS, 1992).

Fenología y visitas florales

Únicamente se han capturado imagos de *S. pyrastris* en el archipiélago de Columbretes. Estas capturas se produjeron durante el final de la primavera, coincidiendo, por tanto, con uno de los máximos poblacionales de esta especie (MARCOS-GARCÍA, 1985b). En cuanto a su biología, cabe destacar que es posible que las larvas de esta especie se desarrollen en este medio insular, como indica la observación de una hembra ovopositando sobre *Sonchus tenerrimus* atacado por el pulgón *Uroleucon (Uroleucon) sonchi* (Linnaeus, 1767).

Los imagos se han observado posados sobre las flores de *Sonchus tenerrimus*, *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*, *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*, *Suaeda vera*, *Chenopodium murale*, *Phagnalon saxatile* y *Erodium chium*.

3. Discusión

Islas de la costa de Alicante

A la vista del reducido número de especies capturadas en estas islas (Tab. 1) podemos concluir que su sírfidofauna es pobre, como consecuencia probablemente de sus reducidas dimensiones, su homogénea cobertura vegetal (dominada por comunidades nitrófilas) y la fuerte presión antrópica a la que han estado sometidas.

Un análisis de la composición sírfidofaunística, desde un punto de vista cualitativo (Tab. 1), podría conducirnos erróneamente a concluir que las diferencias entre las comunidades de sírfidos de la I. de Nueva Tabarca y el I. de Benidorm son pronunciadas. Sin embargo, cuando se completan estos resultados con los datos de abundancia de cada una de las especies (Fig. 32), se observa que apenas existen diferencias ya que las especies en las que difieren ambas taxocenosis se han capturado esporádicamente y en muy bajo número. En ambos medios insulares, las especies más abundantes son *Syritta pipiens*, *Eumerus etnensis* y *Eupeodes corollae* seguidas de un segundo grupo que incluye *Episyrphus balteatus*, *Eristalis tenax*, *Sphaerophoria scripta* o *S. rueppellii*, cuyo orden de abundancia depende de cada isla (Fig. 32).

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

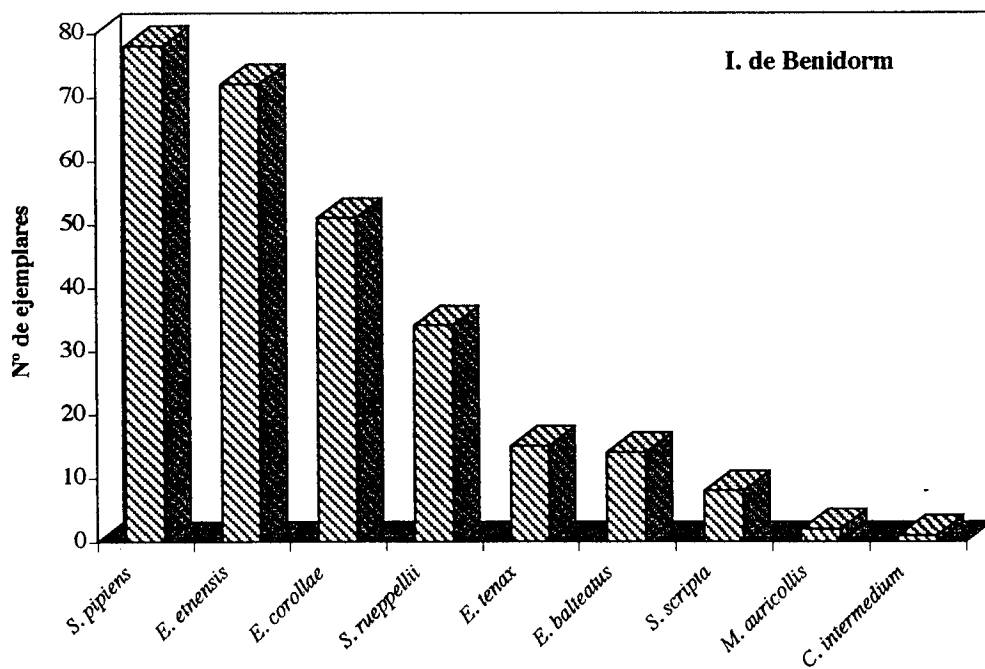
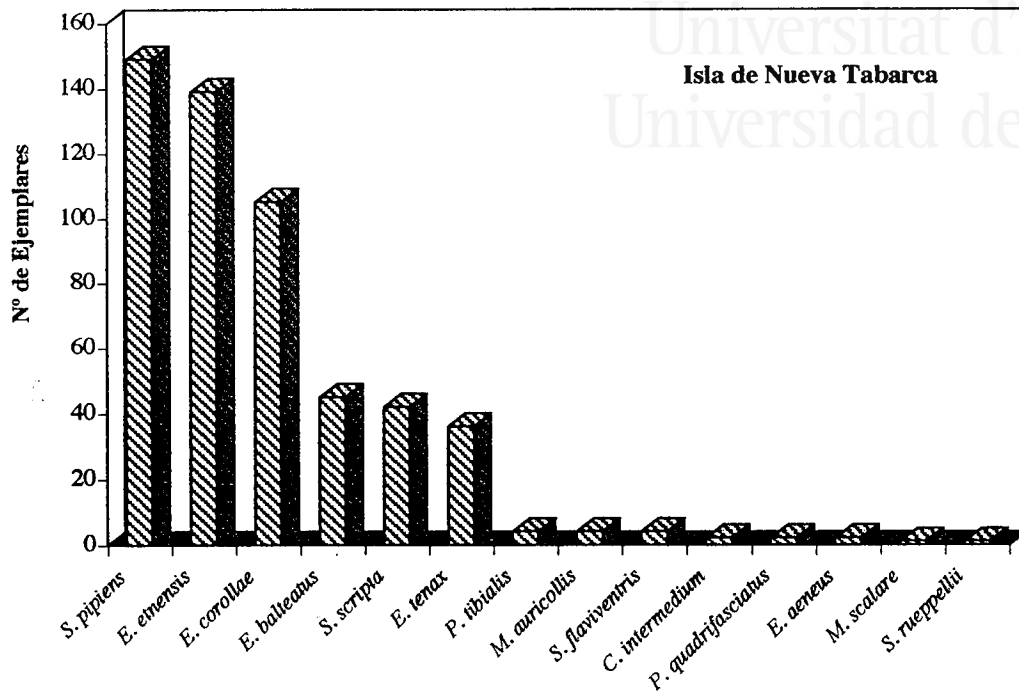


Figura 32. Abundancia de las especies de sírfidos capturadas en las islas de la costa de Alicante.

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

Además, las fenologías de las especies de sírfidos en estos dos medios insulares han sido muy similares. La gran afinidad de la sírfidofauna posiblemente se debe a que la vegetación y la climatología de estas islas es muy semejante, sin olvidar que la distancia entre ellas no es muy grande y la que las separa de la costa es también similar.

Tabla 1. Especies de sírfidos presentes en las islas estudiadas. (+ = presencia; - = ausencia; * = comportamiento migrador)

Especies de sírfidos	Medios insulares estudiados		
	I. Grossa (I. Columbretes)	Isla de Nueva Tabarca	Islote de Benidorm
<i>Chrysotoxum intermedium</i>	+	+	+
<i>Episyrphus balteatus</i> *	+	+	+
<i>Eristalinus aeneus</i>	-	+	-
<i>Eristalis tenax</i> *	+	+	+
<i>Eristalis similis</i> *	+	-	-
<i>Eumerus etnensis</i>	-	+	+
<i>Eupeodes corollae</i> *	+	+	+
<i>Helophilus trivittatus</i> *	+	-	-
<i>Melanostoma scalare</i>	-	+	-
<i>Meliscaeva auricollis</i> *	+	+	+
<i>Paragus quadrifasciatus</i>	-	+	-
<i>Paragus tibialis</i>	+	+	-
<i>Scaeva albomaculata</i> *	+	-	-
<i>Scaeva mecogramma</i> *	+	-	-
<i>Scaeva pyrastris</i> *	+	-	-
<i>Sphaerophoria rueppellii</i>	+	+	+
<i>Sphaerophoria scripta</i> *	+	+	+
<i>Syritta flaviventris</i>	-	+	-
<i>Syritta pipiens</i>	+	+	+
Nº total de especies	14	14	9
% de especies migradoras	71,4	35,7	55,6

Por otro lado, el hecho de que el número de ejemplares capturados en el islote de Benidorm haya sido considerablemente inferior al de la isla de Nueva Tabarca, está probablemente relacionado con la acusada diferencia de tamaño de las islas. Hay que tener presente que la superficie de la I. de Nueva Tabarca quintuplica la del I. de

Benidorm. Ésta es posiblemente también la razón de que en la I. de Nueva Tabarca el número de especies presentes sea mayor (Fig. 32).

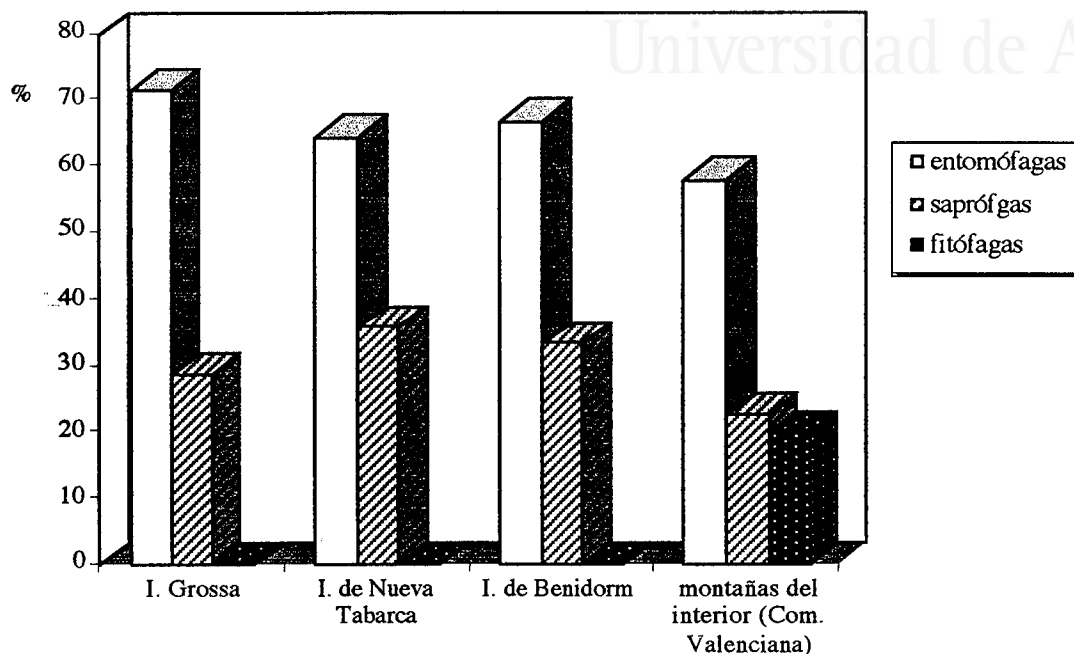


Figura 33. Clasificación de las especies capturadas en cada una de las islas estudiadas en función de los hábitos tróficos de las larvas. Los datos de las islas se comparan con los obtenidos por PÉREZ-BAÑÓN (1995) e ISIDRO (1995) en áreas montañosas del interior de la Comunidad Valenciana.

En cuanto a la biología de los sírfidos presentes en estas islas, cabe destacar que la mayor parte de las especies son ubiquistas, estando ampliamente representadas en los medios antropizados. Es interesante señalar que todas las especies de sírfidos capturadas están presentes en la zona litoral. Este hecho, unido a la escasa distancia (3-4 Km) que separa estas islas de la costa, hace suponer que existe un flujo más o menos constante de ejemplares entre ambas zonas. Respecto a los hábitos tróficos de las larvas, las especies presentes en estas islas son zoófagas (64-67%), –principalmente afidófagas–, y saprófagas (33-36%) (Fig. 33). Si comparamos estos resultados con los obtenidos por ISIDRO (1995) y PÉREZ-BAÑÓN (1995) en algunas áreas montañosas del interior de la Comunidad Valenciana, destaca principalmente la ausencia de especies fitófagas. Esta ausencia puede deberse a la inexistencia en estas islas de las plantas sobre las que se desarrollan los estadios

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

preimaginales de los géneros que presentan este tipo de alimentación (*Cheilosia*, *Portevinia* y *Merodon*) junto con el hecho de que estos sírfidos no son frecuentes en los hábitats sometidos a una fuerte presión antrópica. Además, son, en general, las especies zóofagas y saprófagas las que presentan una mayor capacidad de vuelo (TORP, 1994), característica que facilita la llegada de sus imagos a los medios insulares. En el caso de las especies saprófagas se ha podido comprobar que *E. etnensis*, *S. pipiens* y *S. flaviventris*, completan su ciclo biológico en estas islas (véase el capítulo III de esta memoria). En cuanto a las especies afídófagas es muy posible que al menos las larvas de las especies más abundantes puedan desarrollarse en estos medios, aunque no se ha podido confirmar en el transcurso de este trabajo.

Tabla 2. Plantas visitadas por las especies de sírfidos más abundantes en las islas estudiadas. (* = especie sólo presente en las islas Columbretes)

Plantas	Especies de sírfidos						
	<i>E. balteatus</i>	<i>E. tenax</i>	<i>S. scripta</i>	<i>S. rueppellii</i>	<i>E. corollae</i>	<i>S. pipiens</i>	<i>E. etnensis</i>
<i>Asteriscus maritimus</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>Chenopodium murale</i>	+	-	-	+	+	-	+
<i>Convolvulus althaeoides</i>	+	+	+	+	+	-	+
<i>Daucus gingidum</i> subsp. <i>commutatus</i> *	+	+	+	-	+	-	-
<i>Erodium chium</i>	+	+	-	-	+	-	-
<i>Euphorbia terracina</i>	+	-	+	+	+	+	+
<i>Lobularia maritima</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Medicago citrina</i> *	-	+	-	-	+	-	-
<i>Phagnalon saxatile</i>	+	+	-	-	-	+	+
<i>Sisymbrium irio</i>	+	-	+	+	+	-	-
<i>Sonchus tenerrimus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Suaeda vera</i>	+	-	-	-	+	-	-
<i>Vihtania frutescens</i>	-	-	-	-	+	-	-

En lo referente a la visitas florales, cabe indicar que los sírfidos más abundantes han visitado un amplio rango de especies vegetales con morfologías florales muy diferentes, un claro indicativo de que se trata de especies polífagas (Tab. 2). Además, las plantas sobre las que han capturado los imagos de las distintas especies de sírfidos son prácticamente las mismas (Fig. 34). De hecho, cerca del 90% de los ejemplares se

Los sírfidos en los ecosistemas insulares: Fenología y visitas florales

han capturado sobre las flores de tan sólo cuatro especies vegetales: *Euphorbia terracina*, *Lobularia maritima*, *Phagnalon saxatile* y *Sonchus tenerrimus*. Estas plantas pertenecen a tres familias *Euphorbiaceae*, *Cruciferae* y *Compositae*, que aunque con morfologías florales muy diferentes, se caracterizan por presentar las recompensas florales (polen y néctar) muy accesibles a los insectos. Este hecho, es probablemente el responsable de que las especies representantes de estas familias sean junto a las de umbelíferas, ranunculáceas y rosáceas las más frecuentemente visitadas por los sírfidos (DE BUCK, 1990).

Nº ejemplares

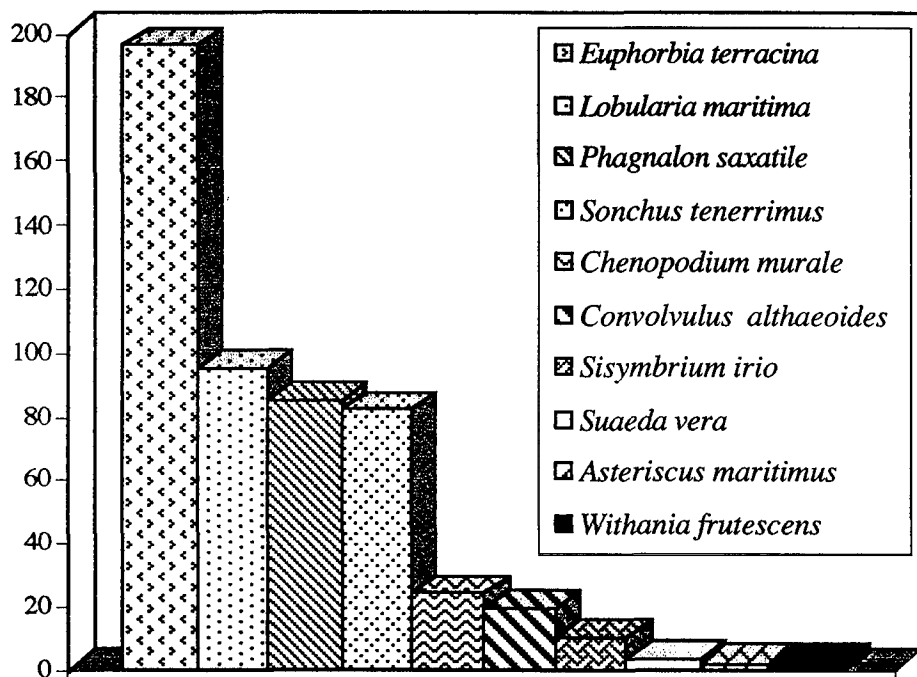


Figura 34. Número de sírfidos capturados sobre las diferentes especies vegetales en las islas de la costa de Alicante.

I. Grossa (Archipiélago de Columbretes).

A diferencia de los otros medios insulares estudiados, el catálogo de la fauna de sírfidos obtenido en la I. Grossa es probablemente el menos completo, ya que los muestreos no abarcaron la totalidad de las estaciones del año, centrándose principalmente durante la primavera (periodo de máxima actividad). No obstante, el listado sírfidofaunístico obtenido incrementa considerablemente el número de especies de sírfidos citadas por MARÍ *et al.* (1987) del archipiélago de Columbretes (Tab.1). Además, cabe destacar que tras revisar el material de las tres especies citadas por estos autores (*Syrphus ribesii* (Linnaeus, 1758), *Episyrphus balteatus* y *Scaeva pyrastris*), se ha observado que los ejemplares identificados como *Syrphus ribesii* corresponden a *Eupeodes corollae*.

Desde el punto de vista de la sírfidofauna, la diferencia más importante entre las islas de la costa de Alicante y la I. Grossa, radica en el elevado porcentaje de especies migradoras capturadas en esta última isla (Tab. 1). Este resultado era de esperar ya que los cerca de 50 km que separan el archipiélago de Columbretes de la costa, dificultan la llegada de especies no migradoras. De hecho, de tres de las cuatro especies no migradoras (*C. intermedium*, *P. tibialis*, *S. rueppellii*) sólo se ha capturado un ejemplar a lo largo del periodo de muestreo, claro indicativo de que su llegada a la isla ha sido accidental. Respecto a la biología larvaria, son, al igual que sucede en las otras islas estudiadas, las especies entomófagas, principalmente afidófagas, las más abundantes (71%) seguidas de las saprófagas con un 29% (Fig. 18), como cabría esperar por ser éstos los hábitos tróficos que presentan los sírfidos migradores (TORP, 1994).

A pesar de que el archipiélago de Columbretes es utilizado por las especies de sírfidos como lugar de paso, es posible que algunos de los ejemplares de las especies afidófagas puedan completar su ciclo biológico en esta isla, como se ha demostrado en el caso *S. albomaculata* y *S. pyrastris*. En cuanto a las especies saprófagas este hecho es muy poco probable al carecer estas islas de lugares apropiados para el desarrollo de sus estadios larvarios. Únicamente en el caso de *S. pipiens*, existen indicios que permitan suponer que sus larvas se pueden desarrollar en esta isla, concretamente sobre la materia orgánica en descomposición que acumula la guardería de este parque natural para la elaboración de compost.

Por último, conviene señalar que las 19 especies presentes en los medios insulares estudiados presentan una amplia distribución geográfica, excepto *E. etnensis*, con una distribución euro-macaronésica, y *S. mecogramma*, presente sólo en la cuenca mediterránea.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Biología de los sírfidos
asociados con la cactácea
Opuntia maxima



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Capítulo III. Biología de los sírfidos asociados con la cactácea *Opuntia maxima* Mill.

Introducción

Las Cactáceas son originarias del continente americano, distribuyéndose principalmente en los desiertos y semidesiertos de México y del suroeste de los Estados Unidos, así como en los países andinos. No obstante, en la actualidad esta familia se halla representada prácticamente en todas aquellas regiones geográficas cuyas condiciones climáticas permiten su asentamiento. Su dispersión se inició en el siglo XVI, tras el regreso de las primeras expediciones de Colón al continente americano (DIGUET, 1928). Sin embargo, ha sido durante los dos últimos siglos cuando su difusión ha alcanzado un mayor auge, favorecida por el creciente valor forrajero de las variedades carentes de espinas, sus frutos comestibles, su uso ornamental, su resistencia a la sequía y por el establecimiento de plantaciones para la cría de cochinillas (DODD, 1940; LE HOUÉROU, 1996).

Los primeros estudios que relacionan a los insectos con las cactáceas datan de principios del siglo XIX, concretamente HUMBOLDT (1811-12) indicó que el cultivo de cóccidos (*Dactylopius coccus* Costa) para la obtención de carmín ya se practicaba en América Central varios siglos antes de la llegada de Colón a este continente. Entre los siguientes trabajos cabe destacar los realizados por POPENOE (1877), DUGÉS (1886), HORN (1889), RILEY (1891), KELLOGG (1892), HUBBARD (1895) y HUNTER *et al.* (1912) en los que se asocian a varias especies de lepidópteros, dípteros y coleópteros con cactáceas del género *Opuntia*. No obstante, es en la primera mitad de este siglo cuando las investigaciones sobre este asunto alcanzan un mayor desarrollo, debido a que algunas de las cactáceas introducidas, tras naturalizarse, se convirtieron en plantas invasoras de las zonas cultivadas (DODD, 1940). En consecuencia, durante este periodo se intensificó la búsqueda de enemigos naturales que pudieran ayudar a controlar las poblaciones de estas plantas. Estos esfuerzos han quedado plasmados en numerosos trabajos entre los que cabe destacar los de DODD (1940) y MANN (1969), donde se recopilan los ciclos biológicos y los hábitos de diversas especies de insectos que se desarrollan sobre cactáceas. Este último autor agrupa a los insectos asociados con las cactáceas (principalmente con las pertenecientes al género *Opuntia*) en dos grandes bloques, en

función de si su ciclo biológico está o no específicamente ligado a estas plantas. El primer grupo, donde se incluyen los enemigos primarios de las cactáceas, está constituido principalmente por lepidópteros de la familia *Phycitidae*, coleópteros de las familias *Cerambycidae* y *Curculionidae*, cóccidos del género *Dactylopius* Costa, dípteros representantes de las familias *Cecidomyiidae* y *Lonchaeidae*, y algunas especies de coreidos (Heteroptera: *Coreidae*). El segundo grupo lo forman insectos saprófagos que se desarrollan sobre los tejidos en avanzado estado de descomposición de las cactáceas, como es el caso de algunas especies de sírfidos, múscidos, estratiómidos y otros dípteros, así como algunos coleópteros de las familias *Staphylinidae* e *Histeridae*. La mayoría de estos insectos están asociados con otro tipo de restos vegetales en descomposición, por lo que su relación con la cactáceas no puede considerarse específica.

En el caso de los sírfidos, los únicos datos que se disponen sobre la utilización de los tejidos en avanzado estado de descomposición de cactáceas como medio de desarrollo larvario proceden del continente americano (MANN, 1969). Son principalmente las especies del género *Volucella* y *Copestylum* las que utilizan este medio para el desarrollo de sus estadios preimaginales (BUGBEE & REIGEL, 1945; RYCKMAN & AMES, 1953; SANTANA, 1961; TELFORD, 1973; WALLACE *et al.*, 1973; MALDONADO CAPRILES, 1977; MAIER, 1982; RANK, 1982), aunque también se han encontrado ocasionalmente larvas de algunas especies del género *Nausigaster* (HUNTER *et al.*, 1912). En general, estas especies se desarrollan, además, sobre otros tejidos vegetales en descomposición, aunque se conocen algunas especies de los géneros *Volucella* y *Copestylum* específicas de cactáceas (MANN, 1969). Los sírfidos son atraídos por los artejos (cladodios) de cactáceas dañados como consecuencia del ataque de otros insectos, principalmente lepidópteros y coleópteros barrenadores, o bien afectados por enfermedades infecciosas causadas por bacterias u hongos (BUGBEE & REIGEL, 1945; SANTANA, 1961; MANN, 1969). A diferencia de otros insectos saprófagos, los sírfidos no necesitan que el proceso de descomposición de los tejidos del cactus se halle muy avanzado para que se produzca la colonización, siendo las hembras atraídas incluso por los cladodios en los que el proceso de descomposición acaba de iniciarse (MANN, 1969). En consecuencia, estos insectos pueden tener una cierta importancia en el control de las cactáceas, ya que sus larvas pueden ayudar a extender el daño dentro de los cladodios (SANTANA, 1961; MANN, 1969).

En la isla de Nueva Tabarca y en el islote de Benidorm la cactácea *Opuntia maxima* está completamente naturalizada, estando ampliamente representada en ambos medios insulares. Las poblaciones de estas islas se caracterizan por la presencia de un elevado número de pies con procesos necróticos en algunos de sus cladodios. De hecho, el porcentaje de cladodios afectados en estas poblaciones, es claramente mayor que el observado en otros medios tanto insulares (Ibiza y Tenerife) como del interior peninsular (obs. pers.). Aunque las causas de esta necrosis no han podido ser determinadas con seguridad, la ausencia de larvas de insectos en muchos de los cladodios afectados descarta la posibilidad de que sea causada por algún insecto. Por tanto, es muy probable que se trate de una enfermedad infecciosa causada por bacterias u hongos.

Los procesos necróticos se inician en la mayoría de los casos en el borde apical del cladodio extendiéndose después hacia su parte basal. En el área del cladodio afectada por la infección tiene lugar la destrucción de los tejidos internos, produciéndose su licuefacción. En ocasiones, este proceso termina afectando a la totalidad del cladodio, provocando su caída. En otros casos, se produce una rotura en la epidermis de la región dañada, derramándose el líquido contenido en su interior. La fase final del proceso de necrosis se caracteriza por la licuefacción casi completa de los tejidos o bien por un esponjamiento de los tejidos necróticos antes de que el área dañada se deseque por completo.

La asociación entre *O. maxima* y los sírfidos saprófagos en los medios insulares estudiados surgió como resultado de la búsqueda de los posibles medios de desarrollo larvario de *Eumerus etnensis*. Aunque la biología larvaria de esta especie se desconocía por completo, el hecho de que sus congéneres utilicen como medio de desarrollo larvario tejidos vegetales en descomposición nos hizo sospechar que podría desarrollarse sobre los cladodios en avanzado estado de descomposición de esta planta.

El objetivo principal de este capítulo es profundizar en el conocimiento de la biología de las especies de sírfidos relacionadas con *O. maxima*. Estos estudios adquieren un especial interés en un momento en que comienza a cuestionarse la posibilidad de disminuir las poblaciones de *Opuntia* de estas islas del litoral de Alicante.

1. Material y métodos

1.1. Descripción de los estadios preimaginales

1.1.1. Fijación y conservación

Únicamente los huevos y las larvas han requerido unas técnicas especiales de fijación y conservación. En el caso de los huevos, siguiendo las directrices de CHANDLER (1968), se han introducido directamente en la disolución de Pampel, que presenta la siguiente composición:

- ácido acético glacial 100%
- formaldehído 40%
- alcohol 95%
- agua destilada

(en una proporción en volumen de 4 : 6 : 15 : 30)

En cuanto a las larvas, debe indicarse en primer lugar que fundamentalmente se fijaron larvas del último estadio larvario (L3), dado que las descripciones larvarias en sírfidos están basadas principalmente en esta fase (HARTLEY, 1961; ROTHERAY, 1993). Dicho estadio larvario se diferencia fácilmente en las especies estudiadas por la presencia sobre el primer segmento abdominal de dos discos de cutícula diferenciada. El procedimiento empleado para fijarlas consistió en introducir la larva viva en agua fría y calentarla lentamente hasta que el agua comenzó a hervir, dejándola que hirviera durante 2 ó 3 minutos (ROTHERAY, 1993). El empleo de este método conlleva varias ventajas: la expansión de los distintos segmentos del cuerpo de la larva, la evaginación de la papila anal (no siempre), un ligero endurecimiento que facilita su manipulación y, finalmente, la limpieza del tegumento. Una vez fijadas las larvas, se conservaron en alcohol al 70%, para lo cual, se introducían en recipientes herméticos adecuadamente etiquetados.

1.1.2. Disección y preparación del material

Algunas estructuras, como el esqueleto cefalofaríngeo, no son visibles desde el exterior de la larva, por lo que es necesario la disección de los ejemplares para poder realizar una descripción detallada de ellas. Concretamente el esqueleto cefalofaríngeo

se puede obtener por dos vías: la disección de la larva, o bien a partir de pupas emergidas, ya que éste queda adherido a la superficie ventral del extremo anterior de la pupa. En las especies estudiadas se optó por realizar la extracción a partir de las pupas, dado que era el material del que se disponía una mayor cantidad. Para ello, bajo la lupa binocular y con la ayuda de unas microtijeras y unas pinzas entomológicas muy finas, se recortaba la pequeña porción de la pupa a la que se encuentra adherido el esqueleto cefalofaríngeo. A continuación, éste se introdujo en una disolución de potasa (KOH) al 10%, y se calentó durante 4 ó 5 minutos. Una vez transcurrido dicho periodo, se lavaba la muestra con agua destilada y se procedía, bajo la lupa, a la separación del esqueleto cefalofaríngeo. En el caso de *E. etnensis*, para poder describir con más precisión los escleritos mandibulares, fue necesario separarlos del esqueleto cefalofaríngeo.

La preparación de estas piezas fue la misma, independientemente de si su observación iba a ser realizada con la lupa binocular o con el microscopio óptico. En ambos casos, las piezas se colocaban sobre un portaobjetos excavado al que se le añadían un par de gotas de glicerina para facilitar su manejo. Ambas piezas se conservan en pequeños tubos llenos glicerina con el fin de prevenir su endurecimiento.

1.1.2.1. Preparación de muestras para el microscopio electrónico de barrido

Dada la gran cantidad de impurezas adheridas a la superficie de larvas y pupas, previamente a su montaje, fue necesario limpiar exhaustivamente su superficie. Con este propósito, las muestras se sometieron a ultrasonidos. Para ello, se introdujeron individualmente en tubos "ependorf" llenos de agua destilada, y se colocaron sobre una gradilla dentro del baño de ultrasonidos (Selecta[®]) con una frecuencia de 50 Hz durante 10 - 20 minutos, en función de la cantidad de partículas adheridas.

En el caso de huevos y larvas, para prevenir las deformaciones derivadas del secado en alto vacío previo al proceso de metalización, fue imprescindible someter las muestras al "punto crítico". Antes de poder aplicar esta técnica, fue preciso deshidratar las muestras mediante su inclusión durante 10 minutos en una serie sucesiva de alcoholes al 70%, 80%, 90%, 95% y finalmente en alcohol al 100%. La eliminación completa de las moléculas de agua se consiguió mediante el método del "punto crítico" (SAENZ, 1978). Una vez aplicada esta técnica, se procedió al montaje

del material sobre portaobjetos especiales del M.E.B., a los que queda fijado con la ayuda de un adhesivo conductor. Tras metalizar las muestras con una fina película de oro, éstas ya estaban preparadas para su observación, para su correcta conservación únicamente se requirió su almacenamiento en un desecador o en un recipiente hermético sin humedad.

En el caso de las pupas, no fue necesario aplicar la técnica del punto crítico, montándose éstas en los portaobjetos y metalizándose directamente en alto vacío.

1.1.3. Observación y estudio

La descripción de los estadios preimaginales está basada principalmente en ejemplares fijados. No obstante, para evitar las posibles modificaciones producidas durante los procesos de fijación y conservación, las descripciones realizadas se contrastaron y completaron con la observación de ejemplares vivos. El examen e ilustración de los estadios preimaginales se llevó a cabo con una lupa binocular MZ12 (Leica[®]) a la que se acopló una cámara clara (WILD 308700) y con un microscopio Leitz DM-RB (Leica[®]) al que también se adaptó una cámara clara del tipo FSA 25 PE (Leica[®]). Las descripciones realizadas se completaron con la ayuda de las fotografías tomadas con el microscopio electrónico de barrido JEOL 840. Las dimensiones de las estructuras anatómicas de pequeño tamaño se midieron bajo la lupa binocular con la ayuda de un micrómetro ocular.

1.1.4. Terminología

En la descripción de los estadios preimaginales, se ha seguido la terminología propuesta por CHANDLER (1968) en el caso de los huevos y la utilizada por HARTLEY (1961; 1963) y ROTHERAY (1993) en la descripción de larvas y pupas. La mayoría de los caracteres utilizados en las descripciones de larvas y pupas de sírfidos se refieren a la forma y disposición de las aberturas espiraculares en los procesos respiratorios. Otros caracteres de gran interés diagnóstico son la ornamentación tegumentaria, la presencia o no de esbozos apendiculares, así como el número y la forma de las proyecciones carnosas presentes en el segmento anal. En las figuras 35 y 36, se ilustran los principales caracteres anatómicos utilizados, indicándose entre paréntesis el término original en inglés.

Sírfidos asociados con la cactácea Opuntia maxima

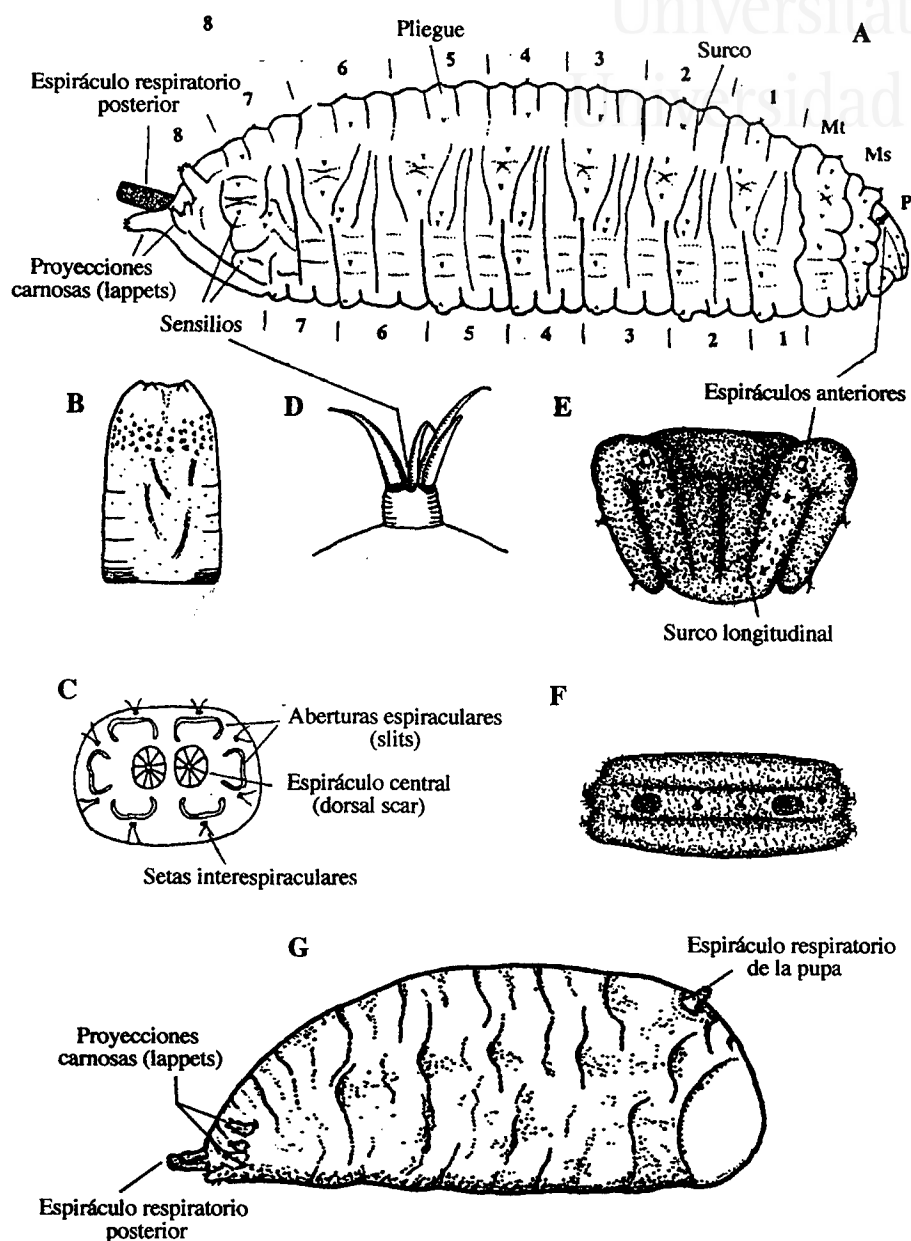


Figura 35. Tercer estadio larvario de un sírfido; A: vista lateral de larva mostrando los principales rasgos morfológicos, incluyendo el patrón de la disposición de los sensilios; B: vista dorsal del espiráculo respiratorio posterior; C: disposición de las aberturas espiraculares en el extremo del espiráculo posterior; D: detalle de un sensilio; E: vista frontal del protórax mostrando los surcos longitudinales; F: vista dorsal del primer segmento abdominal mostrando los discos de cutícula diferenciada por donde emergen los espiráculos respiratorios de la pupa; G: vista lateral de la pupa de un sírfido. (Modificado de ROTHERAY, 1993)

Sírfidos asociados con la cactácea Opuntia maxima

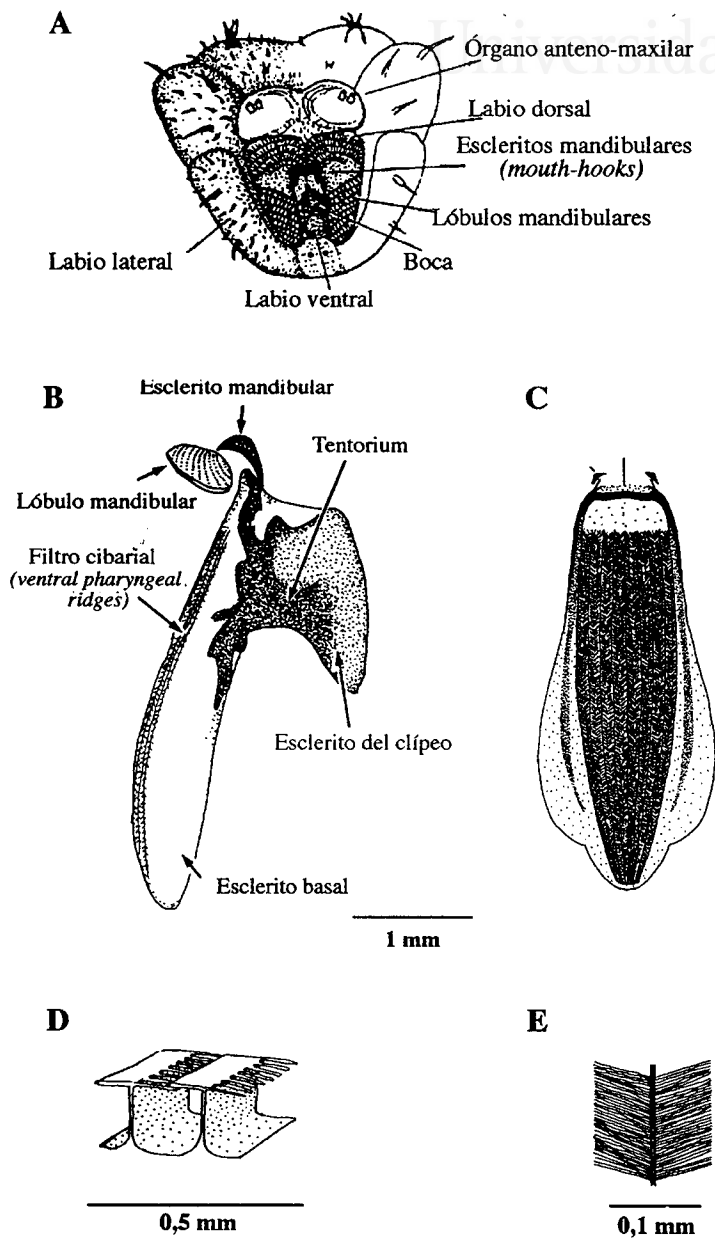


Figura 36. **A:** vista ventral del protórax mostrando la abertura bucal; **B:** vista lateral del esqueleto cefalofaríngeo; **C:** vista ventral del esqueleto cefalofaríngeo mostrando el filtro cibarial; **D:** detalle de las laminas que forman el lóbulomandibular; **E:** detalle de los filamentos que forman el filtro cibarial. (Modificado de HARTLEY, 1963; MAIER, 1978; ROTHERAY, 1993; WHITTINGTON, 1994).

1.2. Estudio de la biología

El material estudiado proviene en su mayoría de la recolección directa de los ejemplares en el campo (huevos, larvas y pupas) o bien de la cría y posterior desarrollo de éstos en el laboratorio. En todos los casos la cría se efectuó bajo condiciones de temperatura y humedad controladas (22°C día, 17°C noche; 65-85% humedad relativa), con un fotoperiodo constante de 15 horas de luz y 9 de oscuridad.

1.2.1. Desarrollo larvario

Durante las salidas de campo efectuadas a la I. de Nueva Tabarca y el I. de Benidorm, se llevó a cabo un muestreo de los cladodios en avanzado estado de putrefacción de *Opuntia maxima*, con el fin de detectar la presencia de larvas o pupas de sírfidos. Una muestra representativa de los ejemplares encontrados era transportada al laboratorio para su cría hasta la emergencia de los imagos. Con el fin de manipular y dañar lo menos posible los ejemplares, éstos fueron trasladados al laboratorio en el interior de los cladodios de *Opuntia* donde fueron hallados. Una vez en el laboratorio, se examinaba cuidadosamente el cladodio, para determinar el estadio larvario en el que se encontraban las larvas y para localizar las pupas. Las pupas encontradas eran aisladas individualmente en placas Petri de 3,5 cm de diámetro. La cantidad del material fijado y conservado dependió del estadio larvario de los ejemplares encontrados, ya que la descripción de las especies está basada únicamente en el último estadio larvario (L3). Después de haber extraído todas las pupas, los cladodios eran introducidos en unos terrarios de plástico transparente de 70x25x40 cm, debidamente precintados en su parte superior con tela de gasa para impedir la salida de larvas. De esta forma, únicamente fue necesario añadir medio nutricio a las larvas cuando el proceso de putrefacción de los cladodios finalizó antes de completarse el ciclo larvario. En este caso, el medio nutricio se obtuvo de otros cladodios en descomposición, que también albergaban larvas de sírfidos, a ser posible de la misma especie. Los cladodios fueron revisados diariamente, separando las pupas que iban apareciendo. También con una periodicidad diaria, se efectuó un seguimiento del peso de las pupas hasta la emergencia de los imagos ($n = 401$), utilizando para ello una balanza analítica HM-202 (AND[®]).

*Sírfidos asociados con la cactácea *Opuntia maxima**

En el caso particular de *E. etnensis* se decidió incubar un total de 60 pupas a una temperatura ligeramente superior (24°C día, 20°C noche), para poder estudiar su posible incidencia sobre la duración del periodo de pupa.

La temperatura del interior del cladodio fue tomada en el campo con un *datalogger* (Stow Away XTI) que registra de forma automática la temperatura media en intervalos de una hora.

En total se han criado 437 ejemplares de *E. etnensis* (405 procedentes de la I. de Nueva Tabarca y 35 del I. de Benidorm), 102 de *Syritta pipiens* (95 procedentes de la I. de Nueva Tabarca y 7 del I. de Benidorm) y 7 de *S. flaviventris* (1 procedente de la I. de Nueva Tabarca y 6 del cabo de las Huertas (Alicante)).

1.2.2. Cría de imagos en el laboratorio

La cría de imagos en el laboratorio se efectuó con éxito únicamente con representantes de *Eumerus etnensis*, capturados en el campo o bien nacidos en el laboratorio. Estos experimentos tuvieron como objetivo profundizar en diversos aspectos de la biología de los imagos tales como la longevidad, el comportamiento reproductivo y las pautas de ovoposición.

1.2.2.1. Comportamiento reproductivo

El objetivo de este experimento fue determinar la edad a la que alcanzan la madurez sexual los imagos criados con una dieta de miel diluida al 25-30% (Floresta[®]: miel de azahar) y polen. Con este propósito se aislaron en parejas 40 imagos de diferentes edades (entre 0-4 días de vida) en terrarios de 30×15×20, realizándose un riguroso seguimiento de su comportamiento. Además, con el fin de establecer si la cópula puede producirse sin aporte de nutrientes se repitió el experimento, pero en este caso con imagos a los que se les había suministrado exclusivamente agua. Estos experimentos permitieron, además, establecer la forma en la que se lleva a cabo la cópula así como su duración.

1.2.2.2. Pautas de ovoposición

Para estudiar las pautas de ovoposición de las hembras, se aislaron individualmente 12 parejas de imagos recién emergidos en terrarios de 30×15×20 cm. A estos imagos se les suministró una dieta de miel diluida al 25-30% y polen, con el fin de favorecer la maduración de los órganos reproductores en ambos sexos.

Además, en cada uno de los terrarios se introdujo una cladodio de *O. maxima* en avanzado estado de descomposición. El examen diario de estos cladodios permitió conocer varios aspectos sobre las pautas de ovoposición de *E. etnensis*, tales como la duración del periodo de puesta, la ubicación de los huevos en los cladodios, el periodo de incubación de los huevos y el porcentaje de supervivencia de éstos, entre otros.

1.2.2.3. Longevidad

Estos experimentos se efectuaron con el propósito de determinar la duración del periodo de vida de los imagos de *E. etnensis* y si existen o no diferencias en función del sexo. Para ello, se individualizaron en placas Petri de 10 cm de diámetro un total de 48 imagos recién emergidos (24 ♂♂ y 24 ♀♀), a los que se les suministró una dieta de miel diluida en agua al 25-30%. Además con el fin de establecer si las posibles diferencias se agudizaban en condiciones extremas, se repitió el experimento pero esta vez suministrando a los ejemplares exclusivamente agua (13 ♂♂ y 10 ♀♀).

1.2.3. Biología de los parasitoides

Algunas de las pupas de sírfidos recogidas en el campo resultaron estar atacadas por himenópteros parasitoides. La fácil disponibilidad de hospedadores y el desarrollo en el laboratorio de unas técnicas de cría adecuadas permitió profundizar en algunos aspectos de su biología, prestando un especial interés a su interacción con el ciclo biológico de sus hospedadores.

1.2.3.1. Cría en el laboratorio

Las colonias de parasitoides con las que se han realizado los experimentos se formaron a partir de los ejemplares emergidos de las pupas de *E. etnensis* (9 ♀♀ y 7 ♂♂) y *S. pipiens* (4 ♀♀ y 2 ♂♂) recogidas en la I. de Nueva Tabarca entre 20-III-1998 y el 10-IV-1998. A los imagos se les suministró una dieta de miel diluida en agua al 25-30% y agua, proporcionándoseles ambos líquidos embebidos en pequeñas bolitas de algodón. En el caso de los parasitoides obtenidos a partir de *E. etnensis*, se decidió establecer dos colonias independientes, en una de ellas se mantuvo a las hembras aisladas ($n = 4$) con el fin de determinar el tipo de partenogénesis que presenta esta especie y en la otra se emparejaron las hembras con los machos ($n = 5$).

A ambos grupos de hembras se les expuso a lo largo de su vida, pupas de sírfidos de diferentes edades (entre 1 y 18 días) durante un periodo de 1-2 días. Las pupas expuestas fueron pesadas diariamente hasta la emergencia de los parasitoides. La colonias se mantuvieron durante 4 generaciones criándose un total de 96 parasitoides emergidos de 78 pupas de *E. etnensis* y 18 pupas de *S. pipiens*.

1.2.3.2. Cópula y ovoposición

Para estudiar el comportamiento reproductivo de esta especie se aislaron por parejas 20 imagos de diferentes edades (entre 1 y 35 días) en placas Petri de 10 cm de diámetro durante 2-3 horas, efectuándose un riguroso seguimiento de su comportamiento. Del mismo modo se aislaron individualmente un total de 30 hembras a las que se les expuso pupas de *E. etnensis* de una edad comprendida entre 3 y 8 días, con el fin de conocer sus pautas de ovoposición. Durante el transcurso de las observaciones se prestó un especial interés a la zona de la pupa en la que se llevaba a cabo la ovoposición.

1.2.3.3. Longevidad y tamaño corporal

Con el propósito de determinar la duración del periodo de vida de los imagos de este parasitoide en condiciones de laboratorio, se individualizaron, en placas Petri de 10 cm de diámetro, 47 ejemplares emergidos de pupas de *E. etnensis* (16 ♀♀ y 31 ♂♂) y 10 ejemplares procedentes de pupas de *S. pipiens* (6 ♀♀ y 4 ♂♂). A estos imagos se les suministró una dieta de miel diluida en agua al 25-30% y agua.

Para determinar las posibles diferencias en el tamaño de los parasitoides en función de la especie hospedadora, se ha medido la longitud máxima del ala.

1.2.4. Análisis estadístico

En todas las variables estudiadas, el valor medio obtenido se ha acompañado del error estándar (SE) y el tamaño de la muestra (*n*). Ante la imposibilidad de normalizar la mayoría de las variables, se utilizaron “pruebas” no paramétricas para averiguar las diferencias que pudieran existir entre éstas, concretamente se ha utilizado el test de la U de *Mann-Whitney*. Los análisis de frecuencias se realizaron utilizando el test G (“test for goodness of fit”), aplicando a sus resultados la corrección de William, siguiendo las indicaciones de SOKAL & ROHLF (1995). El programa utilizado en estos cálculos ha sido STATISTICA, versión 4.1, y también un programa facilitado por el Dr. Ellis Adam para la realización del test G.

2. Resultados

En las islas de la costa de Alicante los cladodios en avanzado estado de descomposición de *O. maxima* son utilizados como medio de desarrollo larvario por tres especies de sírfidos: *Eumerus etnensis*, *Syritta pipiens* y *S. flaviventris*. A continuación se exponen los resultados obtenidos en el estudio de la biología de estas especies, además se describen los estadios preimaginales de *E. etnensis* y *S. flaviventris*. La profundidad con la que ha sido posible abordar este estudio ha variado considerablemente entre las tres especies. Estas diferencias se deben, en el caso de *S. flaviventris*, al reducido número de ejemplares hallados y en el de *S. pipiens*, especie muy común, a que su ciclo biológico ya ha sido descrito por otros autores (PARMENTER, 1944; 1956), por lo que nuestros estudios se han centrado en algunos aspectos inéditos sobre su biología.

2.1. Descripción de estadios preimaginales

2.1.1. *Eumerus etnensis* van der Goot 1964

Huevo

Longitud $0,82 \pm 0,012$ mm, anchura máxima $0,29 \pm 0,006$ mm ($n = 20$). Los huevos recién puestos presentan una coloración blanquecina, oscureciéndose ligeramente durante su desarrollo hasta alcanzar un tono grisáceo poco antes de la eclosión. La forma de los huevos es ovalada, con ambos extremos redondeados, estando el polo anterior ligeramente afilado (Fig. 37A). La superficie ventral está ligeramente aplanada mientras que la superficie dorsal es claramente convexa. El micropilo aparece como una pequeña e inconspicua mancha negra sobre el polo anterior. El examen de las ultraestructuras presentes en la superficie dorsal y ventral del corion, utilizando el microscopio electrónico de barrido, muestra una trama de líneas longitudinales de contorno marcadamente sinuoso, sobre la que se disponen unidades ovaladas seriadas siguiendo la misma disposición que dicha trama (Fig. 37B). Si este mismo estudio se lleva a cabo con un microscopio óptico (CHANDLER, 1968) se observan líneas perfectamente definidas constituidas por estructuras ovaladas con los márgenes marcadamente sinuosos.

Tercer estadio larvario (L3)

Longitud $21,2 \pm 0,48$ mm, anchura máxima $2,3 \pm 0,10$ mm ($n = 20$).

Apariencia general: Las larvas son subcilíndricas en sección transversal con la superficie ventral plana, el extremo anterior ligeramente afilado y el extremo posterior acusadamente acuminado. La superficie de la larva está cubierta de pequeñas y puntiagudas setas translúcidas con sus extremos dirigidos hacia la parte posterior del cuerpo. La longitud de estas setas es más corta en la superficie ventral, con la excepción del segmento anal, en el que la longitud de las setas no varía. Algunos de los caracteres larvarios se han visto claramente modificados durante el proceso de fijación; así la cutícula, translúcida en las larvas vivas, adquiere una tonalidad crema en los ejemplares fijados. Otro carácter que se modifica es la coloración del extremo del tubo digestivo, con una llamativa coloración verde en los ejemplares que se alimentan activamente y oscurecido por tejido adiposo de tonalidad blanquecina-grisácea en los ejemplares fijados. No obstante, los principales rasgos morfológicos que caracterizan la apariencia general de las larvas de esta especie son: el pronunciado desarrollo de las mandíbulas, que sobresalen de la cavidad bucal, junto con la presencia de dos proyecciones carnosas de forma triangular (*lappets*) en posición dorso-lateral justo antes del inicio del espiráculo respiratorio posterior. A continuación se describe más detalladamente los rasgos morfológicos de estas larvas.

CABEZA: Escleritos mandibulares (sm) con los extremos dentados y fuertemente esclerotizados. Lóbulos mandibulares (lm) externamente carnosos y ligeramente oscurecidos. Labios laterales bien desarrollados (proyectados hacia la parte anterior de protórax vistos de perfil) y cubiertos de largas y finas setas. Labio dorsal tapizado por una larga y densa pubescencia. Órganos anteno-maxilares bien desarrollados. *Esqueleto cefalofaríngeo:* Mandíbulas de anchura creciente y dentadas apicalmente (Fig. 38B). Lóbulos mandibulares bien desarrollados, dotados de una serie de laminillas en forma de "T" en sección transversal, con los márgenes externos lisos y con peines de filamentos sobre los márgenes internos. Escleritos del clipeo cortos y redondeados, fuertemente pigmentados en su zona media y sobre el *tentorium*. Escleritos basales largos y dorsalmente curvados, unidos ventralmente por el filtro cibarial (Fig. 38A).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

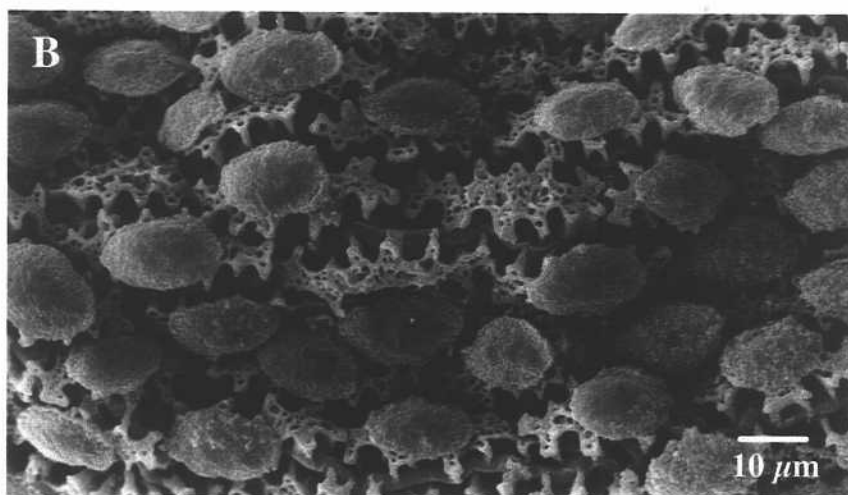


Figura 37. Huevo de *Eumerus etnensis*; A: vista general; B: detalle de la ornamentación.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

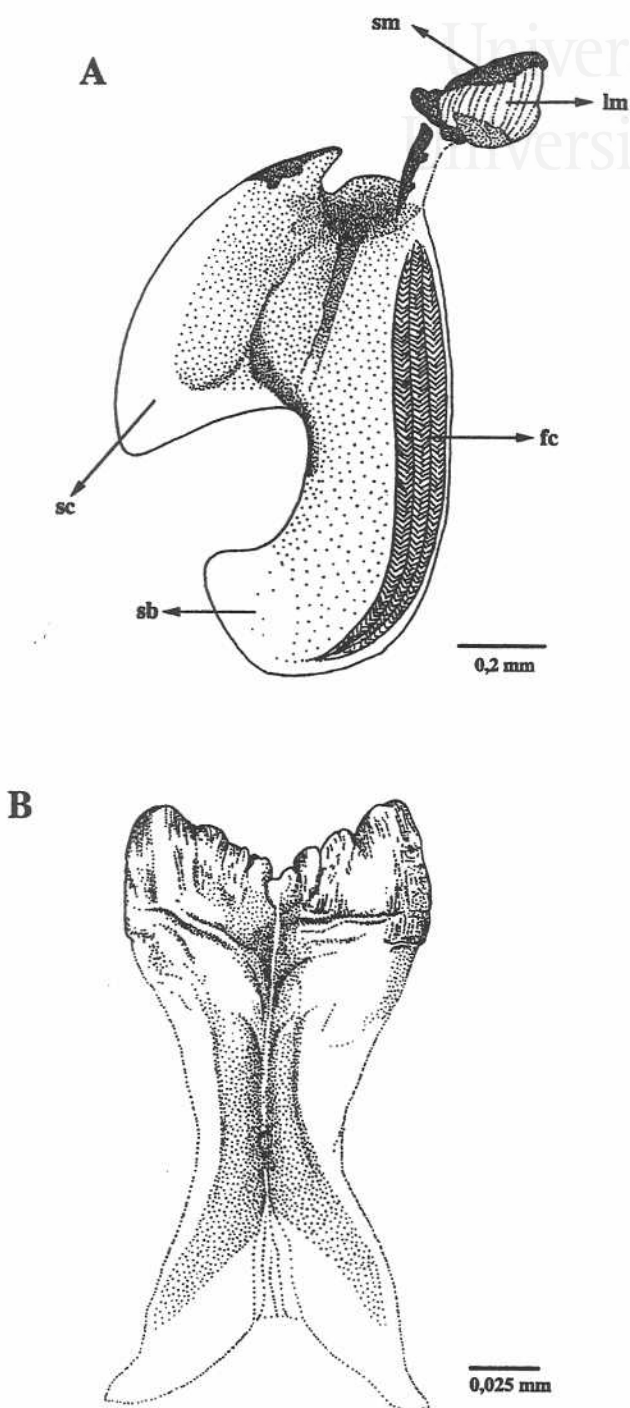


Figura 38. A: Esqueleto cefalofalofaríngeo de *Eumerus etnensis* (lm: lóbulos mandibulares; sm: escleritos mandibulares; c: filtro cibarial; sc: escleritos del clípeo; sb: escleritos basales); **B:** escleritos mandibulares de *Eumerus etnensis*.

TÓRAX: Procesos respiratorios anteriores débilmente esclerotizados, cortos y estrechos. Margen lateral del mesotórax (Ms) con dos áreas cubiertas de espículas esclerotizadas rodeando el 4^o y 5^o sensilio. Segmento mesotorácico dotado de un par de esbozos apendiculares (*prolegs*).

ABDOMEN: En vista dorsal, cabe destacar la presencia de dos discos de cutícula diferenciada sobre el primer segmento abdominal, precursores de los espiráculos respiratorios de la pupa. En la superficie ventral, cada uno de los 7 primeros segmentos abdominales presenta un par de esbozos apendiculares bien desarrollados. Cada uno de ellos está dotado de 2 ó 3 filas paralelas de ganchos (*crochets*) translúcidos en la base y de coloración marrón en su extremo apical (Fig. 39A), dirigidas hacia la parte posterior excepto en el último segmento abdominal que están orientadas hacia el extremo anterior. Los ganchos de la primera fila son de mayor tamaño que los de las filas siguientes. Segmento anal con un par de proyecciones carnosas de forma triangular en posición dorso-lateral (Fig. 39C). La papila anal, evaginada sólo en algunos ejemplares, es simétrica longitudinalmente y consta de 6 divertículos orientados hacia el extremo anterior y 4 dirigidos hacia la parte posterior (Fig. 40B). *Proceso respiratorio posterior (prp)*: Longitud $1,6 \pm 0,03$ mm ($n = 20$). La coloración del proceso respiratorio posterior es marrón brillante. La anchura de este proceso respiratorio disminuye ligeramente desde la base ($0,5 \pm 0,01$ mm; $n = 20$) hasta el extremo apical ($0,38 \pm 0,009$ mm; $n = 20$), que está truncado, dando lugar a la superficie espiracular. Esta superficie tiene una simetría bilateral, presentando cada uno de los lados tres aberturas espiraculares (*slits*) rodeando el espiráculo central (*dorsal scars*). Estas aberturas espiraculares tienen forma de herradura con los extremos dirigidos hacia el espiráculo central, diferenciándose la 1^a y la 3^a por la presencia de un ligero entrante en la zona de mayor concavidad (Fig. 39B). En el contorno más externo de la superficie espiracular aparecen 4 pares de setas espiraculares ramificadas, con al menos 5 ramas cada una de ellas.

Quetotaxia: Protórax (P) con 11 pares de sensilios; mesotórax (Ms) y metatórax (Mt) con 8 pares; primeros 7 segmentos abdominales y segmento anal con 9 pares de sensilios (Fig. 40A).

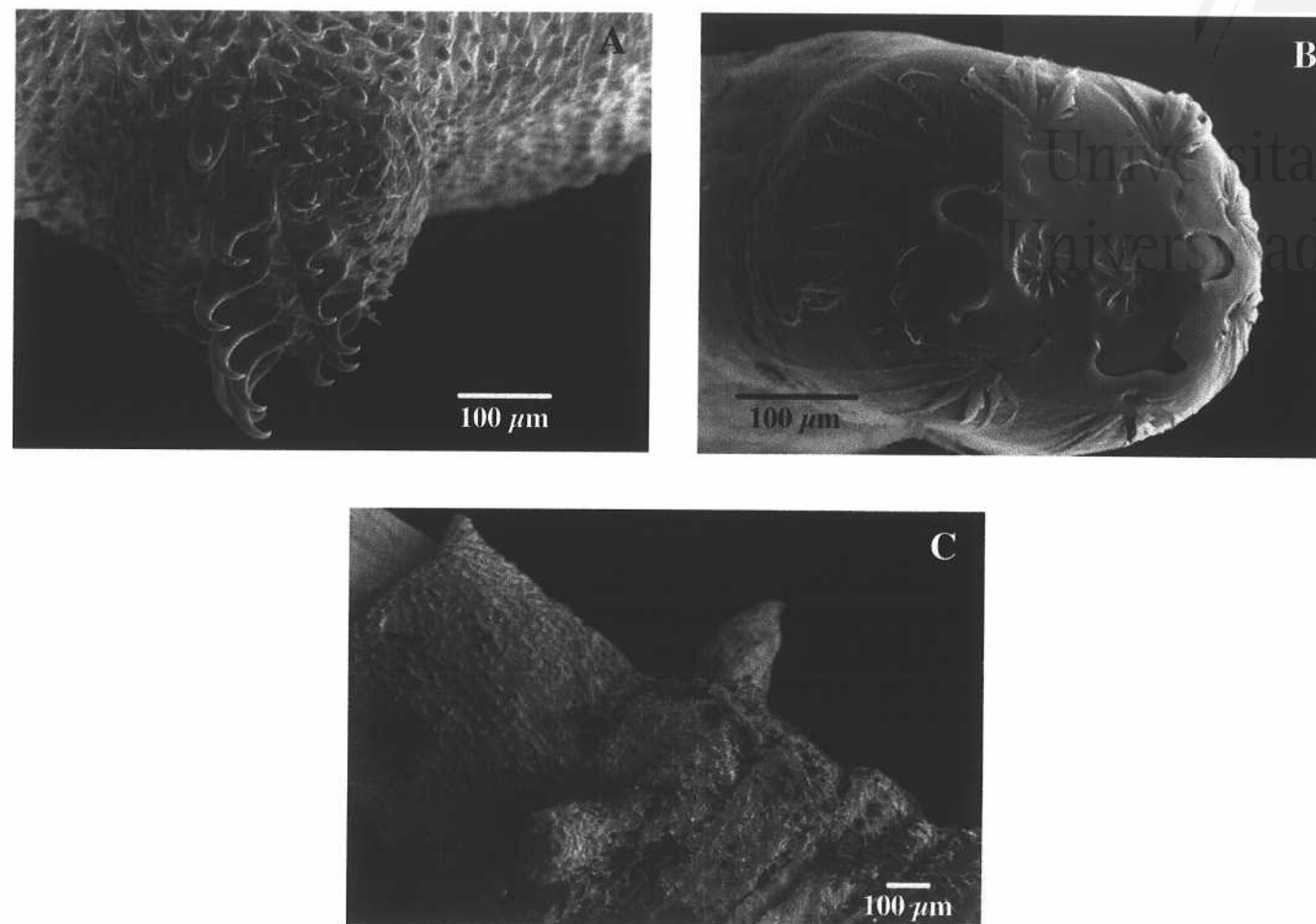


Figura 39. Larva de *Eumerus etnensis*; A: esbozo apendicular; B: espiráculo respiratorio posterior; C: proyecciones carnosas del segmento anal.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

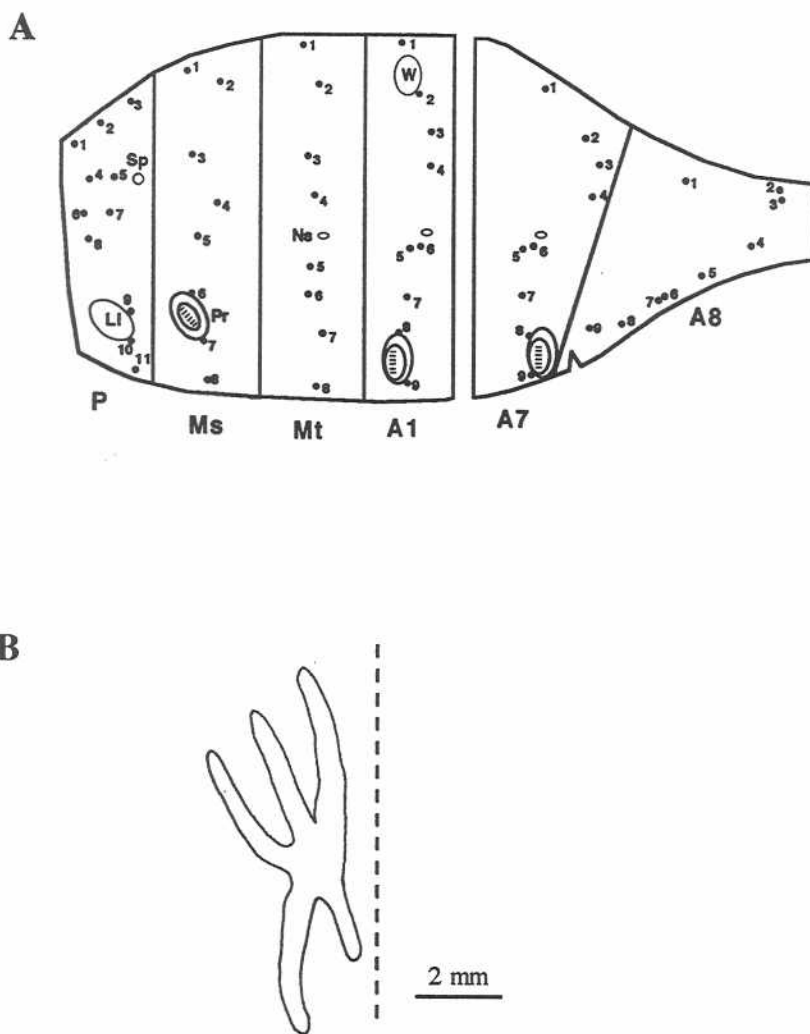


Figura 40. Tercer estadio larvario de *Eumerus etnensis*; **A:** quetotaxia (P: protórax; Ms: mesotórax; Mt: metatórax; A1-A7: primeros siete segmentos abdominales; A8: segmento anal; Ns: espiráculo no funcional ; Li: labio lateral; Pr: esbozo apendicular; W: área de la cutícula por donde emergen los espiráculos respiratorios de la pupa. **B:** papila anal.

Puparium

Longitud incluyendo el proceso respiratorio posterior $10,1 \pm 0,29$ mm, anchura máxima $3,5 \pm 0,08$ mm ($n = 20$). Subcilíndrica en sección transversal, con la superficie ventral plana, con el extremo anterior redondeado y ligeramente afilada en el extremo posterior (Fig. 41). Tegumento de color marrón pálido y de textura rugosa, persistiendo la segmentación de la larva como surcos y pliegues transversos. Ventralmente, es posible observar sobre el mesotórax y los 7 primeros segmentos abdominales los restos de los esbozos apendiculares de las larvas (Fig. 41B). En la superficie dorsal destaca la presencia de los dos procesos respiratorios torácicos que emergen a través de la mitad superior del opérculo de emergencia (Fig. 41A). Estos procesos respiratorios son estructuras subcónicas con numerosas aberturas espiraculares en forma de disco, distribuidas irregularmente sobre su superficie (Fig. 41C). Cada disco consta de 6 a 10 aberturas ovaladas. El segmento anal se estrecha notablemente hacia la base del proceso respiratorio posterior, donde se observa con dificultad el par de proyecciones carnosas claramente visibles en la larva. El proceso respiratorio posterior idéntico al de la larva.

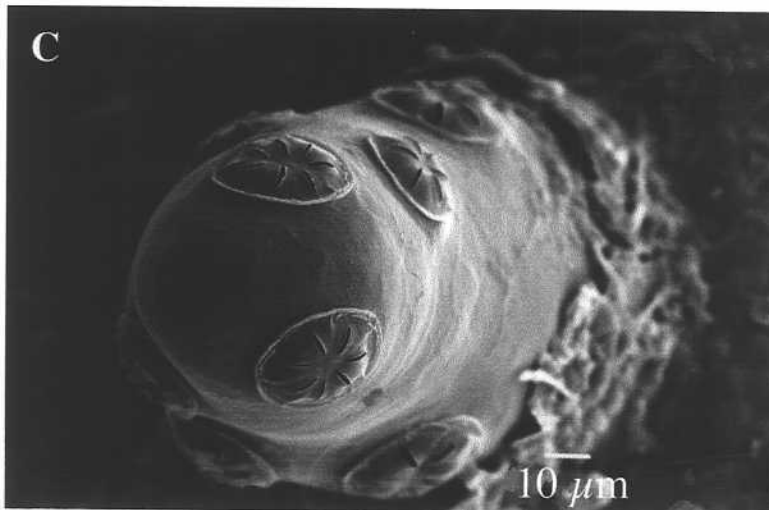


Figura 41. Puparium de *Eumerus etnensis*; A: vista dorsal; B: vista ventral; C: espiráculos respiratorios de la pupa.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

2.1.2. *Syritta flaviventris* (Macquart, 1842)

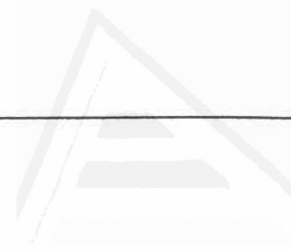
Tercer estadio larvario (L3)

Longitud 8-10 mm, anchura máxima 1,5-2 mm ($n = 4$). **Apariencia general:**

Larva subcilíndrica en sección transversal con la superficie ventral plana, el extremo anterior ligeramente truncado y el extremo posterior agudizado. La superficie de la larva está cubierta de pequeñas y puntiagudas setas translúcidas dirigidas hacia el extremo posterior, cuya longitud y grado de esclerotización aumenta apreciablemente en los últimos segmentos del cuerpo. No obstante, el principal rasgo morfológico que caracteriza esta especie es la presencia de tres pares de proyecciones carnosas de forma triangular en posición dorso-lateral en el extremo posterior de la larva. A continuación se describen más detalladamente sus rasgos morfológicos.

CABEZA: Mandíbulas y lóbulos mandibulares internos. Labios laterales redondeados y bien desarrollados (proyectados hacia la parte anterior de protórax vistos de perfil), cubiertos de finas y cortas setas en la base y de espículas muy esclerotizadas en el extremo. Órganos anteno-maxilares bien desarrollados. *Esqueleto cefalofaríngeo:* Mandíbulas de anchura creciente, ligeramente angulares dorsalmente y no dentadas apicalmente (Fig. 42A). Lóbulos mandibulares pequeños, dotados de una serie de laminillas en forma de "T" en sección transversal, con los márgenes externos lisos y con peines de filamentos sobre los márgenes internos. Escleritos del clipeo cortos y redondeados, conectados dorsalmente entre sí por el labro y fuertemente pigmentados en su zona media y sobre el *tentorium*. Escleritos basales largos, estrechos, ligeramente esclerotizados y unidos ventralmente por el filtro cibarial.

TÓRAX: El pliegue anterior de la superficie dorsal del protórax presenta surcos longitudinales y una estrecha banda transversal (< 40% del pliegue anterior) cubierta de espículas esclerotizadas y densamente agregadas, cuyo tamaño disminuye progresivamente hacia la parte posterior. Procesos respiratorios anteriores débilmente esclerotizados, cortos y estrechos. El margen lateral del protórax presenta un grupo de unas 7 espículas fuertemente esclerotizadas delante del 4^o sensilio mesotorácico y otro grupo de unas 12 espículas en frente del 5^o sensilio mesotorácico (Fig. 43A). El mesotórax presenta en su superficie ventral un par de esbozos apendiculares bien desarrollados, dotado cada uno de ellos con cerca de 20 ganchos (*crochets*).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

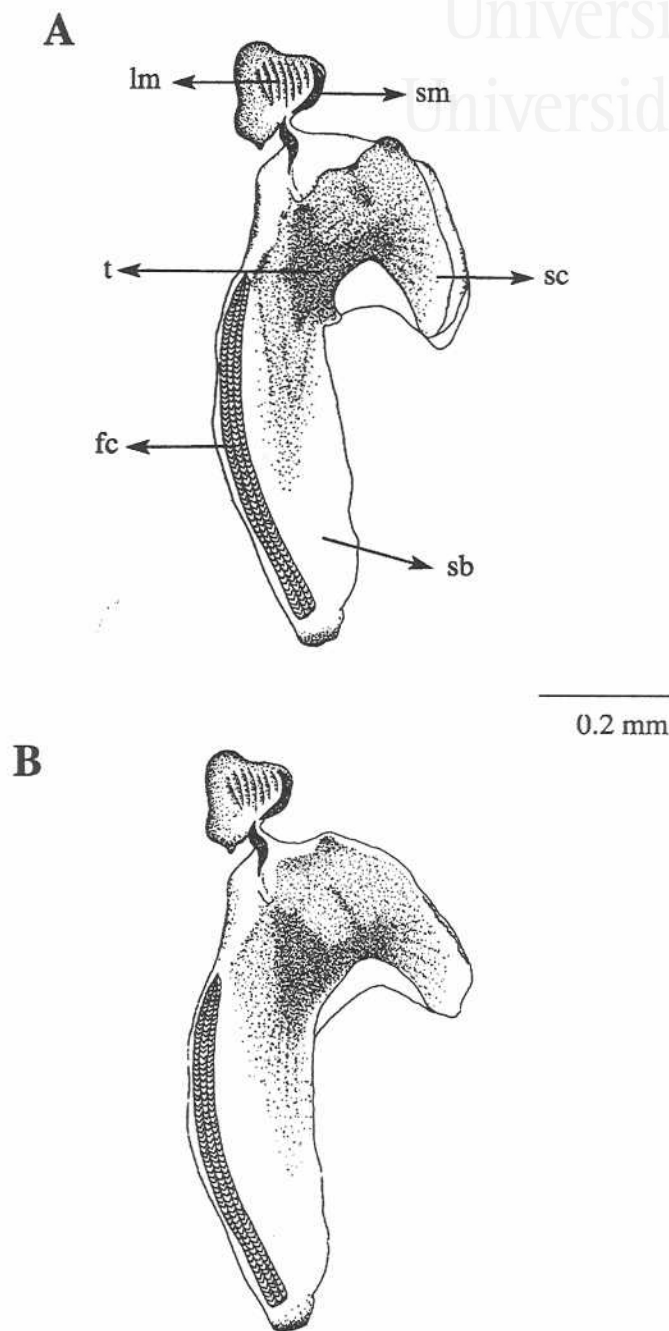
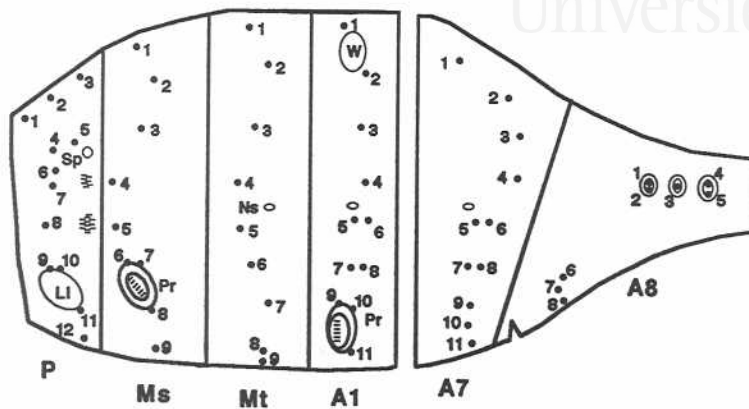
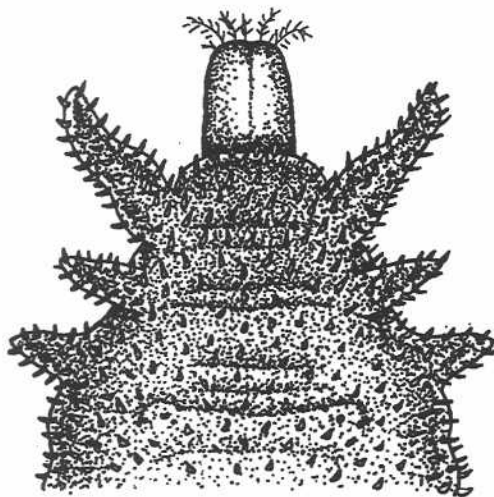


Figura 42. Esqueleto cefalofaríngeo; **A:** *Syritta flaviventris*; **B:** *Syritta pipiens*. (lm: lóbulos mandibulares; sm: escleritos mandibulares; t: tentorium; fc: filtro cibarial; sc: escleritos del clípeo; sb: escleritos basales)

A



B



1 mm

Figura 43. Tercer estadio larvario de *Syrretta flaviventris*; A: quetotaxia (P: protórax; Ms: mesotórax; Mt: metatórax; A1-A7: primeros siete segmentos abdominales; A8: segmento anal; Ns: espiráculo no funcional; Ll: labio lateral; Pr: esbozo apendicular; W: área de la cutícula por donde emergen los espiráculos respiratorios de la pupa. B: segmento anal.

En la superficie ventral del metatórax aparecen en posición homóloga a la de los esbozos apendiculares del mesotórax, dos reducidas áreas cubiertas, al igual que éstos, de ganchos; pero en este caso mucho menos esclerotizados y de tamaño más reducido.

ABDOMEN: La superficie dorsal del primer segmento abdominal presenta dos discos de cutícula diferenciada. Ventralmente, cada uno de los 6 primeros segmentos abdominales presenta 1 par de pequeños esbozos apendiculares. Cada esbozo apendicular está dotado de 2 ó 3 filas paralelas de ganchos translúcidos en la base y de coloración marrón en su extremo apical, dirigidos hacia la parte posterior; excepto en el último segmento abdominal en el que algunos de ellos están orientados hacia el extremo anterior. El número de ganchos disminuye de la primera fila (5-6) a la segunda (4-5), estando representada la tercera fila, cuando aparece, por un número menor. Los ganchos de la primera fila son de mayor tamaño que los de las filas siguientes. Segmento anal con 3 pares de proyecciones carnosas de forma triangular en posición dorso-lateral, siendo el tercer par de mayor tamaño que el resto (Fig. 43B). *Proceso respiratorio posterior:* Longitud 0,4- 0,6 mm; anchura: en la base 0,2-0,3 mm, en el extremo 0,1-0,2 mm; ($n = 4$). Coloración marrón brillante. Superficie espiracular con simetría bilateral, presentando cada uno de los lados tres aberturas espiraculares de forma sinuosa rodeando el espiráculo central (Fig. 44B). En el contorno más externo de la superficie espiracular aparecen 4 pares de setas espiraculares ramificadas, con al menos 5 ramas cada una de ellas (Fig. 44A).

Quetotaxia: Protórax (P) con 12 pares de sensilios; mesotórax (Ms) y metatórax (Mt) con 9 pares; primeros siete segmentos abdominales con 11 pares y segmento anal con 8 pares de sensilios (Fig. 43A).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

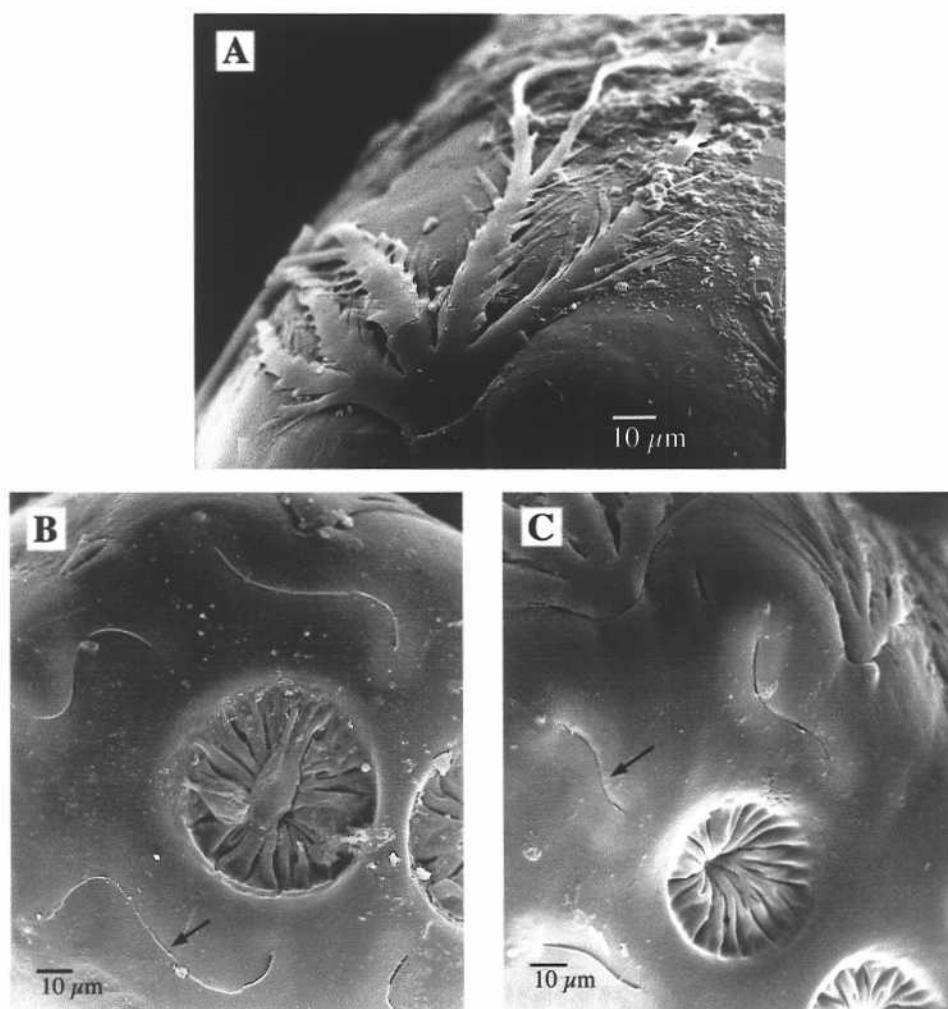


Figura 44. Proceso respiratorio posterior. *Syrirta flaviventris*; A: seta interrespiracular; B: aberturas espiraculares. *Syrirta pipiens*; C: aberturas espiraculares.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

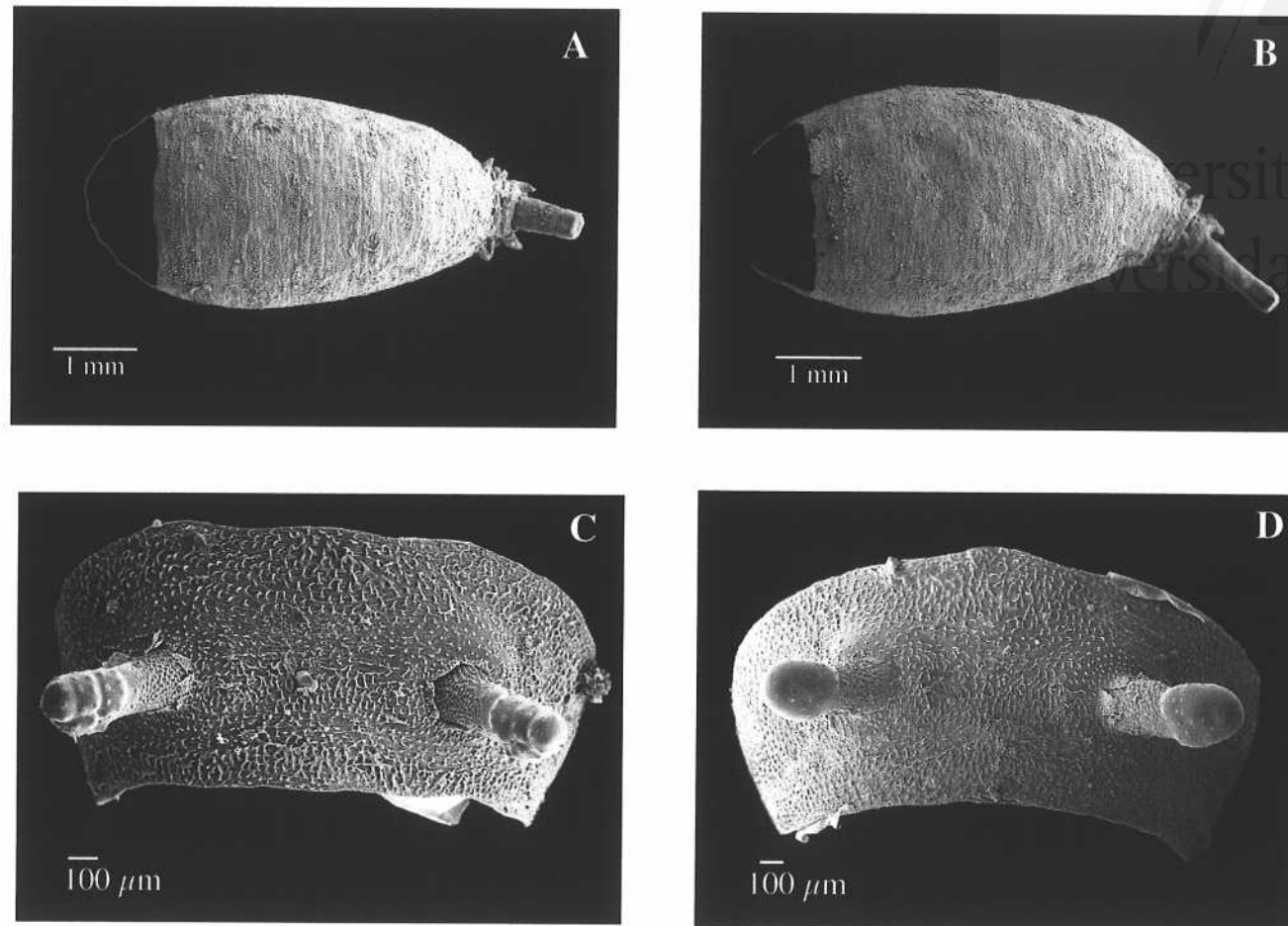


Figura 45. A y B: vista dorsal de la pupa; A: *Syrphid flaviiventris*; B: *Syrphid pipiens*. C y D: pieza superior del opérculo de emergencia con los espiráculos de la pupa; C: *S. flaviiventris*; D: *S. pipiens*.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

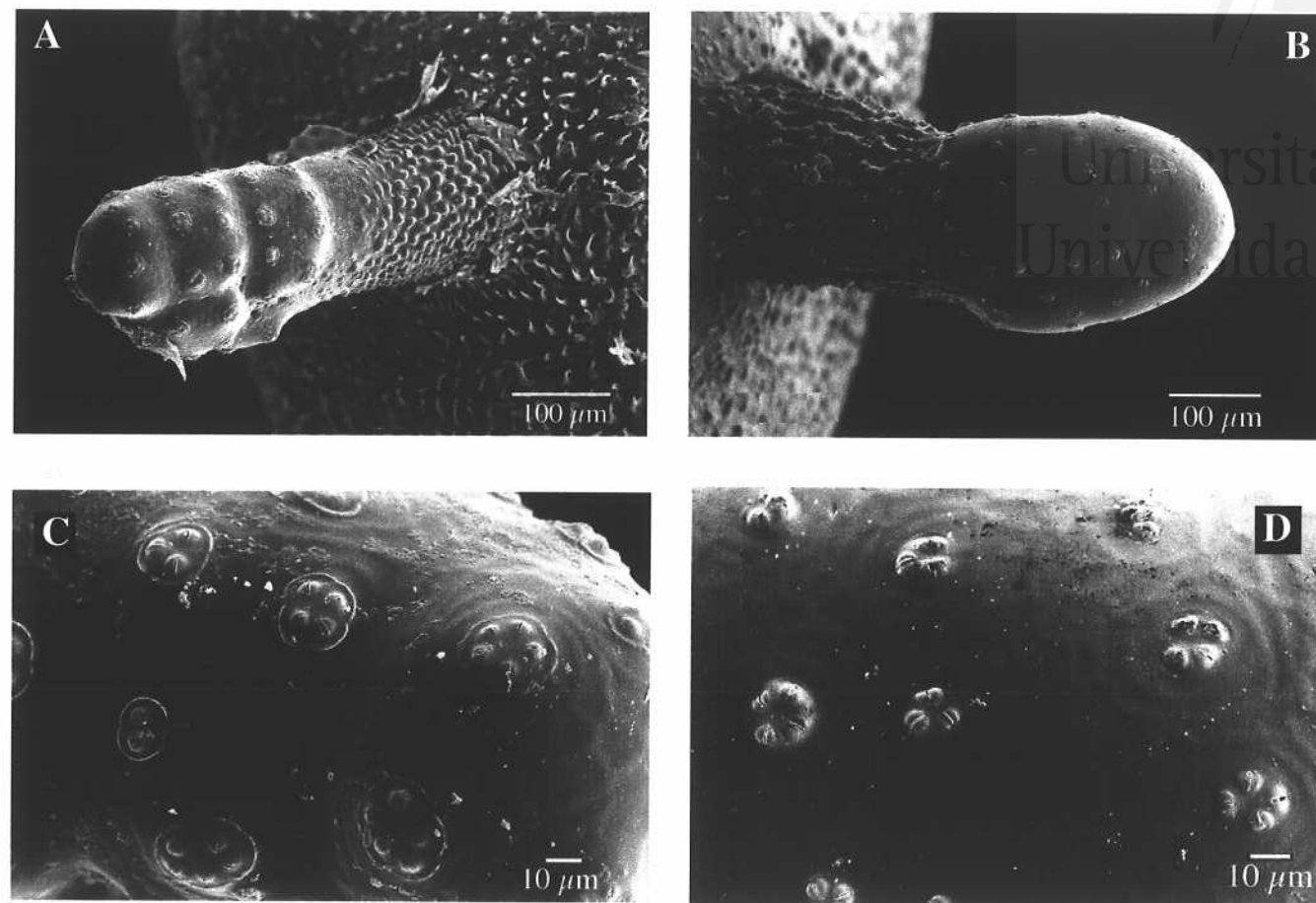


Figura 46. A y B: espiráculo respiratorio de la pupa; A: *Syrhitta flaviventris*; B: *Syrhitta pipiens*. C y D: aberturas espiraculares; C: *S. flaviventris*; D: *S. pipiens*.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Puparium

Longitud, incluyendo el proceso respiratorio posterior, 6,5 mm, anchura máxima 2,5 mm ($n = 4$). Subcilíndrica en sección transversal con la superficie ventral plana, con el extremo anterior redondeado y ligeramente afilada en el extremo posterior (Fig. 45A). Tegumento de color marrón y de textura rugosa, persistiendo la segmentación de la larva como surcos y pliegues transversales. Ventralmente, es posible observar sobre el mesotórax y los 6 primeros segmentos abdominales, los restos de los esbozos apendiculares de las larvas. En la superficie dorsal destaca la presencia de los dos procesos respiratorios torácicos, que emergen a través de la mitad superior del opérculo de emergencia (Fig. 45C). Estos procesos respiratorios son estructuras subcónicas que presentan el extremo apical engrosado y lobulado (Fig. 46A). Este engrosamiento divide los procesos respiratorios en dos zonas: la zona basal, que presenta los dos tercios inferiores nodulados y el tercio superior liso; y la zona engrosada, en la que aparecen numerosas aberturas espiraculares en forma de disco distribuidas irregularmente sobre su superficie (Fig. 46C). Cada disco consta de 2 a 6 aberturas ovaladas. El segmento anal, se estrecha notablemente hacia la base del proceso respiratorio posterior donde apenas es posible distinguir los tres pares de proyecciones carnosas, claramente visibles en la larva. El proceso respiratorio posterior idéntico al de la larva.

2.2. Ciclos biológicos

2.2.1. *Eumerus etnensis* van der Goot, 1964

Esta especie cuya biología era absolutamente desconocida hasta el momento, es una de las más abundantes en las islas de la costa de Alicante, estando presente a lo largo de todo el año. Estos hechos unidos a la escasa movilidad que caracteriza a los imagos de este género (STUBB & FALK, 1993), nos hizo sospechar que podría completar su ciclo biológico en estas islas. La única información que se conocía sobre la biología larvaria de esta especie es un breve comentario de LAMBECK (1973), quien tras capturar algunos imagos sobre las flores de *Daucus* sp. supuso que sus larvas podían desarrollarse sobre las engrosadas raíces de esta especie. Suposición que está en consonancia con los datos bibliográficos que se conocen sobre los medios de desarrollo larvario de las 5 especies de *Eumerus*, cuyo ciclo biológico ha sido descrito hasta el momento. Estos datos asocian los estadios preimaginales con tejidos vegetales que presentan un cierto grado de descomposición, principalmente con bulbos dañados de especies de las familias *Amaryllidaceae* (narcisos), *Liliaceae* (cebollas y jacintos), *Iridaceae* (lirios); con tallos dañados de *Umbelliferae* (zanahoria y chirivía), con tubérculos con síntomas de putrefacción de *Solanaceae* (patata), con raíces dañadas de *Asteraceae* (salsifí), así como con bulbos y tallos dañados de *Orobanchaceae* (HODSON, 1927; 1932; ASSEM & NASR, 1967; ARZONE, 1972; WAITZBAUER, 1976; FARAG & DOSS, 1981; DIRICKX, 1994). No obstante, un análisis de la flora presente tanto en la I. de Nueva Tabarca como en el I. de Benidorm, puso de manifiesto la casi completa ausencia de especies vegetales bulbosas o con raíces engrosadas. En consecuencia, se optó por realizar un seguimiento exhaustivo de los imagos con el propósito de obtener algún indicio sobre los lugares de desarrollo larvario. Estos seguimientos mostraron una clara asociación de los imagos con las antiguas plantaciones de *O. maxima* presentes en la I. de Nueva Tabarca. Esta estrecha relación coincide con los datos de captura de LAMBECK (1973) en el monte Etna (Sicilia) donde señala que los imagos de *E. etnensis* se apresaron en una ladera densamente poblada por *Opuntia* sp. En consecuencia, la búsqueda se intensificó en esta zona, donde se observaron sobre el suelo cladodios caídos de *O. maxima* en avanzado estado descomposición. El examen de éstos reveló la presencia de larvas y pupas de sírfidos, cuya cría en el laboratorio confirmó que se trataba de los estadios preimaginales de *E. etnensis*.

2.2.1.1. Comportamiento reproductor

A. PAUTAS DE CÓPULA

La cópula, bajo condiciones de laboratorio, no tuvo lugar hasta 2-3 días después de la emergencia de los imagos. Cuando se emparejaron los ejemplares, los machos reaccionaron rápidamente ante la presencia de hembras posadas o en vuelo, colocándose sobre ellas y sujetándolas fuertemente hasta que se producía la cópula. En consecuencia, no tiene lugar un cortejo previo al apareamiento, al menos en cautividad. La duración de la cópula varía entre 4 y 16 minutos, aunque la duración media fue de $7,7 \pm 0,89$ ($n = 15$). Durante este periodo el macho inmoviliza a la hembra, para lo cual engancha con las uñas de los tarsos del primer y segundo par de patas el margen costal de las alas de la hembra o bien los márgenes abdominales, y con los fémures y tibias del tercer par de patas abraza el abdomen de ésta. En condiciones naturales el apareamiento tiene lugar durante el día generalmente sobre los cladodios de *O. maxima*, aunque también se produce ocasionalmente sobre flores, como en las de *Sonchus tenerrimus* y *Euphorbia terracina*, e incluso sobre piedras.

En cautividad, los imagos copularon con frecuencia durante toda su vida. Además, los experimentos realizados mostraron que tanto los machos como las hembras son capaces de aparearse sucesivamente con distintos individuos del sexo opuesto.

B. OVOPOSICIÓN

Las hembras realizaron la puesta sobre los cladodios de *O. maxima* que presentaban un avanzado estado de descomposición, aprovechando para ello las irregularidades de la superficie de éstos (pequeñas grietas, pliegues, etc.). En los casos en los que el proceso de descomposición afectaba a una zona claramente delimitada del cladodio, las hembras únicamente ovopositaron sobre la superficie de la región dañada. Es posible que varias hembras puedan efectuar la puesta sobre un mismo cladodio, como revela el hecho de que dentro un mismo cladodio aparecieran larvas de diferentes estadios.

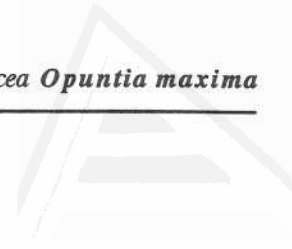
En condiciones de laboratorio, las hembras, que se emparejaron a las pocas horas de su emergencia, no realizaron la primera puesta hasta transcurridos 4-7 días. Además, en ningún caso la ovoposición tuvo lugar inmediatamente después de producirse la cópula, distanciándose de ésta una media de $2,8 \pm 0,31$ días ($n = 12$). La duración del periodo de ovoposición fue muy variable, aunque normalmente se

Sírfidos asociados con la cactácea Opuntia maxima

prolongó durante más de un día ($2,41 \pm 0,43$; $n = 12$). El número medio de huevos ovopositados por hembra fue de $32,7 \pm 6,30$ ($n = 12$), no obstante el rango observado fue muy amplio (9-85 huevos). En la mayoría de los casos, las hembras depositaron los huevos formando grupos, siendo su número extremadamente variable (2-30 huevos). Finalmente, podemos concluir que, al menos en cautividad, el número de huevos ovopositados no está claramente relacionado ni con la duración del periodo de puesta ni con el tamaño del área dañada del cladodio (Tab. 3).

Tabla 3. Relación entre la duración del periodo de puesta, el número de huevos ovopositados y el tamaño del área dañada del cladodio para *Eumerus etnensis*.

Ovoposición		
Duración del periodo de puesta (días)	Nº de huevos ovopositados	Tamaño del área dañada del cladodio (cm ²)
4	9	128
2	12	59
1	12	220
1	21	174
4	22	104
1	23	315
1	25	178
1	34	105
5	43	220
4	45	85
2	62	278
3	85	360



2.2.1.2. Desarrollo preimaginal

A. BIOLOGÍA LARVARIA

La eclosión de los huevos tuvo lugar entre 4 y 7 días después de haberse producido la ovoposición, siendo su porcentaje de viabilidad de aproximadamente el 70%. Las larvas de *E. etnensis* se desarrollan exclusivamente sobre los cladodios dañados de *O. maxima*, se hallen o no desprendidos de la planta como consecuencia del proceso de descomposición, completando su ciclo larvario en el interior de ellos. La presencia de larvas no parece estar condicionada por el tamaño del área dañada del cladodio. De hecho, se han encontrado larvas tanto en cladodios completamente afectados por el proceso de descomposición como en cladodios en los que el área dañada representaba tan sólo un 20% del área total. Los cladodios albergan generalmente un gran número de larvas (15-200), como era de esperar una vez conocidas las pautas de ovoposición de *E. etnensis*. Además, cabe señalar que los estadios larvarios de esta especie se han hallado tanto en los cladodios en los que el proceso de necrosis dio lugar a la licuefacción casi completa de los tejidos como en aquellos en los que este proceso sólo provocó su ablandamiento.

Las larvas recién emergidas son muy activas, desplazándose rápidamente sobre la superficie del cladodio en busca de algún pequeño orificio, que les permita acceder a su interior. Por tanto, a pesar de que las larvas poseen unas fuertes mandíbulas, parecen no valerse de ellas para penetrar en el cladodio. La duración del ciclo larvario en condiciones de laboratorio osciló entre 90 y 110 días. En cautividad, la tasa de mortalidad de las larvas durante los primeros estadios de desarrollo fue muy elevada. De hecho, tan sólo alcanzaron el último estadio larvario (L3) 3 de las 260 larvas recién emergidas con las que se inició el experimento. En consecuencia, es posible que las condiciones de cría en el laboratorio alteren de algún modo el proceso de descomposición de los cladodios, siendo mucho más sensibles a estas modificaciones los primeros estadios larvarios.

Las larvas de *E. etnensis* son saprófagas como ponen de manifiesto tanto las características del medio en que se desarrollan como las adaptaciones morfológicas que presenta su esqueleto cefalofaríngeo. De estas adaptaciones cabe destacar la presencia del filtro cibarial, característica común a todas las especies saprófagas (DOWDING, 1967).

Por último, cabe señalar que las larvas de esta especie soportan un amplio rango de temperaturas desde los 45°C que se dan en el interior del cladodio en los meses de verano hasta los -4°C a los que se las ha sometido bajo condiciones de laboratorio.

B. PUPACIÓN

Una vez completado el desarrollo larvario, las larvas L3 buscan los lugares más secos dentro del cladodio para pupar. Normalmente, estos lugares se localizan en las zonas del cladodio donde el proceso de descomposición ha finalizado. Sólo excepcionalmente las larvas salen del cladodio para pupar, formándose entonces la pupa sobre las zonas más protegidas de la superficie del cladodio, o sobre el suelo cuando se trata de cladodios caídos. Las pupas recién formadas son muy frágiles, produciéndose el endurecimiento del *puparium* durante los 2-3 días siguientes. La aparición de los espiráculos respiratorios de la pupa no tiene lugar hasta 3-4 días después de su formación.

Duración del periodo de pupa

Los experimentos realizados en el laboratorio han puesto de manifiesto que la duración del periodo de pupa es dependiente de la temperatura. Así, un incremento de 2-3°C supuso una reducción significativa de este periodo en ambos sexos (Tab. 4) (machos $U[35,21] = 36,50$, $P = 0,0000$; hembras $U[22, 22] = 25,00$, $P = 0,0000$). La duración del periodo de pupa también varió en función del sexo de los imagos. De hecho, este periodo fue más reducido en las hembras, independientemente de la temperatura de incubación (Tab. 4). No obstante, las diferencias observadas entre ambos sexos sólo fueron significativas con la temperatura de incubación más elevada ($U[21,22] = 130,00$; $P = 0,0118$). Finalmente podemos concluir que existe una cierta tendencia a que la emergencia de las hembras anteceda a la de los machos (Fig. 47).

Tabla 4. Diferencias en la duración del periodo de pupación en *E. etnensis*, en función de la temperatura de incubación.

Temperatura de incubación	Duración del periodo de pupa (días)			
	♂		♀	
	media ± SE	n	media ± SE	n
17 - 22°C	29,3 ± 0,21	35	28,8 ± 0,22	22
20 - 24°C	25,42 ± 0,36	21	24,18 ± 0,43	22

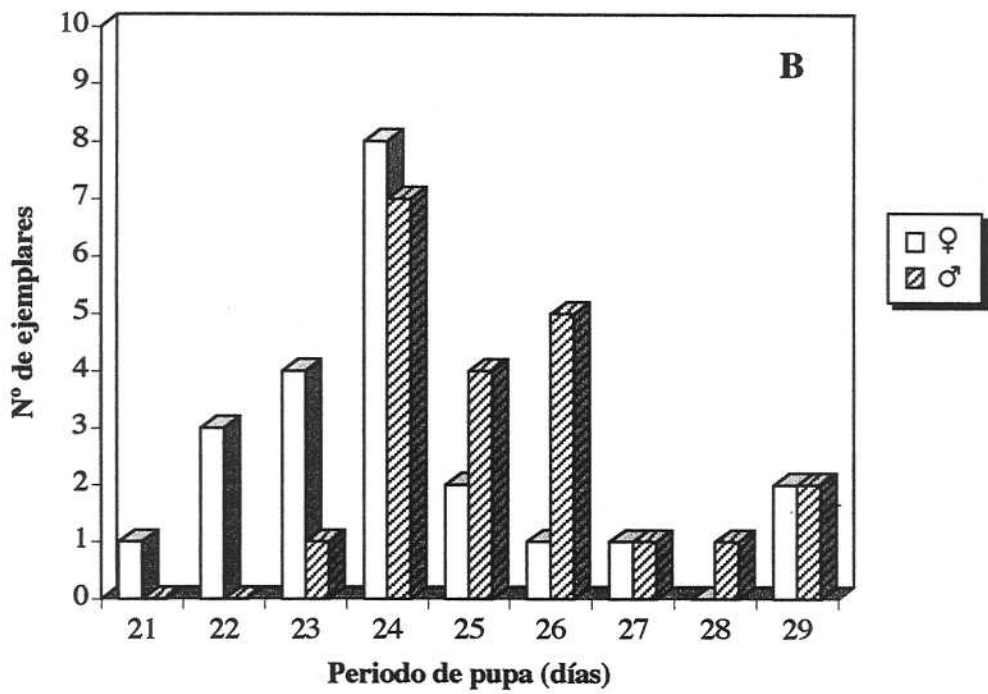
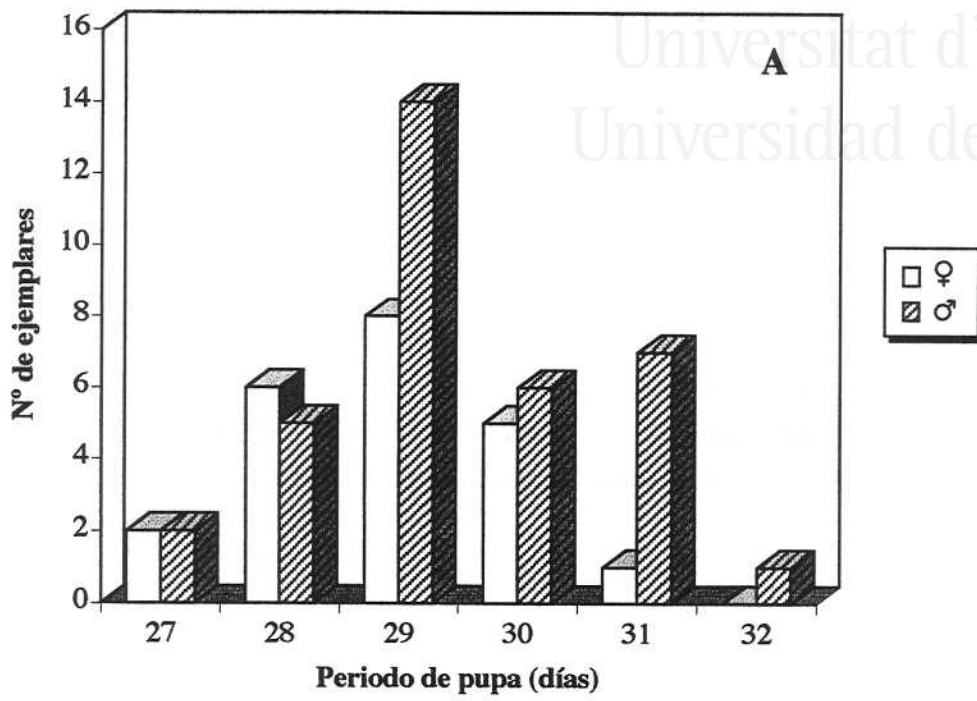


Figura 47. Duración del periodo de pupa en función del sexo de los imagos de *E. etnensis*. A: 17-22°C; B: 20-24°C.

La disección de pupas de diferentes edades ha permitido realizar un seguimiento de los principales cambios morfológicos que tienen lugar en ellas a lo largo del periodo de pupación. Así, a las 48 horas de la formación de la pupa es posible diferenciar perfectamente la forma del imago, distinguiéndose los tres tagmas, así como los esbozos alares y los tres pares de patas. No obstante, el proceso de esclerotización no comienza hasta los 8-9 días, iniciándose con la esclerotización de las facetas oculares. Este proceso no afecta al tórax hasta aproximadamente unos 14-15 días después de la formación de la pupa. A partir de este momento, el proceso de esclerotización se acelera, alcanzando su máximo durante el periodo de pupa uno o dos días antes de la emergencia de los imagos (Fig. 48).

Evolución del peso de las pupas

El patrón observado en la evolución del peso de la pupa desde su formación hasta la emergencia de los imagos fue similar en machos y hembras (Fig. 49). En ambos sexos tuvo lugar una pronunciada reducción del peso durante los 6-8 primeros días de desarrollo, periodo tras el cual el peso de la pupa prácticamente se estabiliza hasta la emergencia de los imagos. Este patrón parece no estar condicionado por el peso inicial de la pupa (Fig. 49). La acusada reducción del peso de la pupa que tiene lugar durante los primeros días de desarrollo se ajusta a un modelo logarítmico (Fig. 49).

Mortalidad

La tasa total de mortalidad de las pupas en condiciones de laboratorio fue de aproximadamente un 57%. No obstante, la incidencia de la mortalidad fue mucho más acentuada durante los primeros días de desarrollo de las pupas, periodo en el que murieron el 82% de los ejemplares, por tan sólo un 18% a partir de la aparición de los espiráculos respiratorios torácicos de la pupa. Además, las tasas de mortalidad variaron significativamente en función del peso inicial de las pupas (Test G, $P=0,0000$; Tab. 1 anexo 2), observándose un descenso progresivo en las tasas de mortalidad conforme aumenta el peso de las pupas (Fig. 50).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

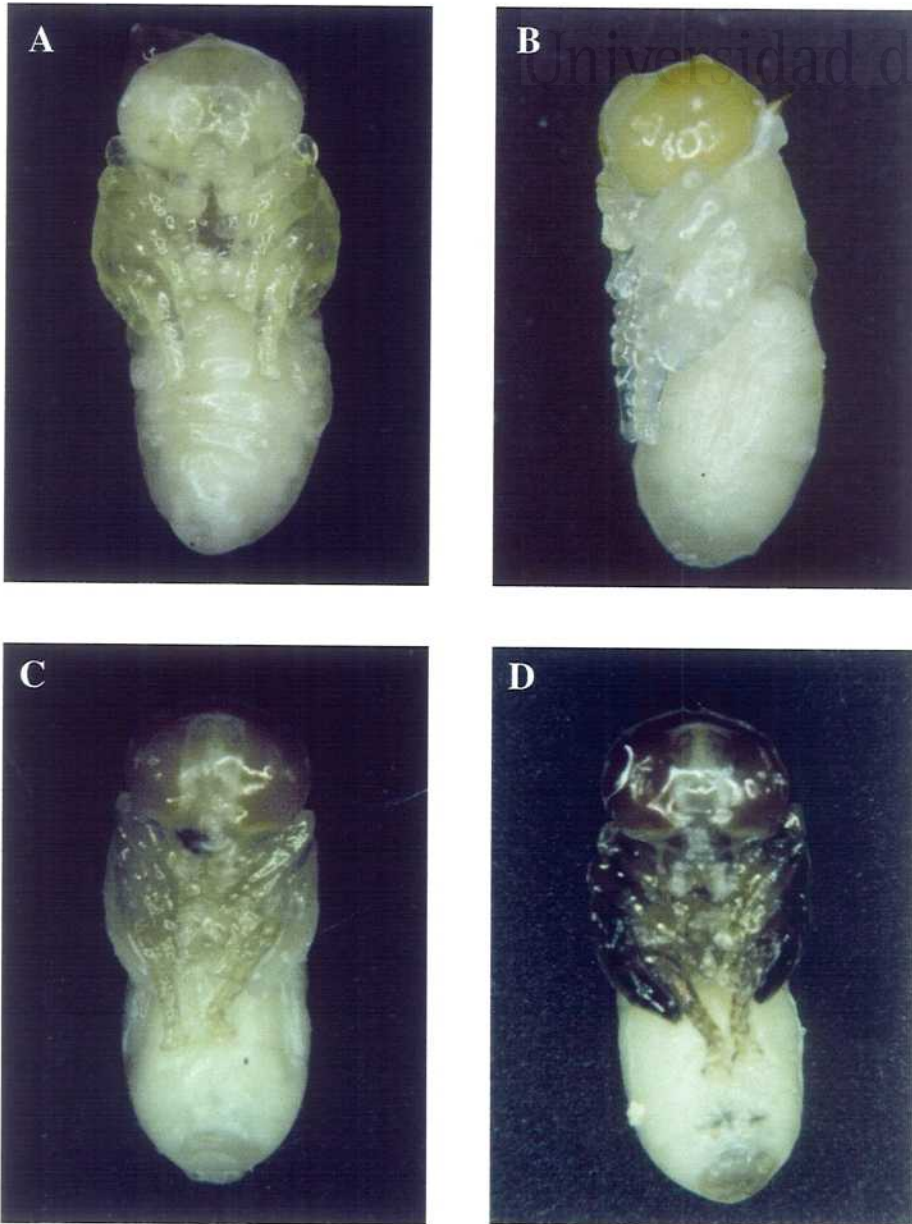


Figura 48. Principales cambios morfológicos que tienen lugar en la pupa de *Eumerus etnensis* durante el periodo de pupación; A: pupa de 2 días; B: pupa de 9 días; C: pupa de 16 días; D: pupa de 23 días.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

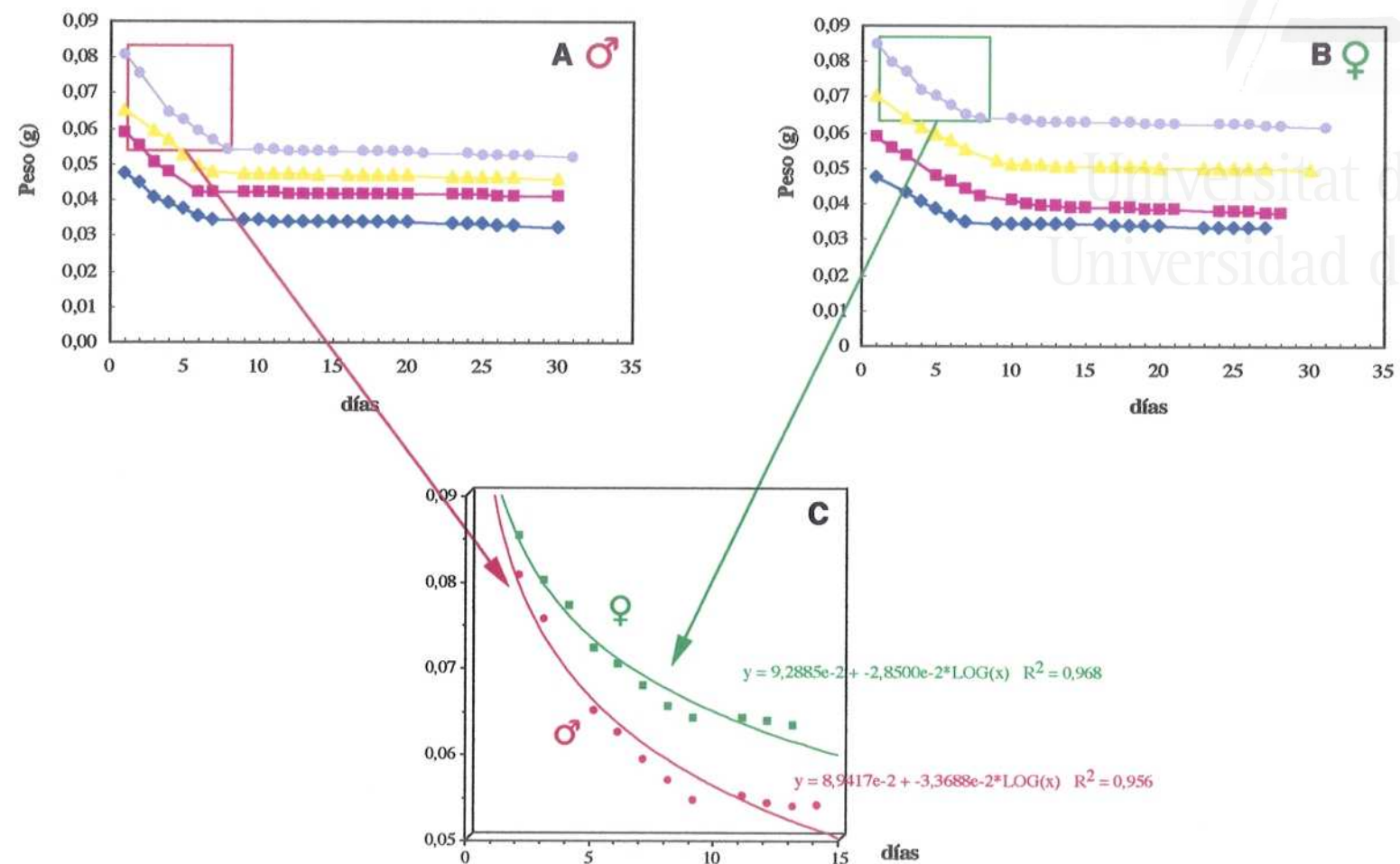


Figura 49. Evolución del peso de las pupas de *E. etmensis* A: machos; B: hembras. C: ajuste de la primera fase de descenso de peso de las pupas a un modelo logarítmico. El color de las líneas de las gráficas A y B representan la evolución del peso de un grupo de entre 5-15 pupas de un mismo intervalo de peso (0,041-0,050 g; 0,051-0,060 g; 0,061-0,070 g; 0,071-0,080 g; 0,081-0,090 g), habiéndose suprimido los resultados de la evolución del peso de las pupas del intervalo 0,071-0,080 g con el fin de clarificar la gráfica.

En consecuencia podemos concluir que la tasa de mortalidad está negativamente correlacionada con el peso inicial de las pupas.

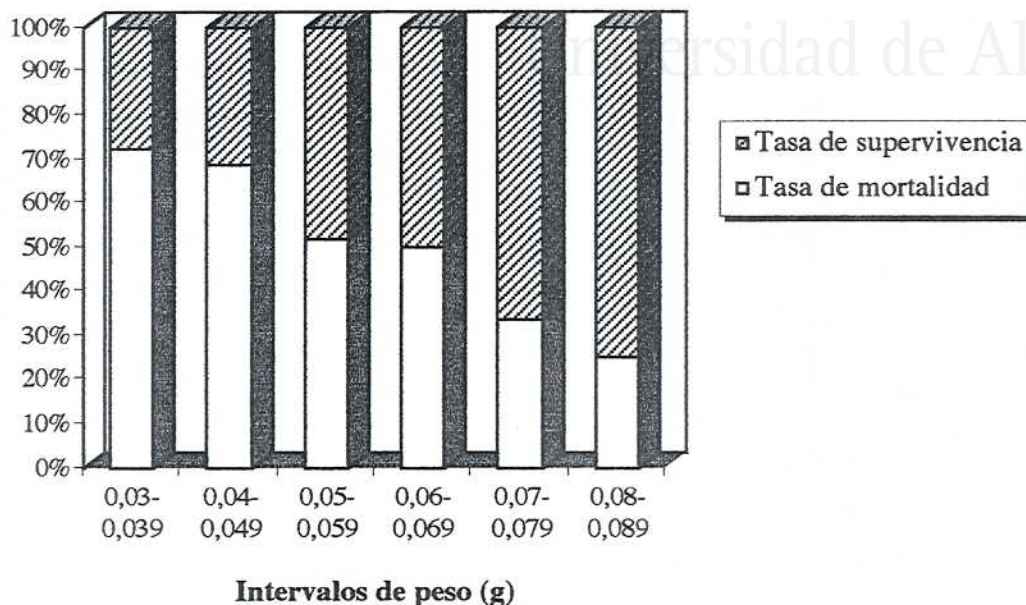


Figura 50. Efecto del peso inicial de la pupa sobre los porcentajes de mortalidad de *E. etnensis*.

C. FENOLOGÍA PREIMAGINAL

Las observaciones realizadas en las salidas de campo han permitido establecer el ciclo fenológico de *E. etnensis* en la I. de Nueva Tabarca y en el I. de Benidorm. En ambos medios insulares las larvas y las pupas están presentes en los cladodios de *O. maxima* a lo largo de todo el año, al igual que sucede con los imagos (Fig. 51). Sin embargo, la presencia de huevos sobre los cladodios sólo pudo constatarse durante dos periodos: el primero abarcó desde el final del invierno hasta el comienzo del verano (febrero-junio) y el segundo durante el otoño (septiembre-noviembre). Estos periodos coinciden con los máximos poblacionales de los imagos, por lo que es posible que la ovoposición también tenga lugar durante el resto del año, pero que no haya podido ser confirmada dada la baja densidad de las poblaciones de los imagos. Estas observaciones junto con los resultados obtenidos en la cría en el laboratorio permiten concluir que *E. etnensis* es una especie polivoltina con 3-4 generaciones al año.

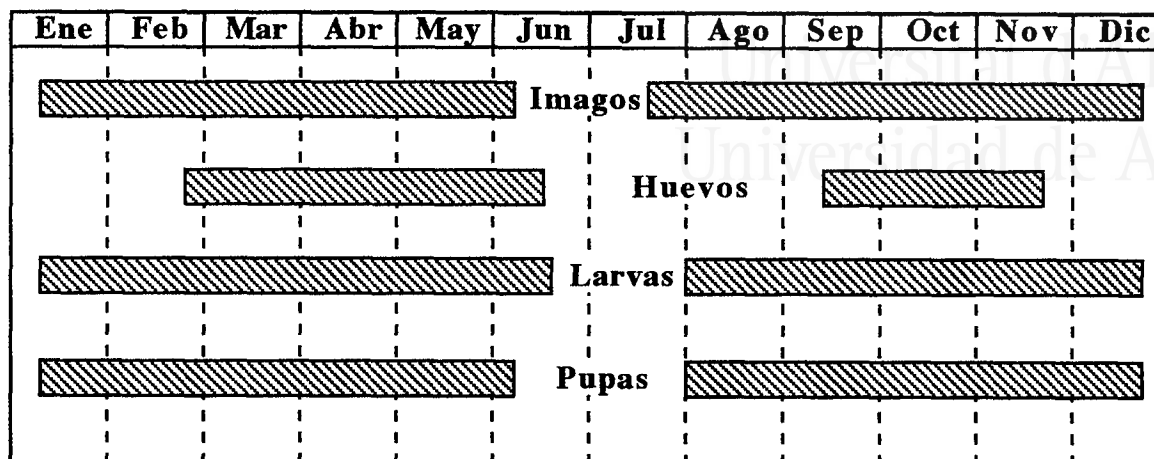


Figura 51. Fenología de *Eumerus etnensis* en *Opuntia maxima*

2.2.1.3. Biología imaginal

A. EMERGENCIA

La emergencia de los imagos tuvo lugar en condiciones de laboratorio a primeras horas de la mañana (8:30-11:00 h). Los imagos recién emergidos completaron la expansión de las alas aproximadamente una hora después de la emergencia. Sin embargo, el endurecimiento completo de la cutícula y la coloración definitiva de ésta no se alcanzó hasta 2 ó 3 horas más tarde.

B. PROPORCIÓN DE SEXOS

En condiciones de laboratorio la proporción de sexos fue favorable a los machos ($\sigma^7 : \text{♀} = 1,36$). No obstante, la proporción entre machos y hembras difirió significativamente entre los imagos obtenidos a partir de pupas de diferentes intervalos de peso (test G, $P=0,0000$; Tab. 2 anexo 1). Concretamente, los resultados muestran que el peso inicial de las pupas está positivamente relacionado con el porcentaje de emergencia de las hembras y negativamente correlacionado con el de los machos (Fig. 52). Estos cambios en la sex-ratio en función del peso de las pupas obedecen a que el tamaño de los machos en *E. etnensis*, es en general más reducido que el de las hembras (Fig. 53).

Sírfidos asociados con la cactácea *Opuntia maxima*

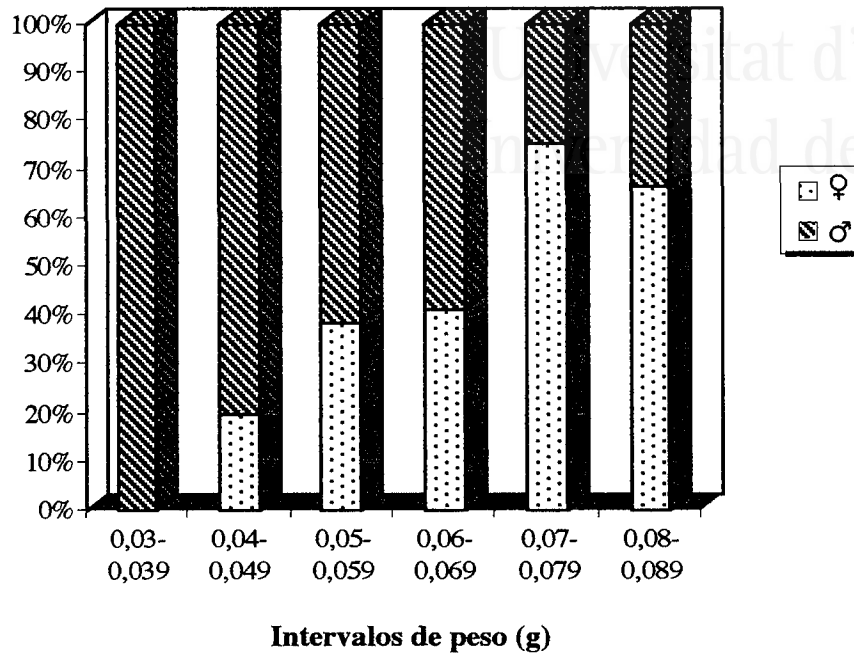


Figura 52. Variación en la proporción de machos y hembras de *E. etnensis* en función del peso inicial de las pupas.

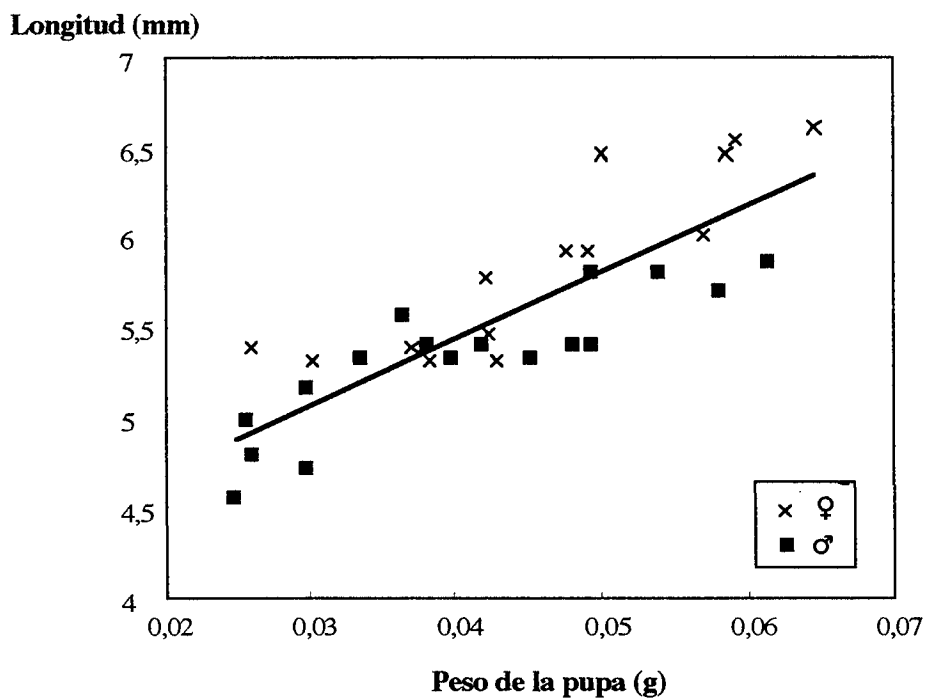


Figura 53. Relación entre la longitud del ala y el peso inicial de las pupas de *E. etnensis* en ambos sexos.

C. LONGEVIDAD

Con una dieta de miel diluida al 25-30%, el periodo de vida de los imagos en cautividad fue de unos 30 días, no observándose diferencias significativas entre machos y hembras ($U[24,24] = 241,00$; $P = 0,33$) (Tab. 5; Fig. 54). Cuando únicamente se suministró agua a los imagos, su vida se redujo a unos 10 días (Tab. 5; Fig. 54). Bajo estas condiciones de carencia tampoco se apreciaron diferencias significativas en la longevidad de ambos sexos ($U[10,13] = 53,00$; $P = 0,44$), aunque sí una ligera tendencia a que el periodo de vida de las hembras fuese ligeramente mayor (Fig. 54).

Los imagos a los que exclusivamente se les suministró agua llegaron en algunos casos a realizar la cópula, e incluso una de las hembras consiguió ovopositar, pero ninguno de los huevos resultó viable.

Tabla 5. Efecto de la dieta sobre la longevidad de los imagos de *E. etnensis*.

Dieta de alimentación	Longevidad (días)			
	♂		♀	
	media ± SE	<i>n</i>	media ± SE	<i>n</i>
Agua y miel diluida al 25-30%	34,4 ± 1,98	24	32,4 ± 1,76	24
Sólo agua	8,6 ± 0,68	13	10,6 ± 1,61	10

Sírfidos asociados con la cactácea Opuntia maxima

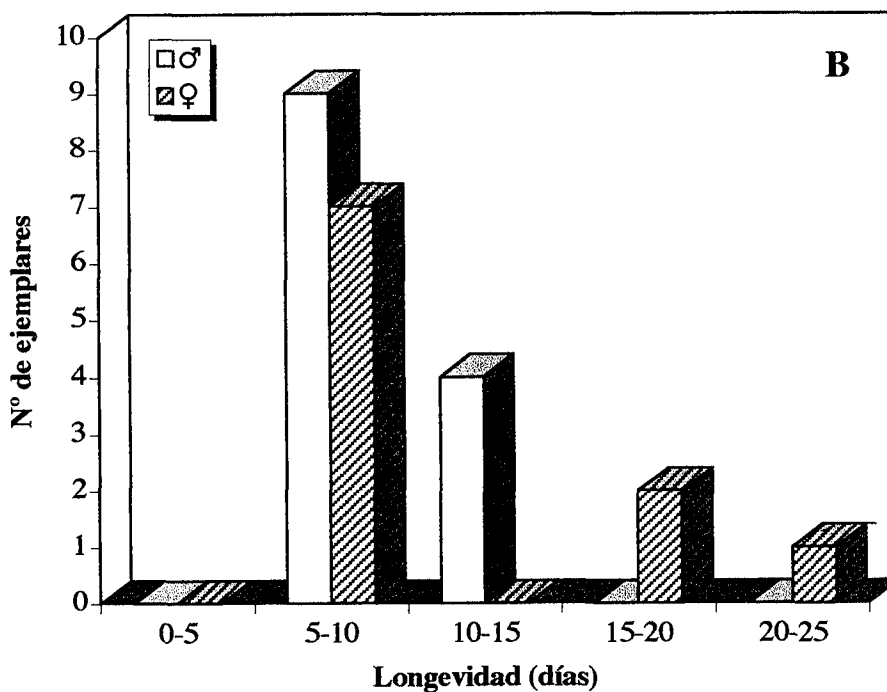
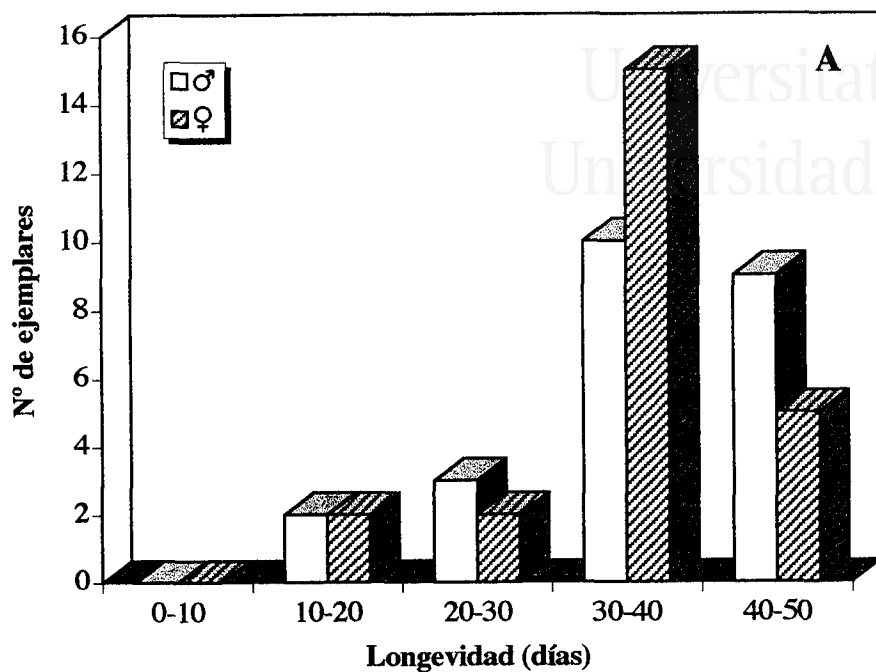


Figura 54. Efecto de la dieta sobre la longevidad de los imagos de *E. etnensis*. A: agua y miel diluida al 25-30%; B: sólo agua.

2.2.2. *Syritta pipiens* (Linnaeus, 1758)

2.2.2.1. Comportamiento reproductor

Cuando se examina el comportamiento de los imagos de esta especie volando sobre las flores, es frecuente observar a los machos persiguiendo a otros miembros de la misma especie e incluso de otras especies de insectos. Este comportamiento ha sido interpretado por PARMENTER (1944, 1956) como una defensa del territorio. No obstante, GILBERT (1993) considera que es posible que los machos se aproximen a cada insecto como si de una hembra se tratase. Así, el comportamiento desarrollado por los machos no difiere cuando se aproximan a una hembra o a otros insectos. En todos los casos persiguen sigilosamente al otro insecto manteniéndose a una distancia de unos 10 cm por detrás de ellos. Cuando finalmente el insecto perseguido se posa, los machos se lanzan sobre ellos con el propósito de realizar la cópula (GILBERT, 1993). Las hembras no parecen desempeñar ningún papel en el cortejo, siendo capturadas por sorpresa por los machos. La cópula se produce en un corto periodo de tiempo (GILBERT, 1993). Cuando las hembras están preparadas para llevar a cabo la ovoposición vuelan hacia los lugares de puesta (acúmulos de materia orgánica en descomposición), poniendo hasta varios cientos de huevos (GILBERT, 1993). En algunas ocasiones, se ha observado a los machos volando sobre las hembras mientras éstas realizan la ovoposición, probablemente con el fin de impedir que otros machos copulen con ellas (GILBERT, 1993).

En los estudios realizados con el propósito de describir el ciclo biológico de esta especie sobre *O. maxima*, no fue posible estudiar las pautas de ovoposición ni en el campo ni en el laboratorio. No obstante, la presencia en los cladodios examinados de numerosas larvas de distintos estadios larvarios, permite suponer que las hembras ponen un elevado número de huevos sobre éstos, siendo posible además que varias hembras realicen la puesta sobre un mismo cladodio.

2.2.2.2. Desarrollo preimaginal

La utilización de los cladodios en avanzado estado de descomposición de *O. maxima* como medio de desarrollo de los estadios larvarios de *S. pipiens*, no es sorprendente, puesto que esta especie saprófaga únicamente parece requerir para el desarrollo de sus larvas acúmulos húmedos de materia orgánica en descomposición, preferentemente de origen vegetal (ROTHERAY, 1993). Así, las larvas de esta especie se han encontrado desarrollándose sobre una gran variedad de medios, como

Sírfidos asociados con la cactácea Opuntia maxima

compost, estiércol, ensilaje, excrementos humanos, bulbos de narcisos en avanzado estado de descomposición, etc. (METCALF, 1916; HODSON, 1931; DIXON, 1960; HARTLEY, 1961; STUBBS, 1983). Los únicos acúmulos de materia orgánica que, aparentemente, no explota esta especie son los que aparecen en charcas o estanques (ROTHERAY, 1993).

Según METCALF (1916), el periodo de incubación de los huevos es de unos cuatro días. Aunque no ha sido posible estudiar el modo en que las larvas recién emergidas se introducen en el interior de los cladodios, el escaso desarrollo de sus mandíbulas (HODSON, 1931) parece indicar que las larvas penetran a través de los pequeños orificios que aparecen en la superficie de la epidermis de los cladodios, al igual que sucede en el caso de *E. etnensis*.

Los estadios larvarios de *S. pipiens* únicamente se han encontrado en los cladodios en los que el proceso de necrosis ha provocado un esponjamiento de los tejidos internos, probablemente debido a que, a diferencia de *E. etnensis*, la escasa longitud de su segmento anal le impide su desarrollo sobre un medio líquido.

Las larvas (L3), que han finalizado su desarrollo, se dirigen a las zonas más secas del interior de los cladodios para pupar. Esta preferencia de las larvas por las zonas de menor humedad para llevar a cabo la pupación ya ha sido puesta de manifiesto por METCALF (1916) y STUBBS (1983) en otros medios de desarrollo larvario. El endurecimiento del *puparium* no se produce hasta 1-2 días después de la formación de la pupa, apareciendo los espiráculos respiratorios torácicos durante este mismo periodo. El periodo de pupa se prolonga durante unos 12 días (σ : $12,27 \pm 0,30$; $n=11$; ♀ : $12,23 \pm 0,25$; $n=13$), no estando condicionada la duración de éste por el sexo de los imagos (U[11, 13] =67,00; P=0,78). La evolución del peso de las pupas a lo largo este periodo fue similar en machos y hembras, sufriendo un acusado descenso durante el primero y segundo día (Fig. 55). Tras este intervalo, el peso de la pupa prácticamente se estabiliza hasta la emergencia de los imagos. Además, este patrón parece no estar condicionado por el peso inicial de la pupa (Fig. 55). El porcentaje de supervivencia de las pupas en el laboratorio fue ligeramente superior al 50%, emergiendo un número similar de machos y hembras (proporción sexos (σ : ♀)= 1,18).

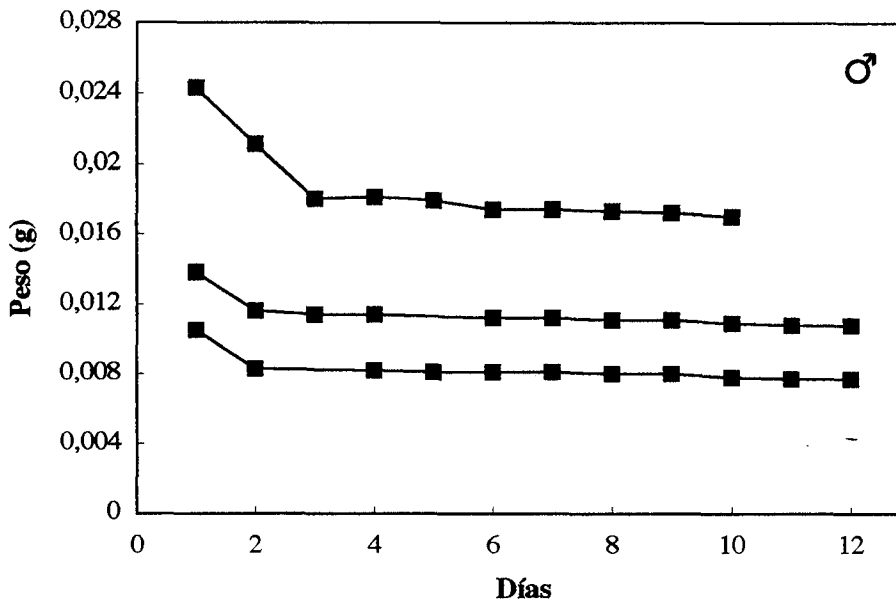
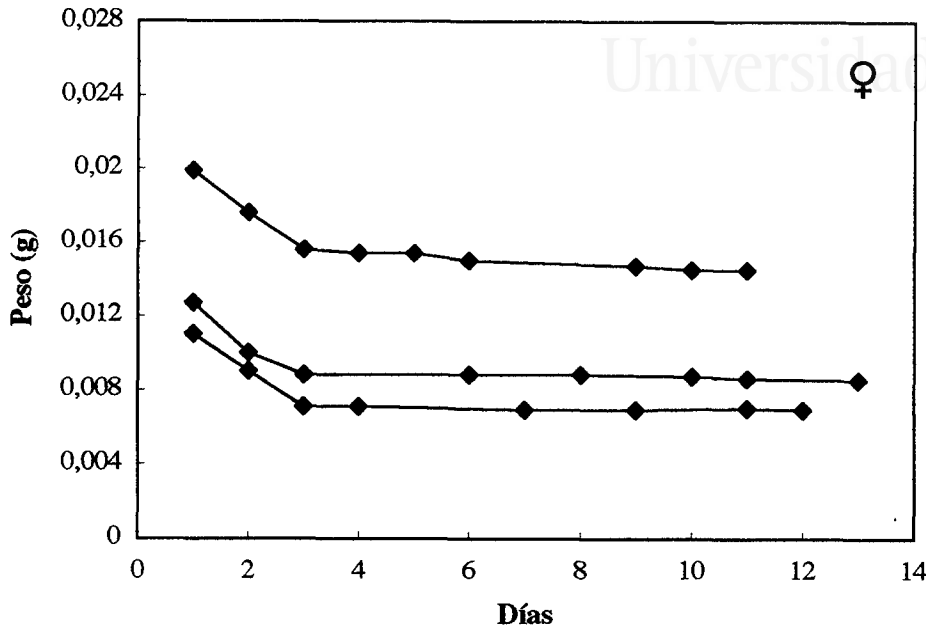


Figura 55. Evolución del peso de las pupa de *Syrirta pipiens*.

Sírfidos asociados con la cactácea Opuntia maxima

En los medios insulares estudiados se ha constatado la presencia de larvas y pupas de *S. pipiens* desde principios del invierno hasta finales del verano (de diciembre a agosto) (Fig. 56). No obstante, es muy probable que sus estadios preimaginales también puedan desarrollarse durante el otoño.

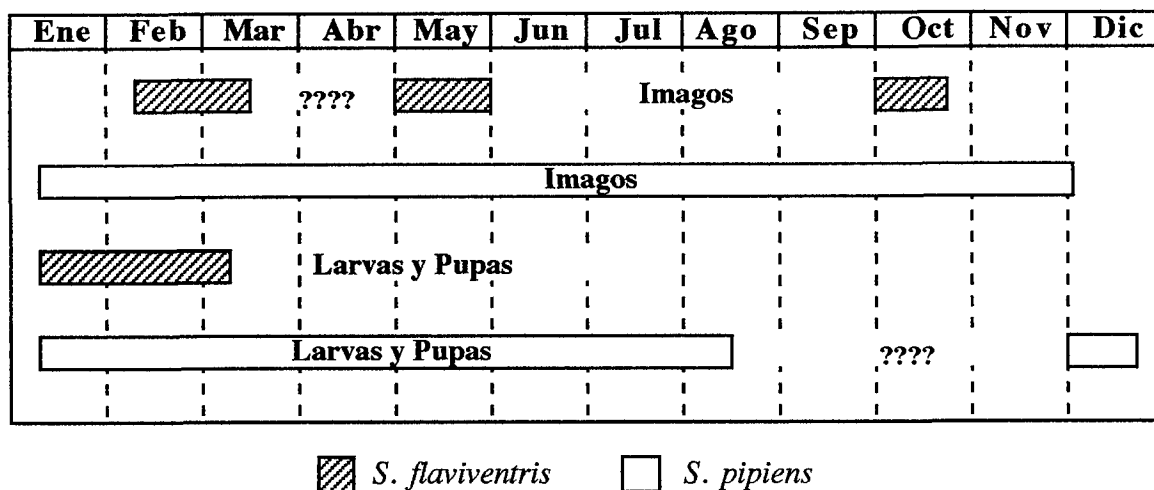


Figura 56. Ciclo de vida de las especies del género *Syritta* en *Opuntia maxima*.

2.2.3. *Syritta flaviventris* (Macquart, 1842)

Las larvas y pupas de *S. flaviventris* se encontraron durante el invierno (enero y febrero) en los cladodios en avanzado estado de descomposición de *O. maxima* junto a las larvas y pupas de *S. pipiens* y de *E. etnensis*. Se trata, en consecuencia, de una especie saprófaga como revelan además las características anatómicas de su esqueleto cefalofaríngeo. Las pupas, al igual que en el caso de *S. pipiens*, se hallaron en las zonas más secas del interior del cladodio. El periodo de pupa fue también similar al de *S. pipiens* prolongándose durante 9-11 días ($n = 3$).

La baja frecuencia con la que tanto los imagos como los estadios preimaginales han sido hallados, impide describir con exactitud el ciclo fenológico de esta especie (Fig. 56). No obstante, es posible que aunque en un número muy bajo los imagos puedan estar presentes desde febrero a noviembre.

2.3. Parasitismo

Los estadios preimaginales de los sírfidos son atacados por un amplio rango de himenópteros parasitoides. El grupo de parasitoides más frecuente es el de los *Diplazontinae* (*Ichneumonidae*), aunque también atacan a las larvas de sírfidos otros grupos como los cinípidos y los calcídidos (ROTHERAY, 1989). La mayor parte de la información que se dispone sobre los parasitoides de sírfidos está relacionada con las especies afidófagas, conociéndose muy pocos datos acerca de los parasitoides de las especies que presentan otros hábitos tróficos (GILBERT, 1993).

El único parasitoide que hemos encontrado atacando a *E. etnensis* y *S. pipiens* fue *Dirhinus cyprius* Masi, 1936 (*Hymenoptera: Chalcididae*). Este calcídido parasitoide de pupas (idiobionte) pertenece a la tribu *Dirhinini*, siendo ésta la primera relación hospedador-huésped que se establece entre los sírfidos y un miembro de esta tribu. Hasta ahora, los datos bibliográficos asociaban a los *Dirhinini* con la pupas de otros dípteros braquíceros, principalmente con las de especies sinantrópicas de múscidos, califóridos, sarcófagidos, tefrítidos y taquínidos (MASI, 1949; BOUCEK & NARENDRAN, 1981).

Las cerca de 60 especies incluidas en el género *Dirhinus* presentan una distribución eminentemente tropical (BOUCEK & NARENDRAN, 1981). En la región Paleártica, este género está representado por tan sólo 6 especies, de las cuales únicamente 3 están presentes en Europa (MASI, 1949). De estas 3 especies, sólo *D. hesperidum* y *D. cyprius* han sido citadas en la Península Ibérica, desconociéndose por completo la biología de ambas especies.

El objetivo de este apartado es aportar los primeros datos sobre la biología de *D. cyprius* y su interacción con el ciclo biológico de sus hospedadores. Entre otros aspectos se han estudiado: la duración del ciclo vida, las pautas de cópula y ovoposición, la influencia del desarrollo del parasitoide en la evolución del peso de las pupas de los sírfidos y por último, el efecto de la edad de la pupa del hospedador sobre el porcentaje de parasitismo.

A. Partenogénesis

Las hembras de *D. cyprius* presentan una partenogénesis telitoca, es decir, dan lugar a una descendencia formada exclusivamente por hembras. No obstante, cuando se criaron las hembras durante varias generaciones, se observó un cambio a una partenogénesis arrenotoca a partir de la 3^a generación, que afectó a todas las hembras de la 4^a generación. Este fenómeno ha sido observado en varias familias de Chalcidoidea (GODFRAY, 1994).

B. Cópula y ovoposición

Cuando se emparejan dos imagos de ambos sexos, los machos detectan rápidamente la presencia de la hembra y se aproximan a ella moviendo las antenas arriba y abajo alternativamente. Una vez se produce el contacto, la hembra tiende a evitarlo desplazándose sobre el substrato. Ante este comportamiento, el macho responde persiguiéndola a una distancia tan corta que le permite examinar con sus antenas el extremo final del abdomen de ésta. Tras este periodo, que en ocasiones se prolonga durante varios minutos (2-4 min), el macho se sitúa sobre la hembra examinando detenidamente la superficie dorsal de su cuerpo con las antenas. Finalmente, se produce el contacto genital, prolongándose la cópula entre 2 y 5 minutos.

Las hembras de *D. cyprius* son fértiles a lo largo de toda su vida, alcanzando la madurez sexual a las pocas horas de emerger. Así, éstas pueden realizar la primera puesta entre 24-48 h después de nacer. Cuando se introduce en la placa Petri una pupa de un hospedador, la hembra la localiza con rapidez, examinando con sus antenas minuciosamente la superficie de ésta antes de ovopositar. Aparentemente las hembras no muestran ninguna preferencia por una zona determinada de la pupa para llevar a cabo la ovoposición, pudiendo realizarla en la superficie dorsal o ventral de la pupa y tanto en la parte anterior como posterior de ésta. La duración de la ovoposición oscila entre 3 y 4 minutos.

C. Duración de los estadios preimaginales.

La duración de los estadios preimaginales de *D. cyprius* no varió en función de la especie hospedadora ($U[48,12] = 237,50$; $P = 0,35$), a pesar de que tanto el tamaño como la duración del periodo de pupa en *E. etnensis* y *S. pipiens* difieren ostensiblemente (Tab. 6). En ambos casos, el periodo preimaginal se prolongó durante una media de 40-42 días. No obstante, sí se han observado diferencias significativas en la duración de los estadios preimaginales en función del sexo ($U[18,42] = 130,50$; $P = 0,00006$), siendo mayor en el caso de las hembras (Tab. 7; Fig. 57).

Sírfidos asociados con la cactácea *Opuntia maxima*

Tabla 6. Características de las pupas de las dos especies de sírfidos hospedadoras de *D. cyprius*.

Características de las pupas	Hospedadores	
	<i>Eumerus etnensis</i>	<i>Syrirta pipiens</i>
Duración del periodo de pupa	24-26 días	9-13 días
Tamaño	10-11 × 3-4 mm	6-8 × 2-3 mm
Peso	0,0250-0,0850 g	0,0100-0,0250 g

Tabla 7. Duración de los estadios preimaginales de *Dirhinus cyprius* en las dos especies de sírfidos hospedadoras.

Hospedador	Duración de los estadios preimaginales (días)		
	♂	♀	Total
	Media±SE (n)	Media±SE (n)	Media±SE (n)
<i>Eumerus etnensis</i>	40,7 ± 0,60 (36)	45,1 ± 0,78 (12)	41,8 ± 0,56 (48)
<i>Syrirta pipiens</i>	37,3 ± 1,05 (6)	43,2 ± 1,25 (6)	40,25 ± 1,17 (12)

Nº de ejemplares

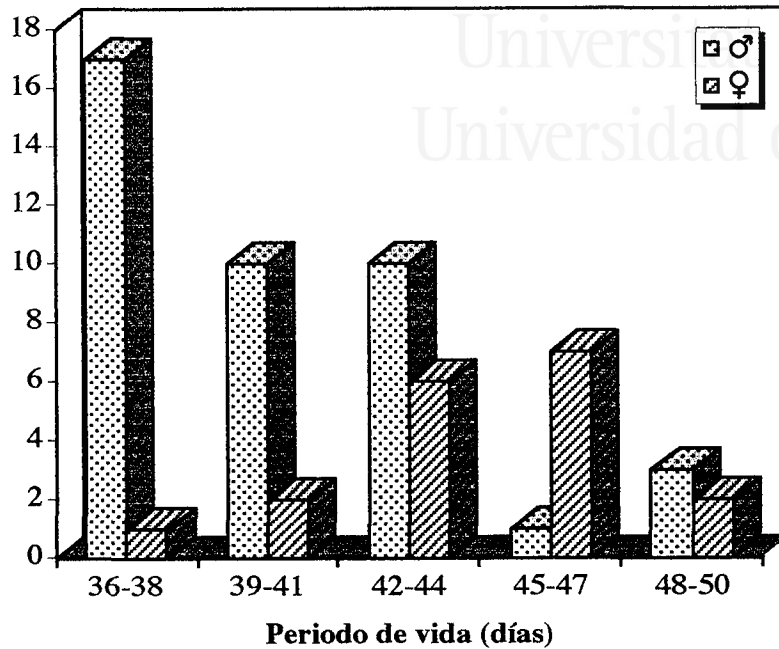


Figura 57. Diferencias en la duración de los estadios preimaginales de *D. cyprius* en función del sexo de los imagos.

D. Efecto del parasitismo sobre la evolución del peso de la pupa del hospedador

A partir del momento en que la hembra parasita la pupa del hospedador, se aprecia una clara modificación en el patrón normal de la evolución del peso de la pupa en las dos especies hospedadoras. En las pupas de *E. etnensis*, se produce una primera fase marcada por un descenso bastante acentuado de su peso durante los 6 primeros días, seguida de una segunda fase, que se prolonga hasta la emergencia del parasitoide, caracterizada también por una reducción del peso pero mucho más gradual (Fig. 58). En el caso de las pupas de *S. pipiens*, las diferencias entre estas dos fases son mucho más notables. Así, durante los 14-16 primeros días tiene lugar un acusado descenso del peso de las pupas, periodo tras el cual su peso prácticamente se estabiliza hasta la emergencia de los parasitoides (Fig. 59).

Además, en el caso de *E. etnensis* ha sido posible comprobar que el patrón de la evolución del peso de las pupas parasitadas es siempre similar, independientemente de la edad de la pupa en la que se haya producido el parasitismo (Fig. 58).

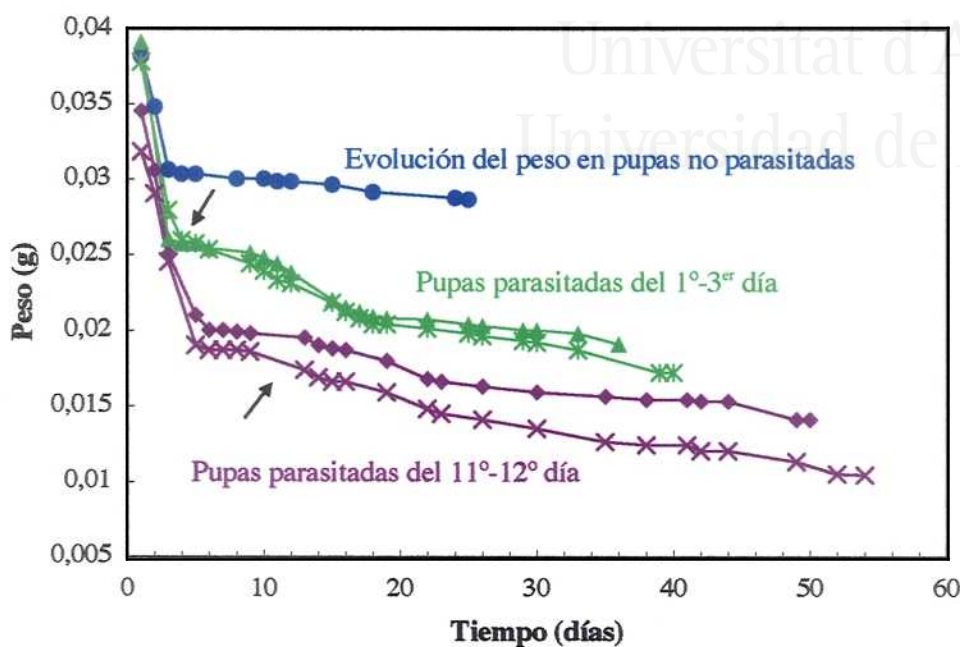


Figura 58. Evolución del peso de las pupas de *Eumerus etnensis* parasitadas por *Dirhinus cyprius*.

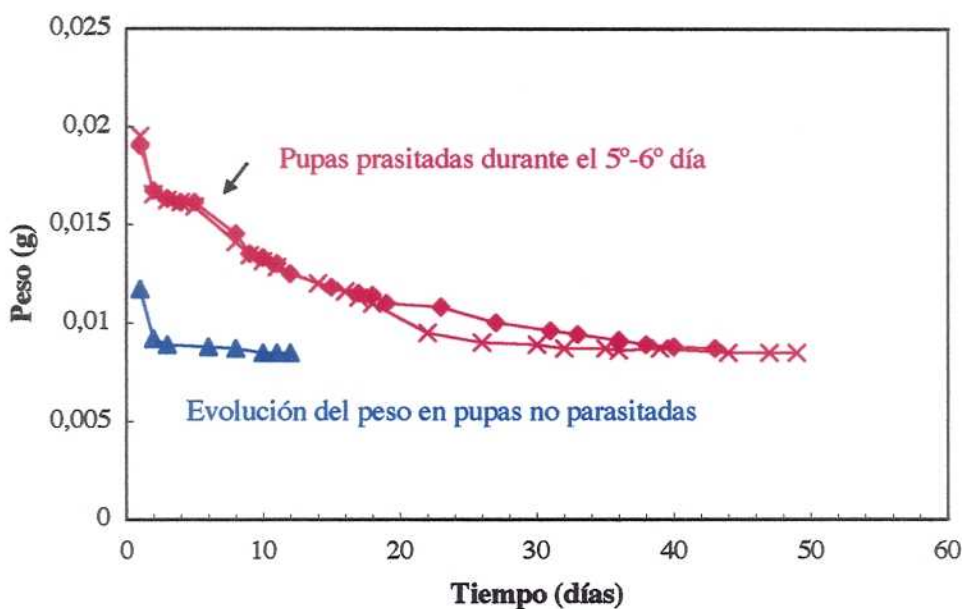


Figura 59. Evolución del peso de las pupas de *Syrirta pipens* parasitadas por *Dirhinus cyprius*.

D. Efecto de la edad de la pupa del hospedador sobre el porcentaje de parasitismo

En la figura 60 se representan los porcentajes de parasitismo obtenidos sobre pupas de *E. etnensis* de diferentes intervalos de edad. Los resultados alcanzados muestran que las hembras de *D. cyprius* son capaces de parasitar las pupas hasta una edad límite de unos 12 días. Durante este periodo, las diferencias detectadas en los porcentajes de parasitismo fueron significativas (test G, $P=0,000$; Tab. 3; Anexo 2), existiendo una clara tendencia a que la incidencia del parasitismo se reduzca conforme aumenta la edad de las pupas. No obstante, cabe señalar la posibilidad de que el porcentaje de parasitismo obtenido en el primer intervalo de edad esté sesgado, puesto que la incidencia de la mortalidad en las pupas de *E. etnensis* es muy alta durante los tres primeros días, no disponiéndose de ninguna característica externa que permita determinar su viabilidad. Esta situación no se repite en los siguientes intervalos de edad, ya que sólo se expusieron a los parasitoides pupas con los espiráculos respiratorios emergidos, característica que garantiza su viabilidad con un alto grado de fiabilidad (90%).

% Parasitismo

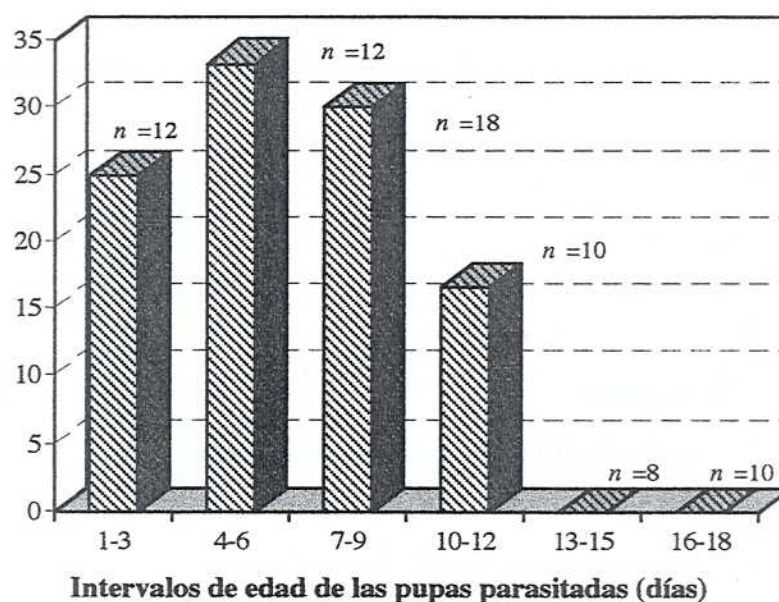


Figura 60. Efecto de la edad de la pupa de *E. etnensis* sobre el porcentaje de parasitismo. Arriba de las columnas se ha indicado el número de pupas expuestas a los parasitoides en cada uno de los intervalos de edad.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

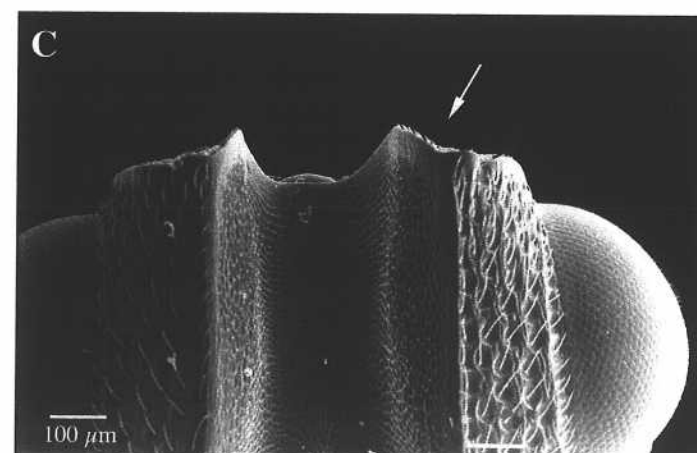
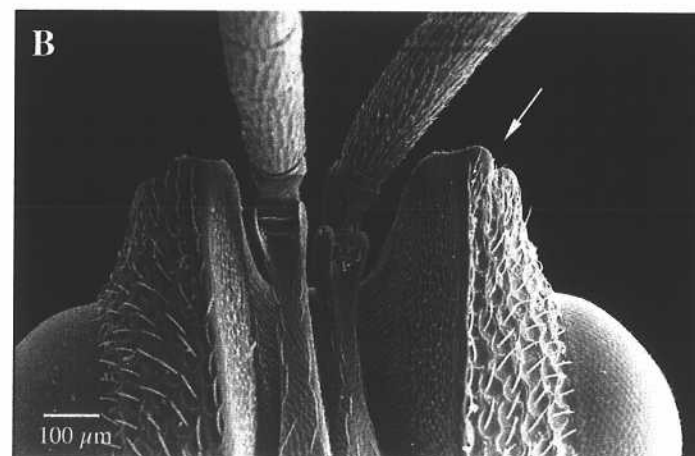


Figura 61. A: Cabeza de un macho *Dirhinus cyprius*; B y C: detalle de las protuberancias corniformes de la frente (B: macho; C: hembra).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

E. Emergencia

D. cyprius es una especie solitaria, dado que únicamente emerge un parasitoide de cada una de las pupas parasitadas. Los ejemplares salen de la pupa del hospedador a través del opérculo de emergencia utilizado por el imago del sírfido. Este opérculo está situado en el extremo anterior de la pupa y consta de dos piezas que al desprenderse por la presión ejercida por el imago delimitan una abertura circular. La única diferencia entre la emergencia del hospedador y del parasitoide, radica en que este último para salir sólo desprende la pieza inferior del opérculo. Es muy probable que los parasitoides se ayuden para soltar esta pieza, de las estructuras en forma de “cuernos” que poseen en la parte superior de la cabeza (Fig. 61)

F. Longevidad de los imagos

En condiciones de laboratorio, la longevidad media de los imagos de *D. cyprius* fue de unos 80-90 días. Los resultados obtenidos indican que la duración del periodo de vida de los imagos no está condicionada por la especie hospedadora (Tab. 8) (U[47, 10]=193,00; P=0,37), a pesar de que el tamaño de los parasitoides emergidos de pupas de *S. pipiens* fue significativamente más pequeño que el de los obtenidos a partir de pupas de *E. etnensis* (U[15, 15]=25,00; P=0,00027). No obstante, sí se han observado diferencias significativas en la longevidad de los imagos en función del sexo, siendo las hembras más longevas que los machos (U[35, 22]=206,00; P=0,0033).

Tabla 8. Longevidad de los imagos de *Dirhinus cyprius* obtenidos a partir de las dos especies de sírfidos hospedadoras.

Hospedador	Longevidad(días)		
	♂	♀	Total
	Media±SE (n)	Media±SE (n)	Media±SE (n)
<i>Eumerus etnensis</i>	74,2 ± 5,69 (31)	97,2 ± 8,54 (16)	82,0 ± 4,96 (47)
<i>Syrhitta pipiens</i>	74,0 ± 8,08 (4)	108,0 ± 11,31 (6)	94,4 ± 9,07 (10)

3. Discusión

Descripción de los estadios preimaginales

A pesar de que el género *Eumerus* es el segundo con un mayor número de especies en la región Paleártica (PECK, 1988), la información disponible sobre la biología y morfología de los estadios preimaginales es muy limitada. Hasta el momento, únicamente se conocía la descripción de las larvas y pupas de 5 especies. En las descripciones originales de estas especies resulta imposible encontrar, en algunas ocasiones, caracteres morfológicos que permitan diferenciar sus estadios larvarios (L3) (Tab. 9). Cuando se comparan las larvas de *E. etnensis* con las del resto de especies, son sin duda las de *E. obliquus* las más afines (Tab. 9). De hecho, después de haber examinado material de *E. obliquus* no hemos encontrado ningún rasgo en la morfología externa de las larvas que permita diferenciarlas. No obstante, es probable que al igual que sucede entre *E. tuberculatus* y *E. strigatus* las diferencias entre ambas radiquen en el número y alineamiento de los dientes en los escleritos mandibulares, ya que se trata del único carácter morfológico que varía en cada una de las especies (Tab. 9). Lamentablemente, no hemos podido comprobar este carácter, ya que MOOR (1973) no incluyó en la descripción original de *E. obliquus* la descripción del esqueleto cefalofaríngeo y aunque hemos tenido la posibilidad de estudiar una larva de esta especie, no ha sido posible realizar el estudio y descripción del esqueleto cefalofaríngeo, ante la imposibilidad de diseccionar el ejemplar por carecer de la pertinente autorización.

Frente al resto de las especies de *Eumerus*, el tercer estadio larvario de *E. etnensis* se caracteriza por la presencia de esbozos apendiculares, que según DIXON (1960), HARTLEY (1961), ROTHERAY (1993) están ausentes en *E. strigatus*, *E. tuberculatus*, *E. compertus* y *E. tricolor* (Tab. 9).

Finalmente, podemos concluir que las larvas del género *Eumerus* pueden ser identificadas atendiendo a los siguientes caracteres morfológicos: número y alineamiento de los dientes en los escleritos mandibulares, número y posición relativa de las proyecciones carnosas en el segmento anal y presencia o ausencia de esbozos apendiculares (Tab. 9).

Tabla 9. Principales caracteres morfológicos del tercer estadio larvario de las especies del género *Eumerus* cuyos estadios larvarios se han descrito hasta el momento.

Características	Tercer estadio larvario					
	<i>E. etnensis</i>	<i>E. tuberculatus</i>	<i>E. tricolor</i>	<i>E. strigatus</i>	<i>E. obliquus</i>	<i>E. compertus</i>
Setas interespiraculares (prp)	bien desarrolladas	bien desarrolladas	ausentes	bien desarrolladas	bien desarrolladas	ausentes **
Proyecciones carnosas del segmento anal	sólo 1 par	3 pares	sólo 1 par acabadas en 1 ó 2 puntas	3 pares	sólo 1 par	sólo 1 par acabadas en 1 ó 2 puntas
Escleritos mandibulares	dentado sólo el margen interno con 3 pares de dientes.	ambos márgenes dentados con 5 pares de dientes	*	ambos márgenes dentados, con 7 pares de dientes	*	ambos márgenes dentados, margen interno con 1 par de dientes y margen externo con 5 pares de dientes
Esbozos apendiculares	7 pares bien desarrollados, con 2 ó 3 filas de ganchos	ausentes o vestigiales	ausentes o vestigiales	ausentes o vestigiales	7 pares bien desarrollados, con 2 ó 3 filas de ganchos	ausentes o vestigiales
Órgano anteno-maxilar	tubérculos antenales ampliamente separados	tubérculos antenales separados por pronunciados surcos	tubérculos antenales ampliamente separados	tubérculos antenales ampliamente separados	tubérculos antenales ampliamente separados	tubérculos antenales ampliamente separados

* Carácter no descrito para *E. tricolor* (Arzone,1972) y *E. obliquus* (Moor,1973). ** G.E. Rotheray (com. pers.).

Sírfidos asociados con la cactácea Opuntia maxima

Respecto a la morfología larvaria de *S. pipiens* y *S. flaviventris*, cabe señalar en primer lugar la gran semejanza entre ambas especies. No obstante, se han encontrado caracteres morfológicos suficientes para diferenciarlas, entre los que podemos destacar la ornamentación de la superficie dorsal y la forma de las aberturas espiraculares del espiráculo respiratorio posterior (Tab. 10; Fig. 44). El primer carácter es fácilmente reconocible con un simple examen de la larva bajo la lupa binocular. Sin embargo, es conveniente corroborar la identificación comprobando la morfología de las aberturas espiraculares mediante preparaciones microscópicas. En relación con la morfología de las pupas, las diferencias entre estas dos especies son mucho más acusadas. Entre los caracteres diagnósticos más notables, podemos destacar la forma y ornamentación de los espiráculos respiratorios torácicos, así como la disposición de las aberturas espiraculares en éstos (Tab. 10; Fig. 46).

La descripción del tercer estadio larvario de *S. flaviventris* confirma como caracteres morfológicos propios del género *Syritta* los propuestos por ROTHERAY (1993), atendiendo a la descripción de *S. pipiens*. Así, las larvas de este género se caracterizan por la presencia de pequeños esbozos apendiculares dotados de 5 ó 6 ganchos primarios, así como, por la presencia en el segmento anal de 3 pares de proyecciones carnosas de forma triangular, siendo los dos primeros pares de igual tamaño y el tercero elongado hacia su extremo apical.

Tabla 10. Principales caracteres diagnósticos que diferencian a las larvas (L3) y pupas de *S. flaviventris* y *S. pipiens*.

<i>Caracteres</i>	<i>S. flaviventris</i>	<i>S. pipiens</i>
Larva		
Ornamentación de la superficie dorsal	cubierta de pequeñas setas translúcidas cuya longitud y grado de esclerotización aumenta en los últimos segmentos del cuerpo	cubierta de pequeñas setas translúcidas de tamaño similar en todos los segmentos del cuerpo
Aberturas espiraculares (espiráculo respiratorio posterior)	claramente sinuosas (Fig. 44B)	sólo ligeramente sinuosas (Fig. 44C)
Puparium		
Forma de los procesos respiratorios torácicos	engrosados y lobulados apicalmente (Fig. 46A)	engrosados apicalmente (Fig. 46B)
Ornamentación de los procesos respiratorios torácicos	nodulados pero con un área lisa antes del inicio del engrosamiento (Fig. 46A)	nodulados desde la base hasta el inicio del área engrosada (Fig. 46B)
Aberturas espiraculares de los procesos respiratorios torácicos	aberturas espiraculares sobre una base en forma de disco (Fig. 46C)	aberturas espiraculares abiertas directamente sobre el área engrosada (Fig. 46D)

Por último, dada la coincidencia espacio-temporal de los estadios preimaginales de las tres especies de sírfidos que se desarrollan sobre los cladodios de *O. maxima*, se ha creído conveniente la elaboración de una clave de determinación de las larvas y pupas de estas especies.

CLAVE DE DETERMINACIÓN

- 1. - Larvas 2
 - Pupas 4

- 2. - Un par de proyecciones carnosas de forma triangular (*lappets*) en posición dorso-lateral, justo antes del inicio del espiráculo respiratorio posterior (Fig. 39C)
*E.etnensis*
 - Tres pares de proyecciones carnosas de forma triangular en posición dorso-lateral, justo antes del inicio del espiráculo respiratorio posterior (Fig. 43B) 3

- 3. - Superficie de la larva cubierta de pequeñas y puntiagudas setas translúcidas, cuya longitud y grado de esclerotización aumenta apreciablemente en los últimos segmentos del cuerpo. Aberturas (*slits*) del espiráculo respiratorio posterior marcadamente sinuosas (Fig. 44A) *S. flaviventris*
 - Superficie de la larva cubierta de pequeñas y puntiagudas setas translúcidas muy poco esclerotizadas. Aberturas del espiráculo respiratorio posterior ligeramente sinuosas (Fig. 44B)*S. pipiens*

- 4. - Procesos respiratorios torácicos acuminados apicalmente (Fig. 41C) ...*E. etnensis*
 - Procesos respiratorios torácicos engrosados apicalmente (Fig. 46) 5

- 5. - Procesos respiratorios torácicos con su extremo apical de contorno sinuoso y carentes de ornamentación en la base del engrosamiento (Fig. 46A). Aberturas espiraculares dispuestas sobre unas bases en forma de disco sobre la superficie lobulada de los procesos respiratorios torácicos (Fig. 46B) *S. flaviventris*
 - Procesos respiratorios torácicos con su extremo apical de contorno liso y provistos de ornamentación desde la base hasta el inicio del engrosamiento (Fig. 46C). Aberturas espiraculares dispuestas directamente sobre la superficie engrosada de los procesos respiratorios torácicos (Fig. 46D)*S. pipiens*

Régimen alimenticio de los estadios larvarios de *Eumerus etnensis* y *Syritta flaviventris*

Como cabría esperar, dado que las larvas de *E. etnensis*, *S. flaviventris* y *S. pipiens* se desarrollan sobre el mismo medio, la morfología y el grado de esclerotización del esqueleto cefalofaríngeo de estas especies es similar. Las tres especies presentan un filtro cibarial bien desarrollado, característica común según DOWDING (1967) de todas las especies saprófagas. El filtro cibarial es el encargado de seleccionar el tamaño de las partículas alimenticias, permitiendo una digestión parcial antes de su ingestión (ROBERTS, 1969; 1970). En consecuencia, las larvas que presentan filtro cibarial se alimentan principalmente de microorganismos (bacterias, protozoos, hongos y levaduras), incrementando la eficiencia en la utilización de alimento mediante su concentración (DOWDING, 1967). De hecho, las larvas de *E. tuberculatus* y *E. strigatus*, especies que también presentan un filtro cibarial bien desarrollado, requieren para completar su desarrollo la presencia de ciertos hongos en los bulbos en avanzado estado de descomposición sobre los que se desarrollan (CREAGER & SPRUIJT, 1935). De acuerdo con estos resultados, es evidente que las larvas ingieren estos microorganismos o algunos de los productos metabolizados por éstos. En conclusión, la presencia del filtro cibarial junto a las características de los medios de desarrollo de los estadios preimaginales de estas especies permiten atribuir a las larvas de *S. flaviventris* y *E. etnensis* un régimen alimenticio saprófago. No obstante, en el caso particular de *E. etnensis*, algunos de los rasgos morfológicos de su esqueleto cefalofaríngeo (como el gran desarrollo de sus escleritos mandibulares fuertemente esclerotizados y dentados apicalmente), son característicos de especies fitófagas. Según ROTHERAY (1993), las larvas estrictamente fitófagas, como por ejemplo las de *Cheilosia grossa* (Fallén, 1817), se caracterizan por presentar los escleritos y los lóbulos mandibulares fusionados entre sí y fuertemente esclerotizados. En consecuencia, el esqueleto cefalofaríngeo de las especies de *Eumerus* se diferencia de estas últimas especies por presentar una menor esclerotización, unos escleritos mandibulares más débiles y unos lóbulos mandibulares carnosos y cubiertos de unas laminillas que ayudan a conducir la entrada de alimento líquido (ROOTHERAY, 1993). Finalmente, el hecho de que las larvas de *E. etnensis* presenten, al igual que las otras especies de *Eumerus* descritas hasta el momento, caracteres morfológicos propios de especies saprófagas y fitófagas, respalda la hipótesis de ROTHERAY & GILBERT (1999), quién considera al género *Eumerus* como el posible antepasado evolutivo de los sírfidos fitófagos.

Ciclos biológicos de las especies del género *Eumerus*

En función de las características de sus ciclos biológicos las especies del género *Eumerus* se pueden agrupar en dos grandes bloques. El primero incluye a *E. etnensis* junto con *E. strigatus*, *E. tuberculatus* y *E. amoenus*, estando el segundo bloque constituido únicamente por *E. tricolor*. Las principales diferencias entre estos dos grupos de especies radican por un lado, en el número de generaciones por año, así mientras *E. tricolor* es una especie univoltina el resto de las especies presentan varias generaciones a lo largo del año (de 3 a 4: *E. etnensis*, y de 1 a 3: *E. strigatus*, *E. tuberculatus*) (HODSON, 1927; ARZONE, 1972); y por otro lado, en las pautas de ovoposición. Con respecto a este último aspecto cabe señalar que las hembras del primer grupo depositan un gran número de huevos (10-140) en grupos de tamaño variable (1-30) sobre la planta soporte (HODSON, 1927; ASSEM & NASR, 1967). Por el contrario, las hembras de *E. tricolor* depositan un único huevo sobre cada una de las plantas hospedadoras (ARZONE, 1972). En consecuencia, sólo en las especies del primer grupo se ha observado un comportamiento gregario en sus estadios larvarios (HODSON, 1927; BALACHOWSKY & MESNIL, 1936; GOIDANICH, 1960; ASSEM & NASR, 1967).

En esta clasificación no ha sido posible incluir ni a *E. compertus* ni a *E. obliquus*, ya que apenas se dispone de información acerca de sus ciclos biológicos.

Cuando se compara con mayor detalle el ciclo biológico de *E. etnensis* con el de las otras especies de su grupo, especialmente con *E. tuberculatus* y *E. strigatus*, se aprecia que la semejanza entre sus ciclos biológicos abarca otros aspectos tales como la edad a la que los imagos alcanzan la madurez sexual (2-3 días después de su emergencia), las pautas de cópula, así como el periodo que transcurre entre la fertilización de las hembras y la ovoposición (2-3 días) (HODSON, 1927).

En cuanto a la duración del periodo de pupa, la influencia de la temperatura observada en el caso de *E. etnensis* también se ha puesto de manifiesto en otras especies del género, en concreto en el caso de *E. tuberculatus* y *E. amoenus* (HODSON, 1927; FARAG & DOSS, 1981). En esta última especie se ha observado que el periodo de pupación más prolongado (19,5 días) se obtiene con una temperatura de 20°C reduciéndose a tan sólo 6,4 días con una temperatura de incubación de 35°C (FARAG & DOSS, 1981).

Por último, dado que la introducción de *O. maxima* en el área de distribución de *E. etnensis*, no tuvo lugar hasta finales del siglo XVI es evidente que la utilización de

los cladodios como medio de desarrollo larvario es una adaptación secundaria. Por tanto, es muy probable que al igual que sucede en el caso *S. pipiens* las larvas de *E. etnensis* se puedan encontrar en otros medios de desarrollo, probablemente sobre otros tejidos vegetales en descomposición.

El ciclo biológico de las especies de *Syritta*

El ciclo biológico de *S. pipiens* sobre los cladodios en avanzado estado de descomposición de *O. maxima* no difiere de los descritos por METCALF (1916) y GILBERT (1993) en otros medios de desarrollo preimaginal. En cuanto a *S. flaviventris*, los datos que se han podido aportar en esta memoria indican una gran semejanza entre su ciclo biológico y el de *S. pipiens*.

Según HARTLEY (1963), las diferencias en el régimen alimenticio de las diferentes especies quedan reflejadas principalmente en la proporción relativa y grado de esclerotización de los escleritos del esqueleto cefalofaríngeo. En consecuencia, dado que apenas existen diferencias morfológicas entre los esqueletos cefalofaríngeo de *S. pipiens* y *S. flaviventris* podemos concluir que ambas especies presentan un régimen alimenticio muy similar. Este hecho sin duda se ve respaldado por la coincidencia espacio-temporal de los estadios preimaginales de ambas especies sobre el mismo medio de desarrollo larvario. Por tanto, es muy probable que las larvas de *S. flaviventris* puedan también utilizar como medios de desarrollo algunos de los diferentes tipos de materia orgánica en descomposición utilizados por las larvas de *S. pipiens*.

La presencia de larvas de *S. pipiens* junto a las de otras especies de sírfidos ha sido puesta de manifiesto por varios autores. En la mayoría de las ocasiones se han encontrado sus larvas junto con las de especies saprófagas de los géneros *Merodon* y *Eumerus*, alimentándose sobre bulbos de narcisos en avanzado estado de descomposición (HODSON, 1931; SEGUY, 1961). No obstante, también se han hallado las larvas de *S. pipiens* junto a las de la especie fitófaga *Cheilisia vulpina* (Meigen, 1822) sobre raíces de alcachofas, alimentándose probablemente de los tejidos vegetales dañados por esta última (BRUNEL & CADOU, 1994).

Parasitismo

Los datos que se aportan en esta memoria sobre el parasitoide *D. cyprius* y su interacción con el ciclo biológico de *E. etnensis* y *S. pipiens*, adquieren una especial relevancia en el género *Eumerus*, ya que algunas de las especies incluidas en este género son importantes plagas agrícolas, no disponiéndose apenas información sobre sus enemigos naturales. Únicamente se conocen datos sobre parasitismo en *E. strigatus*, en concreto son tres los himenópteros parasitoides que se han encontrado atacando a esta especie: *Rhembobius abdominalis* (Provancher, 1874) (*Ichneumonidae*) (CUSHMAN, 1930), *Diplazon pectoratorius* (Thunberg, 1822) (*Ichneumonidae*) (BEAN, 1947) y *Apanteles lineola* Curt. (*Braconidae*) (KLEIN-KRAUTHEIM, 1934). La gran semejanza observada entre el ciclo biológico de *E. etnensis* y las especies de *Eumerus* plagas (*E. amoenus*, *E. tuberculatus* y *E. strigatus*) permiten suponer que *D. cyprius* puede también atacar a las pupas de estas especies. Además, algunas de las características biológicas de *D. cyprius* como el hecho de que las hembras sean fértiles a lo largo de su extenso periodo de vida y la capacidad de atacar pupas de hasta doce días de edad, hacen de esta especie una buena candidata para su utilización en el control biológico de plagas. Futuros estudios permitirán determinar las posibilidades que puede ofrecer este parasitoide en el control biológico de las especies de *Eumerus* que ocasionan importantes pérdidas económicas.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Capítulo IV. Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

Introducción

Los sírfidos son insectos antófilos que frecuentan las flores en busca de polen y néctar, principales componentes de su dieta alimenticia (LEEREVELD, 1984; GILBERT, 1985). Este carácter antófilo es el responsable de que los imagos de esta familia de dípteros puedan intervenir en la polinización de las flores que visitan. No obstante, son pocos los trabajos que hasta el momento han abordado con profundidad el papel de los sírfidos como agentes polinizadores. Algunos autores los consideran polinizadores poco eficientes, atendiendo a que la mayor parte de las especies no muestran unas preferencias florales claras, visitando flores con morfologías muy diversas. Sin embargo, se ha observado que estos dípteros tienden a visitar flores de un mismo tipo de forma secuencial, es decir, que normalmente frecuentan varias flores con una misma morfología floral antes de visitar las de otro tipo (GILBERT, 1993). De hecho, existen estudios donde se han puesto de manifiesto que la constancia floral es un atributo bien desarrollado en algunas especies de sírfidos (KUGLER, 1950; PARMENTER, 1958; VAN DER GOOT & GRABANDT, 1970; MEEUSE & MORRIS, 1984; DE BUCK, 1990). Por tanto, los representantes de esta familia pueden ser considerados como potenciales polinizadores de muchas especies vegetales. En general, son las plantas que presentan sus recompensas florales más expuestas, como umbelíferas y compuestas, las más asiduamente visitadas por los sírfidos, y por tanto, en las que estos dípteros pueden tener un papel importante en su polinización (DRABBLE & DRABBLE, 1917; 1927; KEVAN & BAKER, 1983; GILBERT, 1993). No obstante, también visitan otros tipos de flores, incluidas aquéllas que presentan corolas más o menos tubulares como las propias de las familias *Scrophulariaceae* y *Labiatae*, entre otras (PROCTOR, *et al.*, 1996; KEVAN & BAKER, 1983).

A pesar de que los sírfidos pueden contribuir en la polinización de muchas especies vegetales, en la mayoría de los casos desempeñan un papel poco importante, ya que otros agentes polinizadores más especializados como abejas, abejorros y otros miembros de la superfamilia *Apoidea* son mucho más eficaces en la polinización. No obstante, sería interesante determinar hasta qué punto los sírfidos y otros

polinizadores poco especializados podrían garantizar el éxito reproductivo de las especies vegetales en ausencia de vectores de polinización especializados. El archipiélago de Columbretes es quizás uno de los pocos ecosistemas donde se da esta peculiar circunstancia, dado que los aproximadamente 50 km que lo separan de la costa, impiden la llegada de los himenópteros, produciéndose sólo de forma accidental. Además, las reducidas dimensiones del archipiélago no permiten el establecimiento de poblaciones permanentes de dichos insectos. En consecuencia, se creyó conveniente realizar en este peculiar enclave los estudios sobre el papel de los sírfidos en la polinización.

La flora de las islas Columbretes, aunque no es muy diversa, está formada por aproximadamente 115 táxones, incluidos en 31 familias (BOIRA & CARRETERO, 1987). Por tanto, la elección de las especies vegetales con las que se iba a trabajar no fue sencilla. Finalmente, se optó por seleccionar, por un lado, un taxon en cuya polinización intervinieran agentes polinizadores poco especializados como los sírfidos; y, por otro lado, una especie polinizada principalmente por abejas y abejorros, es decir, agentes polinizadores muy especializados. En el primer caso, se creyó conveniente escoger una especie con flores actinomorfas que presentase tanto las recompensas florales como la superficie del estigma claramente expuestas. Por ello, nos decantamos finalmente por la umbelífera *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*, ya que además de cumplir estos requisitos, varios autores han confirmado la potencialidad de los sírfidos como polinizadores de esta familia (GILBERT, 1993; DE BUCK, 1990). En el segundo caso, se optó por un taxon cuya morfología floral restringiera el acceso a sus recompensas florales a insectos poco especializados. Entre las especies que exhiben estos caracteres en las Columbretes, destaca la presencia de los representantes del género *Medicago* (*Leguminosae*), caracterizados por un mecanismo de presentación del polen altamente especializado (*tripping*), que determina que la polinización pueda ser llevada a cabo casi exclusivamente por abejas y abejorros. Dentro de este género, se eligió a *Medicago citrina* ya que se trata de un endemismo iberolevantino, cuya única población en la Comunidad Valenciana se sitúa en el archipiélago de Columbretes. Esta planta se encuentra seriamente amenazada y conocer sus mecanismos reproductivos puede ayudar a su conservación. Estos criterios supusieron, por tanto, la selección de dos plantas con morfologías y biologías florales claramente diferentes.

Por último, cabe señalar que hasta el momento no se había realizado ningún tipo estudio sobre la biología floral y polinización de las plantas seleccionadas. No obstante, la presencia de especies con un elevado interés agrícola en los géneros

Medicago y *Daucus* tales como la alfalfa (*Medicago sativa* L.) y la zanahoria (*Daucus carota* L.) ha favorecido que sean muchos los trabajos que abordan diversos aspectos sobre la biología floral y polinización de sus especies (*Medicago*: LESINS, 1950; PEDERSEN & BOHART, 1950; LARKIN & GRUMANN, 1954; HOBBS & LILLY, 1955; LEPPIK, 1966; ARROYO, 1981; SMALL *et al.*, 1987; FREE, 1993; RODRÍGUEZ-RIÑO *et al.*, 1999. *Daucus*: LLOYD, 1973; BELL & LINDSEY, 1978; BELL, 1971; SÁENZ, 1981; KOUL *et al.*, 1989; FREE, 1993; JURY, 1996). Estos trabajos han sido de gran utilidad para planificar los estudios realizados en la presente memoria.

1. Principales características de las plantas estudiadas

1. 1. *Medicago citrina* (Font Quer) Greuter *in Willdenowia* 16: 112 (1986)

≡ *M. arborea* L. var. *citrina* Font Quer

≡ *M. arborea* subsp. *citrina* (Font Quer) O. Bolòs & Vigo

1.1.1. Descripción

Arbusto de talla variable que llega a alcanzar los 2 m de altura. Presenta el tallo ramificado y estriado, en el que las ramas jóvenes marcadamente pubescentes y blanquecinas se curvan a edad temprana hasta hacerse casi horizontales, perdiendo así el tallo central su protagonismo (Fig. 62). Las hojas son trifolioladas con estípulas enteras de forma triangular-lanceolada. Los folíolos son obovado-cuneiformes presentando una escotadura apical, generalmente muy pubescentes en el haz, y menos en el envés. Las flores claramente visibles dada su llamativa coloración amarillo-limón y su tamaño (1,2 cm de longitud), se presentan en inflorescencias racemosas pedunculadas de 8-17 flores (ROBLEDO *et al.*, 1993). El perianto de éstas es doble, y consta de un cáliz integrado por 5 sépalos más o menos soldados y de una corola constituida por 5 pétalos libres, que presentan la típica morfología de las papilionáceas. Así, la corola marcadamente zigomórfica está integrada por un pétalo

superior muy desarrollado, denominado *estandarte*, dos pétalos laterales o *alas* y dos piezas inferiores parcialmente unidas longitudinalmente por uno de los márgenes, que constituyen una estructura simpétala denominada *quilla*. Dentro de la quilla se halla confinada la columna estaminal que está constituida por 10 estambres diadelfos, de los cuales 9 se encuentran soldados por sus filamentos en una vaina que junto al estambre libre se disponen rodeando el pistilo (Fig. 63). El nectario es de forma anular y aparece rodeando la base del carpelo, acumulándose el néctar secretado en el espacio creado entre los estambres y el pistilo. El fruto es una legumbre pubescente, arrollada en hélice, de una vuelta o dos, con un diámetro de 12-22 mm, dejando un orificio central de 1-1,5 mm. Las semillas son generalmente de forma arriñonada con tamaños que oscilan entre los 4,0 y 5,5 mm de longitud, pudiendo presentar un contorno anguloso en aquellos casos en los que el número de semillas contenidas en el fruto es elevado (ROBLEDO *et al.*, 1993).

1.1.2. Ecología

M. citrina se localiza en acantilados y roquedos litorales de zonas en las que la actividad humana es mínima, estando además caracterizadas por unas condiciones térmicas especialmente favorables, la fuerte exposición a la influencia de los vientos marinos y la escasez de precipitaciones. Esta especie forma parte de una vegetación arbustiva halonitrófila, favorecida por los considerables aportes de guano ocasionados por la continuada afluencia de aves marinas a estas áreas. Desde un punto de vista fitosociológico se encuadra en comunidades de la alianza *Medicagini citrinae-Lavaterion arboreae* O. Bolòs & Vigo 1984 (Clase *Pegano harmalae-Salsoletea vermiculatae* Br.-Bl. & O. Bolòs 1995).

1.1.3. Distribución

El área de distribución de esta especie es muy reducida, limitándose su presencia a algunos islotes del Mediterráneo occidental. Este endemismo iberolevantino está presente en las islas Columbretes y en algunos pequeños islotes de las islas Baleares, concretamente en los islotes de Estell de Coll, Estell de Fora y en las Ses Bledes del archipiélago de Cabrera, y en algunos de los islotes que rodean la isla de Ibiza (Na Bosc, Malvins y en la isla de S'Espartar) (JUAN & CRESPO, 1999; JUAN *et al.*, 1999).

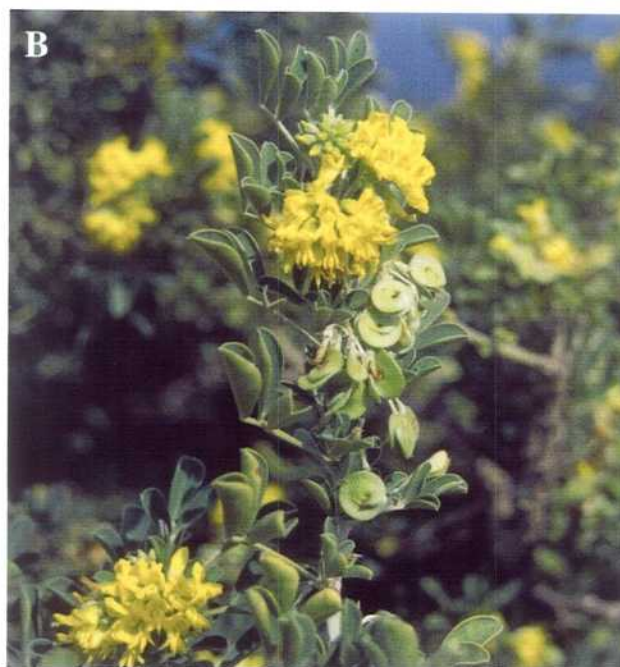


Figura 62. A: Ejemplar de *Medicago citrina* en la I. Grossa;
B: detalle de las flores y frutos.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

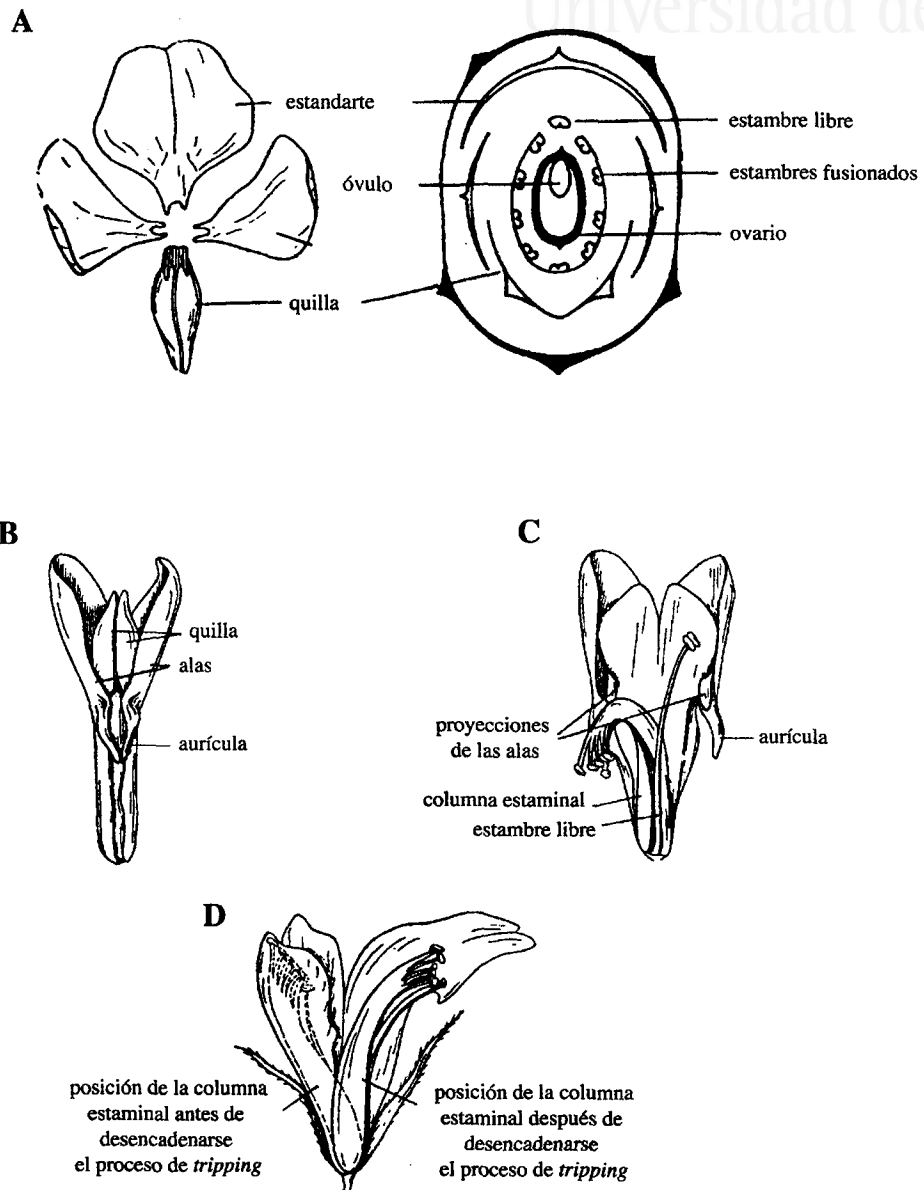


Figura 63. A: diagrama floral de *Medicago citrina*; B: disposición de las piezas florales antes del proceso de *tripping*; C: disposición de las piezas florales después del proceso de *tripping*; D: posición relativa de la columna estaminal en función del proceso *tripping* (Modificado de FREE, 1993).

1.1.4. Tratamiento taxonómico

Este endemismo iberolevantino fue descrito originalmente como una variedad de *M. arborea* L. por FONT QUER (1924), atendiendo a la coloración amarillo alimonado de sus flores en contraposición al típico color anaranjado de las flores de *M. arborea*. Más tarde BOLÒS & VIGO (1974) considerando su aislamiento geográfico con respecto a *M. arborea* la combinaron nomenclaturalmente como subespecie. Finalmente, ha sido catalogado como especie por GREUTER *et al.* (1989), en función de su número cromosómico hexaploide ($2n = 48$) y no tetraploide ($2n = 32$) como en *M. arborea*. Esta última categoría está aceptada en la actualidad en Med-Checklist.

1.1.5. Estado actual

En el archipiélago de Columbretes es donde se encuentran unas de las poblaciones más importantes de *M. citrina*, no sólo por su tamaño sino también por su grado de conservación. Esta especie está presente en los tres islotes de mayor entidad del archipiélago, llegando a constituir la masa de vegetación más importante en las islas Ferrera y Foradada. Por el contrario, las poblaciones presentes en la isla Grossa son mucho más reducidas y son resultado de la reintroducción con éxito que se ha llevado a cabo desde la década de los 80 hasta la actualidad a partir de semillas y esquejes de las islas vecinas. Las poblaciones naturales de la isla Grossa desaparecieron por completo a finales de los años 60 como consecuencia de actividades antrópicas tales como los incendios y la introducción de animales herbívoros, sobre todo conejos, actualmente ausentes.

En las Islas Baleares las poblaciones de *M. citrina* presentan una distribución restringida, estando únicamente presentes en algunos de los islotes que rodean las islas principales. Así, en el archipiélago de Cabrera sólo se ha confirmado su presencia en los islotes de Estell de Coll, Estell de Fora y Ses Bledes, siendo este último islote el que presenta la población mejor conservada (obs. pers.). También se ha corroborado la presencia de poblaciones amplias y bien conservadas en algunos pequeños islotes próximos a Ibiza tales como Na Bosc en los islotes de Ses Bledes, slotes dels Malvins y en la isla de S`Espartar (obs. pers.). Son las poblaciones de este

último islote junto con las de archipiélago de Columbretes las que presentan un mayor número de individuos y un mejor estado de conservación.

Esta reducida área de distribución junto con los estrictos requerimientos ecológicos necesarios para su asentamiento han justificado que esta especie haya sido catalogada, según la normativa de la UICN, como especie en peligro (EN) (Real Decreto 439/1990) y recientemente como especie vulnerable (VU) (LAGUNA & CRESPO, 1996). Durante los dos últimos años las poblaciones de las islas Columbretes han sufrido la pérdida de cerca del 44% de los individuos (SÁNCHEZ-CODOÑER, com. pers.), como consecuencia del importante ataque de *Icerya purchasi* Maskell, 1878 (Hemiptera, Margarodidae) que han padecido.

1.1.6. Mecanismos de polinización

M. citrina al igual que otras especies de este género se caracteriza por poseer un mecanismo de presentación del polen que se denomina de tipo explosivo (LEPPIK, 1966), especialmente adaptado a una polinización entomófila. Así, las flores están diseñadas de tal forma que la columna estaminal (estambres y pistilo) es mantenida bajo presión en el interior de la quilla. Cuando esta presión es repentinamente interrumpida, la columna estaminal sale disparada instantáneamente y golpea contra el estandarte causando la dispersión del polen. A este proceso se le denomina con el término inglés "*tripping*" y así nos referiremos a él en adelante, por no existir en castellano un término equivalente.

Los mecanismos que hacen posible este proceso comenzaron a ser objeto de estudio en otras especies de este género a mediados del siglo pasado, entre estos trabajos cabe destacar los de DE CANDOLLE (1832), HILDEBRAND (1866), HENSLOW (1867), URBAN (1873), MÜLLER (1873) y BURKILL (1894). Estos autores llegaron a la conclusión de que la columna estaminal es mantenida bajo presión en el interior de la quilla gracias al acoplamiento que se produce entre las proyecciones que poseen las alas y las invaginaciones presentes en los pétalos de la quilla (Fig. 63). No obstante, investigaciones posteriores pusieron de manifiesto que es posible desenganzar de la quilla las dos alas sin producir *tripping*, y por tanto demostrar que el papel que desempeñan estos pétalos es secundario (PIPER *et al.*, 1914; LESINS, 1950). Finalmente, son LARKIN & GRAUMANN (1954) los que consiguen abordar con profundidad este problema gracias a la aplicación de nuevas técnicas que permiten un estudio exhaustivo de la microestructura anatómica de la flor

de *M. sativa* L. Así, estos autores concluyen que el proceso de *tripping* es el resultado de la intervención de dos fuerzas: por un lado, la fuerza de cohesión que se establece entre los márgenes libres de la quilla, como consecuencia de la existencia en ambos pétalos de un “tejido de adhesión” constituido por una compleja red de entrantes y salientes que acopla entre sí dichos márgenes; y por otro lado, la presión ejercida por la columna estaminal, concretamente por las células sometidas a tensión que forman la base de la vaina (resultado de la fusión de los filamentos de los estambres). En el momento en que el equilibrio entre estas dos fuerzas se rompe, ya sea como consecuencia de la visita de algún insecto (de donde deriva el vocablo *tripping*) o por factores ambientales, el proceso de *tripping* tiene lugar.

Las flores de *Medicago* disponen de un mecanismo especial encargado de desencadenar el proceso de *tripping* cuando los insectos visitan las flores en busca de polen o néctar. En este mecanismo tienen un papel muy importante las alas, ya que estos pétalos presentan en el extremo ventral de su margen superior un estrecho entrante denominado aurícula que bloquea el cuello de la corola (Fig. 63 y 64), impidiendo que la probóscide de los insectos acceda a los nectarios. Cuando un insecto con las dimensiones apropiadas trata de alcanzar los nectarios, provoca irremediamente una perturbación en estos entrantes que son el “gatillo” desencadenante del proceso de *tripping*. Éstos actúan como palancas transmitiendo la perturbación mecánica hasta la quilla (gracias al acoplamiento que se produce entre las proyecciones que poseen las alas y las invaginaciones presentes en los pétalos de la quilla), ocasionando la separación de los tejidos de adhesión que mantienen los pétalos de la quilla unidos. Esta separación provoca una rápida relajación de la columna estaminal que sale disparada golpeando la superficie ventral del insecto (alineamiento esternotribico), normalmente a la altura de la base de la probóscide entre la cabeza y el tórax, adhiriéndose los granos de polen en esta área (Fig. 64). Una vez ha tenido lugar este proceso las células de la base de la vaina se alargan rápidamente impidiendo que la columna estaminal vuelva a su posición inicial en el interior de la quilla (SMALL *et al.*, 1987).

Recientemente, LÓPEZ *et al.* (1999) han distinguido dentro de este tipo de mecanismo de presentación del polen dos subtipos: especializado y no especializado, en función de que el polen sea aplicado de manera nototribica (superficie dorsal) y esternotribica (superficie ventral) al cuerpo del insecto o sólo de modo esternotribico, respectivamente. De acuerdo con esta clasificación y los datos anteriormente expuestos, *M. citrina* se incluye dentro del subtipo no especializado.

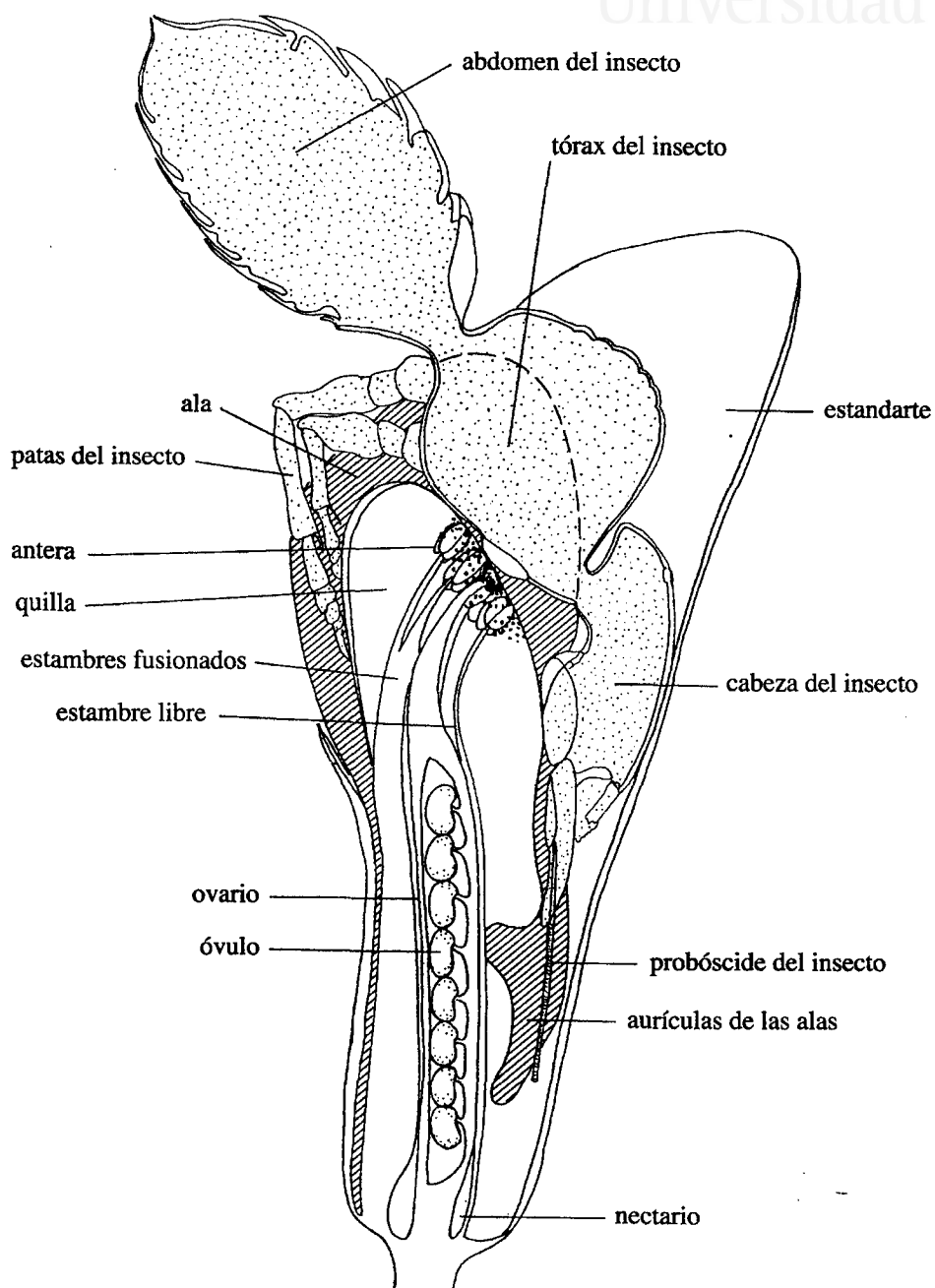


Figura 64. Sección longitudinal de una flor de *Medicago citrina* visitada por un insecto con la columna estaminal en el interior de la quilla (Modificado de SMALL *et al.*, 1987).

Este mecanismo de presentación puede desencadenarse también con cierta frecuencia y como ocurre en otras especies de *Medicago*, sin la mediación de los insectos, causado por factores externos como altas temperaturas, fuertes lluvias, granizadas, heladas, fuertes vientos, etc. (DWYER, 1931; DWYER & ALLMAN, 1932; IZMAILOVA, 1934; TYSDAL, 1946; HOBBS & LILLY, 1955).

Dentro de las papilionáceas, este mecanismo de presentación del polen no es el único sino que se conocen tres tipos más: mecanismo valvular, de pistón y de cepillo estilar (LEPPIK, 1966; RODRÍGUEZ-RIAÑO *et al.*, 1999). No obstante, el de tipo explosivo parece ser el más avanzado. Según ARROYO (1981) las flores que presentan este tipo de mecanismo secretan a veces grandes cantidades de néctar, y por tanto, dicho mecanismo habría evolucionado en flores en las que el recurso primario es el néctar y no el polen, pues la liberación del polen sobre el cuerpo del vector no favorece una recolección efectiva del mismo en su cuerpo.

En conclusión, parece claro que la evolución floral en las *Papilionoideae* está caracterizada por una tendencia hacia la eficiencia en la economía de polen y néctar, lo que ha propiciado una selección gradual de polinizadores cada vez más sofisticados y la eliminación de vectores no especializados (ARROYO, 1981). La más alta expresión de tales avances se da en las flores papilionáceas con mecanismos explosivos de polen.

**1. 2. *Daucus gingidium* L., Sp. Pl.: 242 (1753)
subsp. *commutatus* (Paol.) O. Bolòs & Vigo *in* Butll.
Inst. Catalana Hist. Nat. 38 (Bot. I): 84 (1974)**

≡ *D. commutatus* Paol.

≡ *D. carota* L. subsp. *commutatus* (Paol.) Thell.

1. 2. 1. Descripción

Hierba bienal de porte erecto que alcanza hasta 1m de altura, más o menos hispida en la mitad basal, con pelos setiformes y bastante ramificada desde la base (Fig. 65). Las hojas, que se disponen principalmente en la zona basal, son alternas, envainantes, de forma triangular y 3-4 pinnatisectas. Los segmentos de las hojas son

brillantes, más o menos coriáceos y un tanto suculentos, de forma oval-lanceolada u oblongo-lanceolada. Las flores se disponen en umbelas compuestas (constituidas por entre 50 y 180 umbélulas) largamente pedunculadas (hasta 10-15 cm de longitud) y a menudo convexas. Cada umbela presenta un involucre de brácteas en la base de los radios primarios y un involucelo de bracteolas en la base de los radios secundarios. Las brácteas están divididas pinnadamente en 5 segmentos lanceolados o linear-lanceolados, mientras que las bracteolas son simples y de forma lanceolada. Dentro de cada individuo se observa una clara ordenación jerárquica de las inflorescencias, así el vástago principal de la planta se desarrolla como el tallo de la umbela central (C) o de 1^{er} orden, sobre este tallo aparecen a partir de las axilas foliares vástagos laterales también terminados en inflorescencias, a las que se denomina umbelas laterales primarias (L1) o de 2^o orden; sobre éstos a su vez se desarrollan de nuevo vástagos laterales que dan lugar a las umbelas laterales secundarias (L2) o de 3^{er} orden; del mismo modo aparecen las umbelas laterales terciarias (L3) o de 4^o orden, pero exclusivamente en los individuos de mayor tamaño (Fig. 66). Las flores, poco aparentes, son actinomorfas y pentámeras, pudiéndose encontrar sobre una misma umbélula flores hermafroditas y estaminadas (sólo masculinas), disponiéndose en la zona periférica y central de las umbélulas respectivamente (Fig. 67). El perianto de éstas lo componen un cáliz con cinco sépalos de forma triangular y escasamente desarrollados junto con cinco pétalos libres de coloración blanco-amarillenta cuyo extremo escotado aparece curvado hacia el centro de la flor. Sin embargo, la coloración de los pétalos en las flores centrales de la umbela es púrpura oscuro. Por su parte, el androceo está integrado por 5 estambres libres, alternipétalos e insertos debajo del disco estilar (estilopodio). El gineceo es ínfero y lo componen dos carpelos soldados en un ovario bilocular, con un primordio seminal por cavidad. Coronando el ovario aparece el estilopodio, que actúa a modo de nectario, y que porta en su parte superior dos estilos cortos. A diferencia de otros representantes del género las umbelas no se contraen durante el periodo de fructificación. El fruto es un cremocarpo (diaquenio esquizocárpico) que se separa en la madurez en dos mericarpos aqueniformes y uniseminados; estos mericarpos cuando alcanzan la madurez tiene una longitud de 2-3 mm y presentan en su cara externa 5 resaltes longitudinales (costillas primarias) y cuatro costillas secundarias, todas ellas prolongadas en una serie de espinas de 0,3-1,6 mm de longitud.

1. 2. 2. Ecología

D. gingidium subsp. *commutatus* se localiza en los rellanos que suelen aparecer en acantilados y roquedos litorales desde los 4 ó 5 m sobre el nivel del mar hasta zonas ya bastante alejadas de éste, pero que aún se ven afectadas con bastante intensidad por la maresía que crea un ambiente apreciablemente salino. Así, esta especie forma parte de una vegetación de marcado carácter halófilo, enmarcándose desde un punto de vista fitosociológico en comunidades de la alianza *Crithmo-Limonion* Br.-Bl. 1931 (Cl. *Crithmo - Limonietea* Br.-Bl. 1947).

1. 2. 3. Distribución

El área de distribución de esta subespecie abarca el medio litoral del mediterráneo occidental, concretamente aparece representada en algunos enclaves de las costas de Italia, Francia, Córcega, Cerdeña, España (islas Baleares, archipiélago de Columbretes, Alicante), Marruecos y Argelia.

1. 2. 4. Tratamiento taxonómico

La clasificación de los táxones incluidos dentro del género *Daucus* L. es compleja, especialmente la del grupo de especies o subespecies próximas a *D. carota* L., ya que se trata de táxones extremadamente polimórficos con numerosas formas intermedias que hibridan fácilmente entre sí. Como consecuencia, los tratamientos taxonómicos propuestos en la bibliografía difieren considerablemente entre los distintos autores que han abordado el tema (THELLUNG, 1926; HEYWOOD, 1968; SAENZ, 1981; BÒLOS & VIGO, 1984-95). No obstante, son principalmente dos los criterios más ampliamente aceptados, uno de ellos opta por considerar a estos táxones (incluido el que nos ocupa) como subespecies de *D. carota*. El otro criterio, diferencia entre ellos dos especies: el grupo de *D. carota* (con umbelas contraídas durante el periodo de fructificación) y el grupo de *D. gingidium* (con umbelas expandidas durante el periodo de fructificación). Finalmente, se ha optado por seguir en este trabajo el tratamiento taxonómico propuesto por BÒLOS & VIGO (1984-95), puesto que son los autores que más reciente y exhaustivamente han revisado la flora del área de estudio.



Figura 65. A: Ejemplar de *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*; B: panorámica de la población de *D. gingidium* subsp. *commutatus* de la I. Foradada.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

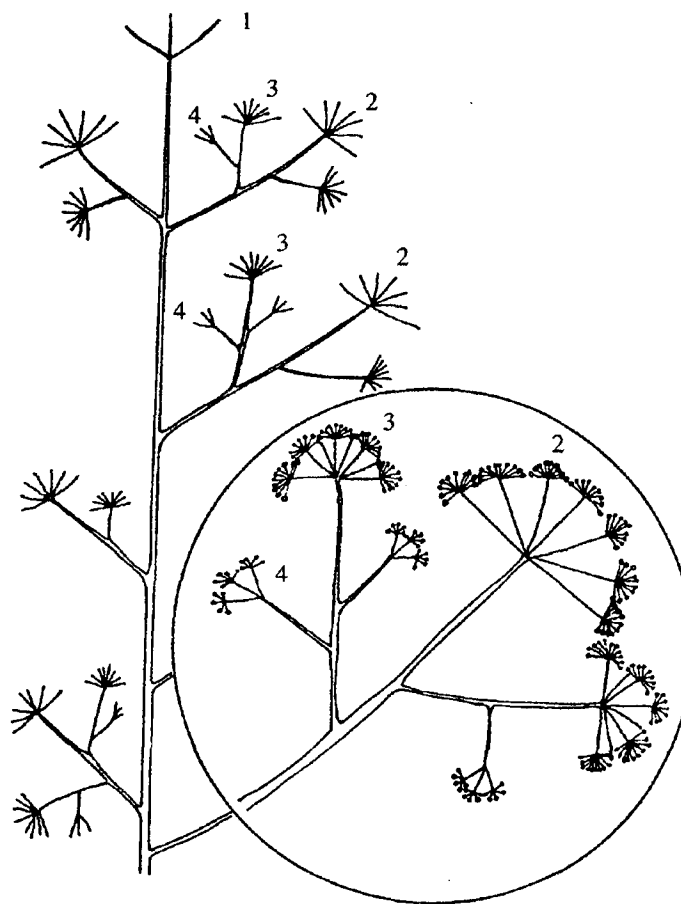


Figura 66. Esquema de la disposición de las umbelas de distinto orden en *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*; 1: umbela de 1^{er} orden o central (C); 2: umbelas de 2^o orden o laterales primarias (L1); 3: umbelas de 3^{er} orden o laterales secundarias (L2); 4: umbelas de 4^o orden o laterales terciarias (L3) (Modificado de LOVETT & HARPER, 1980).

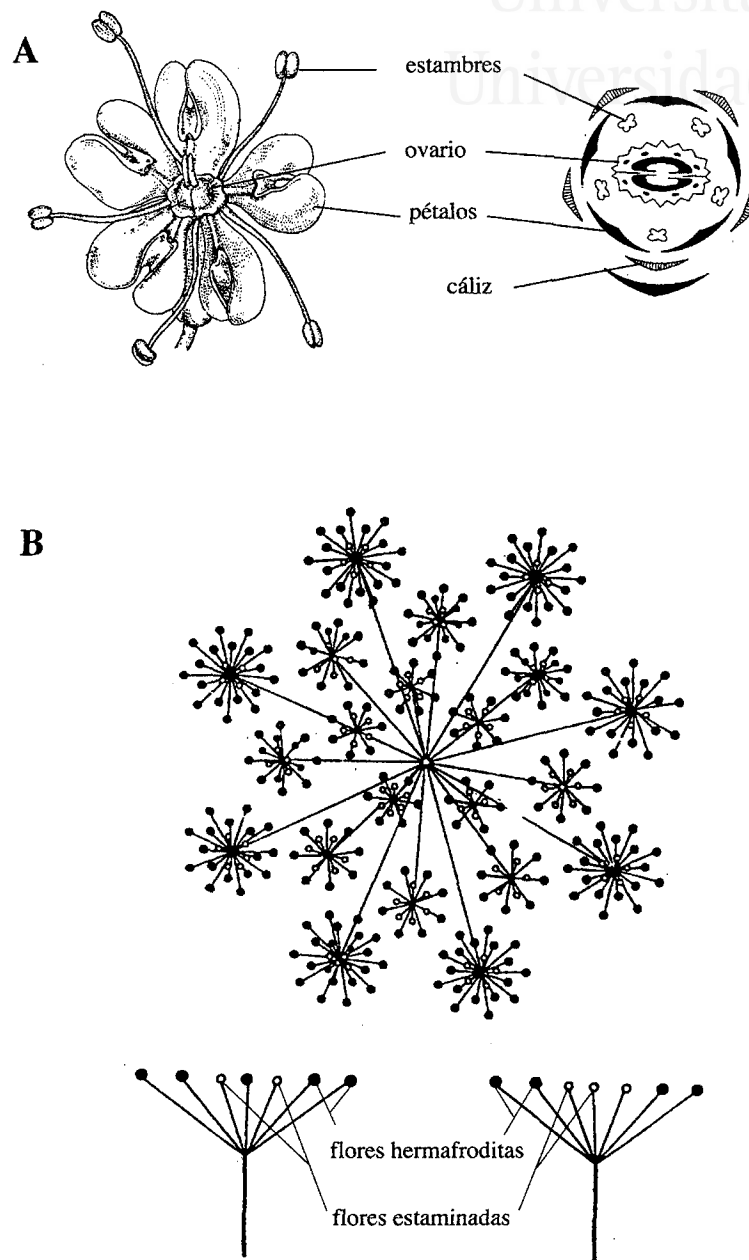


Figura 67. A: diagrama floral de una umbelífera (modificado de STRASBURGUER, *et al.*, 1994); B: disposición de las flores hermafroditas y estaminadas en las umbelas de *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*.

1. 2. 5. Estado actual

En la Península Ibérica se encuentran poblaciones bien conservadas de *D. gingidium* subsp. *commutatus* en el litoral de la mayor parte de las islas que componen el archipiélago Balear, en las costas acantiladas del Cabo de San Antonio (Alicante) así como en las islas Columbretes. En este último enclave esta subespecie aparece representada en las tres islas de mayor extensión: Grossa, Ferrera y Foradada, pero es en estos dos últimos medios insulares donde las poblaciones constan de un mayor número de ejemplares y ocupan extensiones más amplias (Fig. 65B). Cabe destacar, además, la existencia de una pequeña población en la isla del Lobo, uno de los islotes que rodean la Foradada.

El hecho de que se trate de una subespecie propia de acantilados y roquedos litorales cuyo requerimiento ecológico más importante es una fuerte influencia de la maresía la convierten en un taxon especialmente afectado por los intensos fenómenos de antropización que sufren las costas mediterráneas. No obstante, aunque esta subespecie no goza de ninguna figura especial de protección, el hecho de aparecer representado en medios insulares protegidos como Cabrera (Balears) y el archipiélago de Columbretes garantiza la conservación de al menos las poblaciones en ellos presentes.

1. 2. 6. Mecanismos de polinización

Las umbelíferas se caracterizan por la peculiar disposición de sus pequeñas flores en inflorescencia de tipo umbela, que responde principalmente a una clara y eficaz adaptación a la polinización. Así, es la umbela la que actúa como reclamo floral constituyendo desde el punto de vista de la polinización un “pseudanto”. Este hecho explica que en muchas especies las flores más periféricas suelen alcanzar un desarrollo asimétrico de sus corolas acentuándose de esta forma la similitud de todo el conjunto de la umbela a una única flor de grandes dimensiones (BELL, 1971). Estas umbelas son fácilmente detectadas por los insectos desde grandes distancias, posándose en ellas con gran facilidad gracias al aplanamiento de su extremo apical. Además, la obtención de las recompensas florales en esta familia no requiere de ningún tipo particular de especialización por parte de los insectos, puesto que tanto el polen como el néctar están completamente accesibles a cualquier visitante. Como consecuencia, las umbelas son visitadas por una gran variedad de insectos,

principalmente dípteros, aunque también por abejas melíferas, abejas solitarias y otros himenópteros (PROCTOR *et al.*, 1996).

La polinización en las umbelíferas es principalmente xenógama (polinización cruzada) gracias a que la maduración de los órganos sexuales masculinos y femeninos de una misma flor se separa en el tiempo (dicogamia). La tendencia más generalizada es que la maduración de los estambres se produzca en primer lugar (proterandria), aunque también es posible que sea el estilo el primero en madurar (proteroginia) (BELL, 1971). La mayoría de las especies de umbelíferas son andromonoicas, es decir, que en un mismo individuo aparecen flores hermafroditas y flores unisexuales masculinas, en las que pueden persistir estilos y ovarios rudimentarios. No obstante, también se conocen algunos géneros dioicos como es el caso de *Aciphyla* J. R. Forst. & G. Forst. y *Anisotome* Hook. f., así como algunas especies ginodioicas pertenecientes entre otros a los géneros *Scandia* J.W. Dawson, *Lignocarpa* J.W. Dawson y *Gingidia* J.W. Dawson (LLOYD, 1973; WEBB, 1979; 1981; WEBB & LLOYD, 1980).

La marcada uniformidad morfológica de las flores dentro de la familia *Apiaceae* puede representar una clara adaptación a que la polinización sea llevada a cabo por un gran número de polinizadores no especializados. Aunque esta estrategia de polinización supone la pérdida de lo que en muchos grupos de plantas representa un efectivo mecanismo de aislamiento, también elimina los posibles factores limitantes en distribuciones geográficas amplias. No obstante, bajo esta aparente uniformidad dentro de la familia, BELL (1971) encontró una amplia serie de presumibles variaciones adaptativas en la morfología floral (tamaño, color y forma del estilopodio), patrones de secreción de néctar, patrones de andromonoecia, proporción de sexos, así como otras variaciones morfológicas y fisiológicas más sutiles en otros caracteres florales. Estas pequeñas variaciones están correlacionadas con ligeras diferencias entre los sistemas reproductivos de los diferentes táxones como ponen de manifiesto entre otros los trabajos de BELL & LINDSEY (1978) y KOUL *et al.* (1989).

2. Material y métodos

La fase experimental de todos los estudios emprendidos con el fin profundizar en la biología floral y polinización de *M. citrina* y *D. gingidium* subsp. *commutatus* se llevó a cabo en el archipiélago de Columbretes principalmente en la I. Grossa, que a pesar de no presentar las poblaciones naturales más importantes de estas especies, es el único islote dentro del archipiélago que por su fácil accesibilidad ofrece los requisitos necesarios para la adecuada ejecución de todos los experimentos planteados, así como de su correspondiente seguimiento periódico.

El trabajo de campo se desarrolló durante 1996-98 abarcando la mayor parte del periodo de floración de cada especie. No obstante, se realizaron además una serie de visitas cortas durante los periodos de fructificación con el propósito de establecer un seguimiento riguroso de los estudios planteados.

A continuación se describe el material y la metodología empleada en cada uno de los diferentes aspectos estudiados en estas dos especies.

2.1. Marca de las flores objeto de estudio

La mayor parte de los estudios relacionados con la polinización requieren una identificación inequívoca de cada una de las flores sometidas a tratamiento. La técnica empleada para marcar las flores está en función tanto de su morfología, tamaño y longevidad, como del tipo de estudio que sobre ellas se pretende llevar a cabo (KEARNS & INOUE, 1993). Así en el caso de estas dos especies se optó por utilizar pintura acrílica de diferentes colores, puesto que ofrece varias ventajas frente a otros métodos, como son su resistencia a las condiciones de intemperie durante largos periodos y la posibilidad de efectuar varias marcas sobre una misma flor. La pieza floral sobre la que se decidió efectuar la marca varió en función del tratamiento y de la especie estudiada.

2.1.1. *Medicago citrina*

En los casos en los que la fase experimental requería un seguimiento no sólo durante la antesis de la flor sino también durante la fructificación, se optó por pintar el cáliz y el pedicelo de la flor, puesto que se trata de piezas florales que perduran durante la fase de fruto. Este mismo criterio fue adoptado en los tratamientos en los que intervenían los insectos polinizadores con el propósito de alterar en el menor

grado posible la atracción que ejercen las flores sobre éstos. Por el contrario, cuando los tratamientos se realizaron exclusivamente durante el periodo de antesis de la flor y sin la participación de polinizadores (como en los relacionados con la producción de néctar), se decidió marcar las flores sobre la cara frontal del estandarte, puesto que permite una identificación más rápida de cada una de ellas. Además, en la mayor parte de los tratamientos fue preciso marcar las inflorescencias con el fin de facilitar la identificación de las flores en ellas presentes.

2.1.2. *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*

Dado el reducido tamaño de las flores y su particular disposición en umbela, la mayor parte de los tratamientos se realizaron utilizando como unidad de trabajo no las flores individuales sino la umbela completa, en estos casos la identificación de las umbelas se realizó marcando el tallo de dichas inflorescencias. En aquellos experimentos que requirieron un seguimiento individualizado de las flores se optó por seleccionar únicamente tres o cuatro flores por umbélula, eliminando el resto con el propósito de facilitar las observaciones y manipulaciones necesarias en cada tratamiento. Además, este procedimiento hizo más fácil la marca de las flores seleccionadas que se efectuó sobre los pedicelos de éstas, puesto que las piezas del perianto o son demasiado pequeñas (cáliz) o bien se pierden durante las primeras etapas de la antesis de la flor (pétalos). No obstante, en los tratamientos que requirieron la selección de un número considerable de flores en la misma umbela, fue preciso marcar las diferentes umbélulas con el fin de facilitar la identificación de las flores en ellas presentes.

2.2. Aislamiento de las flores objeto de estudio

Uno de los requisitos exigidos por la práctica totalidad de los estudios relacionados con la biología floral y la polinización es el aislamiento completo de las flores sometidas a tratamiento, con el fin de evitar que los insectos visiten las flores e interfieran por tanto, en la evolución de los experimentos planteados. Los diseños que presentan estas estructuras o armazones de aislamiento son muy variados, estando en función tanto de la parte de la planta que se pretenda confinar: flores individuales, inflorescencias, ramas, etc., como del tamaño y fisionomía de la especie estudiada. No obstante, es importante destacar que el empleo de este tipo de estructuras puede comportar una serie de desventajas relacionadas con la creación de un microambiente particular en su interior.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Figura 68. Armazón de aislamiento utilizado con *Medicago citrina*; A: detalle de la estructura; B: vista general.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Dado que pequeñas modificaciones en temperatura, humedad, irradiación solar, etc. pueden dar lugar a alteraciones en la fenología de las flores, en la producción de frutos y en los patrones de secreción de néctar, entre otras (PLEASANTS, 1983; CORBET & DELFOSSE, 1984; KEARNS & INOUE, 1993). Por consiguiente, tanto en el diseño como en la selección de los materiales utilizados en su construcción, se ha intentado reducir al mínimo estos efectos. Así, siguiendo las directrices marcadas por CRUDEN *et al.* (1983) y WYATT *et al.* (1992) se ha utilizado como material de recubrimiento de tales estructuras una tela de gasa con un tamaño de malla muy reducido (< 0.2 mm), puesto que se trata del material que mejor amortigua las diferencias de temperatura y humedad entre el interior y exterior de las mismas.

2.2.1. *Medicago citrina*

En esta especie se descartó el confinamiento individualizado de las flores o inflorescencias dado lo problemático y costoso que resultaba, optándose por diseñar una estructura cilíndrica lo más ligera posible que permitiese aislar al mismo tiempo todas las flores presentes en una rama. Con este propósito se construyó con alambre del número 9, un armazón de 70 cm de longitud y de aproximadamente 15 cm de diámetro tal como se indica en la figura 68, capaz de englobar la parte distal de la rama, a la que quedaba sujeto con la ayuda de una brida por su zona basal. Posteriormente, el armazón se cubría con una manga de tela de gasa de color blanco, atándose ésta a los dos extremos de aquel (Fig. 68).

En este caso fue posible contrastar las diferencias de temperatura y humedad entre el interior de las estructuras y el exterior, para ello se insertaron en su interior dos *datalogger* (Stow Away XTI) que registraban de forma automática la temperatura y la humedad relativa media en intervalos de una hora. Los resultados obtenidos pusieron de manifiesto que las condiciones microclimáticas en el interior de los armazones solo difirieron ligeramente de las condiciones externas (Fig. 69).

2.2.2. *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*

Dada la disposición en umbela de las flores de esta especie, el aislamiento individualizado de las flores no tiene sentido, ya que es dicha inflorescencia la unidad funcional que opera en los procesos de polinización. Por tanto, se diseñaron unos armazones que permitieran un aislamiento individualizado de dichas umbelas. Estas estructuras de aislamiento constan básicamente de tres elementos, siendo la pieza clave

un armazón cilíndrico unos 25 cm de diámetro y alrededor de 16 cm de altura, de alambre enrejado (de aproximadamente 2,5 cm² de luz), cuyas paredes se hallan recubiertas con tela de gasa de color blanco, sobresaliendo ésta unos 15 cm por su extremo basal. Este armazón, se sujeta a una vara de aluminio de entre 60 y 100 cm (dependiendo de la altura de la umbrela) que descansa sobre una base de madera en la que encaja, ofreciendo al conjunto de la estructura de aislamiento un soporte sólido. En la figura 70 se muestra la disposición final de esta estructura, en la que la umbrela queda aislada en el interior del armazón al cubrirse éste con un plástico y al atarse la tela que sobresale por su extremo basal al tallo de la inflorescencia.

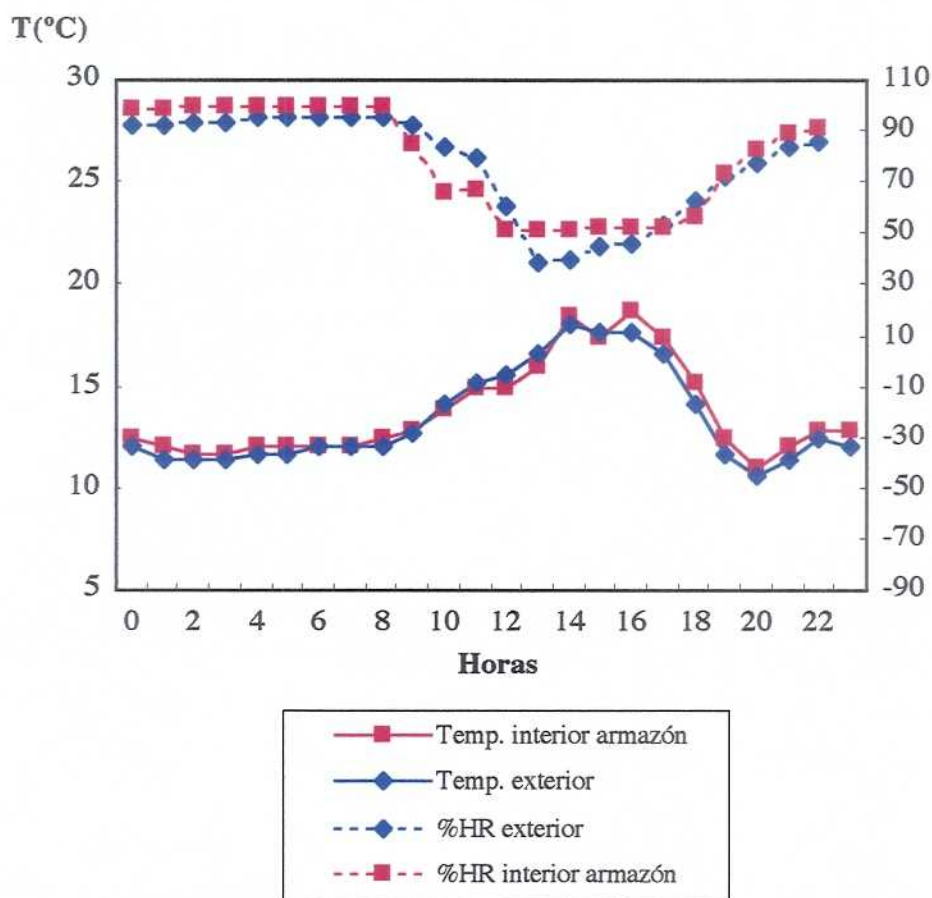


Figura 69. Diferencias en la temperatura y humedad relativa entre el interior del armazón de aislamiento utilizado con *M. citrina* y el exterior.



Figura 70. Armazones de aislamiento utilizados con *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*; A: vista general; B: detalle de la umbela en su interior.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

2.3. Técnicas de polinización

En una gran parte de los estudios realizados fue necesario polinizar artificialmente las flores, ya fuera con polen procedente del mismo pie (autopolinización) o bien de otro individuo de la misma especie (polinización cruzada). Aunque el procedimiento seguido ha sido muy similar en las dos especies estudiadas se ha creído conveniente describirlo de forma independiente para cada una de ellas.

2.3.1. *Medicago citrina*

Los pasos seguidos para llevar a cabo tanto la autopolinización como la polinización cruzada han sido los mismos. En primer lugar se les provocaba artificialmente el *tripping* a las flores al ejercer, con la ayuda de una aguja enmangada, una perturbación sobre las aurículas de las alas que actúan como gatillo desencadenante del proceso de *tripping*. Seguidamente, para asegurar que la cantidad de polen depositada sobre el estigma era la suficiente para garantizar la polinización, se extraía con la ayuda de unas pinzas muy finas el polen acumulado en el interior de la quilla de flores que acababan de abrirse y se frotaba muy cuidadosamente sobre la superficie del estigma de las flores tratadas.

2.3.2. *Daucus glingidum* subsp. *commutatus*

Las reducidas dimensiones de las flores de esta especie dificultaron considerablemente la realización de los tratamientos de polinización manual (autopolinización o polinización cruzada), que tuvieron que ser llevados a cabo con la ayuda de unas lentes de aumento (3×). El procedimiento consistió en tomar con la ayuda de unas pinzas muy finas estambres con las anteras abiertas, para seguidamente frotar dichas anteras sobre la superficie de los dos estigmas, aplicándose de esta forma una abundante cantidad de polen sobre éstos.

2.4. Técnicas de emasculación

En algunos de los tratamientos de polinización efectuados fue preciso emasculación de las flores, es decir eliminar los órganos masculinos, con el fin de evitar la posible autopolinización. Dada la enorme disparidad entre la morfología floral de las dos especies estudiadas, así como las profundas diferencias entre sus mecanismos de

polinización, fue preciso desarrollar una metodología de emasculación específica para cada una de ellas.

2.4.1. *Medicago citrina*

La emasculación se llevó a cabo durante los primeros estadios de desarrollo de la flor, concretamente cuando la longitud de la corola era aproximadamente dos veces superior a la del cáliz, momento en el cual las anteras todavía no se habían abierto. Para ello, se efectuaba una incisión con la ayuda de una hoja de bisturí en la parte distal del eje ventral de simetría de la quilla y a través de la abertura creada, se extraían con unas pinzas muy finas una a una todas las anteras, sin causar ningún daño ni al estigma ni a los pétalos de la corola, interfiriendo por tanto lo menos posible en los mecanismos que intervienen en el proceso de *tripping*.

2.4.2. *Daucus gingidlium* subsp. *commutatus*

Los mecanismos de polinización de esta especie impiden, como se pondrá de manifiesto en apartados posteriores, que la autopolinización tenga lugar dentro de una misma flor (autogamia). Por tanto, la justificación del empleo de estas técnicas difieren de la especie anterior, puesto que en este caso tiene como objetivo evitar la geitonogamia (que la autopolinización se produzca entre flores de una misma umbela). Con este propósito se eliminaron las anteras de las flores presentes en la umbela antes del inicio de su dehiscencia.

2.5. Fenología floral

La fenología floral hace referencia al periodo de floración de una especie, estando por tanto ineludiblemente ligada a los trabajos relacionados con biología floral y polinización. La relevancia que adquiere el estudio de la fenología floral puede ser estudiada bajo una doble perspectiva, desde un punto de vista ecológico, ya que las flores representan un importante recurso trófico, y desde una visión evolutiva como un mecanismo de aislamiento reproductivo o especiación (KEARNS & INOUE, 1993). Los estudios de fenología floral pueden ser de dos tipos (KEARNS & INOUE, 1993): *cualitativos*, limitándose a indicar el inicio y final del periodo de floración, o *cuantitativos* a través de los cuales se obtienen las denominadas “curvas de floración”, que ofrecen una información mucho más completa acerca de la dinámica de floración de las especies estudiadas. Además la fenología floral de una especie

puede ser tratada a varios niveles: flor, inflorescencia, individuo, población, etc., en función de los objetivos del estudio.

2.5.1. *Medicago citrina*

Con el fin de conocer y profundizar en el conocimiento de la biología floral de esta especie, se desarrollaron estudios fenológicos en el ámbito floral y poblacional, describiéndose a continuación la metodología seguida en cada caso.

A. Población

La población de *M. citrina* presente en la I. Grossa no constituye una masa homogénea de vegetación sino que más bien se encuentra fragmentada en tres subpoblaciones, a las que a partir de este momento nos referiremos como: población del Faro, población de las Casernas y población de las Paleras, claramente diferenciadas no sólo por su localización dentro de la isla sino también por la edad de los ejemplares que las constituyen. Por ello, se creyó conveniente incluir ejemplares de cada una de las subpoblaciones para llevar a cabo el estudio fenológico de la población. Así, se escogieron al azar 5 ejemplares de cada una de ellas, seleccionándose en cada uno cuatro ramas orientadas a los cuatro puntos cardinales para efectuar el seguimiento fenológico de sus inflorescencias. El parámetro seleccionado para la obtención de la curva de la dinámica poblacional fue el recuento del número total de inflorescencias que presentaban todas sus flores abiertas. Estos recuentos se efectuaron a lo largo de todo el periodo de floración de esta especie, que dependiendo de los años transcurre desde principios o finales febrero hasta mediados o finales de mayo. La periodicidad con la que se realizaron los recuentos varió a lo largo del periodo de floración, efectuándose cada 3-5 días desde prácticamente el inicio de la floración hasta alcanzarse el máximo de floración, y quedando supeditados a partir de este momento a que el estado de la mar permitiera el desplazamiento al archipiélago.

B. Flor

Para determinar el tiempo que permanecen las flores abiertas y por lo tanto atractivas para los insectos, se seleccionaron al azar, durante el máximo de floración de esta especie, un total de 63 flores situadas sobre inflorescencias en diferente estado de desarrollo pertenecientes a dos ejemplares de *M. citrina* de la subpoblación de las Paleras. Estas flores se marcaron en el estadio de botón floral con el propósito de

facilitar el seguimiento diario que de éstas se llevó a cabo durante su antesis, es decir desde su apertura hasta su senescencia.

2.5.2. *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*

El estudio de la dinámica floral de esta especie requirió, además de los seguimientos fenológicos en el ámbito floral y poblacional, un análisis detallado de la evolución fenológica de las umbelas y los individuos. La metodología desarrollada en cada uno de estos estudios se describe a continuación.

A. Población

La mejora en las condiciones climáticas que tiene lugar coincidiendo con el periodo de floración de esta especie permitió llevar a cabo los estudios fenológicos en la isla Foradada donde se encuentra la población de *D. gingidium* subsp. *commutatus* más extensa y mejor conservada dentro del archipiélago, además de en la población presente en la I. Grossa. El procedimiento seguido para llevar a cabo el seguimiento fenológico consistió básicamente en el recuento directo del número total de umbelas en flor a lo largo de todo el periodo de floración. No obstante, dicho procedimiento únicamente pudo aplicarse a la población de la I. Grossa, dado que las complicadas condiciones de escalada de la ladera donde se ubica la población de *D. gingidium* en la isla Foradada, impidieron el recuento directo del número de umbelas en flor en dicha población. Para sortear este obstáculo, se decidió delimitar por una parte, una parcela en la zona más accesible de la ladera en la que sí pudo efectuarse este tipo de recuento, y por otra parte, realizar con la ayuda de unos prismáticos un conteo “indirecto” del número de umbelas en flor en el conjunto de la población. La frecuencia con la que se llevaron a cabo estos censos varió ligeramente entre ambos medios insulares, así en la población de la I. Grossa éstos se realizaron cada 2-3 días hasta alcanzar el máximo de floración y posteriormente a éste con una frecuencia quincenal, mientras que en La Foradada esta periodicidad estuvo condicionada por el estado de la mar.

Cabe señalar que en la población de la I. Grossa parecen distinguirse dos subpoblaciones atendiendo a los caracteres morfológicos de sus individuos. Una de ellas constituidas por pies de tamaño y fisionomía muy similar a los de la población de la isla Foradada (hasta 40-50 cm de altura) a la que denominaremos subpoblación del “camino”, y la otra compuesta por individuos con umbelas de mayor tamaño y un porte que en algunos casos supera el metro de altura, a la que nos referiremos como subpoblación de las “casernas”.

B. Individuo

Los estudios fenológicos en el ámbito del individuo tuvieron como fin determinar la existencia o no de solapamiento entre los periodos de floración de las umbelas de distinto orden para poder establecer así, si existía o no la posibilidad de que pudiese tener lugar la autopolinización en un mismo individuo (geitonogamia). Para ello, en sucesivas ocasiones a lo largo del periodo de floración de *D. Gingidium* subsp. *commutatus*, se estableció cualitativamente la existencia o no de superposición entre los distintos órdenes de umbelas en varios ejemplares de la población de la I. Grossa.

C. Umbela

El objetivo de este estudio fenológico fue analizar la dinámica de la antesis de las flores en el conjunto de la umbela. Además, este análisis permitió determinar el periodo de tiempo necesario para que el conjunto de las flores de la umbela inicien su antesis. Para ello, se seleccionó, dentro de cada tipo morfológico de la población de la I. Grossa y durante el máximo de floración de esta especie, una umbela (L1) con la totalidad de sus flores en estadio de botón floral. En estas 2 umbelas se contó cada 1-2 días el número total de flores abiertas hasta que el conjunto de flores presentes en la umbela inició su antesis.

Además, dado que en las umbelas aparecen tanto flores hermafroditas como estaminadas se creyó conveniente estudiar la evolución de la proporción entre ambos tipos de flores durante el transcurso de la antesis de la umbela. Para ello, se escogieron al azar, de nuevo en los dos tipos morfológicos presentes en la población de la I. Grossa, una umbela de 2^o orden (L1). En estas dos umbelas se marcaron 35 y 42 umbélulas que representaban aproximadamente un tercio del perímetro total de la umbela respectivamente. En estas umbélulas se contó cada 2-3 días el número de flores hermafroditas y estaminadas abiertas.

D. Flor

Para llevar a cabo este estudio se seleccionaron y marcaron sobre dos umbelas del mismo orden (L1) de la I. Grossa 15 y 7 flores respectivamente en el estadio de primordio floral durante el máximo de floración de esta especie (13-V-1996). El seguimiento fenológico de dichas flores se efectuó diariamente (10:00 h) desde el inicio de la antesis hasta su senescencia, prestando un especial interés a los cambios

morfológicos relacionados con la maduración tanto de los órganos sexuales masculinos como femeninos.

2.6. Caracterización morfológica

Estos estudios se realizaron exclusivamente en el caso *Daucus gingidum* subsp. *commutatus* y se llevaron a cabo con un doble propósito: por un lado, respaldar con datos biométricos la distinción dentro de la población de la I. Grossa de dos subpoblaciones, y por otro lado, llevar a cabo una caracterización de las umbelas (nº total de flores, proporción de sexos) en función del número del orden de éstas (central, L1, L2, etc.) por las importantes implicaciones que puede tener en la polinización.

A. Biometría de las flores

Los parámetros seleccionados para efectuar este estudio biométrico fueron: el diámetro máximo de las flores y la longitud máxima de los estambres. La primera de estas medidas se llevó a cabo por separado en flores hermafroditas y estaminadas, no diferenciándose entre los dos tipos de flores al realizarse la segunda medida. Estas mediciones se llevaron a cabo sobre aproximadamente 100 flores (50 hermafroditas y 50 estaminadas) de cada uno de los tipos morfológicos presentes en la población de la I. Grossa y otras 100 flores de la población de la Foradada. El número de estambres medidos fue considerablemente más bajo (Foradada $n = 14$; Grossa: $n_{\text{casernas}} = 40$; $n_{\text{camino}} = 34$).

B. Biometría de las umbelas

En este caso, las variables seleccionadas para la caracterización de las umbelas fueron: el diámetro máximo y su altura máxima. Estas mediciones se realizaron de forma homogénea sobre umbelas de diferente orden dentro de cada una de las poblaciones (Foradada $n = 139$; Grossa: $n_{\text{casernas}} = 34$; $n_{\text{camino}} = 27$).

C. Caracterización de las umbelas de distinto orden

Este estudio se realizó durante los años 1997 y 1999. Para llevarlo a cabo se seleccionaron al inicio del periodo de floración un número determinado de individuos en las poblaciones de la Foradada (9 en 1997 y 5 en 1999) y la Grossa (10 en 1997 y 5 en 1999). Sobre estos pies se realizó un exhaustivo seguimiento a lo largo de todo

su periodo de floración, lo que permitió, al inicio del periodo de fructificación, la recogida secuencial en cada individuo de la umbela central junto con dos umbelas pertenecientes a cada uno de los sucesivos ordenes (L1, L2, L3). En cada una de estas umbelas se determinó el número total de flores estaminadas y hermafroditas. Para ello, se realizó este recuento sobre las umbélulas incluidas en aproximadamente un cuarto de la superficie total de la umbela, extrapoliándose estos resultados al total de la inflorescencia. Además, con el fin de establecer la posible relación entre la *sex-ratio* y el tamaño de los individuos se llevó a cabo un recuento del número total de umbelas de cada orden.

2.7. Producción de néctar

El néctar constituye uno de los principales recursos florales para la mayoría de los insectos polinizadores. Así, tanto las características del néctar (concentración, densidad) como el volumen producido desempeñan un papel fundamental en las relaciones que se establecen entre las plantas entomófilas y sus polinizadores (BAKER & BAKER, 1982; CRUDEN *et al.*, 1983). Además se ha puesto de manifiesto que estas características pueden afectar al éxito reproductivo de la planta, puesto que determinan en gran medida algunos aspectos del comportamiento de polinizador como son la frecuencia de visitas a las plantas, el número de flores visitadas por planta, el tiempo de permanencia en cada flor, etc. (REAL & RATHCKE, 1991; RATHCKE, 1992).

2.7.1. *Medicago citrina*

Todos los estudios relacionados con la producción de néctar se efectuaron sobre dos pies de similares características, dispuestos uno junto al otro dentro de la denominada subpoblación de las Paleras. Las flores cuya producción de néctar iba a ser estudiada quedaron seleccionadas al escoger al azar un par de ramas en cada uno de los individuos. Estas flores fueron marcadas antes de su antesis y cubiertas con el fin de evitar que los insectos las visitasen en busca de polen, néctar o ambos. Las cantidades de néctar secretado por las flores se estimaron a partir del vaciado, a intervalos regulares, del néctar acumulado en la base de la corola. La extracción se llevó a cabo mediante la inserción, en cada una de las flores por separado, de microcapilares graduados (Drummond) de 2 a 10 μ l. El volumen de néctar producido se calculó como:

$$\frac{\text{longitud de la columna de néctar dentro del capilar (mm)}}{\text{longitud total del microcapilar (mm)}} \times \text{volumen calibrado del microcapilar } (\mu\text{l})$$

La concentración de azúcar en el néctar (“equivalencia en sacarosa”) expresada como el peso del azúcar por 100 mg de solución, fue medida inmediatamente después de obtenerse la muestra, de forma independiente para cada una de las flores con la ayuda de un refractómetro de bolsillo (Bellingham & Stanley). El contenido total de azúcares (mg /flor) se calculó mediante la fórmula propuesta por BOLTEN *et al.* (1979):

$$\frac{\% \text{ de sacarosa obtenido con el refractómetro}}{100} \times \text{volumen } (\mu\text{l}) \times \text{densidad del azúcar}$$

La densidad del azúcar fue obtenida a partir de la tabla propuesta por WEAST (1978). En los pocos casos en los que el volumen de néctar extraído fue excesivamente pequeño como para poder medir su concentración mediante el empleo del refractómetro, se utilizó como valor de concentración la media de la concentración obtenida en el grupo de flores más próximo.

A continuación se ha creído conveniente pormenorizar los distintos protocolos seguidos al abordar los diferentes aspectos estudiados respecto a la producción de néctar.

A. Patrones diarios de producción de néctar

Estos estudios tuvieron como objeto determinar el ritmo de producción de néctar a lo largo del día. Para llevarlos a cabo se seleccionaron durante tres días consecutivos (22, 23, y 24 de marzo de 1997) un total de 47 flores de 1^{er} día a las que se vació el néctar producido a intervalos de 4-5 horas, desde las 10:00 h hasta la puesta de sol, realizándose, por tanto, 3 extracciones: la primera a las 10:00 h, la segunda hacia las 14:00 h y la tercera alrededor de las 18:00 h. Todas las tomas de muestras se efectuaron con extremo cuidado para evitar producir *tripping* a las flores. La primera extracción no pudo llevarse a cabo con anterioridad a las 10:00 h debido al manto de rocío que cubría las flores casi todas las mañanas.

B. Patrones de producción de néctar a lo largo de la antesis de la flor

Con el propósito de establecer los patrones de producción de néctar a lo largo de la antesis, se extrajo el néctar de las flores desde el 1^{er} día de su apertura hasta su senescencia, evitando desencadenar el proceso de *tripping*. La toma de muestras se llevó a cabo diariamente, realizándose en todos los casos dentro del mismo periodo horario (entre las 10:00 h y las 11:00 h).

Paralelamente, se diseñaron una serie de experimentos encaminados a determinar si la edad de las flores en la que el *tripping* tiene lugar modifica los patrones de producción de néctar a lo largo de la antesis. Con este fin se provocó el *tripping* de forma artificial a flores de diferentes edades. La producción de néctar de dichas flores se evaluó siempre bajo las mismas condiciones y simultáneamente a la de las flores en las que el proceso de *tripping* no se desencadenó, ni de forma natural ni artificial, a lo largo de toda su antesis. De este modo las flores quedaron englobadas en los siguientes grupos de tratamiento:

Grupo 1: flores en las que el *tripping* no tuvo lugar.

Grupo 2: flores en las que el *tripping* se provocó en el 1^{er} día de antesis.

Grupo 3: flores en las que el *tripping* se provocó en el 2^o día de antesis.

Grupo 4: flores en las que el *tripping* se provocó en el 3^{er} día de antesis.

Grupo 5: flores en las que el *tripping* se provocó en el 4^o día de antesis.

Grupo 6: flores en las que el *tripping* se provocó en el 5^o día de antesis.

2.7.2. *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*

Los estudios relacionados con la producción de néctar en esta especie fueron, a diferencia del caso anterior, únicamente de carácter cualitativo, como consecuencia tanto de las reducidas cantidades de néctar que secretan sus flores, como de su naturaleza acentuadamente viscosa que impidieron su cuantificación mediante el empleo de microcapilares. Por tanto, el experimento consistió en estimar durante qué momentos a lo largo del periodo de vida de la flor, las flores de *D. gingidium* subsp. *commutatus* secretaron néctar. Para ello, se seleccionaron y marcaron con anterioridad al inicio de su antesis 24 flores pertenecientes a dos umbelas del mismo orden (L1), que se dejaron libremente expuestas a la acción de los insectos con el fin de que el néctar fuera regularmente vaciado y secretado de nuevo por las flores. Una vez

seleccionadas las flores, se llevó a cabo un seguimiento diario de ellas desde el inicio de su antesis hasta su senescencia, efectuando dichas observaciones siempre durante el mismo periodo horario (10:00-11:00 h). Además, se realizaron observaciones sobre la producción de néctar en otros órdenes de umbelas con el fin de determinar si el patrón de producción variaba en función de dicho orden.

2.8. Receptividad del estigma

Para que la polinización ocurra es imprescindible que el polen sea transportado a la superficie del estigma durante el periodo en el que éste permanece receptivo. En caso contrario, los granos de polen no quedan adheridos a la superficie del estigma y no germinan. Por ello, los estudios relacionados con la receptividad del estigma se llevaron a cabo con un doble propósito:

a.- Establecer la edad de la flor más adecuada para efectuar los tratamientos de polinización artificial.

b.- Determinar la efectividad de los insectos como polinizadores, atendiendo al periodo del desarrollo floral en el que realizan sus visitas.

Aunque son muchos los métodos descritos para estimar el periodo que permanece el estigma receptivo, se optó en primer lugar por el empleo de una técnica muy sencilla, utilizada con éxito por MACIOR (1986), HERRERA (1987) y OSBORN *et al.* (1988) entre otros. Ésta consiste en la aplicación de unas gotas de peróxido de hidrogeno (H_2O_2) sobre la superficie de estigma con el fin de evaluar la actividad de las peroxidases y por ende la receptividad de éste. Sin embargo, los resultados obtenidos con esta técnica no fueron concluyentes por lo que se decidió estimar la receptividad del estigma a través del crecimiento o no del tubo polínico sobre la superficie del estigma. Esta segunda técnica fue empleada con éxito en *D. gingidium*, pero no dio resultado en el caso de *M. citrina* con el que finalmente se empleo el más clásico de los métodos que consiste en polinizar de forma artificial las flores de diferentes edades y esperar a la producción o no de frutos y semillas. A continuación se describe más detalladamente la metodología utilizada con éxito en cada una de las especies tratadas.

2.8.1. *Medicago citrina*

Dos fueron los tratamientos de polinización desarrollados en relación a la receptividad del estigma de esta especie:

A. Efecto de la edad de las flores sobre la receptividad del estigma

Este estudio se realizó por duplicado a lo largo del periodo de floración de *M. citrina*; el primero de ellos entre finales de febrero y principios de marzo de 1998, coincidiendo con el inicio del máximo de floración, y el segundo en el mes de abril, solapándose así con el final de la floración. En ambos casos los tratamientos se realizaron sobre el mismo ejemplar, difiriendo únicamente en el número total de flores tratadas ($n_{\text{feb}} = 152$, $n_{\text{abr}} = 237$). Para llevar a cabo el estudio se seleccionaron al azar 3 ramas, de las que se eliminaron todas las flores abiertas, cubriéndose seguidamente para impedir las visitas de los insectos. Durante los siguientes 7 días, se realizó un seguimiento exhaustivo de las inflorescencias presentes en cada una de las ramas con el propósito de marcar con la ayuda de diferentes colores las flores que se iban abriendo cada uno de los días. Finalmente, el séptimo día se procedió a provocar el *tripping* y a autopolinizar artificialmente todas las flores marcadas cuyas edades estaban comprendidas entre 1 y 7 días.

B. Efecto de la edad de la flor sobre la receptividad del estigma en flores en las que el *tripping* se provocó en el 1^{er} día de la antesis

Este estudio se llevó a cabo durante el mes de abril de 1998 utilizando para ello un total de 243 flores en estadio de botón floral. El experimento se diseñó con el fin de conocer la evolución de la receptividad del estigma una vez liberado éste del interior de la quilla tras desencadenarse el *tripping*, aceptando *a priori* que la autopolinización no se ha producido durante dicho proceso. Para garantizar este supuesto se decidió emascular las flores bajo tratamiento durante los primeros estadios de desarrollo. Una vez emasculadas las flores, se cubrieron con tul y durante los siguientes 7 días se provocó el *tripping* a las flores que se iban abriendo cada día, quedando marcadas con un color diferente dependiendo del día en el que estigma quedó liberado de la quilla. Al cabo de estos siete días se autopolinizaron artificialmente todas las flores tratadas cuyos estigmas llevaban expuestos al ambiente entre 1 y 7 días.

En ambos estudios la evaluación de los experimentos tuvo que esperar hasta la maduración y posterior recolección de los frutos, entre 2 y 3 meses después de la aplicación de los tratamientos. La estimación de la receptividad del estigma se efectuó a través del número y peso de los frutos obtenidos, así como del número y peso de las semillas producidas por éstos. Para una descripción más detallada de los procedimientos empleados en la evaluación de estos experimentos ver el apartado de tratamientos de polinización (Pag. 207).

2.8.2. *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*

La estimación del periodo de receptividad del estigma se efectuó, en este caso, a través de la presencia o no de granos de polen germinados sobre su superficie. Con este fin se seleccionaron y aislaron, antes del inicio de la antesis de sus flores, tres umbelas L1, dos de ellas sobre un mismo individuo. En estas umbelas se marcaron cerca de 50 flores durante su primer día de antesis, seleccionando únicamente dos o tres flores por umbélula y eliminando el resto de las flores presentes en ésta para facilitar su manipulación. Desde ese día y hasta el comienzo de la senescencia un porcentaje de las flores seleccionadas fueron polinizadas diariamente de forma manual con polen procedente de otro pie (xenogamia), dicha polinización se llevó a cabo siempre a la misma hora 10:00 h. Unas 5-6 horas después de polinizar las flores, tiempo necesario para que se produjese el crecimiento de los tubos polínicos, éstas se recogían y fijaban durante una hora en una disolución de ácido acético glacial al 45% y alcohol al 70% en una proporción de 3:1 (v:v). El procedimiento empleado una vez fijadas las flores es una adaptación del propuesto por DAFNI (1992), que consta de los siguientes pasos:

- 1.- Se hidrolizan las flores en ácido acético al 45% a una temperatura de aproximadamente 60 °C durante 5-8 minutos.
- 2.- Una vez reblandecidos los tejidos de la flor se procede a la disección longitudinal de los estigmas operación que se realiza con la ayuda de una lupa binocular dada sus reducidas dimensiones.
- 3.- Se tiñen los estigmas durante 3-4 minutos a una temperatura de 60°C aproximadamente, utilizando para ello una disolución de 150 mg de safranina y 20 mg de azul de anilina en 25 ml de ácido glacial, previamente filtrada con lana de vidrio.
- 4.- Los estigmas teñidos se colocan sobre un portaobjetos, añadiéndose a continuación una gota de tinción para seguidamente prensarlos cuidadosamente con el cubreobjetos.

5.- Se observan al microscopio óptico las preparaciones en las que tanto los granos de polen no germinados, como los tubos polínicos en sus primeros estadios de germinación aparecen teñidos de azul y los extremos de los tubos polínicos más desarrollados se colorean de rojo.

2.9. Viabilidad del Polen

Estos estudios se han realizado con el objetivo de evaluar la evolución de la viabilidad de los granos de polen una vez quedan expuestos a las condiciones ambientales.

Los métodos que aparecen en la bibliografía para la estimación de la viabilidad del polen son numerosos pudiéndose agrupar en dos grandes bloques. Por un lado, los denominados “métodos directos”, que consisten en comprobar si una muestra de polen depositada sobre la superficie de estigmas receptivos, conduce o no a la formación de frutos y semillas. Por otro lado, los denominados “métodos indirectos” que estiman la viabilidad del polen a través de la correlación que se establece entre la capacidad que presenta el polen para fecundar un óvulo y algunas de sus características fisiológicas que pueden ser determinadas *in vitro*. Dado que la utilización de métodos directos implica el transcurso de un largo periodo de tiempo hasta la obtención de los resultados se optó por el empleo de una técnica indirecta. Así, la viabilidad de los granos de polen se estimó utilizando el porcentaje de germinación obtenido *in vitro* tras la inclusión de los granos de polen en una disolución de sacarosa. Concretamente el medio utilizado para la germinación del polen fue el denominado “Brewbaker-Kwack Medium”, empleado con éxito en numerosas especies (KEARNS & INOUE, 1993). Su composición se detalla a continuación:

- sacarosa (a concentración deseada)
- 100 mg/l H₃BO₃ (ácido bórico)
- 300 mg/l Ca(NO₃)₂·4H₂O (nitrato de calcio)
- 200 mg/l MgSO₄·7H₂O (sulfato de magnesio heptahidratado)
- 100 mg/l KNO₃ (nitrato potásico)
- disuelto en agua destilada (volumen deseado)

La composición de este medio pretenden suplir los elementos esenciales que bajo condiciones naturales son suministrados por el estigma para que la germinación del polen tenga lugar. Así, cabe destacar la presencia de sacarosa, ácido bórico y calcio, componentes imprescindibles para la germinación *in vitro* del polen en al menos 79 géneros de plantas (BREWBAKER & KWACK, 1963; VASIL, 1964). Respecto a la concentración de sacarosa necesaria para la germinación del polen se ha observado que varía dependiendo de las especies entre un 2 y 50%, pudiendo establecerse como término medio que la concentración óptima se sitúa entre un 20-40% para la mayoría de las plantas estudiadas. Por tanto, la concentración óptima de sacarosa para la germinación de las especies estudiadas tuvo que ser determinada empíricamente. Es importante destacar que tanto la edad del polen como la humedad a la que éste ha estado expuesto con anterioridad a la aplicación del test pueden influir enormemente en las tasas de germinación obtenidas (SHIVANNA & JOHRI, 1985; CORBET & PLUMRIDGE, 1985). Con el fin reducir al máximo estos efectos se decidió llevar a cabo estos experimentos sobre flores de primer día procedentes del mismo ejemplar, a las que se extrajo el polen inmediatamente después de su recolección y se depositó directamente en la disolución experimental. El procedimiento empleado fue el denominado “método de la gota colgante” (DAFNI, 1992) a diferentes concentraciones de sacarosa, como se describe a continuación.

1. Se elaboraron diversos medios de Brewbaker-Kwack a diferentes concentraciones de sacarosa, concretamente a 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 y 40% (g sacarosa/100 g de disolución), ayudándonos para ello de un refractómetro de bolsillo.

2. Se trazó con un rotulador indeleble una red de seis cuadrados sobre la cubierta de una placa Petri de 10 cm de diámetro, los cuales posteriormente se numeraron.

3. Se añadió una gota (aprox. 10 μ l) de la disolución a evaluar sobre el centro de cada uno de los cuadros marcados (nótese que se repitió el proceso con cada uno de los medios a diferente concentración de sacarosa).

4. A continuación se agregó una pequeña cantidad de polen a cada una de las gotas.

5. Con el fin de evitar que los granos de polen quedaran adheridos en la película superficial y no penetrasen en el medio, se procedió a homogeneizar la mezcla con la ayuda de un alfiler.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

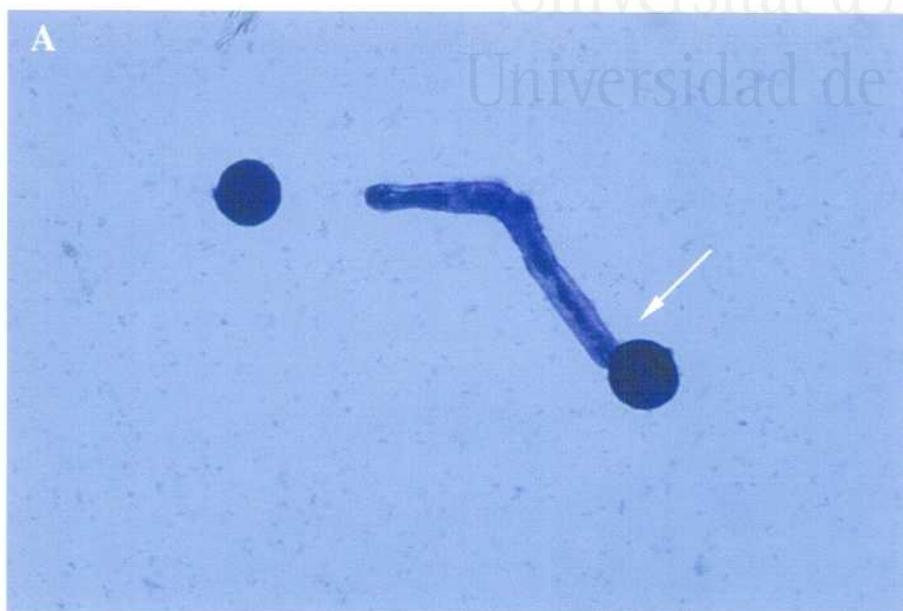


Figura 71. A: Polen germinado de *Medicago citrina*; B: armazón empleado en el experimento de aislamiento del viento en el caso de *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

6. Se introdujo sobre la base de la placa Petri un papel de filtro que abarcaba toda su superficie, sobre el que se depositaron unos 2 ml aproximadamente de la disolución a evaluar.

7. Se impregnaron los márgenes de la placa Petri con una cantidad generosa de vaselina.

8. Se procedió a dar la vuelta a la cubierta de la placa Petri y a colocarla sobre su base, evitando que las gotas depositadas sobre la cubierta se desplazaran de su posición inicial en el centro de cada uno de los cuadrados.

9. Se mantuvieron las placas en incubación durante 48 horas a temperatura ambiente.

10. Para determinar los porcentajes de germinación, se añadió una pequeña gota de azul de metileno sobre cada muestra. Seguidamente con la ayuda de un cuentagotas se transfirió cada muestra sobre un portaobjetos y éste se cubrió, sellándose la preparación con laca de uñas para su posterior observación.

11. Las preparaciones obtenidas se observaron con un microscopio óptico a (400x). El método empleado para establecer los porcentajes de germinación consistió en contar en cada una de las preparaciones un total aproximado de 500 granos de polen diferenciando los germinados de los no germinados. Se consideró que un grano de polen había germinado cuando la longitud del tubo polínico era al menos igual al diámetro máximo del grano de polen (Fig. 71A).

2.9.1. *Medicago citrina*

Los experimentos sobre la viabilidad del polen en esta especie tuvieron como objetivo determinar la evolución de los porcentajes de germinación del polen durante el transcurso de la antesis de la flor. No obstante, dado que el polen durante este periodo puede estar, o expuesto a la intemperie tras producirse el *tripping*, o bien en el interior de la quilla en espera de que este proceso tenga lugar, se optó por realizar el estudio una vez producido el *tripping*, ya que se trata de la situación más adversa para la germinación del polen.

Para ello, se recolectaron sobre un mismo ejemplar de *M. citrina* alrededor de 45 flores de primer día en las que el proceso de *tripping* no se había desencadenado y se depositaron sobre una placa Petri de 10 cm de diámetro. Inmediatamente después se provocó el *tripping* a todas las flores, quedando los granos de polen de cada una de

ellas aglutinados sobre los estambres o en las proximidades de éstos sobre el fondo de la placa Petri. Seguidamente, cada día durante los siguientes 7 días (periodo durante el cual la placa permaneció siempre a temperatura ambiente), se preparó el polen procedente de 3 de esas flores, utilizando para ello el mismo protocolo descrito para la determinación de la concentración óptima de sacarosa.

2.9.2. *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*

En este caso, se estudió la evolución de la viabilidad del polen durante los tres días que el polen permanece expuesto en la flor. El procedimiento empleado difiere considerablemente de la especie anterior, ya que la maduración de las anteras no se produce simultáneamente. Así, para llevar a cabo el experimento se recogieron sobre umbelas (L1) del mismo ejemplar, las anteras dehiscentes de las flores hermafroditas, independientemente de la edad de éstas, depositándose sobre una placa Petri. Seguidamente, cada día durante los siguientes 3 días (periodo durante el cual la placa permaneció siempre a temperatura ambiente), se preparó el polen procedente de 4 ó 5 anteras, utilizando para ello el mismo protocolo descrito para la determinación de la concentración óptima de sacarosa. No obstante, dado que en las umbelas aparecen dos tipos de flores, hermafroditas y estaminadas (sólo masculinas) se decidió contrastar si la viabilidad del polen estaba condicionada por el tipo de flor. Con este propósito se repitió el experimento, pero en este caso utilizando las anteras de las flores estaminadas.

2.10. Determinación del comportamiento reproductivo: Tratamientos de polinización

Aunque tanto los estudios morfológicos como fenológicos de las flores pueden aportar datos sobre el comportamiento reproductivo de una especie, éste debe ser determinado experimentalmente mediante la realización de una serie de tratamientos artificiales de polinización que permitan dar respuesta a cuestiones como: ¿son capaces las flores de autopolinizarse y autofertilizarse?, ¿qué papel realizan los insectos polinizadores en la producción de semillas?

2.10.1. *Medicago citrina*

En *M. citrina* es necesario que la columna estaminal se libere del interior de la quilla, es decir que se produzca el proceso de *tripping*, para que se lleve a cabo la polinización. Una vez producido el *tripping* son tres las posibles vías de polinización:

1. Las flores que nunca han sido visitadas por insectos se autopolinicen gracias al polen depositado sobre el estigma al ser provocado el *tripping* por factores externos (temperatura, humedad, fuertes vientos, etc.).

2. Los insectos al visitar las flores depositan sobre el estigma polen del mismo individuo, con lo que se produce la autopolinización.

3. Los insectos al visitar las flores depositan sobre el estigma polen de otro ejemplar, produciéndose entonces la polinización cruzada.

Utilizando como punto de partida estas tres hipotéticas vías de polinización, se han diseñado varios tratamientos de polinización artificial con el propósito de dilucidar cual de ellos es el que conduce a un mayor éxito reproductivo.

A. Autopolinización espontánea

Este tratamiento tuvo como finalidad determinar el éxito reproductivo de las flores sin la intervención de los insectos polinizadores. Para ello, se seleccionaron tres ramas de un mismo individuo de *M. citrina* de las que se eliminaron todas las flores en las que el proceso de *tripping* ya había tenido lugar; más tarde se marcaron las inflorescencias y se contó el número de flores en cada una de ellas; finalmente se cubrieron las ramas para imposibilitar el acceso a los insectos.

Este tratamiento se llevó a cabo en dos ocasiones a lo largo del periodo de floración de *M. citrina*, la primera de ellas en febrero de 1998 durante el inicio del máximo de floración ($n_{\text{feb}} = 572$) y la segunda en abril coincidiendo con el final de la floración ($n_{\text{abr}} = 234$).

B. *Tripping* inducido artificialmente

Dado que el proceso de *tripping* puede desencadenarse de forma natural sin la intervención de los insectos, se creyó conveniente establecer el éxito reproductivo de las flores cuando el proceso de *tripping* era inducido artificialmente; es decir, se pretendía comprobar si la cantidad de polen depositada sobre el estigma cuando el *tripping* se produce sin la presencia de insectos es suficiente para asegurar la autopolinización. Para ello, se seleccionó y cubrió una rama en la que previamente habían sido eliminadas todas las flores abiertas y habían sido marcadas las

inflorescencias. En el transcurso de los siguientes 12 días, periodo durante el cual todas las flores de las inflorescencias marcadas se abrieron ($n = 173$), se provocó *tripping* a las flores que se iban abriendo cada uno de los días, ejerciendo una leve presión sobre las aurículas de las alas que actúan como “gatillo” desencadenante de este proceso.

C. *Tripping* más autopolinización

Este tratamiento se diseñó con el objetivo de evaluar el éxito reproductivo de esta especie cuando tiene lugar la autopolinización. El procedimiento seguido es muy similar al del caso anterior, diferenciándose únicamente en la última etapa. Así, a las flores bajo tratamiento ($n = 100$) además de desencadenarles el proceso de *tripping* durante su primer día de anthesis se procedió a autopolinizarlas artificialmente, con el fin de asegurar que la cantidad de polen depositada sobre el estigma fuera la suficiente para garantizar la fecundación.

D. *Tripping* más polinización cruzada

El propósito de este experimento fue determinar el éxito reproductivo de la especie cuando se produce la fecundación cruzada. El método empleado fue prácticamente idéntico al caso anterior, diferenciándose tan sólo en la fuente del polen con la que se llevó a cabo la polinización artificial, utilizándose en este caso el polen procedente del pie de *M. citrina* más próximo ($n = 107$).

E. Emasculación con polinización cruzada

Siempre que se produce el proceso de *tripping* existe la posibilidad de que una pequeña cantidad de polen procedente de la misma flor sea depositada sobre la superficie del estigma. Esta pequeña cantidad de polen puede interferir en cierta medida en la evaluación del éxito reproductivo en los casos de polinización cruzada. Para evitar las posibles interferencias se optó por emascular las flores sometidas a tratamiento. Una vez emasculadas ($n = 49$) las flores se marcaron y cubrieron para evitar la visita de los insectos. Durante los días siguientes, las flores que se iban abriendo cada día eran polinizadas artificialmente con polen procedente de otro individuo.

F. Emasculación con autopolinización

Este tratamiento se llevó a cabo con el fin de poder contrastar los resultados obtenidos en el apartado anterior, puesto que la evaluación del éxito reproductivo

obtenido con la autopolinización no se ve afectada en ninguna medida por la posible deposición de polen sobre la superficie del estigma durante el proceso de *tripping*. El procedimiento seguido fue exactamente el mismo que en el tratamiento anterior con la única salvedad de que en este caso las flores fueron autopolinizadas ($n = 64$).

G. Polinización libre (en condiciones naturales)

Como control de la mayor parte de los tratamientos anteriormente mencionados se utilizaron las tasas de polinización bajo condiciones naturales. Con este fin se seleccionaron tres ramas con diferentes orientaciones sobre tres pies de *M. citrina* de la subpoblación de las Paleras. En estas ramas se marcaron las inflorescencias y se contó el número total de flores que presentaban ($n_{1^{\circ} \text{ indiv.}} = 740$; $n_{2^{\circ} \text{ indiv.}} = 735$; $n_{3^{\circ} \text{ indiv.}} = 1260$) dejándose finalmente expuestas a la acción de los agentes polinizadores.

Una vez finalizada la floración, y tras dos semanas de desarrollo de los frutos, se realizaron recuentos en las ramas empleadas en cada uno de los tratamientos para determinar el porcentaje de fructificación y la posible presencia de abortos durante la primera fase del desarrollo. Al cabo de dos meses, tras la maduración de los frutos, se repitieron los recuentos y se recogieron los frutos de cada uno de los tratamientos. Estos frutos se desecaron en una estufa a 40°C, hasta alcanzar un peso constante, calculándose para cada uno de ellos: el peso seco, el número de semillas/fruto, el número de semillas abortadas/fruto, el peso de las semillas bien desarrolladas/fruto y el peso de las semillas abortadas/fruto. Aunque no se han realizado ensayos de germinación, suponemos que todas las semillas bien desarrolladas eran viables.

En resumen, los parámetros utilizados como medida del éxito reproductivo en cada uno de los tratamientos de polinización fueron el número y peso de los frutos obtenidos en cada uno de ellos, el número y peso de las semillas producidas, así como el número y peso de las semillas únicamente viables producidas por los mismos.

Dado que los diferentes tratamientos de polinización aplicados pueden afectar no sólo al hecho de que se produzca o no la polinización sino también a las condiciones en que ésta puede producirse, se ha creído conveniente evaluar los distintos tratamientos de polinización a través de dos procedimientos diferentes. En el primero que se ha denominado “en términos de producción”, se han calculado todos los parámetros estudiados utilizando como tamaño de la muestra el número total de flores manipuladas en cada tratamiento. Por tanto, los resultados obtenidos van a estar principalmente condicionados por el hecho de que las flores polinizadas hayan o no

fructificado. En el segundo procedimiento, que se ha denominado “en términos de calidad”, se han calculado de nuevo los mismos parámetros pero en este caso utilizando como tamaño de la muestra únicamente las flores que han fructificado. En consecuencia los resultados obtenidos en este último procedimiento van a permitir evaluar las repercusiones de los distintos tratamientos de polinización sobre la calidad de los frutos y semillas producidas una vez que la polinización ha tenido lugar.

2.10.2. *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*

En el caso de *D. gingidium*, como en la práctica totalidad de las umbelíferas la dicogamia imperante imposibilita casi completamente que la polinización tenga lugar sin la intervención de un agente polinizador, a no ser que la formación del embrión se produzca de forma asexual. Estos vectores de polinización son principalmente los insectos, puesto que se trata de una especie claramente entomófila. No obstante, este hecho no descarta que la polinización anemófila pueda contribuir a la polinización de esta planta, ya que la disposición de las flores en umbelas y la posición claramente expuesta tanto de los estambres como de los estigmas en las flores puede facilitar la dispersión del polen por las continuas brisas marinas que barren el Archipiélago.

Independientemente del agente polinizador, la polinización de esta especie puede producirse entre flores de un mismo individuo, ya sean de una misma umbela o de umbelas diferentes (geitonogamia), o entre flores de distintos individuos (xenogamia o polinización cruzada).

Con el propósito de determinar la contribución relativa de cada una de estas posibles vías de polinización al éxito reproductivo de *D. gingidium*, se han diseñado distintos tratamientos de polinización que se describen a continuación:

A. Polinización espontánea

Este tratamiento tuvo como finalidad determinar la tasa de polinización que tiene lugar sin la intervención de los insectos polinizadores. Para ello, se seleccionaron y aislaron, antes del inicio de la antesis, 2 umbelas centrales y 3 laterales de segundo orden (L1) de la población de la I. Grossa.

B. Autopolinización

Para evaluar las tasas de fructificación obtenidas con la autopolinización, se aisló con anterioridad al inicio de la antesis, una umbela de primer orden (L1) de la

población de la I. Grossa. En esta inflorescencia se marcaron la mitad de las umbéculas y sobre cada una de ellas se seleccionaron entre 1 y 5 flores, eliminando el resto de flores presentes en la umbécula con el fin de facilitar su manipulación. Las 99 flores marcadas se autopolinizaron diariamente de forma manual durante los cuatro días siguientes al inicio del periodo de receptividad del estigma (unos 7-12 días tras el comienzo de la antesis de la flor).

C. Polinización cruzada

Este tratamiento se llevó a cabo sobre la misma umbela que el tratamiento de autopolinización. Para ello, se marcaron un total de 136 flores sobre las umbéculas no utilizadas en el experimento anterior. El procedimiento empleado en la polinización de estas flores difirió únicamente del empleado en la autopolinización en que las anteras donantes del polen procedían de otro individuo.

D. Polinización natural

Con el propósito de evaluar el papel de los insectos en la polinización de esta especie se marcaron tanto en la población de la I. Grossa como en la I. Foradada un total de 54 umbelas que se dejaron libremente expuestas a la acción de los insectos. La elección de estas umbelas se llevó a cabo seleccionando al azar 5 individuos en cada uno de los medios insulares, recolectándose en cada uno de ellos la umbela central y dos umbelas de los sucesivos ordenes: segundo orden (L1), tercer orden (L2), etc.

E. Polinización anemófila

La contribución de la polinización anemófila al éxito reproductivo de esta subespecie se evaluó a través de dos experimentos independientes que se describen a continuación:

E.1. Tratamientos de polinización

Consistió en comparar los porcentajes de fructificación obtenidos en dos tratamientos de polinización, por un lado el conseguido en el tratamiento de polinización espontánea en el que únicamente se excluyó el acceso de los insectos a la umbela pero no el de los granos de polen transportados por el viento, puesto que la luz de la tela empleada (0,2 × 0,2 mm) en los armazones de aislamiento permitía su libre circulación. Por otro lado, el obtenido a partir de umbelas aisladas tanto de las visitas de los insectos como de los granos de polen transportados por el viento. Para ello, se diseñó una estructura de aislamiento semejante a un cajón rectangular (60 × 80

× 30 cm) cuyo armazón se construyó con unos listones de madera y sus paredes se forraron con plástico transparente (Fig. 71B). Las tres umbelas que se pretendía aislar en su interior se introdujeron en esta especie de cajón a través de sendos orificios de aproximadamente 20 cm de diámetro que se abrieron en la mitad basal de uno de sus frontales. Estas aberturas se cubrieron con una manga de tela y se utilizaron como orificios de ventilación (Fig. 71B). Como consecuencia de los fuertes vientos que con frecuencia azotan la isla fue necesario fijar fuertemente la estructura al suelo para evitar posibles desplazamientos.

Con este experimento se pretendía analizar al mismo tiempo el posible efecto de la gravedad sobre la polinización de esta especie, concretamente su papel en la autopolinización de las flores en una misma umbela. Por este motivo, en dos de las tres umbelas empleadas en este experimento se eliminaron las umbélulas de la parte superior e inferior de aquellas respectivamente.

E.2. Trampas para la captura del polen transportado por el viento

Para determinar si los granos de polen de *D. gingidium* subsp. *commutatus* son transportados por el viento, se adaptó el protocolo propuesto por DAFNI (1992) a las características de esta especie. Así, se colocaron durante 24 horas (28-29/V/1996) un total de 13 portaobjetos, previamente numerados y cubiertos de una capa fina pero uniforme de glicerina, a diferentes distancias, alturas y orientaciones de la fuente de polen, en este caso, umbelas con un claro predominio de la fase masculina entre sus flores. La disposición final de los diferentes portaobjetos con respecto a las umbelas más próximas puede resumirse en tres posiciones generales: a unos 15-20 cm por debajo de las umbelas ($n = 4$), a unos 30-45 cm por debajo de éstas ($n = 7$) y, por último, bajo las umbelas pero orientados en sentido contrario a los vientos dominantes ($n = 2$).

Una vez transcurrido el periodo de muestreo, se recogieron los portaobjetos, depositándose en unas pequeñas cajas de plástico. Estas cajas están especialmente diseñadas para impedir que los portaobjetos entren en contacto, quedando completamente aislados e impidiéndose así la contaminación de las muestras. Las cajas se conservaron en el frigorífico (-5°C) hasta su examen. La cuantificación de las muestras de polen se llevó a cabo a 400× aumentos y consistió en contabilizar los granos de polen presentes en tantos campos como fuese necesario hasta alcanzar un recuento próximo a los 500 granos de polen, extrapolándose los resultados obtenidos en ese número de campos a los 1775 en los que quedaba dividido el portaobjetos. En estos campos se identificó la totalidad de los granos presentes (con la ayuda de la

palinoteca de referencia) y el recuento se efectuó clasificando los granos de polen en tres categorías en función de su grado de agregación:

- número de granos de polen aislados
- número de granos de polen incluidos en grupos de menos de 10 granos
- número de granos de polen incluidos en grupos de más de 10 granos

F. Reproducción asexual (agamospermia)

Con el fin de determinar si las flores de esta planta son capaces de producir frutos sin que tenga lugar la polinización, se marcaron un total de 63 flores (hermafroditas y estaminadas) sobre la misma umbela en la que se llevaron a cabo los tratamientos de autopolinización y polinización cruzada. A estas flores se les cortaron los estigmas con la ayuda de una hoja de bisturí antes de ser receptivos, impidiéndose así que tuviese lugar cualquier tipo de polinización.

Las umbelas sobre las que se llevaron a cabo los diferentes tratamientos de polinización se recogieron aproximadamente un mes y medio después de aplicarse dichos tratamientos, periodo requerido para la finalización del proceso de maduración de todos los frutos en ellas contenidos. La valoración del éxito reproductivo obtenido con cada uno de los diferentes tratamientos de polinización, se realizó tomando como parámetro la relación entre el número total de mericarpos fructificados (presumiblemente viables, en función de su aspecto morfológico) frente al número total de primordios seminales producidos por las flores hermafroditas tratadas. El cálculo de este último parámetro fue sencillo, ya que cada flor hermafrodita produce de forma constante dos primordios seminales. Cuando los tratamientos se aplicaron al conjunto de la umbela, este parámetro se obtuvo relacionando en forma de porcentaje el número total de mericarpos fructificados con la producción total de primordios seminales por umbela.

2.11. Censos de insectos

El análisis de las pautas de alimentación de los insectos que visitan las flores es una herramienta básica en el estudio de la biología de la polinización. Como paso previo a este análisis es preciso conocer tanto la diversidad de especies de insectos que visitan las flores de la planta estudiada como la frecuencia con la que llevan a cabo las visitas, para poder determinar así su papel como posibles polinizadores. Con este propósito se efectuaron censos de insectos sobre parcelas previamente delimitadas y durante un periodo de tiempo estándar de 15 minutos. Dos personas fueron las encargadas de realizar estos censos, cuya labor consistió en identificar *de visu* y contar el número total de insectos que visitaron las flores incluidas en la parcela. La identificación de los diferentes táxones de insectos sin la necesidad de su captura y examen, fue posible gracias a los conocimientos previos adquiridos sobre la potencial fauna polinizadora del Archipiélago de Columbretes. No obstante, en todos los casos se capturaron algunos ejemplares (como mínimo un representante de cada especie) para su posterior identificación. Estos ejemplares se encuentran depositados en la Colección de Entomología de la Universidad de Alicante (CEUA).

En los periodos transcurridos entre los censos se observó el comportamiento de los diferentes insectos sobre las flores para poder diferenciar a los verdaderos agentes polinizadores de los “ladrones” de polen o néctar, o de los insectos que visitan las flores de forma accidental. Se prestó un especial interés al lugar donde los insectos se posaban en la flor y a la forma en la que lo hacían, así como por dónde entraban y qué movimientos realizaban.

En las dos especies estudiadas *M. citrina* y *D. gingidium* subsp. *commutatus* los censos de polinizadores se llevaron a cabo coincidiendo con el máximo de floración. Además, con el fin de conocer las fluctuaciones de la comunidad de polinizadores a lo largo del día, los censos se efectuaron en diferentes periodos horarios.

2.11.1. *Medicago citrina*

En este caso los censos de insectos se llevaron a cabo sobre una parcela de 2 × 2,5 m en la que quedaban completamente incluidos dos pies de *M. citrina* de aproximadamente 1,7 m de altura. La actividad diaria de los polinizadores se evaluó a través de la realización de dos censos diarios: el primero de ellos entre las 9:30-10:30 h (censo de la mañana) y el segundo entre las 15:00 y 16:00 h (censo de la tarde).

2.11.2. *Daucus glingidium* subsp. *commutatus*

La parcela sobre la que se efectuaron los censos cubría una superficie de 2 x 2 m en la que se hallaban incluidas un total de 250 umbelas cuya época de floración se sucedió a lo largo del período de muestreo. Estos censos se realizaron 4 ó 5 veces al día, distribuyéndose desde las 9 de la mañana hasta las 8 de la tarde. A la hora de abordar el estudio de la actividad diaria de los polinizadores se ha decidido agrupar estos censos en tres períodos horarios: 9:00 - 12:00 h, 12:00 - 16:00 h y 16:00 - 20:00 h.

Además, en esta especie se llevó a cabo un seguimiento de la duración de las visitas a una única umbela de las especies de insectos más abundantes en los censos.

2.12. Eficiencia de los polinizadores

Los resultados obtenidos en los censos de insectos permiten conocer las diferentes especies de insectos que visitan las flores de la planta estudiada, así como la frecuencia con las que éstas se llevan a cabo. Pero estos datos por sí solos no son suficientes para determinar la eficiencia como polinizadores de los diferentes insectos. Con el fin de conocer la eficacia de cada especie, se pusieron a punto una serie de técnicas que se exponen a continuación.

2.12.1. Análisis polínico del tegumento

El análisis de la carga polínica transportada por los insectos antófilos es uno de los métodos más utilizados a la hora de desarrollar estudios sobre las interacciones que se establecen entre las plantas y los insectos que frecuentan sus flores. No hay que olvidar que el polen transportado por los insectos es el que va a ser, en la mayoría de los casos, el responsable de la polinización de las plantas. Por tanto, los estudios relacionados con la cantidad de polen adherido al tegumento o depositado sobre el estigma durante las visitas florales son fundamentales para comprender la dinámica de la polinización. Además, este tipo de estudios permiten determinar el espectro de flores visitadas por los insectos y son, en consecuencia, reflejo de la especificidad de los polinizadores.

La metodología empleada en este tipo de análisis es muy variada, desde el simple raspado del polen en los ejemplares para su observación al microscopio

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

óptico, con o sin tratamiento químico previo de la muestra obtenida (MACIOR, 1983; LINDSEY, 1984; MOTTEN, 1986), hasta la observación directa de los granos de polen sobre los ejemplares con el microscopio electrónico de barrido (STELLEMAN & MEEUSE, 1976; BRYANT *et al.*, 1991).

En este apartado se ha seguido la metodología propuesta por BEATTIE (1971) que optimiza la fiabilidad de los datos obtenidos tanto cualitativa como cuantitativamente, adecuándose además a los objetivos y características de este estudio.

El procedimiento empleado implica la utilización de una sustancia gelatinosa que gracias a su consistencia pegajosa permite la separación de los granos de polen al ser frotada sobre la superficie del tegumento del insecto. La composición de esta gelatina denominada “jalea de glicerina” (BEATTIE, 1971) se especifica a continuación:

Agua destilada	175 cc.
Glicerina	150 cc.
Gelatina.....	50 g
Fenol	5 g
Fuchsina básica	

Para elaborar la jalea de glicerina se disuelve la gelatina en agua caliente y se añaden después la glicerina y el fenol, calentando y removiendo la mezcla suavemente. La cantidad de fuchsina empleada está en función de la intensidad de color deseada. Aunque la tinción de los granos de polen no es imprescindible para su identificación, es muy útil para realizar el recuento polínico de las preparaciones al microscopio, gracias al gran contraste que se consigue.

Previamente a la aplicación del tratamiento, los ejemplares capturados se depositaron individualmente en tubos limpios, con el fin de evitar posibles contaminaciones en las muestras obtenidas. Inmediatamente después los insectos fueron inmovilizados introduciendo un pequeño papel impregnado con acetato de etilo, para evitar en la medida de lo posible que los granos de polen adheridos al tegumento se dispersaran por la superficie del recipiente. Si la recuperación del polen no iba a ser inmediata, se optó por congelar los ejemplares para prevenir su endurecimiento.

Para llevar a cabo el proceso de separación del polen, se depositaba el ejemplar sobre un portaobjetos y se examinaba bajo una lupa binocular. Seguidamente se

tomaba una pequeña porción de jalea con la ayuda de unas pinzas muy finas previamente esterilizadas, frotándose la gelatina sobre la superficie del tegumento donde aparecían adheridos los granos de polen. Una vez que los granos de polen habían quedado aglutinados en la jalea, ésta se depositaba sobre el mismo portaobjetos en el que se había efectuado todo el proceso, para fundirla después calentando ligeramente el portaobjetos. Finalmente, tras la colocación del cubreobjetos, las preparaciones se disponían invertidas, sobre un soporte apropiado con el propósito de que los granos de polen se adosasen al cubreobjetos, facilitándose así su posterior observación microscópica a gran aumento (400×).

En los casos en los que la cantidad de polen acarreada por los insectos era considerable, se montaron tantas preparaciones como fueron necesarias.

Para evitar la entrada de aire y obtener preparaciones permanentes, éstas se sellaron con laca de uñas, anotándose en el margen del portaobjetos los datos pertinentes.

Además de la técnica propuesta por BEATTIE (1971), se empleó el microscopio electrónico de barrido (JEOL 840) con el propósito de establecer en que zonas del tegumento de los insectos queda adherido el polen de las dos especies vegetales estudiadas tras efectuar las visitas florales. Para ello, se colocaron los ejemplares a examinar sobre un portaobjetos especial del M.E.B. al que se fijaron con ayuda de un adhesivo conductor. A continuación se cubrieron las muestras con una película de oro en alto vacío, quedando así el material listo para su observación.

2.12.2. Análisis polínico del contenido digestivo

Además del análisis polínico del tegumento, también se llevó a cabo el estudio del contenido digestivo de los ejemplares, para tratar de esclarecer el tipo de relación que se establece entre el insecto y la planta visitada.

Dados los objetivos de este trabajo, el análisis polínico del contenido digestivo se llevó a cabo exclusivamente sobre representantes del orden *Diptera*, más concretamente en miembros de las familias *Syrphidae* y *Calliphoridae*, dado que son los insectos que con más asiduidad visitaron las plantas estudiadas.

El análisis e identificación del polen incluido en el sistema digestivo de los insectos es posible gracias a que tanto los procesos de ingestión como los de digestión afectan únicamente a las partes orgánicas blandas de los granos de polen, quedando la exina –estructura donde residen sus caracteres diagnósticos principales–

inalterada. Las metodologías desarrolladas con el fin de efectuar estos análisis son muy numerosas y variadas, estando en función del grupo de insectos objeto de estudio. Así, cabe destacar las desarrolladas por PELLMYR & PATT (1986), DE LOS MOZOS (1991) y BENEDICT *et al.* (1991) para el estudio de coleópteros, y las de VAN DER GOOT & GRABANDT (1970), HASLETT (1983, 1989) y OLENSSEN & WARNCKE (1989) para el estudio de dípteros. Todas estas técnicas, pero principalmente la descrita por HASLETT (1983), han sido utilizadas como modelo para desarrollar nuestra propia metodología.

El procedimiento seguido para efectuar estos análisis ha sido prácticamente el mismo para sírfidos y califóridos. En ambos casos los estudios se llevaron a cabo sobre ejemplares que tras su muerte habían sido congelados, diferenciándose únicamente en la forma en la que se efectuó su disección.

En el caso de los sírfidos se procedió de acuerdo con la metodología propuesta por GILBERT (1993), que consiste en practicar una incisión en la zona pleural de uno de los laterales del 1^{er} segmento abdominal con la ayuda de un alfiler, para a continuación introducir en el orificio el extremo de uno de los brazos de las pinzas con el propósito de poder asir el esternito del 1^{er} segmento abdominal. Seguidamente, usando como herramienta un alfiler muy fino se rasgaron ambos lados de abdomen por las zonas pleurales que separan los esternitos de los márgenes abdominales (Fig. 72). Finalmente, se retiró hacia atrás la superficie ventral del abdomen dejando al descubierto su cavidad interna.

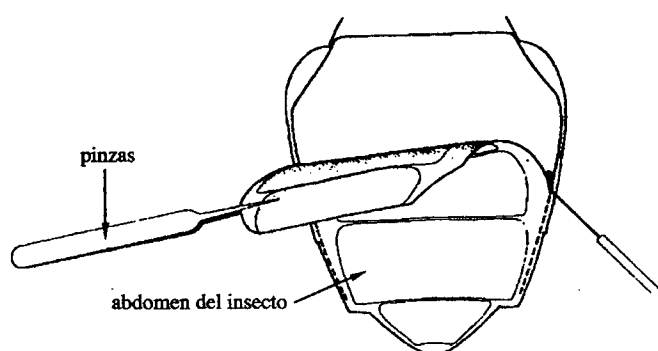


Figura 72. Procedimiento empleado en la disección del los sírfidos (Tomado de GILBERT, 1993)

En los califóridos este procedimiento se modificó ligeramente dada la particular disposición de las membranas pleurales en la superficie ventral del abdomen de estos insectos. En este caso, se efectuó una incisión con la ayuda de un alfiler a lo largo de la línea media que delimitan los esternitos abdominales, exactamente desde 2º hasta el 4º esternito. A continuación se introducía el extremo de uno de los brazos de las pinzas en la base de esta abertura con el fin de sujetar el 4º tergito abdominal, primero por uno de sus laterales y seguidamente por el otro, facilitando así la rotura a ambos lados de la abertura de un reducido tramo de la membrana pleural que separa el 4º y 5º terguito abdominal.

En ambos casos, se extrajo la totalidad del aparato digestivo; es decir, estómago e intestino, depositándose en un porta sobre una gota de agua para evitar su desecación. La presencia de polen se detectó fácilmente dada su coloración amarillenta visible a través de la pared intestinal, extrayéndose muestras de los granos de polen presentes en el conjunto del tracto intestinal e incluso de los restos fecales adheridos al final del abdomen. Debido a que el polen procedente del sistema digestivo está en su mayor parte predigerido, no fue necesario acetolizar las muestras. El montaje de las muestras se llevó a cabo del mismo modo que en el análisis tegumentario, pero en este caso sólo fue posible preparar una muestra del total del polen contenido en el sistema digestivo, puesto que la completa extracción de los granos de polen incluidos en el sistema digestivo no fue posible.

2.12.3. Estimación directa de la eficiencia polinizadora de los distintos grupos de insectos

Además de las técnicas descritas en los apartados anteriores que sirven para evaluar la eficiencia polinizadora de los distintos grupos de insectos mediante métodos indirectos, se ha creído conveniente el empleo de técnicas que estimen de forma más directa la capacidad polinizadora, es decir, la eficiencia en la transferencia de granos de polen a la superficie del estigma, en al menos los grupos de insectos que por su alta frecuencia de visitas a las flores pueden desempeñar *a priori* un importante papel en la polinización. Con este fin se ha diseñado un experimento en el que se determina la eficiencia polinizadora de una especie de insecto dada a través del éxito reproductivo obtenido tras exponer las flores de la planta estudiada únicamente a representantes de la especie en cuestión (PEDERSEN & BOHART, 1950; PRIESTLEY; 1954; FAULKNER, 1962; WIERING, 1964). Para ello, se han utilizado las estructuras que en principio fueron diseñadas para aislar las flores de la

acción de los insectos, como jaulas de confinamiento en las que se introducían los ejemplares de la especie a evaluar. A pesar de los muchos inconvenientes que plantea este sistema –puesto que las condiciones que se dan en el interior de las estructuras son muy forzadas pudiendo afectar al comportamiento de los insectos–, es un método objetivo que posibilita comparar la eficiencia polinizadora de las distintas especies de insectos.

Medicago citrina

En el caso de *M. citrina*, este procedimiento permitió además establecer la eficiencia con la que las diferentes especies de insectos desencadenan el proceso de *tripping* a las flores. Para llevar a cabo este experimento, en primer lugar se eliminaron de la rama seleccionada las flores abiertas en las que el *tripping* ya había tenido lugar y se marcaron las inflorescencias en ella presentes. A continuación, tras cubrir la rama con la jaula de confinamiento se introducían dos ejemplares de la especie de insecto a evaluar, excepto en el caso de *Bombus terrestris* en el que únicamente se introdujo un ejemplar, puesto que no se disponía de más individuos. Estos insectos permanecieron en el interior de las estructuras durante 10 días, siendo reemplazados por ejemplares nuevos en caso de muerte. Una vez transcurrido dicho periodo se contó el número de flores abiertas en las que la columna estaminal estaba liberada del interior de la quilla frente al número de flores abiertas en las que el proceso de *tripping* no había sido desencadenado. Seguidamente se eliminaron de las inflorescencias marcadas tanto las flores que todavía no se habían abierto como las que a pesar de estar abiertas su columna estaminal continuaba confinada en el interior de la quilla. Así, únicamente permanecieron en el interior de las estructuras de aislamiento hasta la maduración de los frutos, las flores en las que el proceso de *tripping* tuvo lugar durante el periodo de confinamiento de los insectos.

Mediante este procedimiento se comparó la eficiencia como agentes polinizadores de seis especies de insectos: dos representantes del orden *Hymenoptera* (*Bombus terrestris* y *Amegilla* sp. de la familia *Apidae*) y cuatro integrantes del orden *Diptera* (*Eupeodes corollae*, *Eristalis tenax*, *Calliphora vicina* y *Lucilia sericata*, las dos primeras especies pertenecientes a la familia *Syrphidae* y las dos últimas a la familia *Calliphoridae*).

Daucus gingidium* subsp. *commutatus

El procedimiento empleado en esta especie fue similar al caso anterior, se seleccionaron sobre el mismo individuo 6 umbelas del mismo orden (L1) antes del inicio de su floración y se aislaron con los armazones ya descritos en apartados anteriores. En cada una de estas jaulas de confinamiento se introducían diariamente (o cada dos días, en función de la disponibilidad de los ejemplares), dos representantes de la especie de insecto a evaluar. Esta operación se repitió durante 15-20 días hasta que las últimas flores hermafroditas en abrirse dentro de la umbela dejaron de ser fértiles. Una vez finalizado el periodo de confinamiento de los insectos, se eliminaron los armazones de aislamiento, para interferir lo menos posible en el proceso de maduración de los frutos.

Las especies de insectos cuya eficiencia como agentes polinizadores se evaluó mediante este experimento fueron los califóridos *Calliphora vicina* y *Lucilia sericata*, y los sírfidos *Eupeodes corollae*, *Eristalis tenax* y *Episyrphus balteatus*.

2.13. Elaboración de la palinoteca de referencia.**Recuento y determinación del material polínico**

Los estudios polínicos en la mayoría de casos no permiten la identificación a nivel específico de los granos de polen, sino de los “tipos polínicos”, en los que se incluyen grupos de especies de un mismo género o géneros distintos, cuyo polen presenta ciertas características comunes. Incluso la determinación de los tipos polínicos es de gran complejidad, y aunque es factible distinguir los tipos más característicos utilizando las obras generales de palinología, es imprescindible la elaboración de una palinoteca de referencia de las plantas presentes en el área de estudio, que permita una comparación directa del polen.

Esta palinoteca se confeccionó de la forma más completa posible incluyendo, además de las plantas visitadas por los grupos de insectos antófilos considerados, las especies vegetales más abundantes cuya época de floración coincidía con el periodo en el que se efectuaron los estudios.

De cada una de las especies vegetales de la que se obtuvo una muestra de polen, se recogió el correspondiente pliego testigo para facilitar posteriores determinaciones. La identificación de estas especies se llevó a cabo siguiendo los criterios sistemáticos de CASTROVIEJO *et al.* (1986-1998), BÒLOS & VIGO (1984-95) y MATEO & CRESPO (1998).

Las preparaciones de polen que se utilizaron como colección de referencia, se elaboraron tanto con polen fresco, como con polen acetolizado, siguiendo en este último caso una modificación del método descrito por ERDTMAN (1960), propuesta por SÁENZ (1978) para la acetólisis de cantidades muy reducidas de material polínico, el cual se expone a continuación:

- Tras colocar las anteras sobre un porta, se echan sobre ellas unas gotas de la mezcla acetolítica (anhídrido acético + ácido sulfúrico en la proporción 9:1 v:v) y se calienta el porta suavemente a la llama. A continuación se añaden unas gotas más de la mezcla acetolítica, para finalmente neutralizar el proceso de acetólisis con potasa, lavándose posteriormente las muestras con agua destilada. El exceso de líquido sobre la muestra se elimina mediante la aplicación de un papel de filtro sobre sus bordes.

Una vez realizado el método acetolítico se procedió al montaje del polen en jalea de gelatina (BEAUTIE, 1971), procedimiento que también se aplicó a las preparaciones de polen fresco teñidas. Para ello, se colocó sobre un portaobjetos limpio y desengrasado una porción de jalea de gelatina a la que se transfirió una pequeña cantidad de sedimento polínico con la punta de una aguja curvada esterilizada a la llama. A continuación se calentó suavemente el portaobjetos, hasta derretir la gelatina, momento en que se distribuyeron homogéneamente los granos de polen en la preparación con la ayuda de la aguja. Seguidamente se colocó el cubreobjetos, evitando la aparición de burbujas de aire y se selló la preparación con laca de uñas.

La determinación de los tipos polínicos se efectuó mediante su comparación con las muestras testigo incluidas en nuestra palinoteca de referencia. En los pocos casos en los que los pólenes no pudieron ser identificados a través de este procedimiento, la determinación se llevó a cabo utilizando diversas obras generales de palinología (VALDÉS *et al.*, 1987; DEL BAÑO BREIS, 1990; VIDAL & INSA, 1994). Además también fue consultada la palinoteca del Departamento de Biología Vegetal de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universitat de València. En los casos más complejos se contó con el asesoramiento de especialistas en Palinología.

Dada la gran dificultad que entraña el estudio de los pólenes, el nivel de identificación que se alcanzó fue variable. Así la gran complejidad de algunos grupos vegetales no permitió más que una aproximación al género o incluso a niveles taxonómicos superiores. No obstante, en la mayoría de casos fue posible la identificación al nivel específico de, al menos, los pólenes mejor representados en las muestras.

La observación de las preparaciones obtenidas se realizó con un microscopio óptico Leitz DM-RB (Leica®) a 400× ó 200× aumentos según la densidad polínica de

la muestra. Para evitar errores de estimación en el recuento de los granos de polen se optó por contar e identificar todos los granos de polen presentes en la preparación, excepto en los casos en los que el número total de granos fue superior a los 5000, realizándose en esos casos una estimación.

Algunos de los tipos polínicos que aparecían en las muestras lo hacían en tan escaso número que difícilmente podían ser atribuidos con fiabilidad a ningún tipo de interacción directa entre insecto y planta, por lo que han sido incluidos en un grupo denominado “otros”. Estos tipos polínicos pertenecen, en general, a plantas claramente anemófilas como gramíneas y pinos que en numerosas ocasiones ni siquiera aparecen representadas en la zona de captura de los ejemplares, y su presencia en la muestra debe obedecer a la contaminación accidental, bien del propio ejemplar en el campo, o bien de las muestras durante los tratamientos en el laboratorio. Todos los tipos que presentan menos de 10 granos en una muestra han sido incluidos en este grupo, pudiendo considerarse como despreciable el porcentaje de información perdida.

2.14. Análisis estadístico

En todas las variables estudiadas el valor medio obtenido se acompaña del error estándar (SE) y el tamaño de la muestra (n). Para averiguar las diferencias que pudieran existir entre las variables, se utilizaron test no paramétricos ante la imposibilidad de normalizar la mayoría de las variables (SOKAL & ROHLF, 1995). Concretamente se utilizó el test Kruskal-Wallis (el equivalente no paramétrico de una ANOVA), seguido del test de la U de Mann-Whitney, con el que fue posible comparar las variables dos a dos. Siguiendo el criterio de SOKAL & ROHLF (1995), a los resultados alcanzados con este último test se les aplicó la corrección de Bonferroni. En el caso particular de *D. gingidium* subsp. *commutatus*, la evaluación de las diferencias obtenidas en los porcentajes de fructificación alcanzados, ya sea por los diferentes tratamientos de polinización o bien por las diferentes especies de insectos utilizadas en los experimentos de confinamiento, se llevó a cabo mediante análisis de frecuencias; concretamente se utilizó el test G (“test for goodness of fit”). A los resultados obtenidos con este test se les aplicó la corrección de William (SOKAL & ROHLF, 1995). El programa utilizado en estos cálculos ha sido STATISTICA versión 4.1 y un programa facilitado por el Dr. Ellis Adam, de la Universidad de Amsterdam, para la realización del test G.

3. Resultados

3.1. Estudio fenológico

Introducción

Los factores que determinan la naturaleza del denominado “mercado de la polinización” (SELTEN & SHMIDA, 1991) varían a lo largo del año, dado que las presiones de selección que actúan tanto sobre las señales de atracción (tamaño y color de las flores) como las de recompensa (polen y néctar) ofrecidas a los insectos difieren entre las estaciones (COHEN & SHMIDA, 1993).

Así, en los ecosistemas mediterráneos el otoño y el invierno se caracterizan por un reducido número de especies vegetales en flor y por el escaso número de insectos polinizadores –principalmente abejas de pequeño tamaño y sírfidos– disponibles para la polinización de éstas. Bajo estas circunstancias las presiones de selección se intensifican sobre las señales de atracción, dado el escaso número de flores y la distancia entre las mismas (SHMIDA & DAFNI, 1989). Durante la primavera, la situación que se establece es completamente diferente, compitiendo un gran número de especies vegetales, cuyos periodos de floración se solapan, por un número limitado de polinizadores. En este mercado competitivo las presiones de selección afectan tanto a las señales de atracción como a las de recompensa, acentuándose en estas últimas (DAFNI, 1996). En el comienzo de la estación estival se produce de nuevo un cambio importante en el “mercado de la polinización”, como consecuencia del aumento de la comunidad de polinizadores. Así, en este periodo cabe esperar una reducción en las presiones de selección, que actúa tanto en las señales de atracción como en las de recompensa de las especies vegetales.

Por tanto, la determinación del periodo de floración de cada una de las especies estudiadas va a permitir enmarcar nuestros estudios particulares de polinización dentro de alguna de las situaciones generales descritas en dicho “mercado de la polinización”.

3.1.1. El caso de *Medicago citrina*

En esta especie los estudios fenológicos han tenido un doble objetivo, por un lado, establecer la dinámica de floración a nivel de población, y por otro lado, estudiar la anthesis de la flor y el efecto del proceso de *tripping* sobre éstas.

3.1.1.1. Fenología de la población

El periodo de floración de *M. citrina* transcurre desde casi el principio del invierno hasta mediados de la primavera, alcanzando el máximo de floración durante el mes de marzo (Fig. 73). Las curvas fenológicas obtenidas en las tres subpoblaciones (Paleras, Casernas y Faro) presentan este mismo patrón, diferenciándose únicamente en los niveles de floración alcanzados en cada una de ellas. Esta disparidad en los niveles de floración deben ser atribuidas a las diferencias de edad existentes entre los individuos integrantes de cada una de las subpoblaciones. Así, la tasa más elevada de producción de flores correspondió a la subpoblación de las Paleras donde se encuentran los individuos de mayor edad.

El hecho de que una gran parte del periodo de floración de esta especie se produzca durante la estación invernal podría inducirnos erróneamente a esperar una reducción en el número de especies vegetales que compiten con *M. citrina* por los posibles polinizadores. Sin embargo, esta disminución no tiene lugar dado que las particularidades climáticas del Archipiélago de Columbretes, favorecen la floración durante este mismo periodo de un gran número de especies como *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*, *Lavatera arborea*, *L. mauritanica* subsp. *davaei*, *Euphorbia terracina*, *Medicago littoralis*, *Chenopodium murale* y *Sonchus tenerrimus*, entre otras.

3.1.1.2. Fenología de la flor

Antes de abordar el estudio fenológico de las flores de *M. citrina* es conveniente indicar que dichas flores son homógamas, es decir, que la maduración de los estambres y carpelos se produce simultáneamente. Además, cabe destacar que estos órganos completan su desarrollo con anterioridad al inicio de la antesis de la flor. Por tanto, las flores están preparadas para ser polinizadas desde el mismo momento en que tiene lugar su apertura. Sin embargo, esta maduración simultánea de los órganos femeninos y masculinos podría propiciar la autopolinización de las flores en el interior de la quilla, sin la necesidad del desencadenamiento del proceso de *tripping*. Con el propósito de esclarecer esta cuestión se llevó a cabo un seguimiento fenológico en flores en las que el proceso de *tripping* no tuvo lugar ($n = 100$), dando como resultado la no formación de frutos por parte de ellas, y en consecuencia, el descarte de este posible mecanismo de polinización.

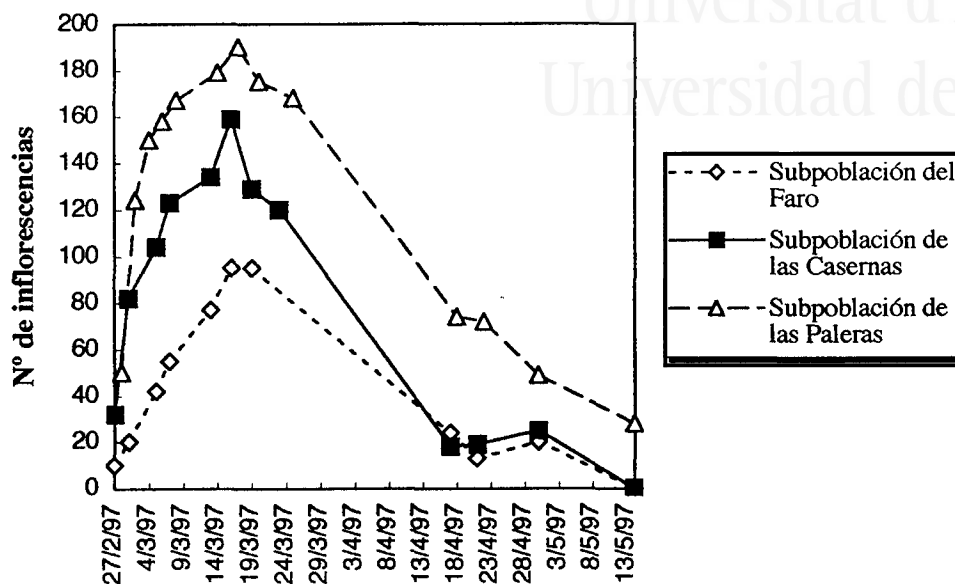


Figura 73. Fenología poblacional de *M. citrina* en la I. Grossa.

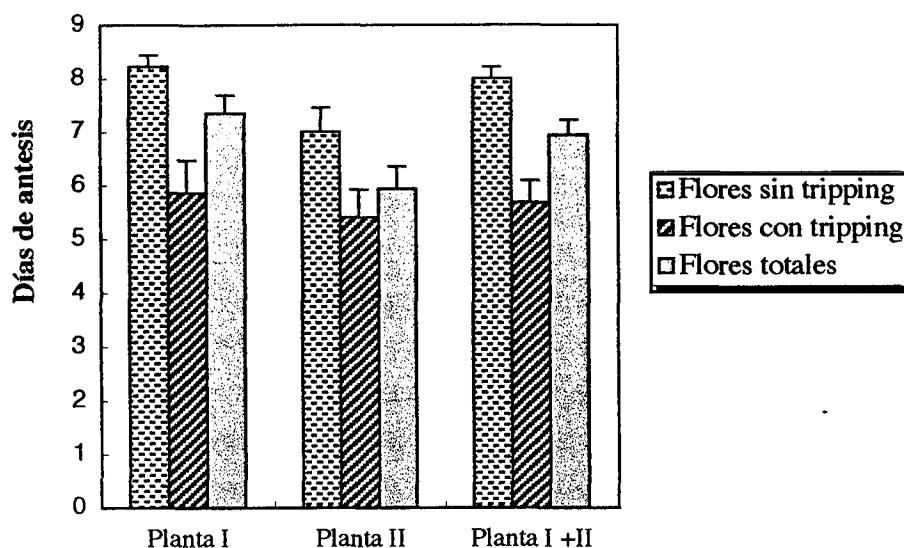


Figura 74. Efecto del proceso de *tripping* sobre la duración del periodo de antesis de la flor en *M. citrina*.

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

El estudio fenológico se ha centrado principalmente en la duración de la antesis, es decir, en el periodo de tiempo que transcurre desde la apertura de la flor hasta su senescencia, resumiéndose en la tabla 11 la duración de las distintas etapas que tienen lugar hasta la apertura de la flor (A. JUAN com. pers.).

Tabla 11. Duración de las etapas de la fenología floral previas a la antesis de las flores (A. JUAN com. pers.).

Etapas previas a la apertura de la flor	Duración (días)	
	Media \pm SE	<i>n</i>
Long. corola < long. cáliz	2,1 \pm 0,14	28
Long. corola = long. cáliz	1,4 \pm 0,09	40
Long. corola > long. cáliz	1,9 \pm 0,11	50
Inicio de la separación de las piezas florales	0,9 \pm 0,04	75

El periodo de antesis de la flor en esta especie está fuertemente condicionado por el momento en que se desencadena el proceso de *tripping*. Así, la duración de la antesis en las flores cuya columna estaminal no ha sido liberada del interior de la quilla (Planta I + II: 8,0 \pm 0,21, *n* = 27) es significativamente mayor que en aquéllas en las que el proceso de *tripping* ha tenido lugar (Planta I + II: 5,7 \pm 0,41, *n* = 25; M-W $U_{[27, 25]} = 114,5$ $P < 0,0000$) (Fig. 74). Estos resultados apuntan a que el proceso de *tripping* pueda actuar como catalizador del inicio de la etapa de senescencia en la flor. Además, el hecho de que una vez desencadenado el proceso de *tripping* las flores permanezcan atractivas para los insectos durante tan sólo 1,9 \pm 0,18 (rango = 1-3) días (*n* = 15), respalda esta hipótesis. Estas circunstancias quedan fielmente reflejadas en la figura 75, en la que se observa cómo en las flores en las que el proceso de *tripping* ha tenido lugar, la duración de la antesis no muestra un patrón definido en contraposición a las flores en las que no se ha desencadenado este proceso. La imposibilidad de poder explicar este comportamiento mediante un patrón general, obedece a que la edad de la flor en la que el proceso de *tripping* puede ser provocado está en función de factores externos a la planta como pueden ser las fluctuaciones poblacionales de los polinizadores, entre otros.

Finalmente podemos concluir que durante aproximadamente 8 días las flores de esta especie permanecen en disposición de que el desencadenamiento del proceso de *tripping* tenga lugar y con él la posibilidad de que se produzca la polinización.

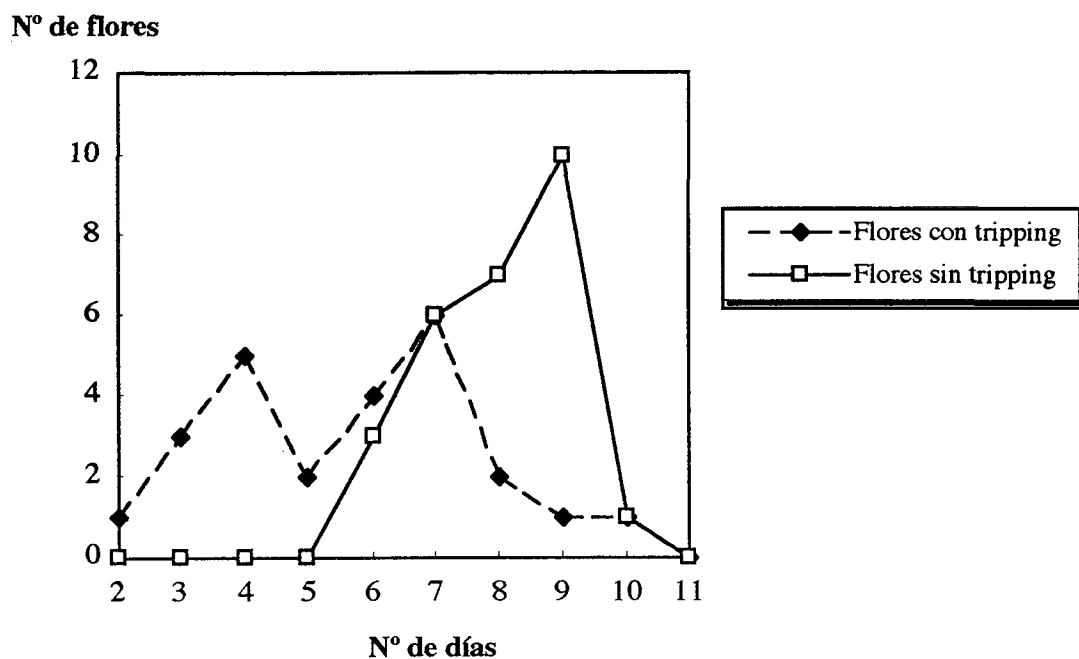


Figura 75. Patrones de duración del periodo de antesis en las flores de *Medicago citrina*.

3.1.2. El caso de *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*

En la mayoría de las umbelíferas existe una pronunciada secuenciación en la floración, que se manifiesta tanto en el ámbito de la flor como de la umbela e individuo (JURY, 1996). Este hecho condiciona en gran medida las posibles vías en las que la polinización puede llevarse a cabo (autogamia, geitonogamia y xenogamia). Por este motivo, en esta subespecie se ha abordado con mayor profundidad el estudio fenológico, realizándose este análisis a varios niveles: población, individuo, umbela y flor.

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

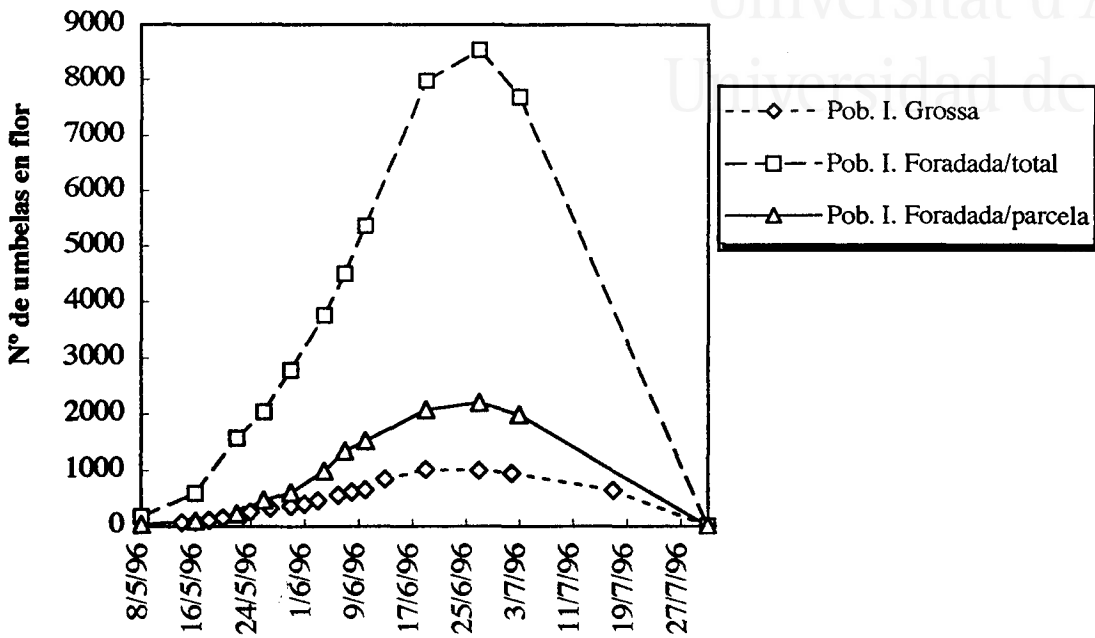


Figura 76. Fenología de la floración de las poblaciones de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

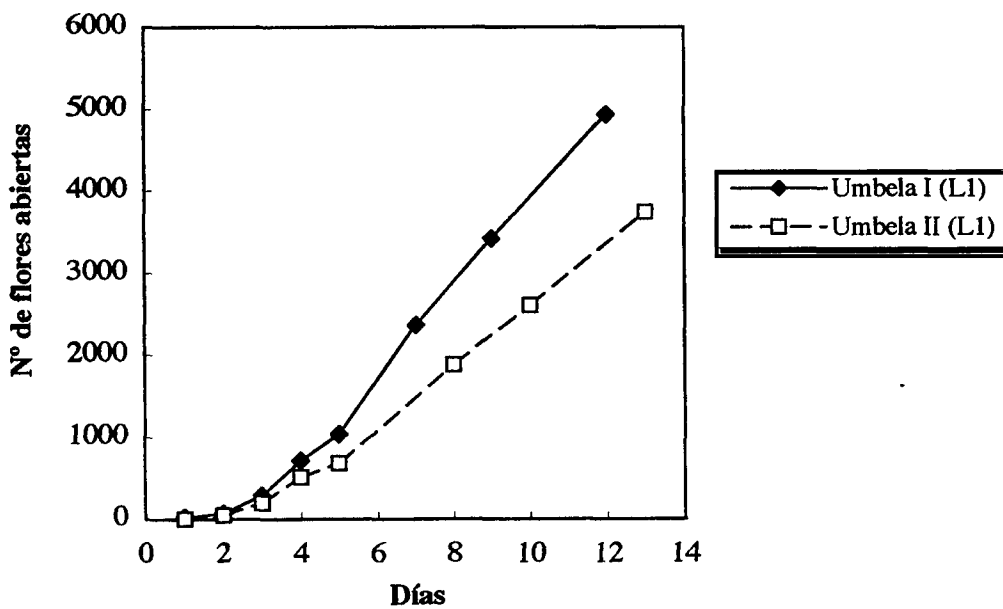


Figura 77. Evolución de la antesis en una umbela de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

3.1.2.1. Fenología de la población

Las curvas fenológicas de *D. ginglydium* subsp. *commutatus* obtenidas en las poblaciones de la isla Grossa y de la isla Foradada ponen de manifiesto que la época de floración de esta planta coincide con el comienzo de la estación estival (Fig. 76). Exactamente, su periodo de floración abarca desde mediados de mayo hasta finales de julio, alcanzando su máximo de floración en el mes de junio. El patrón fenológico observado en ambos medios insulares apenas cambia, no encontrándose tampoco diferencias apreciables en los resultados obtenidos con los dos métodos de recuento (directo e indirecto) empleados en la población de la isla Foradada.

3.1.2.2. Fenología de la flor

Con anterioridad al inicio de la antesis, tanto las piezas del perianto como los estambres permanecen replegados hacia la parte central de la flor, siendo la expansión de estos últimos la que marca el inicio del periodo funcional de la flor. El desplegamiento de los estambres es secuencial, permaneciendo en posición vertical sobre el estigma hasta que las anteras completan su maduración y se desprenden del polen en ellas contenido; momento, a partir del cual completan su expansión desplazándose hacia la parte externa de la flor. La expansión de los estambres no es simultánea y por ende tampoco la maduración y dehiscencia de las anteras, no obstante el desfase que se produce entre los cinco estambres no es muy acusado. Así, el período que el polen permanece expuesto considerando el conjunto de los estambres es de $2,2 \pm 0,11$ días ($n = 22$, rango 1-3), periodo al que en adelante no referiremos como “fase masculina de la flor”. En cuanto a los pétalos, éstos no inician su expansión hasta $1,7 \pm 0,16$ días ($n = 22$, rango 1-3) después del inicio de la antesis de la flor, no completándose su desplegamiento hasta $2,3 \pm 0,13$ días ($n = 22$, rango 1-3) después de dicho inicio, coincidiendo así con el final de la fase masculina. La caída de los pétalos tiene lugar $10 \pm 0,21$ días ($n = 22$, rango 9-12) tras el inicio de la antesis, solapándose, por tanto, con el inicio de la fase femenina de la flor que comienza unos 7-12 días después del inicio de la apertura de la flor, como se expondrá más ampliamente en el apartado que aborda por separado el periodo de receptividad del estigma. En relación a los órganos femeninos, únicamente cabe señalar que en el transcurso de la antesis se observan una serie de cambios morfológicos en los estilos, así durante la fase masculina (2-3 días tras la antesis) los dos estigmas permanecen unidos, iniciándose su elongación y separación una vez finalizada esta fase. Este

desarrollo culmina coincidiendo con el comienzo del período de receptividad de los estigmas, situación en la que los estilos han aumentado su longitud aproximadamente una vez y media, y además la separación entre los dos estigmas es máxima. Según todo lo expuesto, las flores de *D. gingidium* subsp. *commutatus* son claramente proterándricas.

3.1.2.3. Fenología de la umbela

La dinámica de floración a nivel de umbela muestra un punto de inflexión en el ritmo de apertura de las flores unos cuatro días después del inicio de la antesis (Fig. 77), lo que supone un acusado incremento en la velocidad con la que se van abriendo las flores hasta ese momento. La floración en las umbelas tiene lugar de forma centrípeta, es decir, desde la periferia de la umbela hacia el centro de la misma, este mismo patrón es aplicable a las diferentes umbélulas que la componen. La única excepción a esta tendencia general la constituye el hecho de que la antesis de la flor central de las umbélulas tiene lugar simultáneamente a la de las flores más externas. Por tanto, son las flores hermafroditas las primeras en abrirse, de hecho el inicio de la antesis en las flores estaminadas no tiene lugar hasta que aproximadamente el 40-60% de las flores hermafroditas ha comenzado su apertura (Fig. 78). Así, la proporción entre flores hermafroditas y estaminadas en la umbela varía considerablemente hasta que se completa la apertura de todas sus flores (Fig. 78).

3.1.2.4. Fenología de un individuo

Como hemos visto en otros apartados las umbelas presentes en un individuo se clasifican en diferentes órdenes en función de la posición que ocupan: umbela central (C), umbelas laterales primarias (L1), laterales secundarias (L2) y laterales terciarias (L3). Esta misma clasificación es válida si se tienen en cuenta los periodos de floración de las umbelas, puesto que la floración de éstas no es sincrónica, sino que se produce en etapas bien definidas perfectamente correlacionadas con los órdenes de umbelas establecidos. Así, en primer lugar florece la umbela central, y generalmente hasta que ésta no ha iniciado su periodo de fructificación no tiene lugar el inicio de la segunda etapa de floración, que corresponde a las umbelas laterales primarias cuya antesis se produce simultáneamente.

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

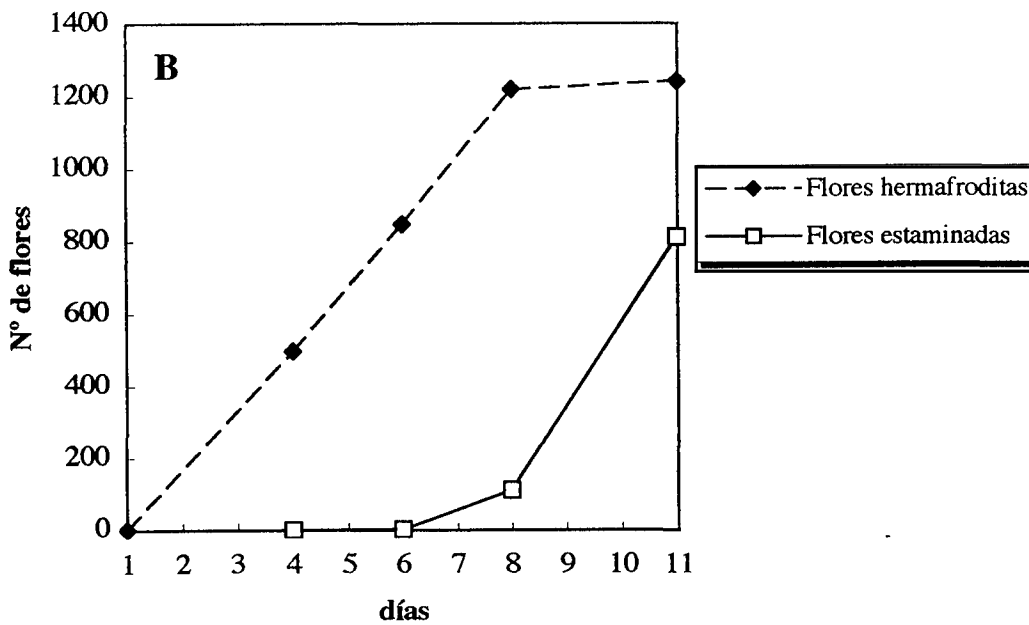
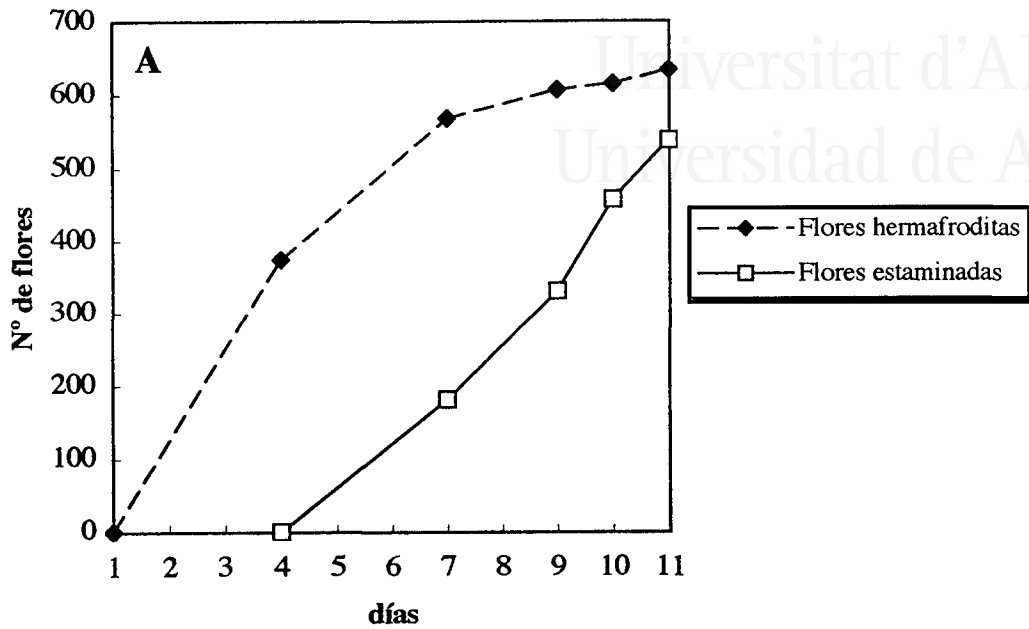


Figura 78. Diferencias en los patrones de antesis de las flores hermafroditas y estaminadas en una umbela de *D. gingidium* subsp. *commutatus*. A: Umbela (L1) de la población de las casernas; B: Umbela (L1) de la población del camino.

Solapándose con el final de este periodo de floración tiene lugar el inicio de la antesis de las umbelas laterales secundarias, cuya fase final de floración marca a su vez, el inicio de la antesis de las umbelas laterales terciarias, que son las últimas en florecer (Fig. 79). Por tanto, esta ligera superposición entre los periodos de floración de las umbelas de distinto orden, posibilita que la polinización pueda producirse entre flores pertenecientes a umbelas de diferente orden dentro de un mismo individuo (geitonogamia).

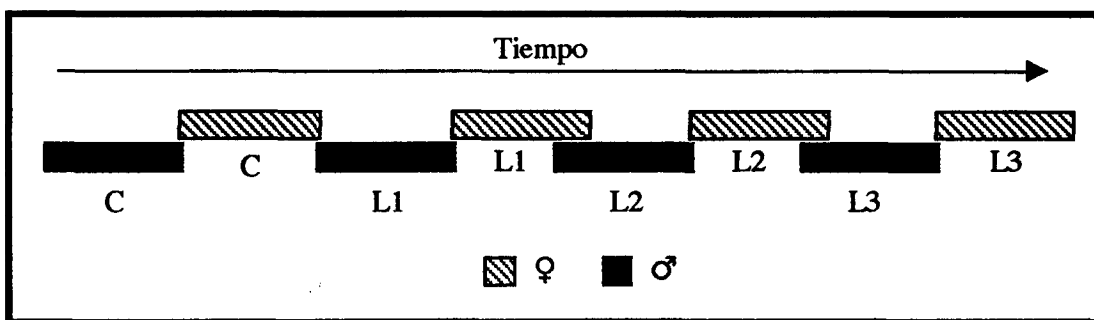


Figura 79. Superposición de las fases sexuales de las umbelas de distinto orden en un individuo de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

3.2. Caracterización morfológica de las poblaciones de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

Introducción

La existencia dentro de la población de *D. gingidium* subsp. *commutatus* presente en la I. Grossa de dos tipos morfológicos a primera vista fácilmente distinguibles dada su diferencia de tamaño, ha permitido la separación de dos subpoblaciones (*casernas* y *camino*). Esta diferenciación está posiblemente relacionada con la disponibilidad de agua y nutrientes en los suelos, como pone de manifiesto la distribución de ambos tipos morfológicos, situándose siempre los ejemplares de mayor envergadura en las proximidades de las Casernas donde estos aportes son mayores como consecuencia de la actividad antrópica.

Así, el objetivo de este apartado es apoyar con datos biométricos las variaciones morfológicas observadas entre los individuos presentes en las dos subpoblaciones de la isla Grossa, comparandolas entre sí y con la población presente en la isla Foradada. Para llevar a cabo este estudio biométrico se han seleccionado una serie de características relacionadas con el tamaño tanto de las umbelas como de las flores.

3.2.1. Flores

En cuanto al tamaño de las flores los resultados obtenidos en las poblaciones estudiadas ponen de manifiesto que tanto las flores hermafroditas como las estaminadas son ligeramente más pequeñas en la subpoblación de las *casernas* (isla Grossa) (Fig. 80). Sin embargo, estas diferencias sólo han sido significativas entre la subpoblación de las *casernas* y la población de la isla Foradada, en el caso de las flores hermafroditas; y entre las dos subpoblaciones presente en la isla Grossa en el caso de las flores estaminadas (Tab. 12). Por el contrario, la longitud media de los estambres en la subpoblación de las *casernas* fue significativamente mayor que la de la subpoblación del *camino*, que a su vez fue significativamente superior a la obtenida en la población de la isla Foradada (Fig. 80; Tab. 12).

3.2.2. Umbelas

En la figura 81 se han representado los valores obtenidos tanto para la altura como el diámetro máximo de las umbelas en cada una de las tres poblaciones estudiadas. Estos resultados muestran claramente cómo el tamaño de las umbelas de la subpoblación del *camino* en la isla Grossa y de la población de la isla Foradada son muy similares no diferenciándose significativamente entre sí, ni en su altura ni en su diámetro máximo (Tab. 12). No obstante, el tamaño de éstas es significativamente más reducido que el de las umbelas pertenecientes a la subpoblación de las *casernas* (isla Grossa) (Fig. 81; Tab. 12).

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

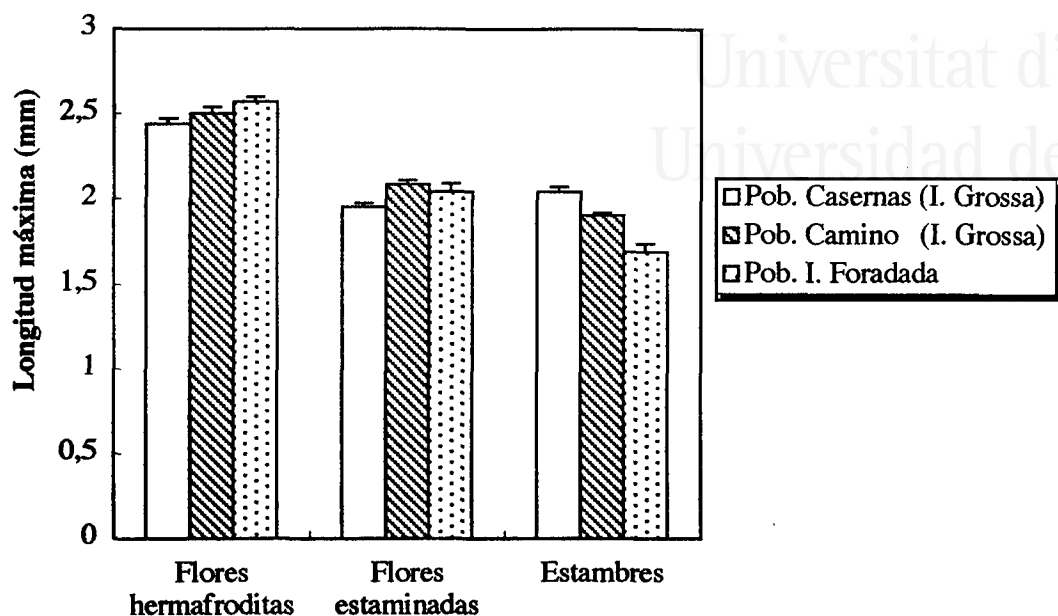


Figura 80. Diferencias en el tamaño de las flores (hermafroditas y estaminadas) y la longitud de los estambres entre las distintas poblaciones estudiadas de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

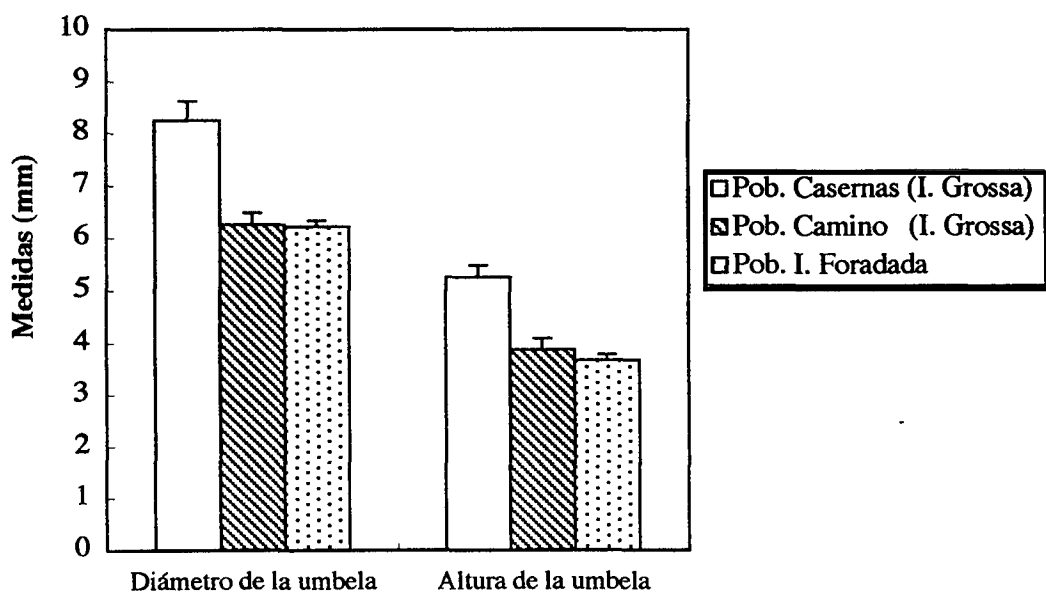


Figura 81. Diferencias en el diámetro y la altura de las umbelas entre las distintas poblaciones estudiadas de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

Tabla 12. Resumen de los estadísticos utilizados en la evaluación de las diferencias biométricas florales observadas entre las distintas poblaciones estudiadas de *D. gingidium* subsp. *commutatus* (Pob. Casernas y Pob. Camino en la I. Grossa y la población de la I. Foradada).

Medidas	Comparación entre poblaciones		Estadísticos	
			Bimetría floral	
			valor	P
Tamaño flores hermafroditas (externas)			H(2,153)=11,6	0,003
	Pob. I. Foradada	Pob. Casernas (I. Grossa)	U(49,56)=857,5	0,002
		Pob. Camino (I. Grossa)	U(49,48)=869,0	n.s
	Pob. Casernas (I. Grossa)	Pob. Camino (I. Grossa)	U(56,48)=1198,0	n.s
Tamaño flores estaminadas (internas)			H(2,115)=10,0	0,000
	Pob. I. Foradada	Pob. Casernas (I. Grossa)	U(41,36)=522,0	n.s
		Pob. Camino (I. Grossa)	U(41,38)=705,5	n.s
	Pob. Casernas (I. Grossa)	Pob. Camino (I. Grossa)	U(36,38)=405,5	0,005
Longitud de los estambres			H(2,88)=35,5	0,000
	Pob. I. Foradada	Pob. Casernas (I. Grossa)	U(14,40)=40,5	0,000
		Pob. Camino (I. Grossa)	U(14,34)=71,0	0,000
	Pob. Casernas (I. Grossa)	Pob. Camino (I. Grossa)	U(40,34)=309,0	0,000
Diámetro de la umbela			H(2,197)=24,0	0,000
	Pob. I. Foradada	Pob. Casernas (I. Grossa)	U(139,31)=963,0	0,000
		Pob. Camino (I. Grossa)	U(139,27)=1855,5	n.s
	Pob. Casernas (I. Grossa)	Pob. Camino (I. Grossa)	U(31,27)=182,0	0,000
Altura de la umbela			H(2,197)=30,9	0,000
	Pob. I. Forada	Pob. Casernas (I. Grossa)	U(139,31)=796,5	0,000
		Pob. Camino (I. Grossa)	U(139,27)=1662,0	n.s
	Pob. Casernas (I. Grossa)	Pob. Camino (I. Grossa)	U(31,27)=177,0	0,000

3.3. Análisis de la proporción de sexos en los diferentes órdenes de umbelas y en el conjunto del individuo en *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*

Introducción

La mayor parte de las especies de umbelíferas son andromonoicas, es decir, en un mismo individuo aparecen flores hermafroditas y flores unisexuales masculinas. La proporción entre estos dos tipos de flores a pesar de variar de una especie a otra, sigue unas tendencias generales ya observadas por KNUTH (1906-1909), BELL (1971) y más recientemente por LOVETT-DOUST (1980). La norma más generalizada es que la proporción de flores estaminadas sea mayor en las umbelas de orden superior. Así, las umbelas centrales contienen principalmente flores hermafroditas, incrementándose el porcentaje de flores estaminadas en las laterales de órdenes superiores. Hasta el extremo de que las umbelas de los últimos órdenes pueden llegar a estar constituidas en su gran mayoría, o incluso exclusivamente, por flores estaminadas. Este patrón general en la proporción de flores estaminadas varía en cada especie en función de las peculiaridades de su sistema reproductivo, como por ejemplo, el grado de proterandia de sus flores (BELL, 1971). En consecuencia, un análisis detallado de la proporción de flores estaminadas en *D. gingidium* subsp. *commutatus* puede aportar información sobre su sistema reproductivo, y por consiguiente, sobre el tipo de polinización que puede tener lugar.

Además con el propósito de determinar si existen o no diferencias en los patrones de variación de la proporción de sexos (hermafroditas:estaminadas) dentro de la población se han llevado acabo estos estudios en las dos subpoblaciones de la I. Grossa y en la población de la I. Foradada.

3.3.1. Caracterización de los distintos órdenes de umbelas (C, L1, L2 y L3)

A pesar de la aparente uniformidad de las umbelas, un estudio detallado reveló importantes diferencias entre las umbelas de los distintos órdenes. Estas diferencias radicaron tanto en el número total de flores que las integraban como en la distribución de sexos (hermafroditas y masculinas) en dichas flores (Fig. 82).

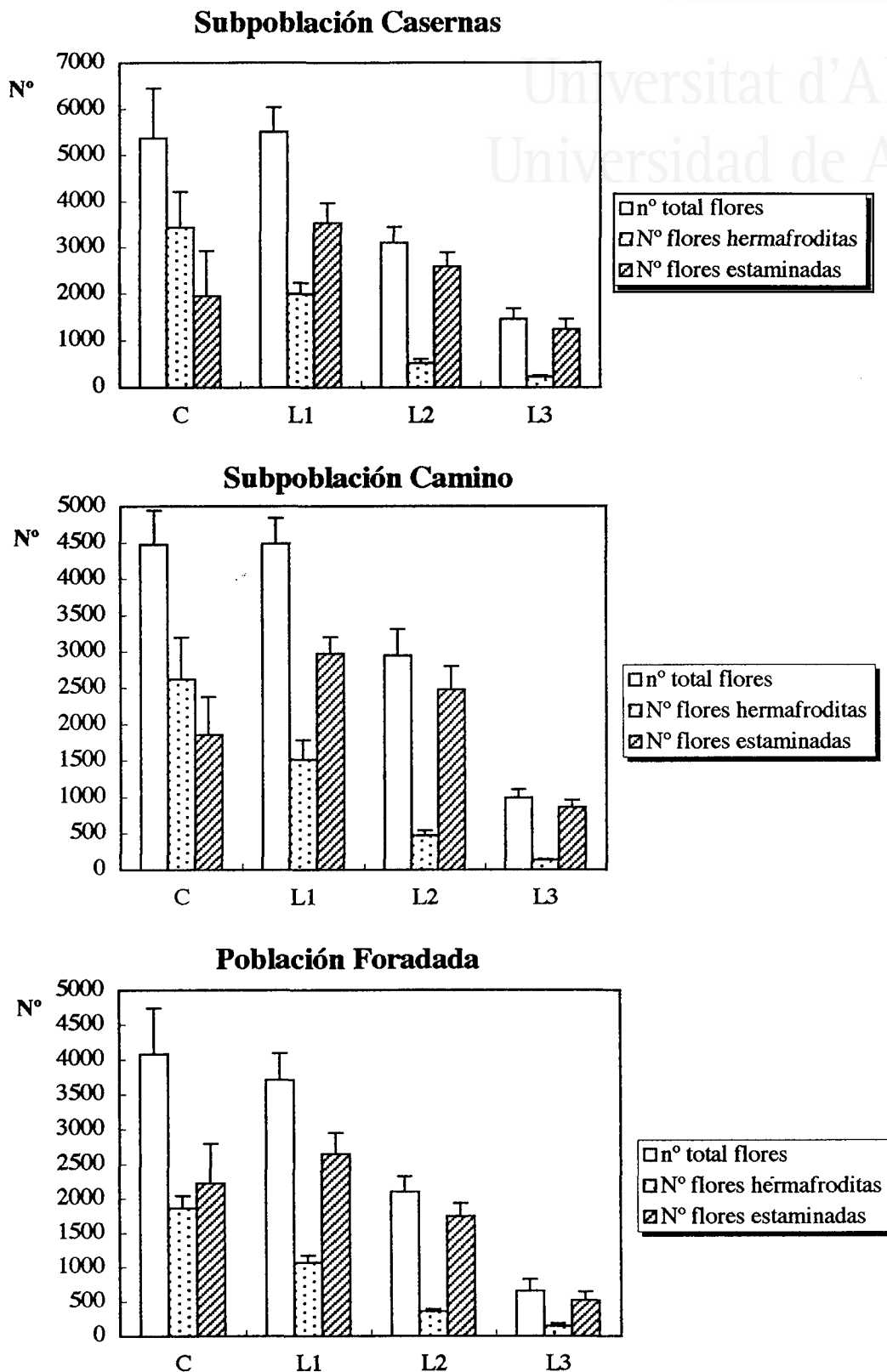


Figura 82. Diferencias en el número de flores totales, número de flores hermafroditas y estaminadas entre los diferentes órdenes de umbelas en cada una de las poblaciones estudiadas de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

Tabla 13. Sumario de los estadísticos empleados para evaluar las diferencias en el número total de flores, número de flores hermafroditas y estaminadas entre los distintos órdenes de umbelas en cada una de las poblaciones estudiadas de *D. gingidium* subsp. *commutus*.

Tipo de umbelas		Valores estadísticos							
		Nº total de flores		Nº de flores hermafroditas		Nº de flores estaminadas		% de flores estaminadas	
		valor	P	valor	P	valor	P	valor	P
Isla Grossa									
Subpoblación casernas									
		H(3,28)=19,61084	0,000	H(3,28)=24,20613	0,0000	H(3,28)=12,86084	0,0050	H(3,28)=17,7765	0,0005
C	L1	U(4,8)=14,000	n.s.	U(4,8)=6,000	n.s.	U(4,8)=6,000	n.s.	U(4,8)=3,000	n.s.
	L2	U(4,8)=6,000	n.s.	U(4,8)=0,000	0,0395	U(4,8)=9,000	n.s.	U(4,8)=0,000	0,0395
	L3	U(4,8)=0,000	0,0395	U(4,8)=0,000	0,0389	U(4,8)=15,000	n.s.	U(4,8)=0,000	0,0395
L1	L2	U(8,8)=0,000	0,0192	U(8,8)=0,000	0,0047	U(8,8)=17,000	n.s.	U(8,8)=0,000	0,0047
	L3	U(8,8)=4,000	0,0046	U(8,8)=0,000	0,0046	U(8,8)=2,000	0,0098	U(8,8)=9,000	n.s.
L2	L3	U(8,8)=6,000	0,0378	U(8,8)=0,000	0,0046	U(8,8)=7,000	0,0519	U(8,8)=24,000	n.s.
Subpoblación camino									
		H(3,38)=22,89001	0,000	H(3,38)=26,46041	0,000	H(3,38)=16,50577	0,001	H(3,38)=21,19299	0,000
C	L1	U(6,12)=35,000	n.s.	U(6,12)=18,500	n.s.	U(6,12)=16,000	n.s.	U(6,12)=11,000	n.s.
	L2	U(6,12)=12,000	n.s.	U(6,12)=0,000	0,0045	U(6,12)=24,000	n.s.	U(6,12)=1,000	0,0063
	L3	U(6,8)=0,0000	0,0117	U(6,8)=0,0000	0,0117	U(6,8)=12,500	n.s.	U(6,8)=0,000	0,0117
L1	L2	U(12,12)=23,000	0,0280	U(12,12)=21,000	0,0194	U(12,12)=52,000	n.s.	U(12,12)=20,000	0,0161
	L3	U(12,8)=0,000	0,0013	U(12,8)=0,000	0,0013	U(12,8)=0,000	0,0013	U(12,8)=11,000	0,0259
L2	L3	U(12,8)=8,000	0,0122	U(12,8)=10,000	0,0202	U(12,8)=8,000	0,0122	U(12,8)=45,000	n.s.
Isla Foradada									
		H(3,57)=36,87848	0,0000	H(3,57)=45,35894	0,0000	H(3,57)=27,53477	0,0000	H(3,57)=32,10274	0,0000
C	L1	U(9,18)=70,000	n.s.	U(9,18)=18,000	0,0072	U(9,18)=55,000	n.s.	U(9,18)=20,000	0,0102
	L2	U(9,18)=14,000	0,0034	U(9,18)=0,000	0,0002	U(9,18)=73,000	n.s.	U(9,18)=1,000	0,0002
	L3	U(9,12)=0,000	0,0007	U(9,12)=0,000	0,0007	U(9,12)=5,000	0,0030	U(9,12)=0,000	0,0007
L1	L2	U(18,18)=51,000	0,0027	U(18,18)=13,500	0,0000	U(18,18)=89,500	n.s.	U(18,18)=38,000	0,0005
	L3	U(18,12)=0,000	0,0000	U(18,12)=2,000	0,0000	U(18,12)=1,000	0,0000	U(18,12)=48,000	0,0665
L2	L3	U(18,12)=15,000	0,0005	U(18,12)=25,500	0,0029	U(18,12)=16,000	0,0006	U(18,12)=67,000	n.s.

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

El patrón observado en relación al número total de flores por umbela fue prácticamente idéntico en las tres poblaciones de *D. gingidium* subsp. *commutatus* consideradas. En todos los casos, las umbelas de 1^{er} y 2^o orden (C, L1) presentaron un número total de flores similar, no diferenciándose significativamente entre sí (Tab. 13). No obstante, el hecho más relevante de este patrón, fue la acusada reducción en el número total de flores que se produjo en los sucesivos órdenes de umbelas (L2, L3). Así, las diferencias en el número total de flores entre estos dos órdenes (L2, L3) y las umbelas de 1^{er} y 2^o orden (C, L1) resultaron marcadamente significativas salvo al comparar las umbelas del 1^{er} y 3^{er} orden (C, L2) de las poblaciones de la I. Grossa. Probablemente, como consecuencia de la gran variabilidad en el número total de flores de las umbelas centrales de estas poblaciones (rango_{Subp. Cas} = 8158-3516; rango_{Subp. Cam} = 5652-2650).

Tabla 14. Resumen de los estadísticos aplicados en el análisis del las diferencias observadas en el número de flores hermafroditas y estaminadas en los distintos órdenes de umbelas de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

Nº de orden de las umbelas	Estadístico	
	valor	P
Isla Grossa		
Subpoblación casernas		
C	U(4,4)=3,000	0,1489
L1	U(8,8)=9,000	0,0157
L2	U(8,8)=0,000	0,0008
L3	U(8,8)=0,000	0,0008
Subpoblación camino		
C	U(6,6)=12,000	0,3367
L1	U(12,12)=17,000	0,0015
L2	U(8,8)=2,000	0,0001
L3	U(8,8)=0,000	0,0008
Isla Foradada		
C	U(9,9)=35,000	0,6272
L1	U(18,18)=8,000	0,0000
L2	U(18,18)=10,000	0,0000
L3	U(12,12)=18,000	0,0018

En las tres poblaciones estudiadas el número de flores estaminadas fue significativamente más elevado que el de flores hermafroditas en todos los órdenes de umbelas, a excepción de las umbelas centrales (Tab. 14). En estas últimas umbelas se observó una clara tendencia a que el número de flores hermafroditas fuese ligeramente superior o de rango similar al número de flores estaminadas. De hecho, únicamente en las umbelas centrales la *sex-ratio* (hermafroditas: estaminadas) fue superior a la unidad.

% flores estaminadas

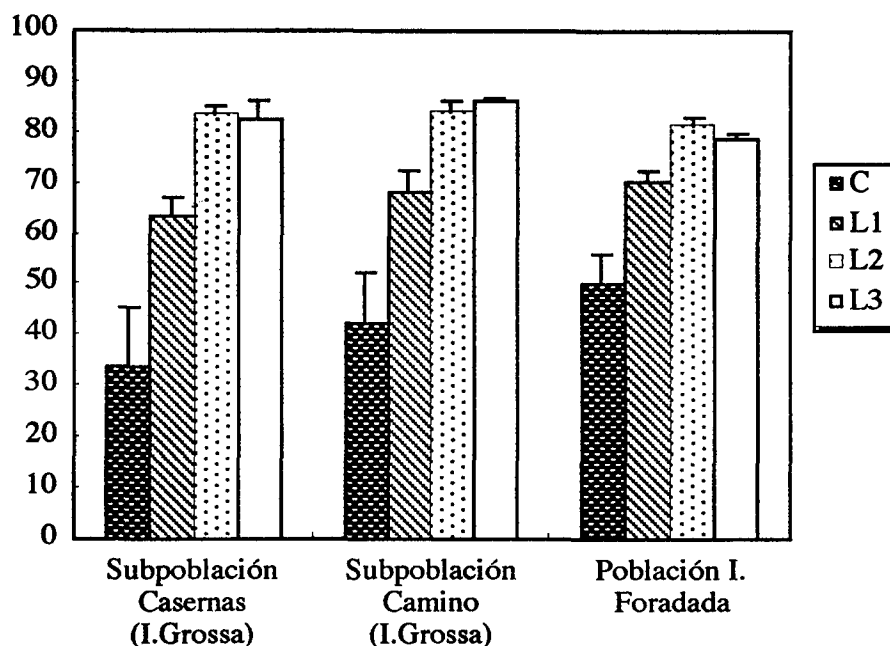


Figura 83. Evolución del porcentaje de flores estaminadas en los distintos órdenes de umbelas en cada una de las poblaciones estudiadas de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

El análisis de los porcentajes de flores estaminadas obtenidos en los distintos órdenes de umbelas puso de manifiesto un progresivo incremento conforme aumentaba el número de orden de las umbelas (Fig. 83). Este incremento alcanzó sus valores máximos en los porcentajes obtenidos por las umbelas de 3^{er} orden (L2), manteniéndose a un nivel semejante los valores alcanzados por las umbelas de 4^o orden (L3). En consecuencia, no se observaron diferencias significativas entre los valores obtenidos por estos dos últimos órdenes de umbelas, pero sí entre ellos y los alcanzados por las umbelas de 1^{er} y 2^o orden, salvo alguna excepción (ver Tab. 13).

El progresivo aumento del porcentaje de flores estaminadas que tuvo lugar en los distintos órdenes de umbelas obedeció más a una disminución en el número de flores hermafroditas, conforme aumentaba el número de orden de las umbelas, que a un incremento en el número de flores estaminadas. Como pone de manifiesto el hecho de que las diferencias en el número de flores hermafroditas entre los distintos órdenes de umbelas resultaran altamente significativas (Fig. 82; Tab. 13); mientras que el número de flores estaminadas no varió significativamente entre los tres primeros órdenes de umbelas, reduciéndose sólo significativamente en las umbelas de 4^o orden (Tab. 13).

Respecto al estudio poblacional, cabe destacar en primer lugar la gran similitud encontrada entre las dos subpoblaciones de la I. Grossa, no resultando significativas ninguna de las diferencias observadas en los distintos parámetros estudiados (n^o total de flores/umbela, n^o de flores hermafroditas, n^o de flores estaminadas y % de flores estaminadas) (Tab. 15). Cuando se compararon estas dos poblaciones con la población de la I. Foradada, los resultados mostraron una mayor semejanza entre esta última población y la subpoblación del *camino*. De hecho, las diferencias observadas entre ambas sólo resultaron significativas en las umbelas de 4^o orden (L3) (Tab. 15).

La disparidad hallada entre la población de la I. Foradada y la subpoblación de las *casernas* fue mucho más acusada. Así, las diferencias observadas en el número total de flores fueron significativas en todos los órdenes de umbelas, excepto en las umbelas centrales; resultando también significativas las diferencias encontradas en el número de flores hermafroditas en las umbelas de 2^o y 4^o; así como, las diferencias detectadas en el número de flores estaminadas en las umbelas de 4^o orden.

Tabla 15. Sumario de los estadísticos empleados en la caracterización de las diferentes poblaciones de *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*.

Tipo de umbelas		Valores estadísticos							
		Nº total de flores		Nº de flores hermafroditas		Nº de flores estaminadas		% de flores estaminadas	
		valor	P	valor	P	valor	P	valor	P
Umbelas centrales (1º orden)		H(2,19)=2,16066	0,340	H(2,19)=3,73245	0,1547	H(2,19)=0,32894	0,8483	H(2,19)=1,8447	0,3976
Umbelas laterales primarias (2º orden)		H(2,38)=9,383385	0,009	H(2,38)=7,243712	0,0267	H(2,38)=16,9571	0,0002	H(2,38)=2,3695	0,3058
L1 _{Foradada}	L1 _{Casera}	U(8,18)=19,000	0,0097	U(4,8)=21,000	0,0138	U(8,18)=35,000	n.s.		
	L1 _{Casino}	U(12,18)=64,000	n.s.	U(12,18)=81,000	n.s.	U(12,18)=65,000	n.s.		
L1 _{Casera}	L1 _{Casino}	U(8,12)=34,000	n.s.	U(8,12)=33,000	n.s.	U(8,12)=35,500	n.s.		
Umbelas laterales secundarias (3º orden)		H(2,38)=6,934574	0,031	H(2,38)=2,601216	0,2724	H(2,38)=6,21824	0,0447	H(3,38)=4,2338	0,1204
L2 _{Foradada}	L2 _{Casera}	U(8,18)=30,000	0,0589			U(4,8)=33,000	n.s.		
	L2 _{Casino}	U(12,18)=60,500	n.s.			U(12,8)=62,500	n.s.		
L2 _{Casera}	L2 _{Casino}	U(8,12)=47,000	n.s.			U(8,12)=45,000	n.s.		
Umbelas laterales terciarias (4º orden)		H(2,28)=11,0375	0,004	H(2,28)=9,65974	0,0080	H(2,38)=11,4415C	0,0033	H(2,38)=10,3060	0,0058
L3 _{Foradada}	L3 _{Casera}	U(8,12)=11,000	0,0129	U(8,12)=16,000	0,0405	U(8,12)=10,000	0,0101	U(8,12)=24,000	n.s.
	L3 _{Casino}	U(8,12)=16,000	0,0407	U(4,8)=17,500	0,0556	U(12,8)=15,000	0,0327	U(8,12)=3,000	0,0016
L3 _{Casera}	L3 _{Casino}	U(8,8)=20,000	n.s.	U(8,8)=14,500	n.s.	U(8,8)=22,000	n.s.	U(8,8)=25,000	n.s.

3.3.2. Análisis de la proporción de sexos en el conjunto del individuo

Para poder comprender mejor cuál es el balance final en la proporción de flores hermafroditas y estaminadas en el conjunto de la planta, es necesario tener en cuenta que los diferentes órdenes de umbelas contribuyen de forma muy desigual al número total de flores. Así, fueron generalmente las umbelas de 3^{er} orden (L2) las que en mayor medida contribuyeron, representando entre el 50-80% del total de las flores en el conjunto de la planta. A ésta le siguieron las umbelas de 2^o y 4^o orden (L1, L3), con aportaciones similares próximas al 15-20%. Por último, la contribución de las umbelas centrales fue prácticamente inapreciable, representado alrededor del 1% del total.

Esta desigual contribución de los diferentes órdenes de umbelas determinó que el balance final de la *sex-ratio* (hermafroditas:estaminadas) en un mismo individuo fuese aproximadamente 1:4 en las tres poblaciones estudiadas (Fig. 84).

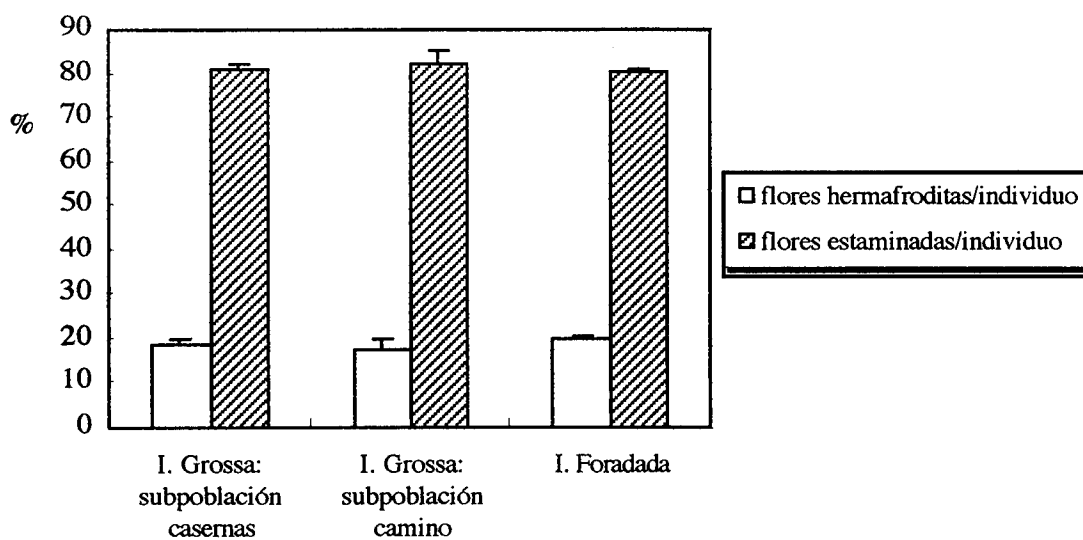


Figura 84. Proporción de sexos de las flores el conjunto de una planta en las tres poblaciones estudiadas de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

3. 4. Producción de néctar

Introducción

El néctar es una de las principales recompensas que ofrecen las flores a los polinizadores. Se trata, principalmente, de una solución de azúcares, siendo los más frecuentes la glucosa, la fructosa y la sacarosa (BAKER & BAKER, 1983a; STILES & FREEMAN, 1993). Además, pueden aparecer otros componentes pero en mucha menor proporción como aminoácidos, fenoles, lípidos, proteínas, alcaloides y antibióticos (BAKER & BAKER 1983b; BERNARDELLO *et al.*, 1994). La composición del néctar es la responsable de muchas de sus propiedades organolépticas como el olor o el sabor, que pueden ser muy importantes para atraer específicamente a los diversos grupos de insectos. En este sentido, el néctar tiene un papel esencial en las interacciones planta-polinizador, quedando reflejado dicho papel en la coevolución entre ambos grupos de organismos (BAKER & BAKER, 1975; CRUDEN *et al.*, 1983).

La producción de néctar puede sufrir pequeñas variaciones, debido tanto a factores externos como internos de la planta. Los factores extrínsecos son de carácter ambiental, como la temperatura, la radiación solar, el viento, el régimen de lluvias, la humedad atmosférica o la frecuencia de vaciado por efecto de las visitas de los insectos (FAHN, 1949; CRUDEN *et al.*, 1983; CORBET, 1990; PETANIDOU & SMETS, 1996). Los factores internos van ligados a la propia planta, pudiendo agruparse en dos grandes bloques: temporales y espaciales. Dentro de los factores temporales cabe destacar la importante incidencia de la edad de la flor sean o no dicógamas (maduración secuencial de los órganos sexuales masculinos y femeninos de la flor) sobre las pautas de producción de néctar de muchas especies (PYKE, 1978; CORBET, 1978; SOUTHWICK & SOUTHWICK, 1983; GUITIÁN *et al.*, 1995); sin embargo, carece de importancia en otras (PLEASANTS, 1983). Además, se tiene constancia de variaciones en algunas de las características de néctar (volumen, concentración) con la hora del día (BÚRQUEZ & CORBET, 1991; ORTEGA & DEVESA, 1993; PETANIDOU *et al.*, 1995) y con el momento de la floración (DAFNI, 1991; PETANIDOU & VOKOU, 1993). Respecto a los factores espaciales son destacables las diferencias encontradas en las características y volumen del néctar secretado entre individuos de una misma especie (MARDEN, 1984; REAL & RATHCKE, 1988; THOMSON *et al.*, 1989) así como entre flores de una misma

planta (FEISINGER, 1983; RATHCKE, 1992). Además, hay que tener presente que estas variables se encuentran sometidas a control genético (SEVERSON *et al.*, 1987; RATHCKE, 1992).

3.4.1. Patrones de producción de néctar en *Medicago citrina*

De la extensa gama de factores que pueden afectar a la producción de néctar, en este apartado se han abordado principalmente algunos de los incluidos dentro de los denominados “factores temporales”. Concretamente, se evaluará el efecto de la hora del día en la que se llevó a cabo la toma de muestras y la edad de la flor en la que ésta se realizó. De esta forma, podremos establecer tanto los patrones diarios de producción de néctar como el ritmo de producción de néctar a lo largo de la antesis de las flores. Además, se ha creído indispensable evaluar el efecto del proceso de *tripping* sobre la producción de néctar, dadas las importantes implicaciones que ello conlleva sobre el proceso reproductivo.

3.4.1.1. Patrones diarios de producción de néctar

Respecto al ritmo de producción de néctar a lo largo del día, cabe destacar que en ninguno de los tres días estudiados las flores vírgenes de primer día secretaron néctar durante el periodo transcurrido entre la primera toma de muestras y la del mediodía (10:00 - 14:00 h). Por ello, sólo ha sido posible comparar los resultados correspondientes a los muestreos de la mañana (10:00 h) y de la tarde (18:00 h). Dicha comparación pone de manifiesto que tanto el volumen como el contenido de azúcares del néctar extraído durante el muestreo de la mañana, fueron en todos los casos significativamente mayores que los valores obtenidos durante la tarde (Fig. 85, Tabla 16). Por el contrario, la concentración de las muestras de néctar extraídas durante la tarde fueron sensiblemente más altas que las de la mañana; sin embargo estas diferencias fueron únicamente significativas para dos de los tres días estudiados (22 y 23 de marzo) (Fig. 85, Tabla 16).

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

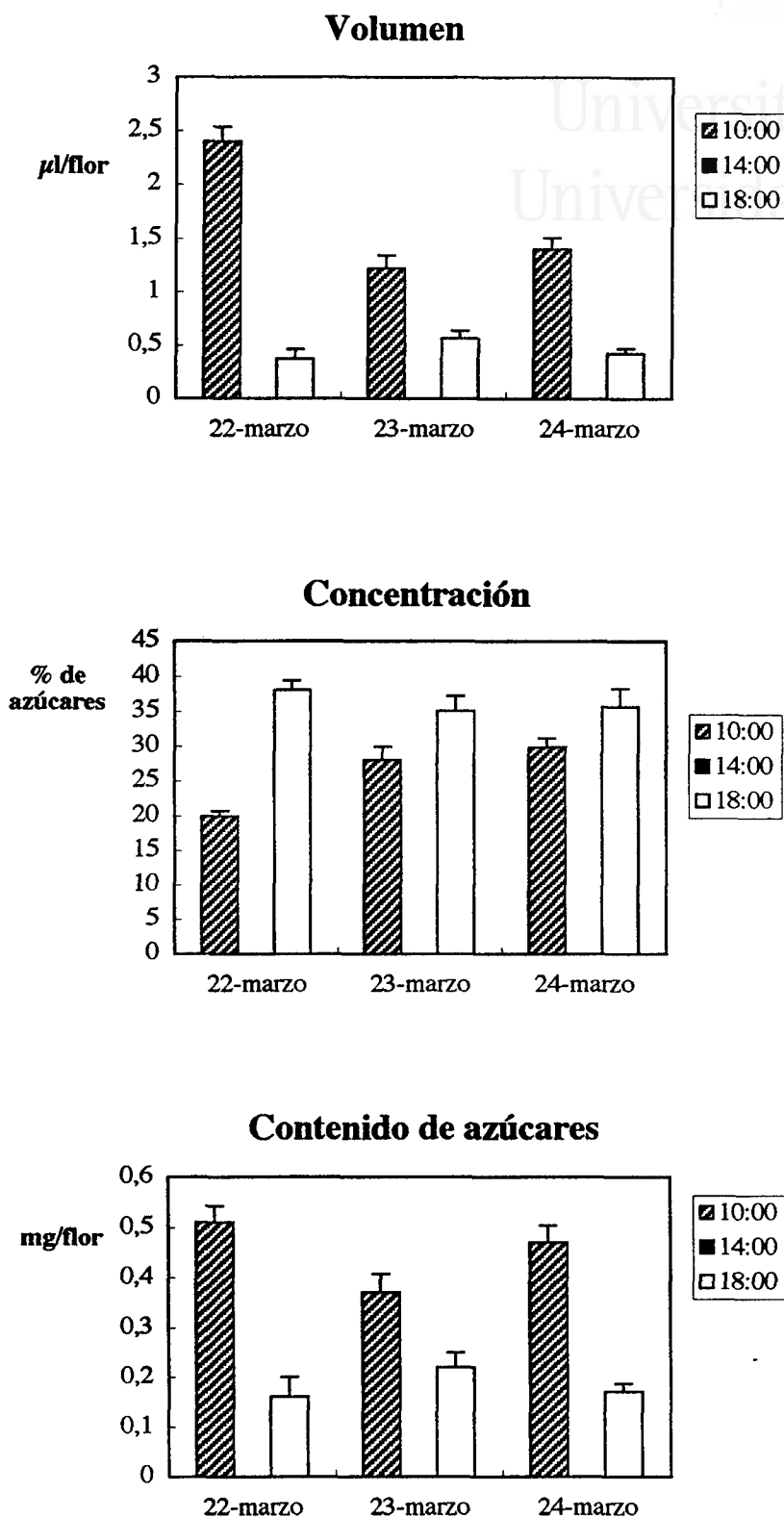


Figura 85. Patrón diario de producción de néctar en las flores de *M. citrina* durante su primer día de antesis (en términos de volumen, concentración y contenido de azúcares del néctar).

*Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares***Tabla 16.** Resumen estadístico de las diferencias en volumen, concentración y contenido de azúcares de las muestras de néctar extraídas durante el muestreo de la mañana (10:00 h) y el de la tarde (18:00 h) en *M. citrina*.

Fecha	Valores estadísticos					
	Volumen		Concentración		Contenido de azúcares	
	Valor	P	Valor	P	Valor	P
22-III-97	U[14,14]= 0,0000	0,0000	U[14,7]= 0,0000	0,0002	U[14,14]= 10,000	0,0000
23-III-97	U[14,14]= 16,000	0,0002	U[13,12]= 39,000	0,0206	U[14,14]= 37,000	0,0051
24-III-97	U[19,19]= 0,000	0,0000	U[16,14]= 72,000	0,0961	U[19,19]= 0,000	0,0000

3.4.1.2. Patrones de producción de néctar a lo largo de la anthesis de la flor

En apartados anteriores se ha puesto de manifiesto que el periodo de vida de las flores de esta especie es bastante amplio, abarcando unos 8 días. En este apartado se analiza el patrón de producción de néctar durante este periodo para poder establecer el efecto de la edad de la flor sobre la atracción que éstas ejercen sobre los insectos, considerando que el néctar constituye la principal recompensa que las flores ofrecen a los insectos.

En la tabla 17 se exponen, de forma independiente para cada uno de los dos pies de *M. citrina* sobre los que se ha centrado el estudio, los valores del volumen, concentración y contenido de azúcar del néctar secretado diariamente por flores de diferentes edades. Los resultados se han agrupado de acuerdo con el día en el que el proceso de *tripping* tuvo lugar; así el 1^{er} grupo representa los valores de las flores en las que no se ha desencadenado el proceso de *tripping*, el 2^o grupo engloba a las flores en las que el *tripping* tuvo lugar el primer día, y así sucesivamente. Por último el 7^o grupo es el resultado de la unión del 1^{er}, 4^o, 5^o y 6^o grupos, incluyendo, de este modo, tanto las flores en las que no se ha producido *tripping* como aquéllas en las que a pesar de haberse producido, éste no ha afectado significativamente a ninguno de los parámetros estudiados en relación con la producción de néctar, como se demostrará en apartados posteriores. Es precisamente este último grupo el que se ha seleccionado con el propósito de establecer el patrón de producción de néctar, con independencia del proceso de *tripping*.

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

Tabla 17. Efecto del proceso de *tripping* sobre los patrones de secreción de néctar en las flores de *M. citrina* durante el transcurso de la antesis en la planta I.

Tratamientos	Edad de la flor (días)	Valores de los parámetros del néctar estudiados (Planta I)								
		Volumen (µl)			Concentración (%)			Contenido de azúcares (mg)		
		media	SE	N	media	SE	N	media	SE	N
Flores en las que el proceso de <i>tripping</i> no se produjo (1 ^o Grupo)	1 ^{er}	2,36	0,368	70	28,9	3,26	70	0,74	0,110	70
	2 ^o	3,18	0,255	36	26,8	1,20	36	0,87	0,060	36
	3 ^{er}	2,62	0,228	25	21,6	0,78	23	0,62	0,061	25
	4 ^o	1,57	0,488	11	20,8	1,58	6	0,35	0,108	11
	5 ^o	0,34	0,234	5	21,9	4,13	2	0,09	0,066	5
	6 ^o	1,15	0,316	6	26,7	0,97	5	0,35	0,100	6
	7 ^o	0,00	-	4	-	-	-	0,00	-	4
Flores a las que se provocó el proceso de <i>tripping</i> en el 1 ^o día de la antesis (2 ^o Grupo)	2 ^o	1,83	0,213	17	24,7	1,08	16	0,48	0,050	17
	3 ^{er}	0,53	0,265	15	19,3	1,49	4	0,11	0,060	15
	4 ^o	0,15	0,103	14	18,3	2,75	2	0,03	0,021	14
	5 ^o	0,00	-	8	-	-	-	0,00	-	8
	6 ^o	0,00	-	2	-	-	-	0,00	-	2
	7 ^o	0,00	-	6	-	-	-	0,00	-	6
Flores a las que se provocó el proceso de <i>tripping</i> en el 2 ^o día de la antesis (3 ^o Grupo)	3 ^{er}	2,62	0,313	11	23,5	1,30	11	0,68	0,098	11
	4 ^o	0,96	0,414	13	24,5	1,52	5	0,26	0,109	13
	5 ^o	0,45	0,206	10	16,8	0,51	4	0,08	0,036	10
	6 ^o	0,00	-	4	-	-	-	0,00	-	4
	7 ^o	0,00	-	3	-	-	-	0,00	-	3
Flores a las que se provocó el proceso de <i>tripping</i> en el 3 ^o día de la antesis (4 ^o Grupo)	4 ^o	1,07	0,544	5	18,5	2,50	3	0,20	0,095	5
	5 ^o	1,84	0,318	3	22,5	2,78	3	0,47	0,123	3
	6 ^o	0,20	0,203	5	-	-	-	0,04	0,042	5
	7 ^o	0,00	-	6	-	-	-	0,00	-	6
Flores a las que se provocó el proceso de <i>tripping</i> en el 4 ^o día de la antesis (5 ^o Grupo)	5 ^o	0,00	-	1	-	-	-	0,00	-	1
	6 ^o	1,31	-	1	-	-	-	0,30	-	1
	7 ^o	0,00	-	2	-	-	-	0,00	-	2
Flores a las que se provocó el proceso de <i>tripping</i> en el 5 ^o día de la antesis (6 ^o Grupo)	6 ^o	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	7 ^o	1,02	-	1	18,0	-	1	0,20	-	1
Flores en las que el proceso de <i>tripping</i> no ha tenido lugar o bien este se ha producido del 3 ^o día de la antesis en adelante (7 ^o Grupo)	1 ^{er}	2,36	0,368	70	28,9	3,26	70	0,74	0,110	70
	2 ^o	3,18	0,255	36	26,8	1,20	36	0,87	0,060	36
	3 ^{er}	2,62	0,228	25	21,6	0,78	23	0,62	0,061	25
	4 ^o	1,41	0,371	16	20,0	1,31	9	0,30	0,080	16
	5 ^o	0,80	0,303	9	22,3	2,01	5	0,21	0,083	9
	6 ^o	0,77	0,224	12	24,8	1,43	7	0,22	0,067	12
	7 ^o	0,07	0,068	15	18,0	-	1	0,01	0,013	15

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

Tabla 17 (continuación). Efecto del proceso de *tripping* sobre los patrones de secreción de néctar de las flores en *M. citrina* durante el transcurso de la antesis en la planta II.

Tratamientos	Edad de la flor (días)	Valores de los parámetros del néctar estudiados (Planta II)								
		Volumen (μ l)			Concentración (%)			Contenido de azúcares (mg)		
		media	SE	N	media	SE	N	media	SE	N
Flores en las que el proceso de <i>tripping</i> no se produjo (1 ^{er} Grupo)	1 ^{er}	1,50	0,110	51	33,6	0,94	46	0,56	0,040	51
	2 ^o	2,77	0,222	28	29,7	0,90	28	0,90	0,064	28
	3 ^{er}	2,31	0,248	19	30,9	1,38	19	0,78	0,059	19
	4 ^o	1,36	0,290	12	28,9	1,79	10	0,45	0,114	12
	5 ^o	0,83	0,560	4	29,8	8,75	2	0,24	0,141	4
	6 ^o	0,00	-	1	-	-	-	0,00	-	1
	7 ^o	0,00	-	2	-	-	-	0,00	-	2
Flores a las que se provocó el proceso de <i>tripping</i> en el 1 ^{er} día de la antesis (2 ^o Grupo)	2 ^o	0,88	0,187	11	32,6	1,87	8	0,35	0,078	11
	3 ^{er}	0,29	0,125	11	33,6	4,00	4	0,11	0,051	11
	4 ^o	0,00	-	6	-	-	-	0,00	-	6
	5 ^o	0,00	-	3	-	-	-	0,00	-	3
	6 ^o	0,00	-	5	-	-	-	0,00	-	5
	7 ^o	0,00	-	1	-	-	-	0,00	-	1
Flores a las que se provocó el proceso de <i>tripping</i> en el 2 ^o día de la antesis (3 ^{er} Grupo)	3 ^{er}	1,71	0,255	12	31,2	1,27	11	0,60	0,089	12
	4 ^o	0,51	0,272	8	28,0	3,50	3	0,17	0,103	8
	5 ^o	0,00	-	5	-	-	-	0,00	-	5
	6 ^o	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	7 ^o	0,00	-	4	-	-	-	0,00	-	4
Flores a las que se provocó el proceso de <i>tripping</i> en el 3 ^{er} día de la antesis (4 ^o Grupo)	4 ^o	1,19	0,259	3	30,8	2,64	3	0,40	0,077	3
	5 ^o	0,59	-	1	38,5	-	1	0,27	-	1
	6 ^o	0,00	-	2	-	-	-	0,00	-	2
	7 ^o	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Flores a las que se provocó el proceso de <i>tripping</i> en el 4 ^o día de la antesis (5 ^o Grupo)	5 ^o	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	6 ^o	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	7 ^o	0,00	-	3	-	-	-	0,00	-	3
Flores a las que se provocó el proceso de <i>tripping</i> en el 5 ^o día de la antesis (6 ^o Grupo)	6 ^o	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	7 ^o	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Flores en las que el proceso de <i>tripping</i> no ha tenido lugar o bien este se ha producido del 3 ^{er} día de la antesis en adelante (7 ^o Grupo)	1 ^{er}	1,50	0,110	51	33,6	0,94	46	0,56	0,040	51
	2 ^o	2,77	0,222	28	29,7	0,90	28	0,90	0,064	28
	3 ^{er}	2,31	0,248	19	30,9	1,38	19	0,78	0,059	19
	4 ^o	1,33	0,235	15	29,4	1,47	13	0,44	0,092	15
	5 ^o	0,78	0,437	5	32,7	5,83	3	0,25	0,109	5
	6 ^o	0,00	-	3	-	-	-	0,00	-	3
	7 ^o	0,00	-	5	-	-	-	0,00	-	5

Los resultados obtenidos muestran que las flores de *M. citrina* secretan néctar durante la práctica totalidad del periodo de antesis. No obstante, es durante los tres primeros días de antesis cuando las flores producen los volúmenes más altos de néctar y el contenido en azúcares de éste es mayor; concretamente es en el 2º día de antesis cuando se alcanzan los valores más elevados. Del 4º día en adelante se produce una disminución considerable en la producción de néctar, que afecta tanto al volumen como a su contenido de azúcares (Tab. 17, Tab. 18). Como se puede observar en la figura 86, este patrón de producción de néctar, aplicable tanto al volumen de néctar producido como a su contenido de azúcares, se repite de forma muy similar en los dos pies estudiados. En cuanto a la concentración del néctar los resultados manifiestan claramente que ésta no se ve influenciada por la edad de la flor (Tab. 17, Tab. 18).

3.4.1.3. Efecto del proceso de *tripping* sobre los patrones de secreción de néctar

El efecto del proceso de *tripping* sobre la producción de néctar a lo largo del periodo de antesis de la flor se muestra en la tabla 17 (en términos tanto de volumen, concentración y contenido de azúcares). Una primera aproximación a los resultados revela que una vez desencadenado el proceso de *tripping* se produce una notoria reducción en la producción de néctar durante los días siguientes. Con el fin de poder evaluar en qué medida este comportamiento es aplicable con independencia de la edad de la flor en la que el *tripping* ha tenido lugar, ha sido necesario determinar si las diferencias en el volumen, concentración y contenido de azúcares del néctar secretado en los días siguientes al desencadenamiento del proceso de *tripping*, difieren significativamente de los valores que para esos parámetros han sido obtenidos en flores de las mismas edades cuya columna estaminal no ha sido liberada del interior de la quilla durante la antesis. Para ello, se han contrastado de forma independiente los valores de volumen, concentración y contenido de azúcares obtenidos en los tres primeros grupos establecidos, en relación con la edad en la que el proceso de *tripping* fue provocado (2º, 3º y 4º grupos) con los valores del 1º grupo (Tab. 19). No se han incluido en esta comparación los grupos 5º y 6º dado el reducido número de muestras presentes en cada uno de ellos.

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

Tabla 18. Sumario de los estadísticos empleados con el fin de determinar el efecto de la edad de la flor sobre la producción de néctar de las flores de *M. citrina*.

Edad de la flor (días)	Valores estadísticos					
	Volumen		Concentración		Contenido de azúcares	
	valor	P	valor	P	valor	P
Planta I						
	H(6,184)=76.347	0,0000	H(6,151)=39.12898	0,0000	H(6,157)=45.882	0,0000
1 ^ª 2 ^º	U(70,36)=886.500	n.s.	U(70,36)=976.500	n.s.	U(70,36)=989.500	n.s.
3 ^ª	U(70,25)=677.000	n.s.	U(70,23)=268.500	0,0000	U(70,25)=662.500	n.s.
4 ^º	U(70,16)=350.000	n.s.	U(70,9)=69.000	0,0031	U(70,16)=168.000	0,0003
5 ^º	U(70,10)=69.000	0,0009	U(70,5)=73.500	n.s.	U(70,8)=79.000	0,0020
6 ^º	U(70,12)=69.500	0,0009	U(70,7)=160.000	n.s.	U(70,12)=52.000	0,0000
7 ^º	U(70,15)=4.000	0,0000	U(70,1)=0.000	n.s.	U(70,15)=0.000	0,0000
2 ^º 3 ^º	U(36,25)=379.500	n.s.	U(36,23)=203.500	0,0222	U(36,25)=273.000	n.s.
3 ^ª	U(36,16)=121.000	0,0192	U(36,9)=51.000	0,0340	U(36,16)=65.000	0,0002
5 ^º	U(36,10)=27.000	0,0010	U(36,5)=60.000	n.s.	U(36,8)=17.000	0,0023
6 ^º	U(36,12)=28.500	0,0002	U(36,7)=119.500	n.s.	U(36,12)=21.000	0,0000
7 ^º	U(36,15)=2.500	0,0000	U(36,1)=0.0000	n.s.	U(36,15)=0.000	0,0000
3 ^ª 4 ^º	U(25,16)=105.500	n.s.	U(23,9)=77.000	n.s.	U(25,16)=95.000	n.s.
5 ^º	U(25,10)=26.500	0,0063	U(23,5)=51.500	n.s.	U(25,8)=36.000	n.s.
6 ^º	U(25,12)=29.500	0,0018	U(23,7)=41.500	n.s.	U(25,12)=48.000	0,0189
7 ^º	U(25,15)=16.500	0,0000	U(23,1)=0.000	n.s.	U(25,15)=16.000	0,0000
4 ^º 5 ^º	U(16,10)=59.000	n.s.	U(9,5)=17.000	n.s.	U(16,8)=59.500	n.s.
6 ^º	U(16,12)=74.500	n.s.	U(9,7)=13.000	n.s.	U(16,12)=88.500	n.s.
7 ^º	U(16,15)=57.000	0,0569	U(9,1)=0.000	n.s.	U(16,15)=57.000	0,0569
5 ^º 6 ^º	U(10,12)=56.000	n.s.	U(5,7)=10.000	n.s.	U(8,12)=44.500	n.s.
7 ^º	U(10,15)=41.000	n.s.	U(5,1)=0.000	n.s.	U(8,15)=25.000	n.s.
6 ^º 7 ^º	U(12,15)=42.500	n.s.	U(7,1)=0.000	n.s.	U(12,15)=40.000	0,0527
Planta II						
	H(6,126)=47.906	0,0000	H(4,109)=9.1808	0,0568	H(4,118)=48.890	0,0000
1 ^ª 2 ^º	U(51,28)=278.000	0,0000			U(51,28)=309.000	0,0006
3 ^ª	U(51,19)=273.500	n.s.			U(51,19)=280.500	n.s.
4 ^º	U(51,15)=324.000	n.s.			U(51,15)=260.000	n.s.
5 ^º	U(51,5)=68.500	n.s.			U(51,5)=49.000	n.s.
6 ^º	U(51,3)=7.500	n.s.			U(51,3)=7.500	n.s.
7 ^º	U(51,5)=12.500	0,0190			U(51,5)=12.500	0,0194
2 ^º 3 ^º	U(28,19)=185.500	n.s.			U(28,19)=191.000	n.s.
4 ^º	U(28,15)=70.500	0,0078			U(28,15)=70.000	0,0076
5 ^º	U(28,5)=14.500	n.s.			U(28,5)=9.000	0,0460
6 ^º	U(28,3)=0.000	n.s.			U(28,3)=0.000	n.s.
7 ^º	U(28,5)=0.000	0,0088			U(28,5)=0.000	0,0090
3 ^ª 4 ^º	U(19,15)=60.000	n.s.			U(19,15)=53.500	0,0424
5 ^º	U(19,5)=11.500	n.s.			U(19,5)=7.000	n.s.
6 ^º	U(19,3)=0.000	n.s.			U(19,3)=0.000	n.s.
7 ^º	U(19,5)=0.000	0,0144			U(19,5)=0.000	0,0146
4 ^º 5 ^º	U(15,5)=22.500	n.s.			U(15,5)=27.000	n.s.
6 ^º	U(15,3)=3.000	n.s.			U(15,3)=3.000	n.s.
7 ^º	U(15,5)=5.000	n.s.			U(15,5)=5.000	n.s.
5 ^º 6 ^º	U(5,3)=3.000	n.s.			U(5,3)=3.000	n.s.
7 ^º	U(5,5)=5.000	n.s.			U(5,5)=5.000	n.s.
6 ^º 7 ^º	U(7,3)=7.500	n.s.			U(3,5)=7.500	n.s.

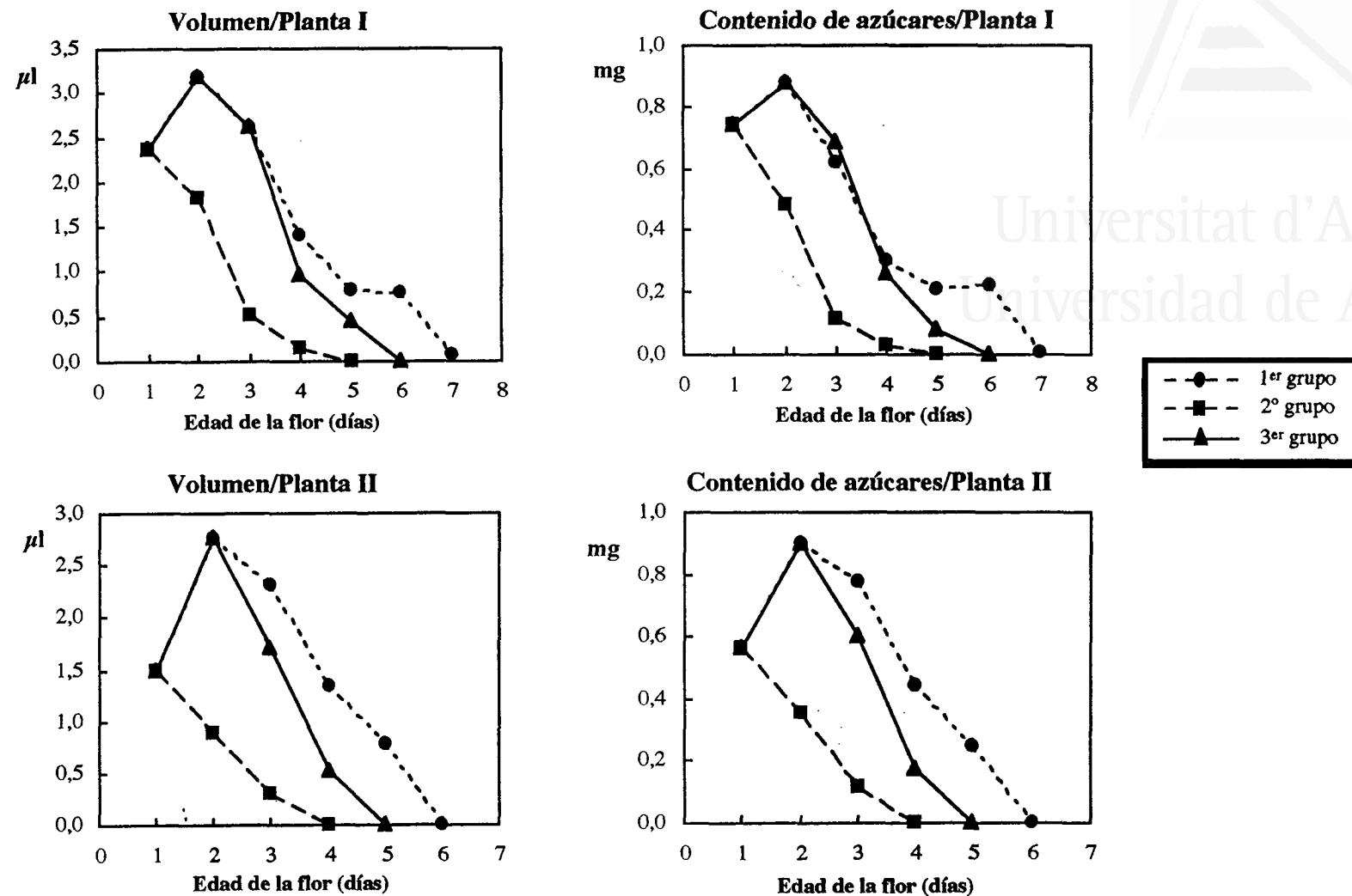


Figura 86. Efecto del proceso de *tripping* sobre el patrón de producción de néctar a lo largo del periodo de antesis de las flores. El 1^{er} grupo representa las flores que no han sufrido el proceso de *tripping* o bien en las que éste ha tenido lugar a partir de 3^{er} día de antesis de la flor; el 2^o y 3^{er} grupos muestran el patrón de producción de néctar de las flores en las que la columna estaminal ha sido liberada del interior de la quilla durante el 1^{er} y 2^o día de la antesis, respectivamente.

Tabla 19: Sumario de los análisis estadísticos aplicados a las diferencias detectadas en el volumen, concentración y contenido de azúcares del néctar producido por flores de *M. citrina* que no han sufrido el proceso de *tripping*, en contraposición a aquéllas en las que este proceso sí ha tenido lugar.

Planta	Grupos comparados frente a las flores que no sufrieron <i>tripping</i>	Edad de la flor (días)	Valores estadísticos					
			Volumen		Concentración		Contenido de azúcares	
			Valor	P	Valor	P	Valor	P
Planta I	flores en las que el proceso de <i>tripping</i> tuvo lugar durante 1 ^{er} día de la antesis (2 ^o Grupo)	2 ^o	U(36,17)=144.000	0,0020	U(36,16)=262.500	n.s.	U(36,17)=95.500	0,0001
		3 ^{er}	U(25,15)=43.000	0,0000	U(23,4)=30.500	n.s.	U(25,15)=43.000	0,0000
		4 ^o	U(11,14)=40.000	0,0145	U(6,2)=4.500	n.s.	U(11,14)=40.000	0,0145
		5 ^o	U(5,8)=12.000	0,0626			U(5,8)=12.000	0,0626
		6 ^o	U(6,2)=1.000	n.s.			U(6,2)=1.000	n.s.
	flores en las que el proceso de <i>tripping</i> tuvo lugar durante 2 ^o día de la antesis (3 ^{er} Grupo)	3 ^{er}	U(25,11)=129.000	n.s.	U(23,11)=94.500	n.s.	U(25,11)=136.500	n.s.
		4 ^o	U(11,13)=58.000	n.s.	U(6,5)=4.500	0,0541	U(11,13)=60.000	n.s.
		5 ^o	U(5,10)=24.000	n.s.	U(2,4)=0.500	n.s.	U(5,10)=25.000	n.s.
		6 ^o	U(6,4)=2.000	0,0225			U(6,4)=2.000	0,0225
	flores en las que el proceso de <i>tripping</i> tuvo lugar durante 3 ^{er} día de la antesis (4 ^o Grupo)	4 ^o	U(11,5)=39.000	n.s.	U(6,3)=9.000	n.s.	U(11,5)=21.000	n.s.
		5 ^o	U(5,3)=0.000	0,0220	U(2,3)=2.500	n.s.	U(5,3)=1.000	0,0471
		6 ^o	U(6,5)=5.000	0,0549	U(5,1)=0.000	n.s.	U(6,5)=5.000	0,0549
Planta II	flores en las que el proceso de <i>tripping</i> tuvo lugar durante 1 ^{er} día de la antesis (2 ^o Grupo)	2 ^o	U(28,11)=30.000	0,0001	U(28,8)=62.000	0,0568	U(28,11)=30.000	0,0001
		3 ^{er}	U(19,11)=0.500	0,0000	U(19,4)=34.000	n.s.	U(19,11)=3.000	0,0000
		4 ^o	U(12,6)=6.000	0,0032			U(12,6)=6.000	0,0033
		5 ^o	U(4,3)=3.000	n.s.			U(4,3)=3.000	n.s.
	flores en las que el proceso de <i>tripping</i> tuvo lugar durante 2 ^o día de la antesis (3 ^{er} Grupo)	3 ^{er}	U(19,12)=78.500	n.s.	U(19,11)=96.000	n.s.	U(19,12)=80.000	n.s.
		4 ^o	U(12,8)=23.000	0,0481	U(10,3)=12.500	n.s.	U(12,8)=24.000	0,0584
		5 ^o	U(4,5)=5.000	n.s.			U(4,5)=5.000	n.s.
	flores en las que el proceso de <i>tripping</i> tuvo lugar durante 3 ^{er} día de la antesis (4 ^o Grupo)	4 ^o	U(12,3)=17.500	n.s.	U(10,3)=10.500	n.s.	U(12,3)=16.000	n.s.
		5 ^o	U(4,1)=0.000	n.s.	U(2,1)=0.000	n.s.	U(4,1)=0.000	n.s.

Estos análisis ponen de manifiesto que en los dos individuos estudiados efectivamente se produce un acusado descenso tanto en el volumen como en el contenido de azúcares del néctar producido en los días siguientes al desencadenamiento del proceso de *tripping*, cuando éste tiene lugar durante el primer día de la antesis de la flor. Por el contrario, el proceso de *tripping* parece no afectar a la producción de néctar (volumen y contenido de azúcares) cuando la liberación de la columna estaminal se produce durante el segundo o tercer día de antesis. No obstante, el único parámetro que en ningún modo se ha visto condicionado por el proceso *tripping* ha sido la concentración de azúcares del néctar.

En la figura 86 se representa la producción de néctar a lo largo del periodo de antesis de flores en las que el proceso de *tripping* tuvo lugar durante el primer y segundo día de antesis (2^o y 3^{er} grupos), junto con el patrón de producción de néctar de las flores en las que la columna estaminal no fue liberada del interior de la quilla (1^{er} grupo). A este último grupo, como ya se indicó en secciones anteriores, se han sumado los resultados de las flores en las que el proceso se desencadenó del tercer día de antesis en adelante, puesto que, como se ha puesto de manifiesto es este apartado, en tales casos el proceso de *tripping* no incide sobre ninguno de los parámetros estudiados respecto a la producción de néctar.

Además, el número de días que las flores secretan néctar también está condicionado por el proceso de *tripping*. Así, cuando la liberación de la columna estaminal ocurre durante el primer día de antesis se produce una reducción significativa en el número de días que las flores continúan secretando néctar en comparación con las flores en las que este proceso no ha tenido lugar (Fig. 87; Tab. 20). Esta misma reducción se ha observado cuando el proceso de *tripping* se desencadena durante el segundo día de antesis; pero, en este caso, estas diferencias únicamente han sido significativas para uno de los dos individuos estudiados (Fig. 87; Tab. 20).

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

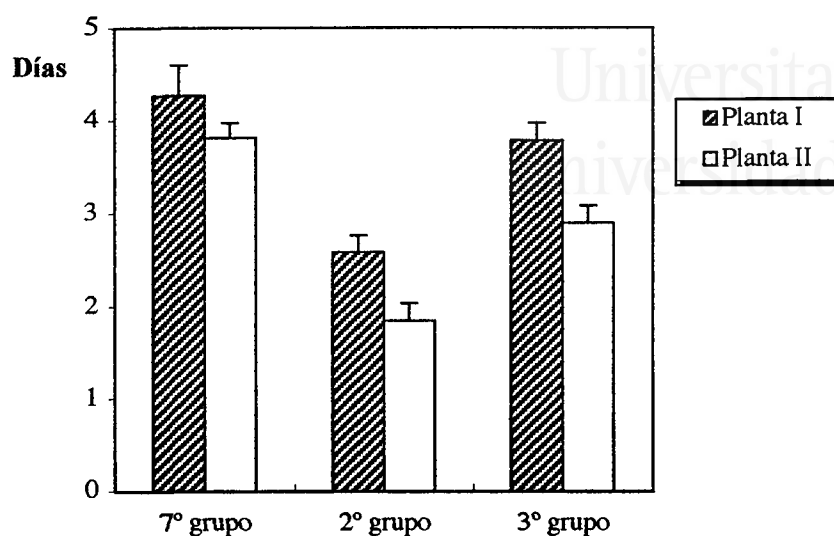


Figura 87. Efecto del proceso de tripping sobre el número de días que las flores de *M. citrina* producen néctar. El 7º grupo representa las flores que no han sufrido el proceso de tripping o bien en las que éste ha tenido lugar a partir de 3º día de antesis de la flor; el 2º y 3º grupos muestran el patrón de producción de néctar de las flores en las que la columna estaminal ha sido liberada del interior de la quilla durante el 1º y 2º día de antesis respectivamente.

Tabla 20. Sumario de los estadísticos aplicados en la evaluación del efecto del proceso de *tripping* sobre el número de días de producción de néctar de la flores de 1º día en *M. citrina*.

Planta	Grupos comparados frente a las flores que no sufrieron <i>tripping</i>	Valores estadísticos	
		Nº de días	
		Valor	P
Planta I	flores en las que el proceso de <i>tripping</i> tuvo lugar durante 1º día de la antesis	U(15,24)=49.000	0,0001
	flores en las que el proceso de <i>tripping</i> tuvo lugar durante 2º día de la antesis	U(15,18)=109.000	0,3208
Planta II	flores en las que el proceso de <i>tripping</i> tuvo lugar durante 1º día de la antesis	U(21,13)=8.000	0,0000
	flores en las que el proceso de <i>tripping</i> tuvo lugar durante 2º día de la antesis	U(21,19)=90.000	0,0015

3.4.2. Patrones de producción de néctar en *D. gingidium* subsp. *commutatus*

Como ya se ha comentado en apartados anteriores, los estudios sobre la producción de néctar en esta especie fueron únicamente de carácter cualitativo. Estos estudios se centraron en el ritmo de producción de néctar a lo largo de la antesis de la flor, prestando un especial interés a las variaciones en dicha producción en función de la fase sexual de la flor.

3.4.2.1. Patrones de producción de néctar a lo largo de la antesis floral

Las observaciones realizadas ponen de manifiesto que las flores de esta especie inician la secreción de néctar una vez que los pétalos, que cubren en su totalidad el estilopodio durante el estadio de botón floral, comienzan su expansión ($1,7 \pm 0,16$ días después del inicio de la antesis), permitiendo así, la libre exposición del néctar a los insectos. Las cantidades de néctar más importantes son secretadas durante el segundo y tercer día después del inicio de la antesis, coincidiendo, por tanto, con la fase masculina de la flor. No obstante, la secreción de néctar continúa, pero en mucha menor cantidad, durante los 3-4 días siguientes, cesando dicha producción antes del inicio de la fase femenina de la flor. A pesar de que deja de producirse el néctar, es importante destacar, que la extremada viscosidad de éste imposibilita tanto su evaporación como su reabsorción, por lo que queda expuesto como una fina capa pegajosa durante al menos 4-5 días más, en función de las visitas de los insectos. En el caso de las flores estaminadas el patrón de producción de néctar es semejante. Finalmente, podemos concluir que tanto el polen como el néctar de las flores de *D. gingidium* subsp. *commutatus* son ofrecidos a los insectos, principalmente durante la fase masculina de éstas. Tal comportamiento, poco viable desde el punto de vista de una flor individual, resulta adaptativo en el conjunto de la umbela, ya que las recompensas florales de los insectos son ofrecidas secuencialmente por las diferentes flores que forman parte de ella, asegurándose de este modo las visitas de los insectos polinizadores a la umbela a lo largo de toda su antesis. Este patrón de producción de néctar es similar en todos los órdenes de umbelas.

3.5. Receptividad del estigma

3.5.1. El caso de *Medicago citrina*

Introducción

Los mecanismos de polinización de la mayor parte de las papilionáceas requieren que el estigma permanezca recluido en el interior de la quilla hasta que se desencadena el proceso de *tripping*. Es justo en ese momento cuando la columna estaminal, y con ella el estigma, sale disparada del interior de la quilla y golpea contra el tegumento del insecto, pudiendo producirse la deposición de los granos de polen sobre la superficie del estigma. Por tanto, es en ese instante cuando el estigma debe de ser receptivo para poder garantizarse la polinización cruzada o bien la autopolinización. No obstante, el estigma puede ser receptivo con anterioridad al desencadenamiento del proceso de *tripping*, como ocurre en algunas leguminosas de los géneros *Ornithopus* (WOJCIECHOWUSKA, 1972), *Hippocrepis* (DOMÍNGUEZ & GIBBS, 1975), *Scorpiurus* (DOMÍNGUEZ & GALIANO, 1974), entre otros; siendo en este caso la polinización completamente independiente al proceso de *tripping*. En consecuencia, en las especies de leguminosas en las que el proceso de *tripping* tiene un papel crucial en la polinización deben existir una serie de dispositivos que impidan que la polinización se produzca con independencia de este proceso. Así, en las especies que como *M. citrina* presentan un estigma de tipo húmedo, caracterizado por la presencia de pequeñas papilas que producen un exudado copioso que es retenido debajo de la cutícula estigmática, esta cutícula es la que podría actuar como barrera frente a la acción del propio polen (SHIVANNA & OWENS, 1989). Es durante el proceso de *tripping*, justamente en el momento en que la superficie del estigma golpea contra el tegumento del insecto o sobre la superficie del estandarte, cuando se produce la ruptura de la membrana estigmática produciéndose la liberación de una serie de sustancias que parecen desempeñar un papel determinante en la adherencia y germinación de los granos de polen sobre la superficie del estigma. Este fenómeno se ha puesto de manifiesto en *Vicia villosa* Roth (MLYNIEC & WOTYTOWSKY, 1962), *Vicia faba* L. (HOLDEN & BOND, 1960), *Crotalaria juncea* L. (FREE, 1993) y *Medicago sativa* L. (AMSTRONG & WHITE, 1935), entre otras especies.

Este último mecanismo es el que parece operar también en el caso de *M. citrina*, ya que como se ha indicado anteriormente, en ningún caso las flores en las que no tuvo lugar el proceso de *tripping* dieron lugar a frutos a pesar de tratarse de una especie autocompatible. Por consiguiente, la polinización en esta especie debe ser completamente dependiente del proceso de *tripping*.

Como consecuencia, uno de los factores que puede incidir más directamente sobre la receptividad del estigma, y que por tanto se ha considerado conveniente analizar, es la edad de la flor en la que se produce el proceso de *tripping*. Además, dado que este proceso puede desencadenarse con una cierta frecuencia sin la intervención de los insectos, se ha decidido estudiar la evolución de la receptividad del estigma una vez queda liberado del interior de la quilla. El propósito de estos últimos estudios es determinar en qué medida las visitas de los insectos, que se produzcan con posterioridad al desencadenamiento del proceso de *tripping*, pueden contribuir a la polinización.

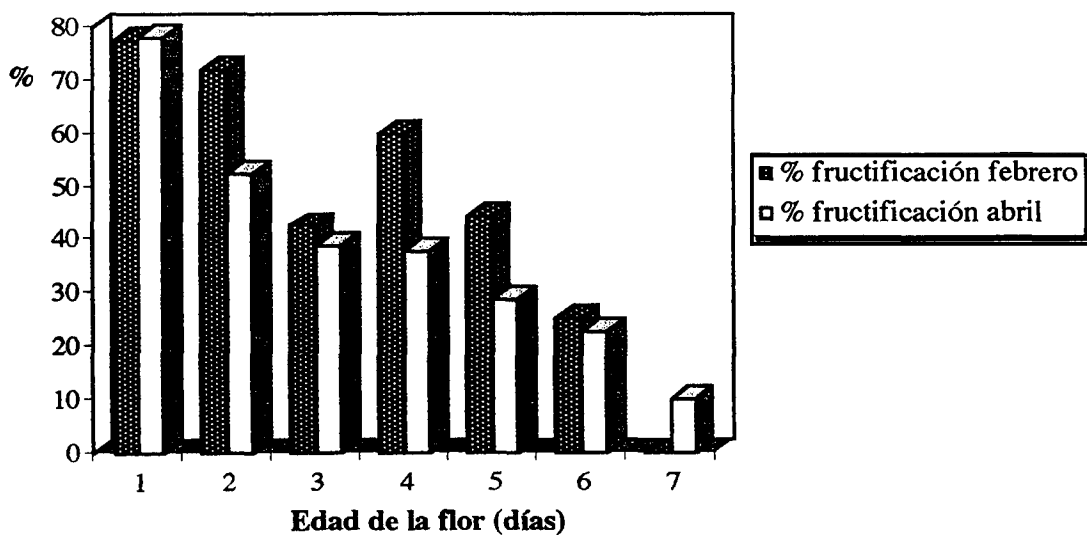


Figura 88. Análisis de la evolución de la receptividad del estigma a través de los porcentajes de fructificación obtenidos tras polinizar flores de diferentes edades en *M. citrina*.

3.5.1.1. Efecto de la edad de la flor sobre la receptividad del estigma

Los porcentajes de fructificación obtenidos en febrero y abril muestran cómo la receptividad del estigma decrece conforme avanza la edad de la flor (Fig. 88). Así, las tasas más altas de receptividad, inferidas en función del porcentaje de fructificación, correspondieron a las flores polinizadas durante el primer día de antesis. Sin embargo, aunque este patrón se observó tanto en el mes de febrero como en el de abril, las diferencias fueron únicamente significativas en este último mes, en términos tanto del peso de los frutos como del número y peso de las semillas por fruto (Fig. 86; Tab. 21). Por el contrario, cuando se polinizaron las flores del 2º día de antesis en adelante las diferencias observadas en la receptividad del estigma no fueron significativas en ninguno de los dos meses en los que se llevó a cabo el tratamiento (Fig. 89; Tab. 21). Por tanto, aunque la receptividad del estigma está fuertemente influenciada por la edad de la flor, alcanzando su cota máxima durante el 1^{er} día de antesis, el estigma puede continuar receptivo, aunque a unos niveles más bajos, a lo largo de la práctica totalidad del periodo de antesis floral.

Hasta ahora los análisis realizados se han centrado en evaluar el efecto de la edad de la flor sobre la receptividad del estigma a nivel de producción, pero sin precisar su posible incidencia sobre la calidad de los frutos obtenidos. Con este fin, se repitieron los análisis anteriores con la única salvedad de que, en vez de utilizarse como tamaño de muestra el número de flores tratadas en cada clase de edad, se empleó el número total de frutos producidos en cada una de ellas (Fig. 90). Los resultados así obtenidos, tanto en el mes de febrero como en el de abril, demuestran que la edad en la que se lleva a cabo la polinización no afecta a ninguna de las tres variables estudiadas en relación con la calidad de los frutos (Tab. 22).

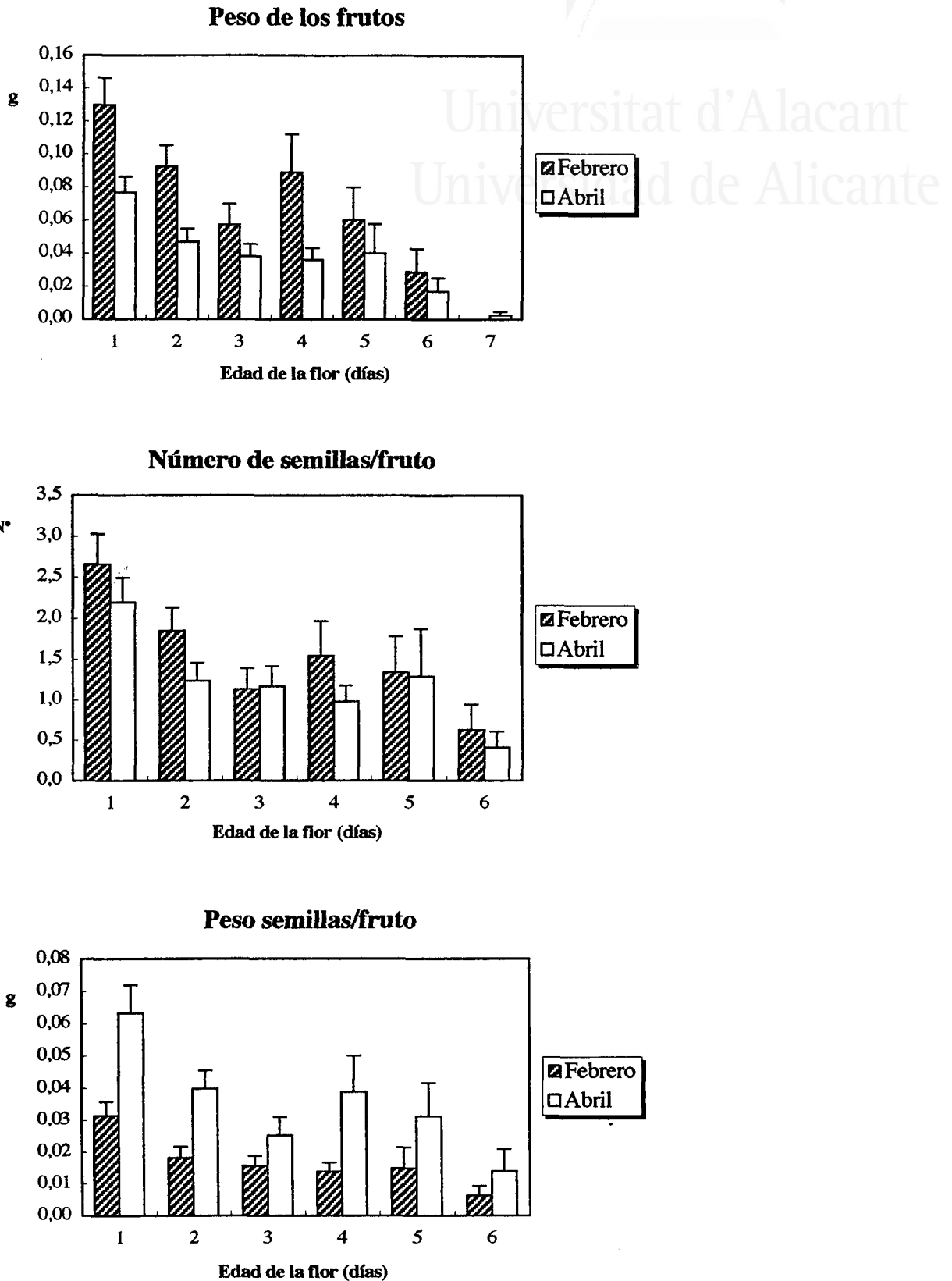


Figura 89. Evaluación en *M. citrina* del efecto de la edad de la flor sobre la receptividad del estigma en términos de producción (peso de frutos, número y peso de semillas por fruto) en los meses de febrero y abril.

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

Tabla 21. Resumen de los valores estadísticos obtenidos en el análisis del efecto de la edad de la flor sobre la receptividad del estigma en términos de producción, en *M. citrina*.

Edad de la flor (días)	Valores estadísticos						
	Peso de los frutos		Número de semillas/fruto		Peso de semillas/fruto		
	valor	P	valor	P	valor	P	
Febrero							
	H[5,152]=21.87157	0.0006	H[5,152]=20.3815	0.0011	H[5,152]=21.4544	0.0007	
1 ^{er}	2 ^o	U[31,32]=361.500	n.s.	U[31,32]=380.000	n.s.	U[31,32]=348.000	n.s.
	3 ^{er}	U[31,40]=340.500	0,0113	U[31,40]=343.000	0,0114	U[31,40]=329.000	0,0064
	4 ^o	U[31,15]=172.000	n.s.	U[31,15]=158.500	n.s.	U[31,15]=164.500	n.s.
	5 ^o	U[31,18]=157.000	n.s.	U[31,18]=171.500	n.s.	U[31,18]=168.500	n.s.
	6 ^o	U[31,16]=95.000	0,0057	U[31,16]=101.500	0,0092	U[31,16]=101.000	0,0096
2 ^o	3 ^{er}	U[32,40]=465.500	n.s.	U[32,40]=455.500	n.s.	U[32,40]=457.500	n.s.
	4 ^o	U[32,15]=228.000	n.s.	U[32,15]=215.500	n.s.	U[32,15]=218.500	n.s.
	5 ^o	U[32,18]=207.000	n.s.	U[32,18]=222.000	n.s.	U[32,18]=217.000	n.s.
	6 ^o	U[32,16]=130.000	0,0600	U[32,16]=136.000	n.s.	U[32,16]=141.000	n.s.
3 ^{er}	4 ^o	U[40,15]=241.000	n.s.	U[40,15]=246.500	n.s.	U[40,15]=236.000	n.s.
	5 ^o	U[40,18]=351.000	n.s.	U[40,18]=342.000	n.s.	U[40,18]=340.000	n.s.
	6 ^o	U[40,16]=255.000	n.s.	U[40,16]=267.500	n.s.	U[40,16]=267.000	n.s.
4 ^o	5 ^o	U[15,18]=109.000	n.s.	U[15,18]=117.500	n.s.	U[15,18]=116.000	n.s.
	6 ^o	U[15,16]=73.000	n.s.	U[15,16]=77.500	n.s.	U[15,16]=76.000	n.s.
5 ^o	6 ^o	U[18,16]=114.000	n.s.	U[18,16]=114.000	n.s.	U[18,16]=114.000	n.s.
Abril							
	H[6,237]=30.74847	0,0000	H[6,237]=29.3643	0,0001	H[6,237]=32.1683	0,0000	
1 ^{er}	2 ^o	U[45,44]=699.500	n.s.	U[45,44]=707.000	0,0166	U[45,44]=706.000	n.s.
	3 ^{er}	U[45,49]=658.000	0,0097	U[45,49]=755.500	0,0056	U[45,49]=694.500	0,0254
	4 ^o	U[45,53]=709.000	0,0066	U[45,53]=753.500	0,0010	U[45,53]=719.000	0,0084
	5 ^o	U[45,14]=198.000	n.s.	U[45,14]=211.500	n.s.	U[45,14]=197.000	n.s.
	6 ^o	U[45,22]=205.000	0,0013	U[45,22]=210.000	0,0001	U[45,22]=203.000	0,0010
	7 ^o	U[45,10]=59.000	0,0045	U[45,10]=60.000	0,0002	U[45,10]=55.000	0,0028
2 ^o	3 ^{er}	U[44,49]=977.000	n.s.	U[44,49]=986.000	n.s.	U[44,49]=975.500	n.s.
	4 ^o	U[44,53]=1031.000	n.s.	U[44,53]=1035.500	n.s.	U[44,53]=1023.000	n.s.
	5 ^o	U[44,14]=267.000	n.s.	U[44,14]=272.500	n.s.	U[44,14]=259.000	n.s.
	6 ^o	U[44,22]=331.500	n.s.	U[44,22]=319.500	n.s.	U[44,22]=322.000	n.s.
	7 ^o	U[44,10]=115.500	n.s.	U[44,10]=105.000	n.s.	U[44,10]=105.000	n.s.
3 ^{er}	4 ^o	U[49,53]=1276.000	n.s.	U[49,53]=1267.000	n.s.	U[49,53]=1274.500	n.s.
	5 ^o	U[49,14]=336.000	n.s.	U[49,14]=335.000	n.s.	U[49,14]=335.000	n.s.
	6 ^o	U[49,22]=440.000	n.s.	U[49,22]=420.500	n.s.	U[49,22]=426.000	n.s.
	7 ^o	U[49,10]=166.000	n.s.	U[49,10]=155.000	n.s.	U[49,10]=155.000	n.s.
4 ^o	5 ^o	U[53,14]=368.000	n.s.	U[53,14]=369.500	n.s.	U[53,14]=361.000	n.s.
	6 ^o	U[53,22]=480.500	n.s.	U[53,22]=458.000	n.s.	U[53,22]=464.000	n.s.
	7 ^o	U[53,10]=181.500	n.s.	U[53,10]=165.000	n.s.	U[53,10]=165.000	n.s.
5 ^o	6 ^o	U[14,22]=136.000	n.s.	U[14,22]=130.500	n.s.	U[14,22]=131.000	n.s.
	7 ^o	U[14,10]=55.000	n.s.	U[14,10]=50.000	n.s.	U[14,10]=50.000	n.s.
6 ^o	7 ^o	U[22,10]=93.500	n.s.	U[22,10]=90.000	n.s.	U[22,10]=90.000	n.s.

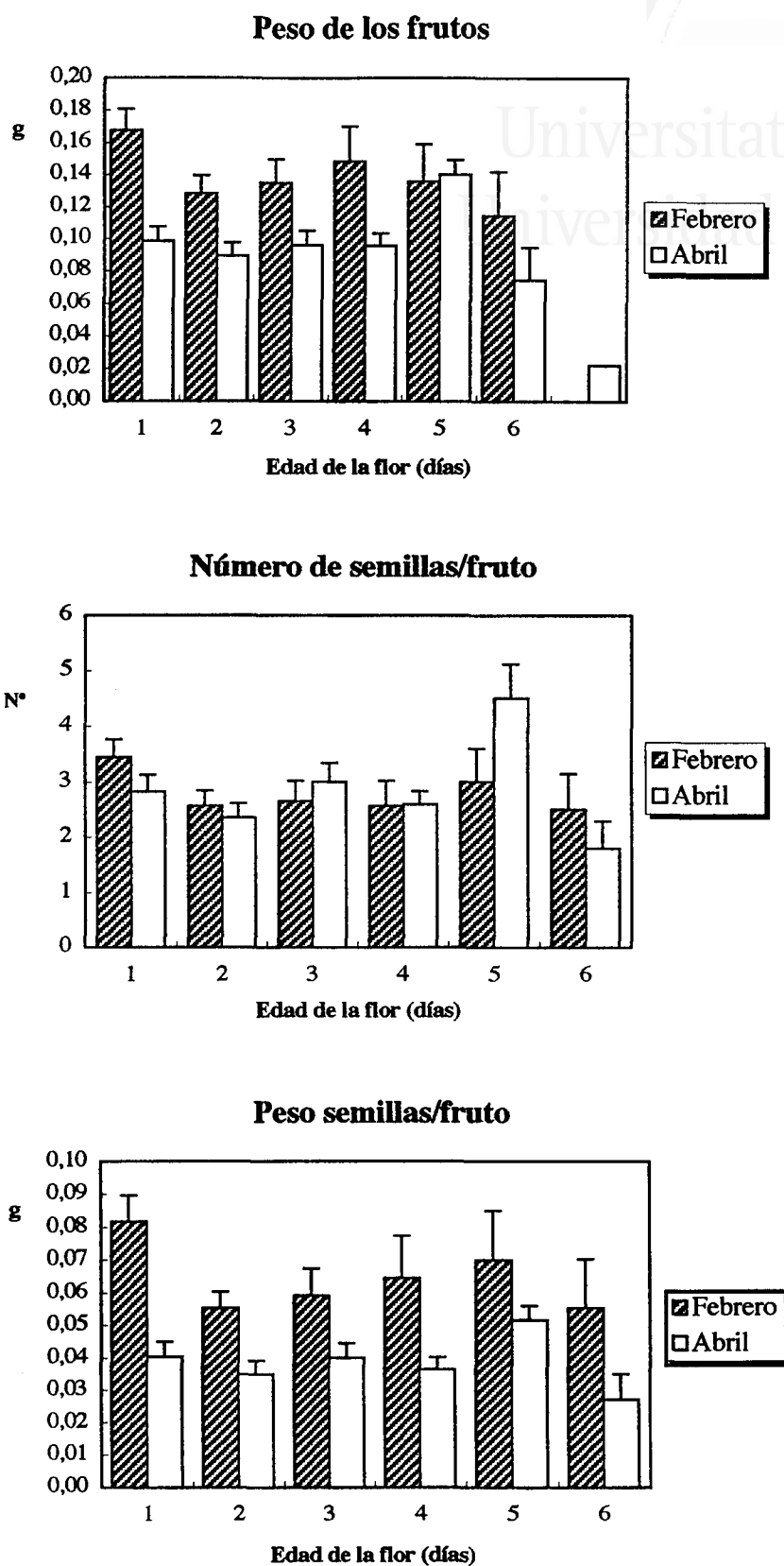


Figura 90. Evaluación en *M. citrina* del efecto de la edad de la flor sobre la receptividad del estigma en términos de calidad de los frutos (peso de frutos, número y peso de semillas por fruto) en los meses de febrero y abril.

Tabla 22. Resumen de los valores estadísticos hallados en relación al efecto que sobre la calidad de los frutos tiene la edad de la flor en la que se efectúa la polinización en *M. citrina*.

Variables	Valores estadísticos			
	Febrero		Abril	
	Valor	P	Valor	P
Peso de los frutos	H[5,85] = 6.5438	n.s	H[6,107] = 9.1428	n.s
Número de semillas/fruto	H[5,85] = 4.8150	n.s	H[5,106] = 10.397	n.s
Peso de semillas/fruto	H[5,85] = 6.7581	n.s	H[5,106] = 5.8542	n.s

3.5.1.2. Evolución de la receptividad del estigma una vez liberado del interior de la quilla

Como se ha puesto de manifiesto en el apartado anterior, incluso cuando el estigma permanece confinado y en cierta forma protegido en el interior de la quilla se produce una reducción en su receptividad conforme avanza la edad de la flor. Así, el objetivo de estos análisis es determinar en qué medida la edad de la flor influye negativamente sobre la receptividad del estigma cuando éste queda expuesto a las condiciones ambientales, tras desencadenarse el *tripping* durante el primer día de antesis.

En la figura 91 se muestra cómo las tasas de fructificación descendieron bruscamente cuando las flores emasculadas se polinizaron a partir de las 24 horas siguientes a la liberación del estigma. Además, únicamente se obtuvieron frutos en las flores polinizadas dentro de las 72 horas posteriores al desencadenamiento del proceso de *tripping*.

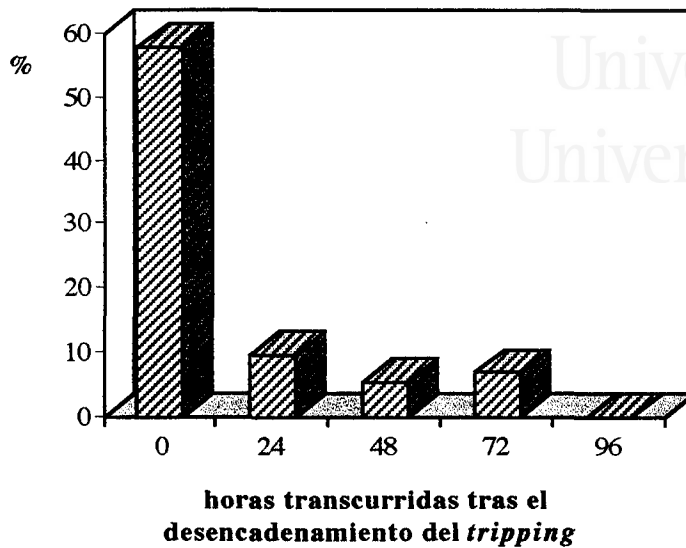


Figura 91. Evaluación, a través de los porcentajes de fructificación obtenidos, de la evolución de la receptividad del estigma una vez desencadenado el proceso de *tripping* en flores de *M. citrina* de 1^o día.

En cuanto a los niveles de producción, los resultados obtenidos evidencian una reducción significativa tanto en el peso de los frutos como en el número y peso de las semillas producidas por fruto en las flores polinizadas a partir de las 24 horas siguientes al desencadenamiento del proceso de *tripping*, con respecto a aquéllas polinizadas inmediatamente después de haberse producido éste (Fig. 92; Tab. 23). Sin embargo, las diferencias observadas entre los tratamientos de polinización efectuados con posterioridad a las 24 horas de la liberación del estigma no fueron significativas en ninguna de las variables estudiadas (Tab. 23).

Por último, se determinó en qué grado la calidad de los frutos producidos estaba influida por el hecho de que la polinización no ocurriera en el momento de liberarse el estigma sino después de 24 horas de producirse dicha liberación (Fig. 93). Estos análisis muestran una tendencia a que el peso de los frutos se reduzca conforme el momento en que se realiza la polinización se distancia del instante en que se desencadena el proceso *tripping* en las flores. Este mismo patrón se observa cuando se examinan los resultados a través del número y peso de las semillas producidas por fruto. No obstante, las diferencias observadas fueron únicamente significativas en el caso del número de semillas producidas por fruto ($H[3, 59]=7.8408$ $P<0.05$).

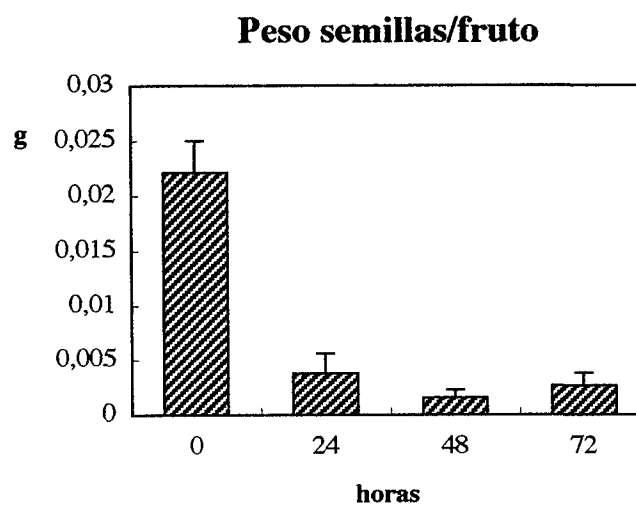
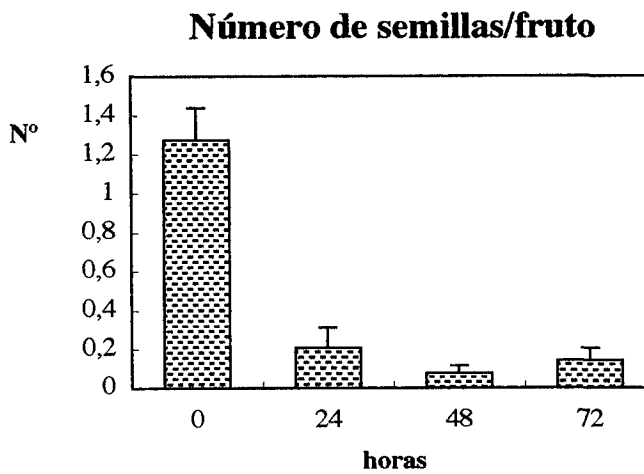
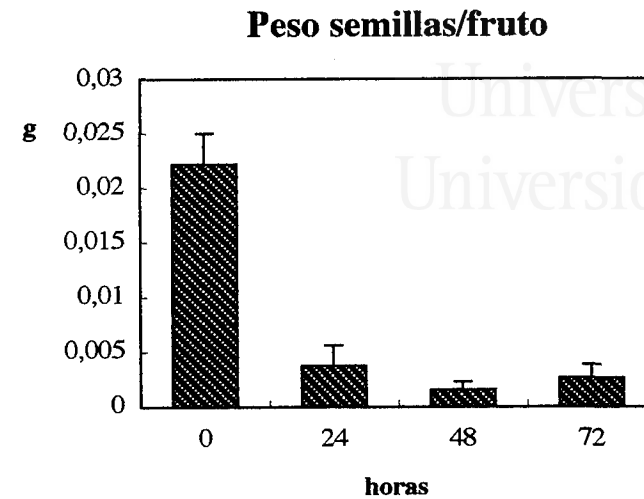


Figura 92. Evolución de la receptividad del estigma en *M. citrina* una vez desencadenado el proceso de *tripping* a flores de 1^{er} día, estimada en términos de producción (peso de frutos, número y peso de semillas por fruto).

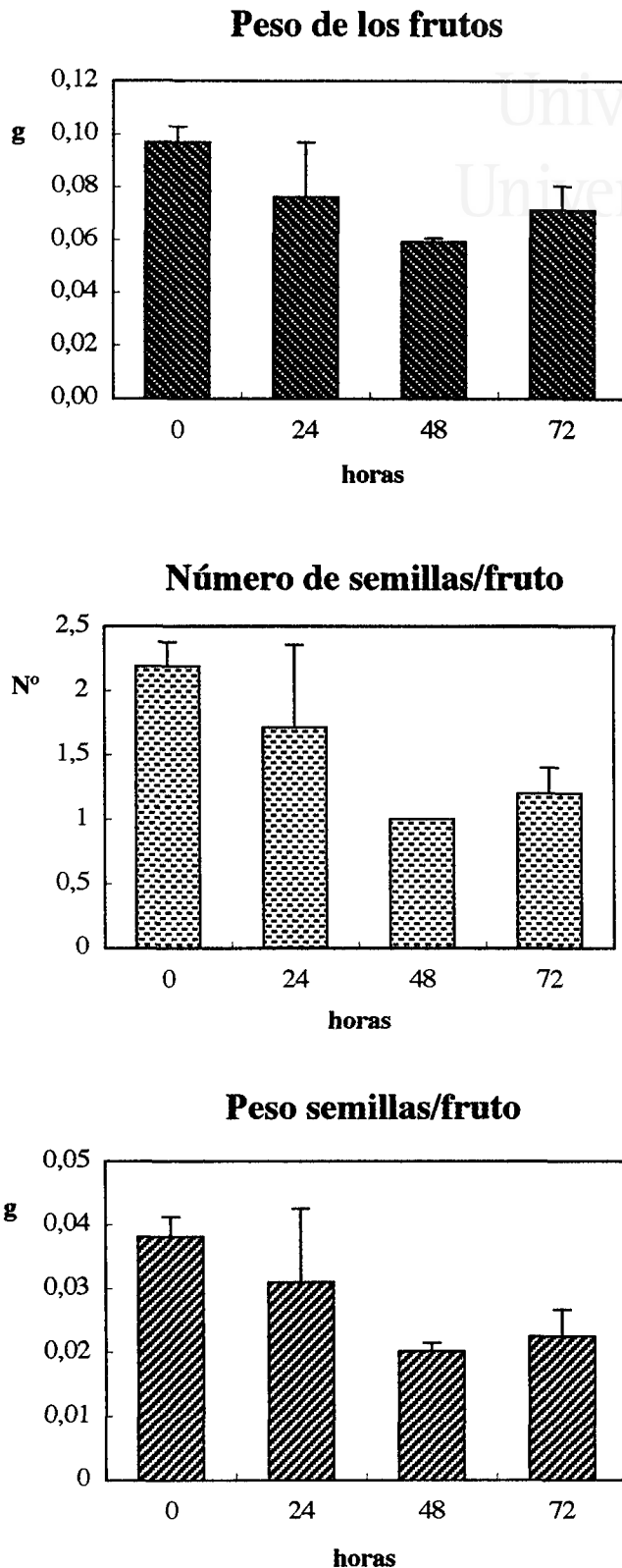


Figura 93. Evolución de la receptividad del estigma en *M. citrina* una vez desencadenado el proceso de *tripping* a flores de 1^{er} día, estimada en relación a la calidad de los frutos obtenidos (peso de frutos, número y peso de semillas por fruto).

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

Finalmente, podemos concluir que aunque el momento óptimo para que se lleve a cabo la polinización es el instante mismo en que el estigma es liberado del interior de la quilla, éste continúa siendo receptivo a unos niveles muy bajos durante las 72 horas siguientes al desencadenamiento del proceso de *tripping*.

Tabla 23. Sumario de los estadísticos obtenidos en el estudio de la evolución de la receptividad del estigma de *M. citrina* en los días siguientes al desencadenamiento del proceso de *tripping* en términos de producción.

Periodo transcurrido entre la liberación del estigma y la polinización (horas)		Valores estadísticos					
		Peso de los frutos		Nº de semillas/fruto		Peso de semillas/fruto	
		valor	P	valor	P	valor	P
		H[4,237]=68,54	0,000	H[4,237]=69,33	0,000	H[4,237]=68,29	0,000
0 h	24 h	U[74,58]=1107,50	0,000	U[74,58]=1115,0	0,000	U[74,58]=1117,50	0,000
	48 h	U[74,53]=915,50	0,000	U[74,53]=940,00	0,000	U[74,53]=922,50	0,000
	72 h	U[74,43]=812,00	0,000	U[74,43]=814,00	0,000	U[74,43]=800,00	0,000
	96 h	U[74,9]=139,50	0,039	U[74,9]=144,00	0,030	U[74,9]=139,50	0,026
24 h	48 h	U[58,53]=1469,50	n.s.	U[58,53]=1514,5	n.s.	U[58,53]=1467,50	n.s.
	72 h	U[58,43]=1245,00	n.s.	U[58,43]=1215,5	n.s.	U[58,43]=1241,50	n.s.
	96 h	U[58,9]=229,50	n.s.	U[58,9]=238,50	n.s.	U[58,9]=229,500	n.s.
48 h	72 h	U[53,43]=1087,00	n.s.	U[53,43]=1091,0	n.s.	U[53,43]=1093,00	n.s.
	96 h	U[53,9]=220,50	n.s.	U[53,9]=220,50	n.s.	U[53,9]=220,50	n.s.
72 h	96 h	U[43,9]=171,00	n.s.	U[43,9]=171,00	n.s.	U[43,9]=171,00	n.s.

3.5.2. El caso de *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*

Introducción

Uno de los caracteres comunes a la práctica totalidad de las umbelíferas es la separación temporal que tiene lugar entre la maduración de los órganos sexuales masculinos y femeninos (dicogamia). En la mayor parte de las especies son los órganos sexuales masculinos los primeros en madurar (proterandria); aunque el caso inverso (la proteroginia) también ha sido descrito en algunos representantes de los géneros *Hydrocotyle* L., *Thaspium* Nutt., *Zizia* W. D. J. Koch y *Sanicula* L., entre otros (BELL, 1971; LINDSEY, 1982). No obstante la proterandria, es sin ninguna duda, la estrategia más ampliamente difundida entre las umbelíferas (WEBB, 1981; JURY, 1996). Esta aparente uniformidad, podría inducir erróneamente a esperar también una gran homogeneidad en las adaptaciones funcionales de las flores a este tipo de dicogamia. Sin embargo, las diferencias en el tiempo de separación entre las fases masculina y femenina de la flor, junto con los diferentes patrones de floración tanto en la umbela como del individuo son unos de los principales condicionantes para determinar el tipo de polinización que puede producirse (autogamia, geitonogamia o xenogamia). Así, una débil proterandria puede estar representada por sólo una ligera asincronía entre la dehiscencia de las anteras y el inicio del periodo de receptividad del estigma en las flores hermafroditas, favoreciéndose en este caso la geitonogamia, como sucede por ejemplo en los géneros *Cicuta* L., *Heracleum* L. y *Conium* L., y en algunos casos extremos incluso la autogamia, como en *Ptilimnium capillaceum* y *Chaerophyllum tainturieri* (BELL, 1971). Una asincronía más acentuada puede significar, por su parte, la coincidencia en una misma umbela de flores en ambas fases, siendo posible, por tanto, la geitonogamia. Un paso más adelante en esta asincronía puede suponer la completa separación de las dos fases sexuales en una misma umbela, pero pudiendo existir todavía un solapamiento de dichas fases entre umbelas de órdenes consecutivos. Finalmente, el caso más extremo de proterandria tiene lugar cuando la única vía de polinización es la xenogamia, que se produce cuando en un mismo individuo ni si quiera es posible el solapamiento entre las fases masculina y femenina de las flores pertenecientes a umbelas de diferente orden, como sucede en el caso de *Peucedanum lubimenkoanum* Kot. (PONOMAREV, 1960).

Por tanto, es de suma importancia conocer no sólo el tipo de dicogamia que se produce en cada especie, sino también establecer con la máxima precisión posible el inicio y el final de cada una de las fases sexuales en la flor, ya que estos resultados junto con los patrones fenológicos de la especie van a permitir determinar las posibles vías de polinización que pueden acontecer en cada caso.

3.5.2.1. Evolución de la receptividad del estigma a lo largo de la antesis de la flor

En *D. gingidium* subsp. *commutatus*, la metodología utilizada en la determinación del periodo de receptividad del estigma ha posibilitado, además, observar los cambios morfológicos y fisiológicos que tienen lugar en éste desde el inicio de la antesis hasta prácticamente la senescencia de la flor. Dichas observaciones han permitido, en primer lugar, incluir esta especie atendiendo a la clasificación realizada por HESLOP-HARRISON & SHIVANNA (1977), en función de las características de la superficie receptiva del estigma, dentro de los denominados “estigmas húmedos” (*wet stigmas*) concretamente en el grupo IV que incluye a los stigmas con superficies receptoras no-papilosas. Esta clasificación coincide con la asignada por estos autores a otras especies de umbelíferas (*Apiaceae*).

En cuanto al periodo de receptividad, cabe indicar que el examen de las flores polinizadas durante los 6-7 primeros días de antesis no dio ningún resultado positivo, no observándose tampoco cambios aparentes en las células secretoras que constituyen la superficie externa del estigma (Fig. 94). Fue a partir del 7º día cuando las células más superficiales comenzaron a teñirse, claro indicio del comienzo del periodo de receptividad, reforzado además por la presencia sobre el estigma de algunas de las flores examinadas, de granos de polen germinados. Durante los 3-4 días siguientes la actividad enzimática, detectada en un principio únicamente en las zonas centrales del estigma, se extendió hacia las áreas más periféricas de la superficie de éste. Al mismo tiempo, tuvo lugar un ondulado de la superficie del estigma, que no siguió un patrón claramente definido pero que en todos los casos dió lugar a la aparición de 2-3 lóbulos no muy marcados, lo que supuso un claro incremento de la superficie receptiva del mismo. El periodo que permaneció el estigma receptivo fue muy amplio (unos 10 días), estando marcado su final por la necrosis de las células secretoras. Este patrón de receptividad fue constante en las flores de las tres umbelas examinadas, difiriendo únicamente en la edad de la flor en la que tiene lugar el inicio del periodo de receptividad. Así, aunque dicho inicio fue similar en las flores de una

misma umbela, éste varió considerablemente entre flores de umbelas del mismo orden (L1) pertenecientes a diferentes pies, e incluso a un mismo individuo (Tab. 24).

En conclusión, la separación de las fases masculina y femenina en las flores de esta especie está muy marcada, puesto que los estigmas no son receptivos hasta varios días (7-12) después de que la dispersión del polen ha tenido lugar. Por tanto, se trata de una especie claramente proterándrica, en la que no es posible la autopolinización de una flor individual (autogamia).

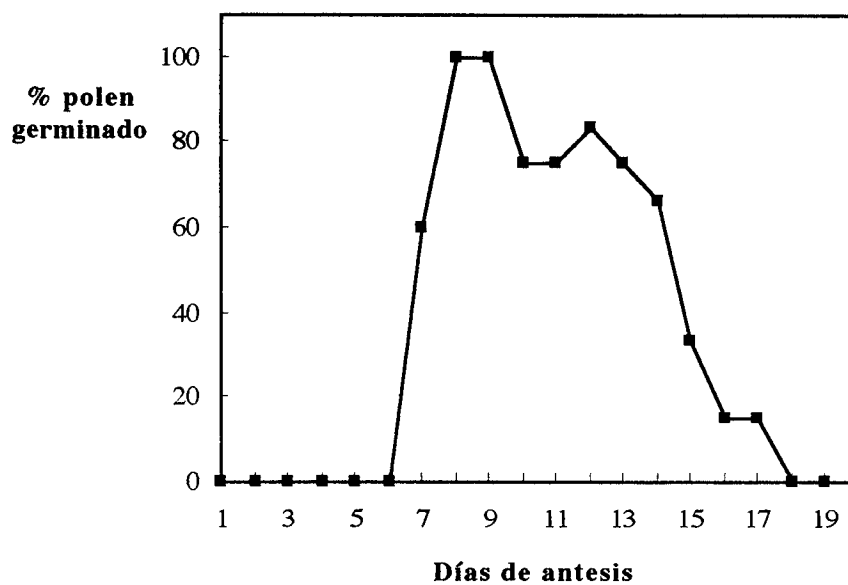


Figura 94. Evolución de la receptividad del estigma a lo largo de la antesis de las flores hermafroditas en *D. gingidium* subsp. *commutatus* (Umbela I; Indv. 1).

Tabla 24. Diferencias en el inicio del periodo de receptividad del estigma entre flores de umbelas de segundo orden (L1) del mismo individuo y de individuos diferentes.

Edad de la (días)	% de Germinación		
	Umbela I (indiv. 1)	Umbela II (indiv. 1)	Umbela III (indiv. 2)
1	0	0	0
2	0	0	0
3	0	0	0
4	0	0	0
5	0	0	0
6	0	0	0
7	60	0	0
8	100	0	0
9	100	0	0
10	75	0	0
11	75	0	0
12	83	33	40
13	75	33	44
14	67	100	-
15	33	-	-
16	15	-	-
17	15	-	-
18	-	-	-
19	0	-	67
20	-	100	-

3.6. Viabilidad del Polen

Introducción

A pesar de que no existen unas pautas generales que permitan conocer *a priori* las concentraciones de azúcar óptimas para la germinación del polen de cada especie, se ha conseguido establecer un cierto paralelismo entre dichas concentraciones y la coincidencia o no de la floración de las especies con periodos de intensa precipitación. Así, en la región Mediterránea DAFNI (1996) encuentra que especies con periodos de floración claramente estivales como *Foeniculum vulgare* Mill., *Dianthus pendulus* y *Cerantonía siliqua* L. entre otras, requieren para la germinación altas concentraciones de azúcar (30-40%). Por el contrario, especies cuya floración coincide con los periodos de mayor precipitación (otoño e invierno), como por ejemplo *Smilax aspera* L. y *Cyclamen persicum* Mill., precisan bajas concentraciones de azúcar (10-20%), presentando además tasas de germinación por encima del 30% en agua destilada.

Atendiendo a estos resultados, cabe esperar que tanto en *M. citrina* como en *D. gingidium* subsp. *commutatus* las tasas de germinación del polen más elevadas se produzcan con concentraciones de azúcar relativamente altas, puesto que sus épocas de floración no coinciden con los periodos de máxima precipitación. Este hecho, es mucho más evidente en el caso de *D. gingidium* subsp. *commutatus* ya que su periodo de floración coincide con el comienzo de la estación estival (mayo-julio), periodo de acusada sequía en el Archipiélago de Columbretes.

En cuanto a la evolución de la viabilidad del polen una vez queda expuesto a la intemperie, la regla general es que los porcentajes de germinación más altos tengan lugar inmediatamente después de su exposición, disminuyendo rápidamente durante los días siguientes (KEARNS & INOUE, 1993). No obstante, el tiempo que permanece viable el polen es muy variable, existiendo un amplio rango de posibilidades que abarca desde pólenes con periodos de vida extremadamente reducidos (1-2 días), como ocurre en algunos miembros de las familias *Asteraceae* y *Gramineae*, a pólenes que permanecen viables durante largos periodos (100 días), como se ha observado en algunos representantes de las familias *Rosaceae* y *Liliaceae* (LEDUC *et al.*, 1990). En general, la longevidad del polen está fuertemente condicionada por la temperatura y la humedad (SHIVANNA & JOHRI, 1985; SHIVANNA *et al.*, 1991).

3.6.1. El caso de *Medicago citrina*

Como paso previo al estudio de la viabilidad del polen fue necesario determinar la concentración óptima de azúcar para la germinación del polen de esta especie. Los resultados obtenidos, tras exponer el polen a diferentes concentraciones de azúcar (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 y 40%), muestran que el óptimo de germinación de *M. citrina* se produjo con una concentración del 30% (Fig. 95). Por tanto, fue ésta la concentración seleccionada para llevar a cabo los experimentos relacionados con la viabilidad del polen. Los resultados obtenidos en estos experimentos evidencian que el polen no pierde su viabilidad durante el transcurso de la antesis de la flor (Fig. 96). No obstante, se observa una acusada disminución en los porcentajes de germinación en el tercer día de exposición. Esta reducción en dichos porcentajes se mantiene durante los días siguientes, acentuándose de nuevo este descenso en el séptimo día.

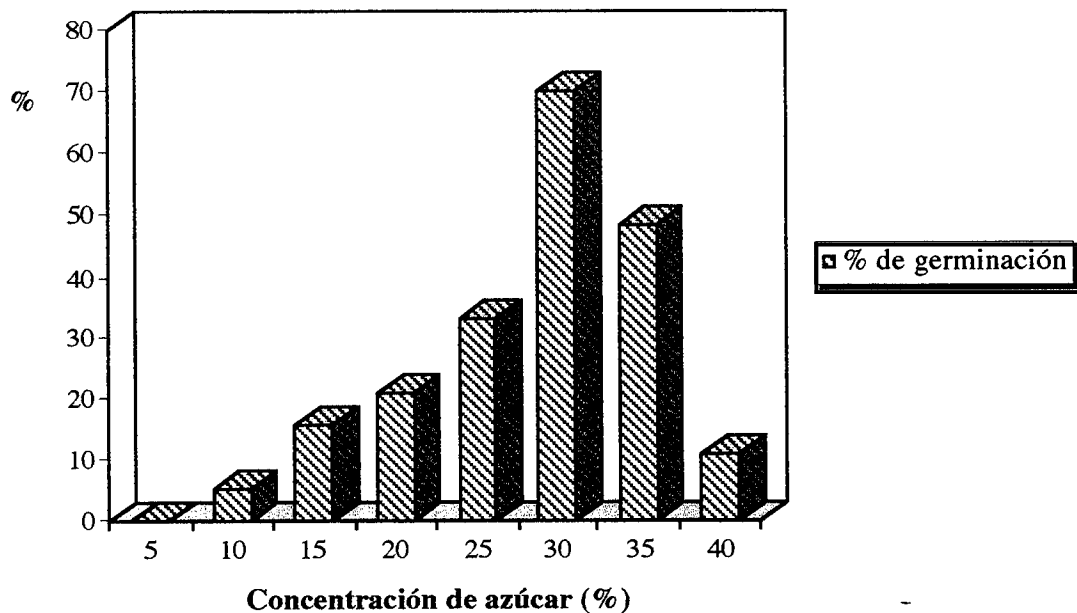


Figura 95. Porcentajes de germinación del polen de *M. citrina* en disoluciones de azúcar de diferente concentración (0-40%).

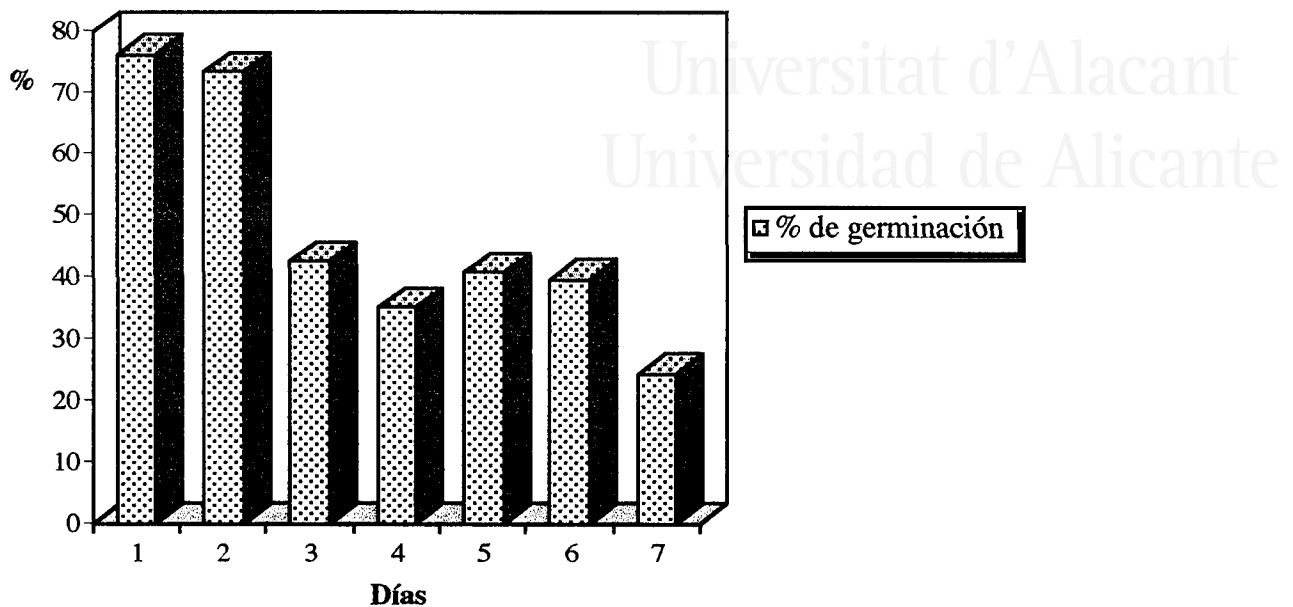


Figura 96. Evolución de la viabilidad del polen de *M. citrina* durante los 7 días siguientes al desencadenamiento del proceso de tripping.

3.6.2. El caso de *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*

En este caso los experimentos realizados con el propósito de determinar la concentración de azúcar óptima para la germinación del polen, no dieron resultados tan concluyentes como en *M. citrina*, como se desprende de los bajos porcentajes de germinación alcanzados con las distintas concentraciones utilizadas (10, 20, 30, 40 y 50%) (Fig. 97). De hecho, el porcentaje de germinación más alto fue del 22% y se obtuvo con una concentración de azúcar del 40%. Estas bajas tasas de germinación obedecen probablemente a la ausencia en el medio empleado, de algún elemento requerido para la germinación de esta especie.

De los resultados obtenidos sobre la viabilidad del polen cabe destacar que tanto en las flores hermafroditas como estaminadas, la evolución de las tasas de germinación durante los tres días que el polen permaneció expuesto, sigue el mismo patrón (Fig. 98). Así, en ambos tipos de flores, el polen permanece viable durante los tres días, mostrando las tasas de germinación más altas a las 24 h de exposición.

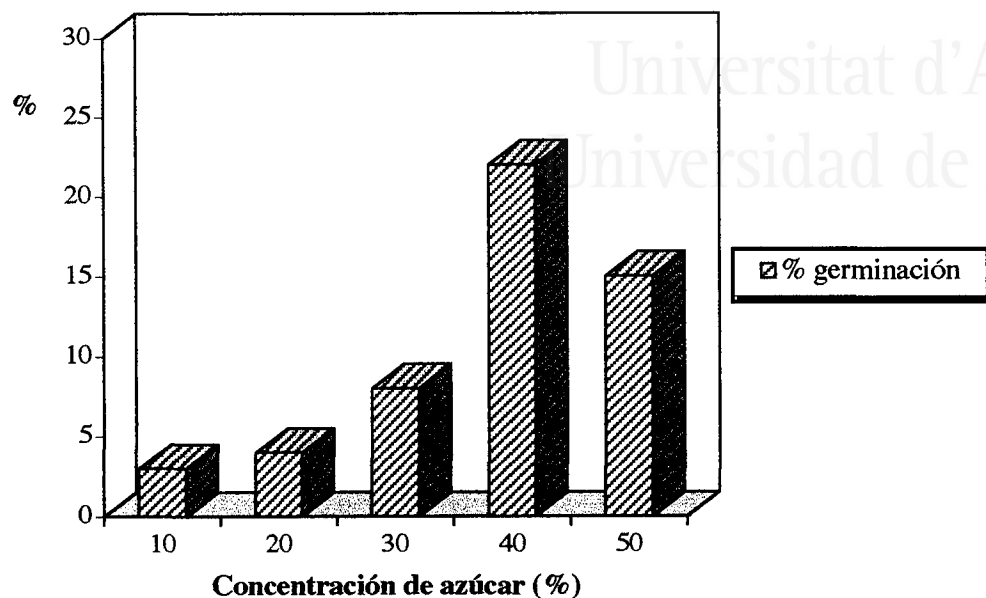


Figura 97. Porcentajes de germinación del polen de *D. gingidium* subsp. *commutatus* en disoluciones de azúcar de diferente concentración (0-50%).

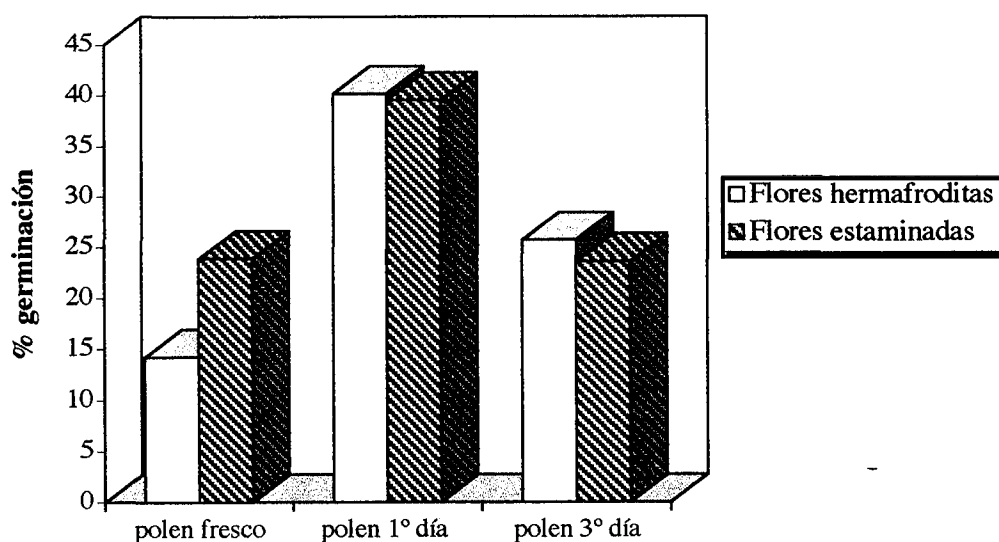


Figura 98. Evolución de la viabilidad del polen de las flores hermafroditas y estaminadas de *D. gingidium* subsp. *commutatus*, durante los 3 días de exposición del polen en la flor.

3.7. Determinación del comportamiento reproductivo

Introducción

El término “sistema reproductivo” (*breeding system*) incluye en su más amplio sentido, todos aquellos aspectos de la expresión sexual en plantas que afectan a la contribución genética de un individuo a la siguiente generación (WYATT, 1983). Como consecuencia, en los estudios sobre polinización los conocimientos sobre el sistema reproductivo tienen un papel fundamental no sólo en la evaluación de la dependencia de la producción de semillas y de la tasa y tipo de polinización, sino también a la hora de esclarecer los mecanismos de flujo genético inter- e intrapoblacional.

La polinización y fecundación puede tener lugar entre flores de distintos individuos dentro de una misma especie (*xenogamia* o *alogamia*), o bien entre flores de un mismo individuo (denominándose en este caso, *autogamia* cuando se produce en una misma flor y *geitonogamia* cuando se produce entre flores distintas). La autogamia reduce la tasa de recombinación así como la variabilidad genética dentro de las poblaciones. La xenogamia favorece, en cambio, el flujo genético y reduce la probabilidad de diferenciación microgeográfica y la subestructuración poblacional (KEARNS & INOUE, 1993). Además de estos tres tipos de reproducción sexual, algunas especies vegetales disponen de otro mecanismo de reproducción asexual (*apomixis*) que hace posible la multiplicación continuada y sin variación de los biotipos más competitivos, pero con la completa eliminación de la recombinación genética.

Las plantas disponen de diversos recursos para favorecer un determinado tipo de reproducción (URBANSKA, 1984; DAFNI, 1992). Así, la alogamia se ve favorecida entre otros factores, por la dioecia, los mecanismos de autoincompatibilidad (incluyendo la heterostilia), la hercogamia (separación espacial de los órganos sexuales) y la dicogamia (separación temporal en la maduración de los órganos sexuales) (LLOYD & WEBB, 1986; WEBB & LLOYD, 1986). Por el contrario, la autogamia se ve facilitada por la reducción de la distancia de separación entre las anteras y el estigma; el caso más extremo de autogamia lo constituyen las flores cleistógamas, que se fecundan sin necesidad de abrirse.

La autogamia ha aparecido repetidamente en el reino vegetal, siendo autogamas cerca del 20% de las plantas superiores (KEARNS & INOUE, 1993). En éstas la xenogamia ocasional tiene importantes consecuencias, ya que supone un importante incremento en el flujo genético. En contraposición, cuando se producen tasas apreciables de autogamia en plantas predominantemente xenógamas puede desencadenarse una fuerte depresión endógama (LANDE & SCHEMSKE, 1985). Incluso se ha observado la aparición de aislamiento reproductivo y formación de subpoblaciones, en poblaciones xenógamas, en las que se han combinado tasas reducidas de autogamia con polinización cruzada entre individuos muy próximos y una limitada dispersión de semillas (LEVIN & KERSTER, 1974; BROWN, 1990).

Los factores ambientales también inciden sobre los sistemas reproductivos (BARRETT & ECKERT, 1990; MITTON, 1992), además dado que éstos se encuentran regulados genéticamente, también están sujetos a selección (BROWN, 1990). Como consecuencia, los sistemas reproductivos pueden variar entre poblaciones (HAMRICK, 1982; SCHOEN, 1982; HOLTSFORD & ELLSTRAND, 1990; AFFRE *et al.*, 1995) e incluso en una misma población pueden encontrarse individuos con diferentes tasas de autogamia o xenogamia (LYONS & ANTONOVICS, 1991; MITTON, 1992).

Los estudios sobre la biología reproductiva de las plantas endémicas están contribuyendo a desvelar cómo la variación en los sistemas reproductivos está relacionada con las fluctuaciones en las distribuciones de las especies, el tamaño de las poblaciones y la variación en la abundancia de polinizadores (KARRON, 1987; 1989; 1991). Una reducción repetida del tamaño de la población o de la abundancia de los polinizadores, o de ambas, puede favorecer la selección de formas autógamas como resultado de la reducción en la carga genética de la población (STEBBINS, 1957). De hecho, muchos estudios apoyan la idea de que especies con áreas de distribución muy reducidas tienden a ser más autocompatibles que sus congéneres más ampliamente distribuidos (KARRON, 1991; HAMRICK *et al.*, 1991). Por tanto, la comprensión de la variación en los sistemas reproductivos de las plantas endémicas, junto con los datos sobre su biología reproductiva y la ecología de sus polinizadores, son piezas indispensables para desarrollar planes viables de conservación destinados a preservar la variabilidad genética de las poblaciones de dichas especies (SIMBERLOFF, 1988).

3.7.1. El sistema reproductivo de *Medicago citrina*: tratamientos de polinización

Tanto el reducido tamaño como el grado de aislamiento de las poblaciones de *M. citrina* en el Archipiélago de Columbretes hacen presuponer, a primera vista, un alto grado de autocompatibilidad en sus individuos. Si a estas características se añade la casi completa ausencia de ápidos (Hymenoptera), principales responsables del desencadenamiento del proceso de *tripping* y prácticamente única vía de la polinización xenógama en los representantes del género *Medicago* (ARROYO, 1981; FREE, 1993), cabría esperar una polinización casi estrictamente autógena en estas poblaciones.

Con el fin de poder contrastar esta hipótesis y dilucidar el sistema reproductivo de esta especie se han desarrollado un serie de tratamientos de polinización que se resumen en la Tabla 25.

El hecho de que los tratamientos de polinización manual (autopolinización y polinización cruzada) se hayan realizado por duplicado obedece a que el proceso de emasculación de las flores puede dañar en algunos casos los estigmas y el mecanismo de desencadenamiento del *tripping*, pudiendo afectar por tanto, a la polinización. Así, aunque en los estudios de polinización normalmente sólo se emasculan las flores empleadas en el tratamiento de polinización cruzada, en el caso de *M. citrina* se ha creído conveniente llevar a cabo los tratamientos de polinización manual tanto sobre flores emasculadas como sobre flores que no han sufrido ninguna manipulación previa a la polinización. De esta forma, ha sido posible comparar, por un lado, los niveles de geitonogamia y xenogamia en flores emasculadas; y por otro, los tratamientos de polinización realizados sobre flores no emasculadas. En esta última comparación los resultados obtenidos en el tratamiento de polinización cruzada manual deben tomarse con ciertas reservas, puesto que la procedencia del polen no está completamente garantizada al tratarse de flores no emasculadas.



Universitat d'Alacant
 Universidad de Alicante

Tabla 25. Características de los tratamientos de polinización utilizados en el estudio del sistema reproductivo de *M. citrina*.

Características	Tratamientos						
	<i>Flores sólo embolsadas</i>	<i>Flores sólo tripping</i>	<i>Flores autopolinizadas</i>	<i>Polinización cruzada</i>	<i>Control</i>	<i>Flores autopolinizadas</i>	<i>Polinización cruzada</i>
Exclusión de insectos	Sí	Sí	Sí	Sí	No	Sí	Sí
<i>Tripping</i>	Espontáneo	Inducido artificialmente	Inducido artificialmente	Inducido artificialmente	Espontáneo o inducido por insectos	Inducido artificialmente	Inducido artificialmente
Emasculación	No	No	No	No	No	Sí	Sí
Polinización debida a:	<i>Tripping</i> espontáneo	<i>Tripping</i> inducido	Autopolinización manual	Polinización cruzada manual	Libre	Autopolinización manual	Polinización cruzada manual
Fructificación atribuible a:	Autogamia espontánea	Autogamia inducida	Geitonogamia	Xenogamia	Insectos (Autogamia, Geitonogamia y Xenogamia)	Geitonogamia	Xenogamia

En la figura 99 se representan los porcentajes de fructificación obtenidos en cada uno de los tratamientos durante los años 1997 y 1998. De estos resultados cabe destacar que los porcentajes de fructificación más elevados correspondieron a los tratamientos de polinización manual, no apreciándose apenas diferencias entre los valores obtenidos con los ensayos de polinización cruzada y autopolinización (con independencia de si estos se realizaron o no sobre flores emasculadas). Respecto al resto de tratamientos, las tasas de fructificación obtenidas en los ensayos de polinización libre y *tripping* inducido fueron similares y ligeramente superiores a la alcanzada en el tratamiento de polinización espontánea.

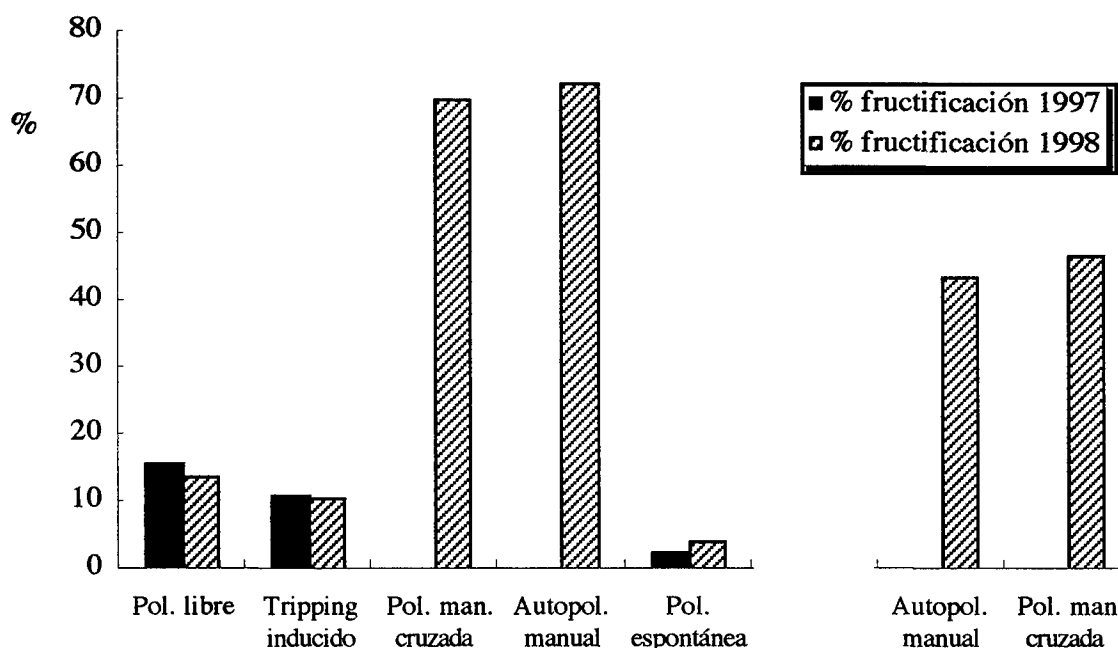


Figura 99. Porcentajes de fructificación obtenidos en *M. citrina* tras la aplicación de diferentes tratamientos de polinización en los años 1997 y 1998.

La evaluación de los diferentes tratamientos de polinización en función de las características de frutos y semillas sólo pudo llevarse a cabo en los experimentos realizados en 1998, puesto que durante la campaña de 1997 el proceso de maduración de los frutos se vio gravemente afectado por un importante ataque de *Aphis craccivora* Koch, que impidió su desarrollo normal.

En términos de producción (Fig. 100; Tab. 26), las diferencias observadas en las características de los frutos producidos en los distintos tratamientos de polinización aplicados a las flores no emasculadas fueron altamente significativas (peso de los frutos $H=491,72$ $P<0,0000$; n° total de semillas/fruto $H=488,00$ $P<0,0000$; peso total de semillas/fruto $H=494,99$ $P<0,0000$; n° semillas viables/fruto $H=492,40$ $P<0,0000$; peso semillas viables/fruto $H=499,31$ $P<0,0000$). Los valores más elevados, tanto en el peso de los frutos, como en el número y peso de las semillas por fruto (totales o únicamente viables), correspondieron a los tratamientos de polinización manual (autopolinización y polinización cruzada), no encontrándose diferencias significativas entre ellos, pero sí frente al resto de tratamientos (Tab. 26). En relación con los tres tratamientos restantes, cabe destacar que los valores alcanzados en las pruebas de control (polinización libre) y *tripping* inducido, fueron muy similares no diferenciándose significativamente entre ellos; pero resultando ambos significativamente mayores que los conseguidos en el tratamiento de polinización espontánea en todos los parámetros estudiados (Tab. 26).

En cuanto a la calidad de los frutos obtenidos (Fig. 101), de nuevo se observa que las diferencias entre los tratamientos realizados sobre flores no emasculadas son claramente significativas (peso de los frutos $H=64,81$ $P<0,0000$; n° total de semillas/fruto $H=49,10$ $P<0,0000$; peso total de semillas/fruto $H=66,75$ $P<0,0000$; n° semillas viables/fruto $H=48,68$ $P<0,0000$; peso semillas viables/fruto $H=65,87$ $P<0,0000$). Las diferencias más importantes, con respecto al análisis citado en el párrafo anterior, radican por un lado en que las características de los frutos obtenidos en los tratamientos de polinización espontánea, polinización libre y *tripping* inducido ya no difirieron significativamente entre sí (Tab. 27). Por otro lado, aunque los valores obtenidos con estos tres tratamientos son más bajos que los conseguidos en los ensayos de polinización manual, estas diferencias son únicamente significativas, para el conjunto de las características de los frutos estudiadas, cuando se comparan con los tratamientos de polinización espontánea y libre. El grado de significación de las diferencias observadas entre el tratamiento de *tripping* inducido y los tratamientos de polinización manual varían en función de las características de los frutos estudiadas (Tab. 27). Así, mientras que las diferencias en el número de semillas (totales o sólo viables) son significativas con respecto a los dos tratamientos de polinización manual, las detectadas en el peso tanto de frutos como de semillas, lo son únicamente con respecto al tratamiento de autopolinización (Tab. 27).

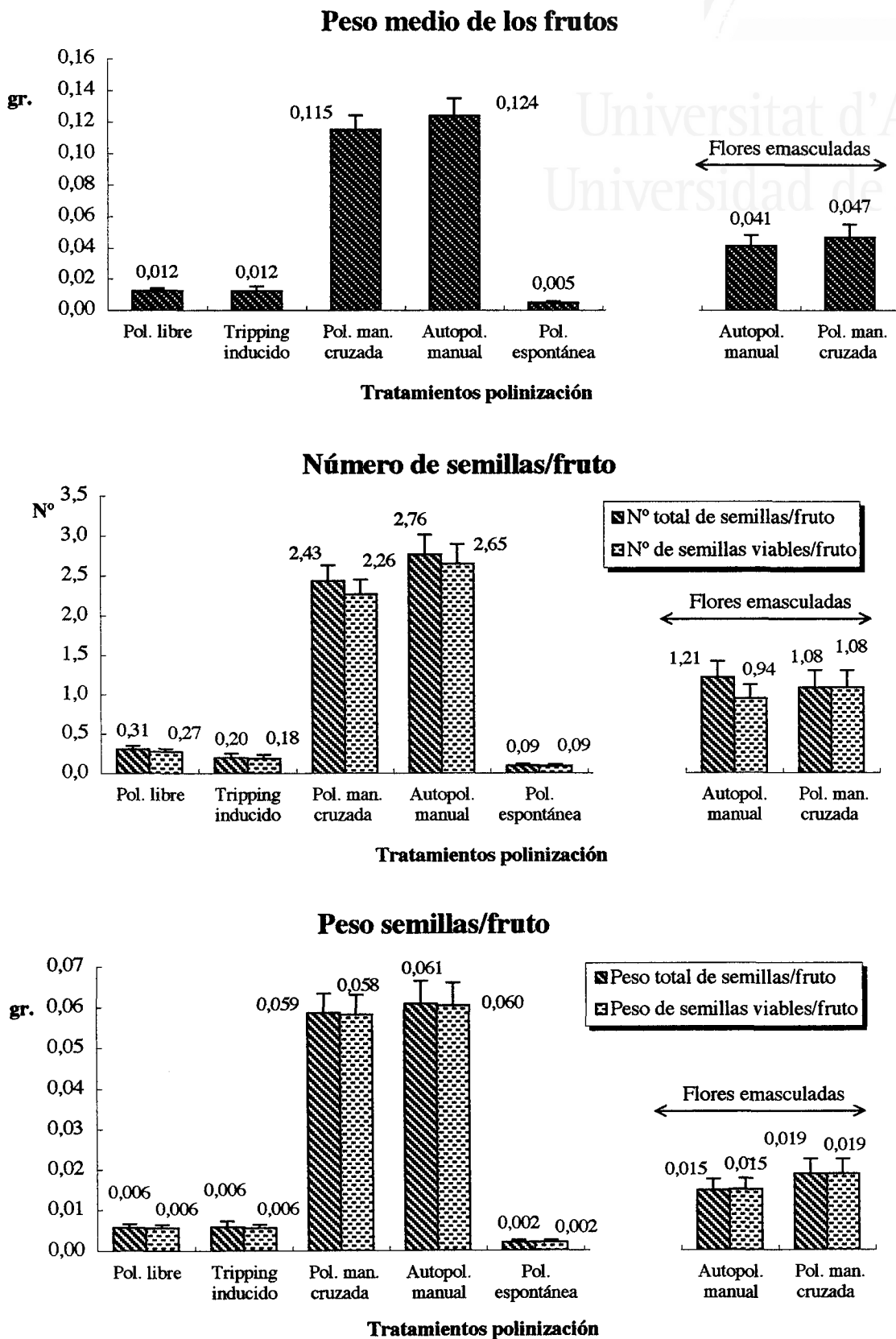


Figura 100. Efecto en términos de producción de frutos, de los diferentes tratamientos de polinización llevados a cabo en 1998 sobre las características de los frutos y semillas de *M. citrina*.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Tabla 26. Sumario de los estadísticos obtenidos en la comparación de los diferentes tratamientos de polinización aplicados o no sobre flores emasculadas de *M. citrina*, en términos de producción.

Tratamientos de polinización		Valores estadísticos									
		Peso de los frutos		Número de semillas/fruto		Peso de semillas/fruto		Nº de semillas viables/fruto		Peso de semillas viables/fruto	
		valor	P	valor	P	valor	P	valor	P	valor	P
Flores no emasculadas		H[4,1414]=473,3791	0,0000	H[4,1414]=488,0044	0,0000	H[4,1414]=494,9908	0,0000	H[4,1414]=492,4009	0,0000	H[4,1414]=499,3092	0,0000
Polinización libre	pol. espontánea	U[493,572]=127980.0	0,0000	U[493,572]=127770.5	0,0000	U[493,572]=127870.0	0,0000	U[493,572]=128621.0	0,0000	U[493,572]=128692.0	0,0000
	tripping	U[493,173]=41889.00	n.s.	U[493,173]=41191.00	n.s.	U[493,173]=41527.50	n.s.	U[493,173]=41481.50	n.s.	U[493,173]=41763,00	n.s.
	Pol. cruzada manual	U[493,107]=9859.000	0,0000	U[493,107]=10348.00	0,0000	U[493,107]=9859.000	0,0000	U[493,107]=10311.00	0,0000	U[493,107]=9829.000	0,0000
	Autopol. manual	U[493,69]=5804.000	0,0000	U[493,69]=6067.500	0,0000	U[493,69]=5849.000	0,0000	U[493,69]=5990.000	0,0000	U[493,69]=5822.500	0,0000
pol. espontánea	tripping	U[572,173]=46190.00	0,0091	U[572,173]=46447.00	0,0223	U[572,173]=46362.00	0,0167	U[572,173]=46436.00	0,0215	U[572,173]=46362.00	0,0167
	Pol. cruzada manual	U[572,107]=10032,00	0,0001	U[572,107]=10035.00	0,0000	U[572,107]=9922.500	0,0000	U[572,107]=10058.00	0,0000	U[572,107]=9921.500	0,0000
	Autopol. manual	U[572,69]=5955,500	0,0001	U[572,69]=5929.500	0,0000	U[572,69]=5919.500	0,0000	U[572,69]=5928.000	0,0000	U[572,69]=5919.500	0,0000
tripping	Pol. cruzada manual	U[173,107]=4406.000	0,0000	U[173,107]=3348.500	0,0000	U[173,107]=3473.000	0,0000	U[173,107]=3369.000	0,0000	U[173,107]=3488.500	0,0000
	Autopol. manual	U[173,69]=2714.500	0,0000	U[173,69]=1964.500	0,0000	U[173,69]=2057.500	0,0000	U[173,69]=1967.500	0,0000	U[173,69]=2056.500	0,0000
Pol. cruzada manual	Autopol. manual	U[107,69]=3509,000	n.s.	U[107,69]=3352.000	n.s.	U[107,69]=3591.000	n.s.	U[107,69]=3394.500	n.s.	U[107,69]=3610.500	n.s.
Flores emasculadas											
Pol. cruzada manual	Autopol. manual	U[49,64]=1495,500	n.s.	U[49,64]=1553,500	n.s.	U[49,64]=1443,000	n.s.	U[49,64]=1472,500	n.s.	U[49,64]=1435,000	n.s.

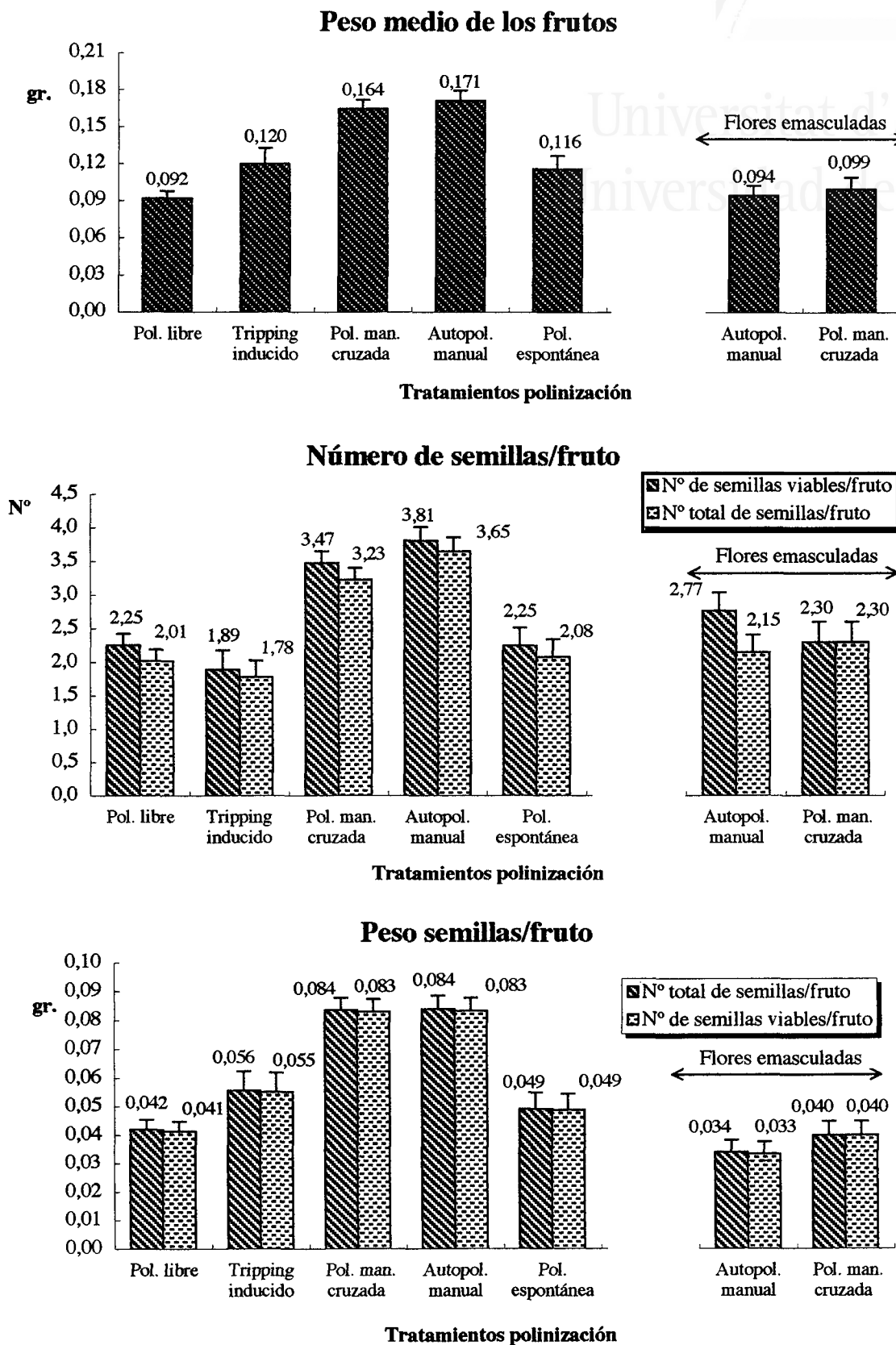


Figura 101. Efecto, en términos de calidad de frutos, de los diferentes tratamientos de polinización llevados a cabo en 1998 sobre las características de los frutos y semillas de *M. citrina*.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Tabla 27. Sumario de los estadísticos obtenidos en la comparación de los diferentes tratamientos de polinización aplicados sobre flores emasculadas o no de *M. citrina*, en términos de calidad de frutos.

Tratamientos de polinización		Valores estadísticos									
		Peso de los frutos		Nº de semillas/fruto		Peso de semillas/fruto		Nº de semillas viables/fruto		Peso de semillas viables/fruto	
		valor	P	valor	P	valor	P	valor	P	valor	P
Flores no emasculadas		H[4,234]=64,80858	0,0000	H[4,234]=49,10318	0,0000	H[4,234]=66,75569	0,0000	H[4,234]=48,68140	0,0000	H[4,234]=65,87028	0,0000
Polinización libre	pol. espontánea	U[67,24]=574.5000	n.s	U[67,24]=785.5000	n.s	U[67,24]=686.0000	n.s	U[67,24]=757.0000	n.s	U[67,24]=686.0000	n.s
	tripping	U[67,18]=352.000	n.s	U[67,18]=508.0000	n.s	U[67,18]=361.5000	n.s	U[67,18]=566.0000	n.s	U[67,18]=358.5000	n.s
	Pol. cruzada manual	U[67,75]=896.000	0,0000	U[67,75]=1388.000	0,0000	U[67,75]=899.0000	0,0000	U[67,75]=1399.000	0,0000	U[67,75]=917.0000	0,0000
	Autopol. manual	U[67,50]=486.0000	0,0000	U[67,50]=747.5000	0,0000	U[67,50]=529.0000	0,0000	U[67,50]=698.5000	0,0000	U[67,50]=531.0000	0,0000
Pol. espontánea	tripping	U[24,18]=193.000	n.s	U[24,18]=175.0000	n.s	U[24,18]=172.0000	n.s	U[24,18]=186.0000	n.s	U[24,18]=172.0000	n.s
	Pol. cruzada manual	U[24,75]=497,000	0,0100	U[24,75]=499,000	0,0087	U[24,75]=386.5000	0,0003	U[24,75]=522.0000	0,0165	U[24,75]=385.5000	0,0003
	Autopol. manual	U[24,50]=292.000	0,0037	U[24,50]=267.5000	0,0009	U[24,50]=257.5000	0,0007	U[24,50]=266.0000	0,0009	U[24,50]=257.5000	0,0007
<i>Tripping</i> inducido	Pol. cruzada manual	U[18,75]=405.500	n.s	U[18,75]=292.5000	0,0015	U[18,75]=417.0000	n.s	U[18,75]=313.0000	0,0033	U[18,75]=432.5000	n.s
	Autopol. manual	U[18,50]=232.000	0,0238	U[18,50]=150.0000	0,0002	U[18,50]=243.0000	0,0391	U[18,50]=153.0000	0,0003	U[18,50]=242.0000	0,0374
Pol. cruzada manual	Autopol. manual	U[75,50]=1783,500	n.s	U[75,50]=1623.000	n.s	U[75,50]=1862.000	n.s	U[75,50]=1665.500	n.s	U[75,50]=1868.500	n.s
Flores emasculadas											
Pol. cruzada manual	Autopol. manual	U[28,23]=299.5000	n.s	U[28,23]=257.5000	n.s	U[28,23]=286.0000	n.s	U[28,23]=315.5000	n.s	U[28,23]=278.0000	n.s

3.7.2. El sistema reproductivo de *D. gingidium* subsp. *commutatus*: tratamientos de polinización

Muchas de las características puestas hasta el momento de manifiesto respecto al sistema reproductivo de esta especie como la marcada proterandria de sus flores, la alta proporción de flores hermafroditas en las umbélulas más externas dentro de la umbela, así como, en las umbelas de los primeros órdenes (primeras en florecer), y el sincronizado mecanismo de anthesis que determina una apertura centrípeta de las flores tanto en la umbélula como en la umbela, son medidas claramente encaminadas a evitar la autogamia y potenciar la alogamia. Con el propósito de determinar el grado de efectividad de estos mecanismos en prevenir la autogamia y el papel desempeñado por la polinización anemófila y entomófila en esta especie, se efectuaron una serie de tratamientos de polinización cuyas características principales se describen en la tabla 28.

La valoración del éxito reproductivo obtenido con cada uno de los diferentes tratamientos de polinización se realizó tomando como parámetro la relación entre el número total de mericarpos fructificados (presumiblemente viables, en función de su aspecto morfológico) frente al número total de primordios seminales producidos por las flores hermafroditas tratadas. El cálculo de este último parámetro fue sencillo, ya que cada flor hermafrodita produce de forma constante dos primordios seminales.

Dado que no se han detectado fenómenos de agamospermia se ha decidido no incluir estos resultados en la Fig. 102 en la que se representan los porcentajes de fructificación obtenidos en el resto de los tratamientos aplicados. De estos resultados cabe señalar que los porcentajes de fructificación más elevados correspondieron a los dos tratamientos de polinización manual (autopolinización y polinización cruzada), no diferenciándose significativamente entre ellos, ni con respecto al tratamiento de polinización libre, con el que se obtuvo un valor similar (Fig. 102; Tab. 29). El porcentaje de fructificación obtenido con el tratamiento de polinización espontánea (sin insectos) fue mucho más bajo, alrededor del 1%, diferenciándose significativamente del resto de los tratamientos (Fig. 102; Tab. 29).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Tabla 28. Características de los tratamientos de polinización utilizados en el estudio del sistema reproductivo de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

Características	Tratamientos					
	Flores sólo embolsadas	Flores autopolinizadas	Polinización cruzada	Polinización libre	Agamospermia	Exclusión del viento
Exclusión de insectos	Sí	Sí	Sí	No	Sí	Sí
Exclusión del viento	No	No	No	No	No	Sí
Emasculación	No	No	Sí (de las flores próximas)	No	Sí	No
Ablación de estigmas	No	No	No	No	Sí	No
Tipo de polinización:	Autopolinización espontánea	Autopolinización manual	Polinización cruzada manual	Polinización entomófila o anemófila	Polinización asexual	Autopolinización
Fructificación atribuible a:	Autogamia o geitonogamia espontánea	Geitonogamia	Xenogamia	Geitonogamia y Xenogamia	Agamospermia	Xenogamia

% de fructificación

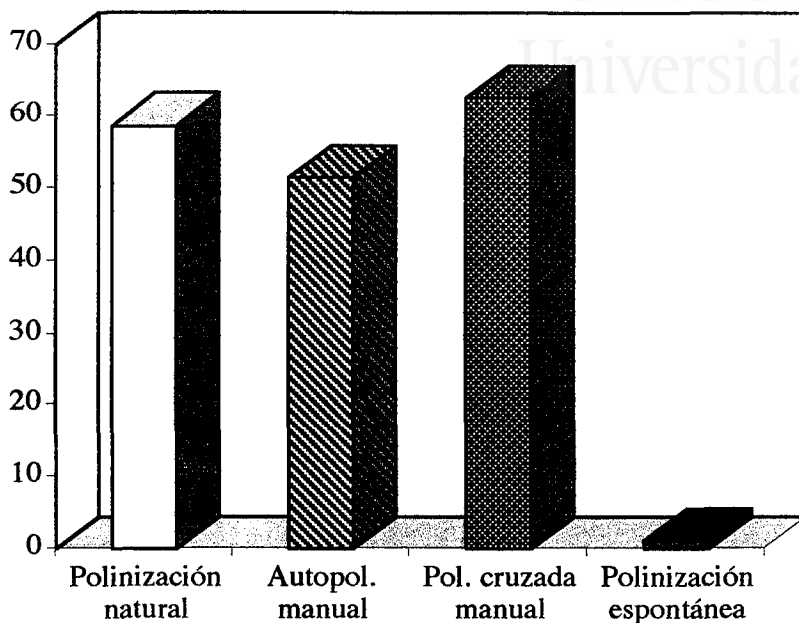


Figura 102. Porcentajes de fructificación obtenidos con los diferentes tratamientos de polinización aplicados en *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

Tabla 29. Sumario de los estadísticos obtenidos en la comparación de los diferentes tratamientos de polinización aplicados a *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

Tratamientos de polinización		Valores estadísticos % de fructificación	
		valor	P
		G=106534797891	0,0000
Polinización libre	Pol. espontánea	G=93478649009	0,0000
	Pol. cruzada manual	G=0.96957350	n.s
	Autopol. manual	G=0.32433521	n.s
Pol. espontánea	Pol. cruzada manual	G=51723409307	0,0000
	Autopol. manual	G=34070891471	0,0000
Pol. cruzada manual	Autopol. manual	G=153419815	n.s

En cuanto a los experimentos realizados con el propósito de determinar la importancia de la polinización anemófila cabe señalar que ninguna de las 5 umbelas confinadas en el experimento de aislamiento del viento produjo frutos. Este hecho podría indicar que el reducido porcentaje de fructificación alcanzado en el tratamiento de polinización espontánea (1%) sería atribuible a la acción del viento como agente polinizador. Esta hipótesis que se ve reforzada por el elevado número de granos de polen hallado en los portaobjetos empleados como “trampa de polen” para evaluar de forma paralela el papel del viento en la polinización (Fig. 103). Concretamente, los resultados obtenidos en este experimento muestran la enorme diferencia en la cantidad de polen presente en los portaobjetos no expuestos al efecto directo del viento dominante ($128,4 \pm 4,30$; $n = 2$) frente al resto ($5902,7 \pm 919,10$; $n = 11$). No obstante, el patrón de dispersión de los granos de polen en estos portaobjetos se ajusta mucho más al modelo de las especies entomófilas que al de las anemófilas, puesto que sólo un 12,6% del total de granos se presentó de forma aislada frente al 80% que apareció formando agregados de más de 10 granos de polen (DAFNI, 1992).

Nº de granos de polen

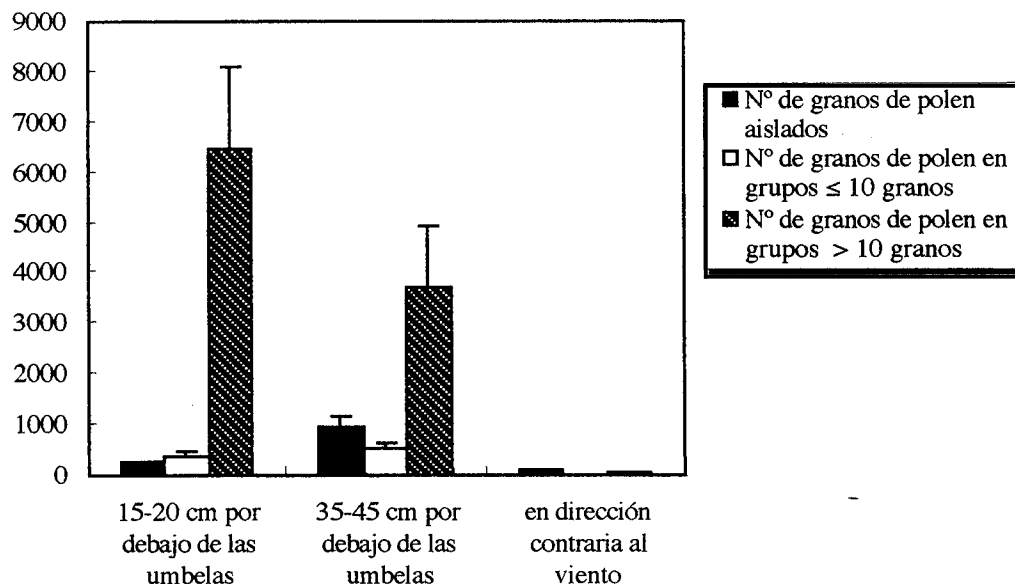


Figura 103. Evaluación del papel del viento en la polinización de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

Un análisis detallado de los resultados obtenidos en el tratamiento de polinización libre, muestra como los porcentajes de fructificación alcanzados por las umbelas del mismo orden fueron similares, no diferenciándose significativamente entre ellas, pero sí con respecto a los porcentajes alcanzados en los otros órdenes de umbelas (Tab. 30; Tab. 31). En los dos medios insulares estudiados los valores medios de los porcentajes de fructificación obtenidos en los distintos órdenes de umbelas siguieron un patrón similar (Fig. 104). En ambos casos, los valores alcanzados por las umbelas de 1^{er} y 2^o orden (C, L1) fueron los más elevados y de magnitud similar, seguidos por los obtenidos por las umbelas de 3^{er} orden (L2); no produciendo frutos las umbelas de 4^o orden (L3) en ninguna de las poblaciones. A pesar de esta aparente uniformidad en los valores medios, cabe destacar la gran variabilidad observada entre los distintos individuos de cada una de las poblaciones.

% de fructificación

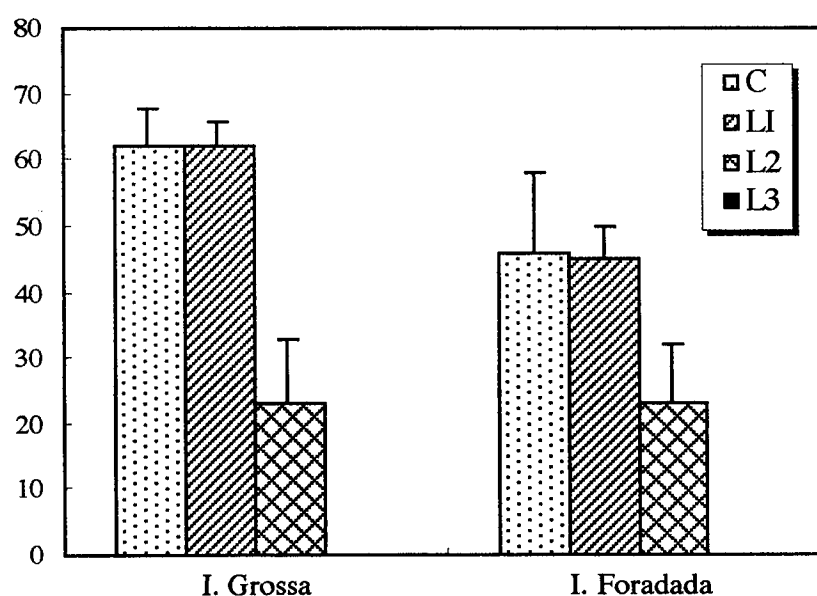


Figura 104. Porcentajes de fructificación alcanzados en el tratamiento de polinización libre por los distintos órdenes de umbelas de *D. gingidium* subsp. *commutatus* de las poblaciones de la I. Grossa y la I. Foradada.

Tabla 30. Porcentajes de fructificación obtenidos por los diferentes órdenes de umbelas de los 10 individuos estudiados de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

Individuos	Nº de orden de las umbelas	% fructificación	Individuos	Nº de orden de las umbelas	% fructificación
I. Grossa			I. Foradada		
Indiv. 1	1º orden (C)	37,08	Indiv. 1	1º orden (C)	36,79
	2º orden (L1)	45,90		2º orden (L1)	37,07
	2º orden (L1)	44,86		2º orden (L1)	38,87
	3º orden (L2)	43,31		3º orden (L2)	65,92
	3º orden (L2)	37,95	3º orden (L2)	59,60	
	4º orden (L3)	0,00			
4º orden (L3)	0,00				
Indiv. 2	1º orden (C)	71,97	Indiv. 2	1º orden (C)	92,66
	2º orden (L1)	75,32		2º orden (L1)	63,54
	2º orden (L1)	73,04		2º orden (L1)	55,16
	3º orden (L2)	79,93		3º orden (L2)	0,00
	3º orden (L2)	71,78	3º orden (L2)	0,00	
	4º orden (L3)	0,00			
4º orden (L3)	0,00				
Indiv. 3	1º orden (C)	65,66	Indiv. 3	1º orden (C)	30,25
	2º orden (L1)	71,46		2º orden (L1)	42,56
	2º orden (L1)	75,58		2º orden (L1)	37,78
	3º orden (L2)	0,00		3º orden (L2)	51,61
3º orden (L2)	0,00	3º orden (L2)	56,58		
Indiv. 4	1º orden (C)	62,50	Indiv. 4	1º orden (C)	42,97
	2º orden (L1)	55,25		2º orden (L1)	27,06
	2º orden (L1)	61,17		2º orden (L1)	25,74
	3º orden (L2)	0,00		3º orden (L2)	0,00
3º orden (L2)	0,00	3º orden (L2)	0,00		
Indiv. 5	1º orden (C)	70,91	Indiv. 5	1º orden (C)	28,82
	2º orden (L1)	56,64		2º orden (L1)	64,43
	2º orden (L1)	60,94		2º orden (L1)	60,37
	3º orden (L2)	0,00		3º orden (L2)	0,00
3º orden (L2)	0,00	3º orden (L2)	0,00		

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

Tabla 31. Sumario de los estadísticos empleados para evaluar las diferencias en los porcentajes de fructificación obtenidos por los diferentes ordenes de umbelas de cada uno de los individuos estudiados de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

Nº de orden de las umbelas	Valores estadísticos	
	valor	P
I. Grossa		
Indiv. 1	G=5222074290	0.00000
L1	G=0.27360502	0.60092
L2	G=236551092	0.12404
Indiv. 2	G=562637815	0.22884
L1	G=0.68585833	0.40758
L2	G=295160868	0.08579
Indiv. 3	G=1036809565	0.00561
L1	G=0.98465596	0.32105
Indiv. 4	G=338972917	0.18362
L1	G=152550415	0.21679
Indiv. 5	G=2036279083	0.00004
L1	G=117520072	0.27834
I. Foradada		
Indiv. 1	G=11453296418	0.00000
L1	G=0.53423834	0.46483
L2	G=132831274	0.24911
Indiv. 2	G=8020463094	0.00000
L1	G=268401131	0.10136
Indiv. 3	G=9178411696	0.00000
L1	G=300453191	0.08303
L2	G=0.69711064	0.40376
Indiv. 4	G=12907850003	0.00000
L1	G=0.52239903	0.46982
Indiv. 5	G=27727536381	0.00000
L1	G=111672087	0.29063

3.8. El papel de los insectos en la polinización

Introducción

La mayoría de los insectos visitan las flores en busca de alimento, ya sea polen, néctar o ambos. Las estrategias empleadas en la obtención de estos recursos tróficos van a estar supeditadas tanto a la morfología, tamaño y comportamiento de los insectos como a la forma y mecanismos de exposición de los recursos en la flor; siendo estas estrategias, en último caso, las responsables de la eficiencia de los insectos en la polinización.

La morfología de las flores y los mecanismos de exposición de los recursos florales en las dos especies vegetales estudiadas son muy diferentes.

Las flores de *M. citrina*, al igual que las de otras especies de papilionáceas, están tan especializadas (LEPPIK, 1966) que en su mayoría van a ser sólo accesibles a polinizadores del grupo de los himenópteros (MÜLLER, 1883). Un claro ejemplo de esta coevolución insecto-flor lo constituye el mecanismo de liberación explosiva del polen, adaptado a que la polinización sea llevada a cabo principalmente por abejas y abejorros (ARROYO, 1981; FREE, 1993). Este mecanismo supone una importante barrera para aquellos insectos que por la reducida longitud de su probóscide son incapaces de obtener el néctar acumulado en la base de la corola, impidiéndoles al mismo tiempo alcanzar las aurículas de las alas, “gatillo” desencadenante del proceso de *tripping*. No obstante, una vez desencadenado este proceso las pequeñas cantidades de polen que permanecen adheridas a las anteras y dispersas sobre la corola quedan accesibles a otros insectos menos especializados.

Las umbelas *D. gingidium* subsp. *commutatus* por el contrario, están constituidas por un gran número de flores actinomorfas muy poco especializadas en las que tanto las recompensas florales (polen y néctar) como los estigmas están libremente expuestos a los insectos. Bajo estas circunstancias, cada uno de los insectos que visita las flores puede ser considerado un potencial polinizador, por consiguiente, tanto el número como la diversidad de polinizadores en las umbelíferas es muy amplio (BELL, 1971). Así la mayoría de las especies de umbelíferas estudiadas por KNUTH (1908) y ROBERTSON (1928) presentaron entre doscientas y trescientas especies diferentes de insectos polinizadores. Dentro de este amplio abanico son los dípteros los principales polinizadores, seguidos en importancia por las abejas de probóscide corta (menos especializadas), avispas y hormigas, siendo en general de escasa importancia el papel de las abejas de probóscide larga (más especializadas) y de los lepidópteros. Cabría esperar que otros polinizadores poco

especializados como coleópteros y hemípteros tuvieran un papel importante en la polinización de este grupo de plantas; sin embargo los aceites producidos por algunas de ellas parecen repeler a estos insectos de hábitos principalmente masticadores y succionadores (BELL, 1971).

3.8.1. Censos de insectos

3.8.1.1. El caso de *Medicago citrina*

De los resultados obtenidos en los censos cabe destacar, en primer lugar, la baja frecuencia con la que son visitadas las flores de *M. citrina* (Fig. 105). En cuanto a la composición cualitativa de estas visitas, los dípteros son los insectos que mayoritariamente visitaron las flores de esta especie, representando más del 99% de los ejemplares censados. El 1% restante correspondió a lepidópteros, concretamente a las especies *Vanessa cardui* (Linnaeus, 1758) (*Nymphalidae*) y *Macroglossum stellatarum* (Linnaeus, 1758) (*Sphingidae*).

A pesar de que la práctica totalidad de las visitas florales las llevaron a cabo los dípteros, la diversidad encontrada dentro de este orden fue muy baja; ya que únicamente se censaron ejemplares pertenecientes a las familias *Calliphoridae* y *Syrphidae*, que representaron respectivamente el 87,5% y 11,5% del total de ejemplares observados (Fig. 105). La riqueza específica observada dentro de estas dos familias también fue muy reducida, estando la familia *Calliphoridae* representada por tan sólo dos especies *Lucilia sericata* y *Calliphora vicina*, siendo esta última la especie censada con mayor frecuencia, constituyendo el 85,1% del total de las observaciones (Fig. 106; 115C). En cuanto a la familia *Syrphidae* únicamente se censaron ejemplares pertenecientes a 5 especies, aunque dos de ellas, *Eupeodes corollae* y *Eristalis tenax* (Fig. 115A), fueron las más abundantes con un 5,6% y 4,5% del total de las observaciones, respectivamente. Las especies de sírfidos restantes *Episyrphus balteatus*, *Meliscaeva auricollis* y *Scaeva pyrastris* sólo visitaron las flores de *M. citrina* ocasionalmente, representado en conjunto sólo el 0,9% de los ejemplares censados (Fig. 106).

Aunque en los resultados obtenidos en los censos no queda reflejada la visita de ningún himenóptero, cabe mencionar que en dos ocasiones a lo largo de todo el periodo de floración se detectó la presencia de un único ejemplar de *Bombus terrestris* sobre las flores de *M. citrina*.

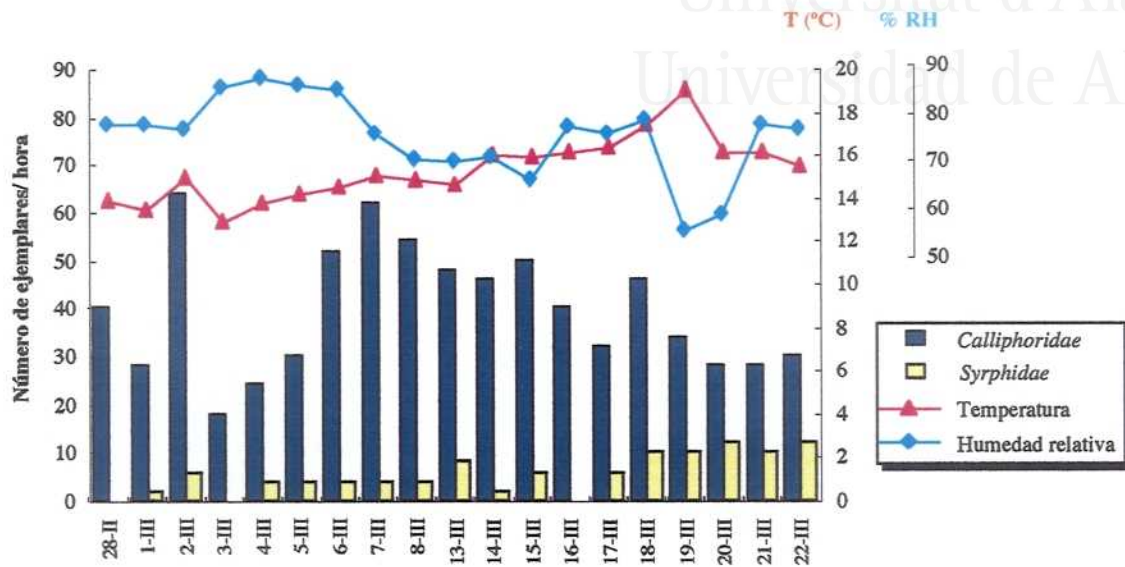


Figura 105. Estimación del número de Califóridos y Sírfidos que visitaron por hora las flores de *M. citrina* incluidas en la parcela.

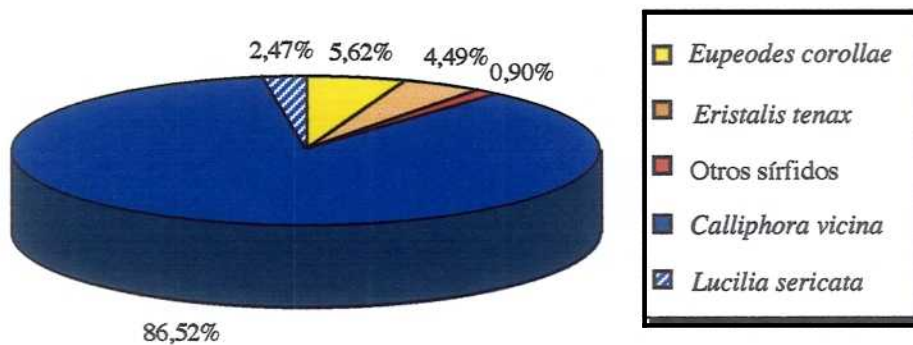


Figura 106. Frecuencia con que las flores de *M. citrina* son visitadas por las diferentes especies de dípteros.

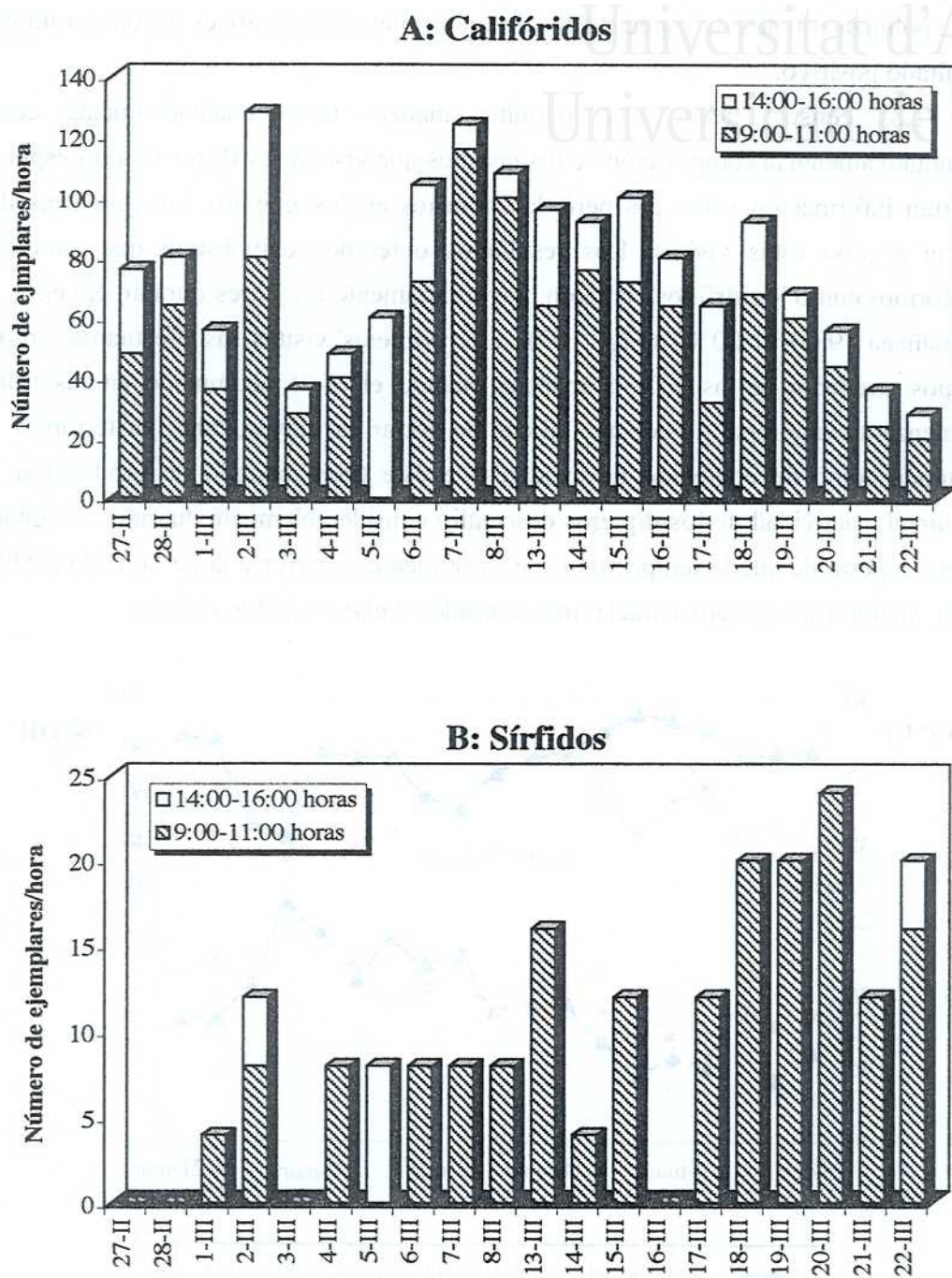


Figura 107. Variaciones en la frecuencia de las vistas de califóridos (A) y sírfidos (B) a las flores de *M. citrina* en función de los periodos horarios establecidos.

Con independencia de estos censos, se realizaron observaciones durante la noche con el propósito de determinar el papel de los insectos con actividad nocturna en la polinización de esta especie. No obstante, tales observaciones no dieron ningún resultado positivo.

Los censos, además de permitir analizar tanto cualitativamente como cuantitativamente la composición de los insectos que visitan las flores de esta especie, aportan información sobre los periodos horarios en los que los insectos censados llevan a cabo estas visitas. Los resultados obtenidos demuestran que tanto los califóridos como los sírfidos visitaron mayoritariamente las flores durante el censo de la mañana (9:00-11:00 h) (Fig. 107). Las primeras visitas las efectuaron ambos grupos alrededor de las 9 de la mañana cuando el rocío acumulado en las flores comienza a evaporarse y la disponibilidad de néctar es mayor, tanto en términos de volumen como de contenido de azúcares de éste (ver apartado de producción de néctar). La actividad de los dípteros descendió considerablemente durante el segundo censo, a pesar de que la temperatura fue ligeramente superior a la de la mañana (Fig. 108), siendo este descenso mucho más acusado en el caso de los sírfidos.

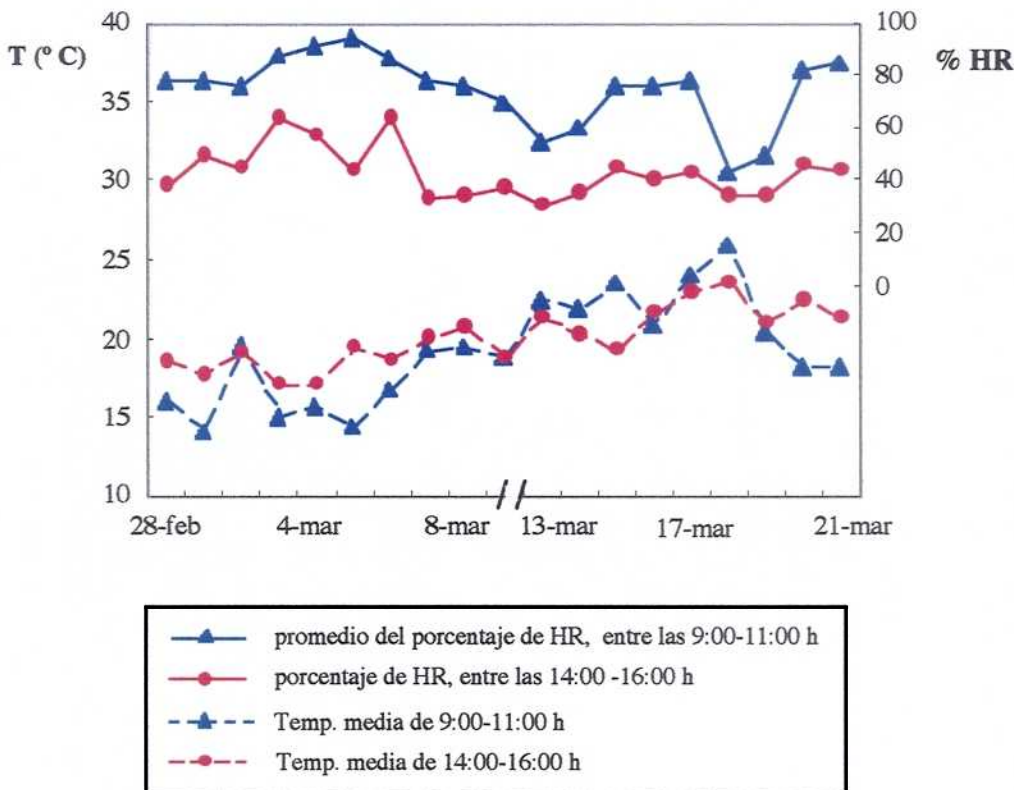


Figura 108. Valores medios de temperatura y humedad relativa de los distintos horarios a lo largo del periodo de muestreo.

La única excepción a este patrón general tuvo lugar el día 5 de marzo en el que sólo se observaron insectos en el segundo censo, como consecuencia de los densos bancos de niebla que cubrieron la isla durante la mañana. Este fenómeno atmosférico provocó un acusado aumento de la humedad relativa, cercano al 95%, y un marcado descenso de la temperatura (14,4°C) (Fig. 108).

3.8.1.2. El caso de *D. gingidium* subsp. *commutatus*

Los dípteros fueron, sin duda, los insectos que más asiduamente visitaron las umbelas de esta especie, representando más del 98% del total de las observaciones. El escaso 2% restante correspondió a miembros de los órdenes Lepidóptera y Neuróptera. Dentro de los dípteros, la familia más abundante fue la de los califóridos con un 66% de los ejemplares censados, seguida en número por la de los sírfidos (15%), estratiómidos (6%) y escatofágidos (5%) (Fig. 109). La abundancia relativa de las distintas familias de dípteros varió considerablemente a lo largo del periodo de muestreo, así los sírfidos fueron los insectos más numerosos durante el inicio del máximo de floración de *D. gingidium* subsp. *commutatus*, siendo rápidamente sobrepasados por los califóridos que se mantuvieron como el grupo dominante hasta el final del muestreo. Los registros tanto de estratiómidos como de escatofágidos no tuvieron lugar hasta los últimos días del periodo de muestreo, sufriendo sus poblaciones un rápido incremento durante dicho periodo, que fue mucho más acusado en el caso de los estratiómidos (Fig. 110).

En las distintas figuras, se han incluido como “otros dípteros” aquellas observaciones que durante los censos no fue posible asignar a una familia determinada, en la mayor parte de los casos como consecuencia del reducido tamaño de los insectos.

A nivel cualitativo cabe destacar la reducida riqueza específica hallada en las diferentes familias de dípteros a excepción de los sírfidos. Así, los califóridos, a pesar de ser el grupo con mayor número de registros, estuvo representado por tan sólo dos especies: *Calliphora vicina* y *Lucilia sericata*, existiendo una acentuada disparidad en la frecuencia con la que ambas especies fueron censadas. Así, mientras que *C. vicina* representó tan sólo el 2,7% de los registros, *L. sericata* fue la especie más abundante, con el 64% del total de las observaciones (Fig. 115D). Los estratiómidos y los escatofágidos estuvieron representados respectivamente por una única especie: *Nemotelus* sp. y *Scathophaga stercoraria*. Por último, la familia Syrphidae fue la más diversa con 8 especies: *Eristalis tenax*, *Eristalis pratorum*, *Eupeodes corollae*, *Episyrphus balteatus*, *Scaeva pyrastris*, *Meliscaeva auricollis*, *Sphaerophoria scripta* y *Helophilus trivittatus*.

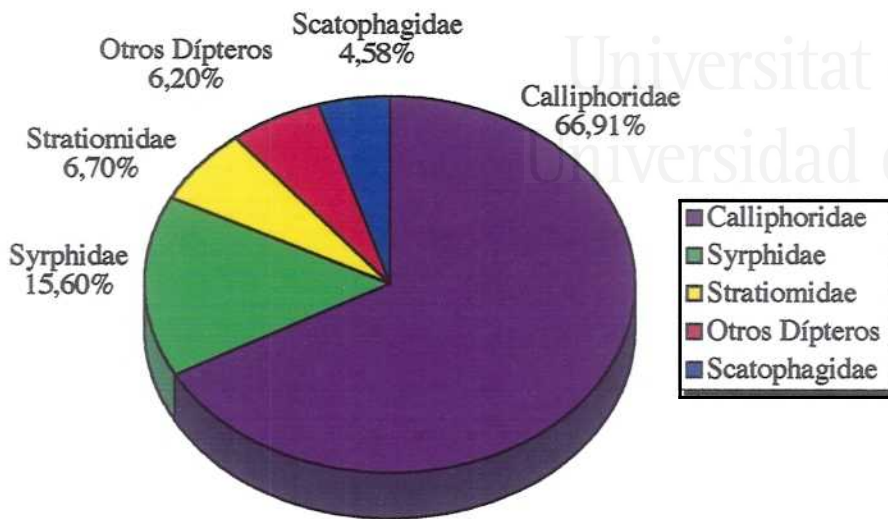


Figura 109. Frecuencia de visitas de las diferentes familias de dípteros a las umbelas de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

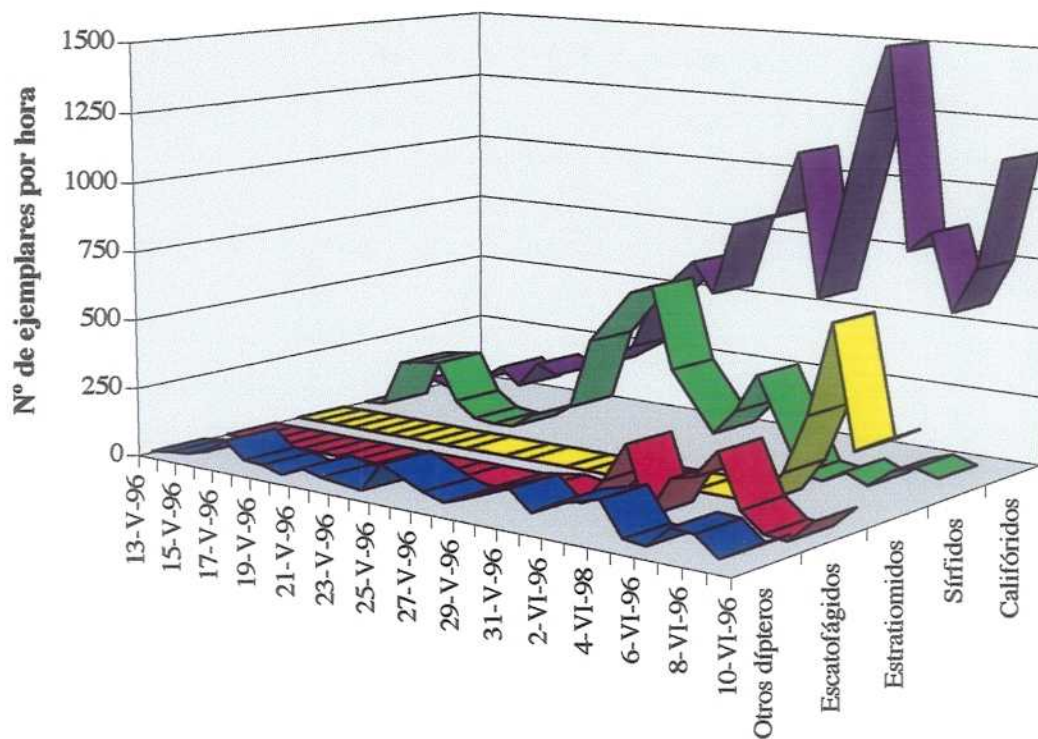


Figura 110. Abundancia relativa de las diferentes familias de dípteros que visitaron las umbelas de *D. gingidium* subsp. *commutatus* a lo largo del periodo de muestreo.

Antes de analizar la abundancia relativa de estas especies de sírfidos es necesario hacer una apreciación: en el caso de los representantes del género *Eristalis* fue imposible diferenciar durante los censos las dos especies, ya que los caracteres diagnósticos sólo son apreciables a gran aumento. No obstante, dado que la práctica totalidad de los ejemplares capturados (90%) pertenecieron a *E. tenax*, se optó por atribuir todas las observaciones a esta especie. Hecha esta aclaración, cabe señalar que las especies censadas con mayor frecuencia fueron *E. corollae* (Fig. 115E) con el 6% del total de las observaciones, *E. tenax* con el 4,6% (Fig. 115B) y *E. balteatus* (Fig. 115E) con 3,6%; el resto de las especies de sírfidos representaron en conjunto menos del 1,5% del total de las observaciones.

En términos generales, la actividad de los insectos sobre las umbelas fue mucho más intensa durante el censo de la mañana (de 9 a 12 h) con más del 50% del total de observaciones, seguida por la registrada en el recuento del mediodía (de 13 a 16 h) con algo más del 40% de los insectos censados (Fig. 111).

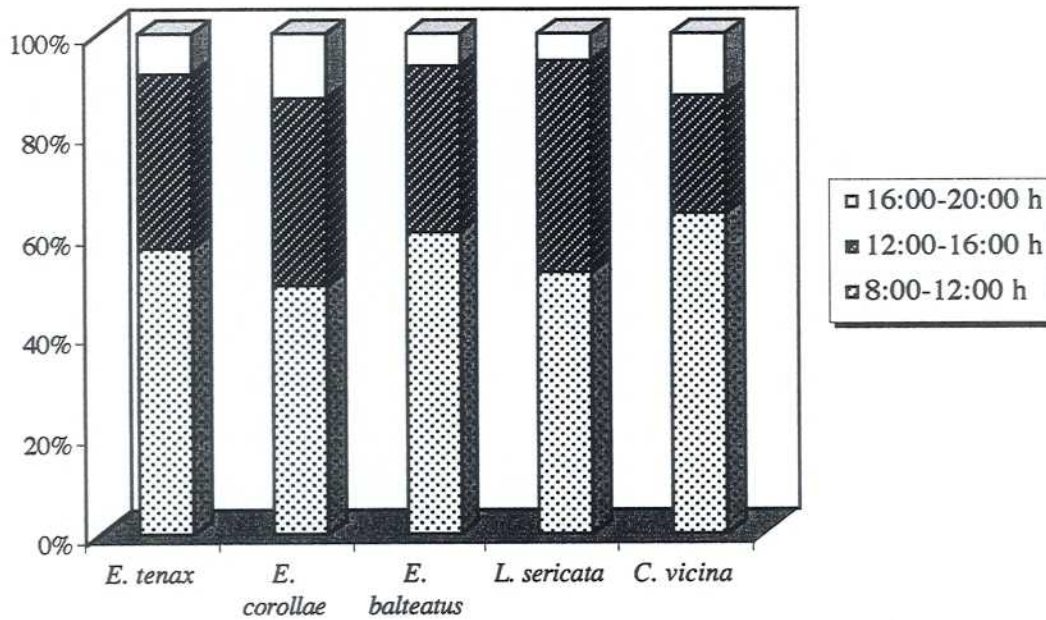
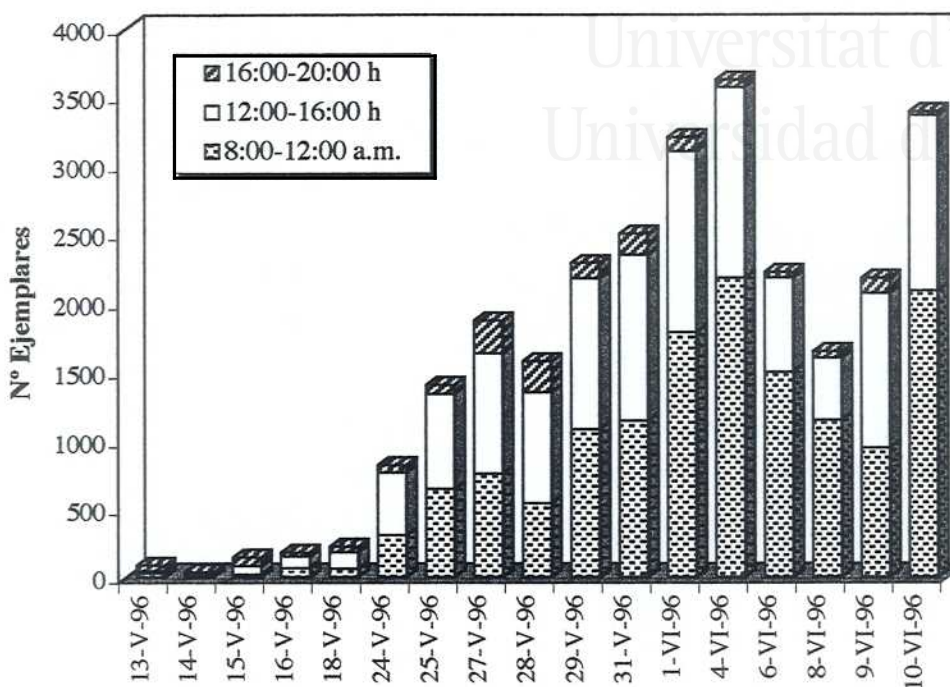


Figura 111. Diferencias en la frecuencia con que son vistas las umbelas de *D. gingidium* subsp. *commutatus* por las especies de insectos más abundantes en función de los periodos horarios establecidos.

A: *Lucilia sericata*



B: *Calliphora vicina*

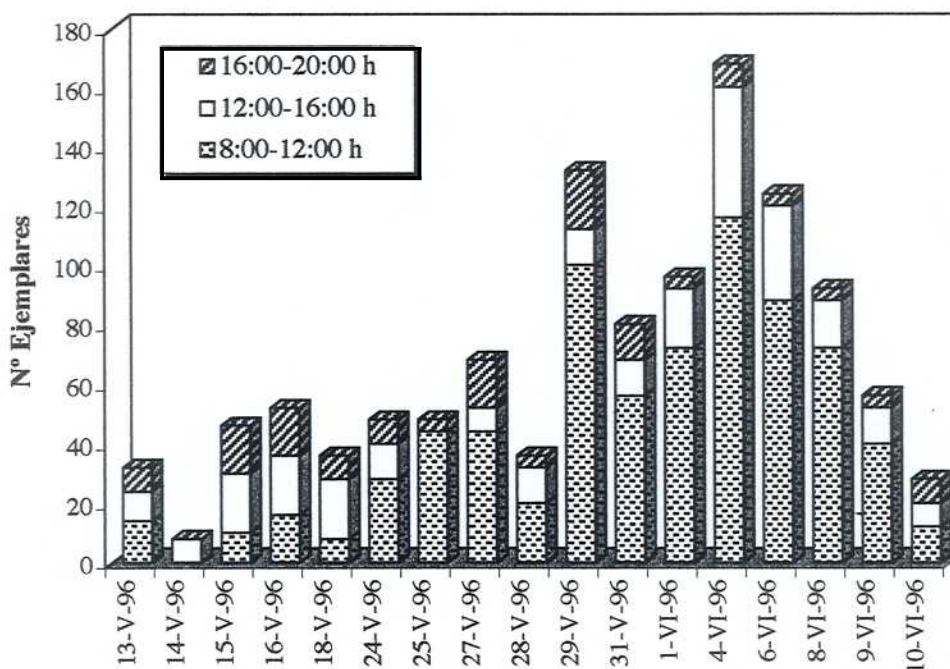
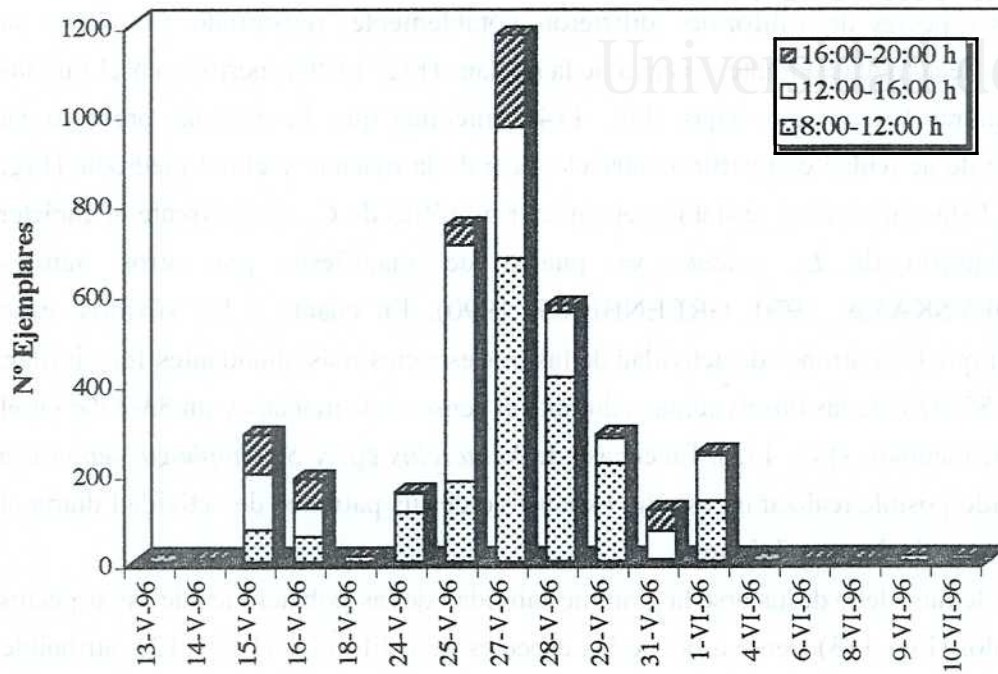


Figura 112. Evolución a lo largo del periodo de muestreo de los patrones de actividad diaria desarrollados sobre las umbelas de *D. gingidium* subsp. *commutatus* por las dos especies de califóridos más abundantes.

A: *Eupeodes corollae*



B: *Eristalis tenax*

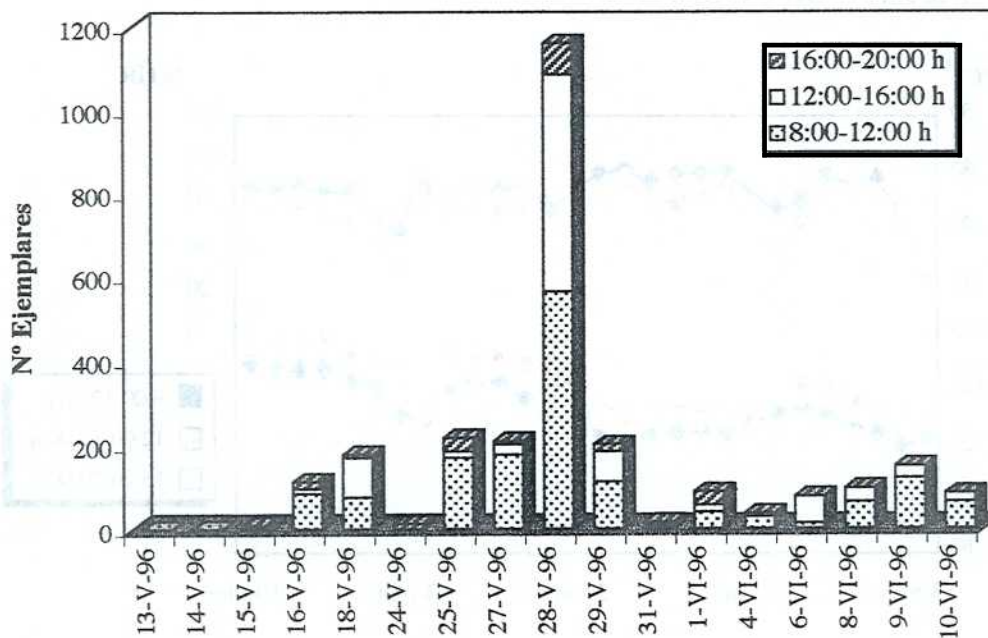


Figura 113. Evolución a lo largo del periodo de muestreo de los patrones de actividad diaria desarrollados sobre las umbelas de *D. gingidium* subsp. *commutatus* por las dos especies de sírfidos más abundantes.

Un análisis detallado de estos resultados pone de manifiesto que esta aparente homogeneidad en los patrones de actividad diaria enmascara pequeñas diferencias en la actividad desarrollada por las diferentes especies. Así, los patrones de actividad de las dos especies de califóridos difirieron notablemente, mostrando *C. vicina* su máximo de actividad durante el censo de la mañana (Fig. 112B), periodo en el que las temperaturas fueron más bajas (Fig. 114), mientras que *L. sericata* presentó su máximo de actividad compartido entre el censo de la mañana y el del mediodía (Fig. 112A). Estas diferencias respaldan el carácter higrófilo de *C. vicina* frente al carácter más heliófilo de *L. sericata* ya puesto de manifiesto por otros autores (SYCHEVSKAYA, 1970; GREENBERG, 1990). En cuanto a los sírfidos, cabe destacar que los patrones de actividad de las tres especies más abundantes fue similar, con un 55-60% de las observaciones durante el censo de la mañana y un 33-37% en el censo de mediodía (Fig. 113). En el caso de *Nemotelus* sp. y *Scathophaga stercoraria* no ha sido posible realizar un estudio exhaustivo de sus patrones de actividad diaria al no disponer de datos suficientes.

Además, debe destacarse la gran inestabilidad de las poblaciones de las especies de sírfidos (Fig. 113) frente a las de las especies de califóridos (Fig. 112), atribuible principalmente al carácter migrador de las primeras (WILLIAMS *et al.*, 1956; AUBERT *et al.*, 1969; 1976; AUBERT & GOELDLIN DE TIEFENAU, 1981; AUBERT & JACCARD, 1981).

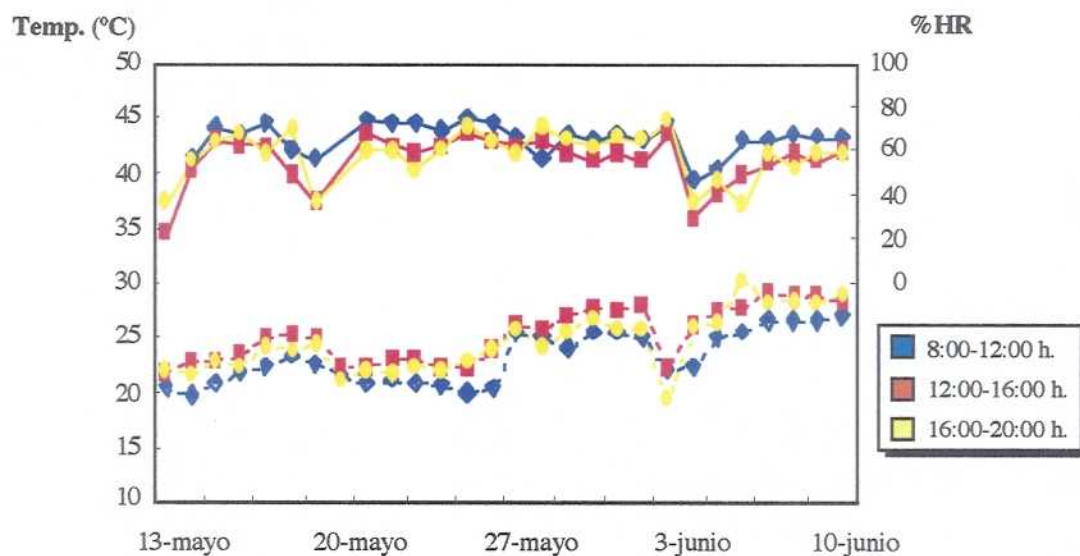


Figura 114. Evolución a lo largo del periodo de muestreo de los valores medios de temperatura (trazado discontinuo) y humedad relativa (trazado continuo) alcanzados en los distintos intervalos horarios establecidos.



Figura 115. A y B: *Eristalis tenax*; C: *Calliphora vicina*; D: *Lucilia sericata*; E: *Eupeodes corollae* y *Episyrphus balteatus*.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

3.8.2. Evaluación de la eficiencia polinizadora de los insectos

Los resultados obtenidos en los censos muestran que los califóridos y los sírfidos son los insectos que mayoritariamente visitan las flores de las plantas estudiadas y que, por tanto, pueden potencialmente intervenir en su polinización. Los hábitos florícolas de ambas familias de dípteros se han puesto de manifiesto en numerosas ocasiones (KEVAN & BAKER, 1983), siendo este carácter antófilo el responsable de que algunos de su representantes puedan en algunas ocasiones desempeñar un papel importante en la polinización de las especies vegetales que frecuentan (FAULKNER, 1962; MATSUKA & SAKAI, 1988).

El objetivo de los apartados que se describen a continuación es establecer en qué medida ambas familias de dípteros pueden contribuir a la polinización de las dos especies vegetales estudiadas.

3.8.2.1. Análisis del contenido digestivo

Introducción

A pesar de que tanto los califóridos como los sírfidos presentan hábitos antófilos, los recursos florales explotados por ambas familias son diferentes. Así, mientras que los sírfidos visitan las flores en busca de polen y néctar, principales constituyentes de su régimen alimenticio (LEEREVELD, 1984; GILBERT, 1985), los califóridos necrófagos, grupo donde se encuentran incluidas las dos especies observadas en los censos, visitan las flores principalmente en busca de néctar (ERZINÇLIOĞLU, 1996). Por tanto, en ambas familias el néctar es el responsable del aporte de carbohidratos, siendo utilizado como la fuente de energía necesaria para llevar a cabo actividades que requieren un alto coste energético. Sin embargo, el aporte de proteínas requerido para el desarrollo ovárico de las hembras difiere, siendo el polen en el caso de los sírfidos (SCHNEIDER, 1969; HASLETT, 1989) y los tejidos animales en descomposición en el caso de estos califóridos (ERZINÇLIOĞLU, 1996).

El caso *Medicago citrina*

El análisis del contenido digestivo de los califóridos, corroboró que estos insectos visitan las flores de *M. citrina* únicamente en busca de néctar. No obstante, sólo *Calliphora vicina* presenta una probóscide con la longitud necesaria (3-4 mm) para poder alimentarse del néctar acumulado en el interior de la corola de esta flores. Así, las visitas llevadas a cabo por *Lucilia sericata*, de acuerdo con las observaciones realizadas, no respondieron estrictamente a necesidades alimenticias, aunque sí podrían estar relacionadas con la ingestión del agua de rocío presente en las flores a primera hora de la mañana.

En el caso de los sírfidos, este análisis reveló que *E. corollae* y *E. tenax* son claramente polípagas, encontrándose pólenes pertenecientes a seis familias de plantas (Tab. 32). Además, los resultados obtenidos ponen de manifiesto que el polen de *M. citrina* no tiene un papel importante en la dieta polínica de estas especies, representando en ambos casos el 1-2% del total del polen ingerido. En cuanto al néctar, sólo *Eristalis tenax* dispone de una probóscide con una longitud (5-7 mm) y flexibilidad suficientes que le permitan acceder a la base de la corola donde se acumula este recurso. Además la ingestión de néctar en esta especie se ve favorecida por la amplia superficie de su labela con cerca 40 canalesseudotraqueales (HOLLOWAY, 1976).

El caso *Daucus gingidium subsp. commutatus*

A diferencia de la especie anterior las recompensas florales en *D. gingidium subsp. commutatus* están libremente expuestas a los insectos. Por tanto, la mayor parte de los insectos visitaron las umbelas con fines alimenticios aunque también fueron utilizadas, en menor medida, como lugares de termorregulación, de emparejamiento y de cópula. Además, excepcionalmente fueron empleadas por *Scathophaga stercoraria*, especie depredadora, como territorio de caza al actuar las umbelas como trampas naturales de atracción de posibles presas.

Los califóridos visitaron las umbelas principalmente con fines alimenticios, explotando como recurso trófico exclusivamente el néctar, como respaldan los resultados obtenidos en los análisis del contenido estomacal.



Universitat d'Alacant
 Universidad de Alicante

Tabla 32. Análisis polínico del contenido digestivo de las especies de sírfidos que con mayor asiduidad visitan las flores de *M. citrina* en el archipiélago de Columbretes.

	<u>n</u>	Especies de plantas (% del total)								
		<i>Leguminosae</i> (<i>Medicago citrina</i>)	<i>Cruciferae</i> (<i>Lobularia columbretensis</i> y <i>Sisymbrium irio</i>)	<i>Chenopodiaceae</i> (<i>Suaeda vera</i> y <i>Chenopodium murale</i>)	<i>Compositae</i> (<i>Sonchus tenerrimus</i>)	<i>Compositae</i> (<i>Phagnalon saxatile</i>)	<i>Euphorbiaceae</i> (<i>Euphorbia terracina</i>)	<i>Geraniaceae</i> (<i>Erodium chium</i>)	<i>Umbelliferae</i> (<i>Daucus commutatus</i>)	Otros
Sírfidos										
<i>Eristalis tenax</i>	15	2,64	52,9	< 5%	22,07	17,65	< 5%	< 5%	< 5%	1,32
<i>Eupeodes corollae</i>	18	1,03	78,8	5,01	< 5%	< 5%	9,01	< 5%	< 5%	1,06



Universitat d'Alacant
 Universidad de Alicante

Tabla 33. Análisis polínico del contenido digestivo de las especies de sírfidos que con mayor asiduidad visitan las flores de *D. gingidium* subsp. *commutatus* en el archipiélago de Columbretes.

	<u>n</u>	Especies de plantas (% del total)						
		<i>Umbelliferae</i> (<i>Daucus commutatus</i>)	<i>Cruciferae</i> (<i>Lobularia columbretensis</i> y <i>Sisymbrium irio</i>)	<i>Chenopodiaceae</i> (<i>Suaeda vera</i> y <i>Chenopodium murale</i>)	<i>Compositae</i> (<i>Sonchus tenerrimus</i>)	<i>Compositae</i> (<i>Phagnalon saxatile</i>)	<i>Geraniaceae</i> (<i>Erodium chium</i>)	Otros
Sírfidos								
<i>Eristalis tenax</i>	15	37,89	12,89	19,2	20,95	6,69	1,12	1,25
<i>Eupeodes corollae</i>	15	47,23	15,15	31,3	4,28	< 1%	< 1%	1,24
<i>Episyrphus balteatus</i>	15	72,19	11,67	13,3	1,21	0	< 1%	1,56
<i>Scaeva pyrastris</i>	13	38,97	17,5	37,9	< 1%	< 1%	< 1%	4,06
<i>Meliscaeva auricollis</i>	15	66,02	6,38	23,3	< 1%	0	< 1%	3,1

Las especies de sírfidos, por el contrario, visitaron las flores en busca tanto de polen como de néctar. En el caso particular de *Eupeodes corollae*, *Episyrphus balteatus* y *Meliscaeva auricollis*, se pudo observar a algunos individuos ingiriendo el polen directamente de las anteras. Estos datos se vieron corroborados por los resultados obtenidos en los análisis del contenido estomacal, que además pusieron de manifiesto la importancia del polen de *D. gingidium* subsp. *commutatus* en la dieta polínica de las especies de sírfidos censadas, constituyendo en todas las especies el tipo polínico más abundante, con entre 38 y el 72% del total del polen ingerido (Tab. 33). Del mismo modo, estos análisis evidenciaron la gran similitud desde el punto de vista cualitativo, de las dietas polínicas de las 5 especies de sírfidos en este medio insular, utilizando prácticamente todas ellas las mismas especies vegetales como recurso polínico (Tab. 33). Cuantitativamente, debe señalarse que en todas las especies, el tipo polínico de *Suaeda vera* fue el segundo en importancia, excepto en el caso de *Eristalis tenax* en que este puesto correspondió tanto al polen de *Suaeda vera* como al de *Sonchus tenerrimus* (Tab. 33).

Las pautas de comportamiento derivadas de las actividades alimenticias desarrolladas sobre las umbelas fueron similares tanto en las especies de sírfidos como de califóridos. En ambos casos, los insectos se posaron primeramente sobre la zona central de la umbela, donde la superficie de ésta es más plana; para, a continuación, desplazarse hacia los extremos. Por tanto, el modelo general de comportamiento estuvo marcado por un movimiento centrífugo de los insectos en las umbelas. Las principales diferencias detectadas en su comportamiento residieron en el tiempo medio de permanencia de las distintas especies sobre las umbelas (Tab. 34). Así, *C. vicina* fue la especie que durante más tiempo prolongó sus visitas en las umbelas, seguida por *L. sericata*, *E. corollae* y *Eristalis tenax*, todas ellas con una duración muy similar de sus visitas.

Tabla 34. Diferencias en el intervalo de tiempo que permanecen sobre las umbelas de *D. gingidium* las especies de insectos más abundantes.

Especies de insectos	Tiempo de permanencia sobre las umbelas (m, s)		
	media	SE	n
<i>Calliphora vicina</i>	4m, 27s, 65	45,71	14
<i>Lucilia sericata</i>	2m, 49s, 37	30,88	32
<i>Eristalis tenax</i>	2m, 40s, 99	37,70	16
<i>Eupeodes corollae</i>	2m, 31s, 16	88,04	7
<i>Episyrphus balteatus</i>	1m, 29s, 28	26,74	11

3.8.2.2. Análisis polínico del tegumento

El caso de *Medicago citrina*

Estos análisis, al igual que en el estudio del polen contenido en el sistema digestivo, se han llevado a cabo exclusivamente sobre las 4 especies de dípteros más abundantes en los censos. Los resultados revelan que la especie con una mayor carga polínica en el tegumento es *E. tenax*, seguida de *C. vicina*. Además, es en estas dos especies donde la proporción de los granos de polen de *M. citrina*, con respecto al total del polen acarreado, es más alta: un 18% en el caso de *E. tenax* y 12% en el de *C. vicina* (Tab. 35).

Un análisis detallado de los resultados pone de manifiesto la gran disparidad existente en los porcentajes de polen de *M. citrina* transportado por las distintas especies. Estos resultados reflejan claramente el grado de eficiencia de las diferentes especies a la hora de desencadenar el proceso *tripping* a las flores. Esta hipótesis se ve respaldada, además, por el hecho de que en las especies que acarrean un mayor porcentaje de polen de *M. citrina*, el polen se localiza principalmente en la mitad anterior de la superficie ventral del tórax, lugar donde golpean los estambres y el estigma en el momento en que se desencadena el proceso de *tripping* (Fig. 116; 117).

El caso de *D. gingidium* subsp. *commutatus*

La morfología floral de esta especie facilita el contacto tanto de las superficies de los estigmas como de las anteras con la superficie, principalmente ventral, del tegumento de los insectos que visitan las umbelas, independientemente de la actividad que sobre ellas desarrollen. No obstante, de todas las actividades realizadas por los insectos sobre las umbelas, son las de tipo alimenticio las que requieren un mayor grado de movilidad sobre éstas, lo que incrementa considerablemente la capacidad polinizadora de los insectos que las llevan a cabo. Este incremento responde tanto a una mayor acumulación de los granos de polen sobre el tegumento de los insectos como a un aumento de las posibilidades de transferencia del polen a la superficie de los estigmas.

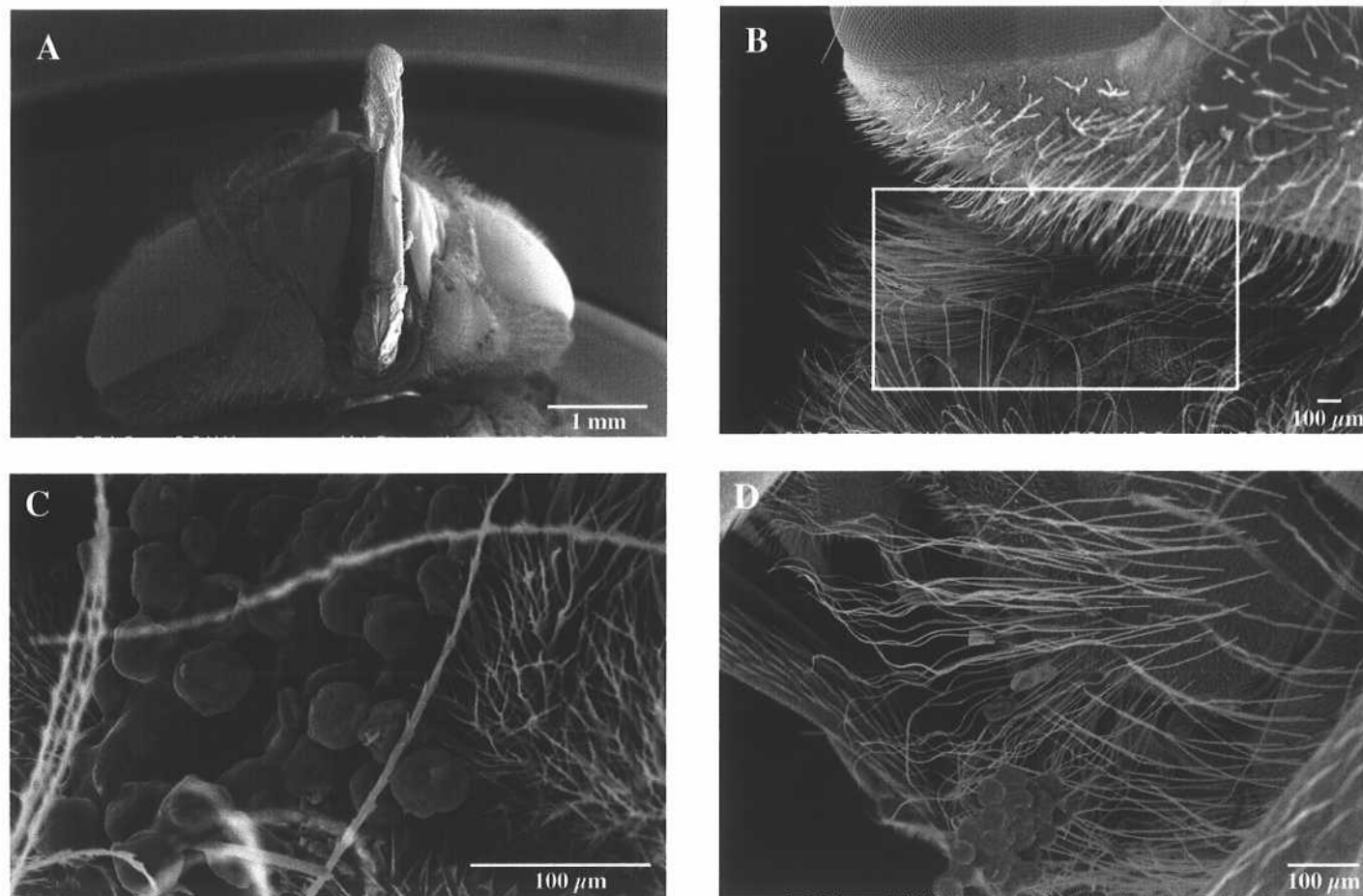


Figura 116. Cabeza y torax *Eristalis tenax*; A: vista ventral de la cabeza; B: vista ventral de la mitad anterior de tórax, lugar donde golpea la columna estaminal de *Medicago citrina* en el proceso de *tripping*; C y D; granos de polen de *M. citrina* adheridos a las setas del tórax.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

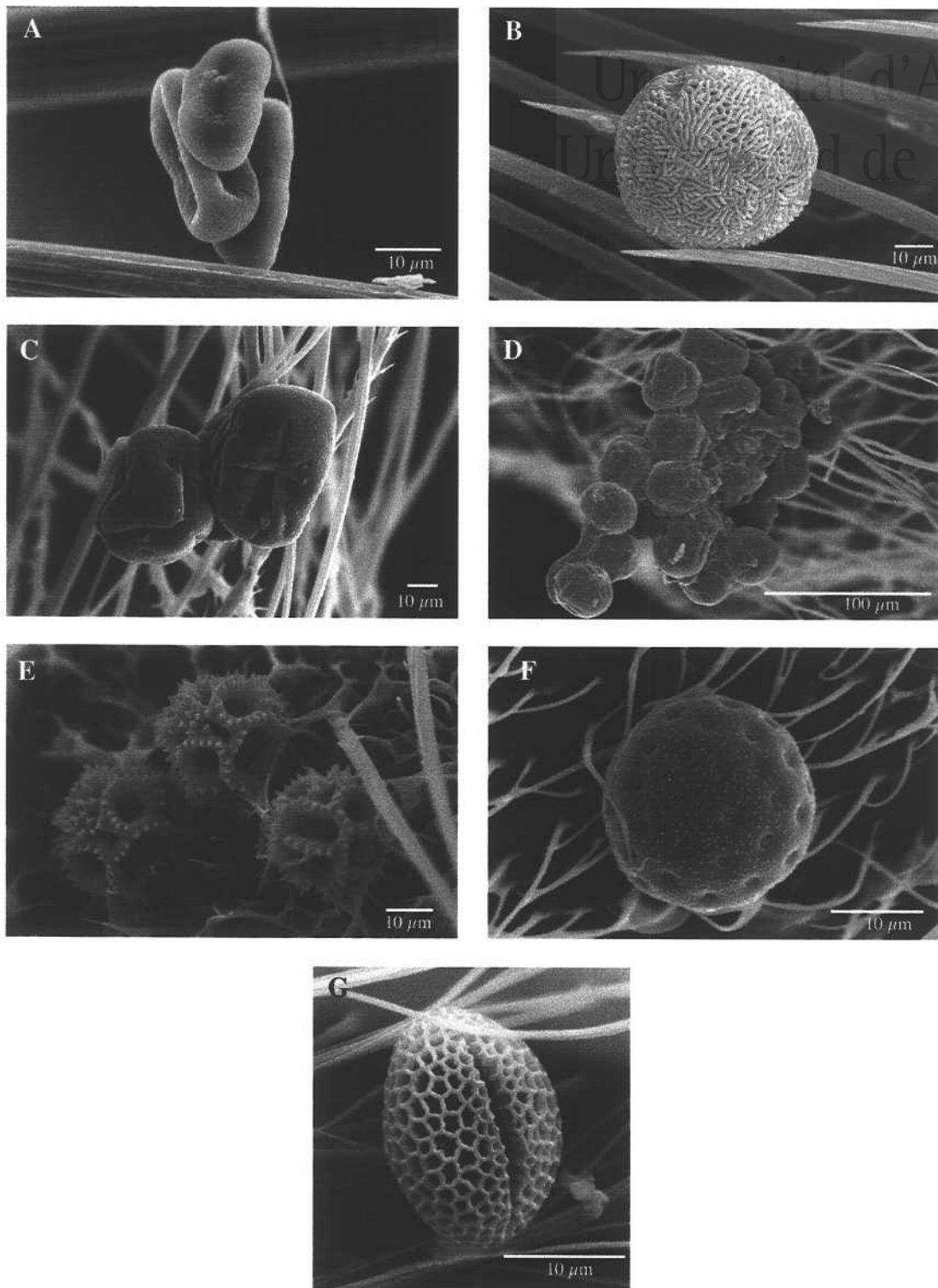


Figura 117. Tipos polínicos observados sobre las setas del tegumento de los insectos; A: *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*; B: *Erodium chium*; C y D: *Medicago citrina*; E: *Sonchus tenerrimus*; F: *Suaeda vera*; G: *Lobularia maritima* subsp. *columbretensis*.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Tabla 35. Análisis cuantitativo y cualitativo de los granos de polen transportados por las especies de insectos que con mayor frecuencia visitan las flores de *M. citrina* en el archipiélago de Columbretes.

	Número total de granos de polen				Especies de plantas (% del total)								
	media	SE	rango	n	<i>Leguminosae</i> (<i>Medicago citrina</i>)	<i>Cruciferae</i> (<i>Lobularia columbretensis</i> y <i>Sisymbrium irio</i>)	<i>Chenopodiaceae</i> (<i>Suaeda vera</i> y <i>Chenopodium murale</i>)	<i>Compositae</i> (<i>Sonchus tenerrimus</i>)	<i>Compositae</i> (<i>Phagnalon saxatile</i>)	<i>Euphorbiaceae</i> (<i>Euphorbia terracina</i>)	<i>Geraniaceae</i> (<i>Erodium chium</i>)	<i>Umbelliferae</i> (<i>Daucus commutatus</i>)	Otros
Califóridos													
<i>Calliphora vicina</i>	178	31,5	21-418	20	12,66	29,89	35,79	13,66	< 5%	< 5%	< 5%	< 5%	4
<i>Lucilia sericata</i>	328	136	24-1264	20	2,77	56,95	15,68	< 5%	< 5%	13,52	< 5%	6,97	1,11
Sírfidos													
<i>Eristalis tenax</i>	715	291	96-1500	15	18,22	21,44	6,45	24,83	22,89	< 5%	< 5%	< 5%	3,1
<i>Eupeodes corollae</i>	85,1	52,9	10-606	18	2,14	66,27	16,4	< 5%	< 5%	5,68	5,36	< 5%	2,1



Universitat d'Alacant
 Universidad de Alicante

Tabla 36. Análisis cuantitativo y cualitativo de los granos de polen transportados por las especies de insectos que con mayor asiduidad visitan las umbelas de *D. gingidium* subsp. *commutatus*.

	Número total de granos de polen				Especies de plantas (% del total)						
	media	SE	rango	n	<i>Umbelliferae</i> (<i>Daucus commutatus</i>)	<i>Cruciferae</i> (<i>Lobularia columbretensis</i> y <i>Sysimbrium irio</i>)	<i>Chenopodiaceae</i> (<i>Suaeda vera</i> y <i>Chenopodium murale</i>)	<i>Compositae</i> (<i>Sonchus tenerrimus</i>)	<i>Compositae</i> (<i>Phagnalon saxatile</i>)	<i>Geraniaceae</i> (<i>Erodium chium</i>)	Otros
Callifóridos											
<i>Calliphora vicina</i>	1929,5	581,08	70-5249	20	84,25	<1%	14,38	<1%	0	0	1,2
<i>Lucilia sericata</i>	1493,2	381,5	218-3380	20	82,64	12,34	3,17	1,47	0	0	0,38
Sírfidos											
<i>Eristalis tenax</i>	4353,43	1221,15	335-14652	15	82,61	1,66	3,48	5,09	5,39	<1%	1,1
<i>Eupeodes corollae</i>	993,5	315,81	46-3534	15	88,3	4,64	3,01	1,08	1,68	<1%	0,66
<i>Episyrphus balteatus</i>	1067,8	301,586	95-2374	15	90,45	4,5	2,71	<1%	<1%	0	2,04
<i>Scaeva pyrastris</i>	2434,5	712,83	241-5491	13	88,8	<1%	4,59	<1%	<1%	1,04	3,73
<i>Meliscaeva auricollis</i>	1539,4	494,64	44-4726	15	83,48	1,62	3,27	10,14	<1%	<1%	1,23
Escatofagidos											
<i>Scathophaga stercoraria</i>	2024,6	458,56	418-3398	7	86,17	8,89	4,07	<1%	<1%	-	0,15

Los resultados muestran que el porcentaje de granos de polen de *Daucus* sobre el total de la carga polínica acarreada es muy elevado y extraordinariamente similar en todas las especies de insectos estudiadas, representando entre el 83 y 90% del contenido polínico total (Tab. 36). En consecuencia, la eficiencia polinizadora de las distintas especies está fuertemente condicionada por el tamaño de la carga polínica total, que está determinada por una serie de adaptaciones morfológicas y comportamentales que delimitan la capacidad de transporte de polen propia de cada especie. La carga polínica total, representada por el número medio de granos de polen acarreados por ejemplar, fue, con diferencia, mucho más elevada en *Eristalis tenax*, seguida por la obtenida por *Scaeva pyrastris* y *Scathophaga stercoraria*. A éstas le siguieron las dos especies de califóridos y *Meliscaeva auricollis* con una carga polínica similar, siendo *Eupeodes corollae* y *Episyrphus balteatus* las especies que mostraron los valores más bajos (Tab. 36).

3.8.2.3. Experimentos de confinamiento

El caso *Medicago citrina*

Para llevar a cabo estos experimentos se seleccionaron, además de las especies de dípteros más frecuentemente representadas en los censos, dos especies de himenópteros, que aparecieron de forma accidental en la isla: *Bombus terrestris* y *Amegilla* sp. La inclusión de estos dos himenópteros permitió comparar el papel que desempeñan en la polinización de *M. citrina* polinizadores poco especializados como son los dípteros, que raramente intervienen en la polinización de las leguminosas, frente a especies claramente especializados en la polinización de este tipo flores (FREE, 1993).

Estos experimentos permitieron comparar la eficiencia de las diferentes especies de insectos a la hora de provocar el proceso de *tripping* a las flores. De los resultados obtenidos se desprende que únicamente los porcentajes de *tripping* producidos con *Bombus terrestris*, *Amegilla* sp., *E. tenax* y *C. vicina* supusieron un claro incremento respecto a las tasas de *tripping* espontáneo (Tab. 37). De estas especies fueron los dos himenópteros los que obtuvieron los porcentajes de *tripping* más altos, seguidos de *E. tenax* y *C. vicina*. El grado de eficiencia de las diferentes especies parece estar

restringido en primer lugar por caracteres anatómicos como la longitud de la probóscide, además de por características de tipo comportamental (Tab. 37).

Tabla 37. Porcentajes de *tripping* obtenidos por las distintas especies de insectos en los experimentos de confinamiento realizados en 1997 y 1998. Estos porcentajes se han relacionado con la longitud de la probóscide de cada una de las especies.

Especies	% tripping 1997	% tripping 1998	Longitud de la probóscide (mm)*
<i>Bombus terrestris</i>	-	98,53	7-8
<i>Amegilla</i> sp.	77,50	-	7-8
<i>Eristalis tenax</i>	66,40	55,76	5-7
<i>Calliphora vicina</i>	50,24	54,62	4-5
<i>Lucilia sericata</i>	17,23	13,59	2-3
<i>Eupeodes corollae</i>	14,58	11,34	2-3
<i>Tripping</i> espontáneo	19,78	16,45	

* Tomado de PROCTOR *et al.* (1996) y GILBERT (1985).

No obstante, los parámetros que van a determinar realmente la efectividad de las diferentes especies de insectos en la polinización son tanto los porcentajes de fructificación como las características de los frutos y semillas obtenidas en cada tratamiento. Lamentablemente, cabe señalar que de los dos años en los que se llevaron a cabo los experimentos, sólo fue posible analizar las características de frutos y semillas del segundo año (1998), puesto que el proceso de maduración de los frutos durante 1997 se vio gravemente afectado por el ataque del pulgón *Aphis craccivora* (*Aphididae*). En consecuencia, de los datos obtenidos durante este primer año únicamente ha sido posible utilizar los porcentajes de fructificación.

En relación con los porcentajes de fructificación, debe destacarse que únicamente los obtenidos con *Amegilla* sp., *E. tenax*, *Bombus terrestris* y *C. vicina*, supusieron un claro aumento respecto al conseguido en el tratamiento de polinización espontánea (Fig. 118).

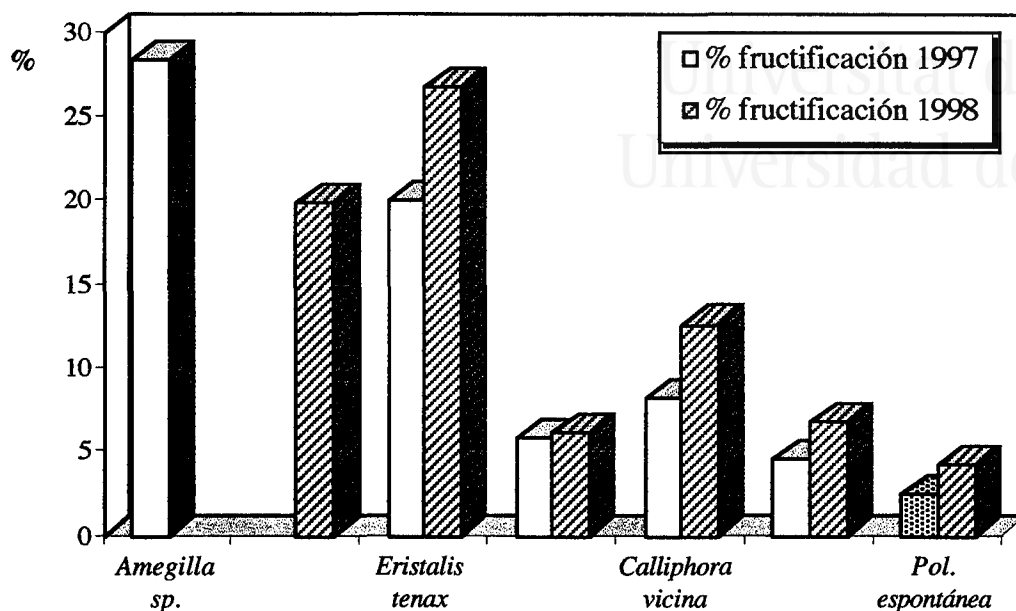


Figura 118. Comparación entre los porcentajes de fructificación alcanzados con las diferentes especies de insectos tras los experimentos de confinamiento y el obtenido en el tratamiento de polinización espontánea en *M. citrina* durante los años 1997 y 1998.

De hecho, cuando se comparan, en términos de producción las características de los frutos resultantes tras el confinamiento de los distintos insectos con el obtenido en el tratamiento de polinización espontánea (Fig. 119), las diferencias observadas son únicamente significativas en el caso de *E. tenax*, *B. terrestris* y *C. vicina* (Tab. 38). Además, como se ha visto en párrafos anteriores, son precisamente estas tres especies las que lograron los porcentajes de *tripping* más elevados. Todos estos resultados coinciden en señalar a *E. tenax* y *C. vicina* como las especies que más directamente pueden contribuir a la polinización de *M. citrina*, en el ámbito de las Columbretes.

El estudio comparativo de la efectividad de estas tres especies mostró cómo los valores más elevados tanto en el peso de los frutos como el número de semillas por fruto correspondieron a los experimentos realizados con *E. tenax*. Sin embargo, las diferencias detectadas con respecto a las otras dos especies fueron únicamente significativas en el caso de *C. vicina*. En cuanto al peso de las semillas por fruto las diferencias que se observaron entre las tres especies no resultaron significativas (Fig. 119; Tab. 38).

Los sírfidos y otros dípteros como agentes polinizadores en ecosistemas insulares

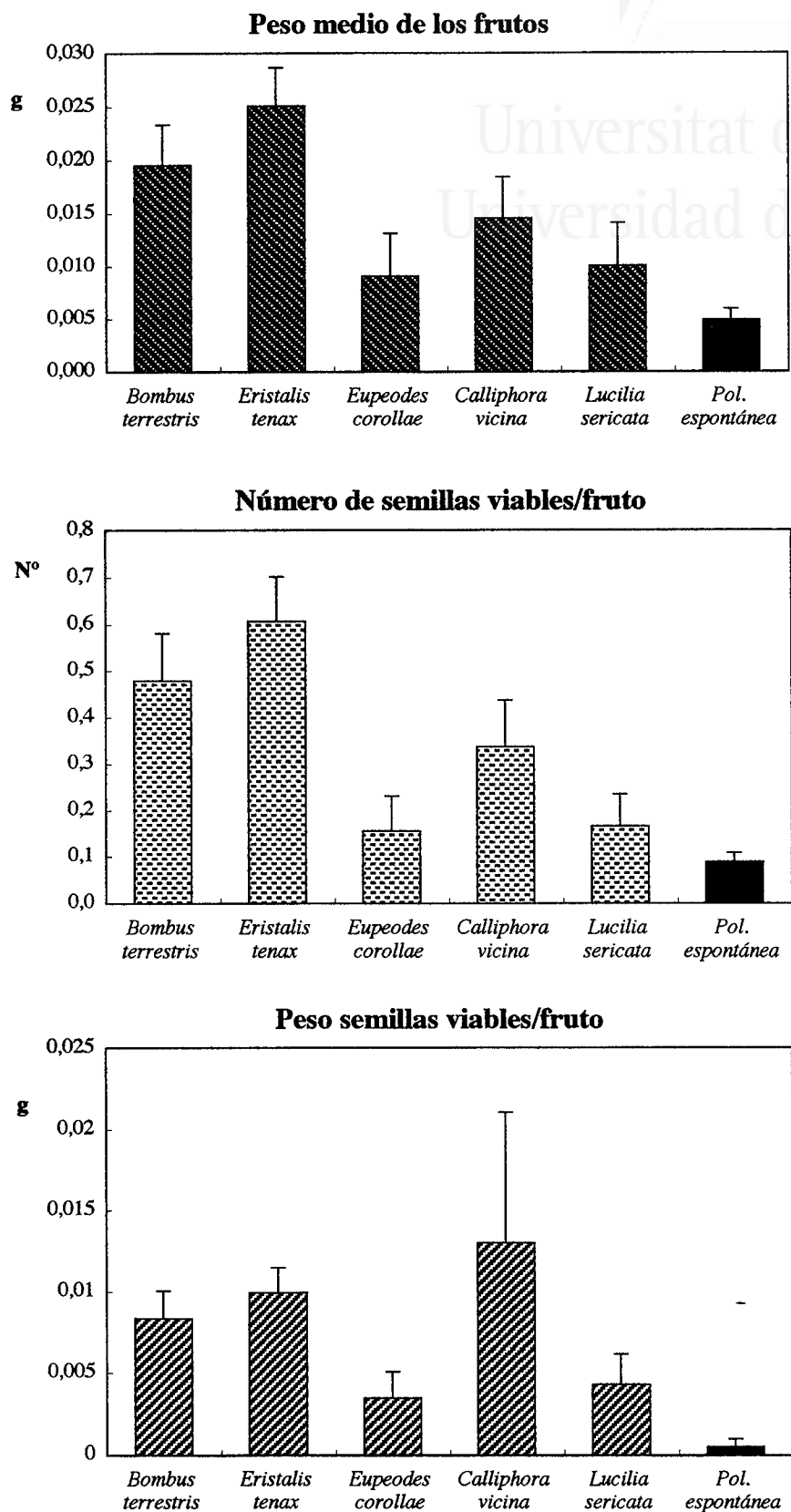


Figura 119. Comparación, en términos de producción de frutos en *M. citrina*, de las características de los frutos y semillas resultantes del tratamiento de polinización espontánea con las de los obtenidos tras el confinamiento de las diferentes especies de insectos.



Tabla 38. Sumario de los estadísticos obtenidos en la comparación de los resultados alcanzados en los experimentos de confinamiento de insectos con los conseguidos en el tratamiento de polinización espontánea, en términos de producción de frutos.

Tratamientos de polinización		Valores estadísticos					
		Peso medio de los frutos		Nº de semillas viables/fruto		Peso de semillas viables/fruto	
		valor	P	valor	P	valor	P
		H[5,1192]=84,51923	0,0000	H[5,1192]=79,09018	0,0000	H[5,1192]=77,12574	0,0000
Pol. espontánea	<i>Bombus</i>	U[136,572]=32869,50	0,0000	U[136,572]=33032,00	0,0000	U[136,572]=32860,50	0,0000
	<i>E. tenax</i>	U[165,572]=36713,00	0,0000	U[165,572]=37346,00	0,0000	U[165,572]=37525,00	0,0000
	<i>E. corollae</i>	U[97,572]=27169,00	n. s.	U[97,572]=27181,00	n. s.	U[97,572]=27180,00	n. s.
	<i>C. vicina</i>	U[119,572]=31172,50	0,0015	U[119,572]=31414,00	0,0041	U[119,572]=31457,00	0,0050
	<i>L. sericata</i>	U[103,572]=28667,00	n. s.	U[103,572]=28677,00	n. s.	U[103,572]=28676,00	n. s.
<i>Bombus terrestris</i>	<i>E. tenax</i>	U[136,165]=10491,00	n. s.	U[136,165]=10581,50	n. s.	U[136,165]=10696,00	n. s.
	<i>C. vicina</i>	U[136,119]=7542,000	n. s.	U[136,119]=7514,500	n. s.	U[136,119]=7480,500	n. s.
<i>Eristalis tenax</i>	<i>C. vicina</i>	U[165,119]=8495,000	0,0189	U[165,119]=8561,500	0,0229	U[165,119]=8602,500	0,0297

En el análisis relativo a la calidad de los frutos, las diferencias observadas en las características de frutos y semillas no resultaron significativas para ninguna de las variables estudiadas (peso del fruto K-W $H[5,123] = 7,88 P > 0,05$; n° de semillas viables/fruto K-W $H[5,123] = 1,45 P > 0,05$; peso de las semillas viables/fruto K-W $H[5,123] = 6,08 P > 0,05$).

El caso *D. gingidium* subsp. *commutatus*

Los experimentos de confinamiento, en este caso, se realizaron únicamente con las especies de califóridos y sírfidos más ampliamente representadas en los censos: *L. sericata*, *E. corollae*, *E. tenax* y *C. vicina*. La evaluación de la eficiencia polinizadora de cada una de estas especies se llevó a cabo a través de los porcentajes de fructificación alcanzados tras el periodo de aislamiento.

Los resultados evidencian, que con todas las especies de insectos, los porcentajes de fructificación alcanzados en los experimentos de confinamiento fueron notablemente superiores a los logrados en los tratamientos de polinización espontánea (Fig. 120). De las cuatro especies consideradas, cabe destacar la eficiencia polinizadora de *E. tenax*, claramente superior a la del resto de especies. No apreciándose grandes diferencias entre los porcentajes de fructificación obtenidos por las cuatro especies restantes (Fig. 120).

% de fructificación

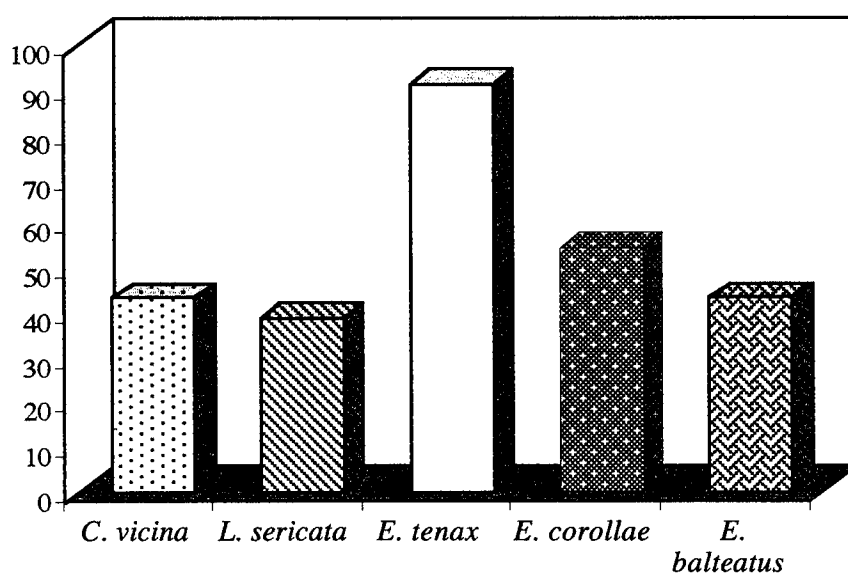


Figura 120. Porcentajes de fructificación obtenidos por las diferentes especies de insectos aisladas en los experimentos de confinamiento en *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*.

4. Discusión

4.1. *Medicago citrina*

4.1.1. Antesis y patrones de producción de néctar

El néctar, una de las principales recompensas florales, es ofrecido a los insectos durante la práctica totalidad del prolongado periodo de antesis de las flores de *M. citrina*. Este patrón de producción de néctar supone para la planta un importante gasto de recursos en términos tanto de energía como de agua.

La prolongada duración de la antesis de la flor parece confirmar la hipótesis de KERNER VON MARILAUN (1891) que relaciona largos periodos de antesis con condiciones climáticas imprevisibles, hipótesis que ha sido corroborada por PETANIDOU *et al.* (1995). En nuestro caso, esta hipótesis respondería más que a las particulares condiciones climáticas del Archipiélago Columbretes, a la casi completa ausencia de himenópteros (ESPAÑOL, 1958; GARCÍA MARÍ *et al.*, 1991), principales polinizadores de esta especie. No hay que olvidar que la morfología floral de esta especie la hace casi exclusivamente accesible a polinizadores del grupo de los himenópteros, especialmente abejas y abejorros. De hecho, la concentración de néctar de *M. citrina* (20-30%) se incluye dentro del rango preferido por los grandes *Apoidee* (20-50%) (EICKWORT & GINSBERG, 1980). A pesar de que esta especie puede ser considerada como “generalista”, ya que en su polinización pueden intervenir un amplio rango de *Apoidea*, la ausencia de los representantes de esta superfamilia en las I. Columbretes, reduce enormemente la posibilidad de que los insectos puedan intervenir en su polinización. Por tanto, las únicas opciones de polinización alógama recaen en especies de insectos consideradas “ladronas de néctar”, debido a su escasa eficiencia para desencadenar el proceso de *tripping*. No obstante, un incremento en la variedad y abundancia de estos polinizadores poco especializados puede incrementar el éxito reproductivo de esta especie.

La cantidad de néctar secretado puede influir en diversos aspectos del comportamiento de los posibles polinizadores, como la frecuencia de visitas a las plantas, el número de flores visitadas por planta y el tiempo de permanencia por flor (factores que indirectamente gobiernan la recepción y donación de polen). Por tanto, el nivel de producción de néctar va a tener importantes repercusiones en la polinización (RATHCKE, 1992). En *M. citrina* las cantidades de néctar más

importantes, en términos tanto de volumen como de contenido de azúcares, se secretan durante los tres primeros días de antesis de flor, coincidiendo con el periodo de mayor receptividad del estigma. En consecuencia, las flores invierten más recursos en atraer a los posibles polinizadores cuando la probabilidad de que la polinización sea llevada a cabo con éxito es más elevada. Este patrón es ligeramente diferente en su congénere *M. sativa*, en el que a pesar de que las flores son fértiles a partir del primer día de antesis, la producción de néctar no comienza hasta 2 ó 3 días después (PANKIW & BOLTON, 1965).

Finalmente, podemos concluir que tanto la larga duración del periodo de antesis como el costoso patrón de producción de néctar, pueden constituir una adaptación de las poblaciones *M. citrina* en las Columbretes para incrementar al máximo las posibilidades de polinización alógama en este ecosistema, caracterizado por la ausencia polinizadores especializados.

4.1.2. El efecto del proceso de *tripping* sobre la secreción de néctar

En las especies de leguminosas que presentan un mecanismo de presentación de polen de tipo explosivo, es frecuente observar una considerable disminución en la producción de néctar después de desencadenarse el proceso *tripping*, ya detectable en algunas especies a las pocas horas de haberse producido éste (PANKIW & BOLTON, 1965). En algunas especies como *M. sativa* la secreción de néctar llega a cesar completamente una vez activado dicho proceso (PEDERSEN & BOHART, 1953). Sin embargo, en *M. citrina* la secreción de néctar sólo se vio afectada cuando el proceso de *tripping* se desencadenó en las flores durante el primer día de antesis. Únicamente, en este caso tuvo lugar una reducción significativa, tanto en las cantidades de néctar secretado como en el tiempo que las flores continuaron produciéndolo. Si se tiene en cuenta que la energía invertida en la producción de néctar no puede ser desviada a otras funciones, es fácil suponer que una importante inversión en la secreción de néctar puede llevar consigo una reducción en la producción final de semillas (PYKE, 1991). Por consiguiente, cabe esperar que en ecosistemas ricos en polinizadores especializados, los representantes de *M. citrina* se vean beneficiados simplemente por la reducción de los costes derivados de la producción de néctar, ya que la polinización se producirá al poco tiempo de abrirse la flor.

Desde el punto de vista de la producción de néctar, el desencadenamiento del proceso de *tripping* después del primer día de antesis es equivalente a la no activación de dicho proceso, puesto que no tiene ninguna repercusión sobre las cantidades de néctar secretado. Estas diferencias en la respuesta entre las flores de primer día y las de los días siguientes pueden estar relacionadas con una pérdida gradual de turgencia en la flor conforme avanza el periodo de antesis. No obstante, este patrón varía dentro del género *Medicago*; así en *M. sativa* la producción de néctar se ve afectada por el desencadenamiento del proceso de *tripping* con independencia del momento de la antesis en que éste tenga lugar (PANKIW & BOLTON, 1965). Esta disparidad en el patrón de respuesta entre ambas especies puede estar relacionada con diferencias en la capacidad de obtención de recursos para la producción de néctar en función de su hábito: arbustivo en *M. citrina* frente al herbáceo perenne *M. sativa*. De hecho, la influencia de los biotipos de las plantas sobre otros aspectos de la producción de néctar ha sido puesta de manifiesto por PETANIDOU & SMETS (1996) y, recientemente, por RODRÍGUEZ-RIAÑO *et al.* (1999) para otras leguminosas.

Finalmente podemos concluir que *M. citrina* intensifica su poder de atracción sobre los posibles polinizadores incrementando considerablemente las cantidades de néctar producido, cuando las tasas de visita de los insectos son bajas. Aparentemente la estrategia adoptada por *M. citrina* en el Archipiélago de Columbretes es “intentar atraer desesperadamente polinizadores a través del ofrecimiento de importantes cantidades de néctar”. Otro hecho que respalda esta estrategia es la duración extremadamente larga de su periodo de floración, uno de los más extensos en el ámbito mediterráneo (PETANIDOU *et al.* 1995).

4.1.3. Efecto del proceso *tripping* sobre el éxito reproductivo de *M. citrina*

El éxito reproductivo de esta especie depende por completo de la activación del proceso de *tripping*, puesto que la membrana estigmática actúa como barrera frente a la acción del propio polen, impidiendo la autopolinización preantésica de las flores, a pesar de ser autocompatibles. No obstante la liberación de la columna estaminal por sí sola no es suficiente para asegurar la fecundación, ya que debe de ir combinada con la deposición de polen sobre la superficie del estigma, procesos en los que el factor tiempo va a tener un papel muy importante. Así, cuando la liberación de la columna estaminal no es inmediatamente seguida por una transferencia de polen, la fertilidad de

la flor sufre un drástico descenso, relacionado probablemente con la rápida desecación o pérdida de actividad de los exudados liberados tras la ruptura de la membrana estigmática (durante el proceso de *tripping*). Este descenso afectó no sólo a las tasas de fructificación, sino también a la calidad de los frutos. De hecho, si se comparan únicamente los frutos producidos, se observa una significativa reducción en el número de semillas producidas por fruto cuando la polinización se efectúa a partir de las 24 horas de haberse desencadenado el *tripping*. Por tanto, aunque la polinización puede producirse, las condiciones en las que ésta tiene lugar repercuten en la calidad de los frutos, probablemente como consecuencia de una acusada reducción de las tasas de germinación de los granos de polen sobre la superficie del estigma. Incluso cuando la polinización y el proceso de *tripping* se combinan, el factor tiempo sigue desempeñando un papel importante. Así, las flores más fecundas (en términos de producción) fueron aquéllas en las que la activación del proceso de *tripping* y la polinización se efectuaron simultáneamente durante el primer día de antesis. A partir de este momento, la fecundidad de las flores disminuyó, de forma moderada, conforme avanzaba el periodo de antesis. Esta reducción en la fecundidad se tradujo en una reducción en las tasas de fructificación obtenidas pero no en la calidad de los frutos producidos.

Finalmente, podemos concluir que el estigma permanece receptivo durante casi todo el periodo de antesis mientras permanece en el interior de la quilla, reduciéndose drásticamente su receptividad una vez se desencadena el proceso de *tripping*. Por tanto, únicamente se obtendrán unas altas tasas de productividad en esta especie, cuando la polinización tenga lugar durante el inicio del periodo de antesis de la flor, y además, se produzca casi simultáneamente al desencadenamiento del proceso de *tripping*. Esta doble combinación requiere evidentemente la intervención de polinizadores especializados.

El hecho de que los estigmas permanezcan receptivos, incluso después de los primeros días de antesis, es muy destacable. Este periodo de receptividad tan prolongado responde bien a las impredecibles condiciones reinantes en las I. Columbretes durante la época de floración de *M. citrina*. Esta época coincide con el final del invierno y el principio de la primavera, periodos caracterizados por fuertes vientos y bajas temperaturas, que pueden interferir en la presencia y comportamiento de los posibles polinizadores. Además, este extenso periodo de receptividad concuerda con los patrones de producción de néctar obtenidos, siendo ambos patrones un claro reflejo de la baja frecuencia con que son visitadas las flores de esta especie.

4.1.4. El papel de los insectos en la polinización de *M. citrina*

Las flores de *M. citrina* están tan especializadas que casi exclusivamente van a ser accesibles a polinizadores del grupo de los himenópteros, especialmente abejas y abejorros. Por tanto, la práctica ausencia de estos himenópteros, reflejada en nuestros censos, reduce enormemente la posibilidad de que estos insectos puedan intervenir en su polinización. De hecho, casi todos los visitantes florales de esta especie son dípteros de las familias *Calliphoridae* y *Syrphidae*. Aunque todos estos dípteros pueden considerarse como ladrones de néctar, polen o ambos, dada la baja frecuencia con la que desencadenan el proceso de *tripping*, es posible diferenciar dos grandes grupos en función de su capacidad o no para desencadenar dicho proceso. Así, tanto las observaciones realizadas en el campo como los resultados obtenidos en los experimentos de confinamiento, ponen de manifiesto que únicamente *Eristalis tenax* y *Calliphora vicina* son capaces de inducir la liberación de la columna estaminal y, por tanto, intervenir en la polinización de esta planta. El rasgo más importante que caracteriza a estas dos especies frente al resto de los visitantes florales es que son las únicas que por la longitud de su probóscide son capaces de acceder, a través de la abertura de la corola, al néctar acumulado en su fondo y, por tanto, de perturbar las aurículas de las alas, gatillo desencadenante del proceso del *tripping*. De hecho, en los experimentos de confinamiento únicamente con estas dos especies y *Bombus terrestris* se obtuvo un aumento significativo en los niveles de producción con respecto al tratamiento de polinización espontánea. Además, estos experimentos mostraron que los niveles de producción alcanzados con *E. tenax* fueron significativamente más elevados que los obtenidos con *C. vicina*. Por tanto, es posible afirmar que *E. tenax* es el principal polinizador de *M. citrina* en el Archipiélago de Columbretes, afirmación que se ve avalada por los resultados obtenidos en el análisis de la carga polínica del tegumento de los insectos. Estos resultados ponen de manifiesto que *E. tenax*, además de ser la especie con un porcentaje más alto de polen de *M. citrina* en su tegumento, es la que presenta una mayor carga polínica total. Esta gran capacidad para acumular polen sobre su tegumento esta relacionada con la estrategia utilizada para la obtención del polen. Según HOLLOWAY (1976), en las especies de sírfidos de gran tamaño y densamente pubescentes como es el caso de *E. tenax*, la gestión directa del polen de las anteras ha sido complementada por un sistema de recolección del polen adherido al tegumento. Así, cuando los miembros de esta especie visitan las flores no ingieren directamente el polen de las anteras sino que se impregnan de él mientras manipulan las flores en busca de néctar. Los granos de polen adheridos a las setas del tegumento

(Fig. 121) son posteriormente recogidos por las setas dispuestas a modo de peines de las tibias del 1^{er} y 3^{er} par de patas (Fig. 122) y seguidamente concentrados en las setas espiralmente acanaladas de los tarsos de esas mismas patas. No obstante, los resultados obtenidos en el análisis del contenido digestivo indican que el polen de *M. citrina* tiene un papel secundario en la dieta polínica de esta especie. Por tanto, podemos concluir que los representantes de esta especie visitan las flores de *M. citrina* en busca principalmente de néctar, impregnándose del polen cuando las manipulaciones derivadas de esta búsqueda desencadenan el proceso de *tripping*. En consecuencia su eficiencia polinizadora en el caso particular de *M. citrina*, varía en función de si las visitas se producen sobre flores en las que la columna estaminal ha sido liberada o no del interior de la quilla. En el primer caso, van a desempeñar un papel importante siempre que las visitas se produzcan a las pocas horas de haberse desencadenado el *tripping* en las flores, periodo en el que la receptividad del estigma es todavía elevada. En el segundo caso, únicamente actuarán como agentes polinizadores cuando las manipulaciones derivadas de la búsqueda de néctar desencadenen el *tripping*, actuando como ladrones de néctar en el caso contrario.

Además, el hecho de que el polen de *M. citrina* se acumule principalmente en la mitad anterior de la superficie ventral del tórax (lugar donde golpean los estambres y el estigma en el momento en que el proceso de *tripping* se desencadena (Fig. 116) incrementa su eficiencia polinizadora, ya que según HOLLOWAY (1976) el polen acumulado en el tórax y en el abdomen puede permanecer sobre el tegumento durante varios días. Este aumento en la eficiencia polinizadora es posible gracias a que el polen de *M. citrina* permanece viable durante al menos una semana.

En general, los insectos visitaron las flores de *M. citrina* durante las primeras horas de la mañana, coincidiendo, por tanto, con el momento de máxima acumulación de néctar en las flores. En el caso de las especies que se alimentan de néctar (*E. tenax* y *C. vicina*), esta coincidencia no parece casual, ya que durante este periodo la facilidad de acceder a la recompensa floral es mucho mayor al reducirse considerablemente la distancia que separa la probóscide de la fuente de alimento. Este hecho adquiere una especial relevancia en *C. vicina*, dada la reducida longitud de su probóscide.



l'Alacant
e Alicante

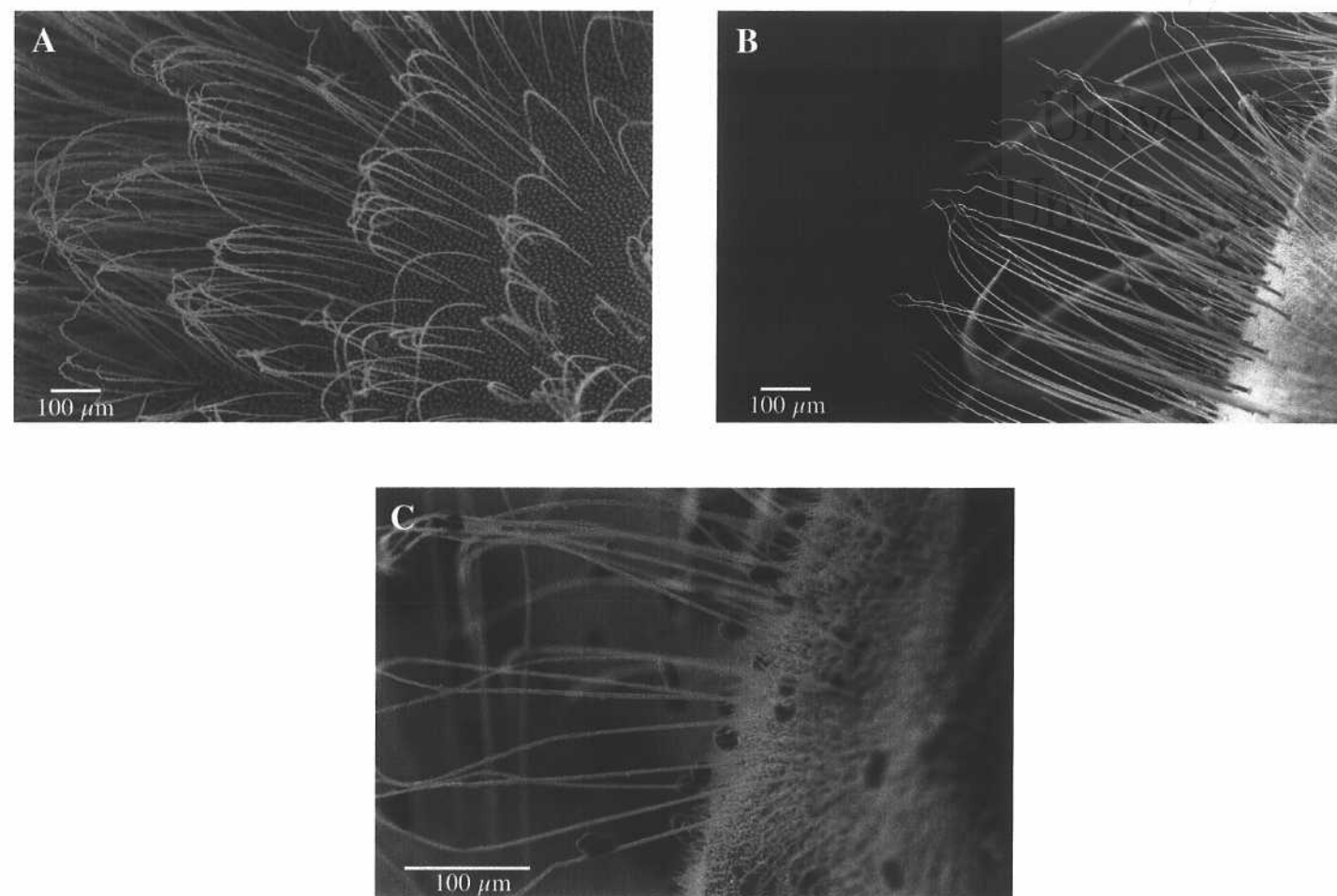


Figura 121. Diferentes tipos de setas de *Eristalis tenax*; A: setas bipectinadas; B: setas lisas con su extremo distal ondulado; C: pulverulencia de la superficie del tegumento del tórax.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

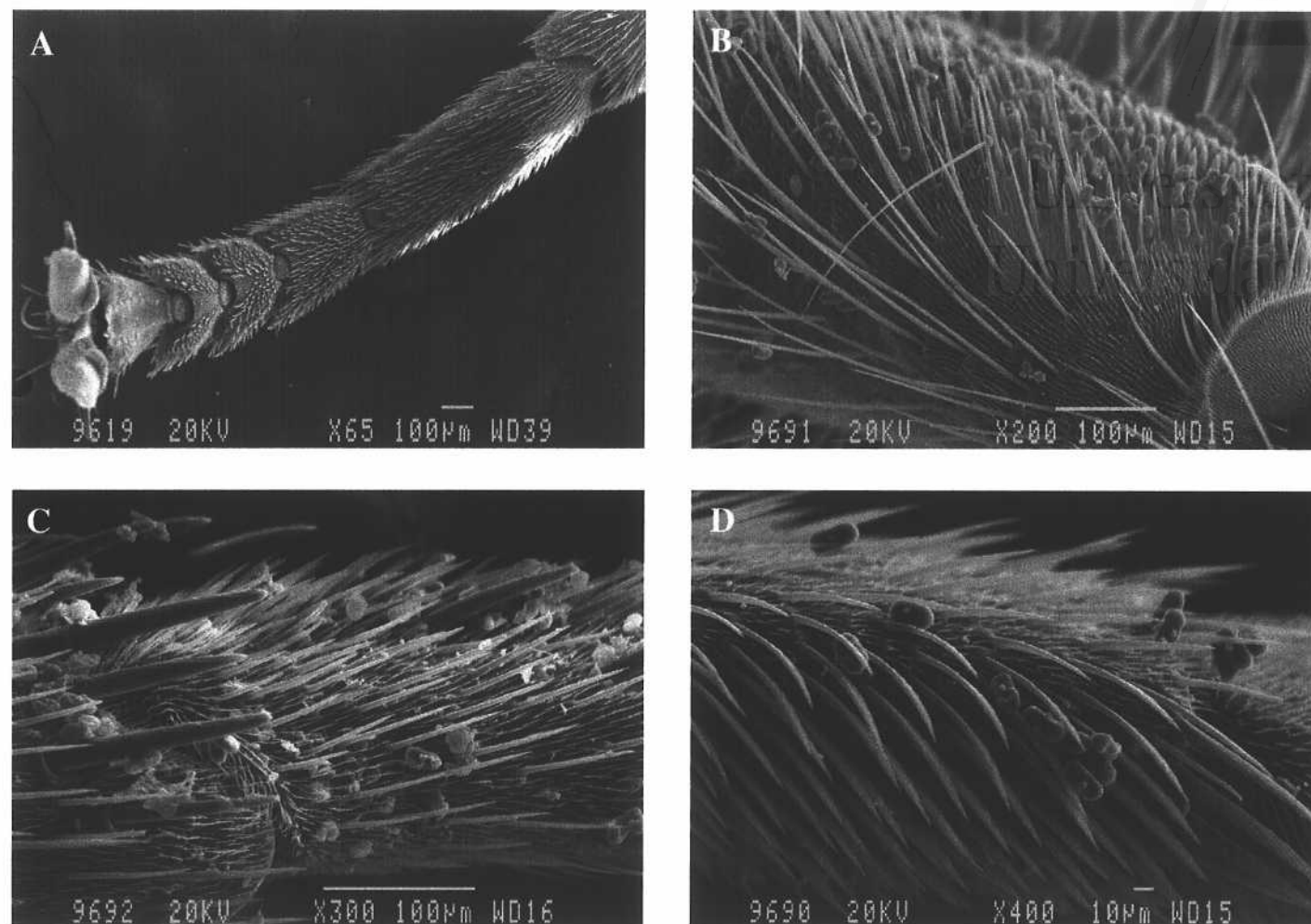


Figura 122. Tercer par de patas de *Eristalis tenax*; A: Detalle de los tarsos; B: polen de *Daucus gingidium* subsp. *commutatus* adherido al extremo distal de la tibia; C y D: granos de polen de *D. gingidium* subsp. *commutatus* adheridos a las setas de los tarsos.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Finalmente, es importante señalar que la presencia en las Islas Columbretes de las dos especies de insectos que parecen poder contribuir en mayor medida a la polinización de esta especie, podría ser considerada como circunstancial. Por un lado, *E. tenax*, la más importante de ellas, es una especie migradora (AUBERT *et al.*, 1976) que utiliza este Archipiélago como zona de paso en sus rutas migratorias, no existiendo poblaciones estables de dicha especie en estas islas. Por tanto, las fluctuaciones de las poblaciones de este sírfido durante el periodo de floración de *M. citrina* son muy acusadas, estando condicionadas en gran medida por las condiciones meteorológicas. Por el otro lado, *C. vicina* es una especie cuyo ciclo de vida está estrechamente ligado a la presencia de materia orgánica en descomposición, principalmente de origen animal (ERZINÇLIOĞLU, 1996). Aunque es probable que la presencia de esta especie esté asociada a los cadáveres de las aves marinas, es evidente que las actividades derivadas de la presencia humana (como la planta de compostaje), puede favorecer el mantenimiento e incluso el incremento de sus poblaciones.

4.1.5. El sistema reproductivo de *M. citrina*

Las flores de esta especie son totalmente autocompatibles, como demuestra la semejanza en el éxito reproductivo alcanzado con los tratamientos de autopolinización (geitonogamia) y polinización cruzada manual (alogamia). Además, como era de esperar en una especie eminentemente entomófila, que presenta una compleja morfología floral, un sofisticado mecanismo de presentación de polen (*tripping*) y que produce grandes cantidades de néctar, el éxito reproductivo obtenido con los tratamientos de polinización que simulan la acción de un agente polinizador fue muy superior al alcanzado en los de polinización espontánea. No obstante, el hecho más destacable fue el bajo nivel de producción de frutos obtenido en el tratamiento de polinización libre. Así, el aumento en el éxito reproductivo obtenido en este último tratamiento frente al de polinización espontánea, aunque significativo, fue muy reducido en todos los parámetros estudiados. Además, estos bajos niveles de productividad contrastaron enormemente con el elevado éxito reproductivo obtenido en los tratamientos de polinización artificial, situación que refleja claramente la baja eficacia como agentes polinizadores de los insectos censados. Hecho que se ve respaldado por la semejanza en los niveles de productividad obtenidos en los tratamientos de *tripping* inducido y polinización natural. A tenor de estos resultados podemos concluir que la eficacia de la comunidad de insectos en la polinización de *M.*

citrina es muy baja y equivalente a las tasas de autopolinización espontánea producidas por el simple desencadenamiento del proceso *tripping* en las flores.

Por tanto, en ecosistemas caracterizados por la ausencia de polinizadores o bien por su baja eficiencia, como sucede en el caso del Archipiélago de Columbretes, la capacidad de autopolinización espontánea de esta especie adquiere un papel relevante. De hecho, la enorme importancia de la autopolinización facultativa cuando las posibilidades de polinización cruzada se reducen, ha sido puesta de manifiesto en numerosas especies sometidas a un fuerte estrés ambiental como el que puede producirse en hábitats fragmentados o en medios insulares (JENNERSTEN, 1988; MENGES, 1991; WHISLER & SNOW, 1992; RATHCKE & JULES, 1993; ZINK & WHEELWRIGHT, 1996). No obstante, los mecanismos de polinización en *M. citrina* están tan especializados en la polinización entomófila, que, a pesar de tratarse de una especie autocompatible, las posibilidades de autopolinización espontánea son reducidas. Esta reducida incidencia de autopolinización espontánea obedece, por un lado, a las bajas tasas en las que el proceso de *tripping* es desencadenado en las flores de forma espontánea (20-30%) y, por otro lado, a la reducida eficiencia con la que tiene lugar la autopolinización espontánea durante el desencadenamiento de dicho proceso (10%, ver tratamiento *tripping* inducido). Cabe matizar que las tasas de *tripping* espontáneo pueden variar a lo largo del periodo de floración de la planta, ya que en gran medida está condicionado por factores ambientales (altas temperaturas, humedad relativa, etc.). A pesar de su baja frecuencia la autopolinización espontánea contribuye junto con la polinización entomófila al éxito reproductivo de estas poblaciones, que aunque muy bajo respecto a su alto potencial reproductivo, parece suficiente para su mantenimiento.

En resumen, podemos considerar que el sistema reproductivo de esta especie en las Islas Columbretes es principalmente autógeno. Este hecho es evidente cuando la polinización se produce de forma espontánea; pero, incluso cuando los insectos intervienen en la polinización, en la mayoría de las ocasiones tiene lugar la autopolinización. En este último caso la alta incidencia de la autogamia responde a la baja efectividad de los insectos en la transferencia de polen al estigma como consecuencia del amplio espectro de la carga polínica de su tegumento. De hecho, la calidad de los frutos obtenidos en el tratamiento de polinización libre no difirió de la de los producidos en los tratamientos de *tripping* inducido y polinización espontánea, en los que la cantidad de polen depositada sobre el estigma puede actuar como factor limitante.

La alta incidencia de la autopolinización hace sospechar que las tasas de endogamia en estas poblaciones son altas; sin embargo, este eventual empobrecimiento genético no parece traducirse actualmente en una disminución de su éxito reproductivo, como pone de manifiesto la gran semejanza de los resultados obtenidos en los tratamientos de polinización artificial (geitonogamia y xenogamia). No obstante es posible que, como ocurre en un gran número de especies, el efecto de la depresión endógama sólo repercuta en el éxito reproductivo de *M. citrina* cuando sus efectos sean ya irreversibles (BARRETT & KOHN, 1991). No obstante, los resultados con los que se cuenta en este momento sólo permiten hacer conjeturas sobre el posible empobrecimiento genético de estas poblaciones, que únicamente podrán ser confirmadas en futuros estudios que aborden con profundidad la variabilidad genética de dichas poblaciones.

A otro nivel, los resultados obtenidos respaldan de algún modo la hipótesis de LESINS & LESINS (1979) sobre la evolución dentro del género *Medicago*. Estos autores en la formulación de su hipótesis parten de la norma generalmente aceptada de considerar a las especies perennes de hábito leñoso como las más antiguas, seguidas por las herbáceas perennes, siendo las herbáceas anuales las más recientes (DAVIS & HEYWOOD, 1963; STEBBINS, 1974). Los principales argumentos de su análisis filogenético se basan en la evolución de los sistemas reproductivos, ya que en este género coexisten los dos tipos de polinización: alogamia y autogamia. De hecho el cambio de predominio de los sistemas reproductivos, especialmente en el sentido alogamia-autogamia, ha sido frecuente a lo largo de la evolución de las plantas con flores (GRANT, 1981). LESINS & LESINS (1979) suponen que los representantes más antiguos del género eran plantas arbustivas con un sistema reproductivo principalmente xenógamo, que evolucionaron hacia especies principalmente autógamas bajo las extremas condiciones reinantes en la cuenca Mediterránea (área de origen de este género), como consecuencia de los sucesivos cierres y posteriores reaperturas del Estrecho de Gibraltar. En consecuencia, consideran la autogamia –representada en casi todas las especies anuales– como un carácter derivado que confirió a los táxones unas características adaptativas especiales, que les permitieron colonizar nuevos hábitats con condiciones ecológicas, climáticas y faunísticas muy diversas, hecho que favoreció una rápida divergencia desde sus progenitores xenógamos.

Dado que tanto el hábito arbustivo de *M. citrina* como su sistema reproductivo encajan perfectamente con los atribuidos por LESINS & LESINS (1979) a las

especies más antiguas del género, se podría considerar que la situación en la que se encuentran las poblaciones de *M. citrina* en el Archipiélago de Columbretes pueden reflejar, en cierta medida, las condiciones que pudieron marcar la evolución dentro este género hacia las especies autógamas. Este paralelismo es mucho más evidente si tenemos en cuenta que las poblaciones de *M. citrina* en este medio insular, a tenor de la edad geológica del archipiélago (1 millón de años), parecen haberse originado a partir de las poblaciones presentes en las Islas Baleares, gracias a la dispersión de semillas realizada por las aves marinas que colonizan ambos medios. Así, el sistema reproductivo de *M. citrina*, claramente especializado en una polinización entomófila, es tremendamente eficiente en las poblaciones originales de esta especie en las que los polinizadores no actúan como factor limitante, pero completamente ineficaz en el nuevo ambiente, caracterizado principalmente por la escasez de agentes polinizadores. En este ecosistema las poblaciones van a poder mantenerse gracias a que la especialización del sistema reproductivo en la polinización entomófila no es completa, permitiendo cierto grado de autopolinización espontánea. En consecuencia es evidente que largos periodos bajo estas condiciones pueden favorecer una estrategia evolutiva que incremente la autogamia con el fin de permitir la reproducción, aunque ésta pueda suponer un empobrecimiento genético. Esta evolución hacia formas autógamas está relacionada con una progresiva desvinculación de la fecundación del proceso de *tripping*, facilitada probablemente por una ruptura automática de la membrana estigmática, única barrera que impide la autogamia antes de que tenga lugar la liberación de la columna estaminal.

4.2. *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*

4.2.1. Antesis y patrones de producción de néctar

Al igual que en otras especies dicógamas, el patrón de producción de néctar de *D. gingidium* subsp. *commutatus* está fuertemente condicionado por los cambios en la expresión sexual intrafloral (CRUDEN *et al.*, 1983). Así, la producción de néctar en esta planta tiene lugar principalmente durante la fase masculina de las flores, prolongándose durante parte del periodo de transición que separa esta fase del inicio de la receptividad del estigma. En consecuencia, las recompensas florales (polen y néctar) son principalmente ofertadas a los insectos coincidiendo con la fase masculina de la flor. Este hecho respalda la hipótesis de que las características florales de

atracción (pétalos, néctar, etc.) se relacionan en flores hermafroditas con la fase masculina (LOVEIT-DOUST & LOVEIT-DOUST, 1988). Aparentemente, este patrón de producción de néctar puede resultar poco efectivo en una flor, ya que sólo asegura la atracción de los polinizadores durante el periodo de dehiscencia de las anteras, pero no durante el periodo de receptividad del estigma. No obstante, esta estrategia resulta adaptativa en el ámbito de la umbela, puesto que las recompensas florales son ofrecidas secuencialmente a los insectos por las diferentes flores que la forman (BELL, 1971). Sin embargo, dado que la superposición entre las fases sexuales no tiene lugar en una misma umbela, es evidente que el periodo de receptividad del estigma de las flores hermafroditas no coincide con el periodo de mayor secreción de néctar de las flores estaminadas. No obstante, la alta viscosidad del néctar secretado favorece que éste permanezca sobre el estilopodio durante unos 9-10 días después de la dehiscencia de las anteras, periodo suficiente para garantizar la visita de los insectos durante la fase femenina de las flores hermafroditas. En consecuencia, la efectividad de este patrón en una umbela dada está basada por un lado, en la disposición de las flores estaminadas y hermafroditas, aumentando el porcentaje de estas últimas hacia el perímetro más externo de las inflorescencias; y, por otro lado, en el mecanismo sincronizado de antesis que determina una apertura centrípeta de las flores en ellas presentes. Además, desde el punto de vista energético, este patrón de producción de néctar supone un importante ahorro de recursos, al no ser necesario que las flores produzcan néctar durante toda su antesis.

4.2.2. Los insectos en la polinización de *D. gingidium* subsp. *commutatus*

En primer lugar cabe destacar la reducida diversidad de los insectos que visitaron las flores de *D. gingidium* subsp. *commutatus*, mucho más baja de la que cabría esperar en una típica umbelífera en la que las recompensas florales (polen y néctar) están libremente expuestas a los insectos. Este hecho se acentúa mucho más si se tiene en cuenta el reducido número de especies vegetales cuyo periodo de floración se superpone con el de *D. gingidium*. Las causas de esta baja diversidad están claramente relacionadas con la pobreza entomofaunística del Archipiélago de Columbretes. A pesar de esta baja diversidad, la frecuencia con la que fueron visitadas las umbelas fue elevada. La práctica totalidad de las visitas florales las realizaron los dípteros, en su mayoría representantes de las familias *Calliphoridae*, *Syrphidae*, *Stratiomyidae* y *Scatophagidae*. Aunque la abundancia relativa de los representantes

de estas familias varió a lo largo del periodo de floración, en conjunto fueron los califóridos y los sírfidos los grupos de dípteros que más asiduamente visitaron las umbelas de esta especie. No obstante, cabe señalar que, sin duda, fue *Lucilia sericata* la especie que con mayor frecuencia visitó las flores de esta especie, con un 64% del total de las observaciones.

En *D. gingidium* subsp. *commutatus*, como en la mayoría de las umbelíferas, la distinción entre visitante floral y polinizador es casi imposible, puesto que sus flores actinomorfas facilitan el contacto de sus estigmas con el tegumento de los insectos, sin la necesidad de que éstos desarrollen ningún tipo particular de comportamiento sobre las umbelas (BELL, 1971). En consecuencia, todos los insectos censados pueden ser considerados como potenciales polinizadores de esta especie; no obstante, su efectividad varió considerablemente. Así, el reducido tamaño y la escasa pubescencia de los estratiomidos parece indicar que su papel en la polinización de *D. gingidium* subsp. *commutatus* es secundario. En cuanto a *Scathophaga stercoraria*, a pesar de que la marcada pubescencia de su tegumento condiciona que la cantidad de polen que acarrea sea elevada, la reducida movilidad que muestra sobre las umbelas reduce apreciablemente su eficacia como agente polinizador. Esta escasa movilidad se debe a que esta especie utiliza las umbelas como territorio de caza, permaneciendo inmóvil en espera de sus presas. Respecto a las especies de sírfidos y califóridos, las diferencias en su eficiencia polinizadora pueden atribuirse principalmente a variaciones en la carga polínica que transportan, dado que el comportamiento que desarrollan sobre las umbelas es muy similar. Estas variaciones se deben a diferencias en la carga polínica total, es decir en la capacidad de transporte de polen de cada especie, puesto que en todas ellas el porcentaje de granos de polen de *D. gingidium* respecto al total de la carga polínica acarreada fue extraordinariamente similar, representando entre el 82% y el 90%. Las diferencias en la carga polínica total, prácticamente inapreciables entre las dos especies de califóridos, fueron muy acusadas entre las distintas especies de sírfidos, probablemente como consecuencia de la disparidad de tamaño, morfología y pubescencia de las mismas. De hecho, estas especies se pueden agrupar, en función de las características morfológicas, en dos grandes bloques: el primero, englobaría todas las especies afidófagas (que aunque de tamaño variable, todas ellas presentan una reducida pubescencia), y el segundo, incluiría a *Eristalis tenax*, caracterizada por un gran tamaño, una densa pubescencia y la presencia de setas palinofílicas (Fig. 121). Según HOLLOWAY (1976) y GILBERT (1985) estos rasgos morfológicos pueden influir en las pautas de comportamiento empleadas en la obtención del polen, por lo que las diferencias observadas en la carga polínica pueden responder a

diferencias en la estrategia de alimentación. Así, en las especies incluidas en el primer grupo esta estrategia se basa en la ingestión directa del polen de las anteras, como confirman nuestras observaciones de campo; mientras que en *Eristalis tenax*, este método ha sido complementado o probablemente reemplazado por un sistema de recolección del polen adherido al tegumento (HOLLOWAY, 1976). En resumen, el análisis polínico del tegumento pone de manifiesto la alta eficiencia polinizadora de *E. tenax*, frente al resto de especies de sírfidos y califóridos, que presentan una eficiencia polinizadora semejante. Estas diferencias están respaldadas por los resultados obtenidos en los experimentos de confinamiento, siendo el porcentaje de fructificación alcanzado por *E. tenax* el más elevado con diferencia. Además, la gran semejanza en los porcentajes de fructificación obtenidos por el resto de las especies, confirma que la eficiencia polinizadora de éstas es muy similar.

Dado que en las umbelas las fases sexuales (masculina y femenina) no se solapan, es evidente que la eficiencia polinizadora de los insectos también va a depender del momento en que lleven a cabo sus visitas. Un polinizador eficiente será aquel que visite las flores indistintamente de la fase sexual de la umbela. No obstante, en especies monoicas y dioicas, se ha observado que los polinizadores son capaces de discriminar entre flores coespecíficas, en función de la fase sexual de éstas (HIPPA *et al.*, 1981; KAY *et al.*, 1984). En el caso particular de las especies proterándricas, BELL *et al.* (1984) encuentran que muchos de los visitantes florales muestran una clara preferencia por la fase masculina, ya que se trata del periodo en el que principalmente se ofrecen las recompensas florales. En el caso de *D. gingidium* subsp. *commutatus*, aunque no se realizó ningún experimento específico con el fin de determinar estas preferencias, las observaciones realizadas muestran una mayor proporción de visitas en la fase masculina de las umbelas, hecho que respalda los resultados obtenidos por BELL *et al.* (1984). No obstante, en el caso de las especies de insectos que como los califóridos visitan *D. gingidium* subsp. *commutatus* en busca únicamente de néctar, cabe esperar que esta preferencia por la fase sexual masculina no sea muy marcada, ya que esta recompensa floral es accesible a los insectos durante ambas fases. Esta situación cambia cuando el recurso floral explotado por los insectos es el polen, dado que sólo está expuesto a los insectos durante la fase masculina. Por tanto, el problema podría plantearse en el caso de los sírfidos, puesto que el polen de *D. gingidium* es uno de los principales componentes de su dieta polínica. No obstante ya que este grupo de insectos se alimenta tanto del polen como del néctar de *D. gingidium* el sesgo por la fase masculina de la umbela no debe ser excesivamente pronunciado. Aun más si se tiene en cuenta que *Eristalis tenax* y

Eupeodes corollae, dos de las tres especies de sírfidos más abundantes en los censos, son principalmente nectaríferas (GILBERT, 1985).

Finalmente, después de considerar todos los factores, podemos concluir que *E. tenax* y *L. sericata* son los principales polinizadores de *D. gingidium* subsp. *commutatus* en el archipiélago de Columbretes.

4.2.3. El sistema reproductivo de *D. gingidium* subsp. *commutatus*

Las flores de esta especie son claramente autocompatibles como evidencia la gran semejanza de los porcentajes de fructificación obtenidos con los tratamientos de autopolinización y polinización cruzada manual. A pesar de esta autocompatibilidad, la autogamia espontánea no tiene lugar ni en el ámbito de la flor ni de la umbela ni del individuo, en consecuencia para que se produzca la polinización (autógama o xenógama) es necesaria la intervención de un agente polinizador. De los dos tipos de polinización evaluados es sin duda la entomófila la más importante, teniendo un papel muy secundario (casi inapreciable) la polinización anemófila. De hecho, el porcentaje de fructificación atribuible a esta última es tan sólo del 1%. El elevado éxito reproductivo obtenido en el tratamiento de polinización libre, comparable al alcanzado en los tratamientos de polinización manual (geitonogamia y xenogamia) pone de manifiesto la idoneidad de la comunidad de polinizadores que visitan las flores de *D. gingidium* subsp. *commutatus* en el Archipiélago de Columbretes.

Muchas de las características evidenciadas en relación con el sistema reproductivo de esta especie como la dicogamia, los sofisticados mecanismos de anthesis y los patrones de sex-ratio parecen haber surgido en las umbelíferas como medidas alternativas encaminadas a favorecer la xenogamia, en un grupo que carece por completo de mecanismos fisiológicos y genéticos de autoincompatibilidad (BELL, 1971; OWENS, 1974; SCHLESSMAN, 1978; WEBB, 1981).

Dicogamia: proterandia

Las flores hermafroditas de *D. gingidium* subsp. *commutatus* son claramente proterándricas, produciéndose en primer lugar la dehiscencia de las anteras. No obstante, la dicogamia en esta especie opera además de a nivel intrafloral a nivel interfloral, ya que la maduración de los dos tipos de flores (masculinas y

hermafroditas) no es simultánea. En este último caso, se puede considerar que tanto las umbélulas como las umbelas son de nuevo proterándricas, ya que aunque las flores hermafroditas se abren primero, su gineceo no madura hasta que el androceo de éstas y de las flores unisexuales masculinas han madurado totalmente. Por tanto, en *D. gingidium* subsp. *commutatus*, la separación entre las fases masculina y femenina es completa en una misma umbela, excluyendo por completo las posibilidades de polinización geitonógama a este nivel. En el caso contrario, la geitonogamia sería considerable al estar facilitada por el comportamiento de los polinizadores sobre las umbelas (larga duración de las visitas, desplazamiento desde la zona central hacia la periférica). En un mismo individuo, sin embargo, si se produce un ligero solapamiento entre ambas fases sexuales, favorecido por el extenso periodo de receptividad del estigma (9-10 días). Esta situación posibilita la geitonogamia, al poder producirse la polinización entre flores pertenecientes a umbelas de diferente orden dentro de un mismo individuo. No obstante, esta polinización geitonógama se encuentra bastante restringida pudiendo tener lugar únicamente entre flores pertenecientes a umbelas de órdenes consecutivos y sólo en una dirección; es decir, que las flores de las umbelas de orden inferior sean polinizadas con polen procedente de umbelas del orden inmediatamente superior. Este patrón puede resultar en cierta medida ventajoso, ya que la geitonogamia se puede considerar como un último recurso de la planta para que se produzca la polinización después de un periodo en el que la polinización xenógama ha podido tener lugar. Estos patrones de proterandria a nivel de flor individual y de umbela se han observado en otros representantes del género *Daucus*; por el contrario, el grado de solapamiento entre las fases sexuales en el conjunto de la planta difiere entre ellos (BORTHWICK & EMSWELLER, 1933; KOUL *et al.*, 1989).

Andromonoecia

La andromonoecia en las umbelíferas puede ser interpretada como una adaptación que permite la especialización de los dos tipos de flores (hermafroditas y estaminadas) a través de una división del trabajo con respecto a: la función sexual, la atracción de insectos, el periodo de floración, etc. (RICHARDS, 1997). Una de las ventajas más evidentes de la andromonoecia es la producción durante un prolongado periodo tiempo de grandes cantidades de polen con la finalidad de incrementar la atracción de los polinizadores, en general poco especializados, que visitan estas inflorescencias (WEBB, 1981; JURY, 1996). Además la proporción de sexos entre

flores hermafroditas y estaminadas puede reflejar también características del sistema reproductivo de las especies (BELL, 1971).

Al igual que sucede en muchas otras especies de umbelíferas, en *D. gingidium* se aprecia un considerable aumento en la proporción de flores estaminadas en las umbelas de los órdenes superiores (BELL, 1971; LOVETT-DOUST, 1980; KOUL *et al.*, 1989). En el caso concreto de *D. gingidium* subsp. *commutatus* se ha observado que este incremento en el porcentaje de flores estaminadas obedece principalmente a una disminución en el número de flores hermafroditas por umbela. Esta disminución parece estar directamente relacionada con el número de umbelas incluidas en cada uno de los distintos órdenes (Fig. 123). Así, el número de flores hermafroditas más alto, que corresponde a la umbela central, sólo se mantiene en las umbelas de segundo orden dado que el número de umbelas incluidas en el mismo todavía no es excesivamente elevado; reduciéndose éste significativamente en las umbelas de tercer y cuarto orden, como consecuencia del extraordinario incremento en el número de umbelas incluidas en cada uno de ellos. A partir de estos resultados se podría explicar el aumento en el porcentaje de flores estaminadas en las umbelas de los órdenes superiores como resultado de una limitación de los recursos de la planta.

Nº de umbelas

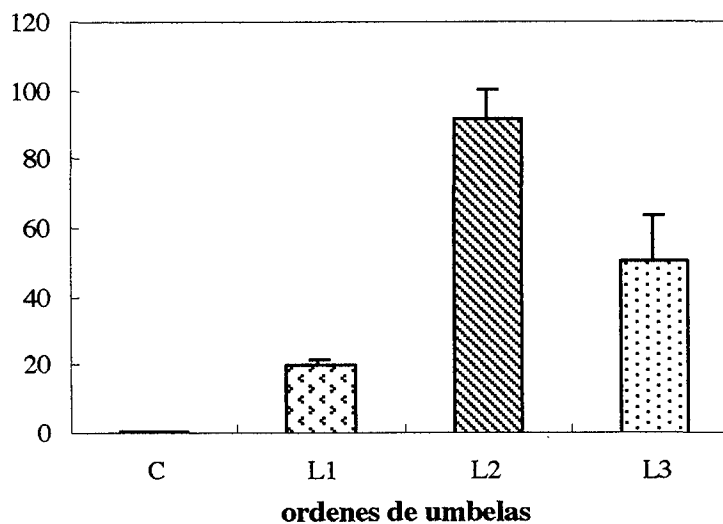


Figura 123. Número medio de umbelas incluidas en cada uno de los órdenes en un ejemplar de *D. gingidium* subsp. *commutatus*

En relación a la sex-ratio total de la planta, cabe indicar que aunque no es constante en la familia, se observa una clara tendencia, afianzada por los resultados obtenidos en *D. gingidium*, a que la relación 4:1 (estaminadas:hermafroditas) sea una de las más frecuentes dentro de las umbelíferas (CRUDEN & HERMANN, 1977; LOVETT-DOUST, 1980; LOVETT-DOUST & HARPER, 1980). No obstante, la sex-ratio obtenida en *D. gingidium* subsp. *commutatus* contrasta enormemente con la de sus congéneres *D. carota* L. subsp. *carota* y *D. carota* subsp. *sativus* (Hoffm.) Arcang. en los que la proporción entre flores estaminadas y hermafroditas es próxima a la unidad (KOUL *et al.*, 1989).



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Resumen y Conclusiones



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

RESUMEN Y CONCLUSIONES

En la presente memoria se ha elaborado un catálogo de la sirfidofauna de los medios insulares más representativos de la Comunidad Valenciana (I. de Nueva Tabarca, I. de Benidorm e I. Columbretes), presentándose, además, la fenología anual de las especies más abundantes. Respecto a la biología de los sírfidos, se han estudiado principalmente algunos aspectos de la relación insecto-planta desde una doble perspectiva. Por un lado, la utilización de las plantas como recurso trófico de larvas e imagos, y por otro lado, y como consecuencia del anterior, el papel que pueden desempeñar los sírfidos adultos en la polinización. En cuanto al empleo de las plantas como recurso trófico larvario, se ha demostrado la utilización de los cladodios en avanzado estado de descomposición de *Opuntia maxima* como medio de desarrollo de las larvas de tres especies de sírfidos: *Eumerus etnensis*, *Syrirta flaviventris* y *Syrirta pipiens*. A raíz de este hallazgo se han descrito los estadios preimaginales de *E. etnensis* y *S. flaviventris* y se ha profundizado en diversos aspectos de la biología de estas tres especies; además, se han incluido algunos datos sobre la biología del parasitoide *Dirhinus cyprius* (*Chalcidoidea*) que se ha encontrado atacando las pupas de *E. etnensis* y *S. pipiens*. En relación con la utilización de las plantas como recurso trófico de los imagos, ha sido posible establecer las preferencias florales en los medios insulares que muestran las especies de sírfidos más abundantes. Por último, se ha analizado el papel que pueden desempeñar los sírfidos en la polinización en ecosistemas que, como el archipiélago de Columbretes, carecen de polinizadores especializados. Para realizar este estudio se han seleccionado dos plantas entomófilas: la leguminosa *Medicago citrina* y la umbelífera *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*, que presentan mecanismos de polinización muy diferentes y que, por tanto, pueden condicionar de modo muy distinto la actuación de los sírfidos como agentes polinizadores. Con este fin, ha sido necesario profundizar previamente en diversos aspectos de la biología floral de ambas plantas, destacándose los estudios realizados sobre la fenología, la producción de néctar, la receptividad del estigma, la viabilidad del polen y los sistemas reproductivos.

A continuación se exponen las conclusiones obtenidas en esta memoria:

1. La sirfidofauna de los ecosistemas insulares de la Comunidad Valenciana tiene una baja riqueza específica, debido probablemente a su reducida extensión, la homogeneidad de su vegetación y la fuerte presión antrópica que han sufrido.

Conclusiones

Atendiendo a la taxocenosis de sírfidos, se observa una clara diferencia entre las islas de la costa de Alicante, caracterizadas por un claro predominio de especies ubicuas, y las islas Columbretes cuya comunidad de sírfidos está casi exclusivamente constituida por especies migradoras. Estas diferencias pueden responder a que la distancia que separa las dos islas de la costa de Alicante, es muy reducida en comparación con la de las Columbretes; en este último caso, suficientemente amplia (50 km) como para actuar de filtro, impidiendo la llegada de especies no migradoras.

2. El estudio fenológico de las especies de sírfidos en la I. de Nueva Tabarca y el Islote de Benidorm revela un máximo de actividad desde finales del invierno hasta mediados de la primavera y un mínimo durante el verano. Esto se debe a que en primavera las condiciones climáticas permiten la actividad los imagos, a la vez que favorecen la existencia de abundantes recursos tróficos. Por el contrario, las extremas condiciones de temperatura y aridez del periodo estival, unido a la práctica ausencia de recursos florales actúan como factores limitantes de la actividad de los sírfidos en estas islas.

3. Atendiendo a los datos de alimentación obtenidos de las visitas florales de los imagos, podemos concluir que las especies de sírfidos identificadas son polípagas y que visitan una amplia variedad de plantas con morfologías florales diferentes, pero todas ellas dentro de un mismo rango de coloración (blanco-verde), teniendo además como característica común que presentan las recompensas florales (polen y néctar) muy expuestas.

4. Tras el estudio comparativo de los estadios larvarios hasta el momento descritos de las especies de *Eumerus*, se deduce que los caracteres diagnósticos que permiten diferenciar el tercer estadio larvario de las distintas especies de este género son: el número y alineamiento de los dientes en los escleritos mandibulares, el número y posición relativa de las proyecciones carnosas en el segmento anal, y la presencia o ausencia de esbozos apendiculares.

5. La descripción del tercer estadio larvario de *S. flaviventris* confirma como caracteres morfológicos diferenciales del género *Syritta* los sugeridos por ROTHERAY (1993), atendiendo sólo a la descripción de *S. pipiens*. Además, el estudio comparativo de la morfología larvaria de las dos especies de este género ha puesto de manifiesto que la identificación de ambas puede realizarse atendiendo

únicamente a la ornamentación de la superficie dorsal de los últimos segmentos abdominales y a la forma de las aberturas espiraculares del espiráculo respiratorio posterior.

6. El hecho de que las cactáceas no se hayan introducido en las áreas naturales de distribución de *Eumerus etnensis* y *Syritta flaviventris* hasta finales del siglo XVI, es un claro indicativo de que los cladodios en avanzado estado de descomposición de *Opuntia maxima* son un recurso que estas especies deben haber explotado como medio de desarrollo larvario, posteriormente a la introducción de las chumberas. Esto podría apoyarse, además, en que la morfología del esqueleto cefalofaríngeo de ambas especies es muy similar al de sus congéneres. En consecuencia, es probable que las larvas de estas especies puedan también utilizar algunos de los medios de desarrollo larvario empleados por otras especies de dichos géneros.

7. En el caso de *Medicago citrina*, el ligero incremento del éxito reproductivo obtenido con el tratamiento de polinización natural frente al de polinización espontánea evidencia que en las islas Columbretes, los insectos intervienen en la polinización de esta planta, a pesar de la ausencia de polinizadores especializados.

8. Los censos realizados muestran que los visitantes florales de *Medicago citrina* en el archipiélago de Columbretes son principalmente dípteros de las familias *Syrphidae* y *Calliphoridae*. No obstante, tanto las observaciones realizadas en el campo como los resultados obtenidos en los experimentos de confinamiento, ponen de manifiesto que únicamente *Eristalis tenax* y *Calliphora vicina* son capaces de inducir la liberación de la columna estaminal, y por tanto, intervenir directamente en la polinización de esta especie. En función de la carga polínica del tegumento y a partir de los resultados obtenidos en los experimentos de confinamiento, podemos afirmar que de estas dos especies es sin duda el sírfido *Eristalis tenax* el polinizador más eficaz.

9. En el caso de *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*, el elevado éxito reproductivo obtenido en el tratamiento de polinización natural, similar al alcanzado en los tratamientos de polinización manual (geitonogamia y xenogamia), demuestran la idoneidad de la comunidad de polinizadores en el archipiélago de las Columbretes.

Conclusiones

10. En *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*, tanto los estigmas como las recompensas florales están muy expuestos, en consecuencia cualquier visitante floral puede considerarse un potencial polinizador. Atendiendo a la carga polínica del tegumento y a los resultados obtenidos en los experimentos de confinamiento, es el sírfido *Eristalis tenax* el polinizador más eficaz, mientras que el resto de las especies de sírfidos y califóridos presenta una eficiencia menor, aunque similar entre ellos. No obstante, dado que *E. tenax* no es muy abundante, es importante señalar el papel desempeñado por otras especies más numerosas, entre las que destaca el califórido *Lucilia sericata*, ya que fue la especie que con mayor frecuencia visitó esta planta. Por tanto, son estos dos dípteros los que tienen un papel más destacado en la polinización de *D. gingidium* subsp. *commutatus* en el archipiélago de las Columbretes.

11. Finalmente, podemos concluir que en ambientes caracterizados por la ausencia de polinizadores especializados, como es el caso de las islas Columbretes, los sírfidos tienen un papel importante en la polinización de algunas especies vegetales, como se ha demostrado en el caso de *Medicago citrina* y *Daucus gingidium* subsp. *commutatus*. Además, cabe destacar que los sírfidos que intervienen principalmente en la polinización de estas dos plantas son especies migradoras que no presentan poblaciones estables en estas islas por lo que un alto porcentaje de la polinización de estas plantas depende del paso de los insectos en sus rutas migratorias.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Bibliografía



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

BIBLIOGRAFÍA

- ADAMS, T. H. L., CHAMBERS, R. J. & DIXON, A. F. G., 1987. Quantification of the impact of the hoverfly, *Metasyphus corollae*, on the cereal aphid, *Sitobion avenae*, in winter wheat: laboratory rates of kill. *Entomol. Exp. Appl.*, 43: 153-157.
- AFFRE, L., THOMSON, J. D. & DEBUSSCHE, M., 1995. The reproductive biology of the Mediterranean endemic *Cyclamen balearicum* Willk. (*Primulaceae*). *Bot. J. Linn. Soc.*, 118: 309-330.
- AGARWALLA, B. K., LASKA, P. & RAYCHAUDURI, D. N., 1981. Prey records of aphid syrphid flies from India. *Acta Ent. Bohem.*, 31: 15-21.
- ALBEZA, E., BAYLE, J. T., CANDELA, M. C., GARCÍA, A., NOGUÉS, M. J., PLÁ, M. J., RAMOS, A. A., & ROBLES, P., 1994. Resultados de un censo de usos turísticos en la reserva marina de Tabarca (Alicante). En: Ramos, A. (coord.), *Trabajos de campo en la reserva marina de Tabarca (Alicante)*. 83-96. Universidad de Alicante e Instituto de Ecología del Litoral. Alicante.
- ALCARAZ, F., 1993. Bioclimate: Un nuevo programa informático para la automatización de análisis bioclimáticos (Versión de desarrollo). *XII Jornadas de Fitosociología*, Lisboa.
- AMSTRONG, J. M. & WHITE, W. J., 1935. Factors influencing seed-setting in alfalfa. *J. Agric. Sci.*, 25: 161-179.
- ANADON, A., 1984. La colección de sírfidos del departamento de Zoología de la Universidad de Oviedo. *Bol. Cienc. Nat. I. D. E. A.*, 33: 122-138.
- ANDREU, J., 1926. Notas dipterológicas. Una lista de Sírfidos para contribuir al conocimiento de los dípteros de España. *Bol. Soc. Ent. Esp.*, 9(5): 98-126.
- ANKERSMIT, G. W., DIJKAM, N. J., KEUNING, N. J., MERTENS, H. SINS, A. & TACOMA, H. M., 1986. *Episyrphus balteatus* as a predator of the aphid *Sitobion avenae* on winter wheat. *Entomol. Exp. Appl.*, 42: 271-277.
- APARICIO, A., MITJAVILA, J. M., ARAÑA, V. & VILLA, I. M., 1991. La edad del vulcanismo de las Islas Columbreta Grande y Alborán (Mediterráneo occidental). *Bol. Geo. Min.*, 102(4): 74-82.

Bibliografía

- ARROYO, M. T. K., 1981. Breeding systems and pollination biology in *Leguminosae*. In: Polhill, R. M. & Raven, P.H. (eds.), *Advances in legume systematics*, Part 2: 723-769. Royal Botanic Gardens, Kew. London.
- ARZONE, A., 1972. Reperti biologici su *Eumerus tricolor* Meigen, nocivo alle coltivazioni di *Tragopogon porrifolius* L. in Piemonte (Dipt. Syrphidae). *Ann. Fac. Sci. Agric. Univ. Stud. Torino*, 7: 17-52.
- ASSEM, M.A. & NASR, E. S. A., 1967. A syrphid fly, *Eumerus amoenus* Loew injurious to onion in U.A.R. (Diptera: Syrphidae). *Agric. Res. Rev. (Cairo)*, 45: 27-32.
- AUBERT, J. & GOELDLIN DE TIEFENAU, P., 1976. Douze ans de captures systématiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, XLIX: 115-142.
- AUBERT, J. & GOELDLIN DE TIEFENAU, P., 1981. Observations sur les migrations de Syrphides (Dipt.) dans les Alpes de Suisse occidentale. *Bull. Soc. Ent. Suisse*, 54: 377-388.
- AUBERT, J. & JACCARD, M., 1981. La migration des Syrphides (diptères) dans le jura vaudois. *Bull. Soc. Ent. Suisse*, 54: 367-370.
- AUBERT, J., AUBERT, J.J. & GOELDLIN DE TIEFENAU, P., 1976. Douze ans de captures systématiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, XLIX: 115-142.
- AUBERT, J., GOELDLIN, P. & LYON, J. P., 1969. Essais de marquage et de reprise d'insectes migrateurs en automne 1968. *Bull. Soc. Ent. Suisse*, 42 (1-2): 140-166.
- BACIGALUPO, J., PÉREZ VUIDEPOT, C. & DIDIEGO, E. P., 1941. Primera observación argentina de miasis intestinal por *Eristalis tenax* L. *Semana Med.* 48: 555-556.
- BÁEZ FUMERO, M., 1977. *Los sírfidos de las islas Canarias (Dipt. Syrphidae)*. Instituto de Estudios Canarios, 4, 25: 143pp.
- BÁEZ FUMERO, M., 1982. Nuevas especies del género *Eumerus* en las islas Canarias (Diptera, Syrphidae). *Estrat. Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova* 84: 41-51.
- BAKER, H. G. & BAKER, I., 1975. Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. In: Gilbert, L. E. & Raven, P. H. (eds). *Coevolutions of animal and plants*, 100-140 pp., University of Texas Press, Austin.

- BAKER, H. G. & BAKER, I., 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. In: Nitecki, M. H. (ed.). *Biochemical aspects of evolutionary biology*, 131-171 pp. Proceedings of the 4th annual springs systematics symposium. University of Chicago Press, Chicago.
- BAKER, H. G. & BAKER, I., 1983a. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: Jones, C. E. & Little, R. J. (eds.). *Handbook of experimental pollination biology*, 117-141pp. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- BAKER, H. G. & BAKER, I., 1983b. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. In: Bentley, B. & Elias, T. S. (eds.). *The biology of nectaries*, 126-152 pp. Columbia University Press, New York.
- BALACHOWSKY, A. & MESNIL, L., 1936. *Les Insectes nuisibles aux plantes cultivées*. II, París, 1141-1921.
- BANKOWSKA, R., 1964. Studien über diepaläarktischen Arten der Gattung *Sphaerophoria* St. Farg.et Serv. (Diptera, Syrphidae). *Pol. Akad. Nauk Inst. Zool.*, 22(15): 285-353.
- BARLOW, C.A., 1961. On the biology and reproductive capacity of *Syrphus corollae* Fab. (Syrphidae) in the laboratory. *Entomol. Exptl. Appl.*, 4: 91-100.
- BARRETT, S. C. H. & ECKERT, C. G., 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants. In: Kawano, S. (ed.). *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. 229-254 pp. Academic Press. London.
- BARRETT, S. C. H. & KOHN, J. R., 1991. Genetics and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. In: Falk, D. A. & Holsinger, K. E. (eds.). *Genetics and Conservation of Rare Plants*, 3-30 pp. Oxford University Press, New York.
- BARTOLOMÉ, F., 1985. Aproximación al clima en la Isla Plana o Nueva Tabarca (Alicante). En: Ramos, A. (ed.). *La reserva marina de la Isla Plana o Nueva Tabarca (Alicante)*. 37-49 pp. Ayuntamiento de Alicante y Universidad de Alicante. Alicante.
- BEAN, J. L., 1947. *Eumerus strigatus* reared from decayed potatoes. *J. Econ. Ent.*, 60: 452-454.
- BEATTIE, A. J., 1971. A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan-Pacific Entomol.*, 47: 82.

Bibliografía

- BELL, C. R. & LINDSEY, A. H., 1978. The umbel as a reproductive unit in the *Apiaceae*. In: Cauwet-Marc, A. M. & Carbonnier, J. (ed.). *Les ombellifères: contributions pluridisciplinaires à la systématique*, 739-747 pp. Perpignan. France.
- BELL, C. R., 1971. Breeding systems and floral biology of the *Umbelliferae* or evidence for specialization in unspecialized flowers. In: Heywood, V. H. (ed.). *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae*. Academic Press. New York.
- BELL, G., LEFEBVRE, L., GIRALDEAU, L. A. & WEARY, D., 1984. Partial preference of insects for the male flowers of an annual herb. *Oecologia*, 64: 287-294.
- BENEDICT, J. H., WOLFENBARGER, D. A., BRYANT, V. M. & GEORGE D. M., 1991. Pollens ingested by boll weevils (*Coleoptera: Curculionidae*) in southern Texas and northeastern Mexico. *J. Econ. Entomol.*, 84(1): 126-131.
- BENESTAD, E., 1970. Laboratory experiments on the biology of *Syrphus corollae* (Fabr.) (Diptera., Syrphidae). *Norsk Ent. Tidssk.*, 17(2): 77-91.
- BERNARDELLO, L. M., GALETTO, L., JARAMILLO, J. & GRIJALBA, E., 1994. Floral nectar chemical composition of some species from Reserva Río Guajalito, Ecuador. *Bitropica (USA)*, 26(1): 113-116.
- BHATIA, L. & SHAFFI, M., 1933. Life-histories of some Indian *Syrphidae*. *Ind. J. Agri. Sci.*, 2: 543-570.
- BHATIA, M. L., 1939. Biology, morphology and anatomy of aphidophagous Syrphid larvae. *Parasitology*, 31: 78-129.
- BOIRA, H. & CARRETERO, J. L., 1991. Flora vascular de las Islas Columbretes. En: Alonso, L. A., Carretero, J. L., García, A. M. (eds.), *Islas Columbretes. Contribución al estudio de su medio natural* (Colección Monografías, nº 5). Consellería de Obras Púbilcas, Urbanismo y Transporte -Agencia del Medi Ambient- Generalitat Valenciana. Valencia.
- BOLÒS, O. & VIGO, J., 1974. Notes sobre taxonomia i nomenclatura de plantes, I. *Buttl. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 38 (Sec. Bot., 1): 61-89.
- BOLÒS, O. & VIGO, J., 1984-95. *Flora dels Països Catalans*, vols. I, II, III. Ed. Barcino. Barcelona.
- BOLÒS, O., 1989. La vegetació d'algunes petites illes properes a la Península Ibérica. *Fol. Bot. Misc.*, 6: 115-133.

- BOLTEN, A. B., FEINSINGER, P., BAKER, H. G. & BAKER, I., 1979. On the calculation of sugar concentration in flower nectar. *Oecologia*, 41: 301-304.
- BORTHWICK, H. A. & EMSWELLER, S. L., 1933. Carrot breeding experiments. *American Society Horticultural Science*, 30:531-533.
- BOUCEK, Z., & NARENDRAN, T. C., 1981. Indian chalcid (Hymenoptera) of the genus *Dirhinus* parasitic on synanthropic and other Diptera. *Syst. Entomol.*, 6: 229-251.
- BREWBAKER, J. L. & KWACK, B. H., 1963. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth. *Am. J. Bot.*, 50(9): 747-858.
- BROWN, A. H. D., 1990. Genetic characterization of plant mating systems. In: Brown, A. H. D., Clegg, M. T., Kahler, A. L. & Weir, B. S., (eds.). *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*, 145-162 pp. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- BRUNEL, E. & CADOU, D., 1994. Syrphid larvae (Diptera: Syrphidae) mining the roots of artichoke (*Cynara scolymus* L.) in Brittany. *Dipterists Digest*, 1: 69-71.
- BRYANT, V. M., PENDLETON, M., MURRY, R. E., LINGREN, P. D. & RAULSTON, J. R., 1991. Techniques for studying pollen adhering to nectar feeding corn earworm (*Lepidoptera: Noctuidae*) moths using scanning electron microscopy. *J. Econ. Entomol.*, 84(1): 237-240.
- BUGBEE, R. E. & REIGEL, A., 1945. The Cactus Moth, *Melitara dentata* (Grote), and its effect on *Opuntia macrorrhiza* in Western Kansas. *Am. Mid. Nat.*, 33: 117-127.
- BURKILL, I. H., 1894. On the fertilisation of some species of *Medicago* L. in England. *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, 8(3): 142-153.
- BÚRQUEZ A, CORBERT S. A., 1991. Do flowers reabsorb nectar? *Functional Ecology*, 5: 369-379.
- CALDUCH, M., 1992. *Plantes vascular del quadrat UTM 31S CE01, els Columbrets*. Bolòs O. (ed.) Institut d'Estudis Catalans, ORCA. Barcelona. -
- CAMPAN, M. & CAMPAN, R., 1979. Déroulement temporel, chez les femelles d'*Eristalis tenax* (Dipt. Syrphidae) de l'approche du lieu de ponte, en relation avec des stimulus olfactifs et visuels. *Biology of Behaviour*, 4(1): 43-60.
- CARRETERO, J. L. & BOIRA, H., 1991. La vegetación de las Islas Columbretes. En: Alonso, L. A., Carretero, J. L., García, A. M. (eds), *Islas Columbretes. Contribución al estudio de su medio natural* (Colección Monografías, nº 5).

Bibliografía

- Consellería de Obras Públicas, Urbanismo y Transporte -Agencia del Medi Ambient - Generalitat Valenciana. Valencia.
- CASTROVIEJO, S. *et al.* (eds.), 1986-98. *Flora Ibérica, I-VIII*. CSIC. Madrid.
- COHEN, D. & SCHMIDA, A., 1993. The evolution of flower display and reward. *Evol. Biol.*, 27: 197-243.
- COLLIN, J. E., 1946. A redescription of *Syrphus mecogramma* Bigot, and a note on the occurrence of probably the same species in Scotland. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, 15: 11-12.
- COMPTE SART, A., 1958. Los sírfidos de las islas Baleares. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares*, 4: 25-49.
- COMPTE SART, A., 1968. La fauna de Menorca y su origen. *Revs. de Menorca*, 1-212.
- CORBET, S. A. & DELFOSSE, E. S., 1984. Honeybees and the nectar of *Echium plantagineum* L. in southeastern Australia. *Austral. J. Ecol.*, 9(2): 125-139.
- CORBET, S. A. & PLUMRIDGE, J. R., 1985. Hydrodynamics and the germination of oil-seed rape pollen. *J. Agric. Sci. (Cambridge)*, 104: 445-451.
- CORBET, S. A., 1978. Bees and the nectar of *Echium vulgare*. In: Richards A. J, ed. *The Pollination of Flowers by Insects (Linnean Society Symposia Series 6)*. 21-30 pp. Academic Press, London.
- CREAGER, D. B. & SPRUIJT, F. J., 1935. The relation of certain fungi to larval development of *Eumerus tuberculatus* Rond. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 28: 425-437.
- CRUDEN, R. W. & HERMANN, S. M., 1983. Studying nectar? Some observations on the art. In: Bentley, B. & Elias, T. (eds.). *The biology of nectaries*. 223-241 pp. Columbia University Press. New York.
- CRUDEN, R. W. & HERMANN, S. M., 1977. Temporal dioecism: an alternative to diocism?. *Evolution*, 31: 863-866.
- CRUDEN, R. W., HERMANN, S. M. & PETERSON, S., 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In: Bentley, B. & Elias, T. (eds.). *The biology of nectaries*. pp. 80-125. Columbia University Press. New York.
- CUSHMAN, R. A., 1930. New species of Ichneumon flies and taxonomic notes. *Proc. U. S. Natn. Mus.*, LXXVI: 18.

- CZERNY, L. & STROBL, G., 1909. Spanische Dipteren. III. Beitrag. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien.*, 59: 121-301.
- CHAMBERS, R. J. & ADAMS, T. H. L., 1985. Quantification of the impact of hoverflies (Diptera: Syrphidae) on cereal aphids in winter wheat: an analysis of field populations. *J. App. Ecol.*, 23: 895-904.
- CHAMBERS, R. J. & SUNDERLAND, K. D., 1983. The abundance and effectiveness of natural enemies of cereal aphids on two farms in Southern England. In: Cavallora, R. (ed.). *Aphid Antagonist.*, 83-87 pp. Rotterdam.
- CHAMBERS, R. J., 1986. Preliminary experiments on the potential of hoverflies (Dipt.: Syrphidae) for the control of aphid under glass. *Entomophaga*, 31(2): 197-204.
- CHANDLER, A. E. F., 1968a. A preliminary key to the eggs of some of the commoner aphidophagous Syrphidae (Diptera) occurring in Britain. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 120(8): 199-217.
- CHANDLER, A. E. F., 1968b. The relationship between aphid infestations and oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Ann. Appl. Biol.*, 61: 425-434.
- DACCORDI, M., 1979. Ditteri Sirfidi in un frutteto a lotta integrata nella provincia di Verona. *Quaderni dell'Azienda Agraria Sperimentale di Villafranca*, 3-23.
- DAFNI, A., 1992. *Pollination ecology. A practical Approach*. Oxford University Press. Oxford.
- DAFNI, A., 1996. Autumnal and winter pollination adaptations under Mediterranean conditions. *Boccoena*, 5(1): 171-181.
- DAVIS, P. H. & HEYWOOD, V.H., 1963. *Principles of Angiosperm Taxonomy*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- DE BUCK, D. N., 1990. *Flower visiting and pollination ecology of hoverflies (Dipt., Syrphidae) in particular for Belgium*. Studie documenten van het K. B. I. N., Belgium.
- DE CANDOLLE, A. P., 1832. *Physiologie Végétale*. Tomo 2. Paris.
- DE LA TORRE, A., VICEDO, M., ALONSO, M. A., 1995. Flora y vegetación de algunas islas de Alicante (SE España). *Ecol. Medit.*, 11(3/4): 113-126.
- DE LOS MOZOS, M., 1991. Constancia floral en *Heliotaurus ruficollis* Fabricius, 1781 (Coleoptera: Alleculidae). *Elytron*, 5: 9-12.

Bibliografía

- DEAN, G. J., 1974. Effects of parasites and predators on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wilk.) and *Macrosiphum avenae* (F.) (Hem., Aphididae). *Bull. Ent. Res.*, 63: 411-422.
- DEL BAÑO BREIS, F., 1990. *Atlas del polen*. Consejería de Cultura, Educación y Turismo de la Comunidad de Murcia. Murcia. 231 pp.
- DIGUET, L., 1928. Les cactées utiles du Mexique. *Archives d'Histoire Naturelle*, Société Nationale d'Acclimatation de France. Paris. 552 pp.
- DIRICKX, H. G., 1994. *Atlas des Diptères syrphides de la région méditerranéenne*. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, 317 pp.
- DIXON, T. J., 1959. Studies on oviposition behaviour of *Syrphidae* (Diptera). *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 111: 57-80.
- DIXON, T. J., 1960. Key to and descriptions of the third instar larvae of some species of *Syrphidae* (Diptera) occurring in Britain. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 112: 345-379.
- DODD, A. P., 1940. *The Biological campaign against Prickly-Pear*. Comm. Prickly Pear Bd., Brisbane (Australia), 177 pp.
- DOMÍNGUEZ, E. & GALIANO, C. F., 1974. Revisión del género *Scorpiurus* L. I. Parte experimental. *Lagascalia*, 4(1): 61-84.
- DOMÍNGUEZ, E. & GIBBS, P. E., 1975. Estudio experimental de la reproducción en las especies anuales europeas del género *Hippocrepis* L. *Lagascalia*, 5(1): 35-46.
- DOWDING, V. M., 1967. The function and ecological significance of the pharyngeal ridges occurring in the larva of some cyclorrhaphous Diptera. *Parasitology*, 57: 371-388.
- DRABBLE, E. & DRABBLE, H., 1917. The syrphid visitors to certain flowers. *New Phytol.*, 16: 105-109.
- DRABBLE, E. & DRABBLE, H., 1927. Some flowers and their dipteran visitors. *New Phytol.*, 26: 115-123.
- DUGÉS, E., 1886. Métamorphoses de quelques coléoptères Mexicains. *Ann. Soc. Ent. Belgique*, 21: 26-45.
- DUSEK, J. & LASKA, P., 1959. Beitrag zur Kenntnis einiger unbekannter aphidophager Syrphiden-Larven (Diptera, Syrphidae). *Acta Ent. Bohemoslov.*, 59(3): 279-292.

- DUSEK, J. & LASKA, P., 1961. Beitrag zur Kenntnis der Schwebfliegen Larven II. *Prirod. Cas Slezsky*, 22: 513-542.
- DUSEK, J. & LASKA, P., 1967. Versuch zum Aufbau eines natürlichen Systems mitteleuropäischer Arten der Unterfamilie Syrphinae. *Act. Sci. Nat.-Acad. Scient. Bohemoslovaca*, Brno, N. S., 1(9): 349-390.
- DUSEK, J. & LASKA, P., 1985. A review of the genus *Scaeva* (Fabricius) (Diptera, Syrphidae) with the description of a new species from Chile. *Acta Ent. Bohemoslov.*, 82: 206-228.
- DUSEK, J., & LASKA, P., 1976. European species of *Metasyrphus*: key, descriptions and notes. *Acta Ent. Bohemoslov.*, 73: 263-282.
- DWYER, R. E. & ALLMAN, S. L., 1932. Further observations on pollination and seed setting in lucerne. *Agric. Gaz. N. S. W.*, 43: 141-146.
- DWYER, R. E., 1931. Seed setting in lucerne. Some observations on the controlling factors. *Agric. Gaz. N. S. W.*, 42: 703-708
- EICKWORT, G. C. & GINSBERG, H. S., 1980. Foraging and mating behaviour in Apoidea. *Annu. Rev. Entomol.*, 25: 421-446.
- ERDTMAN, G., 1969. The acetolysis method. A revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 54(4): 561-564.
- ERZINÇLIOĞLU, Z., 1996. *Blowflies*. Naturalists' Handbooks 23. The Richmond Publishing Co. Ltd. Slough, 71 pp.
- ESPAÑOL F., 1958. Contribución al conocimiento de los artrópodos y moluscos terrestres de las Islas Columbretes. *Miscelánea Zoológica*, 1: 3-37.
- ESTÉVEZ, A., PINA, J. A., CÁLIZ, F. & HERVÁS, J. L., 1985. Isla Plana o Nueva Tabarca: significación geológica y evolución tectónica en el contexto del sector oriental de las cordilleras Béticas. En: Ramos, A. (ed.). *La reserva marina de la Isla Plana o Nueva Tabarca (Alicante)*. Ayuntamiento de Alicante y Universidad de Alicante. Alicante.
- FAHN A., 1949. Studies in the ecology of nectar secretion. *Palestine J. of Bot.*, 34: 207-224.
- FARAG, S. S., & DOSS, S. A., 1981. Biological studies on the onion bulb fly, *Eumerus amoenus* Loew (Diptera: Syrphidae). *Agric. Res. Rev. (Cairo)*, 59: 79-86.

Bibliografía

- FAULKNER, G. J., 1962. Blowflies as pollinators of *Brassica* crops. *Comml. Grow.*, 3457: 807-809.
- FEISINGER, P., 1983. Variable nectar secretion in a *Heliconia* species pollinated by hermit hummingbirds. *Biotropica*, 15: 48-52.
- FERRAZZI, P. & MARLATTO, F., 1990. Interesse apistico di *Reynoutria japonica* Houtt. *Apicolt. Mod.*, 81: 71-76.
- FONT QUER, P., 1924: Formes noves de plantes. *Mem. Mus. Ci. Nat. Barcelona (Sect. Bot)*, 1(2): 7-14.
- FREE, J. B., 1993. *Insect pollination of crops*. Academic press. London. 684 pp.
- GARCÍA MARÍ, F., FERRADGUT, F., NAVARRO, V., LABORDA, R & COSTA-COMELLES, J., 1991. Nuevas aportaciones al conocimiento de los artrópodos de las Islas Columbretes. In: Alonso L. A, Carretero J. L, García Carrascosa A. M., eds. *Islas Columbretes. Contribución al estudio de su medio natural (Colección Monografías, n° 5)*, 155-179 pp. Valencia: Consellería de Obras Públicas, Urbanismo y Transportes - Agencia del Medi Ambient - Generalitat Valenciana.
- GAUDCHAU, VON M., 1982. Zur dauerzucht von *Epistrophe balteata* Deg. (Diptera, Syrphidae). *Anz. Schädlingskde, Pflanzenschutz, Umweltschutz*, 55: 38-39.
- GIL COLLADO, J., 1930. *Monografía de los Sírfidos de España*. Trabajos del Museo nacional de Ciencias Naturales, Madrid. 375 pp.
- GILBERT, F. S., 1985. Ecomorphological relationships in hoverflies (Diptera, Shyrphidae). *Proc. R. Soc. Lond.*, 224: 91-105.
- GILBERT, F. S., 1993. *Hoverflies: Naturalists Handbooks 5*. Cobert & Disney. 67 pp.
- GISBERT, J. M., 1991. Clima y suelo de las Islas Columbretes. En: Alonso, L. A., Carretero, J. L., García, A. M. (eds.), *Islas Columbretes. Contribución al estudio de su medio natural* (Colección Monografías, n° 5). Consellería de Obras Púbilcas, Urbanismo y Transporte -Agencia del Medi Ambient- Generalitat Valenciana. Valencia.
- GODFRAY, H. C. J., 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press, Princeton (New Jersey). 473 pp.
- GOELDLIN DE TIEFENAU, P., 1974. Contribution à l'étude systématique et écologique des *Syrphidae* (Dipt.) de la Suisse occidentale. *Mitt. schweiz. Ent. Ges.*, 47(3/4): 151-252.

- GOELDLIN DE TIEFENAU, P., 1976. Revision du genre *Paragus* (Diptera, Syrphidae) de la region paléartique occidentale. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, 49: 79-108.
- GOELDLIN DE TIEFENAU, P., 1991. *Sphaerophoria estebani*, une nouvelle espèce européenne du groupe *rueppellii* (Diptera, Syrphidae). *Bull. Soc. Ent. Suisse*, 64: 331-339.
- GOIDANICH, A., 1960. Voce Eumeru. In: *Encyclopedia Agraria Italiana*, IV, R.E.D.A., 129-131 pp.
- GOMES, A., 1978. Notas sobre os sírfidos de Portugal. *Agronomia lusitana*, 39(1): 5-28.
- GOMES, A., 1980. Sírfidos de Portugal existentes nas colecções entomológicas do centro de zoología (Diptera, Syrphidae). *Bol. Soc. Port. Ent.*, 5: 1-7.
- GOMES, A., 1981. Sírfidos colhidos em Portugal durante 1977 (Diptera). *Agronomia lusitana*, 41 (1): 5-24.
- GRANT, V., 1981. *Plant Speciation*. 2nd edn. Columbia University Press, New York.
- GREENBERG, B., 1990. Nocturnal oviposition behavior of blow flies (Diptera, Calliphoridae). *J. Med. Entomol.*, 27(5): 807-810.
- GREUTER, W., BURDET, H. M. & LONG, G., 1989. *Med-Checklist. Dycotiledones (Lauraceae-Rhamnaceae)*, 4: 2-214. Conservatoire et Jardin Botaniques, Ville de Genève. OPTIMA. Genève.
- GUITIÁN, P., NAVARRO, L. & GUITIÁN, J., 1995. Efecto de la extracción en la producción de néctar en flores de *Melittis Melissophyllum* L. (Labiatae). *Anal. J. Bot. Madrid*, 52(2):163-169.
- HAGVAR, E. B., 1974. Effectiveness of larvae of *Syrphus ribesii* and *S. corollae* (Diptera: Syrphidae) as predators on *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Entomophaga*, 19(2): 123-134.
- HAGVAR, E. B., 1973. Food Competition in Larvae of *Syrphus ribesii* (L.) and *Syrphus corollae* (Fabr.) (Dipt., Syrphidae). *Norsk Ent. Tidsskr.*, 20: 315-321.
- HAMRICK, J. L. GODT, M. J. W., MURAWSKI, D. A. & LOVELESS, M. D., 1991. Correlations between species traits and allozyme diversity. In: Falk, D.A. & Holsinger, K.E. (eds.). *Genetics and Conservation of Rare Plants*. 75-86 pp. Oxford University Press, New York.

Bibliografía

- HAMRICK, J. L., 1982. Plant population genetics and evolution. *Am. J. Bot.*, 69(10): 1685-1693.
- HANZHONG, X. & HUIFANG, D., 1991. The oviposition behavior of *Scaeva pyrastris* (Dip.: Syrphidae) and its control effect on aphids in greenhouses. *Chinese J. Biol. Control.*, 7(2): 49-52.
- HARRIS, M., 1776. *An exposition of English insects*. London
- HARTLEY, J. C., 1961. A taxonomic account of the larvae of some British Syrphidae. *Proc. R. Entomol. Soc. London*, 33: 505-573.
- HARTLEY, J. C., 1963. The cephalopharyngeal apparatus of Syrphid larvae and its relationships to other diptera. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 141: 261-280.
- HASLETT, J. R., 1983. A photographic account of pollen digestion by adult hoverflies. *Physio. Ecol.*, 8: 167-171.
- HASLETT, J. R., 1989. Interpreting patterns of resource utilization: randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies. *Oecologia*, 78(4): 433-442.
- HEAL, J. R., 1982. Colour patterns of Syrphidae: IV. Mimicry and variation in natural populations of *Eristalis tenax*. *Heredity*, 49(1): 95-110.
- HEISS, E. M., 1938. A classification of the larvae, and puparia of the Syrphidae of Illinois exclusive of aquatic forms. *Univ. Illinois Bull.*, 36: 1-142.
- HENSLOW, G., 1867. Note on the structure of *Medicago sativa*, as apparently affording facilities for the intercrossing of distinct flowers. *J. Linn. Soc. Bot.*, 9: 327-329.
- HERRERA, C. M., 1987. Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 50(1): 79-90.
- HESLOP-HARRISON, Y. & SHIVANNA, K. R., 1977. The receptive surface of the Angiosperm stigma. *Ann. Bot.*, 41: 1233-1258.
- HEYWOOD, V. H., 1968. *Daucus* L. In: Tutin, T.G. et al. (eds.), *Flora Europaea* 2. Cambridge University Press. Cambridge.
- HILDEBRAND, F., 1886. Ueber die Vorrichtungen an einigen Blüten zur Befruchtung durch Insektenhülfe. *Bot. Zeit., Jahrg.*, 24(10): 73-78.
- HIPPA, H., 1968. A generic revision of the genus *Syrphus* and allied genera (Diptera: Syrphidae) in the Palearctic region, with descriptions of the male genitalia. *Acta Ent. Fenn.*, 25: 1-94.

- HIPPA, H., KOPONEN, S. & OSMONEN, O., 1981. Flower visitors to the cloudberry (*Rubus chamaemorus* L.) in northern Fennoscandia. *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.*, 17: 44-54.
- HOBBS, G. A. & LILLY, C. E., 1955. Factors affecting efficiency of honeybees as pollinators of alfalfa in Southern Alberta. *Can. J. Agric. Sci.*, 35: 422-432.
- HODSON, W. E. H., 1927. The bionomics of the lesser bulb flies *Eumerus strigatus* and *Eumerus tuberculatus* Rond. in south-west England. *Bull. Entomol. Res.*, 17: 373-384.
- HODSON, W. E. H., 1931. A comparison of the immature stages of *Eumerus tuberculatus* Rond. and *Syritta pipiens* Lin. (Syrphidae). *Bull. Entomol. Res.*, 22: 55-58.
- HODSON, W. E. H., 1932. A comparison of the larvae of *Eumerus strigatus* and *Eumerus tuberculatus* Rond. (Syrphidae). *Bull. Entomol. Res.*, 23: 247-249.
- HOLDEN, J. H. & BOND, D. A., 1960. Studies on the breeding system of the field bean, *Vicia faba* L. *Heredity*, 15: 175-192.
- HOLTSFORD, T. P. & ELLSTRAND, N. C., 1990. Inbreeding effects in *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae) populations with different natural outcrossing rates. *Evolution*, 44(8): 2031-2046.
- HOLLOWAY, B. A., 1976. Pollen-feeding in hover-flies (Diptera: Syrphidae). *New Zealand J. Zool.*, 3: 339-350.
- HORN, G. H., 1889. On *Coenopaeus palmeri* (LeConte). *Ins. Life*, 2: 162.
- HUBBARD, H. G., 1895. The oviposition of *Melitara prodenialis* Walker. *Proc. Ent. Soc. Washington*, 3(3): 129-132.
- HUMBOLDT, A., 1811-12. *Political essay on the kingdom of New Spain*. Tr. from orig. French by Johon Black.
- HUNTER, W. D., PRATT, F. C. & MITCHELL, J. D., 1912. *The principal cactus insects of the United States*. U.S. Dept. Agric. Entomol. Bull. 113, 71 pp.
- HUREJ, M., 1982. Natural control of *Aphis fabae* Scop. population by Syrphidae (Diptera) on sugar beet crop. *Bull. Ent. de Pologne.*, 52: 287-294.
- IBRAHIM, A. M. A. & AFIFI, A. I., 1991. The relationship between the cereal aphids and aphidophagous syrphids, coccinellids and chrysopids on wheat and barley. *Egypt. Bull. Fac. of Agric. Univ. of Cairo*, 42(1): 151-166

Bibliografía

- ISIDRO, P., 1995. *Biología y ecología de los Sírfidos (Diptera, Syrphidae) del Parque Natural del Carrascal de la Font Roja (Alicante, España)*. Memoria de Licenciatura. Universidad de Alicante, 158 pp.
- IZMAILOVA, A. V., 1934. Pollination of lucerne by insects. *Semenovodstvo*, 47-49.
- JENNERSTEN, O., 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conserv. Biol.*, 2: 359-366.
- JOHANNSEN, O. A., 1935. Aquatic Diptera, pt. 2 (*Orthorrhapha*, *Brachycera* and *Cyclorrhapha*). *Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. Stat.*, 177: 1-62.
- JOHNSON, C. G., 1960. Syrphid (Dipt.) Migration on the Norfolk Coast in August, 1960. *Ent. Mon. Mag.*, 96: 196-197.
- JUAN, A & CRESPO, M. B., 1999. Comportamiento fitosociológico del endemismo *Medicago citrina* (Font Quer) Greuter, endemismo mediterráneo-iberolevantino. *Act. Bot. Malacitana*, 24:221-229.
- JUAN, A., CRESPO, M. B. & RÍOS, S., 1999. *Medicago citrina* (Font Quer) Greuter (Leguminosae): variabilidad morfológica, ecología y estado actual de sus hábitats. *Actas XXXIX Reunión Cien. Soc. Esp. Est. Pastos (Almería)*: 87-91.
- JURY, S. L., 1996. Pollination and dispersal in Mediterranean umbellifers. *Bocconeia*, 5: 193-199.
- KANERVO, E., 1938. Zur Systematik und Phylogenie der westpalaarktischen *Eristalis*-Arten (Dipt., *Syrphidae*) mit einer Revision derjenigen Finnlands. *Ann. Univ. Turkuensis*, ser. A 6: 1-54
- KARRON, J. D., 1987. A comparison of levels of genetic polymorphism and self-compatibility in geographically restricted and widespread palnt congeners. *Evol. Ecol.*, 1: 47-58.
- KARRON, J. D., 1989. Breeding systems and levels of in breeding depression in geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (*Fabaceae*). *Am. J. Bot.*, 76: 331-340.
- KARRON, J. D., 1991. Patterns of genetic variation and breeding systems in rare plant species. In: Falk, D.A. & Holsinger, K.E. (eds.). *Genetics and Conservation of Rare Plants*. 87-98 pp. Oxford University Press, New York.
- KAY, Q. O. N., LACK, A. J., BAMBER, F. C. & DAVIES, C. R., 1984. Differences between sexes in floral morphology, nectar production and insects visits in a dioecius species, *Silene dioica*. *New Phytol.*, 98: 515-529.

- KEARNS, C. A. & INOUE, D. W., 1993. *Techniques for Pollination Biologist*. University Press of Colorado. Colorado. 583 pp.
- KELLOGG, V. L., 1892. Notes on *Melitara dentata* Grote. *Kansas Univ. Quarterly*, 1(1): 39-41.
- KERNER VON MARILAUN, A., 1891. *Pflanzenleben. 2. Geschichte der Pflanzen*. Leipzig: Bibliographisches Institut.
- KEVAN, P. G. & BAKER, H. G., 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Ann. Rev. Entomol.*, 28: 407-453.
- KEVAN, P. G., EISIKOWITCH, D., AMBROSE, J. D. & KEMP, J. R., 1990. Cryptic dioecy and insect pollination in *Rosa setigera* Michx. (*Rosaceae*), a rare plant of Carolinian Canada. *Biol. J. Linn. Soc.*, 40: 229-243.
- KHAN, S. & YUNUS M., 1970. Biology of *Syrphus balteatus* De Geer. *Pakistan J. Zool.*, 2(2): 215-217.
- KLEIN-KRAUTHEIM, F., 1934. Die Zwiebelmondfliege (*Eumerus strigatus* Fall.) als Schädling von Runkelrüben. *Bull. Brooklyn Ent. Soc.*, 10: 99-101.
- KNUTH, P., 1906-1909. *Handbuch der Blütenbiologie*, trans. J. R. Ainsworth Davis. Clarendon Press. Oxford.
- KOUL, P., KOUL, A. K. & HAMAL, I. A., 1989. Reproductive biology of wild and cultivated carrot (*Daucus carota* L.). *New Phytol.*, 112: 437-443.
- KOZLOWSKA, A., 1978. Hoverflies (*Diptera, Syrphidae*) feeding on aphids associated with fruit trees and berry shrubs in the environs of Lublin, Poland. *Bull. Ent. Pologne*, 48: 677-686.
- KRÜGER, F., 1926. Biologie und Morphologie einiger Syrphidenlarven. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 6: 83-149.
- KUGLER, H., 1950. Der Blütenbesuch der Schlammfliege (*Eristalomyia tenax*): *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 32: 328-347.
- KULA, E., 1988. Sculpture of exochorion in some eggs of *Syrphidae* (*Diptera*) 1st part. *Acta Entomol. Bohemoslov.*, 85: 12-15.
- KUN, M., KREITER, A. & SEMENAS, L., 1998. Myiasis gastrointestinal humana por *Eristalis tenax*. *Rev. Saúde Pública*, 32(4): 367-369.
- KUZNETSOV, S. Y., 1985. Palearctic species of *Scaeva* Fabricius (*Diptera, Syrphidae*). *Entomol. Rev.* (Traducción de: *Entomol. OBozr.*), 64(4): 67-87.

Bibliografía

- KUZNETSOV, S. Y., 1988. Morphology of the eggs of hover flies (Diptera, Syrphidae). *Entomol. OBozr.*, 4: 741-753.
- LACK, D. & LACK, E., 1951. Migration of Insects and Birds through a Pyrenean Pass. *J. Anim. Ecol.*, 20: 63-67.
- LAGUNA, E. & CRESPO, M. B., 1996. Asignación de las nuevas categorías UICN a la flora endémica de la Comunidad Valenciana. *Bol. Real Soc. Españ. Hist. Nat.*, Tomo Extraord. 125 Anivers.: 385-387.
- LAMBECK, H. J. P., 1973. *Eumerus nigrostriatus* sp. n. and its karyotype (Diptera: Syrphidae). *Genen Phaenen*, 16(2): 27-34.
- LANDE, R. & SCHEMSKE, D. W., 1985. The evolution of self-fertilization inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*, 39(1): 24-40.
- LAPCHIN, L., FERRAN, A., IPERTI, G., RABASSE, J. M. & LYON, J. P., 1987. Coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae) and Syrphids (Diptera: Syrphidae) as predators of aphids in cereal crops: a comparison of sampling methods. *Can. Ent.*, 119: 815-822.
- LARDÉ, G., 1989. Investigation on Some Factors Affecting Larval Growth in a Coffee-Pulp Bed. *Biological Wastes.*, 30: 11-19.
- LARKIN R. A. & GRUMANN, H. O., 1954. Anatomical structure of the alfalfa flower and an explanation of the tripping mechanism. *Bot. Gaz.*, 116: 40-52.
- LASKA, P., 1959. On the bionomy of aphidophagous, especially on the food ecology of larvae (Syrphidae, Diptera). *Bohemia centralis (A-Scientiae naturales)*, 1(6): 321-344.
- LASKA, P., 1984. A method of comparing the role of aphid parasitoids and predators exemplified by the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae*. *Acta Ent. Bohemoslov*, 81: 81-89.
- LE HOUÉROU, H. N., 1996. The role of cacti (*Opuntia* sp.) in erosion control, land reclamation, rehabilitation and agricultural development in the Mediterranean Basin. *J. Arid Environ.*, 33: 135-59.
- LECLERCQ, M., 1971. *Syrphidae (Diptera)* des Pyrénées (Huesca, Lérida, Andorra, Gerona). *Pirineos*, 27(102): 21-25.
- LEDUC, N., MONNIER, M. & DOUGLAS, G. C., 1990. Germination of trinucleated pollen: formulation of a new medium for *Capsella bursa-pastoris*. *Sex. Plant. Repr.*, 3: 228-235.

- LEEREVELD, H., 1984. Anthecological relations between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. VI. Aspects of the anthecology of cyperaceae and *Sparganium erectum* L. *Acta Bot. Neerl.*, 33(4): 475-482.
- LEIR, V. & BARLOW, C. A., 1982. Effects of starvation and age on foraging efficiency and speed of consumption by larvae of a flower fly, *Metasyrphus corollae* (Syrphidae). *Can. Ent.*, 114(10): 897-900.
- LEPPIK, E. E., 1966. Floral evolution and pollination in *Leguminosae*. *Ann. Bot. Fenn.*, 3: 299-308.
- LESINS, K. & LESINS, I., 1979. *Genus Medicago (Leguminosae). A taxogenetic study*. Den Haag, Boston & London, The Hague.
- LESINS, K., 1950. Investigations into seed setting of Lucerne at Ultuna, Sweden. *Ann. Roy. Agr. Coll. Sweden*, 17: 441-483.
- LEVINS, D. A. & KERSTER, H. W., 1974. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology*, 7: 139-220.
- LINDSEY, A. H., 1982. Floral phenology patterns and Breeding Systems in *Thaspium* and *Zizia* (Apiaceae). *Syst. Bot.*, 7(1): 1-12.
- LINDSEY, A. H., 1984. Reproductive biology of Apiaceae I. Floral visitors to *Thaspium* and *Zizia* and their importance in pollination. *Am. J. Bot.*, 71(3): 375-387.
- LÓPEZ, J., RODRÍGUEZ-RIAÑO, T., ORTEGA-OLIVENCIA, A., DEVESA J. A. & RUIZ, T., 1999. Pollination mechanisms and pollen-ovule ratios in some *Genisteae* from SW Europe. *Pl. Syst. Evol.*, 216: 23-47.
- LOVETT-DOUST, J & HARPER, J. L., 1980. The resource costs of gender and maternal support in an andromonoecious umbellifer, *Smyrniolum olusatrum* L. *New Phytol.*, 85: 251-264.
- LOVETT-DOUST, J. & LOVETT-DOUST, L., 1988. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford University Press, Oxford.
- LOVETT-DOUST, J., 1980. Floral sex ratios in andromonoecious *Umbelliferae*. *New Phytol.*, 85: 265-273.
- LUCAS, J. A. W., 1976. New species of the genus *Pipizella* Rondani, 1856. (Diptera Syrphidae). *Publ. Nat. Hist. Genootschap Limb.*, 26(1-3): 5-16.

Bibliografía

- LYON, J. P. & GOELDLIN DE TIEFENAU, P., 1974. Dipteres. Les Syrphes prédateurs des pucerons. In: *Les organismes auxiliaires en verger de pommiers. OILB/SROP*, 163-170.
- LYON, J. P., 1965. Influence de quelques facteurs sur l'expression du potentiel de multiplication des syrphides aphidiphages. *Ann. Epiphyties*, 16: 397-398.
- LYON, J. P., 1971. Les Syrphides (Diptères) prédateurs des Pucerons de la Betterave. *Parasitica*, XXVII(4): 103-111.
- LYONS, E. E. & ANTONOVICS, J., 1991. Breeding system evolution in *Leavenworthia*: breeding system variation and reproductive success in natural populations of *Leavenworthia crassa* (Cruciferae). *Am. J. Bot.*, 78(2): 270-287.
- LLOYD, D. G. & WEBB, C. J., 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms, I. Dicogamy. *New Zealand J. Bot.*, 24: 135-162.
- LLOYD, D. G., 1973. Sex ratios in sexually dimorphic *Umbelliferae*. *Heredity*, 31: 239-249.
- MACIOR, L. W., 1983. The pollination dynamics of sympatric species of *Pedicularis* (Scrophulariaceae). *Am. J. Bot.*, 70(6): 844-853.
- MACIOR, L. W., 1986. Floral resource sharing by bumblebees and hummingbirds in *Pedicularis* (Scrophulariaceae) pollination. *Bull. Torrey Bot. Club*, 113(2): 101-109.
- MAIBACH A., GOELDLIN DE TIEFENAU, P. & DIRICKX, H. G., 1992. Liste faunistique des *Syrphidae* de Suisse (Diptera). *Misc. Faun. Helvetiae*, 1: 1-51.
- MAIER, C. T., 1978. The immature stages and biology of *Mallota posticata* (Fabricius) (Diptera: Syrphidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 80(3): 424-440.
- MAIER, C.T., 1982. Larval habitat and mate-seeking sites of flower flies (Diptera: Syrphidae: Eristalinae). *Proc. Ent. Soc. Wash.*, 84: 603-609.
- MALDONADO CAPRILES, J. & BERRIOS, A., 1977. The immature stages of *Copestylum vacuum* (F.) (Diptera: Syrphidae). A new record for Puerto Rico. *J. Agr. Univ. Puerto Rico*, 61: 395-399.
- MANN, J., 1969. *Cactus-feeding insects and mites*. Smithsonian Inst. Press. Wash. D. C. 158 pp.

- MARCOS-GARCÍA, M^a. A. & ISIDRO, P. M., 1995. Primera cita ibérica de *Brachypalpus valgus* (Panzer, 1798) y *Chrysotoxum parmense* Rondani, 1845 (Diptera: Syrphidae): caracterización polínica de su dieta. *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, 19(3-4): 141-147.
- MARCOS-GARCÍA, M^a. A. & ROJO S., 1994. *Paragus hyalopteri* n. sp. an aphidophagous hoverfly (Dipt.: Syrphidae) attacking the mealy plum aphid (Hom.: Aphididae). *Entomophaga*, 39(1): 99-106.
- MARCOS-GARCÍA, M^a. A., 1984. *Los Syrphidae (Diptera) de las sierras occidentales del Sistema Central*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca. 313 pp.
- MARCOS-GARCÍA, M^a A., 1985a. Los Syrphidae (Dip.) de las sierras occidentales del Sistema Central español. Subfamilias: *Eristalinae*, *Lampettiinae*, *Microdontinae*, *Milesiinae* y *Cerianinae*. *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, 9: 187-210.
- MARCOS-GARCÍA, M^a. A., 1985b. Sirfidofauna de las sierras de Béjar, La Alberca y Gata. Subfamilia *Syrphinae* (*Syrphinae*, *Diptera*). *Revista Provincial de Estudios*, 16/17: 389-419.
- MARCOS-GARCIA, M^a. A., 1985c. Contribución al conocimiento de la sirfidofauna del Pirineo del Alto Aragón. I. (*Diptera*, *Syrphidae*). *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, Supl. 1(1): 511-520.
- MARCOS-GARCIA, M^a. A., 1985d. Contribución al conocimiento de la sirfidofauna del Pirineo del Alto Aragón. II (*Diptera*, *Syrphidae*). *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, Supl. 1(1): 521-532.
- MARCOS-GARCIA, M^a. A., 1986a. Los *Syrphidae (Diptera)* de las sierras occidentales del Sistema Central español: Subfamilias *Chrysotoxinae*, *Sphegininae*, *Chilosinae*, *Pelecocerinae*, *Volucellinae* y *Cinxiinae*. *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, 10: 159-180.
- MARCOS-GARCIA, M^a. A., 1986b. Nuevas citas para la fauna ibérica de sírfidos (*Diptera*). *Misc. Zool.*, 10: 205-211.
- MARCOS-GARCIA, M^a. A., 1987a. Sobre la presencia de *Cheilosia paralobi* Malski, 1962 y *C. latifacies* Loew, 1857) en la Península Ibérica (*Diptera*, *Syrphidae*). *Anal. Biol.*, 11(3): 99-101.
- MARCOS-GARCÍA, M^a. A., 1987b. Distribución geográfica de los sirphidae (*Diptera*) en relación con tres factores ecológicos. *Studia Oecologica*, 4: 279-295.

Bibliografía

- MARCOS-GARCIA, M^a. A., 1989a. *Merodon escorialensis* Strobl, 1909, *stat. nov.* (Diptera, Syrphidae). *Annls Soc. Ent. Fr.* (N.S.), 25(2): 243-247.
- MARCOS-GARCIA, M^a A., 1989b. Nuevas especies de *Cheilosia* (Meigen, 1822) para la entomofauna ibérica (Diptera, Syrphidae). *Fragm. Entomol.*, 21(2): 145-151.
- MARCOS-GARCIA, M^a A., 1990a. El género *Cheilosia* Meigen, 1822 en la Cordillera Cantábrica (Diptera, Syrphidae). *Medit., Ser. Biol.*, 12: 113-138.
- MARCOS-GARCIA, M^a A., 1990b. Nuevos datos sobre las especies ibéricas del género *Merodon* Meigen, 1822 y descripción de la genitalia de *Merodon unguicornis* Strobl, 1909 (Diptera, Syrphidae). *Anal. Biol.*, 16(5): 49-51.
- MARCOS-GARCÍA, M^a A., 1991. Catálogo preliminar de los *Syrphidae* (Diptera) de la Cordillera Cantábrica (España). *Eos*, 66(2): 83-100.
- MARCOS-GARCÍA, M^a A., 1993. *Epistrophe* (*Epistrophella*) *euchroma* (Kowarz, 1885) novedad para la Península Ibérica (Diptera: Syrphidae). *Bol. Asoc. Esp. Ent.*, 17(2): 355.
- MARCOS-GARCÍA, M^a A., 1998. *Xanthogramma laetum* (Fabricius) (= *Xanthogramma catalanicum* Andreu, 1926), *syn. nov.* (Diptera, Syrphidae). *Nouv. Revue Ent.*, 15(3): 279-282.
- MARDEN, J. H., 1984. Intrapopulation variation in nectar secretion in *Impatiens capensis*. *Oecologia*, 63: 418-422.
- MARTÍ, J., 1992. El vulcanisme. En: *Història Natural del Paísos Catalans, Vol 2: Geología II*. Enciclopèdia Catalana S.A. (ed.). Barcelona.
- MARTÍ, J., MITJAVILA, J. M., ROCA, E. & APARICIO, A., 1992. Cenozoic magmatism of the Valencia trough (Western Mediterranean): relationships between structural evolution and volcanism. *Tectonophysics*, 203: 145-165.
- MASI, L., 1949. Nuovo contributo alla conoscenza dei Dirhinini. *Eos*, 23: 39-78.
- MATEO, G. & CRESPO, M. B., 1998. *Manual para la determinación de la flora valenciana*. Monogr. Fl. Montiber. n° 3. Valencia.
- MATSUKA, M. & SAKAI, T., 1988. Bee pollination in Japan with special reference to strawberry production in greenhouses. *2nd Australian and International Beekeeping Congress 1988*, Gold Coast. Australia: Federal Council of Australia Apiarists Association.

- MEEUSE, B. & MORRIS, S., 1984. *The Sex Life of the Flowers*. Faber & Faber, London.
- MENGES, E. S., 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conserv. Biol.*, 5:158-164.
- METCALF, C. L., 1916. *Syrphidae of Maine*. Bulletin Maine Agricultural Experimental Stations, N^o 253. 264 pp.
- MITTON, J., 1992. The dynamic mating system of conifers. *New Forest.*, 6: 197-216.
- MLYNIC, W. & WOTYTOWSKY, F., 1962. Zastosowanie trmiele (Bombinae) W-bandaniach biologii Kwitnienia ozimej wyki (*Vicia villosa* Roth.). *Ekol. Pol.*, 8: 59-65.
- MOOR, F. C., 1973. Notes on a syrphid fly, *Eumerus obliquus* (Fabricius) (Diptera: Syrphidae). *Arnoldia*, 6(15): 1-7.
- MOTTEN, A. F., 1986. Pollination ecology of the spring wildflower community of a temperate deciduous forest. *Eco. Monographs*, 56:21-42.
- MÜLLER, H., 1873. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig. 225-230.
- MÜLLER, H., 1883. *The fertilisation of flowers*. MacMillan and Co. London.
- NIELSEN, T. R., 1966. Species of the genus *Helophilus* (Diptera, Syrphidae) found on Jæren, Rogaland. *Norsk. ent. Tidsskr.*, 4(13): 427-439.
- NIELSEN, T. R., 1972. *Syrphidae* (Diptera) from Jaeren, Norway I. *Norsk. Ent. Tidsskr.*, 19: 63-71.
- NIELSEN, T. R., 1995. Studies on some northern *Eristalis* species (Diptera, Syrphidae). *Int. J. Dipterological Research*, 6: 129-133.
- OKUNO, T., 1967. On the syrphid larvae attacking the aphids in Japan (Diptera). *Mushi*, 41: 123-141.
- OLENSEN, J. M. & WARNCKE, E., 1989. Predation and potential transfer of pollen in a population of *Saxifraga hirculus*. *Holarctic Ecology*, 12(1): 87-95.
- ORTEGA OLIVENCIA, A. & DEVESA ALCARAZ, J. A., 1993. Floral rewards in some Scrophularia species (Scrophulariaceae) from the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Pl. Syst. Evol.*, 184: 139-158.

Bibliografía

- OSBORN, M. M., KEVAN, P. G. & LANE M. A., 1988. Pollination biology of *Opuntia polycantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Pl. Syst. Evol.*, 159(1-2): 85-94.
- OVERGAARD-NIELSEN, B., 1968. On a Migration of Hover-flies (Dipt., *Syrphidae*) and Sawflies (Hym., *Tenthredinidae*) observed in Denmark, August 1967. *Entomologiske Meddelelser*, 36: 215-224.
- OWENS, S. J., 1974. *An examination of the floral biology, breeding system and cytology in species of the genus Daucus and related genera in the tribe Caucalideae (Umbelliferae)*. Ph. Thesis, University of Reading.
- PANKIW, P., BOLTON, J. L., 1965. Characteristics of alfalfa flowers and their effects on seed production. *Can. J. Pl. Sci.*, 45: 333-342.
- PARMENTER, L. 1944. Behaviour of *Syritta pipiens* L. (Dipt., *Syrphidae*). *Entom. Monthly Mag.*, 80: 44.
- PARMENTER, L., 1956. On *Syritta pipiens* (*Syrphidae*) and its habits. *Entomologist's Rec. & J. Var.*, 68: 211-214.
- PARMENTER, L., 1958. Flies (Diptera) and their relations with plants. *London Naturalist*, 37:115-125.
- PECK, L.V., 1988. Family *Syrphidae*. In Á. Soós (ed.). *Catalogue of Palaearctic Diptera. Syrphidae-Conopidae. Vol 8*, 11-230 pp. Budapest.
- PEDERSEN, M. W. & BOHART, G. E., 1950. Using bumblebees in cages as pollinators for small seed plots. *Agron. J.*, 42: 523.
- PEDERSEN, M. W. & BOHART, G. E., 1953. Factors responsible for the attractiveness of various clones of alfalfa to pollen-collecting bumblebees. *Agron. J.*, 45: 548-551.
- PELLMYR, O. & PATT J. M., 1986. Function of olfactory and visual stimuli in pollination of *Lysichiton americanum* (*Araceae*) by a staphylinid beetle. *Madroño*, 33(1): 47-54.
- PÉREZ-BAÑÓN, C. & MARCOS-GARCÍA, M^a. A., 1998. Life history and description of the immature stages of *Eumerus purpurariae* (Diptera: *Syrphidae*) developing in *Opuntia maxima*. *Eur. J. Entomol.*, 95: 373-382.
- PÉREZ-BAÑÓN, C., & MARCOS-GARCÍA, M^a A., 2000. Description of the immature stages of *Syritta flaviventris* (Diptera: *Syrphidae*) and new data about the life

- history of european species of *Syritta* on *Opuntia maxima*. *Eur. J. Entomol.*, (en prensa).
- PÉREZ-BAÑÓN, C., 1995. *Estudio de la comunidad de sírfidos de las sierras valencianas del Negrete y Utiel (Diptera, Syrphidae)*. Memoria de Licenciatura. Universidad de Alicante, 177 pp.
- PÉREZ-BAÑÓN, C., ISIDRO, P. M., ROJO, S. & MARCOS-GARCÍA, M^a. A. 1996. Primeros datos sobre la dieta polínica de sírfidos (Diptera, Syrphidae) de interés en la Península Ibérica y nuevas aportaciones sobre su corología. *Fragm. Entom.*, 28(2): 307-320.
- PERIS TORRES, S. V., 1958. Análisis biogeográfico de la fauna de *Syrphidae* de la Península Ibérica. *Inst. Biol. Apl.* 27.
- PERIS TORRES, S. V., 1962. Los *Sericomyiinae* de España con descripción de una nueva especie de *Sericomyia* (Diptera., *Syrphidae*). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 60: 55-60.
- PETANIDOU, T, DEN NIJS, J. C. M. & OOSTERMEIJER, J. G. B., 1995. Pollination ecology and constraints on seed set of the rare perennial *Gentiana cruciata* L. in The Netherlands. *Acta Bot. Neerl.*, 44(1): 55-74.
- PETANIDOU, T. & SMETS, E., 1996. Does temperature stress induce nectar secretion in Mediterranean plants? *New Phytol.*, 133: 513-518.
- PETANIDOU, T. & VOKOU, D., 1993. Pollination ecology of Labiatae in a phryganic (East Mediterranean) ecosystem. *Am. J. Bot.*, 80: 892-899.
- PETANIDOU, T. ELLIS, W. N., MARGARIS, N. S. & VOKOU, D., 1995. Constraints on flowering phenology in a Phryganic (East Mediterranean shrub) community. *Am. J. Bot.*, 82: 607-620.
- PIPER, C. V., EVANS, M. W., MCKEE, R. & MORSE, W. J., 1914. Alfalfa seed production: pollination studies *U.S. Dept. Agr. Bull.* 75.
- PLEASANTS, J. M., 1983. Nectar production patterns in *Ipomopsis aggregata* (*Polemoniaceae*). *Am. J. Bot.*, 70(10): 1468-1475.
- PONOMAREV, A. N., 1960. Concerning Protandry in *Umbelliferae*. *Dok. Akad. Nauk. SSSR*, 135(3): 750-752.
- POPENOE, E. A., 1877. A list of Kansas Coleoptera. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 5: 21-40.

Bibliografía

- PRIESTLEY, G., 1954. Use of honey bees as pollinators in unheated glasshouses. *N. Z. Jl. Sci. Tech. A*, 36: 232-236.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A., 1996. *The Natural History of Pollination*. Harper Collins Publishers. London. 479 pp.
- PYKE, G. H., 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature*, 350: 58-59.
- RANK, N., 1982. *A study of the species of arthropods associated with necrotic barrel cactus* (*Ferocactus acanthodes* (Lemaire) Britton & Rose). BA Dissertation Kalamazoo College, Michigan.
- RATHCKE, B. J. & JULES, E. S., 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Science*, 65: 273-277.
- RATHCKE, B. J., 1992. Nectar Distributions, Pollinator Behavior, and Plant Reproductive Success. In: Hunter, M. D., et al. (eds.). *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*, 114-138 pp. Academic Press, Inc. San Diego.
- REAL, L. & RATHCKE, B. J., 1988. Patterns of individual variability in floral resources. *Ecology*, 69: 728-735.
- REAL, L. A. & RATHCKE, B. J., 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology*, 72(1): 149-155.
- RICHARDS, A. J., 1997. *Plant breeding systems*. 2nd edn. Chapman & Hall, London. 529 pp.
- RILEY, C. V., 1891. On *Melitara prodenialis* Walker. *Canadian Ent.*, 23: 256.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., 1983. Pisos bioclimáticos de España. *Lazaroa*, 5: 33-43.
- ROBERTS, M. J., 1969. The feeding habits of higher dipteran larvae. *The Entomologist.*, 102: 99-106.
- ROBERTS, M. J., 1970. The structure of the mouthparts of syrphid larvae (*Diptera*) in relation to feeding habits. *Acta Zoologica*, 51: 43-65.
- ROBERTSON, C., 1928. *Flowers and Insects*. Carlinville, Illinois.
- ROBLEDO, A., RÍOS, S. & CORREAL, E., 1993. El grupo *Medicago arborea* en la Cuenca Mediterránea. I. Origen, distribución y morfología. *Pastos*, 23(2): 55-67.

- RODRÍGUEZ-RIAÑO, T., ORTEGA-OLIVENCIA, A. & DEVESA J. A., 1999. Biología floral en *Fabaceae*. *Ruizia* 16. Monogr. Real J. Bot. CSIC, Madrid.
- ROJO, S. & MARCOS-GARCÍA, M^a. A., 1997. Syrphid predators (Dipt.: *Syrphidae*) of gall forming aphids (Hom.: *Aphididae*) in mediterranean areas: implications for biological control of fruit trees pests. *Entomophaga*, 42(1/2): 269-276.
- ROJO, S., 1995. *Biología de los sírfidos afidófagos* (Diptera, Syrphidae) presentes en cultivos hortofrutícolas mediterráneos. *Implicaciones en el Control Biológico de pulgones* (Homoptera, Aphididae). Tesis Doctoral. Universidad de Alicante. 487 pp.
- ROJO, S., HOPPER, K. R. & MARCOS-GARCÍA, M. A., 1996. Fitness of the hover flies *Episyrphus balteatus* and *Eupeodes corollae* faced with limited larval prey. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 81: 53-59.
- ROJO, S., PÉREZ-BAÑÓN, C. & MARCOS-GARCÍA, M. A., 1999. First observations on the biology of *Scaeva mecogramma* (Bigot, 1860) (Diptera Syrphidae) and notes on some other syrphids preying on psyllids (Hemiptera, Aphalaridae and Triozidae). *Volucella*, 4(1/2): 105-111.
- ROTHERAY, G. E. & GILBERT, F. S., 1999. Phylogeny of Palearctic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages. *Zool. J. Linn. Soc.*, 127(1): 1-112.
- ROTHERAY, G. E., 1989. *Aphid predators*. Naturalists' Handbooks, Richmond Publishing Co. Ltd. vol 11. 77 pp.
- ROTHERAY, G. E., 1993. *Colour guide to hoverfly larvae* (Diptera, Syrphidae) in Britain and Europe. Dipterist Digest No. 9, (ed.: Derek Whiteley). Sheffield, 156 pp.
- RYCKMAN, R. E. & AMES, C. T., 1953. Insects reared from cacti in Arizona. *The Pan-Pacific Ent.*, 60: 326-331.
- SÁENZ DE RIVAS, C., 1978. *Polen y Esporas. Introducción a la palinología y vocabulario palinológico*. Ed. Blume. Madrid. 219 pp.
- SÁENZ LAÍN, C., 1981. Research on *Daucus* L. (*Umbelliferae*). *Anal. J. Bot. Madrid*, 37(2): 481-503.
- SALVATOR, L., 1895. *Columbretes*. Publicaciones del Ayuntamiento de Castellón de la Plana. Castellón, 372 pp.

Bibliografía

- SANTANA, F. J., 1961. *The biology of immature Diptera associated with bacterial decay in the giant saguaro cactus (Cereus giganteus Engelmann)*. M.S. Thesis Univ. Ariz., Tucson, 60 pp.
- SCOTT, E. I. 1939. An account of the developmental stages of some aphidophagous Syrphidae and their parasites. *Ann. appl. Biol.*, 26: 509-532.
- SCOTT, S. M. & BARLOW, C. A., 1984. Effect of prey availability During Development on the Reproductive Output of *Metasyrphus corollae* (Diptera: Syrphidae). *Environ. Entomol.*, 13(3): 669-674.
- SCOTT, S. M. & BARLOW, C. A., 1990. Effect of hunger on the allocation of time among pea plants by the larvae of an aphidophagous hover fly, *Eupeodes corollae* (Dipt: Syrphidae). *Entomophaga*, 35(2): 163-172.
- SCOTT, S. M., & BARLOW, C. A., 1986. Effect of prey availability on foraging and production efficiencies of larval *Metasyrphus corollae* (Dipt.: Syrphidae). *Entomophaga*, 31(3): 243-250.
- SCHLESSMAN, M A., 1978. Systematics and reproductive biology of *Lomatium farinosum* (Geyer ex Hook.) Coulter & Rose (Umbelliferae). *Madroño*, 25:1-5.
- SCHNEIDER, F., 1969. Bionomics and physiology of aphidofagous Syrphidae. *Ann. Rev. Entomol.*, 14: 103-124.
- SCHOEN, D. J., 1982. The breeding system of *Gilia achilleifolia*: variation in floral characteristics and outcrossing rate. *Evolution*, 36(2): 352-360.
- SEGUY, E., 1961. Diptères Syrphides de l'Europe occidentale. *Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. N. S. Ser. Zool.* XXIII: 248 pp.
- SELTEN, R. & SHMIDA, A., 1991. Pollinator foraging and flower competition in a game equilibrium model. In: Selten, R. (ed.). *Game and Equilibrium Models Theory, Vol. 1*. 195-256 pp. Springer, Berlin.
- SEVERSON, D. W., NORDHEIM, E. V. & ERICKSON, E. H., 1987. Variation in nectar characteristics within soybean cultivars. *J. Apicult. Res.*, 26: 156-164.
- SHARMA, K. C. & BHALLA, O. P., 1991. Predatory potential of syrphid species on different aphids of cruciferous crops in the mid hill regions of Himachal Pradesh. *Indian J. Plant Prot.*, 19: 73-75.
- SHIVANNA, K. R, LINSKENS, H. F. & CRESTI, M., 1991. Responses of tobacco pollen to high humidity and heat stress: viability and germinability in vitro and in vivo. *Sex. Plant Repr.*, 4: 104-109.

- SHIVANNA, K. R. & JOHRI, B. M., 1985. *The angiosperm pollen*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- SHIVANNA, K. R. & OWENS, S. J., 1989. Pollen-pistil interactions (*Papilionoideae*). In: Stirton, C. H. & Zarucchi, J. L. (eds.), *Advances in legume biology*. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 29.
- SHMIDA, A. & DAFNI, A., 1989. Blooming strategies, flower size and advertising in the "lily-group" geophytes in Israel. *Herbetia*, 45: 111-123.
- SIMBERLOFF, D., 1988. The contribution of pollination and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 473-511.
- SIMIC, S., 1982. Role of organization of male genitalia in taxonomy of the genus *Sphaerophoria* (Dipt., *Syrphidae*). *Biosistematika*, 8(1): 87-93.
- SKUFJIN, K.V., 1980. A review of the genus *Sphaerophoria* Lapeletier et Serville (Diptera, *Syrphidae*) in the fauna of the URSS. *Entomol. Rev.*, 59(4):134- 142.
- SMALL, E., LASSEN P. & BROOKES B. S., 1987. An expanded circumscription of *Medicago* (*Leguminosae*, *Trifolieae*) based on explosive flower tripping. *Willdenowia*, 16: 415-437.
- SOKAL, R. R., & ROHLF, F. J., 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman & Company. New York. 887pp.
- SOUTHWICK, E. E. & SOUTHWICK, A. K., 1983. Aging effect on nectar production in two clones of *Asclepias syriaca*. *Oecologia*, 56: 121-125.
- SPEIGHT, M. C. D. & LUCAS, J. W. A., 1992. Liechtenstein *Syrphidae* (Diptera). *Ber. Bot.-Zool. Ges. Liechtenstein-Sargans-Werdenberg*, 19, S. 327-463.
- SPEIGHT, M. C. D. & NASH, R., 1993. *Chysotoxum cautum*, *Ctenophora ornata*, *C. pectinicornis*, *Helophilus trivittatus* and *Mesembrina mysstacea* (Diptera), insects new to Ireland. *Ir. Nat. J.*, 24(6): 231-236.
- SPEIGHT, M. C. D., 1976. The puparium of *Chysotoxum festivum* (L.) (Diptera, *Syrphidae*). *Ent. Rec. J. Var.*, 88: 51-52.
- SPEIGHT, M. C. D., 1988. *Syrphidae* known from temperate Western Europe: potential additions to the fauna of Great Britain and Ireland and a provisional species list for N. France. *Dipterists Digest.*, No. 1: 2-35.
- SPEIGHT, M. C. D., 1989. *Saproxyllic invertebrates and their conservation*. Nature and Environment Series, No 42. (Strasbourg: Council of Europe).

Bibliografía

- SPEIGHT, M. C. D., 1996. A mass migration of *Episyrphus balteatus* and *Eupeodes corollae* arriving in the south-west and remarks on other migrant hoverflies (Diptera: Syrphidae) in Ireland. *Ir. Nat. J.*, 25(5):182-183.
- SPEIGHT, M. C. D., 1999. Species accounts of European Syrphidae (Diptera): species of the Atlantic and Continental Regions. In: Speight, M. C. D., Castella, E., Obrdlik, P. and Ball, S. (eds.) *Syrph the Net, the database of European Syrphidae*, vol. 12, 231 pp., Syrph the Net publications, Dublin.
- SPEIGHT, M. C. D., CLAUSSEN, C. & HURKMANS, W., 1998. Revision des syrphes de la faune de France: III - Liste alphabétique des espèces de genres *Cheilosia*, *Eumerus* y *Merodon* et Supplément (Diptera, Syrphidae). *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 103(5): 401-414.
- SPEIGHT, M. C. D., WILLIAMS, M. C. & LEGRAND, J., 1986. *Scaeva dignota* et *S. mecogramma* nouveaux pour la France et clé de détermination des espèces du genre (Diptera, Syrphidae). *Entomologiste (Paris)*, 42(6): 359-364.
- STEBBINS, G. L., 1957. Self-fertilization and population variability in the higher plants. *Amer. Nat.*, 861: 337-354.
- STEBBINS, G. L., 1974. *Flowering plants*, Belknap Press, Cambridge, Mass.
- STELLEMAN, P. & MEEUSE, A. D. J., 1976. Anthecological relationships between reputedly anemophilous flowers and syrphid flies. I. The possible role of syrphid flies as pollinators of *Plantago*. *Tijdschrift voor Entomologie*, 119: 15-31.
- STILES, F. G. & FREEMAN, C. E., 1993. Patterns in floral nectar characteristics in some bird-plant species from Costa Rica. *Biotropica*, 25: 191-205.
- STRASBURGER, E., NOLL, F., SCHENCK, H. & SCHIMPER, A. F. W., 1994. *Tratado de Botánica*. Omega, Barcelona. 1068 pp.
- STROBL, G., 1898. Spanische Dipteren. I. *Wiener Entomologische Zeitung*, 17: 294-302.
- STROBL, G., 1906. Spanische Dipteren. II. Beitrag. *Mem. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 3: 271-422.
- STUBBS, 1983. *Syrpitta pipiens* breeding in compost heaps. *Hoverflies newsletters*, 9: 2.
- STUBBS, A. E. & FALK, S. J., 1993. *British hoverflies. An illustrated identification guide*. British Entomological and Natural History Society (ed.), Cornwall. 253 pp.

- SVENSSON, B. G. & JANZON, L., 1984. Why does the hoverfly *Metasyrphus corollae* migrate?. *Ecol. Entomol.*, 9: 329-335.
- SYCHEVSKAYA, V. I., 1970. Zonal distribution of saprophilous and necrophilous flies (Diptera) in Soviet Central Asia. *Entomol. Rev.*, 49(4): 498-505.
- TELFORD, H. S., 1973. The *Syrphidae* of Puerto Rico. *J. Agr. Univ. Puerto Rico*, 57: 217-246.
- THELLUNG, A., 1926. *Daucus* Studien. *Feddes Reppert.*, 23: 147-159.
- THOMPSON & ROTHERAY, G. E., 1998. Family *Syrphidae*. In: Papp, L. & Darvas, B. (eds). *Contributions to a manual of Palearctic Diptera*. Science Herald, Budapest.
- THOMPSON, W. R. & SIMMONDS, F. J., 1965. *A catalogue of the parasites and predators of insect pests*. Section 4. Host Predator catalogue. CAB, England. 198 pp.
- THOMSON, J. D., MCKENNA, M. A. & CRUZAN, M. B., 1989. Temporal patterns of nectar and pollen production in *Aralia hispida*: Implications for reproductive success. *Ecology*, 70: 1061-1068.
- TORNIER, I. & DRESCHER, W., 1991. Development of a method for mass production of the pollinator and aphid predator *Episyrphus balteatus* Deg. (Diptera: Syrphidae). *Acta Horticulturae.- 6th Pollination Symposium*, 288: 464-468.
- TORP, E., 1971. Some *Syrphidae* from Spain, with descriptions of two new species (Insecta, Diptera). *Zoological Museum University of Copenhagen*, 1: 229-245.
- TORP, E., 1994. *Danmarks Svirrefluer (Diptera: Syrphidae)*. *Danmarks Dyreliv*, 6. 490 pp.
- TOWENS, H., 1962. Design for a Malaise trap. *Proc. Ent. Soc. Wash.*, 64: 253-262.
- TYSDAL, H. M., 1946. Influence of tripping, soil moisture, plant spacing on alfalfa seed production. *J. Am. Soc. Agron.*, 38: 515-535.
- URBAN, I. 1873. Prodomus einer Monographie der Gattung *Medicago* L. *Verhandl. bot. Vereins Brandenburg*, 15: 1-85.
- URBANSKA, K. M., 1984. Plant reproductive strategies. In: Grant, W. F. (ed.). *Plant Biosystematics*. 211-228 pp. Academic Press. Toronto
- VALDÉS, B., DÍEZ, M. J. & FERNÁNDEZ, I., 1987. *Atlas polínico del Andalucía Occidental*. Inst. Desarrollo Regional, Univ. Sevilla, Excma. Diputación de Cádiz. 450 pp.

Bibliografía

- VAN DER GOOT, V. S. & LUCAS, J. A., 1967. Recolección de sírfidos en Albarracín, provincia de Teruel, durante el verano de 1965. (Dipt. Syrphidae). *Graellsia*, 23: 111-119.
- VAN DER GOOT, V. S., 1958. Quelques Syrphides (Diptera) des Pyrenees et de la Sierra Nevada. *Ent. Ber.*, 18: 93-96.
- VAN DER GOOT, V. S., 1964. Summer records of *Syrphidae* (Diptera) from Sicily, with field notes and descriptions of new species. *Zool. Medel. Leiden.*, 39: 414-439.
- VAN DER GOOT, V. S., 1966. Two new species of *Syrphidae* (Dipt.) from Spain. *Ent. Ber.*, 26: 179-183.
- VAN DER GOOT, V. S., 1981. *De zweefvliegen van Noordwest-Europa en Europees Rusland, in het bijzonder van de Benelux*. KNNV, Uitgave 32a: 275pp Amsterdam.
- VAN DER GOOT, V. S., 1986. *Musca parallela* Harris, 1776, a name not available for *Helophilus trivittatus* (J. C. Fabricius, 1805). In van der Goot, V. S.: *Zweefvliegen in kleur 26*. Hoogwoud: kononklijk nederlandse natuurhistorische vereniging 32a.
- VAN DER GOOT. V. S. & GRABANDT, R. A. J., 1970. Some species of the genera *Melanostoma*, *Platycheirus*, *Pyrophaena* (Diptera: *Syrphidae*) and their relation to flowers. *Entomol. Ber.*, 30: 135-143.
- VASIL, I. K., 1964. Effect of boron on pollen germination and pollen tube growth. In: Linskens, H.F. (ed.). *Pollen physiology and fertilization*. 107-119 pp. North-Holland, Amsterdam, The Netherlands.
- VERLINDEN, L. & DECLEER, K., 1987. The hoverflies (Dipt., *Syrphidae*) of Belgium and their faunistics: Frequenuy, distribution, phendogy. *Inst. Royal. Scienc. Nat. Belg.* 39. 170 pp.
- VIDAL, M. R. & INSA, I., 1994. *Polen de las comarcas del Comtat y L'Alcoià*. Inst. Cult. Juan Gil-Albert. Diputación de Alicante. 147 pp.
- VIOLOVITSH, N. A., 1974. A review of the palearctic species of the genus *Chrysotoxum* Mg. (Diptera, *Syrphidae*). *Entomol. Review.*, 53: 140-153.
- VOCKEROTH, J. R., 1969. A revision of the genera of the *Syrphini* (Diptera: *Syrphidae*). *Mem. Ent. Soc. Can.*, 62: 1-176.

- WAITZBAUER, W., 1976. *Eumerus compertus* Villeneuve (Dipt., Syrphidae); Larve und Puparium. *Zool. Anz.*, 196: 16-22.
- WALLACE, J. B. & LAVALLEE, A. G., 1973. Immature stages of milesiinae (Syrphidae) 1: *Cheilosia pallipes* and *Volucella apicalis*. *J. Georgia Ent. Soc.*, 8: 187-194.
- WEAST, R. C. (ed.), 1978. *CRC Handbook of chemistry and physics*. CRC Press. West Palm Beach, Florida.
- WEBB, C. J. & LLOYD, D. G., 1980. Sex ratios in New Zealand apioid *Umbelliferae*. *New Zealand J. Bot.*, 18: 121-126.
- WEBB, C. J. & LLOYD, D. G., 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms, II. Hecogamy. *New Zealand J. Bot.*, 24: 163-178.
- WEBB, C. J., 1979. Breeding systems and the evolution of dioecy in New Zealand apioid *Umbelliferae*. *New Zealand J. Bot.*, 33: 662-72.
- WEBB, C. J., 1981. Andromonoecy, protandry and sexual selection in *Umbelliferae*. *New Zealand J. Bot.*, 19: 335-338.
- WELLINGTON, W. & G. FITZPATRICK, S. M., 1981. Territoriality in the drone fly, *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae). *Can. Ent.*, 113(8): 695-704.
- WHISLER, S. L. & SNOW, A. A., 1992. Potential for the loss of self-incompatibility in pollen-limited populations of mayapple (*Popophyllum peltatum*). *Am. J. Bot.*, 79:1273-1278.
- WHITHELEY, D., 1987. Hoverflies of the Sheffield Area and North Derbyshire. *Sorby Record, Special Series*, No. 6. (Sorby Natural History Society, Sheffield).
- WHITTINGTON, A. E., 1994. Descriptions of the puparia of three *Graptomyza* species (Diptera Syrphidae), with comments on probable larval biology. *Trop. Zool.*, 7: 57-65.
- WIERING, D., 1964. The use of insects for pollinating *Brassica* crops in small isolation cages. *Euphytica*, 13: 24-28.
- WILLIAMS, C. B., COMMON, I. F. B., FRENCH, R. A., MUSPRATT, V. & WILLIAMS, M. C., 1956. Observations on the Migration of insects in the Pyrenees in the Autumn of 1953. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 108: 385-407.

Bibliografía

- WNUK, A., 1977. Ocena skuteczności drapieżnictwa *Episyrphus balteatus* (Deg) (Diptera, Syrphidae) w ograniczaniu *Aphis pomi* Deg (Hom., Aphididae). *Bull. Ent. Polog.*, 47: 755-760.
- WOJCIECHOWUSCA, B., 1972. Pollination and fertilization in *Ornithopus* species. *Genet. Pol.*, 13: 37-52.
- WYATT, R., 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems, In: Real, L. (ed.). *Pollination biology*. 585-594 pp. Academic Press. Orlando, Florida, USA.
- WYATT, R., BROYLES, S. B. & DERSA, G. S., 1992. Environmental influences on nectar production in milkweeds (*Asclepias syriaca* and *A. exaltata*). *Am. J. Bot.*, 79(6): 636-642.
- ZINK, R. A. & WHEELWRIGHT, N. T., 1996. Facultative Self-pollination in Island Irises. *Am. Midl. Nat.*, 137: 72-78.



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Anexo I



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Tabla 1. Relación del número de ejemplares capturados en cada uno de los meses de muestreo en la I. de Nueva Tabarca.

Especies	Meses												Nº total de ejemplares
	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	
<i>Chrysotoxum intermedium</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Episyrphus balteatus</i>	0	5	4	14	12	2	0	0	2	5	1	0	45
<i>Eristalis tenax</i>	0	2	5	14	10	0	0	0	4	1	0	0	36
<i>Eumerus aeneus</i>		1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Eumerus etnensis</i>	2	9	13	23	26	16	7	5	11	16	7	4	137
<i>Eupeodes corollae</i>		10	19	30	22	10	1	0	9	3	1	0	105
<i>Melanostoma scalare</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Melliscaeva auricollis</i>	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Paragus quadrfasciatus</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
<i>Paragus tibialis</i>		0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	4
<i>Sphaerophoria rueppellii</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Sphaerophoria scripta</i>	0	5	10	13	7	4	0	0	2	1	0	0	42
<i>Syritta flaviventris</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	4
<i>Syritta pipiens</i>	2	5	7	16	23	25	19	22	16	10	4	0	147
													532



Universitat d'Alacant
 Universidad de Alicante

Tabla 2. Relación del número de ejemplares capturados en cada uno de los meses de muestreo en la I. de Benidorm.

Especies	Meses												Nº total de ejemplares
	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	
<i>Chrysotoxum intermedium</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Episyrphus balteatus</i>	0	1	4	3	4	1	0	0	0	2	0	0	15
<i>Eristalis tenax</i>	0	0	3	7	2	0	0	0	2	1	0	0	15
<i>Eumerus etnensis</i>	0	5	10	18	14	5	2	0	5	11	2	0	72
<i>Eupeodes corollae</i>	0	5	12	14	10	2	0	0	3	5	0	0	51
<i>Meliscaeva auricollis</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Sphaerophoria rueppellii</i>	0	0	10	15	7	2	0	0	0	0	0	0	34
<i>Sphaerophoria scripta</i>	0	0	2	1	2	0	0	0	2	1	0	0	8
<i>Syritta pipiens</i>	0	1	5	10	12	10	15	9	10	4	2	0	78
													276



Tabla 3. Relación de los ejemplares capturados con Trampa Malaise.

Especies	I. Grossa 20/25-mayo-1995		I. Grossa 10/17-abril-1996		I. de Nueva Tabarca 10/15-marzo-1995	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>Episyrphus balteatus</i>	3	3	1	2	-	-
<i>Eristalis tenax</i>	6	4	-	-	-	-
<i>Eupeodes corollae</i>	49	105	12	102	1	3
<i>Scaeva albomaculata</i>	-	2	-	-	-	-
<i>Scaeva pyrastris</i>	1	-	-	-	-	-
<i>Sphaerophoria scripta</i>	-	1	5	1	-	-



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Anexo II



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Tabla 1. Resultado obtenidos con el test G al comparar los porcentajes de mortalidad alcanzados por pupas de diferentes intervalos de peso.

No hipótesis acerca del número total de columnas								
No limite inferior para los valores esperados								
Frecuencias observadas y esperadas, total de las filas y valores parciales de G:								
Nr.	Obs.	Obs.	Exp.	Exp.	total	partial G - value		
1	72.00	28.00	50.15	49.85	100.000	19.766.932.753	p =	0.00001
2	68.75	31.25	50.15	49.85	100.000	14.180.621.461	p =	0.00017
3	51.85	48.15	50.15	49.85	100.000	0.114951977	p =	0.73458
4	50.00	50.00	50.15	49.85	100.000	0.000961005	p =	0.97527
5	33.33	66.67	50.15	49.85	100.000	11.538.891.039	p =	0.00068
6	25.00	75.00	50.15	49.85	100.000	26.473.369.186	p =	0.00000
total columnas:	300.93	299.07			600.000			
G - total =	7.207.572.742	df = 5		p = 0.00000				
Williams' correction:	100.583							
G-adj =	7.165.771.871	df = 5		p = 0.00000				



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Tabla 2. Resultado del test G obtenidos al comparar la proporción de sexos de los imagos emergidos a partir de pupas de diferentes intervalos de peso.

No hipótesis acerca del número total de columnas								
No limite inferior para los valores esperados								
Frecuencias observadas y esperadas, total de las filas y valores parciales de G:								
Nr.	Obs.	Obs.	Exp.	Exp.	total	partial G - value		
1	0.00	100.00	40.22	59.78	100.000	102.894.229.903	p =	0.00000
2	20.00	80.00	40.22	59.78	100.000	18.668.788.865	p =	0.00002
3	38.46	61.54	40.22	59.78	100.000	0.129236797	p =	0.71922
4	41.18	58.82	40.22	59.78	100.000	0.038366762	p =	0.84471
5	75.00	25.00	40.22	59.78	100.000	49.883.614.740	p =	0.00000
6	66.67	33.33	40.22	59.78	100.000	28.448.801.808	p =	0.00000
total columnas:		358.69		600.000				
G - total = 20.006.303.888 df = 5 p = 0.00000								
Williams' correction: 100.614								
G-adj = 19.884.158.412 df = 5 p = 0.00000								



Tabla 3. Resultados obtenidos con el test G al evaluar el efecto de la edad de las pupas de *E. etnensis* sobre el porcentaje de parasitismo de *D. cyprius*.

No hipótesis acerca del número total de columnas							
No limite inferior para los valores esperados							
Frecuencias observadas y esperadas, total de las filas y valores parciales de G:							
Nr.	Obs.	Obs.	Exp.	Exp.	total	partial G - value	
1	25.00	75.00	50.83	49.17	100.000	27.857.009.838	p = 0.00000
2	33.33	66.67	50.83	49.17	100.000	12.470.439.161	p = 0.00041
3	30.00	70.00	50.83	49.17	100.000	17.817.814.148	p = 0.00002
4	16.67	83.33	50.83	49.17	100.000	50.756.458.541	p = 0.00000
5	100.00	0.00	50.83	49.17	100.000	135.323.575.722	p = 0.00000
6	100.00	0.00	50.83	49.17	100.000	135.323.575.722	p = 0.00000
total columnas:	305.00	295.00			600.000		
G - total =	37.954.887.313	df = 5	p = 0.00000				
Williams' correction:	100.584						
G-adj =	37.734.686.759	df = 5	p = 0.00000				