

LA EVOLUCIÓN DE LAS RELACIONES POLINIZADOR-PLANTA EN LOS ARTRÓPODOS

Jeff Ollerton

School of Environmental Science, University College Northampton.
Park Campus; Northampton, NN2 7AL, Reino Unido.
jeff.ollerton@northampton.ac.uk

Resumen

En este artículo se presenta una revisión de la diversidad, la evolución y la ecología de las interacciones polinizador-planta. Los artrópodos polinizadores están restringidos a dos clases de artrópodos, los insectos y los crustáceos. Los insectos son, con mucho, los polinizadores más destacados y, dentro de esta clase, los órdenes Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera y Coleoptera figuran entre los de mayor importancia. Las plantas ofrecen a los polinizadores que las visitan una gran variedad de recompensas: néctar, polen, tejidos florales, aceite nutritivo, olor y resina. Las plantas con flores ("angiospermas") son el mayor grupo de plantas con semillas y el que depende en mayor medida de la polinización biótica. La evolución de los cuatro principales órdenes de insectos polinizadores precedió a la de las angiospermas y existe un grado variable de correspondencia entre las tasas de diversificación de ambos grupos, lo cual sugiere que no existe una relación simple entre la diversificación de las plantas con flores y la de sus polinizadores. Existe cierta evidencia de que la polinización biótica por artrópodos precedió a la evolución de las plantas con flores, pero dicha evidencia debe estudiarse mejor y complementarse con más datos. El uso de plantas con flores actuales, consideradas "primitivas", como modelos de la evolución de las antiguas angiospermas es cuestionable y, como ejemplo, se presenta una revisión de los insectos asociados con el género "primitivo" *Piper* (familia Piperaceae). Las interacciones polinizador-planta desempeñan un papel importante en la ecología de las comunidades y en el funcionamiento de los ecosistemas, y su conservación debe basarse en el estudio científico. No obstante, los entomólogos no profesionales pueden hacer una contribución importante a esta tarea.

Palabras clave: Angiospermas, Biodiversidad, Insectos, Interacciones, Mutualismo, *Piper*, Polinización.

The evolution of pollinator-plant relationships within the arthropods

Abstract

An overview of the diversity, evolution and ecology of pollinator-plant interactions is presented. Arthropod pollinators are restricted to two classes of arthropods, the insects and the crustaceans. Insects are by far the most prominent pollinators and within this class, the orders Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera and Coleoptera rank as being of greatest importance. A diverse range of rewards are given to pollinators by the plants that they service, specifically: nectar, pollen, floral tissue, nutritive oil, scent and resin. The flowering plants ("angiosperms") are the largest group of seed plants and have the greatest dependence on biotic pollination. The evolution of the four main orders of pollinating insects pre-dates that of the angiosperms and there are varying degrees of correspondence between their rates of diversification, suggesting that there is no simple relationship between the diversifications of the flowering plants and their pollinators. There is some evidence that biotic pollination by arthropods pre-dates the evolution of the flowering plants, but this evidence needs to be fully evaluated and augmented by further data. The significance is questioned of using extant, "primitive" flowering plants as models of early angiosperm evolution and, as an example, a survey is presented of insects associated with the "primitive" genus *Piper* (family Piperaceae). Pollinator-plant interactions play an essential role in community ecology and ecosystem function and their conservation must be founded on scientific study. However, non-professional entomologists can make an important contribution to this field.

Key words: Angiosperms, Biodiversity, Insects, Interactions, Mutualism, *Piper*, Pollination.

INTRODUCCIÓN

Los artrópodos interactúan con las plantas de formas muy variadas. Las interacciones antagonistas, en las cuales los artrópodos se alimentan de hojas, semillas o savia de las plantas, son probablemente las más conocidas para nosotros. Menos familiares, pero no menos importantes, resultan las

alianzas mutualistas en las cuales tanto el artrópodo como la planta se benefician de la interacción. Como ejemplos pueden citarse la dispersión de semillas por las hormigas, la protección de colonias de hormigas en tallos vegetales huecos y el tema del presente artículo, las interacciones polinizador-planta.

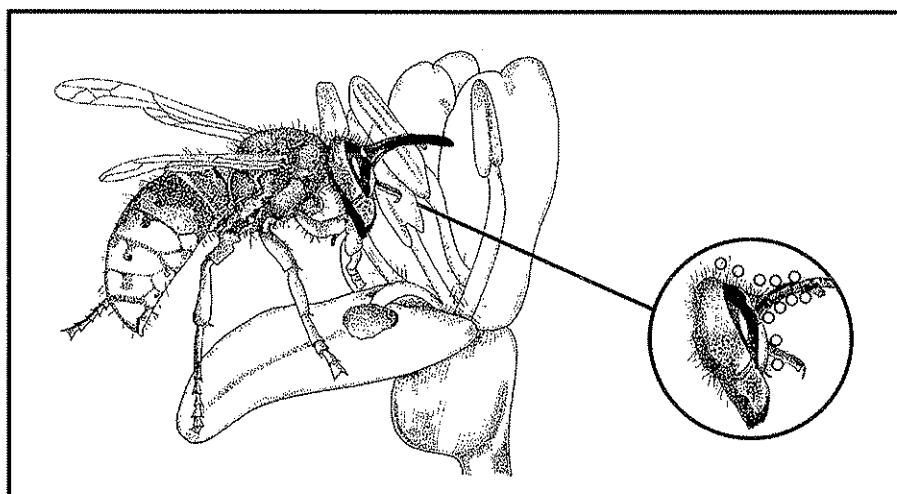


Fig. 1.- El proceso de polinización. En este ejemplo, una avispa (Hymenoptera: Vespidae) ha rozado, mientras se alimentaba, la antera de una flor y han quedado granos de polen en su cabeza y antenas (detalle). Cuando la avispa parta y visite otra flor de la misma especie estos granos de polen serán transferidos al estigma, llevando a cabo la polinización.

Fig. 1.- The process of pollination: in this example, a foraging wasp (Hymenoptera: Vespidae) has brushed against the anther of a flower and picked up pollen grains on its head and antennae (inset). When the wasp moves on and visits another flower of the same species, these pollen grains will be transferred to the stigma, thus effecting pollination.

La polinización por insectos y otros artrópodos es un requisito fundamental para el 90% de las plantas con flores (las "angiospermas", subphylum Magnoliophytina) (Linder, 1998), así como para una proporción mucho menor de otras plantas con semillas (las "gimnospermas", subphylum Conifero-phytina). Estas interacciones son, por tanto, ubicas y de gran importancia en las comunidades naturales: sin los artrópodos como polinizadores, muchas plantas no podrían reproducirse ni producir semillas; sin plantas que visitar, muchas poblaciones de artrópodos desaparecerían, con efectos en cadena que se ramifican a todo el ecosistema. La ruta polinizador-planta es un canal muy significativo para el flujo de energía dentro de los ecosistemas. La dependencia humana de los artrópodos como polinizadores de plantas cultivadas ha conducido a una estimación de que los servicios prestados por los polinizadores suman 117×10^9 dólares anuales en todo el mundo (Constanza et al., 1997). Esa sencilla razón ha motivado un interés creciente por la conservación de los polinizadores en los últimos diez años (por ejemplo, Buchmann & Nabhan, 1996).

En este artículo, presentaré una revisión general de los artrópodos polinizadores. Comenzaré con un repaso del proceso de la polinización desde una perspectiva ecológica, y luego pasaré a revisar aquellas clases de artrópodos de participación reconocida en la relación polinizador-planta. Finalmente, presentaré una historia evolutiva de los artrópodos polinizadores, basada en la evidencia fósil y en la reconstrucción filogenética más actualizada. Los nombres de los phyla, clases, etc., siguen a Barnes (1998).

LA ECOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN

La polinización puede definirse como la transferencia de células sexuales masculinas (polen) desde los órganos masculinos (anteras) de una flor hasta la superficie receptora femenina (estigma) de una segunda flor (Fig. 1). Una vez transportado, el polen puede germinar y crecer, dando lugar a la fecundación de la célula sexual femenina (primordio seminal) y al posterior desarrollo de una semilla. Aunque algunos grupos prósperos de plantas con flores liberan su polen en las corrientes de aire y son polinizados por el viento (por ejemplo, la mayoría de las gramíneas, familia Poaceae), la inmensa mayoría de las especies son polinizadas por animales y, en gran parte de los casos, los principales polinizadores son insectos. La polinización por el viento o el agua puede verse como una adaptación surgida a partir de la condición primitiva de polinización biótica por insectos y otros animales (Cox, 1991).

La polinización con éxito de una planta por un insecto u otro artrópodo requiere ciertas condiciones. Entre aquéllas directamente relacionadas con la biología de los artrópodos destacan las siguientes:

1. El polinizador debe poseer patrones de comportamiento que le permitan ir en busca de flores de color, forma y/o olor similares a la recién visitada. Para una planta, la deposición de polen sobre el estigma de una especie diferente no produce ningún beneficio reproductor. La planta posee, por tanto, una "firma" única en sus flores a la que responderá un polinizador etológicamente ajustado. Por otra parte, el polinizador puede recordar aquellas flores que le proporcionaron la mayor recompensa y, en consecuencia, responderá visitando tales flores. Las recompensas ofrecidas por diferentes especies vegetales son diversas (Tabla 1) y a menudo costosas de producir.
2. Debe existir algún grado de "ajuste" morfológico entre el polinizador y la flor, de modo que pueda efectuarse la polinización. En flores de forma sencilla, con corola abierta, como los botones de oro, *Ranunculus* spp. (familia Ranunculaceae) este ajuste puede no ir más allá de que el polinizador sea lo suficientemente grande como para tocar las anteras y el estigma mientras se alimenta en la flor. Aquellos insectos que se alimentan de néctar floral, pero que son demasiado pequeños como para llevar a cabo la polinización, son en cierto sentido parásitos de la planta; toman recursos sin proporcionar ningún servicio. En flores más complejas, la forma exacta del polinizador es importante. Por ejemplo, muchas orquídeas (familia Orchidaceae) poseen nectarios ocultos a los que sólo pueden llegar los insectos del tamaño y/o forma correctos.

Así pues, la polinización es un sofisticado proceso ecológico que puede adoptar una sorprendente variedad de formas, dependiendo del tipo de visitante floral y su comportamiento, las plantas implicadas y las recompensas que ofrecen.

DIVERSIDAD ACTUAL DE ARTRÓPODOS POLINIZADORES

Dentro del superphylum Panarthropoda, sólo se conoce la participación de dos clases en relaciones de polinización (Tabla 2). De estas dos clases, Pterygota (los insectos con alas) es con mucho la más importante; los Malacostraca (que,

Tabla 1
Tipos de recompensas que las plantas ofrecen a los polinizadores por sus servicios
(tomado principalmente de las fuentes citadas en Proctor et al., 1996).

Tipo de recompensa	Función	Ejemplos
Néctar	Alimento rico en carbohidratos	Ubícuo como recompensa a abejas, mariposas, polillas, etc.
Polen	Alimento rico en proteínas	Comúnmente recogido por las abejas para alimentar a sus larvas, pero también consumido por moscas, polillas y mariposas
Tejidos florales	Alimento	Algunas flores polinizadas por escarabajos ofrecen a sus polinizadores tejidos florales nutricios. En la polinización por "lugar de puesta" la recompensa son semillas en desarrollo que sirven de alimento larvario. Como ejemplos figuran las avispas polinizadoras de los higos (<i>Ficus</i> , familia Moraceae) y las polillas que polinizan <i>Yucca</i> (familia Agavaceae)
Aceites	Alimento e impermeabilización de nidos	Especies, principalmente tropicales, polinizadas por abejas y pertenecientes al menos a 79 géneros de 10 familias de plantas
Olor	Utilizado por abejas macho para atraer a las hembras	Abejas euglosinas (Hymenoptera: Apidae, Euglossini) polinizadoras de ciertas orquídeas (familia Orchidaceae) sudamericanas
Resina	Utilizada en la construcción del nido	Diversos géneros tropicales polinizados por abejas, por ejemplo <i>Dalechampia</i> (familia Euphorbiaceae) y <i>Clusia</i> (familia Clusiaceae)

en este contexto, implica sólo a los cangrejos y a los anfípodos) son polinizadores extremadamente raros y sólo existe un caso bien documentado (véase más adelante). De los restantes artrópodos terrestres, no se conoce ningún Arachnida polinizador, aunque las arañas a menudo acechan a los insectos que visitan las flores y explotan, de ese modo, la interacción para sus propios intereses depredadores. En realidad, algunas arañas han evolucionado una coloración corporal que imita la reflexión ultravioleta de las flores y atrae a los polinizadores hacia sus telas (Craig & Ebert, 1994).

La predominancia como polinizadores de los insectos sobre los restantes artrópodos se debe probablemente a varias causas. Muchos insectos tienen una visión aguda que es capaz de reconocer los colores y formas florales. Algunos, en particular las abejas de mayor tamaño, tienen tasas metabólicas comparativamente altas y requieren alimentos ricos en energía, de los cuales el néctar es una fuente ideal. La compleja estructura social de algunos insectos significa que un individuo debe recoger bastante más alimento del que puede consumir, para abastecer a la siguiente generación. Además, el sofisticado comportamiento de búsqueda de alimento también puede ser explotado por las plantas. Finalmente, y quizás de modo crucial, los insectos poseen soberbias capacidades de vuelo y pueden atravesar grandes distancias en un corto periodo de tiempo. Para una planta, todo esto significa que el polen puede ser dispersado a otro individuo, rápidamente y con precisión, y a menudo a distancias de cientos o miles de metros.

El examen de la tabla 2 permite ver los grupos de artrópodos polinizadores. A continuación se hará, para cada grupo, una evaluación de su importancia como polinizadores, así como una breve revisión de su biología y ecología, en lo tocante a la polinización. Para una explicación mucho más detallada de estos grupos y sus interacciones con las plantas que polinizan, véase Proctor et al. (1996).

Crustacea

Los Crustacea (cangrejos, gambas, cochinillas de humedad y formas emparentadas) parecen ser polinizadores poco proba-

Tabla 2
Principales grupos de artrópodos polinizadores de las plantas con flores.

Phyla, clases y órdenes	Importancia como polinizadores
Uniramia	
Pterygota	
Hymenoptera	Extremadamente importantes
Lepidoptera	Muy importantes
Diptera	Muy importantes
Coleoptera	Muy importantes para algunos grupos
Thysanoptera	Muy importantes para un pequeño grupo de plantas
Dictyoptera	Sólo de poca importancia
Crustacea	
Malacostraca	
Amphipoda	
Decapoda (?)	}
	Sólo de poca importancia

bles. De hecho, únicamente se ha informado de dos casos de visita de flores por crustáceos, de los cuales la polinización ha sido confirmada en uno solo. Recientemente se ha demostrado que los crustáceos anfípodos del género *Platorchestia* son los únicos polinizadores de *Aspidistra elatior* (familia Convallariaceae) en Japón (Kato, 1995). Estos artrópodos saltarines, desprovistos de alas, son aparentemente bastante móviles y se cree que pueden dispersar polen a cierta distancia.

El segundo caso de polinización por crustáceos es más incierto. Los cangrejos terrestres del género *Metasesarma* (familia Grapsidae) se alimentan en las flores de algunas especies de la familia de las piñas (Bromeliaceae) en los matorrales costeros de Brasil (Fischer et al., 1997). Estos investigadores especulan puede tener lugar transferencia de polen cuando los cangrejos se mueven entre flores, pero no existe evidencia directa de ello.

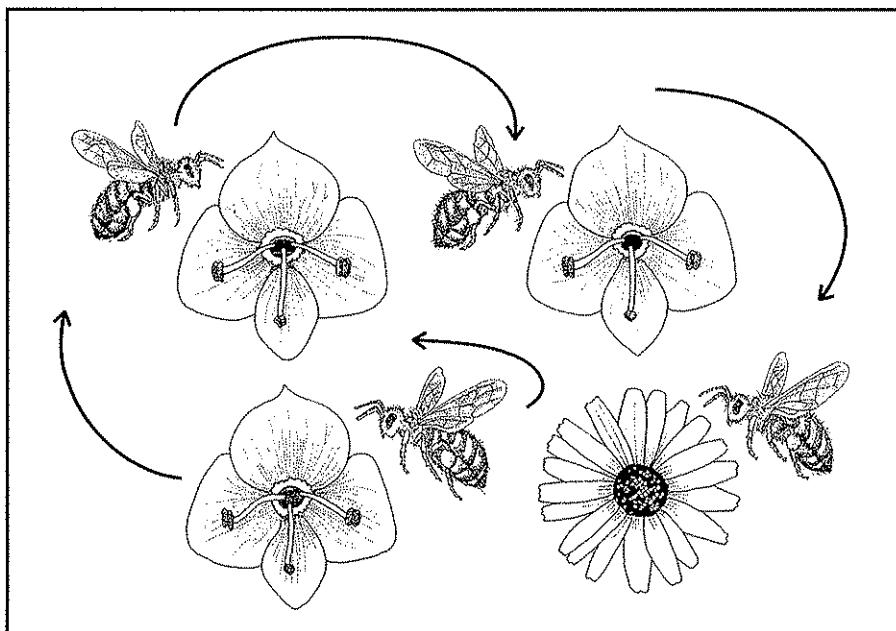


Fig. 2.- Constancia floral en las abejas. Ilustración del proceso de *majoring* y *minoring*, en el cual las abejas buscan y se alimentan en flores de la misma especie (*majoring*), pero visitan ocasionalmente otras especies (*minoring*) a fin de echar un vistazo a otros recursos florales potenciales, como el néctar. Si la especie *minor* produce consistentemente más recursos, o de mayor calidad, la abeja puede cambiarse a ella y dejar la especie *major*.

Fig. 2.- Flower constancy by bees: this illustrates the process of "majoring and minoring", in which bees search for and forage at flowers of the same species ("majoring"), but occasionally visit other species ("minoring") in order to keep track of other potential flower resources, e.g. nectar. If the "minor" species consistently produces more or better quality resources, the bee may switch to it from the "major" species.

Hymenoptera

Las abejas, avispas, hormigas y sus parientes, que constituyen el orden Hymenoptera, son los polinizadores más importantes de las angiospermas, por la gran proporción del orden que actúa como visitantes florales y por las adaptaciones etológicas que exhiben algunos grupos. Se conocen polinizadores en ambos subórdenes, Symphyta y Apocrita, que serán considerados por turno.

Symphyta, las abejas portasierra.- Éste es el menor de los dos subórdenes. Las abejas portasierra, superficialmente similares a avispas, a menudo visitan flores y se alimentan de néctar, aunque son esencialmente omnívoras. Su eficiencia e importancia como polinizadores para la mayoría de las plantas que visitan es con seguridad limitada, aunque la cantidad de polen transportada por algunos individuos puede ser grande (Lamborn & Ollerton, datos no publicados). Resulta interesante que estas especies a menudo visitan las flores de las especies que sirven de plantas nutricias a sus larvas (Proctor et al., 1996).

Apocrita, las abejas, avispas y hormigas.- Con diferencia el mayor de los subórdenes, los Apocrita se dividen fácilmente en dos secciones que comprenden los Parasitica (icneumónidos y otras "avispas" emparentadas que carecen de aguijón y que parasitan principalmente a plantas y a otros insectos) y los Aculeata (abejas, avispas y hormigas, cuyos ovopositores hacen de aguijón defensivo). Los Parasitica pueden ser visitantes florales comunes y numerosos pero su papel como polinizadores es limitado por su tamaño, generalmente diminuto. Muchas especies parasitan semillas en desarrollo de las flores que visitan, lo que posiblemente descarta su condición de polinizadores. No obstante, este parasitismo de semillas forma la base de la polinización en todas las especies conocidas de higueras (*Ficus* spp., familia Moraceae). En este sistema, parte de las semillas en desarrollo es consumida por las larvas de las avispas de los higos (familia Agaonidae) y esto constituye, de hecho, la "recompensa" para la avispa adulta que poliniza el higo.

Aculeata incluye al grupo más importante de polinizadores, las abejas (superfamilia Apoidea), así como a grupos que son de menor importancia global pero que pueden ser polinizadores significativos para algunas plantas, por ejemplo

las avispas propiamente dichas (superfamilia Vespoidea), las avispas esfécidas (superfamilia Sphecoidea) y las hormigas (superfamilia Formicoidea). De estos últimos grupos, las hormigas son polinizadores mucho menos importantes, a pesar de ser visitantes florales muy comunes. Se ha sugerido que esto se debe a que las hormigas producen secreciones antibióticas en sus glándulas metapleurales que matan los granos de polen que puedan adherirse a su cuerpo (Beattie, 1985).

Cierto número de características hacen a las abejas polinizadores tan importantes: su diversidad y ubicuidad; el hecho de que tanto los adultos como las larvas se alimentan principalmente de polen y néctar; su estructura social y habilidades de comunicación, a menudo sofisticadas; un sistema visual ajustado al espectro de color de las flores; su movilidad y habilidad en vuelo; y la tendencia de las abejas individuales a especializarse en flores concretas durante sus expediciones de alimentación (*majoring* o constancia floral; Fig. 2). Ninguno de estos rasgos es, en sí mismo, único de las abejas pero su combinación convierte a los Apoidea en polinizadores por excelencia. Como se verá en la siguiente sección, la diversificación, a escala geológica, de las abejas y de las plantas con flores parece ir paralela y probablemente intimamente ligada.

Lepidoptera

Los Lepidoptera son el orden de insectos que, en general, está más estrechamente asociado a las plantas con flores y que más depende de las flores como fuente de alimento. La mayoría de las mariposas y polillas se alimenta de néctar y polen como adultos y es, por tanto, polinizadora de una gran variedad de plantas. Las alargadas piezas bucales de muchas especies les permiten acceder incluso a las flores más profundas y esto ha llevado a proponer que estas plantas pueden estar implicadas en una "carrera de armas" evolutiva con sus polinizadores, en la cual los tubos florales más largos promueven la evolución de largas probóscides, lo cual a su vez favorece selectivamente los tubos florales más largos, y así sucesivamente. Esta idea es todavía controvertida, décadas después de haber sido sugerida por vez primera.

Normalmente, las mariposas se alimentan durante el día mientras que la mayor parte de las polillas lo hacen durante la noche (en ambos casos existen excepciones) y, de ese modo, se produce un reparto temporal del néctar floral. Esto significa que las flores polinizadas por Lepidoptera pueden ser polinizadas a lo largo de un extenso periodo. No obstante, algunas plantas polinizadas por polillas abren sus flores, producen olor y comienzan la secreción de néctar sólo por la noche, mientras que algunas plantas polinizadas por mariposas cesan su producción de néctar y olor durante la noche. Claramente, se trata de casos especializados de plantas polinizadas por Lepidoptera.

La constancia floral de las abejas ha eclipsado, en cierta medida, la igualmente sofisticada constancia floral de algunas mariposas, aunque éste es un área en la que se necesita más investigación (Lewis, 1989; Goulson et al., 1997).

Diptera

Las moscas son polinizadores importantes, aunque menospreciados, de una gran variedad de plantas con flores. Muchas especies son visitantes florales oportunistas y sus piezas bucales chupadoras les permiten la ingestión de néctar y polen en flores de corola abierta. Aunque normalmente son de pequeño tamaño, pueden ser numerosas y, colectivamente, polinizadores importantes de flores que, por otra parte, no parecen estar adaptadas específicamente a la polinización por moscas. Algunas plantas (particularmente de las familias Asclepiadaceae, Araceae y Aristolochiaceae) han evolucionado flores que imitan carroña, excrementos, frutos en descomposición u otro material orgánico putrefacto ("atracción por putrefacción" *sensu* Ollerton & Liede, 1997). La alimentación floral especializada ha evolucionado en ciertas familias de dipteros y algunas especies de las familias Syrphidae y Bombyliidae imitan a las abejas tanto en su apariencia como en su comportamiento. Algunos Syrphidae también presentan constancia floral (Goulson & Wright, 1998).

Las relaciones mosca-planta pueden alcanzar un alto grado de especialización. Por ejemplo, en Sudáfrica Manning & Goldblatt (1996, 1997) han encontrado dos gremios de especies de plantas no emparentadas (formados por 20 y 28 especies, respectivamente) que poseen una morfología y coloración floral, composición de néctar y momento de floración similares. Dentro de cada gremio, las plantas comparten los mismos polinizadores principales, en ambos casos especies de dipteros de la familia Nemestrinidae. Estas moscas tienen proboscides extremadamente largas (de más de cuatro veces la longitud del cuerpo, en una especie) que les permiten alimentarse en esas profundas flores. La dependencia de un número tan alto de plantas de los mismos polinizadores especializados es inusual y tiene implicaciones obvias en caso de que las moscas se extingan en un futuro, bien de modo natural o por interferencia humana.

Coleoptera

Los escarabajos son visitantes poco frecuentes de la mayor parte de las flores, pero algunas plantas de zonas templadas, y bastantes de zonas tropicales, son polinizadas principal o exclusivamente por estos insectos. En Europa, los escarabajos de la familia Cantharidae se encuentran a menudo sobre las amplias y expuestas inflorescencias de las umbelíferas (familia Apiaceae). Los escarabajos tienden a ser insectos bastante inactivos y dependen más de su duro exoesqueleto para la protección que de un vuelo rápido. Por tanto, no se trata de insectos ideales para la dispersión de polen, aunque indudamente

realizan esta misión en algunas plantas especializadas. Dichas plantas ofrecen a veces tejido floral nutriente como recompensa debido a que, a diferencia de los tres órdenes anteriores de insectos polinizadores, los escarabajos poseen piezas bucales masticadoras y no pueden alimentarse de néctar con facilidad.

Aunque a menudo se considera que los sistemas de polinización basados en la atracción por putrefacción se limitan a los Diptera, pueden estar centrados en Coleoptera que se alimentan de carroña o excrementos. Un ejemplo de ello es el género *Amorphophallus* (familia Araceae) que incluye al famoso *A. titanum*, una de las mayores "flores" conocidas (estrictamente hablando, se trata de una inflorescencia). Su olor a materia orgánica en descomposición y su coloración apagada o sombría son atractivos irresistibles para sus principales polinizadores, escarabajos de familias como los Staphylinidae, los Nitidulidae y los Scarabaeidae (Kite et al., 1998).

Dictyoptera

Las cucarachas (familia Blattellidae) son los principales polinizadores del árbol tropical *Uvaria elmeri* (familia Annonaceae) en Sarawak, Malasia (Nagamitsu & Inoue, 1997). Las flores de este árbol exhiben una serie de adaptaciones para la polinización por cucarachas, como un olor similar al de madera en descomposición. Éste es el único caso conocido de polinización por cucarachas.

Thysanoptera

A pesar de su diminuto tamaño (en general, menos de 2 mm de longitud), los insectos conocidos como trips son polinizadores importantes de cierto número de plantas, principalmente en los trópicos. Son los únicos polinizadores de *Popowia pisocarpa* (familia Annonaceae) en Sarawak, Malasia (Momo-se et al., 1998) y de *Swietenia mahagoni* (familia Meliaceae) en Florida, EE.UU. (Howard et al., 1995). Ambas especies muestran adaptaciones específicas de su estructura floral para el uso de estos pequeñísimos vectores de polen. Se sabe también que los trips son los polinizadores de muchos árboles de la familia Dipterocarpaceae en la pluviselva malaya (Appanah, 1993). Finalmente, se piensa que los trips "inducen" la polinización por el viento en la palmera *Chamaedorea pinnatifrons* (familia Arecaceae) en Perú (Listabarath, 1993). Mientras se mueven por las flores de esta palma, los trips desencadenan la apertura de las anteras con polen, lo cual libera el polen al viento y facilita la polinización.

Otros órdenes

Se sabe que miembros de los órdenes Collembola, Dermaptera, Plecoptera, Hemíptera, Neuroptera y Trichoptera se alimentan regularmente de polen o néctar en algunas flores y pueden transportar polen en sus cuerpos. Sin embargo, se consideran por lo general polinizadores poco importantes para la mayoría de las plantas (Proctor et al., 1996). A veces se encuentran saltamontes y grillos (orden Orthoptera) en las flores y, en ausencia de piezas bucales chupadoras, pueden incluso masticar el tejido productor de néctar (Ollerton, datos no publicados) pero no se ha observado que polinicen las flores que visitan. No obstante, dada la diversidad de relaciones polinizador-planta y lo íntimo de las mismas, especialmente en los trópicos, no sería sorprendente encontrar que insectos de dichos órdenes actúan como polinizadores especializados de algunas plantas.

Tabla 3

Principales grupos actuales de plantas con semillas, su diversidad, fecha más temprana aceptada de origen y presencia de polinización por insectos. Los nombres de las clases siguen a Barnes (1998). Los datos sobre la diversidad actual se han tomado de Mabberley (1990). Los datos sobre el origen evolutivo se han tomado de Crane (1996), Knoll (1986), Mapes & Rothwell (1998) y Zhifeng & Thomas (1989).

Clase	Nombre vulgar	Número de especies existentes	Origen evolutivo (millones de años)	Polinización por insectos
Pinopsida	Coníferas	614	Carbonífero tardío (300)	No
Ginkgoopsida	Ginkgo	1	Pérmico medio (270)	No
Cycadopsida	Cíadas	121	Pérmico temprano (285)	Común (?)
Gnetopsida	Gnetófitas	69	Triásico tardío (210)	Dominante (?)
Magnoliopsida y Liliopsida	Plantas con flores (dicotiledóneas y monocotiledóneas)	250.000	Jurásico tardío (?) (150)	Dominante

LA EVOLUCIÓN DE LA POLINIZACIÓN BIÓTICA

La historia evolutiva de los artrópodos polinizadores es en buena medida la historia de los insectos polinizadores; como ya se ha visto, los insectos son los principales polinizadores de las plantas con flores con representantes actuales. La larga historia de los insectos, que precede a la de las angiospermas, sugiere que éste ha sido siempre el caso, aunque algunos grupos de insectos extintos hace tiempo poseyeron piezas bucales aparentemente adaptadas para alimentarse de polen y pueden haber sido polinizadores importantes en un pasado lejano (Labandeira, 1997).

Los orígenes exactos de la polinización biótica son oscuros pero es posible que evolucionase a partir de la dispersión de esporas por insectos que se alimentaban de las estructuras reproductoras de plantas sin semillas como los helechos y las colas de caballo, o incluso de hongos, actividad que está bien documentada en el registro fósil del periodo Devónico temprano (hace unos 385 millones de años), mucho antes de la evolución de las primeras plantas con polen y semillas (Labandeira, 1998). Debe señalarse, no obstante, que la dispersión de propágulos como las esporas (que no tiene una diana) es un proceso muy diferente de la polinización biótica, en la cual el polen debe dispersarse a una diana concreta, es decir, el estigma de otra flor. En realidad, existe una ventaja en la dispersión de propágulos lejos de otras plantas de la misma especie que pueden competir por recursos como la luz, el agua o el espacio. Dicho esto, la polinización evolucionó casi con seguridad a partir de alguna interacción casual herbívora pero un requisito para la evolución de la polinización biótica deben haber sido artrópodos con las adaptaciones etológicas necesarias para moverse entre estructuras reproductoras de aspecto y/u olor similares.

El registro fósil de las plantas con semillas proporciona evidencias de posible polinización biótica incluso ya en el Carbonífero tardío (hace unos 300 millones de años), momento en el cual algunas especies primitivas de helechos con semillas poseían granos de polen en apariencia demasiado grandes para ser dispersados por el viento, junto con enormes órganos portadores de polen y presumiblemente atractivos (Crepel, 1979). Después, el registro fósil proporciona indicios dispersos de polinización biótica, inferidos de la morfología de las estructuras reproductoras de diversos helechos con semillas y otros grupos de plantas, ahora extintos. La mejor evidencia, incluida la preservación de daños a estructuras reproductoras por masticación de insectos, procede del trabajo sobre el género *Cycadeloidea* (resumido en Crepel, 1979). La deducción de polinización por insectos a partir de rasgos fosilizados es problemática y una prueba más directa de un origen de la polinización previo a la aparición de las angiospermas procede

de estudios con plantas existentes que están sólo distamente emparentadas con las plantas con flores (Tabla 3). Por ejemplo, se sabe que géneros de gimnospermas como *Gnetum*, *Ephedra* (ambas de la familia Gnetaceae) y *Zamia* (familia Zamiaceae) contienen especies polinizadas por insectos (Norstog, 1987; Kato & Inoué, 1994; Kato et al., 1995). Si estas interacciones representan la ecología reproductora de miembros ancestrales de los mismos grupos vegetales, entonces no puede negarse que la polinización biótica de las plantas por los artrópodos precede considerablemente a la evolución de las plantas con flores. Sin embargo, también es posible que las gnetófitas y las cíadas hayan evolucionado recientemente la polinización biótica como respuesta a la abundancia de polinizadores de angiospermas. Por tanto, decidir que hipótesis es correcta requerirá la integración de los datos de morfologías reproductoras fósiles con los de especies actuales.

HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS ARTRÓPODOS POLINIZADORES

Si los helechos con semillas, gnetófitas, cíadas y otras no-angiospermas eran polinizadas bióticamente, no existe razón para sugerir que sus insectos polinizadores eran cualitativamente diferentes de los polinizadores de las plantas con flores. De los cuatro órdenes principales de insectos polinizadores, dos (Diptera y Coleoptera) tuvieron sus orígenes durante el Pérmico, cuando los helechos con semillas constituyan la flora dominante (Knoll, 1986) mientras que los otros (Lepidoptera e Himenoptera) evolucionaron a mediados del Jurásico, casi con certeza antes que las angiospermas más antiguas. Así, esos grupos de insectos habrían estado en una posición única para explotar la aparición de las angiospermas.

A pesar de su evolución anterior, se ha sugerido que la diversificación de los principales órdenes de insectos polinizadores (Diptera, Coleoptera, Lepidoptera e Hymenoptera) estuvo íntimamente ligada a la diversificación de las plantas con flores (véanse referencias en Labandeira & Sepkoski, 1993). Según esta hipótesis, bastante simplista, existió una retroalimentación positiva entre la evolución de nuevas especies vegetales y la evolución de nuevas especies de polinizadores. Si éste fue el caso, se esperaría que la historia evolutiva de los principales órdenes de polinizadores siguiese a la de las angiospermas, con una diversificación escalonada de insectos y plantas. A juzgar por el registro fósil, esto no ha ocurrido (Fig. 3). Desde su origen probable en el Jurásico tardío, hace unos 150 millones de años, las angiospermas siguieron siendo bastante escasas hasta el inicio de una diversificación explosiva al comienzo del Cretácico, hace aproximadamente 120 millones de años. La cantidad de plantas con flores aumentó entonces de modo exponencial

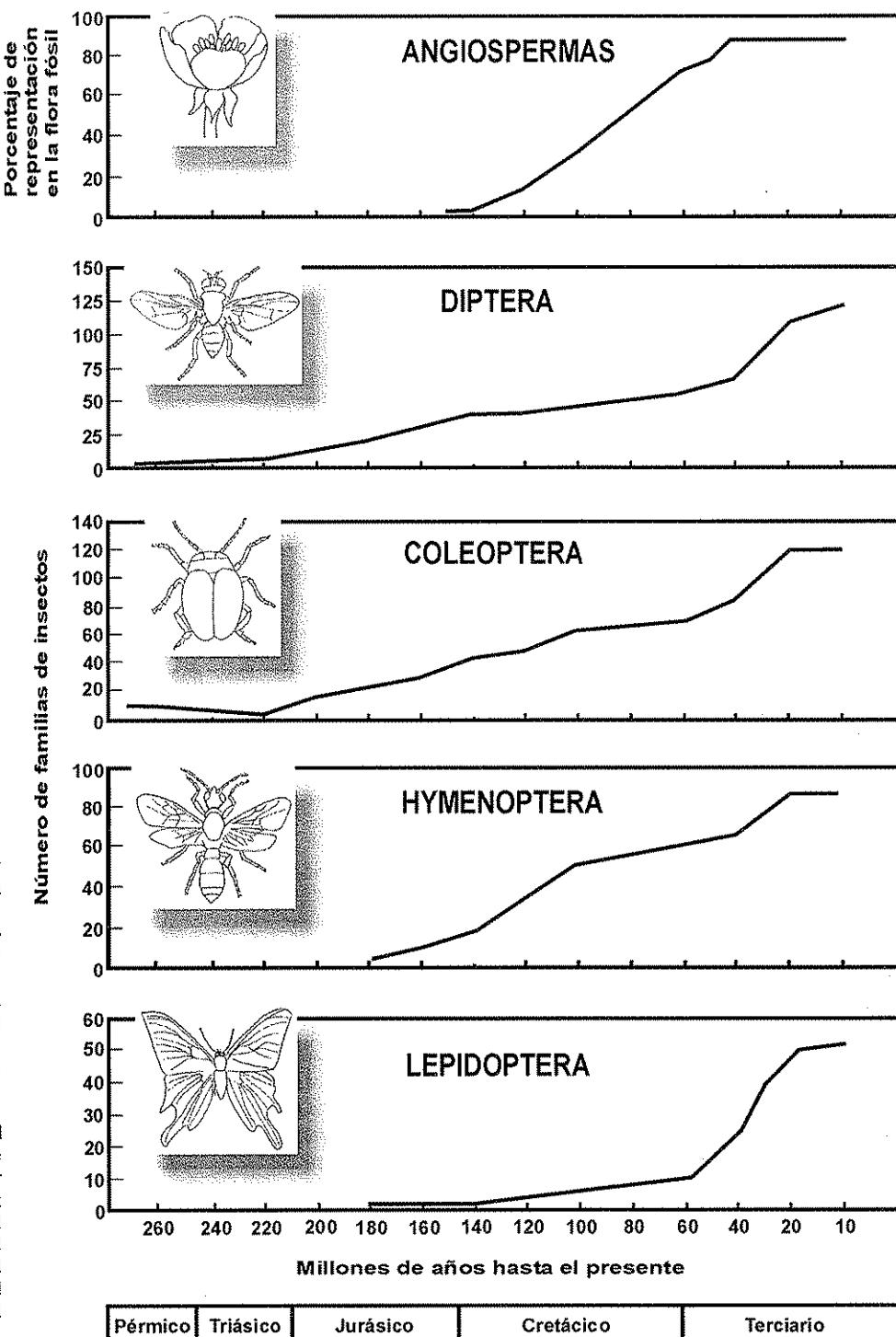


Fig. 3.- Evolución y diversificación, a escala temporal geológica, de las angiospermas y los cuatro órdenes principales de insectos polinizadores. Los datos se han estimado a partir de las gráficas presentadas por Knoll (1986) y Labandeira & Sepkoski (1993).

Figure 3.- Evolution and diversification of the angiosperms and the four main orders of pollinating insects, over geological time. Data are estimated from the graphs presented in Knoll (1986) and Labandeira & Sepkoski (1993).

hasta el Terciario medio (hace unos 35 millones de años), momento en el cual ya habían dominado la mayoría de los hábitats terrestres (y, por consiguiente, las comunidades animales en aquellos ecosistemas) durante quizá 40 millones de años. La cantidad de especies de angiospermas se estabilizó finalmente en este punto, aunque dicha estabilidad es dinámica e implica tasas de extinción de taxa antiguos similares a las de aparición de nuevos taxa.

En contraste, los cuatro órdenes principales de polinizadores evolucionaron algún tiempo antes de que apareciesen las angiospermas (Fig. 3). Esto ocurrió ya en el Pérmico medio (hace unos 270 millones de años) para Diptera y Coleoptera y el Jurásico medio (hace unos 180 millones de años) para los Lepidoptera e Hymenoptera. Los cuatro órdenes de insectos

tuvieron períodos de diversificación previos a la evolución de las angiospermas y la trayectoria de su diversificación permaneció constante hasta un máximo hace 20-10 millones de años. En dos de los órdenes (Diptera y Lepidoptera), el periodo de diversificación principal tuvo un retraso con respecto al de las angiospermas. En el caso de los Lepidoptera, que es el orden más dependiente de las plantas con flores, el mayor periodo de diversificación comenzó mucho más tarde que para los restantes, al comienzo del Terciario, hace 60 millones de años. Ésta es la fecha más temprana deducida del registro fósil para la evolución de la polinización especializada por mariposas y polillas (véase más adelante) y ambas observaciones pueden estar ligadas. Para los Hymenoptera existe una concordancia mucho mayor con el patrón de diversificación de las plantas

Tabla 4

Momento propuesto para la aparición de determinadas interacciones polinizador-planta especializadas. Las cifras dadas son aproximadas y representan el punto medio de cada período geológico. La información está basada en gran medida en el registro fósil vegetal y se ha tomado de Crepet (1979, 1984), Crepet et al. (1991) y Crepet & Nixon (1998).

Período geológico	Millones de años	Polinización especializada
Terciario	Plioceno	3
	Mioceno	15
	Oligoceno	30
	Eoceno	45
	Paleoceno	60
	Cretácico tardío	85
	Cretácico medio	110
Cretácico temprano	135	Escarabajo

con flores. Esto puede ser mera coincidencia, o puede indicar la gran dependencia de las plantas con flores respecto de la polinización por abejas: Crepet (1996) señala que el registro fósil sugiere que las abejas se diversificaron durante mediados a finales del Cretácico, al mismo tiempo que las plantas con flores. Labandeira & Sepkoski (1993) han sugerido que el origen y diversificación de las angiospermas no tuvo efectos sobre las tasas de diversificación de los insectos y que la coincidencia en el máximo de diversidad en muchos grupos de insectos y en angiospermas es simplemente una consecuencia de la tasa exponencial de incremento de estos grupos desde su origen. Esto puede ser cierto a niveles taxonómicos altos (por ejemplo, familias) pero, como reconocen Labandeira & Sepkoski (1993), a niveles taxonómicos inferiores (por ejemplo, géneros) ha existido con certeza una evolución paralela entre grupos de insectos polinizadores y de plantas con flores (véase Proctor et al., 1996, para muchos ejemplos concretos).

EL ORIGEN DE LOS MODOS DE POLINIZACIÓN ESPECIALIZADOS

Las interacciones antiguas entre plantas y polinizadores deben, por necesidad, inferirse a partir de fósiles. Por un lado, el examen de las piezas bucales de los insectos permite asignarles funciones (Labandeira, 1997); por otro, se pueden inferir los polinizadores a partir de la morfología floral fósil (Crepet, 1979). Cuando se basan en una buena descripción biológica, estas inferencias pueden ser poderosas. Mediante la observación de especies de plantas actuales y la construcción de filogenias morfológicas y moleculares, se puede observar, por ejemplo, que las flores estrechas y tubulares tienden a evolucionar a partir de flores abiertas y poco profundas, con la exclusión posterior de los polinizadores que carecen de las largas piezas bucales necesarias para acceder al néctar. Probablemente, las interacciones polinizador-planta pueden evolucionar deprisa, a juzgar por los recientes estudios filogenéticos de los sistemas de polinización (véanse referencias en Ollerton, 1996a; Fig. 4). Sin embargo, esta evolución también puede ir desde modos especializados hacia sistemas más generales, con participación de gran variedad de taxa independientes de insectos (Armbruster & Baldwin, 1998), que es, con mucho, el tipo más común de relación (Waser et al., 1996).

El registro fósil de las plantas con flores deja claro que la mayor parte de las clases existentes de interacción especializada polinizador-planta ya habían evolucionado en el Eoceno, hace unos 50 millones de años (Tabla 4). Es de esperar que algunas de esas fechas retrocedan incluso más a medida que

se hagan nuevos descubrimientos fósiles; por ejemplo, algunas familias de Diptera que contienen visitantes florales especializados tienen un registro fósil que se remonta al Jurásico medio (Ren, 1998). ¿Estaban estos insectos asociados con flores polinizadas por moscas especializadas ya antes del primer indicio definitivo de polinización por dipteros, más de 100 millones de años más tarde, en el Eoceno? Por lo que se sabe sobre la naturaleza rápida y flexible de la evolución de los sistemas de polinización (véase más arriba) parece inconcebible argumentar que no lo estaban.

POLINIZADORES DE ANGIOSPERMAS "PRIMITIVAS" ACTUALES, ¿UNA MIRADA AL PASADO?

Además de utilizar el registro fósil para extraer conclusiones respecto a la evolución de las relaciones polinizador-planta, cierto número de autores ha intentado, en los últimos 20 años, formarse una idea de la evolución de estas relaciones mediante el estudio de plantas con flores existentes en la actualidad pero consideradas "primitivas" (por ejemplo, Thien, 1980; Thien et al., 1983; Bernhardt & Thien, 1987; Endress, 1990; Pellmyr et al., 1990; Lloyd & Wells, 1992). Se han estudiado grupos de insectos tan diversos como escarabajos, moscas, polillas, trips y abejas como polinizadores de las angiospermas más antiguas. Esta aproximación genera datos valiosos sobre las interacciones polinizador-planta, pero está limitada en dos aspectos:

1. Los análisis filogenéticos recientes (Taylor & Hickey, 1992; Doyle & Donoghue, 1993; Qiu et al., 1993; aunque véase Doyle, 1998) y los descubrimientos fósiles (Crane et al., 1987; Taylor & Hickey, 1990) indican que las primeras plantas con flores eran taxa herbáceos o subarbustivos pequeños relacionados con familias como las Chloranthaceae, Saururaceae, Lardizabalaceae y Piperaceae (aunque véase Sun et al., 1998). Esta "hipótesis de la paleoherbácea" (Taylor & Hickey, 1992) contrasta con la creencia anterior que sostiene que los grupos más primitivos eran familias que albergaban taxa leñosos como Winteraceae, Magnoliaceae, Degeneriaceae e Illisiaceae (las "magnolidas"). La mayoría de los estudios (aunque no todos) citados al comienzo del apartado han estado relacionados con la polinización y biología reproductora de magnolidas leñosas "primitivas" y, de este modo, fueron motivados por una opinión que ahora se considera demasiado simplista; aunque estos taxa son indudablemente representantes de linajes antiguos, no son buenos modelos del origen de las primeras plantas con flores.

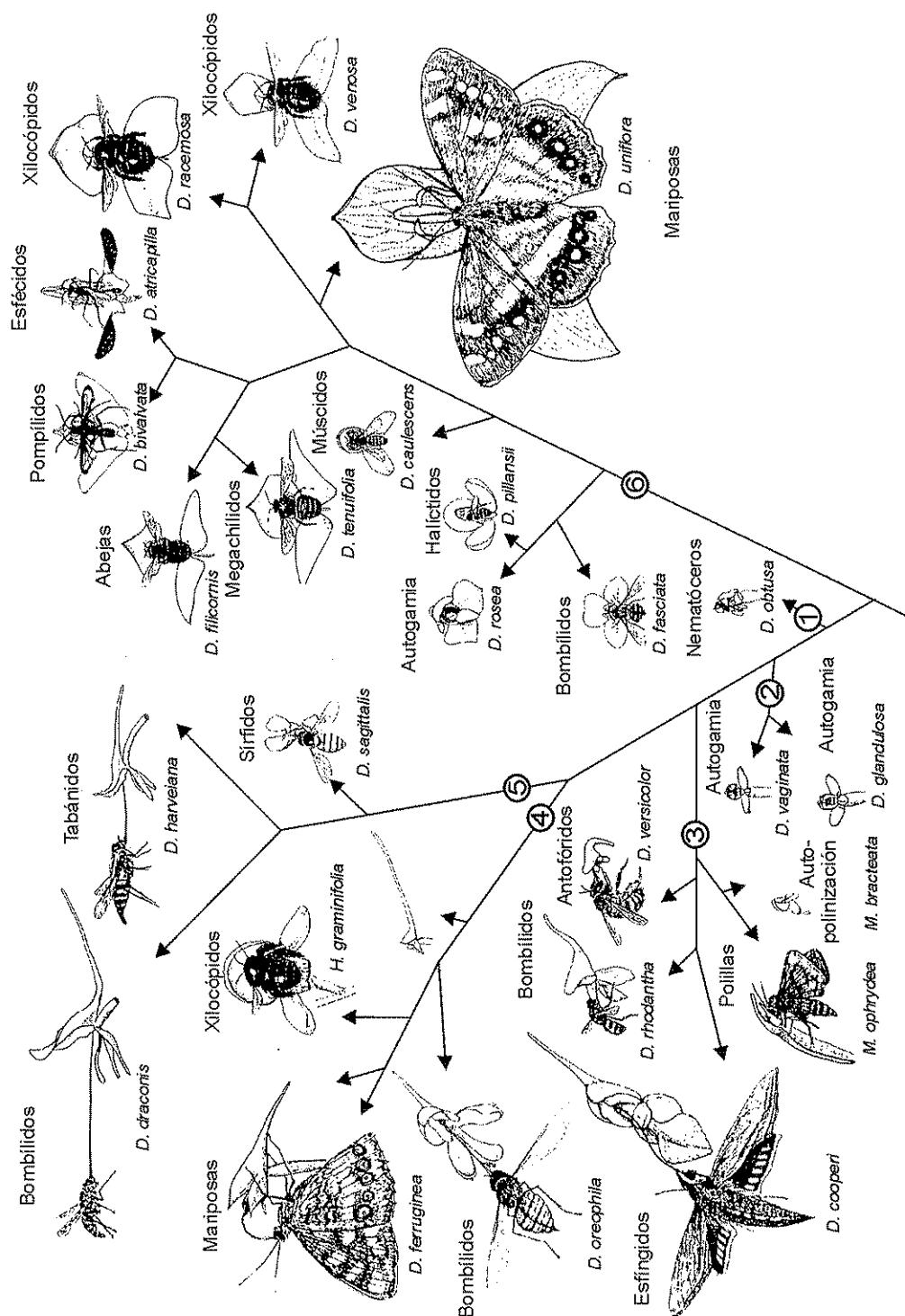


Fig. 4.- Evolución de los modos de polinización en el género *Disa* (familia Orchidaceae) en Sudáfrica. Esta filogenia se basa en un cladograma morfológico de una muestra representativa de las casi 120 especies del género. La gran variabilidad en los modos de polinización entre especies estrechamente emparentadas sugiere que esos modos pueden evolucionar rápidamente. Reproducido de Johnson et al. (1998) con permiso.

Figure 4. The evolution of pollination systems in the genus *Disa* (family Orchidaceae) in southern Africa. This phylogeny is based on a morphological cladogram of a representative sample of the c. 120 species in the genus. The great variability in pollination systems between closely related species suggests that these distinct systems can rapidly evolve. Reproduced from Johnson et al. (1998) with permission.

2. Sea cual sea el modelo correcto para la evolución de las angiospermas, no existe *a priori* razón alguna para equiparar una morfología "primitiva", no derivada, con una ecología "primitiva". De hecho, podría argumentarse lo opuesto; un linaje que ha sobrevivido tanto tiempo lo ha hecho porque es flexible y adaptable. El cambio geológico, climático y biótico a largo plazo es la norma, ¿debería esperarse que las interacciones entre especies se mantengan estables durante largos períodos de tiempo? La opinión imperante sobre las comunidades animales y vegetales actuales es la del predominio de lo accidental y lo casual, de que son conglomerados efímeros de especies con una historia relativamente corta de coexistencia (para una discusión reciente de este tema véase DiMichele, 1994; para evidencia tanto a favor como en contra de asociaciones a largo plazo, véase Labandeira et al., 1994). Si esta opinión es correcta, se sigue que es improbable que interacciones como las relaciones polinizador-planta persistan durante millones de años y que es improbable que los polinizadores actuales de grupos primitivos de angiospermas representen los de los ancestros de las plantas. Las interacciones polinizador-planta actuales son predominantemente generalistas y quizás incluso de naturaleza transitoria (Waser et al., 1996).

Los estudios de las relaciones polinizador-planta han ido por detrás de las interpretaciones filogenéticas de la evolución de las angiospermas y existen comparativamente pocos estudios de la polinización en las paleoherbáceas, con respecto a las magnólicas (véase Endress, 1990). La paleoherbácea mejor representada en la literatura es el género *Piper* (familia Piperaceae), que ha sido objeto de considerable cantidad de atención por parte de los ecólogos. *Piper* es un género templado cálido a tropical, con unas 1000 especies de herbáceas, arbustos, lianas y pequeños árboles. He revisado esa literatura para evaluar si el género está asociado con linajes antiguos de polinizadores y otros insectos con los que interacciona, por ejemplo, herbívoros y depredadores de semillas. Esta información se resume en la tabla 5, que muestra el tipo de asociación, los taxones que interaccionan con *Piper* y los primeros fósiles registrados para cada taxón. En la medida de lo que puede afirmarse a partir del conocimiento del registro fósil, la gran mayoría de las familias de insectos asociadas con *Piper* tuvieron su origen mucho después de la primera aparición de las plantas con flores al final del Jurásico (Tabla 5). Esto no apoya la afirmación de que *Piper* está todavía asociada con linajes antiguos de insectos o de que este grupo de plantas puede usarse como modelo de la evolución de las primeras angiospermas.

Una limitación del ejercicio anterior es que, mientras que *Piper* pertenece a un grupo de angiospermas que se consideran colectivamente como primitivas, el propio género puede no ser tan antiguo. El único registro de polen fósil procede del Eoceno de Nueva Zelanda, aunque apariciones previas pueden haber sido mal identificadas como pertenecientes a otras familias. Se han registrado presuntos fósiles foliares de *Piper* y taxa relacionados del Terciario de América Central y del Sur, Indonesia y Australia. Así, sobre la base de la evidencia fósil puede decirse que *Piper* tiene probablemente al menos 50 millones de años de edad, aunque sus fósiles foliares pueden no haber sido reconocidos como tales debido

a la imposibilidad de distinguirlos de otras familias no emparentadas como las Smilacaceae y las Dioscoreaceae (Dr. John Conran, Universidad de Adelaida; comunicación personal, 1994). Desafortunadamente, *Piper* es el género más investigado de angiosperma "primitiva" y existen pocos datos para otros grupos de paleoherbáceas con registros fósiles menos ambiguos, como por ejemplo las Chloranthaceae (Taylor & Hickey, 1990). Claramente, ésta es un área donde se requiere más investigación.

CONCLUSIONES

Las interacciones polinizador-planta tienen una larga historia evolutiva y una compleja ecología actual. Las páginas precedentes deberían haber dado una idea de los orígenes de esta clase de interacción, su desarrollo evolutivo y la diversidad resultante que se observa en la actualidad. Dentro del contexto de la historia de la ciencia, el estudio de las interacciones polinizador-planta también tiene una larga historia. En los dos últimos siglos, se ha desarrollado una vasta literatura y, necesariamente, este artículo ha ignorado muchos temas importantes y refleja las propias interpretaciones y preferencias del autor. La importancia del estudio y la conservación de estas relaciones, sin embargo, es incuestionable. Las relaciones polinizador-planta son una clase extremadamente importante de interacción ecológica que es no sólo vital para el funcionamiento a largo plazo de los ecosistemas terrestres (naturales y agrícolas) sino también para la diversificación evolutiva de una gran variedad de organismos. El estudio de los polinizadores y las plantas que visitan no requiere un equipo caro, simplemente un ojo observador e interés en el tema (para una introducción a las técnicas, véase Dafni, 1992, y Kearns & Inoue, 1993). Incluso una simple relación de los insectos que visitan las flores de una localidad puede ser de gran valor. Por ejemplo, entre septiembre de 1887 y julio de 1899, Robertson (1928) registró sistemáticamente los visitantes florales en un radio de 10 millas alrededor de Carlinville, Illinois, EE.UU. Registró un total de 15.172 insectos que visitaron 442¹ especies de plantas, excluyendo las visitas a 14 especies, principalmente polinizadas por el viento. Este trabajo es monumental y un testimonio increíble de la paciencia, capacidad de observación y conocimientos de historia natural de Robertson. Cien años tras su compilación, esta base de datos sobre las relaciones polinizador-planta sigue siendo una fuente valiosa para los investigadores (por ejemplo, Waser et al., 1996). Los estudios sobre la biodiversidad tratan principalmente de la diversidad taxonómica y genética pero descuidan las interacciones entre especies que son, después de todo, la fuerza conductora de los ecosistemas. El estudio y registro continuos de los polinizadores y las plantas que visitan son vitales si quiere entenderse cómo puede afectar la perturbación humana de dichas relaciones a la supervivencia a largo plazo de las comunidades naturales.

NOTAS

¹ Robertson (1928) afirma "... 15.172 visitas a 441 flores ... excluyendo las visitas a 12 flores anemófilas". En la copia de la biblioteca de la Royal Entomological Society de Londres, que lleva escrito "Obsequio de Charles Robertson", el 441 ha sido cambiado por un 442 y el 12 por un 14, quizás por el mismo Robertson. Esta copia tiene otras muchas correcciones al texto, todas hechas aparentemente por la misma mano.

AGRADECIMIENTO

Mi agradecimiento más sincero al Dr. Marcos Méndez por invitarme a escribir este artículo. Agradezco a la Sra. Stella Watts sus soberbias ilustraciones, al Dr. Duncan McCollin la lectura y comentarios del manuscrito y al Dr. Steve Johnson y al editor del American Journal of Botany el permiso para reproducir la figura 4.

Tabla 5

Revisión de los insectos asociados con *Piper* (familia Piperaceae). Los datos se presentan a nivel de familia; he excluido aquéllos que sólo proporcionaban el orden. Los datos se tomaron de las siguientes fuentes: Semple (1974), Risch et al. (1977), Fleming (1985), Marquis (1988, 1990), Grieg (1993), Sandlin & Willig (1993) y Ollerton (1996b). La información sobre los primeros fósiles conocidos se tomó de Benton & Whyte (1993). Las determinaciones o fechas inciertas de los fósiles se indican mediante una interrogación tras la edad.

Clase de interacción	Taxa implicados	Primeros fósiles conocidos
Polinización	Hymenoptera: Trigonidae Hymenoptera: Halictidae Hymenoptera: Megachilidae Diptera: Syrphidae	Cretácico tardío (?) Eoceno tardío Eoceno tardío Cretácico medio (?)
Herbivorismo/polinización (?)	Diptera: Cecidomyiidae	Cretácico temprano
Depredación de semillas	Hemiptera: Pentatomidae Hemiptera: Alydidae Hemiptera: Miridae	Paleoceno Jurásico Jurásico
Herbivorismo	Coleoptera: Curculionidae Orthoptera: Acrididae Orthoptera: Tettigoniidae Coleoptera: Curculionidae Lepidoptera: Geometridae Lepidoptera: Hesperiidae Lepidoptera: Pyralidae Lepidoptera: Torticidae Diptera: Cecidomyiidae Phasmida: Phasmatidae	Jurásico temprano (?) Eoceno Paleoceno Jurásico temprano (?) Oligoceno Oligoceno Eoceno tardío Eoceno tardío Cretácico temprano Eoceno tardío
Mutualismo de protección	Hymenoptera: Formicidae	Cretácico medio

BIBLIOGRAFÍA

- APPANAH, S., 1993. Mass flowering of dipterocarp forests in the aseasonal tropics. *J. Biosci.*, **18**: 457-474.
- ARMBRUSTER, W. S. & BALDWIN, B. G., 1998. Switch from specialized to generalized pollination. *Nature*, **394**: 632.
- BARNES, R. S. K. (ed.) 1998. *The Diversity of Living Organisms*. Blackwell Science, Oxford, 345 pp.
- BEATTIE, A. J., 1985. *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge, 192 pp.
- BENTON, M. J. & WHYTE, M. A. (eds.) 1993. *The Fossil Record 2*. 2^a ed. Chapman and Hall, Londres, 864 pp.
- BERNHARDT, P. & THIEN, L. B., 1987. Self-isolation and insect pollination in the primitive angiosperms: new evaluations of older hypotheses. *Plant Syst. Evol.*, **156**: 159-176.
- BUCHMANN, S. L. & NABHAN, G. P., 1996. *The Forgotten Pollinators*. Island Press, Washington D.C., 292 pp.
- COSTANZA, R., D'ARGE, R., DE GROOT, R., FARBER, S., GRASSO, M., HANNON, B., LIMBURG, K., NAEEM, S., O'NEILL, R. V., PARUELO, J., RASKINS, R. G., SUTTON, P. & VAN DEN BELT, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**: 253-260.
- COX, P. A., 1991. Abiotic pollination: an evolutionary escape for animal-pollinated angiosperms. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **333**: 217-224.
- CRAIG, C. L. & EBERT, K., 1994. Colour and pattern in predator-prey interactions: the bright body colours and patterns of a tropical orb-spinning spider attract flower-seeking prey. *Funct. Ecol.*, **8**: 616-620.
- CRANE, P. R., 1996. The fossil history of the gnetales. *Int. J. Plant Sci.*, **157** (supl.): S50-S57.
- CRANE, P. R., FRIIS, E. M. & PEDERSEN, K. R., 1989. Reproductive structure and function in Cretaceous Chloranthaceae. *Plant Syst. Evol.*, **165**: 211-226.
- CREPET, W. L., 1979. Insect pollination: a paleontological perspective. *BioScience*, **29**: 102-108.
- CREPET, W. L., 1984. Advanced (constant) insect pollination mechanisms: pattern of evolution and implications vis-à-vis angiosperm diversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **71**: 607-630.
- CREPET, W. L., 1996. Timing of the evolution of derived floral characters: Upper Cretaceous (Turonian) taxa with tricolpate and tricolpate-derived pollen. *Rev. Paleobot. Palynol.*, **90**: 339-359.
- CREPET, W. L. & NIXON, K. C., 1998. Fossil Clusiaceae from the late Cretaceous (Turonian) of New Jersey and implications regarding the history of bee pollination. *Amer. J. Bot.*, **85**: 1122-1133.
- CREPET, W. L., FRIIS, E. M. & NIXON, K. C., 1991. Fossil evidence for the evolution of biotic pollination. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **333**: 187-195.
- DAFNI, A., 1992. *Pollination Ecology: A Practical Approach*. I.R.L. Press, Oxford, 250 pp.
- DiMICHELE, W. A., 1994. Ecological patterns in space and time. *Paleobiology*, **20**: 89-92.
- DOYLE, J. A., 1998. Phylogeny of vascular plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **29**: 567-599.
- DOYLE, J. A. & DONOGHUE, M. J., 1993. Phylogenies and angiosperm diversification. *Paleobiology*, **19**: 141-167.
- ENDRESS, P. K., 1990. Evolution of reproductive structures and functions in primitive angiosperms (Magnoliidae). *Mem. NY Bot. Gard.*, **55**: 5-34.
- FISCHER, E. A., DUARTE, L. F. L. & ARAUJO, A. C., 1997. Consumption of bromeliad flowers by the crab *Metasesarma rubripes* in a Brazilian coastal forest. *Crustaceana*, **70**: 118-123.
- FLEMING, T. H., 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology*, **66**: 688-700.
- GOULSON, D. & WRIGHT, N. P., 1998. Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae.). *Behav. Ecol.*, **9**: 213-219.
- GOULSON, D., OLLERTON, J. & SLUMAN, C., 1997. Foraging strategies in the small skipper butterfly, *Thymelicus flavus*; when to switch? *Anim. Behav.*, **53**: 1009-1016.
- GRIEG, N., 1993. Predispersal seed predation on five *Piper* species in tropical rainforest. *Oecologia*, **93**: 412-420.
- HOWARD, F. W., NAKAHARA, S. & WILLIAMS, D. S., 1995. Thysanoptera as apparent pollinators of West-Indies mahogany, *Swietenia mahagoni* (Meliaceae). *Ann. Sci. For.*, **52**: 283-286.

- JOHNSON, S. D., LINDER, H. P. & STEINER, K. E., 1998. Phylogeny and radiation of pollination systems in *Duisa* (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.*, **85**: 402-411.
- KATO, M., 1995. The aspidistra and the amphipod. *Nature*, **377**: 293.
- KATO, M. & INOUE, T., 1994. Origin of insect pollination. *Nature*, **368**: 195.
- KATO, M., INOUE, T. & NAGAMITSU, T., 1995. Pollination biology of *Gnetum* (Gnetaceae) in a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak. *Amer. J. Bot.*, **82**: 862-828.
- KEARNS, C. A. & INOUYE, D. W., 1993. *Techniques for Pollination Biologists*. University Press of Colorado, Colorado, IL, 583 pp.
- KITE, G. C., HETTERSHEID, W. L. A., LEWIS, M. J., BOYCE, P. C., OLLERTON, J., COCKLIN, E., DÍAZ, A., & SIMMONDS, M. S. J., 1998. Inflorescence odours and pollinators of *Arum* and *Amorphophallus* (Araceae). In: S. J. OWENS & P. J. RUDALL (eds.) *Reproductive Biology in Systematics, Conservation and Economic Botany*. Royal Botanic Gardens, Kew: 295-315.
- KNOLL, A. H., 1986. Patterns of change in plant communities through geological times. En: J. DIAMOND & T. J. CASE (eds.) *Community Ecology*. Harper and Row, Nueva York: 126-141.
- LABANDEIRA, C. C., 1997. Insect mouthparts: ascertaining the paleobiology of insect feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **28**: 153-193.
- LABANDEIRA, C. C., 1998. Early history of arthropod and vascular plant associations. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, **26**: 329-377.
- LABANDEIRA, C. C. & SEPkoski, J. J., 1993. Insect diversity in the fossil record. *Science*, **261**: 310-315.
- LABANDEIRA, C. C., DILCHER, D. L., DAVIS, D. R. & WAGNER, D. L., 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: paleobiological insights into the meaning of coevolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **91**: 12278-12282.
- LEWIS, A. C., 1989. Flower visit constancy in *Pieris rapae*, the cabbage butterfly. *J. Anim. Ecol.*, **58**: 1-13.
- LINDER, H. P., 1998. Morphology and the evolution of wind pollination. En: S. J. OWENS & P. J. RUDALL (eds.) *Reproductive Biology in Systematics, Conservation and Economic Botany*. Royal Botanic Gardens, Kew: 123-135.
- LISTABARTH, C., 1993. Insect-induced wind pollination of the palms *Chamaedorea pinnatifrons* and pollination in the related *Wendlandiella* sp. *Biodivers. Conserv.*, **2**: 39-50.
- LLOYD, D. G. & WELLS, M. S., 1992. Reproductive biology of a primitive angiosperm, *Pseudowintera colorata* (Winteraceae), and the evolution of pollination systems in the Anthophyta. *Plant Syst. Evol.*, **181**: 77-95.
- MABBREY, D. J., 1990. *The Plant Book*. Cambridge University Press, Cambridge, 707 pp.
- MANNING, J. C. & GOLDBLATT, P., 1996. The *Prosoeca peringueyi* (Diptera: Nemestrinidae) pollination guild in southern Africa: long-tongued flies and their tubular flowers. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **83**: 67-86.
- MANNING, J. C. & GOLDBLATT, P., 1997. The *Moegistorhynchus longirostris* (Diptera: Nemestrinidae) pollination guild: long-tubed flowers and a specialized long-proboscid fly pollination system in southern Africa. *Plant Syst. Evol.*, **206**: 51-69.
- MAPES, G. & ROTHWELL, G. W., 1998. Primitive pollen cone structure in Upper Pennsylvanian (Stephanian) Walchian conifers. *J. Paleont.*, **72**: 571-576.
- MARQUIS, R. J., 1988. Phenological variation in the neotropical understorey shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology*, **69**: 1552-1565.
- MARQUIS, R. J., 1990. Genotypic variation in leaf damage in *Piper arieianum* (Piperaceae) by a multispecies assemblage of herbivores. *Evolution*, **44**: 104-120.
- MOMOSE, K., NAGAMITSU, T. & INOUE, T., 1998. Thrips cross-pollination of *Popowia pisocarpa* (Annonaceae) in a lowland dipterocarp forest in Sarawak. *Biotropica*, **30**: 444-448.
- NAGAMITSU, T. & INOUE, T., 1997. Cockroach pollination and breeding system of *Uvaria elmeri* (Annonaceae) in a lowland mixed-dipterocarp forest in Sarawak. *Amer. J. Bot.*, **84**: 208-213.
- NORSTOG, K., 1987. Cycads and the origin of insect pollination. *Amer. Sci.*, **75**: 270-279.
- OLLERTON, J., 1996a. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *J. Ecol.*, **84**: 767-769.
- OLLERTON, J., 1996b. Interactions between gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) and inflorescences of *Piper novae-hollandiae* (Piperaceae) in Australia. *Entomologist*, **115**: 181-184.
- OLLERTON, J. & LIEDE, S., 1997. Pollination systems in the Asclepiadaceae: a survey and preliminary analysis. *Biol. J. Linn. Soc.*, **62**: 593-610.
- PELLMYR, O., THIEN, L. B., BERGSTRÖM, G. & GROTH, I., 1990. Pollination of New Caledonian Winteraceae: opportunistic shifts or parallel radiation with their pollinators? *Plant Syst. Evol.*, **173**: 143-157.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A., 1996. *The Natural History of Pollination*. HarperCollins, Londres, 479 pp.
- QIU, Y.-L., CHASE, M. W., LES, D. H. & PARKS, C. R., 1993. Molecular phylogenetics of the Magnoliidae: cladistic analyses of nucleotide sequences of the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **80**: 587-606.
- REN, D., 1998. Flower-associated Brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. *Science*, **280**: 85-88.
- RISCH, S. J., MCCLURE, M., VANDEMEER, J. & WALTZ, S., 1977. Mutualism between three species of tropical *Piper* (Piperaceae) and their ant inhabitants. *Am. Midl. Nat.*, **98**: 433-444.
- ROBERTSON, C., 1928. *Flowers and Insects - Lists of Visitors of Four Hundred and Fifty-three Flowers*. Privately published, Carlinville, IL, 221 pp.
- SANDLIN, S. A. & WILLIG, M. R., 1993. Effects of age, sex, prior experience and intraspecific food variation on diet composition of a tropical folivore (Phasmatoidea: Phasmatidae). *Environm. Entomol.*, **22**: 625-633.
- SEMPLE, K. S., 1974. Pollination in Piperaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **61**: 868-871.
- SUN, G., DILCHER, D. L., ZHENG, S. & ZHOU, Z., 1998. In search of the first flower: a Jurassic angiosperm *Archaeofructus*, from northeast China. *Science*, **282**: 1692-1695.
- TAYLOR, D. W. & HICKEY, L. J., 1990. An Aptian plant with attached leaves and flowers: implications for angiosperm origin. *Science*, **247**: 702-704.
- TAYLOR, D. W. & HICKEY, L. J., 1992. Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. *Plant Syst. Evol.*, **180**: 137-156.
- THIEN, L. B., 1980. Patterns of pollination in the primitive angiosperms. *Biotropica*, **12**: 1-13.
- THIEN, L. B., WHITE, D. A. & YATSU, L. Y., 1983. The reproductive biology of a relict - *Illicium floridanum* Ellis. *Amer. J. Bot.*, **70**: 719-727.
- WASER, N. M., CHITTKA, L., PRICE, M. V., WILLIAMS, N. & OLLERTON, J., 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, **77**: 1043-1060.
- ZHIFENG, G. & THOMAS, B. A., 1989. A review of fossil cycad megasporophylls, with new evidence of *Crossozamia* Pomel. and its associated leaves from the lower Permian of Taiyuan, China. *Rev. Paleobot. Palynol.*, **60**: 205-223.

Evolution and Phylogeny of Arthropoda

THE EVOLUTION OF POLLINATOR-PLANT RELATIONSHIPS WITHIN THE ARTHROPODS

Jeff Ollerton

Introduction

Arthropods interact with plants in a wide variety of ways. Antagonistic interactions, in which arthropods feed on plant leaves, seeds or sap are probably the most familiar relationships to us. Less familiar, but no less important, are mutualistic alliances in which both the arthropod and the plant benefits from the interaction. Examples include: seed dispersal by ants, protection of ant colonies in hollow plant stems and the subject of this article, pollinator-plant interactions.

Pollination by insects and other arthropods is a requirement for 90% of the flowering plants (the "angiosperms", subphylum Magnoliophytina) (Linder, 1998) and a much smaller proportion of other seed plants (the "gymnosperms", subphylum Coniferophytina). These relationships are therefore ubiquitous and of great importance within natural communities: without arthropods as pollinators, many plants could not set seed and reproduce; without plants to visit, many arthropod populations would crash, with knock-on effects which ramify throughout ecosystems. The pollinator-plant route is a highly significant conduit for energy flow within ecosystems. Human reliance on arthropods as pollinators of fruit and seed crops has led to an estimation that pollinator services are worth US\$117 x 10⁹ per year worldwide (Costanza *et al.*, 1997). For that reason alone the last ten years has seen an increasing interest in the conservation of pollinators (e.g. Buchmann & Nabhan, 1996).

In this article I present a broad overview of arthropods as pollinators. Beginning with a look at the process of pollination from an ecological perspective, I then move on to a survey of those classes of arthropods which are known to be involved in plant-pollinator relationships. Finally, I present an evolutionary history of arthropods as pollinators based upon the most recent fossil evidence and phylogenetic reconstructions. Names of phyla, classes, etc. follow Barnes (1998).

The ecology of pollination

Pollination may be defined as the transfer of male sex cells (pollen) from the male organs (anthers) of a flower to the receptive female surface (stigma) of a second flower (Fig. 1). Once transferred, the pollen can germinate and grow, resulting in fertilization of the female sex cell (ovule) and consequent development of a seed. Although some successful groups of flowering plants release their pollen into the air currents and are therefore wind pollinated (for example most of the grasses, family Poaceae) the vast majority of species are animal pollinated and for most of these, the principle pollinators are insects. Wind, and indeed water, pollination may be seen as a specialized adaptation away from the older condition of biotic pollination by insects and other animals (Cox, 1991).

For a plant to be successfully pollinated by an insect or other arthropod, a number of conditions must be met; those that directly concern arthropod biology include:

1. The pollinator must possess patterns of behaviour which allow it to search for flowers with similar colour, shape and/or scent as the one previously visited. For a plant, depositing its pollen on the stigma of a different species is of no reproductive advantage. The plant therefore possesses a unique "signature" in its flowers to which a behaviourally attuned pollinator will respond. The pollinator, on the other hand, may remember those flowers which provided the best rewards and will respond accordingly by visiting such flowers. The rewards offered by different species of plant are diverse (Table 1) and often costly in resources for a plant to produce.
2. There must be some degree of morphological "fit" between the pollinator and the flower, such that pollination takes place. In simple, open, bowl shaped flowers such as buttercups *Ranunculus* spp. (family Ranunculaceae) this fit may be

no more refined than the pollinator being large enough to brush against anthers and stigma while foraging at the flower. Those insects which feed on the nectar that the flower provides, but which are too small to effect pollination, are in a sense parasites of the plant - they take resources without providing a service for the plant. In rather more complex flowers, the exact shape of the pollinator is important. For example many orchids (family Orchidaceae) possess concealed nectaries which can only be accessed by insects of the correct size and/or shape.

Pollination is thus a sophisticated ecological process which may take a bewildering range of forms, depending upon the type of flower visitor and their behaviour, the plants they call on and the rewards that are offered.

The current diversity of Arthropods as pollinators

Within the superphylum Panarthropoda, only two classes are known to be involved in pollination relationships with plants (Table 2). Of these two classes, Pterygota (the winged insects) is by far the most important; Malacostraca (which in this context involves only crabs and amphipod crustaceans) are extremely rare as pollinators, there being only one well documented example (see below). Of the other terrestrial arthropods, no Arachnida are known to be pollinators, though spiders will often ambush flower-visiting insects and thus exploit the interaction to their own, predaceous advantage. Indeed, some spiders have evolved body colouration which mimics the ultraviolet reflectance of flowers and lures foraging pollinators into their webs (Craig & Ebert, 1994).

The predominance of insects over other arthropods as pollinators is probably due to a combination of factors. Many insects have an acute visual sense which can recognise flower colours and shapes. Some, particularly the larger bees, have comparatively high metabolic rates which demand high-energy foods, of which nectar is an ideal source. The complex social structures of some insects means that an individual must collect far more food than they can consume in order to provision the next generation. Also, the sophisticated foraging behaviour of many insects can be exploited by plants. Finally, and perhaps crucially, the insects possess superb flying abilities and may travel long distances in a short space of time. For a plant, this all means that pollen can be dispersed to another individual, rapidly and accurately, and often over a range of hundreds to thousands of metres.

With reference to Table 2, we can see that the following groups of arthropods are known to be pollinators of plants. For each group, an assessment is made of their importance as pollinators and a brief overview is given of their biology and ecology as it relates to pollination. For a much fuller account of these groups and their interactions with the plants they pollinate, see Proctor *et al.* (1996).

Crustacea

Crustacea (crabs, shrimps, woodlice and their allies) may appear to be unlikely pollinators and in fact only two cases of crustacean flower visiting has been reported and in only one of these cases has pollination been confirmed. Amphipod crustaceans of the genus *Platorchestia* were recently shown to be the sole pollinators of *Aspidistra elatior* (family Convallariaceae) in Japan (Kato, 1995). These hopping, non-flying arthropods are apparently quite mobile and it is thought that they can disperse pollen for some distance.

The second case of possible crustacean pollination is less proven. Land crabs of the genus *Metasesarma* (family Grapsidae) feed on the flowers of some species within the pineapple family (Bromeliaceae) in coastal scrub in Brazil (Fischer *et al.*, 1997).

Table 1.
The range of rewards known to be offered to pollinators by plants as a reward for pollination services.
Information is mainly from sources cited in Proctor *et al.*, (1996).

Type of reward	Purpose	Examples
Nectar	Carbohydrate-rich food source	Ubiquitous as a reward for bees, butterflies, moths, etc.
Pollen	Protein-rich food source	Commonly collected by bees to feed to their larvae, but also ingested by flies, moths and butterflies
Flower tissue	Food source	Some beetle pollinated flowers reward their pollinators with nutritious flower tissue. "Brood site" pollination is rewarded by developing seeds as a larval food source. Examples include the wasp pollinators of figs (<i>Ficus</i> , family Moraceae) and the moths which pollinate <i>Yucca</i> (family Agavaceae)
Oil	Food source and to waterproof nests	Bee pollinated, mainly tropical species of at least 79 plant genera belonging to 10 families
Scent	Used by male bees to attract mates	Euglossine bee (Hymenoptera: Apidae, Euglossini) pollinators of a range of South American orchids (family Orchidaceae)
Resin	Used in nest construction	A range of bee pollinated, tropical genera, e.g. <i>Dalechampia</i> (family Euphorbiaceae) and <i>Clusia</i> (family Clusiaceae)

Table 2.
The main groups of arthropods known to be pollinators of the flowering plants.

Phyla, Ordens, Classes	Importance as pollinators
Uniramia	
Pterygota	
Hymenoptera	Extremely important
Lepidoptera	Very important
Diptera	Very important
Coleoptera	Very important for some groups
Thysanoptera	Very important for a small range of plants
Dictyoptera	Of only minor importance
Crustacea	
Malacostraca	
Amphipoda	Of only minor importance
Decapoda (?)	Of only minor importance

The researchers speculate that pollen transfer may occur as the crabs move between flowers, though there is no direct evidence of this.

Hymenoptera

The bees, wasps, ants and their relatives that form the order Hymenoptera are the most important pollinators of the angiosperms, in terms of the large proportion of the order which act as flower visitors and the behavioural adaptations exhibited by some groups. Pollinators are known from both sub-orders, Symphyta and Apocrita and we will deal with each in turn.

Symphyta - the sawflies. — This is the smaller of the two sub-orders and the superficially wasp-like sawflies often visit flowers and feed on nectar, though they are essentially omnivorous. Their efficiency and importance as pollinators for most plants they visit is likely to be limited, though pollen loads carried by individual insects can be large (Lamborn & Ollerton, unpublished data). Interestingly, species often visit the flowers of plants which function as food plants for their larvae (Proctor *et al.*, 1996).

Apocrita - the bees, wasps and ants. — By far the larger of the two sub-orders, the Apocrita is easily divided into two sections comprising the Parasitica (ichneumon and other "wasps" and their relatives which lack stings and mainly parasitise plants and other insects) and the Aculeata (bees, wasps and ants whose ovipositors often function as defensive stings). Parasitica may be common and numerous as flower visitors but their role as pollinators is limited by their often very small size. Many species parasitise the developing seeds of the flowers they visit, possibly negating their pollination role. However, this seed parasitism forms the basis of pollination in all known species of fig (*Ficus* spp., family Moraceae). In this system, a proportion of the developing seeds is consumed by the larvae of the fig wasps (family Agaonidae) and this is, in effect, a "reward" for the adult, pollinating fig wasp.

The Aculeata includes by far the single most important group of pollinators, the bees (superfamily Apoidea), as well as groups which are of lesser overall importance but which may be

significant pollinators of some plants, for example the true wasps (superfamily Vespoidea), sphecid wasps (superfamily Sphecoidae) and the ants (superfamily Formicoidea). Of the latter groups, the ants are much the least important pollinators, despite being very common flower visitors. It has been suggested that this is because ants produce antibiotic secretions from their metaplural glands which kills any pollen attached to the ant (Beattie, 1985).

There are a number of factors which render the bees such important pollinators: their diversity and ubiquity; the fact that both adults and larvae feed mainly on pollen and nectar; their often sophisticated social structures and communication skills; a visual system attuned to the colour spectrum of flowers; their mobility and flying skills; and the tendency of individual bees to specialize on particular flowers during foraging bouts (flower constancy or "majoring"; Fig. 2). None of these traits are in themselves unique to the bees, but combined they render the Apoidea pollinators *par excellence*. As we shall see in the next section, the diversification over geological time of the bees and the flowering plants appears to run in parallel and is probably intimately linked.

Lepidoptera

The Lepidoptera is the insect order which, as a whole, is most closely associated with the flowering plants and most dependent upon flowers as a source of food. The majority of butterflies and moths feed on nectar and pollen as adults and are therefore pollinators of a large range of plants. The long mouthparts of many species allow them to access even the deepest flowers and this has led to the suggestion by that such plants may be involved in a coevolutionary "arms race" with their pollinators, in which long flower tubes promote the evolution of long proboscis which in turn selects for longer flower tubes, and so on. This idea is still controversial, decades after it was first mooted.

Butterflies usually forage during the day whilst most moths forage at night (there are exceptions in both cases) and so nectar resources from flowers are temporally divided, which may mean that Lepidoptera-pollinated flowers have an extended period during which they can be pollinated. However, some moth-pollinated plants open their flowers, produce scent and start secreting nectar only at night whilst some butterfly-pollinated plants cease their nectar and scent production at night. These are clearly more specialized examples of Lepidoptera-pollinated plants.

The "majoring" behaviour of foraging bees has to some extent overshadowed the equally sophisticated flower constancy of some butterflies, though this is an area where much more work could be done (Lewis, 1989; Goulson *et al.*, 1997).

Diptera

The two winged flies are important, though under-appreciated, pollinators of a wide range of flowering plants. Many species are opportunistic flower visitors, their sucking mouthparts allowing the ingestion of nectar and pollen from open, exposed flowers. Whilst usually small in size, they can be numerous and collectively may be significant pollinators of flowers which otherwise do not appear to be specifically adapted to fly pollination. Some plants (particularly in the families Asclepiadaceae, Araceae and Aristolochiaceae) have evolved flowers which mimic carrion,

dung, over-ripe fruit and other rotting organic material ("decay-attraction" *sensu* Ollerton & Liede, 1997). Specialized flower feeding has evolved in a number of dipteran families and some species in the families Syrphidae and Bombyliidae also mimic bees both visually and in their behaviour. Some Syrphidae also exhibit flower constancy (Goulson & Wright, 1998).

Fly-plant pollinator relationships can be extremely specialized. For example, in southern Africa, Manning & Goldblatt (1996, 1997) have documented two guilds of taxonomically unrelated plant species (containing 20 and 28 species respectively) which possess similar flower morphologies, colouration, nectar composition and flowering times. The plants in each of these guilds share their main pollinators, in both cases species of the dipteran family Nemestrinidae. These flies have extremely long proboscis (over four times the body length in one species) to allow them to forage at the very deep flowers. The reliance of such a wide range of plants on the same, specialized pollinators is unusual and has obvious implications should the flies become extinct in the future, either naturally or through human disturbance.

Coleoptera

Beetles are infrequent visitors to most flowers, but some temperate, and quite a number of tropical, plants are mainly or solely pollinated by these insects. In Europe, beetles of the family Cantharidae are often found on the broad, open inflorescences of umbellifers (family Apiaceae). Beetles tend to be rather inactive insects, relying more on their tough exoskeletons for protection than on rapid flight. They are therefore not ideal insects for pollen dispersal, though they undoubtedly perform this service for some specialized plants. These plants sometimes offer nutritious floral tissue as a reward because, unlike the previous three orders of pollinating insects, beetles possess chewing mouthparts and cannot easily feed on nectar.

Decay-atraction pollination systems, whilst usually thought of as involving Diptera, can also be centred on carrion- and dung-feeding Coleoptera. One example of this is the genus *Amorphophallus* (family Araceae) which contains the famous "Titan Arum" (*A. titanum*), one of the largest known "flowers" (strictly, an inflorescence). The scent of putrefying organic material and drab or sombre colouration are irresistible attractants to the main pollinators, beetles belonging to families such as Staphylinidae, Nitulidae and Scarabaeidae (Kite *et al.*, 1998).

Dyctioptera

Cockroaches (family Blattellidae) are recorded as the main pollinators of a rainforest tree *Uvaria elmeri* (family Annonaceae) in Sarawak, Malaysia (Nagamitsu & Inoue, 1997). The flowers of this tree show a number of adaptations specifically to cockroach pollination, including an odour akin to decaying wood. This is apparently the only reported case of cockroach pollination.

Thysanoptera

In spite of their very small size (typically less than 2mm in length), the insects known as thrips are important pollinators for a range of plants, mainly in the tropics. They are the sole pollinators of *Popowia pisocarpa* (family Annonaceae) in Sarawak, Malaysia (Momose *et al.*, 1998) and *Swietenia mahagoni* (family Meliaceae) in Florida, U.S.A. (Howard *et al.*, 1995). Both of these species show specific adaptations of the flower structure to utilise these tiny pollen vectors. Thrips are known also to be pollinators of many Malaysian rainforest trees of the family Dipterocarpaceae (Appanah, 1993). Finally, thrips are thought to "induce" wind pollination in the palm *Chamaedorea pinnatifrons* (family Arecaceae) in Peru (Listabarth, 1993). Whilst moving around the flowers of this palm, the thrips trigger the opening of the pollen-containing anthers which releases the pollen onto wind currents, thus facilitating wind pollination.

Other orders

Members of the orders Collembola, Dermaptera, Plecoptera, Hemiptera, Neuroptera and Trichoptera are known to be regular feeders on pollen or nectar at some flowers and may pick up pollen on their bodies. However, they are generally

regarded as unimportant pollinators for most plants (Proctor *et al.*, 1996). Grasshoppers and crickets (order Orthoptera) are sometimes found on flowers and, in the absence of sucking mouthparts, may even chew nectar-producing tissue (Ollerton, unpublished data) but have not been observed to pollinate the flowers they visit. However, given the diversity of plant-pollinator relationships and their sometimes remarkable intimacy, especially in the tropics, it would not be surprising to find that insects from these orders do act as specialized pollinators for some plants.

The evolution of biotic pollination

The evolutionary history of arthropod pollination is largely the history of insect pollination - as we have seen, the insects are the main pollinators of the large majority of living flowering plants. The long history of the insects, which pre-dates that of the angiosperms, suggests that this has always been the case, though some long-extinct groups of insects possessed mouthparts apparently adapted to feeding on pollen and may have been important pollinators in the distant past (Labandeira, 1997).

The exact origins of biotic pollination are obscure but it is possible that it evolved from spore dispersal by arthropods feeding on the reproductive structures of non-seed plants such as ferns and horsetails, or even fungi, activity which is well documented in the fossil record of the Early Devonian period (c. 385 million years ago [mya]), well before the evolution of the first pollen- and seed-bearing plants (Labandeira, 1998). It should be noted, however, that dispersal of propagules such as spores (which is non-targeted) is a very different process from biotic pollination, in which pollen must be dispersed to a specific target, i.e. the stigma of another flower. Indeed, there is an advantage to dispersing propagules away from other plants of the same species which may compete for resources such as light, water or space. That said, pollination almost certainly did evolve from some kind of casual, herbivorous interaction, but a requirement for the evolution of biotic pollination must have been arthropods with the necessary behavioural adaptations to move between similar looking and/or smelling reproductive structures.

The fossil record of the seed plants shows evidence of possible biotic pollination even as early as the Late Carboniferous (c. 300 mya), when some species of primitive seed fern possessed pollen grains too large to be apparently wind dispersed, together with huge, possibly attractive pollen-bearing organs (Crepet, 1979). Subsequent to this, the fossil record provides us with scattered evidence of biotic pollination, inferred from the morphology of the reproductive structures of various seed ferns and other, now extinct, groups of plants. The best evidence, including preservation of damage from insect chewing to reproductive structures, comes from work on the genus *Cycadeoidea* (summarised in Crepet, 1979). Inferring insect pollination from fossilised features is problematical and more direct evidence of a pre-angiosperm origin of pollination comes from studies of living plants that are only distantly related to the flowering plants (Table 3). For example, gymnosperm genera such as *Gnetum*, *Ephedra* (both family Gnetaceae) and *Zamia* (family Zamiaceae) are known to contain insect pollinated species (Norstog, 1987; Kato & Inoue, 1994; Kato *et al.*, 1995). If these extant interactions represent the reproductive ecologies of ancestral members of the same plant groups, then this is incontrovertible evidence that biotic pollination of plants by arthropods considerably pre-dates the evolution of the flowering plants. However, it is also possible that the gnetads and cycads have recently evolved biotic pollination in a response to the abundance of angiosperm pollinators that are available. Deciding which scenario is correct will thus require the integration of data from fossil reproductive morphologies with that from extant species.

Evolutionary history of Arthropods as pollinators

If the seed ferns, gnetads, cycads and other non-angiosperms were biotically pollinated, there is no reason to suggest that their pollinating insects were qualitatively different to the pollinators of the flowering plants. Of the four main pollinating insect orders, two (Diptera and Coleoptera) have their origins during the Permian when seed ferns comprised the dominant flora (Knoll, 1986) whilst the others (Lepidoptera and Hymenoptera)

Table 3.

The major groups of living seed plants, their diversity, earliest accepted date of origin and occurrence of insect pollination. Class names follow Barnes (1998). Data on current diversity are from Mabberley (1990). Data on evolutionary origins are from: Crane (1996), Knoll (1986), Mapes & Rothwell (1998) and Zhifeng & Thomas (1989).

Class	Colloquial name	Number of living species	Evolutionary origin	Insect pollination
Pinopsida	Conifers	614	Late Carboniferous (300 mya)	No
Ginkgoopsida	Ginkgo	1	Mid Permian (270 mya)	No
Cycadopsida	Cycads	121	Early Permian (285 mya)	Common (?)
Gnetopsida	Gnetads	69	Late Triassic (210 mya)	Dominant (?)
Magnoliopsida & Liliopsida	Flowering plants (dicots & monocots)	250 000	Late Jurassic (?) (150 mya)	Dominant

evolved during the Mid Jurassic, almost certainly before the earliest angiosperms. Thus, these groups of insects would have been in a unique position to exploit the evolution of the angiosperms.

Despite their earlier evolution, it has been suggested that the diversification of the main pollinating orders of insects (Diptera, Coleoptera, Lepidoptera and Hymenoptera) was intimately linked to the diversification of the flowering plants (see references in Labandeira & Sepkoski, 1993). In this rather simplistic scenario, there is a positive feedback between the evolution of new plant species and the evolution of new species of pollinators. If this were the case, we would expect the evolutionary history of the major pollinating orders to follow that of the angiosperms, with insects and plants diversifying in step. Judging from the fossil record, this has not been the case (Fig. 3). From a probable Late Jurassic origin some 150 mya the angiosperms remained rather uncommon until they began an explosive diversification in the Early Cretaceous, approximately 120 mya. The numbers of flowering plants then increased exponentially until the Mid-Tertiary (c. 35 mya), by which time they had dominated most terrestrial ecosystems (and, by implication, the animal communities in those ecosystems) for perhaps 40 million years. Number of angiosperm species finally stabilised at this point, though this stability is dynamic, with constant, but equal, rates of extinction of old taxa and evolution of new taxa.

In contrast, all of the four major pollinating orders evolved some time before the angiosperms made an appearance (Fig. 3). This was as early as the Mid Permian (c. 270 mya) for Diptera and Coleoptera and the Mid Jurassic (c. 180 mya) for the Lepidoptera and Hymenoptera. All four orders of insects had initial periods of diversification prior to angiosperm evolution and the trajectory of their diversifications remained steadily upward until they peaked 20 - 10 mya. For two of the orders (Diptera and Lepidoptera), the period of main diversification lagged behind that of the angiosperms. In the case of the Lepidoptera, which as an order is much the most reliant on the flowering plants, the greatest period of diversification began much later than for the other orders, in the Early Tertiary, 60 mya. This is the earliest date implied by the fossil record for the evolution of specialized butterfly and moth pollination (see below) and these two observations may well be linked. For Hymenoptera there is a much better match with the pattern of diversification of the flowering plants. This may be coincidence, or it may indicate the great reliance on the flowering plants of pollinator service by the bees: Crepet (1996) notes that the fossil record suggests that bees diversified during the Mid to Late Cretaceous, at the same time as the flowering plants. Labandeira & Sepkoski (1993) have suggested that angiosperm origin and diversification had no effect on rates of insect diversification and that the coincidental peak in diversity of many insect groups and the angiosperms is simply a function of the exponential rate of increase of these groups since their origin. This may well be true at higher taxonomic levels (e.g. families) but, as Labandeira & Sepkoski (1993) acknowledge, at lower taxonomic levels (e.g. genera), there has certainly been parallel evolution between groups of pollinating insects and flowering plants (see Proctor *et al.*, 1996, for many specific examples).

The origin of specialized pollination systems

Ancient interactions between plants and pollinators must, of necessity, be inferred from fossils - we look at features of insect mouth parts and ascribe to them functions (Labandeira, 1997) and infer the pollinators of flowers from fossil floral morphology (Crepet, 1979). When grounded in good biological description, these inferences can be very powerful. By observing living species of plants and constructing morphological and molecular phylogenies, we can see, for instance, that narrow, tubular flowers tend to evolve from open, shallow flowers, with a subsequent exclusion of pollinators lacking long mouthparts to access nectar. Plant-pollinator interactions can probably evolve rapidly, judging from recent phylogenetic studies of pollination systems (see references in Ollerton, 1996a; Fig. 4). However, this evolution may also be away from specialized systems to more generalized systems involving a number of disparate taxa of insects (Armbruster & Baldwin, 1998), which is by far the most common type of relationship (Waser *et al.*, 1996).

It is apparent from the fossil record of the flowering plants that most of the extant classes of specialized pollinator-plant interaction had already evolved by the Eocene, some 50 mya (Table 4). It is expected that some of these dates may be pushed back even earlier as new fossil discoveries are made; for example, some families of Diptera which contain specialized flower visitors have fossil records which extend back into the Mid Jurassic (Ren, 1998). Were these insects associated with specialized fly pollinated flowers prior to the first definitive evidence of dipteran pollination, over 100 million years later in the Eocene? From what we know about the rapid, flexible nature of the evolution of pollination systems (see above) it seems inconceivable to argue that they were not.

Table 4.

Suggested timings of first appearance of specific specialized pollinator-plant relationships. The times given are approximate and represent mid-points of each time period. Information is based largely on the plant fossil record and is taken from: Crepet (1979, 1984), Crepet *et al.* (1991) and Crepet & Nixon (1998).

Time period	mya	Specialized pollination
Pliocene	3	
Miocene	15	
Tertiary	Oligocene	30
	Eocene	45 Fly, Wasp, Moth, Butterfly
	Palaeocene	60 Hoverfly
	Late Cretaceous	85 Bee
	Mid Cretaceous	110 Beetle
	Early Cretaceous	135

Pollinators of extant "primitive" angiosperms - insights into the past?

As well as using the fossil record to draw conclusions concerning the evolution of pollinator-plant relationships, a number of authors have, over the past 20 years, tried to gain insights into the evolution of these relationships by studying extant "primitive" flowering plants (e.g. Thien, 1980; Thien *et al.*, 1983; Bernhardt & Thien, 1987; Endress, 1990; Pellmyr *et al.*, 1990; Lloyd & Wells, 1992). These studies implicate insect groups as diverse as beetles, flies, moths, thrips and bees as pollinators of the earliest angiosperms. Such an approach generates valuable data on pollinator-plant interactions, but is limited in two respects:

1. Recent phylogenetic analyses (Taylor & Hickey, 1992; Doyle & Donoghue, 1993; Qiu *et al.*, 1993; though see Doyle, 1998) and fossil discoveries (Crane *et al.*, 1987; Taylor & Hickey, 1990) suggest that the earliest flowering plants were small, herbaceous or sub-shrubby taxa related to families such as Chloranthaceae, Saururaceae, Lardizabalaceae and Piperaceae (though see Sun *et al.*, 1998). This "paleoherb hypothesis" (Taylor & Hickey, 1992) is in contrast to the earlier belief that held families comprising large, woody taxa such as Winteraceae, Magnoliaceae, Degeneriaceae and Illiciaceae (the "magnoliids") to be the oldest groups. Most (though not all) of the studies cited above concerned the pollination and reproductive biology of "primitive" woody magnoliids and were thus driven by a view we now know to be too simplistic - though these taxa are undoubtedly representatives of ancient lineages, they are not good models of the earliest flowering plants.
2. Whichever model of angiosperm evolution is correct, there is no *a priori* reason to equate a "primitive", underived morphology with a "primitive" ecology. The reverse could, in fact, be argued - that a lineage which has survived for so long has done so because it is flexible and adaptable. Long-term geological, climatic and biotic change is the norm - should we therefore expect species interactions to remain stable for long periods of time? A prevailing view of present-day plant and animal communities is one of accident and happenstance, that they are ephemeral conglomerations of species with a comparatively short history of co-habitation (for a recent discussion of this topic see DiMichele, 1994; for evidence both for and against long-term associations, see Labandeira *et al.* 1994). If this view is correct then it follows that interactions such as pollinator-plant relationships are unlikely to persist for millions of years and that the present day pollinators of ancient angiosperm groups are unlikely to represent those of the plants' ancestors. Present day plant-pollinator interactions are predominantly generalist and perhaps even transitory in their nature (Waser *et al.*, 1996).

Studies of plant-pollinator relationships have lagged behind phylogenetic interpretations of angiosperm evolution and there exist comparatively few studies of pollination in the paleoherbs compared to the magnoliids (see Endress, 1990). The best represented of the paleoherbs in the ecological literature is the genus *Piper* (family Piperaceae) which has been the focus of a considerable amount of ecological attention. *Piper* is a tropical/warm temperate genus of some 1000 herbs, shrubs, lianas and small trees. I have surveyed this literature to assess whether the genus is associated with ancient lineages of pollinators and other insects with which it interacts, e.g. herbivores and seed predators. This information is summarised in Table 5, which shows the nature of the association, the taxa which interact with *Piper* and the earliest recorded fossils for each interacting taxon. As far as can be established from what is known of the fossil record, the large majority of the insect families associated with *Piper* had their origin long after the earliest known appearance of the flowering plants in the Late Jurassic (Table 5). This does not support the contention that *Piper* is still associated with old lineages of insects or that this group of plants can be used as a model of early angiosperm evolution.

One limitation of the above exercise is that, whilst *Piper* belongs of a group of angiosperms which collectively are thought to be ancient, the genus itself may not be so old. The only record

of fossil pollen comes from the Eocene of New Zealand, though earlier occurrences may have been misidentified as belonging to other families. Purported leaf fossils of *Piper* and allied taxa are recorded from the Tertiary of Central and South America, Indonesia and Australia. Thus on the basis of fossil evidence we can say that *Piper* is probably at least 50 million years old, though earlier leaf fossils may not have been recognised as such because they are impossible to distinguish from those of some unrelated families such as Smilacaceae and Dioscoreaceae (Dr John Conran, University of Adelaide; personal communication, 1994). Unfortunately, *Piper* is easily the best researched genus of "primitive" angiosperm and there are few data available for other paleoherb groups with less ambiguously ancient fossil records, e.g. Chloranthaceae (Taylor & Hickey, 1990). Clearly this is an area where much more work is required.

Conclusions

Pollinator-plant interactions possess a long evolutionary history and a complex extant ecology. The preceding pages should have given some idea of the origins of this class of interaction, the evolutionary development of pollinator-plant relationships and the resulting diversity that we observe today. Within the context of the history of science, the study of pollinator-plant relationships also has a long history. Over the past two centuries a vast literature has developed and of necessity this article has passed over many important issues and reflects the author's own interpretations and biases. The importance of studying and conserving these relationships, however, is not subject to interpretation. Pollinator-plant relationships are an extremely important class of ecological interaction which are not only vital to the long-term functioning of terrestrial ecosystems (natural and agricultural) but also to the evolutionary diversification of a wide range of organisms. Studying pollinators and the plants they service requires no expensive equipment, simply an observant eye and an interest in the subject (for an introduction to techniques, see Dafni, 1992 and Kearns & Inouye, 1993). Even a simple documentation of the insects visiting the flowers in a locality can be of great value. For example, between September 1887 and July 1899, Robertson (1928) systematically recorded flower visitors to the plants within a ten mile radius of Carlinville, Illinois, U.S.A. He recorded a total of 15 172 insect visitors to 442¹ species of flowering plants, excluding visits to 14 mainly wind pollinated species. The work is monumental and an incredible testimony to Robertson's patience, observational skills and natural history abilities. One hundred years after its compilation, this database of plant-pollinator relationships remains an invaluable data source for researchers currently active in the field (e.g. Waser *et al.*, 1996). Studies of biodiversity deal mainly with taxonomic and genetic diversity but neglect interactions between species which are, after all, the driving force behind ecosystems. Continued recording and study of pollinators and the plants they service is vital if we are to understand how human disruption of these relationships may affect the long-term survival of natural communities.

Notes

¹ Robertson (1928) states "...15,172 visits to 441 flowers....excluding visits to 12 wind flowers". The copy in the library of the Royal Entomological Society of London, which is inscribed "Presented by Charles Robertson", has the 441 changed to 442 and the 12 changed to 14, perhaps by Robertson himself. This copy has numerous other corrections to the text, all apparently by the same hand.

Acknowledgements

My sincere thanks to Dr Marcos Méndez for inviting me to produce this article. I am grateful to Ms Stella Watts for her superb illustrations, to Dr Duncan McCollin for reading and commenting on the manuscript, and to Dr Steve Johnson and the Editor of the American Journal of Botany for permission to reproduce Figure 4.

Table 5.

A survey of insects associated with *Piper* (family Piperaceae). Records are presented at the family level. I have excluded records which only record the order. The data come from the following sources: Semple (1974), Risch *et al.* (1977), Fleming (1985), Marquis (1988, 1990), Grieg (1993), Sandlin & Willig (1993) and Ollerton (1996b). Information on earliest known fossils comes from Benton & Whyte (1993). Disputed fossil determinations or dates are indicated by a question mark after the age.

Class of interaction	Taxa involved	Earliest known fossils
Pollination	Hymenoptera: Trigonidae	Late Cretaceous (?)
	Hymenoptera: Halictidae	Late Eocene
	Hymenoptera: Megachilidae	Late Eocene
	Diptera: Syrphidae	Mid Cretaceous (?)
Herbivory/pollination (?)	Diptera: Cecidomyiidae	Early Cretaceous
	Hemiptera: Pentatomidae	Palaeocene
Seed predation	Hemiptera: Alydidae	Jurassic
	Hemiptera: Miridae	Jurassic
	Coleoptera: Curculionidae	Early Jurassic (?)
	Orthoptera: Acrididae	Eocene
	Orthoptera: Tettigoniidae	Palaeocene
	Coleoptera: Curculionidae	Early Jurassic (?)
	Lepidoptera: Geometridae	Oligocene
	Lepidoptera: Hesperiidae	Oligocene
	Lepidoptera: Pyralidae	Late Eocene
	Lepidoptera: Torticidae	Late Eocene
Herbivory	Diptera: Cecidomyiidae	Early Cretaceous
	Phasmida: Phasmatidae	Late Eocene
Protection mutualism	Hymenoptera: Formicidae	Mid Cretaceous