

# CAPÍTULO IV

Biología floral y polinización  
de *Plutarchia guascensis* (Cuatrec.) A.C. Sm.  
(Ericaceae)



Angélica Iboniee Prada Alfonso  
Liliana Rosero Lasprilla

## RESUMEN

En el Parque Natural Municipal Ranchería, Boyacá, Colombia estudiamos algunos aspectos de biología floral y la polinización de *Plutarchia guascensis* (Cuatrec.) A.C. Sm. (Ericaceae). Entre agosto de 2004 y agosto de 2005 se hicieron registros fenológicos, se tomaron medidas a las flores, se evaluaron el sistema reproductivo y el néctar y se identificaron los visitantes y polinizadores de *P. guascensis* por observación directa y conteo de cargas de polen.

Las flores son hermafroditas, actinomorfas, evidencian síndrome de ornitofilia y duran aproximadamente seis días; la corola efectiva es de  $14.59 \pm 1.2$  mm y la longitud de las anteras es  $10.4 \pm 0.91$  mm ( $n=66$ ). La principal producción del néctar se da en la mañana (0630h-0730h) con  $7.7 \mu\text{L}$  y corresponde a la concentración más baja (17.2%); en la tarde (1530h-1630h) aumenta la concentración (24.8%) y disminuye el volumen  $2.8 \mu\text{L}$ ; no se estableció una relación significativa entre estas dos variables.

*P. guascensis* floreció en los meses de enero-marzo (época seca), presentó una floración anual, de tipo explosiva; la formación del fruto duró aproximadamente cuatro meses. La especie es autocompatible y autógena (62.85%) aunque evidenció aumento en el número de frutos formados con la intervención de vectores bióticos como colibríes (*Metallura tyrianthina* 91.6% y *Eriocnemis vestitus* 77.7%). No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos de polinización controlada (xenogamia / autogamia, y geitonogamia / autogamia -tratamientos de autocompatibilidad-) y polinización sin manipulación (polinización abierta / autopolinización espontánea). Los visitantes más comunes son los colibríes *Metallura tyrianthina*, *Eriocnemis vestitus*, *Coeligena bonapartei* y *Lafresnaya lafresnayi*, *Colibri coruscans*; tres especies de Diglossas: *Diglossopsis caerulescens*, *Diglossa humeralis* y *Diglossopsis cyanea* y dos abejorros: *Bombus hortulanus* y *Bombus rubicundus*. Según la frecuencia de visitas, el número de granos de polen de *P. guascensis* transportados y la eficiencia en la polinización *M. tyrianthina* y *E. vestitus* fueron los polinizadores de *P. guascensis*.

## INTRODUCCIÓN

Actualmente están en auge los estudios sobre la biología reproductiva de las plantas con flores, por cuanto esta profundiza en eventos relacionados directamente con procesos de estrategias reproductivas de las plantas, como la fenología, la biología floral y el sistema reproductivo, entre otros aspectos; estos factores están relacionados con el flujo genético, mediado principalmente por la polinización y/o la dispersión de semillas (Proctor *et al.* 1996).

La biología de la polinización involucra dos componentes principales, el primer componente biótico importante de los ecosistemas son las plantas, las cuales presentan características reproductivas específicas, propias de la historia de vida de cada especie, en su mayoría adaptadas para atraer y mantener los visitantes florales (Barret *et al.* 1997, Bronstein 1995). El segundo componente, los visitantes de las flores, son posibles vectores de polen que aprovechan las recompensas y en alguna medida adaptan también sus historias de vida a las características que las plantas les ofrecen. Una de las recompensas florales y principal atrayente es el néctar, por tanto es importante conocer características de este, como volumen, composición y concentración, a fin de entender a su vez los requerimientos nutritivos, comportamiento y movimientos de los polinizadores en parches florales (Baker y Baker 1983).

Las adaptaciones de las flores corresponden a un biotipo floral que está determinado por un conjunto de caracteres como: forma, color, olor, tipo de secreción, proporciones, entre otros; el conjunto de éstos llevan a un «síndrome», que al ser identificado permitiría predecir el tipo de polinizador de una cierta especie (Vogel 1990). Estos síndromes deben ser tomados simplemente como una guía y no como una regla estricta, por cuanto los caracteres florales entre especies pueden presentar un amplio rango de variación (Rodríguez 2003) y porque, aunque la morfología de algunas especies vegetales sugiera polinización por determinados vectores bióticos, estas pueden ser visitadas y llegar a ser polinizadas por otras especies diferentes a las comunes para el síndrome establecido.

En ecosistemas de bosque altoandino y de páramo, especies de la familia Ericaceae suelen tener atrayentes florales vistosos y sus frutos son fuente de alimento para diferentes especies animales. Algunas Ericáceas neotropicales, como las de la tribu Vaccinieae (de ovario ínfero), se caracterizan por poseer flores largas (por lo general



>10mm longitud), de color rojo a naranja (aunque raras veces blanco), de forma tubular, no fragantes; éstas por lo general son visitadas por aves, especialmente colibríes (ornitófilas) y sus flores ofrecen una recompensa óptima en términos de tipo de contenido y concentraciones de azúcar (Luteyn y Silva 1999, Luteyn 2002). En general, la morfología de la flor y los patrones de coloración de la especie objeto de este estudio (*Plutarchia guascensis* (Cuatrec.) A.C. Sm), encajan en el síndrome típico de plantas polinizadas por colibríes.

Ya que en el Parque no se habían realizado estudios enfocados a la interacción planta-animal, el objetivo principal de este trabajo fue conocer la biología floral y la polinización de *Plutarchia guascensis* (Cuatrec.) A.C. Sm. (Ericaceae) con el fin de aportar información que contribuya al conocimiento de la especie y resaltar su importancia dentro del Parque.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

La selección de individuos y registros de *P. guascensis*, se realizaron en zonas paramizadas dentro del Parque (5°25'05'' y 5°49'55''N - 73°06'03'' y 73°06'50''O) (POT 2002), principalmente en los lugares conocidos como Pedro Hernández y el Pantano.

### Biología floral

Se midieron partes florales como longitud total de la flor, corola efectiva y diámetro, pedicelo, longitud de pistilo, y se cuantificó el número de anteras y filamentos; además se estimó el número promedio de óvulos por flor. Aparte de las características morfológicas tuvimos en cuenta número de flores abiertas por día, horario de antesis, receptividad del estigma (Kearns y Inouye 1993) y longevidad floral (duración) al igual que el cálculo y medición de patrones de producción de néctar (volumen y concentración). Así, en 10 individuos se seleccionó una muestra de 24 flores aisladas con anterioridad y recién abiertas; se midió el volumen con microcapilares calibrados a 5µL y la concentración del azúcar con un refractómetro de mano, con un rango de variación entre 0-35%; el registro se realizó cada tres horas desde 0630h hasta 1630h durante 3 días/mes (enero, febrero, abril-junio del 2005). Con el objeto de establecer una relación entre el volumen producido en microlitros y el comportamiento de la concentración aplicamos el modelo de regresión lineal empleando el paquete estadístico Statgraphics 5.1.

Desde agosto 2004 a agosto 2005, hicimos registros fenológicos mensuales (número de flores abiertas, frutos en formación y frutos maduros), en 26 individuos, distantes cada uno como mínimo 30m.

## Evaluación del sistema reproductivo

El sistema reproductivo fue evaluado mediante experimentos de polinización controlados, se aplicaron 5 tratamientos a una muestra de  $n=620$  flores, los botones próximos a antesis fueron marcados y aislados antes y después de los respectivos tratamientos con bolsas de tela tul, para evitar los visitantes florales (excepto en el Control). Los tratamientos aplicados fueron: 1) Xenogamia (polinización cruzada), se transportó polen de una flor a otra en individuos diferentes (distancia mínima entre estos de 30 m). 2) Geitonogamia (polinización entre flores de diferente inflorescencia en el mismo individuo), se transportó polen de una flor a otra en el mismo individuo. 3) Autogamia (autopolinización manual o dirigida), se depositó polen de una flor en el estigma de la misma flor. 4) Autopolinización espontánea, se embolsaron botones próximos antesis, no se efectuó ningún tipo de manipulación. 5) Control (polinización abierta), se seleccionó una inflorescencia, no se manipuló. Luego de tres meses, la formación del fruto fue evaluada en los diferentes tratamientos y la tasa de autocompatibilidad (ISI) se estimó mediante la división del número de frutos producidos por autopolinización, sobre el número de frutos producidos por polinización cruzada; los valores indican: autocompatible,  $> 0,2$  parcialmente autocompatible,  $< 0,2$  en su mayor parte autoincompatible y 0, totalmente autoincompatible (Zapata y Arroyo 1978).

Finalmente, observamos el crecimiento de tubos polínicos con microscopia de fluorescencia, en flores polinizadas por Xenogamia y Autogamia ( $n=41$ ); éstas se colectaron después de efectuados los tratamientos de polinización a las 24, 48 y 72 horas y fueron conservadas en alcohol al 70%. Se trataron con NaOH 9N a 60°C y al ablandar y aclarar el gineceo se lavaron con agua destilada; los gineceos se fijaron en portaobjetos con colorante azul de anilina (modificado de Martin 1959).

## Visitantes florales

De febrero a junio de 2005 se llevaron a cabo jornadas de observación directa a *P. guascensis* ( $n=25$  individuos), entre las 600h y 1700h, para un total de 165 horas de observación; se registró hora de llegada del visitante, duración y número de flores visitadas. Para identificar visitantes polinizadores se tuvo en cuenta: frecuencia de visitas, cantidad de granos de polen transportados de *P. guascensis* y su eficiencia como polinizadores. Esta última se determinó por el número de frutos formados después de haber realizado una única visita a flores previamente embolsadas, mantenidas aisladas luego de la visita hasta la formación del fruto.

Se efectuaron jornadas de captura con redes de niebla entre las 600h y 1700h durante 3 días/mes (825 h/red). A los colibríes y diglossas primero se les midió la longitud del culmen y luego se les removió la carga de polen con gelatina glicerizada (Amaya 1991). Se cuantificaron e identificaron los palinomorfos encontrados y se establecieron relaciones entre la longitud del pico, número de especies visitadas y el número de granos de polen transportados.



## RESULTADOS

### Biología floral

*P. guascensis* es un arbusto (de 50 cm a 1.80 m de altura promedio), de tallo leñoso y hojas coriáceas; con flores actinomorfas, de color rojo, tubulares, gamosépalas, gamopétalas con cinco lóbulos, ovario ínfero con  $180.2 \pm 9.07$  óvulos promedio; el ovario presenta cinco lóculos, cada uno con  $37.1 \pm 4.14$  óvulos y nectarios cerca de la base de la corola; su antesis es diurna y no presenta fragancia. Las flores se disponen en racimos (de tres hasta 25 flores); en los individuos se pueden encontrar de una a ocho inflorescencias, generalmente péndulas (Anexo 1). La morfometría floral se presenta en la tabla 1.

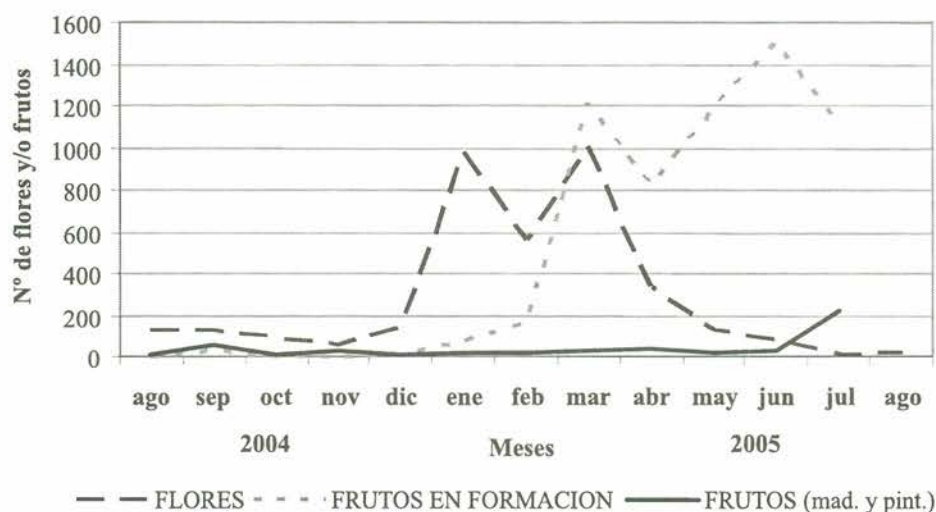
**Tabla 1.** Promedio y desviación estándar de las principales partes florales de *Plutarchia guascensis*.

Parte Foral (n= 66)	Promedio y desviación estándar (mm)
Longitud de pedicelo	$8.04 \pm 2.19$
Largo total de la flor	$18.81 \pm 4.54$
Corola efectiva	$14.59 \pm 1.2$
Longitud del filamento	$3.37 \pm 1.67$
Longitud de anteras	$10.4 \pm 0.91$
Longitud estigma y estilo	$14.11 \pm 2.06$
Diámetro corola	$6.02 \pm 1.32$
Grosor de la corola	$1.01 \pm 0.52$
Número de anteras	$10.1 \pm 0.53$

La efloración dura 20 días, la antesis para las flores de cada inflorescencia es asincrónica acrópeta; diariamente abre una o dos flores por inflorescencia principalmente en las horas de la mañana; la apertura de los lóbulos de la flor no es simultánea, en algunas ocasiones puede tardar hasta 12 horas para ser completa; la longevidad floral se extiende hasta los seis días pero el estigma solo esta receptivo en botón próximo a la apertura y hasta tres días después de antesis. El estigma es blanco y permanece blando y viscoso durante el tiempo que está receptivo; luego de ser fecundada la flor o al pasar su receptividad, el estigma se torna seco y de color oscuro, en ocasiones el estilo permanece como rudimento del fruto incluso hasta cuando el fruto está completamente maduro.

### Fenología

*P. guascensis* presentó un pico de floración en los meses de enero a marzo 2005 (Figura 1), la oferta floral promedio fue de  $1.267 \pm 251$  flores/ind. Todos los individuos seleccionados (n= 26) florecieron en alguno de los 13 meses de estudio y el 73% presentó su mayor oferta floral en los meses de febrero a marzo (Figura 1).



**Figura 1.** Fenología de la floración y formación de frutos de *Plutarchia guascensis* (Cuatrec.) A.C. Sm. en el Parque Natural Municipal Ranchería, durante 13 meses entre agosto de 2004 y agosto de 2005.

Terminada la explosión floral empieza la fructificación, que ocurre durante la época húmeda y no es similar en cuanto al número de flores registradas en la floración. Cuando cae la corola queda el gineceo expuesto y comienza la formación del fruto, demora más de 120 días para llegar a la madurez, aún cuando se encontraron frutos en distintos estados de desarrollo en un mismo individuo. Los frutos son simples, bacoideos y carnosos, axilares a las hojas, de 5-7mm de largo y 8-14 mm de diámetro; cuando están inmaduros son verde claro y rojo cereza a negro en la madurez (Anexo 3); el ápice presenta margen bordeado por el cáliz persistente, de cinco sépalos y las semillas están distribuidas en cinco lóculos.

#### Néctar: volumen y concentración

La producción diaria de néctar ( $n=24$  flores) fue continua desde las 0630h hasta las 1630h, el volumen y la concentración variaron en el transcurso del día (Figura 2). Aun cuando fue evidente que en el momento de la antesis, cuando abren los primeros lóbulos florales, la producción fue muy escasa o nula; la secreción aumentó cuando la flor abrió completamente. El pico de producción (7.7  $\mu\text{L}$ ) se dio en la mañana (0630h-0730h) con la primera secreción del día, en este momento se presentó la concentración más baja (17.2%), de ahí en adelante el volumen disminuyó hasta medio día (1230h-1330h) y la concentración aumentó hasta 0930h-1030h. En horas de la tarde (1530h-1630h) la concentración del néctar fue mayor (24.8%) (Figura 2). La relación entre la concentración y el volumen fue moderadamente fuerte ( $r=-0.834$ ;  $P>0.01$ ).

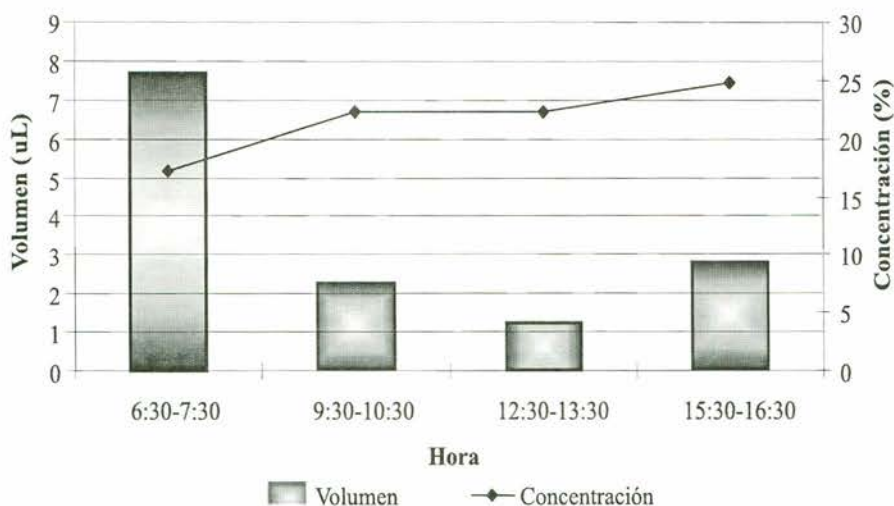


Figura 2. Volumen y concentración diaria promedio del néctar de *P. guascensis* registrados en 24 flores (n=10 individuos) durante el transcurso del día en los meses de enero, febrero, abril-junio del 2005, en el Parque Natural Municipal Ranchería, Paipa.

La producción diaria de néctar en *P. guascensis* presentó volúmenes promedio de  $2.98 \pm 0.41 \mu\text{L}/\text{día}$ . En los primeros registros del día se evidenció una relación inversa en cuanto a la concentración y volumen del néctar: la concentración bajo y aumentó la producción en  $\mu\text{L}$ . La mayor concentración y producción del néctar se da durante los primeros tres días, después de la apertura floral cuando el estigma está receptivo. Las concentraciones más altas se presentaron en las secreciones de primer día (21.04%), mientras que los volúmenes más altos ocurrieron en el tercer día de la antesis floral (3.43 $\mu\text{L}$ ).

La apertura y maduración de la flor inciden en la producción del néctar; la relación establecida entre concentración alta-volumen bajo (día uno) y volumen alto-concentración baja (día tres) evidencia un comportamiento de la especie para favorecer y mantener las visitas de los polinizadores, al ofrecer concentraciones que suplan los requerimientos energéticos de los colibríes. Observamos que cuando éstos establecen una fuente de alimento, luego la buscan periódicamente; es entonces cuando la especie aumenta la producción del volumen del néctar y baja su concentración.

### Sistema reproductivo

De acuerdo al índice de autocompatibilidad ISI, *P. guascensis* es una especie autocompatible (ISI= 2.9), por cuanto predominó la relación de frutos producidos por autopolinización sobre la de frutos producidos por polinización cruzada. Sin embargo, aunque la planta sea autógena, se evidenció que aumento el número de frutos formados cuando intervinieron vectores bióticos en la polinización (56.1% polinización abierta) (Tabla 2).



**Tabla. 2.** Resultados de los tratamientos de polinización aplicados a *P. guascensis*. Número total de flores tratadas, número total de frutos formados y proporción flores/frutos (%).

TRATAMIENTO	Nº FLORES	Nº FRUTOS FORMADOS	FRUTOS FORMADOS (%)
Xenogamia	56	39	69,64
Geitonogamia	18	15	83
Autogamia	35	22	62,85
Autopolinización espontánea	324	114	35,18
Polinización abierta	187	105	56,14

No encontramos diferencias significativas entre los tratamientos controlados como: xenogamia/autogamia, (Kruskall-Wallis= 0.25;  $P > 0.05$ ) y geitonogamia/autogamia (tratamientos de autocompatibilidad, Kruskall-Wallis =0.89;  $P > 0.05$ ); o en los tratamientos no manipulados como: polinización abierta/autopolinización espontánea (Kruskall-Wallis =0.34;  $P > 0.05$ ).

Los frutos obtenidos de la polinización cruzada son el producto de la intervención de un vector. Los experimentos de polinización en los cuales se evaluó la eficiencia de los visitantes, indicaron que *E. vestitus* y *M. tyrianthina* son los principales polinizadores de *P. guascensis* con porcentajes de formación de frutos después de las visitas del 77.7% y 91.6% respectivamente. Para asegurar el éxito reproductivo de la especie, su perdurabilidad y hacer lo más efectiva posible su explosión floral en el año, no es extraño que *P. guascensis* se valga de diferentes mecanismos de reproducción tales como xenogamia y autogamia. Así, todos los experimentos de polinización produjeron frutos, lo cual indica que la especie es autocompatible y autógena pero la eficiencia reproductiva es mejorada cuando interviene un vector en la polinización, en este caso colibríes.

### Crecimiento de tubos polínicos

*P. guascensis* evidencia formación de frutos mediante los dos mecanismos de reproducción: xenogamia y autogamia en los dos casos hay formación de tubos polínicos (Anexo 2); tanto en la polinización cruzada como en la autopolinización éstos llegaron hasta el ovario, aunque el número de granos de polen que germinó y llegó al ovario fue mayor en las polinizaciones cruzadas (xenogamia, 62.55%,  $n=16$ ) que en las autopolinizaciones (autogamia, 59.71%,  $n=25$ ). A las 24h siguientes de la deposición del polen en el estigma los tubos polínicos ya han llegado al ovario en cualquiera de los dos casos (xenogamia y autogamia); a medida que transcurre el tiempo más tubos de polen crecen y llegan al ovario (a las 48h), aunque ya a las 72h la proporción de tubos polínicos que ingresan disminuye. Sin embargo en la polinización cruzada o xenogamia, el número de tubos de polen que llegan hasta el ovario en cualquiera de las horas de registro es superior a la autogamia.

No hay una reciprocidad en la relación óvulo/semilla; la cantidad de óvulos producidos por flor en promedio es de  $180.2 \pm 9.07$  mientras que el número de semillas promedio por fruto es cercana o mayor a 50; existen dos razones para que

esto suceda así: primero, la cantidad de tubos polínicos que llegan al ovario no es la suficiente para fecundar todos los óvulos existentes (obs. per.) y segundo, una elevada cantidad de abortos en la formación de las semillas (Acosta com. per.).

### Visitantes florales

Se registraron diez especies de visitantes asociados a *P. guascensis*, las cuales visitaron las flores en busca de néctar o polen; cinco especies de colibríes: *Coeligena bonapartei*, *Colibri coruscans*, *Eriocnemis vestitus*, *Lafresnaya lafresnayi* y *Metallura tyrianthina*, (Anexo 4); tres especies de Diglossas: *Diglossa humeralis*, *Diglossopsis caerulescens* y *Diglossopsis cyanea* y dos especies de abejorros: *Bombus hortulanus* y *Bombus rubicundus*.

Los visitantes fueron registrados durante cinco meses, abril y mayo en la época húmeda y febrero, marzo y junio en la época seca; las figuras 3 y 4 exponen las especies, el número y horario de las visitas.

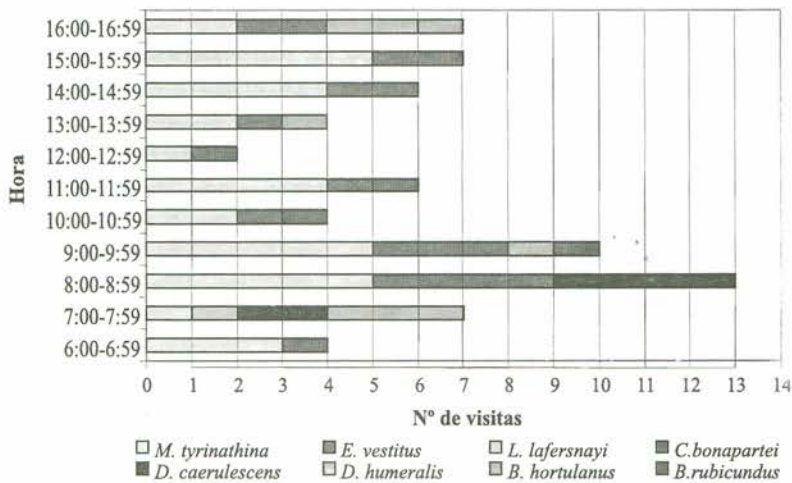
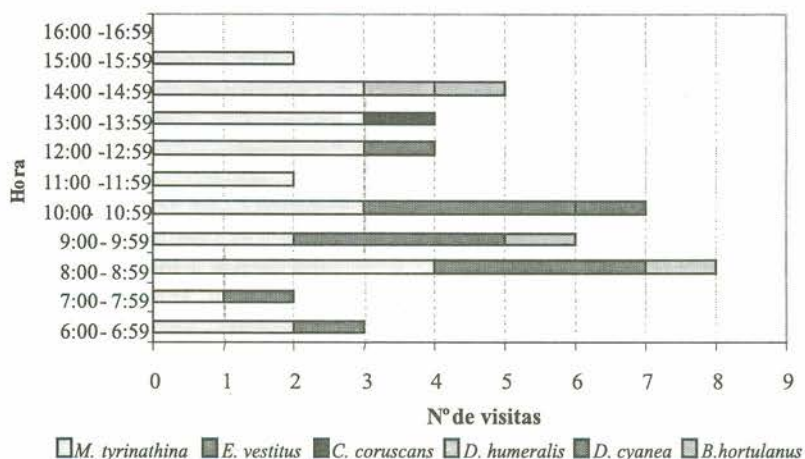


Figura 3. Visitantes de *P. guascensis* registrados en febrero, marzo y junio (época seca) del año 2005 en el Parque Natural Municipal Ranchería.

El número de individuos que visitan *P. guascensis* y el número de visitas que éstos realizan es mayor en horas de la mañana que en la tarde, tanto en la época húmeda como en la seca. Para los meses de febrero y marzo cuando ocurrió la máxima floración de *P. guascensis* se registró el mayor número de visitas y diversidad de especies; de la misma manera en estos meses se evidenció mayor número de visitas en cada hora al transcurso del día, excepto a las 1000h-1059h y 1200h-1259h (Figuras 3 y 4). *M. tyrianthina* y *E. vestitus* fueron las especies más frecuentes y las que presentaron el mayor número de visitas a lo largo del día para las dos épocas; entre las 0800h y las 0900h ocurre el pico de actividad de los visitantes, en este





**Figura 4.** Visitantes de *P. guascensis* registrados en abril y mayo (época húmeda) del año 2005, en el Parque Natural Municipal Ranchería.

horario los dos polinizadores y una especie de diglossa diferente en cada época (seca: *D. caerulea* y húmeda: *D. humeralis*), son los que visitan a *P. guascensis*.

Las visitas de los abejorros ocurren después de las 0900h, ocasionalmente hasta finalizar el día. Nunca observamos que las dos especies de *Bombus* efectuaran la visita al mismo tiempo; en la época seca *B. rubicundus* estuvo activo en horas de la mañana, mientras que *B. hortulanus* lo estuvo en la tarde. Otros colibríes como *L. lafresnayi*, y *C. bonapartei* solo se registraron en la época seca y *C. coruscans* en la húmeda; estos se consideran visitantes ocasionales, debido a que realizaron solo una visita.

Los colibríes *M. tyrianthina* y *E. vestitus* fueron las especies más frecuentes, mientras que otras especies de colibríes, diglossas y abejorros en promedio no superaron las dos visitas, lo cual evidencia una relación más estrecha entre *P. guascensis* y sus polinizadores. El número de visitas varió según la hora del día, a las 0800h se presentó la mayor concurrencia de los visitantes florales y éstas disminuyeron progresivamente hacia las 1200h; en la tarde se incrementó levemente el número de visitas, principalmente a las 1400h. Por otra parte, encontramos una relación entre el número de flores y el número de visitas. La oferta floral de *P. guascensis* incide directamente en las visitas; la correlación entre la oferta de flores de febrero y marzo y el número de visitas en estos mismos meses, es relativamente débil ( $r=0.66$ ;  $P>0.01$ ), mientras que en los meses de la época húmeda se encontró que existe una correlación positiva relativamente fuerte entre estas dos variables ( $r=1$ ). La oferta de flores define la actividad de los visitantes, pues la hace más estrecha cuando el recurso está más limitado, como ocurre en la época húmeda.

El comportamiento de algunas especies al momento de realizar la visita fue distintivo; la técnica de forrajeo empleada por *E. vestitus* fue el revoloteo y se

mantuvo suspendido en el aire, sus visitas eran rápidas y la duración varió según la oferta de flores. Cuando esta fue abundante permaneció desde 1 a 60 segundos, pero cuando la oferta floral era escasa las visitas no superaron los 3 segundos. El número de flores frecuentadas también varió según la oferta, pero en general visitaba de una a tres; *M. tyrianthina* es una especie que se percha en el momento de realizar la visita, lo que le permite demorarse más en cada acceso ya que puede permanecer en cada visita desde 2 hasta 180 segundos. Esta especie se caracterizó por aprovechar la mayoría de flores de cada inflorescencia, visitaba de dos a 19 flores. Al libar suele colgarse de las flores, con frecuencia se percha mientras realiza la visita; este mecanismo les permite extraer todo el néctar de la flor con un menor consumo energético (Gutiérrez y Rojas-Nossa 2001).

Tres especies de Diglossa (*D. caerulescens*, *D. cyanea*, *D. humeralis*) mostraron las visitas más largas a *P. guascensis* (hasta 5 minutos), actuaron en la especie como ladrones de néctar. Aunque en el análisis palinológico encontramos una elevada cantidad de granos de polen de *P. guascensis*, principalmente en *D. humeralis* (Prada 2006), no comprobamos que las visitas fueran legítimas, y su actividad de forrajeo en el interior del follaje no permitió detallar el modo de inserción del pico del ave en la flor.

### Polinización

Los colibríes *M. tyrianthina* y *E. vestitus* fueron los polinizadores, pues realizaron la mayor cantidad de visitas y transportaron mayor número de granos de polen; además su forrajeo a lo largo del día fue continuo, sus visitas fueron legítimas cuando llegaban a las flores e introducían el pico por la apertura distal de la flor; se comprobó la presencia de polen sobre los estigmas después de la visita; además en los experimentos de polinización el éxito de la formación de frutos para éstas dos especies fue elevado (77.7% para *E. vestitus* y 91.6% para *M. tyrianthina*).

La afinidad morfológica entre la longitud del culmen y la corola efectiva de *P. guascensis* fue más estrecha con *E. vestitus* que con *M. tyrianthina*. Se observó que aunque *M. tyrianthina* es la especie más frecuente en las visitas en comparación con *E. vestitus*, ésta presenta un espectro trófico más amplio; condición que desfavorece la eficiencia como polinizador, debido a que el acarreo de polen mixto, disminuye la probabilidad de depositar polen exclusivo de la especie y una cantidad suficiente de la misma; al parecer esta falta de exclusividad asociada a otros recursos florales, es compensada con la duración y frecuencia en las visitas, si tenemos en cuenta que es un polinizador muy eficiente.

### Cargas de polen

El grano de polen de *P. guascensis* forma tétradas tetraédrica (treboliforme) en vista polar y cruciforme en vista ecuatorial (Anexo 5); la mónada presenta ámbito circular a triangular; tricolporada conspicua, el poro es alargado; la exina es fina y tectada. En cuanto al análisis palinológico se colectaron 50 cargas de polen pertenecientes a cuatro especies de colibríes y cuatro especies de Diglossas. Se identificó diferentes



especies de plantas (12 palinomorfos) (Prada 2006) utilizadas también como recurso de los polinizadores y visitantes de *P. guascensis*; la mayoría de éstas especies coincidieron con las que presentaron una buena oferta floral durante los meses de estudio; por lo general representantes de las familias Ericaceae, Loranthaceae, Melastomataceae y Rubiaceae principalmente (ej. *Befaria resinosa*, *Gaiadendron punctatum*, *Gaultheria rigida*, *Macleania rupestris*, *Palicourea aschersonianoides* y *Tibouchina grossa*).

De acuerdo con Stiles (1985b), *M. tyrianthina* pertenece a un grupo de colibríes de pico corto y talla pequeña (< 15mm long. y < 3.5 gr respectivamente), mientras que *E. vestitus* encaja dentro de los colibríes de pico mediano y talla media (15-25mm long. y 3.5 ó 4-7 gr respectivamente). Al relacionar el número de palinomorfos transportados por cada colibrí con la longitud de los picos, se encontró que *M. tyrianthina* registró en promedio un número mayor de palinomorfos ( $\bar{X}=3.3$ ; n=9) en relación a los de *E. vestitus* ( $\bar{X}=2.5$ ; n=18). Al considerar la longitud del pico y el número de recursos visitados se halló una correlación significativa y positiva en *M. tyrianthina* ( $r_s=0.43$ ;  $P=0.22$ ) mientras que en *E. vestitus* la correlación fue negativa ( $r_s=-0.38$ ;  $P=0.10$ ).

En cuanto al total de granos de polen transportados, se encontró que *E. vestitus* acarrió mayor cantidad ( $\Sigma=5469$ ;  $\bar{X}=303.8\pm 280.4$ ; n=18) que *M. tyrianthina* ( $\Sigma=1622$ ;  $\bar{X}=180.2\pm 175.61$ ; n=9); no existió una correlación significativa entre la longitud del pico de los dos colibríes y la cantidad de granos de polen transportada por carga ( $r_s=0.22$ ;  $P=0.34$  en *E. vestitus* y  $r_s=0.61$ ;  $P=0.08$  en *M. tyrianthina*).

Las *Diglossas* evidenciaron un comportamiento generalista, el análisis de cargas mostró un espectro de recursos más amplio de acuerdo al promedio de palinomorfos registrados en las cargas; *D. humeralis*, *D. cyanea* y *D. caerulescens* registraron un promedio de 3.5; 4.5 y 5.6 palinomorfos respectivamente. Los granos de polen de *P. guascensis* en promedio corresponden al 23% del total de los granos transportados por carga en *E. vestitus*, y *M. tyrianthina* y en *D. humeralis* al 30%; *E. vestitus*, es la especie que más granos de polen transportó según las capturas realizadas, le sigue *D. humeralis* y *M. tyrianthina* (Prada 2006).

A pesar de que la mayoría de individuos de *P. guascensis* a los cuales se les hizo el seguimiento fenológico, florecieron en los meses de febrero a marzo, el registro palinológico evidenció que podía existir oferta floral de *P. guascensis* en otros meses (abril-junio) y en otros sectores no cercanos a la zona de estudio donde se realizaron los registros fenológicos; aun así las cargas polínicas que contenían polen de la especie fueron más abundantes en los meses en que ocurre el pico de floración de *P. guascensis*.

## DISCUSIÓN

*P. guascensis* es una especie de la familia Ericaceae, tribu Vaccinieae. La mayoría de las especies de ésta tribu son ornitófilas y sus flores ofrecen una recompensa óptima

para aves especialmente en el contenido y concentración de azúcar en el néctar (Luteyn 2002). En general, la morfología de la flor y los patrones de coloración encajan en el síndrome típico de plantas polinizadas por colibríes. Algunos atributos florales que determinaron el síndrome fueron: corola generalmente larga, tubular y de textura densa; inflorescencias numerosas con un llamativo color rojo, la antesis diurna y flores abiertas por largo tiempo; estilo casi igual a la longitud de la corola, anteras fuera del disco de néctar (ubicado en la base de la corola), ovario ínfero, óvulos protegidos y separados de la fuente de néctar; éstos coinciden con los descritos por diferentes autores como Crosswhite y Crosswhite (1981), Faegri y Van der Pijl (1979), Luteyn y Silva (1999), Porch (1924, 1929 citado en Vogel 1990), Snow y Snow (1980), Stiles (1978a, 1981).

El patrón de floración de *P. guascensis* correspondería al de tipo explosiva, según Gentry (1974), ya que solo presentó una explosión floral durante el tiempo de estudio. Según la clasificación de Newstrom *et al.* (1994) correspondería a un patrón de floración de tipo anual, pues exhibió un episodio de floración seguido por un intervalo de no floración en el año; mientras que la duración de la floración sería intermedia (Newstrom *et al.* 1994), es decir mayor a un mes y menor a cinco. La duración de la floración y la cantidad de flores en la población seleccionada (n=26 indiv.) variaron significativamente de acuerdo a la época de menor o mayor precipitación; se presentó floración sincrónica entre individuos de *P. guascensis* en la época seca; ésta favoreció el vuelo y forrajeo de los visitantes, e influyó para que la diversidad y el número de visitas en el transcurso del día fueran mayores. Mientras tanto, durante la época húmeda, éstas se redujeron casi a la mitad de la registrada en la época seca (Figura 3 y 4). Las precipitaciones frecuentes y la neblina, al parecer no favorecen el desplazamiento y actividad de forrajeo de los visitantes, de tal modo que variables en la floración como frecuencia, regularidad, duración, fecha, amplitud y sincronía, pueden estar relacionadas con el período de lluvias e interacción con animales polinizadores (Frankie *et al.* 1974, Hilty 1980, Augspurger 1990).

Gutiérrez y Rojas-Nossa (2001) anotan que «la oferta específica de recursos de néctar para los colibríes se relaciona inversamente con las lluvias y que al igual que en otras comunidades de alta montaña la oferta máxima coincide con el final de la época seca». El mismo patrón se observó en la floración de *P. guascensis*, toda vez que entre enero y marzo se presentó el mayor número de flores antes del inicio de las lluvias en abril. Por otra parte, en zonas de menor altitud se puede observar un comportamiento parecido; por ejemplo en el Parque Nacional Chiribiquete un mayor número de especies e individuos de colibríes en la época seca, parecen tener relación con una mayor oferta de especies ornitófilas durante el mismo período (Rosero 2003).

El comportamiento observado durante los primeros tres días en la producción de néctar (baja concentración y aumento en la producción en  $\mu\text{L}$ ) corresponde a una estrategia de la especie para promover de forma segura el flujo de polen, de tal



manera que al secretar néctar con una menor viscosidad, se hace más eficiente la extracción y se fomentan las visitas aunque no compensen los requerimientos energéticos inmediatos de los colibríes (Collins y Clow 1978 y Martínez del Rio *et al.* 2001, citados en Nicolson y Fleming 2003); de la misma manera, el néctar se torna poco atractivo a otras especies como los abejorros (Bolten y Feinsinger 1978) para evitar de esta forma el robo.

Los volúmenes promedio de néctar de  $2.98 \pm 0.41$   $\mu\text{L}/\text{día}$ , coinciden con lo reportado por Gutiérrez y Rojas-Nossa (2001) para ericáceas ornitófilas en zonas de subpáramo, que oscilan entre los 0.42 a 4.14  $\mu\text{L}$ . Mientras que difieren de los registros de Snow y Snow (1980) quienes encontraron producciones diarias de néctar más elevadas en especies ornitófilas de los Andes colombianos. Igualmente, los valores de la concentración promedio de azúcar ( $21.6 \pm 3.1\%$ ) coinciden con los registradas para flores ornitófilas (Baker 1975, Kingslover y Daniel 1983, Stiles y Freeman 1993, Luteyn y Silva 1999, Gutiérrez y Rojas-Nossa 2001, Nicolson y Fleming 2003, Rosero y Sazima 2004), debido a que concentraciones entre 20-25% se encuentran dentro del rango óptimo requerido en la nutrición de colibríes (Tamm y Gass 1986 citados en Perret *et al.* 2001).

El principal mecanismo de atracción empleado por *P. guascensis* es el color rojo brillante de las flores y algunas partes vegetativas, como hojas nuevas que evidencian tinción rojiza y sobresalen en el follaje; estos patrones de coloración la hacen llamativa para los colibríes pues este color posee una longitud de onda larga (Stiles 1981); de esta manera la xenogamia se ve favorecida al atraer los visitantes a mayor distancia. Otras características que benefician este mecanismo de reproducción en *P. guascensis* son la receptividad estigmática extendida y la presentación de polen y/o néctar durante varios días. De igual manera, la autopolinización puede ocurrir por el efecto de descarga de polen, según la orientación de los apéndices de las anteras (Luteyn y Silva 1999) y por la disposición péndula de las flores y anteras de *P. guascensis*.

En los aspectos fenológicos, la sincronización de una época de floración en la población de *P. guascensis* puede maximizar el valor adaptativo reproductivo de la especie, ya que un pico de floración y un período largo aumenta la probabilidad de polinización (Dafni 1992, Rathcke y Lacey 1985).

La diversidad de trochilidos (10 especies) registrada en el área y durante el período de estudio es baja en comparación a otros registros realizados en zonas de alta montaña en Colombia (Brand 1995, Gutiérrez y Rojas-Nossa 2001). *E. vestitus* y *M. tyrianthina* sobresalieron por la frecuencia de visitas a *P. guascensis*, tanto que la actividad territorial de estas dos especies evidenció la competencia por el recurso. Las dos técnicas de forrajeo (percheo y revoloteo) utilizadas por los colibríes favorecieron en la polinización de *P. guascensis*; en el percheo, el polinizador *M. tyrianthina* duró más tiempo en una visita (en una flor) y depositó más polen sobre el estigma; éste comportamiento favorece la fecundación si se tiene en cuenta que el número de óvulos en las flores de *P. guascensis* es elevado ( $180.2 \pm 9.07$  óvulos); Cruden (1977) afirma que se requiere una cantidad considerable de polen para

maximizar la producción de semillas, la relación polen-óvulo debe exceder el mínimo requerido donde dos a siete granos de polen son suficientes por óvulo. En el otro caso, el polinizador *E. vestitus* que emplea el revoloteo, duró un tiempo más corto en cada flor, de tal manera que más flores son visitadas por unidad de tiempo y se favorece el incremento en el flujo de polen (Cruden *et al.* 1983 citado en Maloff y Inouye 2000); sin embargo los polinizadores que aplican esta técnica son considerados como de baja eficiencia en comparación a los que se perchan (Fagua y Bonilla 2005).

Stiles (1981) y Feinsinger (1990) mencionan que la restricción del número de visitantes a unos pocos colibríes como polinizadores potenciales, puede promover la eficiencia de la polinización y reducir la interferencia producida al mezclarse el polen de diferentes flores en las cargas transportadas, lo cual favorece y aumenta el porcentaje de formación de frutos. Situación que benefició a *P. guascensis* al presentar principalmente dos polinizadores eficientes como *M. tyrianthina* y *E. vestitus*.

En cuanto a otros visitantes florales como Diglossas, Brand (1995) determinó que la actividad de éstas en ericáceas como *Macleania rupestris* y *Befaria resinosa* ocurrió como ladronas de néctar, mientras que otros autores reiteran que estas aves realizan visitas legítimas en especies de *Vaccinium* y *Brachyotum* (Lozano 1990 citado en Stiles *et al.* 1992, Stiles y Hespenheide 1972) y que son favorables como polinizadoras ya que rara vez portan polen de otras especies (Stiles *et al.* 1992). En este estudio las Diglossas presentaron en promedio mayor cantidad de palinomorfos que los colibríes, pero no se comprobó su acción como especies polinizadoras (Prada 2006).

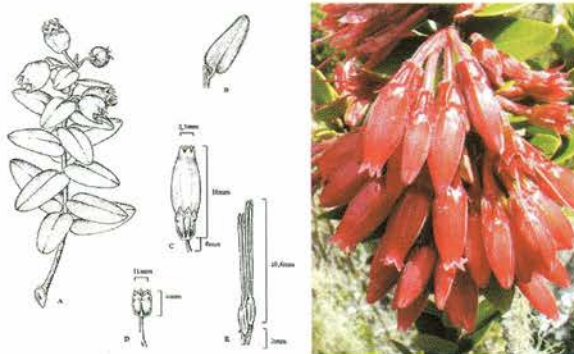
### Agradecimientos

A la Dirección de Investigaciones (DIN) de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (Tunja) y CORPOBOYACÁ por la Financiación. Al CEGAP por el alojamiento y a sus integrantes por la colaboración. Al laboratorio de Bioplasma UPTC, por prestar sus instalaciones y el microscopio de fluorescencia para el análisis de crecimiento de tubos polínicos. A Favio González (ICN, Bogotá) y Daniel Galindo (UPTC, Tunja) por su asesoría y colaboración en el manejo estadístico de datos. A Julio Betancur, curador en su momento de COL por el acceso a la colección de angiospermas. A Rodulfo Ospina (Departamento de Biología, Universidad Nacional) por la determinación de las abejas. A Nelson Salinas por su colaboración en la determinación del material botánico. A Mayer Lagos, Wilson Alvaro, Mónica Medina, Mónica Díaz y dos revisores anónimos por sus valiosos aportes y sugerencias a una versión preliminar del documento. A Gary Stiles (ICN, Bogotá) por sus comentarios sobre colibríes y Diglossas. A los Biólogos Sandra Obando y David Sánchez y a los Ingenieros José Eduardo Martín y Sara Martínez por su apoyo en distintas fases de la investigación.

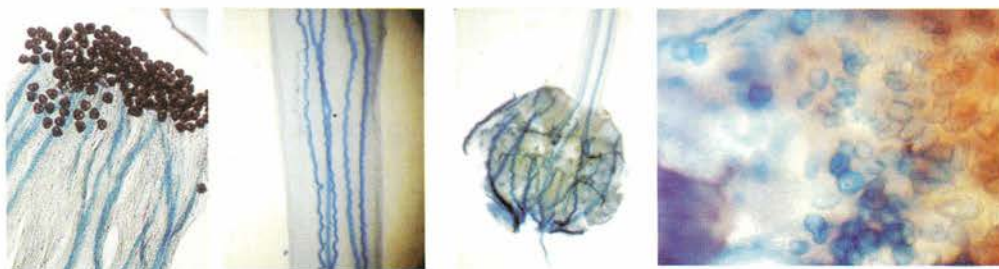


## ANEXOS

Anexo 1. *Plutarchia guascensis* (Cuatrec.) A.C. A-E, modificado de Camargo, 1979. A. Rama con frutos; B. Envés foliar; C. Flor; D. Fruto; E. Estambres. F. Parte de la inflorescencia.



Anexo 2. Etapas de la formación del fruto de *P. guascensis*, durante cuatro meses. A. Ovario después de la antesis; B. el fruto verde-pintón y C. fruto maduro.



Anexo 3. Etapas del crecimiento de tubos polínicos de *P. guascensis*. A. Granos de polen en el estigma; B. Tubos polínicos en el estilo; C. Tubos de polen en el ovario; D. Óvulos; E. Óvulos fecundados.



Anexo 4. Colibríes registrados en actividad de forrajeo en *P. guascensis* en el Parque Natural Municipal Ranchería, Paipa. 1. *Metallura tyrianthina* @&, 2. *Metallura tirianthyna* B&; 3. *Lafrenaya lafresnayi* @&, 4. *Lafrenaya lafresnayi* B&; 5. *Eriocnemis vestitus* (izq. B&, der @&); 6. *Coeligena bonapartei*; 7. *Colibri coruscans*.



Anexo 5. Grano de polen de *P. guascensis* al microscopio. A. Tetrada cruciforme en vista ecuatorial; B. Vista polar

