

PRODUCCIÓN DE NÉCTAR Y FRECUENCIA DE POLINIZADORES EN *CERATONIA SILIQUA* L. (CAESALPINIACEAE)

por

PEDRO LUIS ORTIZ, MONTSERRAT ARISTA & SALVADOR TALAVERA*

Resumen

ORTIZ, P.L., M. ARISTA & S. TALAVERA (1996). Producción de néctar y frecuencia de polinizadores en *Ceratonía siliqua* L. (Caesalpinaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 540-546.

El volumen y la concentración del néctar de flores femeninas y masculinas del algarrobo (*Ceratonía siliqua* L.), así como la frecuencia de visitas de los polinizadores a las mismas, fueron estudiados en una población de la Sierra de Grazalema. Las tasas de producción de néctar fueron muy variables entre horas y entre sexos. Las flores femeninas presentaron mayor volumen diario de néctar y mayor cantidad de azúcar que las masculinas, siendo además más longevas. Sin embargo, los individuos masculinos recibieron un mayor número de visitas. Los polinizadores observados en el algarrobo fueron, por orden de importancia, himenópteros (principalmente, *Apis mellifera* L. y vespídeos) y dípteros, encontrándose una tendencia de los diferentes grupos a distanciar sus horas de visita a las flores.

Palabras clave: *Spermatophyta*, *Caesalpinaceae*, *Ceratonía siliqua*, néctar, polinizadores, *Apis mellifera*, algarrobo, sur de España.

Abstract

ORTIZ, P.L., M. ARISTA & S. TALAVERA (1996). Nectar production and frequency of pollinators in *Ceratonía siliqua* L. (Caesalpinaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 540-546 (in Spanish).

Volume and concentration of nectar in female and male flowers of the carob tree (*Ceratonía siliqua* L.), and pollinator visits to them were studied in a population of the Sierra de Grazalema. Nectar secretion rates were variable from hour to hour and between sexes. The volume and sugar quantity of the nectar were higher in female flowers than in male ones. Moreover, longevity of female flowers was higher than that of the males. In contrast, the male individuals received a higher number of visits. The most important pollinators were *Hymenoptera* (mainly *Apis mellifera* L. and *Vespidae*) and *Diptera*. Pollinator groups tended to visit carob tree flowers at different hours.

Key words: *Spermatophyta*, *Caesalpinaceae*, *Ceratonía siliqua*, nectar, pollinators, *Apis mellifera*, carob tree, South Spain.

INTRODUCCIÓN

Ceratonía siliqua L. (algarrobo) es el único representante silvestre de la familia *Caesalpinaceae* en la Península Ibérica, y presenta una distribución básicamente mediterránea. Es un

árbol perennifolio, generalmente dioico (aunque existen individuos hermafroditas en zonas cercanas al área de estudio). Las flores son pequeñas, apétalas, de simetría radiada y color verde-amarillento, y se reúnen en racimos caulógenos erectos que surgen de las ramas más

* Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. Apartado 1095. E-41080 Sevilla.

viejas del árbol. En el receptáculo floral de *Ceratonia siliqua* existe un disco nectarífero muy prominente (c. 2,5 mm de diámetro) situado entre el gineceo y el androceo en las flores hermafroditas. Este disco es claramente pentalobulado en las flores masculinas y hermafroditas y casi cilíndrico en las femeninas. Debido a las características morfológicas de sus flores, en ocasiones se ha pensado que la anemofilia jugaba un papel fundamental en su polinización (HILLCOAT & al., 1979). Sin embargo, el fuerte olor que desprende durante la floración, la secreción de néctar, así como las frecuentes visitas que recibe de los insectos, sugieren que se trata de una especie fundamentalmente entomófila. *Ceratonia siliqua* ha sido ampliamente cultivada para la obtención de diversas sustancias procedentes de sus frutos y semillas (PONTES, 1980; SEDGLEY & GRIFFIN, 1989; SPINA, 1989). A pesar del gran interés industrial que posee, existe poca información acerca de su reproducción, solo algunos datos sobre fenología (RETANA & al., 1994) y germinación (CATARINO & MOREIRA DA SILVA, 1980; ORTIZ & al., 1995).

El objetivo del presente trabajo es caracterizar la producción de néctar de las flores del algarrobo y conocer sus polinizadores potenciales, a la vez que se intenta establecer alguna relación entre los patrones de oferta nectarífera y de visitas de polinizadores.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en el otoño de 1990 en la zona noroccidental de la Sierra de Zafalgar, situada en el Parque Natural "Sierra de Grazalema" (36°45'-36°47'N y 5°28'-5°22'O, provincia de Cádiz). En esta zona, *Ceratonia siliqua* florece desde finales de septiembre hasta finales de diciembre, aunque en algunos años la floración es considerablemente más larga. En el área de estudio *C. siliqua* forma un bosque mixto con individuos de *Quercus faginea* Lam., *Q. rotundifolia* Lam., *Olea europaea* L. var. *sylvestris* Brot., *Pistacia lentiscus* L., *P. terebinthus* L., *Phillyrea angustifolia* L., *P. media* L., *Juniperus oxycedrus* L. subsp. *oxycedrus*, *J. phoenicea* L.

subsp. *phoenicea* y algunos ejemplares aislados de *Abies pinsapo* Boiss., acompañado de un aulagar formado mayoritariamente por *Ulex parviflorus* Pourret. El clima de la Sierra de Grazalema es típicamente mediterráneo, con inviernos suaves (la media del mes más frío es 6,8 °C) y veranos cálidos (la media del mes más cálido es 24,6 °C). La característica climática más destacada de la Sierra de Grazalema es su alta pluviosidad, con una precipitación anual media de 2000 mm. No obstante, la Sierra de Zafalgar, donde están mejor representados los algarrobales, es más cálida y menos lluviosa, y el sustrato es principalmente dolomítico.

La producción de néctar se estudió en flores embolsadas en plástico de nueve árboles femeninos y nueve masculinos. El volumen de néctar acumulado en flores embolsadas durante 24 horas se midió con una micropipeta y su concentración de azúcar se cuantificó con un refractómetro manual, calculándose a partir de estos datos el peso de azúcar producido (CRUDEN & HERMANN, 1983). El patrón de secreción de néctar a lo largo del día se estudió en otras flores embolsadas durante dos días consecutivos. Cada dos horas aproximadamente se abrió cada bolsa para medir el volumen y la concentración del néctar acumulado en cada flor, calculándose después su peso de azúcar equivalente. Cada flor muestreada fue adecuadamente marcada para controlar su secreción de manera individualizada.

Dada la dificultad para apreciar el período de antesis de las flores por no presentar éstas ningún cambio morfológico, se consideró que una flor estaba en antesis durante todo el período en que segregó néctar. Para estimar la duración media de la secreción nectarífera de una flor, se embolsaron racimos de cuatro árboles de cada sexo. Estos racimos se examinaron dos veces cada día. En el primer examen se eliminaron todas las flores que habían producido néctar. En exámenes sucesivos se marcaron convenientemente las flores que secretaban por primera vez, hasta totalizar 22 flores femeninas y 20 masculinas. En cada examen se retiraba el néctar acumulado en las flores, continuando las observaciones hasta que las flores marcadas finalizaron su secreción.

Por otra parte, para conocer el número de flores por racimo, se han contado las flores en 118 racimos de 9 árboles femeninos y en 138 racimos de 13 individuos masculinos.

Para intentar encontrar una relación entre la oferta de néctar de las flores del algarrobo y las visitas de los insectos a las mismas, se realizaron censos durante dos días consecutivos en cuatro ramas de tamaño parecido de cuatro individuos de cada sexo. Estos censos se realizaron durante quince minutos cada hora, anotándose el número de insectos que visitaban las flores y su comportamiento. La permanencia de un insecto en un racimo se contabilizó como una sola visita, independientemente del número de flores que visitara.

RESULTADOS

En *Ceratonía siliqua* el número de flores por racimo fue muy variable, oscilando entre 11 y 112 flores. Los racimos femeninos tuvieron un mayor número de flores que los masculinos (tabla 1), con una media de 46 y 36 flores, respectivamente. Sin embargo, se observó que la densidad de racimos en los árboles masculinos era visiblemente muy superior a la de los femeninos. Por otra parte, las flores femeninas, con una media de casi cuatro días, fueron significativamente más longevas que las masculinas, cuyo período de antesis duró cerca de tres días (tabla 1).

Las flores de *Ceratonía siliqua* produjeron cantidades cuantificables de néctar que se acumuló en el disco del receptáculo. En general, una flor femenina produjo por día entre

0,3 y 4,7 μ l de néctar, con una media de $2,02 \pm 0,25 \mu$ l ($n = 34$), mientras que el volumen secretado por las masculinas fue significativamente menor, con solo $0,78 \pm 0,13 \mu$ l de media ($n = 22$, tabla 1). Esta diferencia en el volumen de néctar segregado se reflejó en la cantidad diaria de azúcar producida por flor, que también fue significativamente superior en las flores femeninas (tabla 1).

La secreción de néctar se mostró muy variable a lo largo del día en las flores femeninas, y bastante homogénea en las masculinas. Las flores femeninas presentaron un mayor volumen de néctar por la mañana, disminuyendo después drásticamente (fig. 1A). Por el contrario, el volumen segregado por las flores masculinas no mostró grandes variaciones a lo largo del día, siendo ligeramente superior entre las 11:30 y 12:30 horas. Asimismo, como se aprecia en la figura 1B, las flores masculinas tuvieron una producción de azúcar bastante constante a lo largo del día, con un ligero aumento al final de la mañana. Por el contrario, las flores femeninas presentaron un pico de producción muy acusado durante la mañana, disminuyendo luego drásticamente. Por otra parte, se apreció que, durante el período de floración, los algarrobos desprendieron un fuerte olor, más intenso en los ejemplares masculinos.

Los insectos que visitaron las flores de *Ceratonía siliqua* fueron himenópteros y dípteros, siendo los primeros mucho más frecuentes. Las abejas de la miel (*Apis mellifera* L.) representaron el 62,8% de todas las visitas, seguidas por los vespídos, con un 25,1% de las mismas. El 12,1% restante de las visitas

TABLA 1

CARACTERÍSTICAS FLORALES DE *CERATONIA SILIQUA* EN LA SIERRA DE GRAZALEMA Y ANÁLISIS DE VARIANZA TESTANDO EL EFECTO DEL SEXO DE LA FLOR SOBRE CADA CARACTERÍSTICA

| Características florales | Árboles femeninos | | | Árboles masculinos | | | ANOVA | |
|--|--------------------|----------|-----|--------------------|-----------|-----|-------|----------|
| | $\bar{x} \pm e.t.$ | Rango | n | $\bar{x} \pm e.t.$ | Rango | n | F | p |
| Volumen del néctar/flor/día (μ l) | $2,02 \pm 0,25$ | 0,3-4,7 | 34 | $0,78 \pm 0,13$ | 0,2-2,7 | 22 | 13,50 | 0,001*** |
| Concentración del néctar (%) | $9,6 \pm 0,3$ | 5,5-16 | 34 | $10,70 \pm 0,6$ | 4-15 | 22 | 2,42 | 0,125 |
| Azúcar/flor/día (mg) | $0,17 \pm 0,02$ | 0,02-0,6 | 34 | $0,07 \pm 0,01$ | 0,01-0,28 | 22 | 9,61 | 0,003** |
| Duración de la flor (días) | $3,63 \pm 0,001$ | 1-5 | 22 | $2,85 \pm 0,003$ | 1-4 | 20 | 9,37 | 0,004** |
| Flores/racimo | $46,2 \pm 1,4$ | 15-112 | 118 | $36,1 \pm 0,9$ | 11-72 | 138 | 35,92 | 0,001*** |

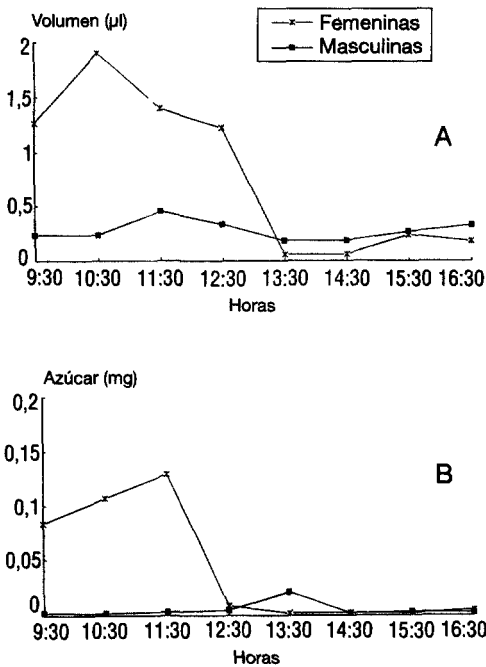


Fig. 1.—Producción de néctar en *Ceratonia siliqua*: A, volumen medio de néctar producido por las flores femeninas y masculinas a lo largo del día; B, producción media de azúcar de las flores femeninas y masculinas a lo largo del día. El tamaño de muestra utilizado en el caso de las flores femeninas osciló entre 12 y 54, y en el caso de las flores masculinas entre 12 y 33.

fueron realizadas por dípteros, entre los cuales los más importantes fueron los sírfidos, sobre todo *Eristalis tenax* L. En cuanto a la frecuencia de las visitas en función del sexo de la planta, los individuos masculinos recibieron un mayor número de visitas (73,3%), mientras que los femeninos solo recibieron el 26,6% del total de las visitas.

A lo largo del día se apreció una mayor frecuencia de visitas al mediodía, si bien hay que tener en cuenta que este patrón está claramente determinado por el patrón particular de *Apis mellifera*, dada su mayor importancia relativa. Los diferentes grupos de polinizadores presentaron una cierta tendencia a distanciar sus visitas a lo largo del día. Como se aprecia en la figura 2, los dípteros fueron más abundantes durante la mañana, *Apis mellifera* visitó las flores principalmente hacia el mediodía, mientras que por la tarde fueron los vespídos

los visitantes más frecuentes. En general, en cada grupo de polinizadores, el patrón diario de visitas a los racimos masculinos fue bastante parecido al de los femeninos; solo el grupo "otros dípteros" presentó ciertas diferencias a este respecto (fig. 2). A excepción de *A. mellifera*, que recolectó tanto néctar como polen, los restantes polinizadores solo recolectaron el néctar de las flores del algarrobo.

DISCUSIÓN

La producción diaria de azúcar por flor en el algarrobo resultó bastante elevada, siendo comparable o incluso superior a la de diversas especies de nuestro entorno con flores papilionáceas o tubulares, como *Anthyllis cytisoides* L., *Teucrium capitatum* L., *Thymus mastichina* (L.) L. o *Scrophularia frutescens* L. (ORTIZ, 1991). Se pone de manifiesto, por tanto, que, a pesar de sus características morfológicas, la oferta nectarífera en las flores de algarrobo es comparable a la de especies típicamente entomófilas. Por otra parte, la reunión de pequeñas flores en inflorescencias densas es un mecanismo para aumentar la atracción visual, y el olor desprendido es otro atrayente secundario que puede compensar a una atracción visual deficiente (FAEGRI & VAN DER PILL, 1979), como la que presentan las flores del algarrobo por la situación caulógena que tienen en el interior de la copa del árbol.

En las flores de *Ceratonia siliqua* las tasas de secreción de néctar fueron muy variables entre horas y entre sexos, indicando una gran plasticidad con respecto a este carácter. Las fluctuaciones del volumen y la concentración del néctar dependen del patrón de secreción y reabsorción de los nectarios, del efecto de las condiciones meteorológicas y de su consumo por los visitantes florales. Estos cambios son importantes, ya que pueden influenciar el comportamiento de los polinizadores (CORBET, 1978). La producción de néctar fue superior en las flores femeninas, en las que el néctar es la única recompensa para los insectos. Sin embargo, aunque tanto la producción de néctar por flor como el número de flores por inflorescencia fueron mayores en los árboles

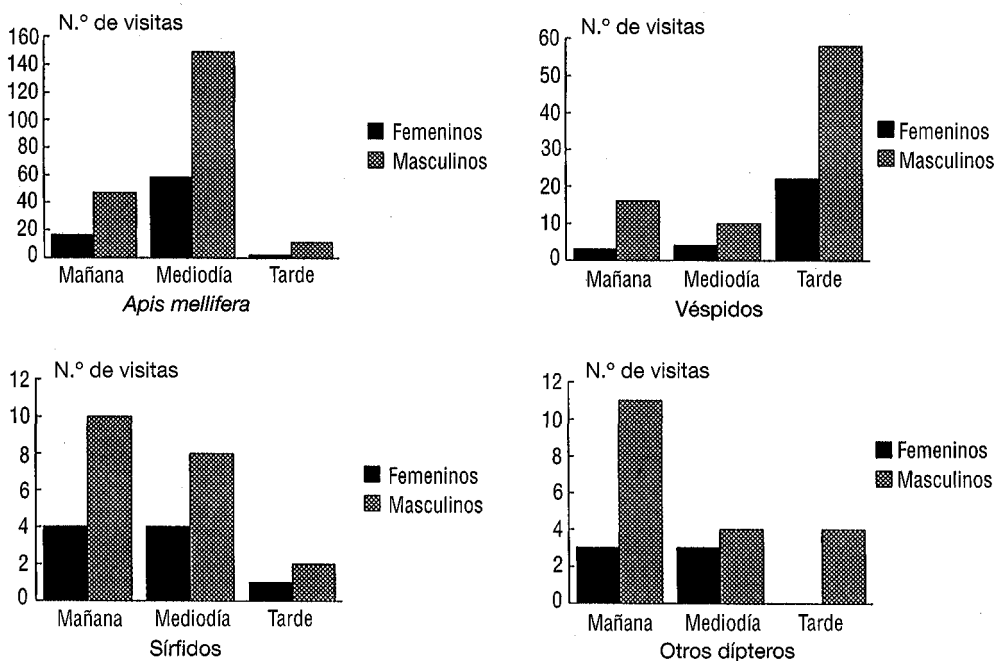


Fig. 2.—Frecuencia de visitas realizadas por los distintos insectos o grupos de insectos a las flores femeninas y masculinas de *Ceratonia siliqua*. La mañana comprende el período desde las 8:30 hasta las 11:30, hora local. El mediodía comprende desde las 11:30 hasta las 14:30, y la tarde, desde las 14:30 hasta las 17:30.

femeninas, la producción total de néctar por árbol fue mayor en los ejemplares masculinos, dado que su densidad de racimos fue muy superior.

Las flores del algarrobo están muy próximas entre sí, por lo que el racimo se convierte en la unidad floral. Los polinizadores observados, por su tamaño, no tuvieron más remedio que andar por encima del racimo (en el caso de los masculinos, directamente sobre las anteras, y en los femeninos, sobre los estigmas), y desde esa zona introducir la probóscide para llegar al néctar. De esta manera se produjo el contacto con estambres y estigmas necesario para una polinización efectiva.

En general, a lo largo del día los árboles masculinos recibieron mayor número de visitas de cualquiera de los grupos de polinizadores que los femeninos. La presencia de dos recompensas, néctar y polen, en las flores masculinas podría ser en parte el motivo de esta diferencia, pero solo en lo que respecta a *Apis mellifera*, ya que los restantes grupos de

polinizadores no se interesaron por el polen. Por otro lado, en las flores masculinas la secreción de néctar fue menor, pero se produjo de manera mucho más constante; una estrategia mediante la cual una planta puede incrementar la frecuencia de visitantes florales es secretar solo pequeñas cantidades de néctar de manera continua (PFLUMM, 1985). Además, los individuos masculinos poseen un olor mucho más fuerte y una densidad de racimos más alta que los femeninos; ambos factores, quizás interrelacionados entre sí, también podrían ser responsables del mayor número de visitas que reciben los árboles masculinos. Puesto que el número de flores fue mayor en los racimos femeninos, la presencia de un insecto en uno de ellos habría supuesto, por término medio, la visita de un mayor número de flores que en uno masculino. Sin embargo, esta diferencia no es tan importante como la observada entre el número de visitas que recibieron los árboles de uno y otro sexo, por lo que habría que concluir que los insectos visi-

taron más flores masculinas que femeninas.

Este hecho podría contribuir a incrementar la eficacia de ambos sexos en la polinización. Por un lado, una flor masculina requiere ser visitada más de una vez para dispersar todo su polen, mientras que una flor femenina puede cubrir todas sus necesidades polínicas con una sola visita (STANTON & *al.*, 1986). Por otro lado, aunque no tenemos certeza de que los polinizadores observados alternen las visitas a los racimos de ambos sexos, condición necesaria para que sean polinizadores efectivos (MEEUSE, 1978), el hecho de que cada grupo de insectos visite con unos patrones diarios similares los racimos de ambos sexos sugiere que cada insecto está simultaneando las visitas. En tal caso, el hecho de que las visitas a las flores masculinas sean más frecuentes podría ser ventajoso para que se produzca la polinización, ya que aumenta la probabilidad de que cuando un insecto visite una flor femenina vaya impregnado de polen.

En las abejas en general, la elección floral parece estar influenciada por la morfología floral (HEITHAUS, 1979). La mayoría de las especies de la familia *Caesalpiniaceae* son tropicales, con flores llamativas de simetría bilateral, que están morfológicamente especializadas para ser visitadas por abejas (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; HEITHAUS, 1979). Las flores de *Ceratonia siliqua*, sin embargo, tienen una morfología radicalmente diferente, pero también fueron visitadas fundamentalmente por abejas, si bien todas fueron abejas melíferas. Es un hecho conocido que las abejas eusociales, como *Apis mellifera*, visitan la mayoría de los tipos florales (HEITHAUS, 1979; PERCIVAL, 1947), y que la abeja melífera es un polinizador con una escasa especificidad por una especie concreta (HEINRICH, 1975; WESTERKAMP, 1991).

El bajo número de especies en flor en la zona de estudio durante el otoño (ARROYO, 1988) hace que un recurso como el proporcionado por las flores del algarrobo cobre una importancia especial. La morfología de la flor de *C. siliqua*, con polen y néctar de fácil accesibilidad, y el gran número de flores cercanas entre sí permiten además que la diversidad de visitantes florales sea alta. En estas circunstancias, es posible que se produzca una com-

petencia entre los polinizadores por el recurso. La tendencia a segregar sus visitas a diferentes momentos del día encontrada en este estudio (véase fig. 2) podría minimizar la competencia entre ellos, tal y como se ha observado en trabajos anteriores (HEITHAUS, 1979). Las mayores cantidades de azúcar en las flores femeninas se produjeron al final de la mañana, e inmediatamente después se produjo el pico de visitas de *A. mellifera* para aprovechar esta oferta. Las colonias de *A. mellifera* sobreviven todo el año y están constituidas por muchos miles de individuos, los cuales, tanto crías como adultos, se alimentan casi exclusivamente de néctar y polen; estos hechos hacen que las necesidades alimenticias de estas abejas sean muy elevadas, y por ello son los visitantes florales más activos (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; BARTH, 1985). Esto las convierte en competidores muy agresivos, capaces de desplazar a los otros polinizadores, como así ocurre, a los momentos más desfavorables. Es probable, además, que la mayor oferta de polen también se produzca en las horas centrales del día, cuando el aumento de la temperatura y la disminución de la humedad atmosférica han provocado la dehiscencia de muchas anteras.

La escasez de otras especies en flor durante el otoño en la zona de estudio, la potencialidad polinífera y nectarífera del algarrobo, y la enorme frecuencia de visitas realizadas por *Apis mellifera* a *Ceratonia siliqua* hacen pensar que el algarrobo puede tener interés apícola en la zona, siendo provechoso al menos para el mantenimiento de las colonias. De hecho, *Ceratonia siliqua* ha sido citada por diversos autores como planta de interés apícola (HERCE, 1942; SANTAS & BIKOS, 1979), e incluso se han documentado mieles monoflorales de algarrobo en el este del Mediterráneo (RICCIARDELI D'ALBORE & VORWOHL, 1979).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARROYO, J. (1988). Atributos florales y fenología de la floración en matorrales del Sur de España. *Lagascalía* 15 (extra): 43-48.
- BARTH, F.J. (1985). *Insects and flowers. The biology of a partnership*. London.

- CATARINO, F.M. & J. MOREIRA DA SILVA (1980). Seed dormancy, germination and propagation of *Ceratonia*. *Portugaliae Acta Biol.*, Sér. A, 16(1-4): 279.
- CORBET, S.A. (1978). Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* L. *Ecological Entomology* 3: 25-37.
- CRUDEN, R.W. & S.M. HERMANN (1983). Studying nectar? Some observations on the art. In: B. BENTLEY & T. ELIAS (eds.), *The biology of nectaries*: 223-241. New York.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PUL (1979). *The principles of pollination ecology*, ed. 3. Oxford.
- HERCE, P. (1942). *Flora y regiones melíferas de España*. Madrid.
- HEINRICH, B. (1975). Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times. *Evolution* 29: 325-334.
- HEITHAUS, E.R. (1979). Flower visitation records and resource overlap of bees and wasps in northwest Costa Rica. *Brenesia* 16: 9-52.
- HILLCOAT, D., G. LEWIS & B. VERDCOURT (1979). A new species of *Ceratonia* (Leguminosae-Caesalpinioidea) from Arabia and the Somali Republic. *Kew Bull.* 35: 261-271.
- MEEUSE, A.D.J. (1978). Entomophily in *Salix*: theoretical considerations. In: A.J. Richards (ed.), *The pollination of flowers by insects*: 47-50. London.
- ORTIZ, P.L. (1991). *Melitopalinoología en Andalucía Occidental*. Tesis doctoral en microfichas. Sevilla.
- ORTIZ, P.L., M. ARISTA & S. TALAVERA (1995). Germi-
nation ecology of *Ceratonia siliqua* L. (Caesalpinia-
ceae): a Mediterranean tree. *Flora* 190: 89-95.
- PERCIVAL, M. (1947). Pollen collection by *Apis mellifera*. *New Phytol.* 46: 142-173.
- PFLUMM, W. (1985). Influence of nectar-supply rate on the number of flowers visited by a honeybee on each collecting flight. *Oecologia* 66: 207-210.
- PONTES, A. (1980). Carob economic uses. *Portugaliae Acta Biol.*, Sér. A, 16 (1-4): 321.
- RETANA, J., J. RAMONEDA, F. GARCÍA DEL PINO & J. BOSCH (1994). Flowering phenology of carob, *Ceratonia siliqua* L. (Caesalpinioaceae). *J. Hortic. Sci.* 69: 97-103.
- RICCIARDELI D'ALBORE, G. & G. VORWOHL (1979). Mielles monofloras en el Mediterráneo, documentado con ayuda de análisis microscópico de mieles. *Actas XXVII Congreso Internacional de Apicultura (Atenas)*: 201-208. Bucarest.
- SANTAS, L.A. & A.A. BIKOS (1979). Flora apícola de Grecia. *Apiacta* 14 (3): 115-123.
- SEDGLEY M. & A.R. GRIFFIN (1989). *Sexual reproduction of tree crops*. London.
- SPINA, P. (1989). *El algarrobo*. Madrid.
- STANTON, M.L., A.A. SNOW & S.N. HANDEL (1986). Floral evolution: Attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science* 232: 1625-1627.
- WESTERKAMP, C. (1991). Honeybees are poor pollinators-why? *Pl. Syst. Evol.* 177: 1-75.