

IMPORTANCIA DE LOS POLINIZADORES EN LA REPRODUCCIÓN DE ASTERACEAE DE ARGENTINA CENTRAL

Relevance of pollinators in the reproduction of Asteraceae of central Argentina

Carolina TORRES y Leonardo GALETTO

*Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal
(Universidad Nacional de Córdoba-Consejo Nacional
de Investigaciones Científicas y Técnicas),
Casilla de Correo 495, 5000, Córdoba, Argentina.
ctorres@imbiv.unc.edu.ar, leo@imbiv.unc.edu.ar*

RESUMEN

Se analizaron las relaciones entre caracteres reproductivos, diversidad de visitantes florales (DVF) y frecuencia de visitas (FV), en 30 asteráceas simpátricas del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina). Tanto la DVF como la FV fueron muy diferentes entre las especies, siendo *Apis mellifera* el insecto que realizó comparativamente la mayor cantidad de visitas. La DVF y la FV mostraron correlaciones significativas negativas con la duración de la floración y positivas con el número de flores abiertas por planta. Los resultados sugieren que el aseguramiento reproductivo que proporciona la autopolinización espontánea sería limitado, puesto que la actividad de los polinizadores tiene un papel relevante en la reproducción. Tanto en estas especies como en las que no son capaces de producir frutos por autopolinización espontánea, se incrementaron el número y el tamaño de los frutos producidos por polinización natural.

Palabras clave: Compositae, fenología, morfología floral, néctar, polinización, sistema reproductivo

ABSTRACT

The diversity of floral visitors (DFV) and the frequency of visits (FV) were related to some reproductive traits, in 30 co-occurring Asteraceae species of Chaco forests from Córdoba (Argentina). DFV and FV were very different between species and *Apis mellifera* was the most frequent visitor of flowers. The DFV and the FV showed significant correlations: negative with flowering period and positive with the number of open flowers per plant. Results suggest that the reproductive assurance by autonomous selfing may be limited, since pollinator activity plays an important role in plant reproduction. Both, species with and without autonomous selfing, showed an increase in the number and size of the fruits produced.

Keywords: Breeding system, compositae, fenology, floral morphology, nectar, pollination

INTRODUCCIÓN

La familia Asteraceae constituye uno de los componentes principales de las floras del mundo, incluyendo casi siempre especies nativas y exóticas (Pysek 1997;

Judd *et al.* 1999). Lo anterior sugiere que las especies de esta familia poseen combinaciones de caracteres que representan ventajas en los procesos de instalación y supervivencia en nuevos hábitats. Su rápida diversificación y expansión en todos los ecosistemas terrestres ha sido tradicionalmente atribuida a la eficiencia en el proceso de polinización, a su gran capacidad reproductiva y a las particulares estrategias desarrolladas para la dispersión y germinación de las semillas (Mani & Saravanan 1999).

La gran abundancia de algunas especies cosmopolitas ha conducido a subestimar el hecho de que gran parte de las asteráceas son endémicas. Muchas especies tienen una distribución actual muy reducida y poseen ciertos caracteres que las hacen susceptibles de extinción local o definitiva (Villaseñor *et al.* 1998). En consecuencia, la evaluación de los factores que se relacionan con la distribución y la abundancia de las especies raras es un paso fundamental para entender los procesos reproductivos que tienen implicación directa con su supervivencia. En particular, el conocimiento del sistema reproductivo es de importancia puesto que el sistema de compatibilidad de las especies influye significativamente la diversidad genética dentro y entre poblaciones (Hanski & Gaggiotti 2004). Además, este conocimiento resulta particularmente indispensable en las especies de Asteraceae puesto que tradicionalmente se ha señalado que, en su mayoría, no producen frutos a partir del propio polen (Demauro 1993; Reinartz & Les 1994; Hiscock & Tabah 2003). La mayoría de las Asteraceae estudiadas posee autoincompatibilidad esporofítica (Fryxell 1957; De Nettancourt 1977; Lafuma & Maurice 2007). Es decir, el genotipo del esporófito determina el crecimiento de los tubos polínicos según la procedencia del polen. Además de las características del sistema reproductivo, la actividad de los polinizadores que visitan las flores también puede limitar tanto la cantidad como la calidad del polen recibido por un individuo, condicionando la producción de frutos y semillas (Bierzychudek 1981; Stephenson 1992).

Entre los caracteres florales que directa o indirectamente pueden relacionarse con la atracción y el comportamiento de los polinizadores, muchos estudios han confirmado la importancia del néctar en las elecciones que los animales realizan entre plantas simultáneamente florecidas (Galetto & Bernardello 2003). También la morfología y el color de la corola han sido interpretados por varios autores como dos de los caracteres más importantes en la interacción planta-polinizador (Proctor *et al.* 1996; Schemske & Bradshaw 1999). Además, la forma de la corola ha sido relacionada, especialmente en Asteraceae, con la función de atracción de polinizadores. Una de las hipótesis para explicar la presencia de flores liguladas, particularmente cuando son estériles, es que su presencia incrementa la superficie del capítulo y de esta forma aumenta la atracción de los polinizadores (Lane 1996).

Aunque son numerosos los trabajos donde se describen los visitantes florales o el sistema de compatibilidad para especies de Asteraceae, son muy escasos los estudios donde se analizan las relaciones de dependencia entre las plantas y sus polinizadores. Estos estudios son aún menos frecuentes en el ámbito de comunidad (Torres 2003). En general, la ecología reproductiva de las asteráceas

está particularmente poco estudiada debido a numerosas razones: entre ellas, la complejidad taxonómica de muchos géneros, la dificultosa manipulación de los capítulos cuando se realizan estudios experimentales de campo, y la gran diversidad de animales que habitualmente se registran visitando las flores de muchas especies (Lane 1996; Torres 2003).

Este trabajo tiene como objetivo determinar la importancia de la actividad de los visitantes florales en la reproducción de 30 asteráceas simpátricas en poblaciones naturales del bosque chaqueño del centro de Argentina. Con este fin, en cada especie se estudió, por un lado la capacidad de producir frutos viables a través de autopolinización espontánea y por otra parte, las características principales del ensamble de visitantes florales (diversidad de especies y frecuencia de visitas). Asimismo, también se analizaron aspectos de la floración que podrían estar directamente relacionados con la actividad y características del ensamble de visitantes florales (duración de la floración, número de flores abiertas por planta, composición de azúcares del néctar, tipos y número de flores por inflorescencia y longitud y color de la corola).

MATERIALES Y MÉTODOS

Las especies estudiadas se presentan en las Tablas 1, 2 y 3; los ejemplares de referencia se encuentran depositados en el Herbario de la Universidad Nacional de Córdoba (CORD). Las observaciones se realizaron en poblaciones naturales de Argentina, en la Provincia de Córdoba, Departamento Santa María, en las localidades de Villa Los Aromos y La Serranita. Los sitios estudiados (31°44' Lat. S, 64°26' Long. O) están localizados en la falda este de las Sierras Chicas a 650 m snm. Desde el punto de vista fitogeográfico, los sitios de muestreo se ubican dentro del Dominio Chaqueño (Cabrera 1976), el cual se caracteriza por la presencia de bosque de densidad variable según características micro-climáticas y con predominancia de especies xerófitas caducifolias (Luti *et al.* 1979). En toda la región, el clima es templado, continental, con lluvias moderadas a escasas y principalmente estivales, inviernos moderados y veranos cálidos. Desde el punto de vista hídrico, el clima es semi-seco, con gran déficit de agua (Capitanelli 1979). Esta región es una de las más modificadas de Argentina, debido a la expansión de la frontera agropecuaria y a los incendios como práctica frecuente de los lugareños, lo cual ha llevado a una degradación importante de estos bosques.

Visitantes florales

Se registró el número de visitantes florales de cada especie, el orden al cual pertenece cada visitante y el número de capítulos visitados en cada aproximación. Las observaciones se realizaron durante un total de 2 h en cada especie, divididas en cuatro períodos de 30 min, igualmente distribuidos en la mañana y en la tarde de los cuatro días de muestreo para cada especie.

Sistema reproductivo

Los efectos de la actividad de los polinizadores en la producción y tamaño de los frutos fueron estudiados a través de dos tratamientos realizados en, al menos, cuatro individuos de cada especie, elegidos en forma aleatoria (en cada individuo se escogieron dos capítulos, uno para cada tratamiento). Se efectuó: 1) autopolinización espontánea, para lo cual se colocaron bolsas de papel durante toda la floración de los capítulos, y 2) polinización natural, los capítulos fueron etiquetados y quedaron expuestos a los visitantes florales. Las infrutescencias fueron colectadas cuando los frutos estuvieron maduros, antes de la dispersión. Luego, se calculó la relación número de frutos obtenidos/número de flores por capítulo (Fr/F). En esta relación, cuando los capítulos tenían distintos tipos de flores, sólo se consideraron las que pueden producir frutos (perfectas y/o pistiladas). Las especies se consideraron capaces de producir frutos por autopolinización espontánea cuando la relación Fr/F obtenida en el tratamiento con capítulos embolsados fue mayor de 10% (Dafni 1992). En las especies que no produjeron ningún fruto en los capítulos embolsados se consideró que no tienen la capacidad de originar frutos por autopolinización espontánea.

Además, utilizando una balanza de precisión, se cuantificó la masa de los frutos obtenidos en cada tratamiento. Considerando el pequeño tamaño que, en general, presentan los frutos de Asteraceae, se pesaron juntos todos los frutos provenientes del mismo capítulo y luego se dividió esa medida por el número de frutos pesados. Debido a la dificultad, en muchos casos, para distinguir flores secas que no produjeron frutos de los verdaderos frutos maduros, también se calculó la relación número de frutos viables/número de flores por capítulo (FV/F). Para calcular el número de frutos viables, los frutos de cada capítulo fueron colocados sobre un papel de filtro en cápsulas de Petri, las cuales fueron colocadas en un germinador con temperatura y fotoperíodo regulares (25°C y 12 h de luz, respectivamente) y fueron regadas según las necesidades de cada especie. Se contó el número de frutos germinados cada 2 ó 3 días hasta que no germinaran más semillas dentro de las cápsulas.

Caracteres florales y de las inflorescencias

Se contó el número de tipos de flores en cinco capítulos de cada especie, conservados en etanol 70% y pertenecientes a cinco individuos diferentes. La longitud media de la corola de las flores liguladas se determinó de acuerdo con los métodos que se detallan en Torres & Galetto 2002, donde se muestran, también, los datos originales correspondientes a la longitud de la corola de las flores perfectas y los datos referidos a la composición de azúcares del néctar. El número de capítulos ofrecidos diariamente por individuo fue obtenido contando el número total de capítulos abiertos en cinco individuos de cada especie o multiplicando los

capítulos abiertos en una rama por el número de ramas florecidas en las especies que presentaban más de 100 capítulos abiertos simultáneamente por individuo. Se registró semanalmente la fenología de floración durante dos años. Las especies fueron consideradas en floración cuando al menos 25% de los individuos monitoreados presentaban flores en anthesis (Dafni 1992). La duración del período de floración fue estimada como el número promedio de semanas en las cuales se observó cada especie en flor durante los dos años.

Análisis de datos

Se realizó un análisis de correlación de los datos (coeficientes de Pearson y Spearman). Las relaciones entre el color de flor y la frecuencia de visitantes florales fueron analizadas con la prueba de Kruskal-Wallis. Las medias de los caracteres pertenecientes a los grupos de especies visitados o no por *Apis mellifera* y las medias de las variables descriptoras de las características del ensamble de visitantes florales de las especies con y sin autopolinización espontánea fueron comparadas con pruebas *t* o pruebas de Mann-Whitney en los casos en los que no se cumplió el supuesto de homogeneidad de varianzas entre los grupos. Estas mismas pruebas fueron utilizadas para comparar las siguientes variables entre las especies con y sin autopolinización espontánea: Fr/F, FV/F y número de flores por capítulo. Los datos fueron analizados estadísticamente siguiendo los criterios de Sokal & Rohlf (1995) y Tabachnick & Fidell (1996). Se utilizó el programa estadístico SPSS (10.0, 1999).

RESULTADOS

Visitantes florales y frecuencia de visitas

En general, se observó gran diversidad de insectos pertenecientes a los órdenes Himenoptera, Diptera, Lepidoptera y Coleoptera. Del total de visitas registradas en las especies estudiadas, la mayor cantidad fue realizada por himenópteros (55%), los demás órdenes tuvieron un porcentaje significativo del total (Diptera 17%, Lepidoptera 17% y Coleoptera 11%). Todas las especies fueron visitadas por numerosos insectos pertenecientes al menos a dos órdenes diferentes (Tabla 1). Tanto el número de especies de insectos que visitaron las flores como la frecuencia total de visitas y por capítulo fueron muy diferentes entre especies (Tabla 1).

Apis mellifera realizó comparativamente la mayor cantidad de visitas (20% del total observado) lo cual representa 36% del total de visitas de Himenópteros. Sin embargo, la abeja melífera no fue registrada dentro del ensamble de visitantes en más de la mitad de las especies de Asteraceae observadas (Tabla 1) y su importancia respecto al total de visitas recibidas fue variable (1 a 86%, Tabla 1).

Tabla 1. Frecuencia y diversidad de visitantes florales en especies de Asteraceae.

Especie	Him ^a	Dip ^b	Le ^c	Co ^d	Nº de especies de visitantes	Frecuencia total de visitas	Frecuencia/capítulo ^e
<i>Acmella decumbens</i> var. <i>affinis</i> (Hook. & Arn.) R.K.Jansen	2 (0)	21	1	22	13	46	0,22
<i>Angelphytum aspilioides</i> (Griseb.) H.Rob.	7 (0)	7	11	1	13	26	0,08
<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.	189 (180)	130	0	101	11	420	0,35
<i>B. pingraea</i> DC.	77 (0)	7	0	17	12	101	0,20
<i>Bidens pilosa</i> L.	120 (64)	20	4	0	17	144	0,47
<i>Carduus thoermeri</i> Weinm.	68 (61)	0	2	1	7	71	2,84
<i>Cosmos sulphureus</i> Cav.	35 (22)	7	3	0	10	45	0,14
<i>Eupatorium argentinum</i> Ariza Espinar	17 (0)	0	0	7	3	24	0,02
<i>E. inulifolium</i> Kunth	24 (22)	7	301	10	11	342	0,09
<i>Flourensia campestris</i> Griseb.	139 (94)	2	0	0	6	141	0,20
<i>Gaillardia megapotamica</i> (Spreng.) Baker	29 (17)	8	1	7	9	45	0,40
<i>Grindelia pulchella</i> var. <i>discoidea</i> (Hook. & Arn.) A.Bartoli & Tortosa	77 (0)	0	5	0	7	82	0,48
<i>Helenium argentinum</i> Ariza	7 (0)	7	2	0	7	16	0,46
<i>Hypochaeris chillensis</i> (Kunth) Hieron.	20 (0)	7	1	0	5	28	0,29
<i>Mikania urticifolia</i> Hook. & Arn.	157 (0)	51	14	9	12	231	0,44
<i>Senecio pampeanus</i> Cabrera	56 (30)	29	22	46	17	153	0,37
<i>Solidago chilensis</i> Meyen	220 (5)	137	54	78	20	488	0,11
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	6 (0)	13	0	0	7	19	0,16
<i>Stevia satuireifolia</i> (Lam.) Sch.Bip. ex Klotzsch	2 (0)	0	2	0	3	4	0,01
<i>Taraxacum officinale</i> L.	7 (4)	3	14	0	7	24	0,58
<i>Trichocline reptans</i> (Wedd.) B.L.Rob.	14 (0)	1	3	0	7	18	0,16
<i>Trixis divaricata</i> subsp. <i>discolor</i> (D.Don) Katinas	30 (0)	8	0	0	5	38	0,12
<i>Vernonia mollissima</i> D.Don ex Hook. & Arn.	52 (11)	0	8	0	12	60	0,25
<i>V. nudiflora</i> Less.	79 (0)	0	6	0	6	85	0,15
<i>Wedelia buphthalmiflora</i> Lorentz	52 (38)	1	6	0	7	59	0,24
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.	10 (0)	0	5	0	4	15	0,05

a = Nº de capítulos visitados por el total de himenópteros (nº de capítulos visitados por *Apis mellifera*)

b = Nº de capítulos visitados por dípteros

c = Nº de capítulos visitados por lepidópteros

d = Nº de capítulos visitados por coleópteros

e = Número total de capítulos visitados / Número de capítulos observados

Capacidad de autopolinización espontánea

El 50% de las especies en las cuales se cuantificó la capacidad de autopolinización espontánea no produjo frutos viables en ausencia de polinizadores (o si produjeron frutos viables, la relación Fr/F obtenida en el tratamiento de autopolinización espontánea fue menor a 10%). En todas estas especies que produjeron pequeñas cantidades de frutos en ausencia de polinizadores, la masa de los frutos obtenidos por polinización natural fue siempre mayor que la de los provenientes de capítulos embolsados (Tabla 2). Por lo tanto, se consideró que estas especies no poseen la capacidad de producir frutos por autopolinización espontánea (Tabla 2). Otras 11 especies pueden ser consideradas capaces de producir frutos por autopolinización espontánea puesto que más de 10% de las flores formaron frutos viables en capítulos embolsados (Tabla 2). Sin embargo, siete de ellas produjeron mayor cantidad de frutos viables en los capítulos visitados libremente por los polinizadores. Además, en seis de las especies con capacidad de autopolinización espontánea, los frutos obtenidos por polinización natural presentaron mayor tamaño que los originados en capítulos privados de la actividad de los visitantes florales (Tabla 2).

En *Baccharis articulata* (especie dioica), la incapacidad de formar frutos viables en capítulos embolsados, indica la ausencia de apomixis como mecanismo de reproducción en esta especie (Tabla 2). En *Stevia satureifolia*, aunque los frutos obtenidos en capítulos embolsados no fueron viables y su tamaño fue menor que el de los originados por polinización natural, no puede afirmarse que sea una especie sin autopolinización espontánea puesto que los frutos provenientes de capítulos no embolsados tampoco germinaron en las condiciones de luz y temperatura utilizadas.

Capacidad de autopolinización espontánea y producción de flores y frutos

En la Tabla 3 se detalla el número promedio de flores y frutos producidos por capítulo, la relación número de frutos/número de flores producidos por capítulo (Fr/F), el número promedio de frutos viables por capítulo y la relación número de frutos viables/número de flores producidos por capítulo (FV/F). No se encontraron diferencias significativas en la relación Fr/F ni FV/F entre las especies sin y con autopolinización espontánea ($t = 0,45$; $P = 0,66$ y $t = -1,76$; $p = 0,09$, respectivamente). Tampoco se encontraron diferencias significativas en el número de flores por capítulo en los dos grupos de plantas ($t = -0,83$; $p = 0,42$).

Relaciones entre caracteres reproductivos y la diversidad y frecuencia de visitantes florales

Se compararon características del ensamble de visitantes florales entre especies con y sin autopolinización espontánea. Aunque las especies que no producen frutos por autopolinización espontánea tienen mayor grado de dependencia con los polinizadores que las especies que sí producen frutos por este mecanismo, no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las variables consideradas (número de órdenes de visitantes: $t = -0,35$, $p = 0,73$; número de especies de visi-

Tabla 2. Capacidad de autopolinización espontánea y fructificación en especies de Asteraceae.

Especies	Autopolinización espontánea (APE)			Polinización natural (PN)			APE/PN		Capacidad de autopolinización espontánea ^a
	Frutos viables/capítulo $\bar{X} \pm DE$	Masa/fruto $\bar{X} \pm DE$	N	Frutos viables/capítulo $\bar{X} \pm DE$	Masa/fruto $\bar{X} \pm DE$	N	Frutos/capítulo	Masa/fruto	
<i>Acanthospermum hispidum</i> DC.	sd	sd	-	0,53 ± 0,20	11 ± 3,61	4	-	-	sd
<i>Acmella decumbens</i> var. <i>affinis</i> (Hook. & Arn.) R.K. Jansen	0	sd	7	15,2 ± 10,42	0,26 ± 0,06	5	0	-	-
<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.	0	sd *	5	36 ± 45,59	sd *	10	0	*	**
<i>Bidens pilosa</i> L.	15 ± 13,95	2,28 ± 0,59	5	32,33 ± 15,36	1,85 ± 7,68	6	0,46	1,23	+
<i>Carduus thomereri</i> Weinm.	3,8 ± 5,21	sd	5	18,2 ± 32,68	sd	5	0,21	-	+
<i>Chaptalia nutans</i> (L.) Hemsl.	65,5 ± 56,51	0,52 ± 0,16	4	40,5 ± 69,08	0,52 ± 0,25	6	1,62	1	+
<i>Eupatorium argentinum</i> Ariza Espinar	0,13 ± 0,18	sd	15	9,81 ± 7,24	0,08 ± 0,01	9	0,01	-	-
<i>E. arnotianum</i> Griseb.	2,93 ± 2,71	0,27 ± 0,07	15	3,43 ± 3,87	0,29 ± 0,05	20	0,85	0,93	+
<i>E. clematideum</i> Griseb.	15,22 ± 4,22	0,14 ± 0,01	6	24,67 ± 2,5	0,21 ± 0,03	6	0,62	0,67	+
<i>E. hookerianum</i> Griseb.	18,17 ± 1,18	0,27 ± 0,03	4	14,09 ± 6,43	0,36 ± 0,03	16	1,29	0,75	+
<i>E. inulifolium</i> Kunth	sd	sd	-	6,51 ± 1,3	0,20 ± 0,06	15	-	-	sd
<i>E. subhastatum</i> Hook. & Arn.	1,9 ± 1,56	0,41 ± 0,05	10	4,96 ± 1,97	0,36 ± 0,05	18	0,38	1,14	+
<i>Flourensia campestris</i> Griseb.	0	0,93 ± 0,09	7	1,65 ± 2,09	4,03 ± 2,27	8	0	0,23	-
<i>Gaillardia megapotamica</i> (Spreng.) Baker	0	0,28 ± 0,31	8	2,4 ± 2,07	0,77 ± 0,21	5	0	0,36	-
<i>Grindelia pulchella</i> var. <i>discoidea</i> (Hook. & Arn.) A. Bartoli & Tortosa	0	0	6	8,11 ± 9,74	1,66 ± 8,02	9	0	0	-
<i>Helenium argentinum</i> Ariza	6 ± 5,79	0,57 ± 0,06	5	15,2 ± 15,93	0,62 ± 0,04	5	0,39	0,92	+
<i>Hypochoeris chillensis</i> (Kunth) Hieron.	9,5 ± 13,20	0,91 ± 0,46	4	15,75 ± 31,5	0,59 ± 0,14	4	0,60	1,54	+
<i>H. radicata</i> L.	sd	sd	-	43,71 ± 5,2	0,86 ± 0,11	5	-	-	sd

Tabla 2. Continuación...

Especies	Autopolinización espontánea (APE)			Polinización natural (PN)			APE/PN		Capacidad de autopolinización espontánea ^a
	Frutos viables/capítulo $\bar{X} \pm DE$	Masa/fruto $\bar{X} \pm DE$	N	Frutos viables/capítulo $\bar{X} \pm DE$	Masa/fruto $\bar{X} \pm DE$	N	Frutos/capítulo	Masa/fruto	
<i>Mikania urticifolia</i> Hook. & Arn.	0	0,62 ± 0,08	28	3,28 ± 0,28	1,29 ± 0,16	29	0	0,48	-
<i>Porophyllum ruderale</i> (Jacq.) Cass.	sd	sd	-	34,25 ± 11,3	0,56 ± 0,07	10	-	-	sd-
<i>Senecio pampeanus</i> Cabrera	0	0	8	1,6 ± 1,52	0,29 ± 0,09	7	0	0	-
<i>Solidago chilensis</i> Meyen	3,4 ± 4,12	0,05 ± 0,01	16	7,55 ± 6,79	0,06 ± 0,02	15	0,45	0,83	+
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	80,8 ± 60,56	0,26 ± 0,13	6	58,89 ± 62,57	0,52 ± 0,29	9	1,37	0,5	+
<i>Stevia satuireifolia</i> (Lam.) Sch. Bip. ex Klotzsch	0,2 ± 0,45	0,23 ± 0,24	7	0,28 ± 0,53	0,39 ± 0,13	20	0,71	0,59	¿
<i>Taraxacum officinale</i> L.	sd	sd	-	194,8 ± 50,32	0,33 ± 0,06	4	-	-	sd
<i>Trichocline reptans</i> (Wedd.) B.L. Rob.	0	1,5 ± 0,45	4	24,5 ± 22,05	2,72 ± 0,89	4	0	0,55	-
<i>Trixis divaricata</i> subsp. <i>discolor</i> (D.Don) Katinas	0	0,7 ± 0,17	11	1,8 ± 2,63	0,86 ± 0,29	12	0	0,81	-
<i>Verbesina encelioides</i> (Cav.) Benth. & Hook. f. ex A. Gray	sd	sd	-	6,9 ± 0,9	2,98 ± 0,52	7	-	-	sd
<i>Vernonia mollissima</i> D.Don ex Hook. & Arn.	0	1,11 ± 0,17	4	13,30 ± 9,09	1,5 ± 0,23	6	0	0,74	-
<i>V. nudiflora</i> Less.	0	0,71 ± 0,31	8	2,3 ± 2,77	1,07 ± 0,62	6	0	0,66	-
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.	sd	sd	-	9,25 ± 3,4	2,53 ± 0,06	5	-	-	sd-

a = Capacidad de autopolinización espontánea: + = produce frutos por autopolinización espontánea, - = no produce frutos por autopolinización espontánea, ¿ = no determinado puesto que no se obtuvieron frutos viables en el tratamiento de polinización natural.
 sd = sin datos, * = los frutos no pudieron ser pesados debido a su pequeño tamaño, ** = especie dioica que no produce frutos por apomixis, N = número de capítulos estudiados (uno por cada individuo). DE. La masa/fruto indica la media del peso individual de cada fruto expresado en mg.

Tabla 3. Producción de flores y frutos y caracteres florales en especies de Asteraceae.

Especies	Flores/ capítulo	Frutos/ capítulo	Fr/F ^{3a}	FV/F ^b	Nº flores hermafroditas /capítulo ^c	Nº flores liguladas/ capítulo ^d	Longitud corola ligulada (mm) ^e	Duración de la floración ^f	Nº capítulos/ planta ^g
	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd	sd
<i>Acanthospermum hispidum</i> DC.	7,8 ± 0,84	7,5 ± 0,71	0,96	0,07					
<i>Acnella decumbens</i> var. <i>affinis</i> (Hook. & Arn.) R.K. Jansen	256 ± 56,86 sd	81,80 ± 10,8 sd	0,32	0,06	242 ± 56,86 sd	14,4 ± 4,98 sd	11,38 ± 0,99 sd	9	21,4 ± 18,78 9,5 ± 3,53
<i>Angelophytum aspilotoides</i> (Griseb.) H. Rob.	68,6 ± 15,14* sd	61,5 ± 15,3 sd	0,90	0,52	68,6 ± 15,14* sd	0	0	4	12495 ± 6610 163,8 ± 31,58
<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.	46,8 ± 11,80 sd	37,5 ± 5,19 sd	0,8	0,69	46,68 ± 11,8 sd	0	0	11	15,14 ± 16,36 8 ± 4,04
<i>Bidens pilosa</i> L.	894,70 ± 203,4 sd	317 ± 63,25 sd	0,35	0,02	894,67 ± 203,4 sd	0	0	28	
<i>Carduus thomereri</i> Weinm.	100,5 ± 15,2 sd	109,67 ± 1,71 sd	1,09	0,4					
<i>Chaptalia nutans</i> (L.) Hemsl.	35,2 ± 9,07 sd							44	
<i>Cosmos sulphureus</i> Cav.	25,20 ± 3,03 sd	22,12 ± 3,69 sd	0,88	0,39	35,2 ± 9,07 sd	8,4 ± 0,55 sd	18,20 ± 4,07 sd	19	6,43 ± 1,99 514,4 ± 509,98
<i>Eupatorium argentinum</i> Ariza Espinar	11,4 ± 1,14 sd	11,221,68 sd	0,98	0,30	25,2 ± 3,03 sd	0	0	25	
<i>E. arnotianum</i> Griseb.	38,8 ± 3,11 sd	35,23,3 sd	0,91	0,63				9	sd
<i>E. clematideum</i> Griseb.	25,2 ± 3,42 sd	19,92 ± 1,88 sd	0,79	0,56				26	
<i>E. hookerianum</i> Griseb.	10,6 ± 0,89 sd	13,9 ± 1,28 sd	1,31	0,61				sd	sd
<i>E. inulifolium</i> Kunth	11,2 ± 0,84 sd	9,94 ± 1,48 sd	0,89	0,44	10,6 ± 0,89 sd	0	0	6	5750 ± 1324 sd
<i>E. subhastatum</i> Hook. & Arn.	14,2 ± 3,27 sd	16 ± 2,7 sd	1,13	0,12				18	
<i>Flourensia campestris</i> Griseb.	125,5 ± 2,12 sd	87 ± 12 sd	0,69	0,02	14,2 ± 3,27 sd	5 ± 1,22 sd	14,33 ± 1,11 sd	20	832,5 ± 696,76 15,6 ± 9,45
<i>Gaillardia megalotamica</i> (Spreng.) Baker	144,20 ± 26,29 sd	90 ± 5,66 sd	0,62	0,06	125,5 ± 2,12 sd	15 ± 4,24 sd	14,33 ± 2,23 sd	16	
<i>Grindelia pulchella</i> var. <i>discoidea</i> (Hook. & Arn.) A. Bartoli & Tortosa	116,4 ± 10,14 sd	93 ± 11,31 sd	0,80	0,13	144,2 ± 26,29 sd	0	0	16	74,4 ± 82,44 6,4 ± 1,52
<i>Helenium argentinum</i> Ariza		140,75 ± 20,3 sd			116,4 ± 10,14 sd	12,6 ± 0,55 sd	11,57 ± 1,70 sd	16	
<i>Hypochoeris chilensis</i> (Kunth) Hieron.						0	0	16	50,73 ± 58,37

Tabla 3. Continuación...

Especies	Flores/ capítulo	Frutos/ capítulo	Fr/F ^{3a}	FV/F ^b	Nº flores hermafroditas /capítulo ^c	Nº flores liguladas/ capítulo ^d	Longitud corola ligulada (mm) ^e	Duración de la floración ^f	Nº capítulos/ plantas ^g
<i>H. radicata</i> L.	100,4 ± 15,77	85,5 ± 33,23	0,85	0,43	sd	sd	sd	sd	sd
<i>Mikania urticifolia</i> Hook. & Arn.	4 ± 0	4 ± 0	1	0,82	4 ± 0	0	0	6	sd
<i>Porophyllum ruderale</i> (Jacq.) Cass.	32,25 ± 3,09	54,75 ± 9,36	1,7	1,06	sd	sd	sd	sd	sd
<i>Senecio panameanus</i> Cabrera	63,4 ± 2,41	59 ± 3,2	0,93	0,02	50,4 ± 2,41	12,8 ± 0,45	8,65 ± 1,32	4	450,8 ± 186,7
<i>Solidago chilensis</i> Meyen	23,8 ± 0,84	25,5 ± 3,53	1,07	0,32	9,8 ± 0,84	13,8 ± 1,09	5,07 ± 0,13	7	220,75 ± 123,67
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	161,8 ± 38,17	102 ± 58,62	0,63	0,36	161,8 ± 38,17	0	0	48	83,25 ± 58,38
<i>Stevia saturaeifolia</i> (Lam.) Sch.Bip. ex Klotzsch	5 ± 0	5 ± 0	1	0,06	5 ± 0	0	0	36	32,2 ± 18,67
<i>Taraxacum officinale</i> L.	190,5 ± 16,7	88 ± 13	0,46	1,02	190,5 ± 16,7	0	0	48	3,75 ± 1,49
<i>Trichocline reptans</i> (Wedd.) B.L.Rob.	94,8 ± 23,61	94 ± 17,64	0,99	0,26	72,8 ± 23,61	21,6 ± 2,97	19,14 ± 1,69	11	sd
<i>Trixis divaricata</i> subsp. <i>discolor</i> (D.Don) Kattnas	11,7 ± 0,58	10,99 ± 1,19	0,94	0,15	11,7 ± 0,58	0	0	33	703,7 ± 504,04
<i>Vernonia mollissima</i> D.Don ex Hook. & Arn.	42 ± 8,18	48 ± 4,24	1,14	0,32	42 ± 8,18	0	0	6	46 ± 23,29
<i>V. nudiflora</i> Less.	19,6 ± 0,55	19,75 ± 3,3	1	0,12	19,6 ± 0,55	0	0	6	1254 ± 908,61
<i>Verbesina encelioides</i> (Cav.) Benth. & Hook. f. ex A.Gray	115,50 ± 11	45 ± 14,28	0,39	0,06	sd	sd	sd	sd	sd
<i>Wedelia buphthalmiflora</i> Lorentz	60,40 ± 10,43	47,75 ± 7,42	0,79	sd	52,4 ± 10,43	7,8 ± 1,09	20,05 ± 3,74	31	11,75 ± 2,5
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.	46,6 ± 9,61	21,17 ± 1,51	0,45	0,20	30,6 ± 9,61	15,5 ± 3,77	10,34 ± 1,47	27	12 ± 2,1

a = número de frutos obtenidos / número de flores por capítulo; b = número de frutos viables / número de flores por capítulo; c = número de flores hermafroditas por capítulo; d = número de flores liguladas por capítulo; e = longitud de la corola de flores liguladas (femeninas o estériles según la especie); f = duración de la floración (número promedio de semanas en las cuales se observó florecida a cada especie durante cada uno de los dos años de observación); g = número de capítulos con flores abiertas ofrecidos simultáneamente por planta; sd = sin datos, * = número de flores en capítulos femeninos. Los datos muestran las medias ± DE

tantes florales: $t = -0,66$, $p = 0,52$; frecuencia total de visitas: $t = -0,73$, $p = 0,48$ y frecuencia de visitas por capítulo: $U = 23,5$, $P = 0,35$).

Se encontraron correlaciones significativas y negativas entre la longitud de la corola de las flores hermafroditas y la cantidad de órdenes de insectos que visitan las flores (Tabla 4). Del mismo modo, la duración del período de floración se correlacionó en forma negativa con el número de especies y la frecuencia de visitantes florales. Además, se correlacionaron significativa y positivamente la oferta diaria de capítulos por individuo con el número total de visitas recibidas y el número de flores perfectas por inflorescencia con la frecuencia de visitas por capítulo.

Tabla 4. Análisis de correlación entre caracteres reproductivos y la diversidad y frecuencia de visitantes florales en especies de Asteraceae del bosque chaqueño de Los Aromos y La Serranita, Provincia de Córdoba, Argentina.

	sacarosa (%) ^a	fructosa (%) ^a	glucosa (%) ^a	Sr ^b	Hr ^c	LCH ^d (mm)	LCL ^e (mm)	FH/C ^f	FL/C ^g	C/P ^h	DF ⁱ
Nº de órdenes de visitantes	rs=-0,26 n=21	rs=0,24 n=21	rs=0,19 n=21	rs=-0,28 n=21	rs=-0,34 n=21	rs=-0,44* n=24	rs=0,36 n=24	rs=0,09 n=23	rs=0,30 n=24	rs=0,01 n=24	rs=-0,37 n=26
Nº de especies de visitantes	r=-0,13 n=21	r=0,13 n=21	r=0,13 n=21	rs=-0,12 n=21	r=-0,27 n=21	r=-0,26 n=24	rs=0,11 n=24	rs=0,11 n=23	rs=-0,19 n=24	rs=0,19 n=24	r=-0,46* n=26
Frecuencia total de visitas	r=-0,17 n=21	r=0,21 n=21	r=0,13 n=21	rs=-0,07 n=21	r=-0,17 n=21	r=-0,34 n=24	rs=-0,17 n=24	rs=-0,24 n=23	rs=-0,18 n=24	rs=0,56** n=24	r=-0,49* n=26
Frecuencia de visitas/capítulo	rs=-0,13 n=21	rs=0,08 n=21	rs=0,24 n=21	rs=-0,13 n=21	rs=-0,12 n=21	rs=0,28 n=24	rs=-0,09 n=24	rs=0,63** n=23	rs=-0,14 n=24	rs=-0,26 n=24	rs=-0,09 n=26

a = datos extraídos de Torres & Galetto (2002). b = relación de azúcares: sacarosa / fructosa + glucosa (datos extraídos de Torres & Galetto, 2002). c = relación de hexosas: glucosa / fructosa (datos extraídos de Torres & Galetto 2002). d = longitud de la corola de flores hermafroditas (datos extraídos de Torres & Galetto 2002). e = longitud de la corola de flores liguladas (femeninas o estériles según la especie). f = número de flores hermafroditas por capítulo. g = número de flores liguladas por capítulo. h = número de capítulos con flores abiertas ofrecidos simultáneamente por planta. i = duración de la floración (número promedio de semanas en las cuales se observó florecida a cada especie durante cada uno de los dos años de observación). Los datos sobre visitantes florales y frecuencia de visitas corresponden a registros obtenidos durante 2h de observación por especie. r = coeficiente de correlación de Pearson, rs = coeficiente de correlación de Spearman, n = número de especies, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$.

En contraposición, tanto la composición de azúcares del néctar como la longitud de la corola de las flores liguladas y el número de estas flores en cada capítulo, no presentaron correlaciones significativas con los visitantes florales (Tabla 4). Respecto al color de la corola, se encontraron diferencias significativas no sólo en la diversidad de insectos que se aproximan a las flores de diferentes colores (Torres & Galetto 2002) sino también en la frecuencia de visitas ($H[2, 26] = 6,66$; $p < 0,04$). Las comparaciones *a posteriori* mostraron mayores frecuencias de visitas en los capítulos con flores de color blanco respecto a los capítulos con flores de otros colores.

Al comparar especies visitadas por *Apis mellifera* con las especies no visitadas, se registraron diferencias en algunos caracteres florales, aunque éstas no fueron estadísticamente significativas. Las flores visitadas por la abeja melífera

presentaron menores cantidades de sacarosa en el néctar que las restantes, con la consiguiente mayor cantidad de monosacáridos (Fig. 1). Además, las plantas presentaron oferta simultánea de capítulos y mayor número de flores hermafroditas por inflorescencia que las plantas no visitadas por esta especie de himenóptero (Fig. 1). Es importante destacar que las especies visitadas por *A. mellifera* registraron mayor diversidad y frecuencia total de visitas que las demás especies ($t = 2,32$; $p < 0,03$ y $t = 2,33$; $p < 0,04$, respectivamente).

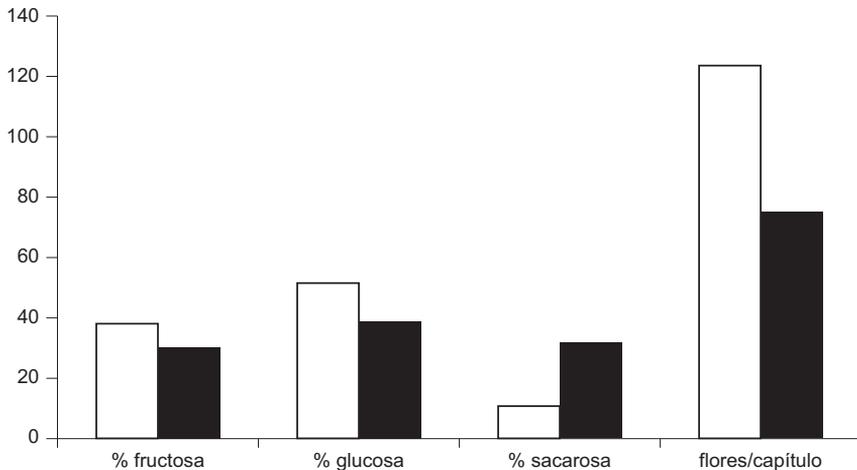


Fig. 1. Comparación de caracteres reproductivos de especies en las que se observaron (barras blancas) o no (barras negras) visitas de *Apis mellifera*. Las barras indican la media de cada variable. El valor de los azúcares del néctar (fructosa, glucosa y sacarosa) se expresan en porcentaje, mientras que flores/capítulo expresa el número medio de flores por capítulo. Se indica aquí el valor medio de la variable capítulos por planta para especies no visitadas (235) y visitadas (1654) por *A. mellifera*, puesto que este valor excede la escala utilizada en la figura.

DISCUSIÓN

Visitantes florales

En este trabajo se observó que la actividad de los polinizadores tiene un papel relevante en la reproducción tanto en las especies que producen frutos por autopolinización espontánea como en las que no, incrementando el número y el tamaño de los frutos producidos. Entre los diversos visitantes florales que interactúan con las especies aquí estudiadas, los himenópteros, generalmente considerados como los principales polinizadores de Asteraceae (Lane 1996), registraron las mayores frecuencias de visitas. Sin embargo, casi la mitad de las visitas fueron realizadas por dípteros, lepidópteros y coleópteros. Miembros de estos órdenes han sido frecuentemente reportados como visitantes de los capítulos, aunque sólo en muy pocos trabajos se ha demostrado su capacidad como vectores de polen (Lane 1996).

Apis mellifera realizó la mayor cantidad de visitas en especies que presentaron, en general, caracteres considerados comunes en plantas que atraen a gran diversidad de visitantes (baja concentración de sacarosa y gran cantidad de oferta simultánea de flores). La abeja melífera es conocida como un importante visitante floral no sólo en especies de Asteraceae del Viejo Mundo (Lane 1996), de donde es nativa, sino también en el Nuevo Mundo (Gross & Werner 1983; Berry & Calvo 1989), donde su relación con las plantas se habría originado en tiempo histórico. A pesar de su creciente expansión en los ecosistemas naturales americanos, sus interacciones con las poblaciones naturales de plantas y polinizadores nativos han sido muy poco estudiadas. En algunos casos su presencia ha provocado el desplazamiento de polinizadores nativos (Waser *et al.* 1996) y a veces la producción de semillas de las plantas visitadas por la abeja melífera ha sido mayor, en especial cuando se trata de especies también invasoras o exóticas (Aizen & Feinsinger 1994; Degrandi-Hoffman & Watkins 2000). Cabe destacar que, en el sitio de estudio, *A. mellifera* interactuó con especies nativas pero también con especies adventicias, como *Carduus thoermeri*, *Taraxacum officinale* o *Cosmos sulphureus*, en cuyos casos se podrían considerar como “mutualismos invasores” (Barthell *et al.* 2001). Sería por lo tanto de gran interés indagar sobre las consecuencias de esta interacción en la viabilidad y conservación de las poblaciones, sobre todo en algunas especies que son endémicas del centro de Argentina (*Gaillardia megapotamica*, *Flourensia campestris*, *Wedelia buphthalmiflora*).

En contraposición con trabajos donde se afirma que pocos polinizadores parecen tener preferencias por algún color particular (Waser *et al.* 1996; Momose *et al.* 1998), en las especies aquí estudiadas el color de las flores es el único carácter floral que mostró correlaciones significativas con la frecuencia de visitas y la diversidad del ensamble de visitantes. Contrariamente a lo esperado, tanto la composición de azúcares del néctar como la cantidad de flores liguladas por inflorescencia (teóricamente especializadas en la atracción de insectos) no mostraron relaciones significativas con los visitantes. Respecto a la longitud de la corola de las flores perfectas, según los resultados aquí obtenidos, y también considerando lo descrito en Torres & Galetto (2002), es difícil determinar si la variabilidad encontrada se relaciona con el ensamble de visitantes florales o es simplemente la consecuencia de restricciones filogenéticas.

De acuerdo a los datos mostrados, en el grupo de asteráceas estudiadas el determinante más importante en la interacción planta-visitantes florales no sería ningún carácter floral aislado sino una combinación de caracteres relacionados con la presentación del recurso ofrecido a los posibles polinizadores. Es decir, las especies cuyos períodos de floración se extienden por pocas semanas y que, en general, ofrecen en forma simultánea no sólo gran cantidad de inflorescencias por planta sino gran cantidad de flores por capítulo, son las que tuvieron los ensambles de visitantes más diversos y las mayores frecuencias de visitas. Estos resultados coinciden con trabajos anteriores en los que se observó que mayor densidad local de plantas o individuos con mayor cantidad de capítulos o con mayor canti-

dad de flores por inflorescencia atraen más insectos, incrementando de esta forma, sus posibilidades de producir semillas (Andersson 1991; English-Loeb & Karban 1992; Andersson & Widén 1993; Bosch *et al.* 1997). Por lo tanto, sería importante tener en cuenta que quizás otros caracteres de las plantas, además de los tradicionalmente considerados en relación directa con los animales polinizadores, pueden también estar sometidos a presiones de selección con relación al grado de diversificación del ensamble de visitantes florales y a la reducción de la competencia interespecífica por los polinizadores (duración de la floración, magnitud de la oferta simultánea de flores).

Con relación al sistema de polinización, la mayoría de las plantas con flores han sido clasificadas como generalistas o especialistas, y existe aún una fuerte tendencia a asociar este patrón con el grado de dependencia de cada especie con sus polinizadores y con el grado de co-evolución en la interacción planta-polinizador. En este sentido, se ha asumido que las plantas generalistas no tienen una alta dependencia de los polinizadores para su reproducción o que son polinizadas por animales oportunistas y/o que carecen de caracteres florales especializados para atraer polinizadores eficientes. De esta forma, las plantas generalistas han sido consideradas “primitivas” o “basales”, lo cual implica la convicción de que los cambios evolutivos siempre tienden hacia una mayor especialización de las flores con sus polinizadores (van der Pijl 1961; Crepet 1983).

En contraposición, recientemente se ha argumentado que la generalización del sistema de polinización no es exclusivamente no adaptativa sino que también, según los casos, puede ser una estrategia adaptativa (Torres 2003; Gómez & Zamora 2006). Es decir, en las especies generalistas los polinizadores pueden ser también fuertes agentes de selección, generando adaptaciones en las flores. De esta forma, las plantas generalistas estarían bajo fuertes presiones selectivas para interactuar con la mayor cantidad de polinizadores disponibles. En efecto, si se consideran los resultados aquí obtenidos y, además, las tendencias observadas en trabajos anteriores (Torres & Galetto 2002; Torres 2003; Torres & Galetto 2007), parece razonable pensar que las asteráceas estudiadas poseen combinaciones específicas de atributos que permiten atraer gran diversidad de insectos, más que considerar que los polinizadores se acercan a las flores en forma azarosa, debido a la carencia de atrayentes o recompensas específicos.

Sistema reproductivo

Los datos aquí presentados sugieren que la producción natural de frutos en las especies estaría en gran medida condicionada por la intervención de los polinizadores. Esta tendencia ha sido también previamente reportada en otras familias de plantas y en especies simpátricas a las estudiadas en este trabajo (Morales & Galetto 2003).

Aunque habitualmente se ha caracterizado a la familia Asteraceae como predominantemente autoincompatible (Demauro 1993; Reinartz & Les 1994), sólo en 50% de las especies aquí estudiadas se observó la imposibilidad de producir frutos

por autopolinización espontánea. Es decir, sólo la mitad de las especies estudiadas podrían ser autoincompatibles, si se comprobara que la autopolinización facilitada (manual o por polinizadores) tampoco produce semillas viables. Estos resultados apoyan lo señalado por Free (1970) respecto a que el grado de alogamia en esta familia varía según las especies y, aún en los taxones caracterizados como autoincompatibles, cierto porcentaje de los frutos son producidos por autogamia o por autopolinización.

Asimismo, los datos obtenidos podrían ser también interpretados considerando el mecanismo propuesto por Olivieri *et al.* (1983) para dos especies de *Carduus* pero que potencialmente sería aplicable para muchas Asteraceae (Cheptou *et al.* 2001). Este mecanismo se basa en la fenología de floración dentro de los capítulos. Si se considera que las inflorescencias se desarrollan en forma centripeta y que las flores son protándricas, las flores más externas están en su fase femenina cuando se produce la antesis de las flores interiores. En consecuencia, las flores externas pueden ser autopolinizadas por las flores internas (dentro del capítulo) mientras que no habría polen disponible para la autopolinización de estas últimas, las cuales deben ser polinizadas por flores de otros capítulos. Esta dependencia diferencial de la actividad de los vectores de polen que presentan las flores interiores podría explicar la menor producción de frutos en los capítulos embolsados de especies capaces de producir frutos por autopolinización espontánea.

Autopolinización espontánea y producción de flores y frutos

Según Burd (1994), se espera que las plantas autocompatibles presenten mayores valores en la relación frutos/flores producidos, puesto que también reciben polen propio, lo cual no es posible en las plantas autoincompatibles. La mayor producción de frutos en las especies autocompatibles ha sido reportada en numerosas ocasiones e incluso ha sido observada en especies que viven en la misma comunidad que la estudiada en este trabajo, pero que pertenecen a otras familias taxonómicas (Morales & Galetto 2003). Sin embargo, en esta investigación no se observaron correlaciones significativas entre la relación frutos/flores producidos y la capacidad de autopolinización espontánea de las especies. Estos resultados pueden ser explicados considerando que las especies analizadas, independientemente de si son capaces o no de producir frutos por autopolinización espontánea, requieren en su mayoría el servicio de los insectos para poder alcanzar una alta producción de frutos.

Implicancias en la conservación

Puesto que la modificación de ambientes naturales es la principal causa de pérdida de biodiversidad vegetal (Saunders *et al.* 1991; Fahrig 2003), la necesidad de establecer prioridades de conservación ha sido tema de discusión recurrente en las últimas dos décadas. Sin embargo, las asteráceas, en general, no son consideradas prioritarias en las estrategias de conservación, entre otras razones, debido a su gran abundancia y a la idea subyacente de que las extinciones son menos fre-

cuentes en especies con sistema de polinización generalista. Sin embargo, trabajos recientes confirman que las especies que muestran disminución en la polinización y/o la producción de frutos como consecuencia de la fragmentación de su hábitat poseen sistemas de polinización especialista y generalista en igual proporción (Aizen *et al.* 2002; Aguilar *et al.* 2006; Galetto *et al.* 2007).

Desde otro punto de vista, las plantas tienen algunos mecanismos como la reproducción vegetativa y la autopolinización espontánea, los cuales pueden garantizar su supervivencia en ambientes disturbados (Bond 1994). Sin embargo, en las especies de Asteraceae estudiadas en este trabajo, los datos obtenidos sugieren que el aseguramiento reproductivo que les proporciona la capacidad de producir frutos a través de autopolinización espontánea puede ser, en cierta medida, limitado. Los polinizadores tendrían un papel principal en la producción de frutos no sólo en las especies autoincompatibles, según lo esperado, sino también en las especies autocompatibles que presentan autopolinización espontánea como un mecanismo alternativo para la reproducción sexual.

Por lo tanto, resulta de gran importancia seguir indagando en la ecología reproductiva de especies de asteráceas, a fin de promover su conservación y poder predecir la distribución de estas especies bajo los efectos de la creciente fragmentación de los bosques chaqueños de Argentina.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Silvia Pérez-Cortéz por su invitación a participar en el número temático de Biología Reproductiva de la Revista *Acta Botanica Venezuelica*, las sugerencias de dos revisores anónimos que mejoraron versiones anteriores de este manuscrito y el apoyo de las siguientes personas e instituciones: Luis Ariza Espinar por el asesoramiento en la determinación de las especies vegetales, Claudio Sosa por la determinación de los insectos, Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional de Córdoba por el amable y generoso apoyo brindado, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Consejo de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Provincia de Córdoba y Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales por las becas recibidas, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, Secretaría de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional de Córdoba y Agencia Córdoba Ciencia por el financiamiento otorgado. Los autores son miembros de la Carrera del Investigador Científico de CONICET.

BIBLIOGRAFÍA

Aguilar, R., L. Ashworth, L. Galetto & M.A. Aizen. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 9: 968-980.

- Aizen, M.A., L. Ashworth & L. Galetto 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *J. Veg. Sci.* 13: 885-892.
- Aizen, M.A. & P. Feinsinger. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine Chaco Serrano. *Ecol. Appl.* 4: 378-392.
- Andersson, S. 1991. Floral display and pollination success in *Achillea ptarmica* (Asteraceae). *Holarc. Ecol.* 14: 186-191.
- Andersson, S. & B. Widén. 1993. Pollinator-mediated selection on floral traits in a synthetic population of *Senecio integrifolius* (Asteraceae). *Oikos* 66: 72-79.
- Barthell, J.F., J.M. Randall, R.W. Thorp & A.M. Wenner. 2001. Promotion of seed set in yellow star-thistle by honey bees: evidence of an invasive mutualism. *Ecol. Appl.* 11: 1870-1883.
- Berry, P.E. & R.N. Calvo. 1989. Wind pollination, self-incompatibility, and altitudinal shifts in pollination systems in the high Andean genus *Espeletia* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 76: 1602-1614.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Amer. Nat.* 117: 838-840.
- Bond, W.J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Proceed. R. Soc. Lond. Series B. Biol. Sci.* 344: 83-90.
- Bosch, J., J. Retana & X. Cerdá. 1997. Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in an herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia* 109: 583-591.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Bot. Rev.* 60: 83-139.
- Cabrera, A. 1976. *Regiones fitogeográficas Argentinas*. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. ACME, Buenos Aires.
- Capitanelli, R.G. 1979. Clima. In: *Geografía física de la Provincia de Córdoba* (Vazquez, J.B., R.A. Miatello & M.E. Roqué, eds.), pp. 45-138. Editorial Boldt, Córdoba.
- Cheptou, P.O., J. Lepart & J. Escarre. 2001. Differential outcrossing rates in dispersing and non-dispersing achenes in the heterocarpic plant *Crepis sancta* (Asteraceae). *Evol. Ecol.* 15: 1-13.
- Crepet, W.L. 1983. The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. In: *Pollination biology* (Real, L., ed.), pp. 29-50. Academic Press, Orlando, FL.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology – A practical approach*. Oxford University Press, New York.
- Degrandi-Hoffman, G. & J.C. Watkins. 2000. The foraging activity of honey bees *Apis mellifera* and non-*Apis* bees on hybrid sunflowers (*Helianthus annuus*) and its influence on cross-pollination and seed set. *J.*

- Apic. Res.* 39: 37-45.
- Demauro, M.M. 1993. Relationship of breeding system to rarity in the Lakeside Daisy (*Hymenoxys acaulis* var. *glabra*). *Conservation Biol.* 7: 542-550.
- De Nettancourt, D. 1977. *Incompatibility in Angiosperms*. Springer Verlag, Berlín.
- English-Loeb, G.M. & R. Karban. 1992. Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproductive success in *Erigeron glaucus* (Compositae). *Oecologia* 89: 588-595.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 34: 487-515.
- Free, J.B. 1970. *Insect Pollination of Crops*. Academic Press, New York.
- Fryxell, P.A. 1957. Mode of reproduction in higher plants. *Bot. Rev.* (London) 23: 135-233.
- Galetto, L. & G. Bernardello. 2003. Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter? *Plant Syst. Evol.* 238: 69-86.
- Galetto, L., R. Aguilar, M. Musicante, J. Astegiano, A. Ferreras, M. Jausoro, C. Torres, L. Ashworth & C. Eynard. 2007. Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores y reproducción de plantas nativas en el bosque chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecol. Austral* 17: 67-80.
- Gómez, J.M. & R. Zamora. 2006. Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. In: *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization* (Waser, N.M. & J. Ollerton, eds.), pp. 145-166. The University of Chicago Press, Chicago.
- Gross, R.S. & P.A. Werner. 1983. Relationships among flowering phenology, insect visits, and seed-set of individuals: experimental studies on four co-occurring species of goldenrod (Solidago: Compositae). *Ecol. Monogr.* 53: 95-117.
- Haila, Y. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecol. Appl.* 12: 321-334
- Hanski, I. & O.E. Gaggiotti. 2004. *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Elsevier Academic Press, San Diego.
- Hiscock, S.J. & D.A. Tabah. 2003. The different mechanisms of sporophytic self-incompatibility. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* B 358: 1037-1045.
- Judd, W.S., C.S., Campbell, E.A., Kellog & P.F. Stevens. 1999. *Plant Systematics. A phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Lafuma, L. & S. Maurice. 2007. Increase in mate availability without loss of self-incompatibility in the invasive species *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Oikos* 116: 201-208.
- Lane, M.A. 1996. Pollination biology of Compositae. In: *Compositae: Biology & Utilization. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994*. (Caligari, P.D.S. & D. J. N. Hind, eds.). vol. 2, pp. 61-80. Royal Botanic Gardens, Kew.

- Luti, R., M. Solis, F.M. Galera, N. Muller, M. Berzal, M. Nores, M. Herrera & J.C. Barrera. 1979. Vegetación. In: *Geografía física de Córdoba* (Vazquez J., R. Miatello & M. Roque, eds.), pp. 297-368. Editorial Boldt, Buenos Aires.
- Mani, M.S. & J.M. Saravanan. 1999. *Pollination ecology and evolution in Compositae* (Asteraceae). Science Publishers, Inc., Enfield.
- Momose, K., T. Yumoto, T., Nagamitsu, M. Kato, H. Nagamasu, S. Sakai, R.D. Harrison, T. Itioka, A.A. Hamid & T. Inoue. 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. 1. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *Amer. J. Bot.* 85: 1477-1501.
- Morales, C. & L. Galetto. 2003. Influence of compatibility system and life form on plant reproductive success. *Plant Biol.* 5: 567-573.
- Olivieri, I., M. Swan & P.H. Gouyon. 1983. Reproductive system and colonizing strategy of two species of *Carduus*. *Oecologia* 60: 114-117.
- Proctor, M., P. Yeo & A.J. Lack. 1996. *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Pysek, P. 1997. Compositae as invaders: better than the others? *Preslia, Praha* 69: 9-22.
- Reinartz, J.A. & D.H. Les. 1994. Bottleneck-induced dissolution of self-incompatibility and breeding system consequences in *Aster furcatus* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 81: 446-455.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs & C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biol.* 5: 18-32.
- Schemske, D.W. & H.D. Bradshaw. 1999. Pollination preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 96: 11910-11915.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 3rd edn. W.H. Freeman and Company, New York.
- SPSS Inc. 1999. SPSS Base 10.0, SPSS Inc., Chicago.
- Stephenson, A.G. 1992. The regulation of maternal investment in plants. In: *Fruit and seed production. Aspects of development, environmental physiology and ecology* (Marshall, C. & J. Grace, eds.), pp. 151-171. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tabachnick, B.G. & L.S. Fidell. 1996. *Using Multivariate Statistics*. 3rd ed. Harper Collins College Publishers, New York.
- Torres, C. 2003. *Ecología reproductiva de Asteráceas de Córdoba (Argentina Central)*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.
- Torres, C. & L. Galetto. 2002. Are nectar sugar composition and corolla tube length related to the diversity of insects that visit Asteraceae flowers? *Plant Biol.* 4: 360-366.

- Torres, C. & L. Galetto. 2007. Style morphological diversity of some Asteraceae species from Argentina: systematic and functional implications. *J. Plant Res.* 120: 359-364.
- van der Pijl, L. 1961. Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15: 44-59.
- Villaseñor, J.L., G. Ibarra & D. Ocaña. 1998. Strategies for the conservation of Asteraceae in Mexico. *Conservation Biol.* 12: 1066-1075.
- Waser, N.M., L. Chittka, M.V. Price, N.M. Williams & J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.

