

**ESTUDIO DEL MECANISMO DE POLINIZACIÓN EN *Fernandezia sanguinea*
(Lindl.) Garay & Dunst (ORCHIDACEAE), EN UNA REGIÓN BOSCOSA
HÚMEDA DE LOS ANDES DEL SUROCCIDENTE COLOMBIANO**

JUAN GUSTAVO MONTENEGRO OVIEDO

**UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
PROGRAMA DE BIOLOGIA
PASTO
2014**

**ESTUDIO DEL MECANISMO DE POLINIZACIÓN EN *Fernandezia sanguinea*
(Lindl.) Garay & Dunst (ORCHIDACEAE), EN UNA REGIÓN BOSCOSA
HÚMEDA DE LOS ANDES DEL SUROCCIDENTE COLOMBIANO**

JUAN GUSTAVO MONTENEGRO OVIEDO

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Biólogo

Asesor de trabajo de grado:

Eduardo Aquiles Gutiérrez Zamora.

Profesor hora cátedra

Departamento de Biología

UNIVERSIDAD DE NARIÑO

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

PROGRAMA DE BIOLOGIA

PASTO

2014

NOTA DE RESPONSABILIDAD

Las ideas y conclusiones aportadas en el siguiente trabajo son responsabilidad exclusiva del autor.

Artículo 1° del Acuerdo N°. 324 de octubre 11 de 1966 emanado del Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

Nota de aceptación:

Firma del Asesor de Tesis

Firma del jurado

Firma del jurado

San Juan de Pasto, Septiembre de 2014

RESUMEN

Orchidaceae es una de las familias de plantas con flores más diversas y complejas, abarcando más de 20.000 especies. Su ciclo de vida es una constante interacción con gran variedad de organismos, que va desde los tempranos estadios de semilla, hasta la formación de flores y su fecundación. Esta última etapa de desarrollo es la que más ha llamado la atención de investigadores que estudian la interacción planta – animal, pues las plantas de Orchidaceae han perfeccionado de múltiples maneras la forma de asegurar su reproducción, adaptando y derivando sus estructuras florales tanto reproductivas como accesorias con el fin de hacer más eficiente el proceso de polinización. En nuestra región, el estudio del fenómeno de la polinización en orquídeas es demasiado incipiente, por lo que aún no se evaluado en profundidad y extensión.

En el presente trabajo estudié la biología reproductiva de *Fernandezia sanguínea*, una planta nativa de ecosistema altoandinos del suroccidente colombiano. Para hacerlo me propuse cuatro objetivos: 1. Profundizar en la morfología floral, y dilucidar cómo las estructuras accesorias y reproductivas y sus adaptaciones, permiten a la planta atraer a los polinizadores y hacer efectiva su reproducción. 2. Estudiar la temporalidad de la floración a lo largo de un año, abarcando conteos regulares dentro de la población de estudio y relacionando el número de individuos con la cantidad de flores y frutos producidos a través del tiempo, además de buscar la incidencia de ciertos fenómenos climáticos en su producción anual. 3. Realizar la observación directa de los visitantes florales, con el fin de reconocer el espectro de polinizadores y la frecuencia de las visitas. Y 4. Determinar el sistema de compatibilidad que prevalece en la especie, mediante cruces manuales ya análisis la viabilidad de las semillas resultantes.

Los resultados mostraron que *F. sanguínea*, morfológicamente es una planta que parece estar no solo adaptada para atraer aves nectarívoras, gracias a sus patrones de coloración, sino que también puede ser visitada por otro tipo de vectores, pues identifiqué la presencia de estructuras, que son típicas de plantas polinizadas por insectos. Además las plantas estudiadas no produjeron néctar, por lo que es probable que la especie use la estrategia de engaño alimenticio, imitando a otras especies de plantas que si producen recompensa floral. El estudio fenológico mostró que *F. sanguínea* florece y produce frutos en forma continua a lo largo del año, aunque también hallé picos de floración en ciertas épocas del año. No se presentaron relaciones significativas entre factores climáticos en el número de flores y frutos producidos a través del tiempo.

Las observaciones directas de visitantes florales no aportaron resultados en cuanto al espectro de polinizadores de la especie, pues después de 520 horas/hombre de observación diurna acumulada, no registré eventos de polinización, lo que podría estar influenciado por la población objeto de estudio estar en una zona de alta intervención antrópica, algo que pudo alterar sensiblemente la frecuencia con que los vectores de polen visitaran las flores de la especie. Los estudios de compatibilidad, mostraron que *F. sanguínea*, es una especie auto - compatible, aunque es probable que también pueda generar semillas a través de polinización cruzada, puesto que las características mismas de la planta parecen promover más este último tipo de fecundación. La viabilidad de las semillas obtenidas de los frutos resultantes, mostraron que la producción de simiente con potencial de germinación es muy alta, siendo una característica que comparte con el resto de especies de la familia.

Palabras clave: Orchidaceae, *Fernandezia sanguínea*, Polinización, Morfología floral, Fenología, Vectores de polen, Compatibilidad.

ABSTRACT

Orchidaceae is one of the families of plants with flowers most various and complexes, covering more than twenty thousand (20.000) species. Their cycle's life is a constant interaction with wide variety of organisms, it is from the early stadiums of seeds, until the formation of flowers and their fertilization. This lost stage of development is the most interesting for the researchers whom study the animal-plant interaction, so, the Orchidaceae's plants, had improved in various ways how assure their reproduction, adopting their accessory structures and for the reproduction in order to do more efficient the polinization process. In our region, the study of the polinization phenomenon in orchids is too mucho small, for this reason nobody had assessed the depth and size.

In this work, I studied the reproductive biology of *Fernandezia sanguinea*, a native plant from Andean Ecosystems in the Colombian southwest. I suggested four objectives for doing it to myself: 1. to study in detail about the flower's morphology, and how the accessory structures and reproductive structures, and their adaptations let to the plants attract to the pollinators and to do effective their reproduction. 2. to study the season more advisable for the growth of the flowers in the plants over a year, counting regularly the samples in study and relating the number of plants with the number of flowers and fruits that the plants produced in the time, and to search the influence in their annual production for the climate phenomenon. 3. to do the direct observation, for recognizing the pollinator's spectrum and the frequency about the visits. And 4. to determine the system of compatibility in the species, using the manual cross and the analysis about the seeds obtained.

The results show us that the *F. sanguine* is a plant that morphologically isn't adapted only for attract nectarivorous birds, thanks to this patterns of color, because it could be visited for other kind of pollen vectors too, for the presence of structures, that are typical in plants pollinated by insects. Also, the plants were studied didn't produce nectar, for this reason is probably that species use the strategy to fool nutritious, like other species of plants, those produce a real reward in their flowers. The Phenological study showed that *F. sanguinea* flowers and produces fruits in continual way over a year. But, I found some peaks of flowering in certain times of year. And there weren't significant relations between the climate factors in the flowers and fruits number produced over the time.

The direct observations of the flower's visitors, didn't come up results about the pollinator's spectrum of the species, because after of five hundred twenty (520) hours/man of observation in daylight accumulated, I didn't any pollination. It could have an influence because the samples in study are in on area with high human participation, this situation is able to alter the frequency of visits from the pollen vectors to the flowers of the species. The compatibility studies show us that *F. sanguine* is a auto-compatible species, but it could be able to produce seeds with the crossed pollination, because apparently the characteristics of the plant promote this last kind of fertilization. The result seeds from the fruits in the study, show us that the production of the same whit potential of germination is very high, and this is a characteristic in all the species of the family.

Keywords: Orchidaceae, *Fernandezia sanguínea*, Pollination, Flowers Morphology, Phenology, Pollen Vectors, Compatibility.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN.....	18
1. TITULO.....	22
2. HIPÓTESIS	23
3. OBJETIVOS.....	24
4. ANTECEDENTES	25
5. MARCO TEÓRICO	29
5.1 Polinización en la familia Orchidaceae	29
5.1.1 Características generales de la polinización en Orchidaceae	29
5.1.2 Mecanismos de polinización en Orchidaceae	34
5.1.3 Principales vectores de polen en Orchidaceae.....	39
5.2 Género <i>Fernandezia</i>	46
5.2.1 Características generales	46
5.2.2 Mecanismos de polinización en <i>Fernandezia</i>	48
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	50
6.1 Área de estudio	50
6.2 Morfología floral de <i>Fernandezia sanguínea</i>	51
6.3 Patrón temporal de floración en <i>Fernandezia sanguínea</i>	54
6.4 Vectores de polen en <i>Fernandezia sanguínea</i>	54
6.5 Sistema de compatibilidad en <i>Fernandezia sanguínea</i>	55
7. RESULTADOS	58
7.1 Morfología floral de <i>F. sanguínea</i>	58

7.2 Temporalidad de la floración, fructificación y desarrollo floral en <i>Fernandezia sanguinea</i>	65
7.3 Vectores de pólen de <i>Fernandezia sanguinea</i>	71
7.4 Sistema de compatibilidad en <i>Fernandezia sanguinea</i>	72
8. DISCUSIÓN.....	76
8.1 Morfología floral de <i>F. sanguinea</i>	76
8.2 Patrón temporal de floración de <i>F. sanguinea</i>	77
8.3 Vectores de polen en <i>F. sanguinea</i>	80
8.4 Sistema de compatibilidad en <i>Fernandezia sanguinea</i>	82
CONCLUSIONES.....	85
RECOMENDACIONES	87
BIBLIOGRAFÍA	88
ANEXOS	96

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Prueba de Spearman/Kendall para la producción media de flores y frutos en relación a diferentes variables climáticas.	71
Tabla 2. Número de flores sometidas a cada tratamiento, frutos producidos, y viabilidad de las semillas formadas por los frutos de <i>F. sanguínea</i>	72

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Diagrama floral de una Orchidaceae (derecha) en comparación al modelo general en Lilopside (izquierda).....	31
Figura. 2. Partes de la flor en Orchidaceae. A: Vista lateral, B: Vista frontal.....	32
Figura. 3. Flor de <i>Epidendrum secundum</i> . Nótese como en la flor, al no pasar el proceso de resupinación, el labelo, queda en posición superior, respecto al plano de simetría.....	32
Figura. 4. Detalle de la columna. Izquierda vista frontal, Centro vista frontal con la antera lavantada. Derecha, vista lateral. An: Antera; Ro: Rostelo; Stg: Superficie estigmática.	33
Figura. 5. Detalle de un polinario de <i>Epidendrum</i> . a: Polinia; b: Caudícula; c: Viscidio	34
Figura. 6. Similitud entre las flores de <i>Epidendrum ibaguense</i> (Izquierda) y <i>Asclepias curassavica</i> (derecha)	38
Figura. 7. Engaño de tipo sexual de <i>Ophrys insectifera</i> , el caso más conocido de pseudocópula en Orchidaceae	39
Figura. 8. Un ejemplo de polinización por aves en orquídeas del género <i>Elleanthus</i>	45
Figura. 9. Arriba, <i>Fernandezia sanguínea</i> en estado de floración. Abajo, planta individual de <i>F. sanguínea</i> , con formación de fruto	47

Figura. 10.	Detalle de una flor de <i>Fernandezia sanguínea</i> . Obsérvese la forma de embudo que toma el labelo junto con los pétalos laterales, labelo, columna y el sépalo superior.	49
Figura 11.	Ubicación geográfica de los bosques de la vereda Duarte (óvalo rojo), sitio de la población de <i>Fernandezia sanguínea</i>	51
Figura.12.	Izquierda, sitio de estudio de <i>F. sanguínea</i> . Derecha, parche de individuos de <i>F. sanguínea</i>	51
Figura. 13.	Estructuras accesorias de la flor a ser analizadas. Medición de largo (línea roja) y ancho (línea amarilla) de pétalos y sépalos.	52
Figura 14.	Detalle de la extracción de néctar mediante microcapilares. Izquierda, montaje del microcapilar en la flor. Derecha, montaje con la bolsa protectora de tull.....	53
Figura. 15.	Estructuras reproductivas de la flor a ser analizadas. Medición de largo (línea roja) y ancho (línea amarilla), de la columna (izquierda), y polinarios (derecha, vista dorsal y ventral).	54
Figura. 16.	Marcaje de los diferentes tratamientos realizados para determinar: polinización cruzada (arriba, izquierda), auto-compatibilidad (arriba, derecha), autogamia, (abajo izquierda) y apomixis (abajo, derecha) antes de ser cubiertos con bolsas de tull.	56
Figura 17.	<i>Fernandezia sanguínea</i> . A: Individuo adulto en campo. B: Detalle de la flor. C: Vista frontal de una flor intacta. D: Vista lateral del labelo (1,5X). E: Vista dorsal del polinario (2,5X). F: Vista ventral de la columna (1,5X). Barras de escala: A, B, C, D = 1 cm; E, F = 1mm	58

Figura. 18.	Individuo de <i>Fernandezia sanguínea</i>	59
Figura. 19.	Vista lateral de una flor de <i>Fernandezia sanguínea</i> . lb: labelo.....	60
Figura. 20.	Vista frontal de una flor de <i>Fernandezia sanguínea</i> . cl: columna.	61
Figura. 21.	Vista lateral del labelo y columna de la flor de <i>Fernandezia sanguínea</i> . cl: columna.	62
Figura. 22.	Vista ventral de la columna de una flor de <i>Fernandezia sanguínea</i> . cl: columna; pl: polinario; st: estigma	63
Figura. 23.	Vista ventral (Izquierda) y dorsal (Derecha) de un polinario de <i>Fernandezia sanguínea</i> . cd: caudícula; pl: polinio; vs: viscidio.	64
Figura 24.	Patrón de floración a lo largo de un año, teniendo en cuenta, arriba: individuos en estado reproductivo en comparación a individuos en estado vegetativo y abajo: individuos en estado reproductivo en comparación al total de individuos censados.....	66
Figura 25.	Cantidad de flores vs, cantidad de frutos producidos durante un año. Obsérvese la presencia de un pico de fructificación que coincide con el pico de floración ocurrido en agosto de 2011.	67
Figura. 26.	Desarrollo floral en un individuo de <i>F. sanguínea</i>	68
Figura. 27.	(a) Flores y frutos en comparación a temperatura media. (b). Flores y frutos en comparación a precipitación total. (c). Flores y frutos en comparación a la velocidad media del viento.	70
Figura 28.	<i>Fernandezia sanguínea</i> , desarrollo del fruto, luego del tratamiento (Círculo rojo).....	73

- Figura 29. Semillas de *F. sanguínea* luego del tratamiento de viabilidad (10X). Se pueden observar las semillas teñidas (viables) y la semilla transparente (no viable) encerrada en el óvalo rojo. 74

LISTA DE ANEXOS

	Pág.
Anexo A.....	97
Anexo B.....	99

GLOSARIO

ANTESIS: apertura de la flor.

APOMIXIS: capacidad de una planta de producir semillas sin que ocurra fecundación floral

AUTO-COMPATIBILIDAD: capacidad de una planta para fecundarse a sí misma pero con flores de distinto origen espacial.

AUTOGAMIA: capacidad de una planta para que sus flores se fecunden a sí mismas.

CALLO: estructura lobular del labelo cuya función es atraer vectores de polen por medios químicos (fragancias o aceites).

EPICHILO: porción más distal del labelo

EVENTO DE POLINIZACIÓN: momento en el que un vector de polen visita y/o fecunda una flor.

HIPOCHILO: porción más proximal del labelo.

SISTEMA DE COMPATIBILIDAD: capacidad de una planta para fecundarse con su propio polen o con polen procedente de otro individuo.

POLINARIO: estructura derivada de la antera de una flor de Orchidaceae, que contiene los sacos de polen (polinios), tallos de sostén (caudícula), y una base (viscidio).

VECTOR DE POLEN: se refiere a los organismos (aves, insectos, etc.), que transportan polen desde una flor a otra.

INTRODUCCIÓN

Dentro del phylum Angiospermae, la familia Orchidaceae es una de las más grandes y complejas. Los ciclos de estas plantas implican la interacción con numerosos organismos, ya sea para su germinación, crecimiento o reproducción (Johnson & Hobhahn, 2010). Sus flores son algunos de los órganos vegetales más complejos conocidos, y con el mayor número de estructuras modificadas y derivadas, a consecuencia de un largo proceso de especialización ecomorfológica en función de mayor éxito reproductivo. Así, todas las especies de la familia dependen de la manipulación de algún tipo de animal para mantener la diversidad genética en sus poblaciones a través de la polinización (Johnson & Hobhahn, 2010).

Las plantas de la familia Orchidaceae son cosmopóliticas, con aproximadamente 25000 especies, y 1800 géneros identificados (Senghas, 2001). Se hallan presentes en casi todo los ecosistemas, exceptuando los desérticos y polares. Son organismos que pueden vivir en el suelo, sobre otras plantas, y ocasionalmente ser trepadoras. Incluso presentan casos únicos y sin paralelo entre las plantas con flores: las orquídeas saprofitas no fotosintéticas, se sustentan de la materia orgánica en descomposición de la hojarasca del suelo de los bosques, o aquellas orquídeas que han perdido sus hojas y tallos y realizan la fotosíntesis mediante su sistema radicular (Van-Alstyne, 1980).

Sin embargo una de las características más llamativas de estas plantas son las complejas interacciones con otros organismos dentro de su ciclo de vida. Entre ellas cabe destacar su relación obligada con hongos micorrizógenos, esenciales para la germinación de las semillas y el posterior establecimiento y desarrollo de los individuos, hasta que puedan realizar la fotosíntesis de forma autónoma. Otra de las interacciones importantes se asocia al sistema reproductivo y comprende la relación de la planta con los polinizadores de sus

flores (o vectores de polen). Esto llevó a que sus órganos florales tanto reproductivos (androceo y gineceo) como accesorios (perianto), evolucionaran en estructuras altamente especializadas para atraer, engañar o manipular a los polinizadores con el fin de asegurar su reproducción sexual (Van der Pijl & Dodson, 1966).

La biología reproductiva de estas plantas es uno de los aspectos que más ha llamado la atención a los investigadores, pues la polinización es uno de los fenómenos centrales en el ciclo de vida de estas plantas, a la vez que hace parte de los aspectos funcionales críticos en los ecosistemas a nivel general, y además también, a consecuencia de la reducción crítica o la desaparición de poblaciones de muchas especies en la familia a nivel mundial, el conocimiento de la biología de estas plantas y sobre todo de la ecología de su polinización, es clave para su preservación y el entendimiento de las rutas ecológicas y evolutivas que han posibilitado la diversificación y radiación adaptativa de estas plantas (Senghas, 2001).

Actualmente se están juntando esfuerzos en diversas partes del mundo para entender mejor la biología de la polinización en la familia; ejemplo de ello son los estudios realizados por Singer (2001), en polinización en *Habenaria parviflora*, en Brasil, por Albores & Sosa (2006) en dos especies de *Stelis* en México, por Zhongjian *et al*, (2008) en plantas del género *Chenorchis* en China, por citar algunos. En Colombia se han realizado algunos estudios como los de Ospina - Calderón *et al*, (2007) en orquídeas de la especie *Brassia antherothes* en el departamento de Quindío, siendo uno de los escasos estudios de este tipo en el país.

En la región neotropical, poseedora de la mayor riqueza y diversidad de especies de Orchidaceae en el mundo, los estudios en ecología de la polinización tienen un carácter todavía incipiente, y son escasos; además los trabajos publicados al respecto han aparecido

solo en la última década (Albores & Sosa, 2006; Humaña *et al.*, 2008; Ospina – Calderón *et al.*, 2007; Pansarin, 2003a; Singer, 2001). De hecho para muchos ecosistemas suramericanos como los altoandinos, el desconocimiento de la biología reproductiva de estas plantas es casi total y solo se encuentran algunas aproximaciones generales (Gutiérrez, 2008; Gutiérrez *et al.*, 2004).

En Colombia la presencia de Orchidaceae en sus ecosistemas es muy alta, como un producto de la gran variedad climática y de condiciones orográficas e hidrográficas, que ha permitido una enorme diversificación de la familia en numerosas especies, siendo conocidas en la actualidad más de 4000, distribuidas en 205 géneros, por lo que, para estas plantas, es uno de los países con mayor diversidad en el mundo (Farfán *et al.*, 2003). Sin embargo, la situación del conocimiento de estas plantas es gravemente escasa, pues los estudios que abarcan sus aspectos biológicos o ecológicos son casi inexistentes, siendo más comunes los listados de especies de un género o subfamilia en particular (Farfán *et al.*, 2003), y estudios de composición florística o de diversidad (Mejía & Pino, 2009).

La región nariñense es uno de los sitios en Colombia con una gran diversidad florística, resultado de los numerosos ecosistemas existentes, y de esa diversidad, las orquídeas ocupan un lugar importante, hallándose desde nivel del mar hasta los páramos más elevados. A pesar de esto, muchos de los aspectos de su biología, siguen siendo una interrogante sin respuesta. Máxime en un momento en el que la región sufre procesos de pérdida de coberturas vegetales originales a consecuencia de las actividades antrópicas, afectando tanto directa (extracción ilegal, incendios, tala, etc), como indirectamente (cambio climático) la supervivencia de estas plantas (Gutiérrez - Zamora, *Com. Pers.*, 2010).

Fernandezia sanguinea es una especie de hábito epifítico, perteneciente a la subtribu Oncidiinae, en la tribu Cymbidieae de la subfamilia Epidendroideae, siendo una planta monopodial, de flores rojas relativamente grandes respecto al tamaño de la planta (de unos cuantos cm de longitud) (White, 1996), con poblaciones que crecen naturalmente en los Andes de Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela, en ecosistemas boscosos como aquellos ubicados hacia la zonas altas al oriente del municipio de Pasto. Se han estudiado en trabajos muy generales a nivel de comunidades de plantas ornitófilas (Gutiérrez, 2008; Gutiérrez *et al.*, 2004) que no realizaron aproximaciones explícitas en el tema. Además, no existe información publicada relativa al mecanismo de polinización de esta especie que permita establecer con certeza el espectro de polinizadores o cualquier otro aspecto de su ecología reproductiva.

Considerando la escasez de trabajos que aborden los aspectos funcionales propiamente dichos en ecosistemas altoandinos como la polinización, el estudio de la reproducción sexual de las poblaciones de *Fernandezia sanguinea*, puede ser un modelo adecuado para comenzar a entender el fenómeno de la polinización en bosques altoandinos puesto que los estudios disponibles son muy generales y no profundizan en los mecanismos ecológicos propiamente dichos.

Por tanto, el objetivo principal es el de estudiar con más profundidad el mecanismo de polinización de la especie mencionada, teniendo en cuenta las estrategias que usa la planta para atraer a sus vectores de polinización, así como los mecanismos con que asegura su producción de semillas.

¿Cuál es el mecanismo o estrategia de polinización asociado para una población de *Fernandezia sanguinea* en bosque altoandino?

1. TITULO

“ESTUDIO DEL MECANISMO DE POLINIZACIÓN EN *Fernandezia sanguinea* (Lindl.) Garay & Dunst (ORCHIDACEAE), EN UNA REGIÓN BOSCOSA HÚMEDA DE LOS ANDES DEL SUROCCIDENTE COLOMBIANO”

2. HIPÓTESIS

La polinización en orquídeas es un proceso complejo y altamente especializado en donde las estructuras florales se han adaptado para atraer a un polinizador específico. En el caso de *Fernandezia sanguínea*, una planta de bosque de alta montaña, se espera que las flores gracias a sus características como coloración predominantemente roja, ausencia de guías de néctar, su forma tubular y su simetría zigomorfa, resultado de la adaptación a la ornitofilia, sean polinizadas por colibríes u otras aves nectarívoras semejantes.

Las plantas de *Fernandezia sanguínea* crecen en forma de individuos herbáceos de pequeño tamaño (de unos cuantos cm de longitud), de forma aislada sobre árboles o arbustos de los ecosistemas húmedos altoandinos, lo que las hace poco conspicuas y localizables para los polinizadores. Esto puede traer como consecuencia una alta impredecibilidad en su polinización, por lo que se espera que estas plantas sean auto - compatibles por autogamia, al ser flores hermafroditas, para asegurar su reproducción.

Fernandezia sanguínea, es una planta cuyos individuos se encuentran expuestos a una gran variabilidad climática, pues crecen en sitios donde hay gran fluctuación en cuanto a pluviosidad, incidencia de vientos y temperaturas, por lo que se espera que gracias a estas circunstancias, exista variabilidad en cuanto a floración y/o fructificación.

3. OBJETIVOS

Objetivo general

- Identificar y caracterizar el mecanismo de polinización en *Fernandezia sanguinea* en una región boscosa húmeda de los Andes del Suroccidente Colombiano.

Objetivos específicos

- Caracterizar la morfología y la recompensa floral, así como el mecanismo de atracción para polinizadores en *Fernandezia sanguinea*
- Determinar a lo largo de un ciclo anual, el patrón temporal de la floración de *Fernandezia sanguinea* y la influencia de factores climáticos en su producción.
- Establecer los organismos visitantes y vectores de polen de *Fernandezia sanguinea*
- Estimar el sistema de auto – compatibilidad de las plantas y analizar estos resultados en virtud del comportamiento de los visitantes florales

4. ANTECEDENTES

El estudio de la biología reproductiva en muchas especies de Orchidaceae, comprende una línea de investigación que se ha desarrollado mayormente en las últimas dos décadas como consecuencia en la pérdida de hábitat y la reducción de las poblaciones de muchas especies de la familia. Muchos trabajos de este tipo en los trópicos se han realizado mayormente en Africa, siendo los géneros *Disa*, *Eulophia* y *Aeranges*, algunos de los estudiados.

Peter & Johnson, (2009), realizaron un estudio del sistema de auto – compatibilidad y producción de frutos en cinco especies de *Eulophia*, mostrando que en ocasiones, la parasitación, de las flores por insectos, puede ocasionar la formación de pseudofrutos. También observaron que las distintas especies tienen altas tasas de producción de frutos gracias a un mecanismo de autopolinización por autogamia, algo que también puede estar influenciado por la parasitación de las flores. Johnson & Hobbhahn, (2010), estudiaron los sistemas de polinización en una especie sudafricana, *Disa fragans*, teniendo en cuenta a los visitantes florales, características ópticas de los sépalos y pétalos como su reflectancia espectral, al igual que el análisis de la fragancia producida, la producción de néctar, la morfología floral y el mecanismo de polinización propiamente dicho, concluyendo que las flores de estas plantas son polinizadas por un amplio espectro de insectos siendo una planta de tendencia generalista, con un mecanismo de polinización muy similar a otra especie, *D. sakeyii*, por la similitud de sus flores.

Otro trabajo realizado en el paleotrópico es el de Martins & Johnson, (2007) en orquídeas del género *Aeranges*, plantas cuyas flores son polinizadas por polillas que se han especializado para alcanzar el néctar que producen en espolones cuya longitud varía según

la especie de planta, mostrando un alto grado de especialización en cuanto a polinizadores se refiere.

En Asia y Oceanía también se han realizado algunos estudios sobre mecanismos de polinización de Orchidaceae. Entre ellos puedo citar el estudio realizado por Zhongjiang *et al.*, (2008), en orquídeas de un género recientemente separado de *Holcoglossum*, *Chenorquis*, a cuyas flores les evaluaron el patrón temporal de floración, morfología floral, producción de néctar, mecanismos de polinización, sistemas de auto-compatibilidad y visitantes florales, demostrando que las flores son visitadas por hormigas, que son atraídas por la producción de néctar, aunque también pueden realizar autopolinización entre distintas flores de un mismo individuo (geitonogamia).

En Nueva Zelanda Lehnebach & Robertson (2004), estudiaron la biología reproductiva de una orquídea epífitas de Nueva Zelanda, del género *Earina*, de las que observaron aspectos como sistema de auto – compatibilidad bajo varios tratamientos (autogamia, apimixis, auto – compatibilidad, polinización cruzada y polinización natural), la presencia de osmóforos, la producción de néctar, la fenología floral, y el mecanismos de polinización con los visitantes florales. Demostraron que estas orquídeas, son visitadas por un amplio espectro de insectos polinizadores, pertenecientes a los órdenes Diptera, Hymenoptera y Coleoptera, que son atraídos por néctar y el perfume que producen los osmóforos de sus flores. También demostraron que estas plantas pueden ser parcial o totalmente auto – compatibles, pero sin embargo, la producción de semillas bajo estas condiciones es significativamente menor que con la polinización cruzada natural.

En las regiones neotropicales la mayor parte de los estudios en este campo se han realizado en Brasil. También países como Chile, México y Colombia cuentan con estudios de la biología reproductiva en Orchidaceae.

Entre los trabajos relevantes acerca de mecanismos de polinización en Orchidaceae están los realizados por Singer, (2001), en biología de polinización de *Habenaria parviflora*, del sureste brasileño, abarcando la fenología, morfología floral, visitantes florales y mecanismos de polinización. Su estudio mostró como son organismos frecuentados por mosquitos de la familia Tipulidae y polillas de la familia Pyralidae. Mickeiluna *et al.*, (2006) estudiaron la biología reproductiva en *Grobya amherstiae* siendo un estudio pionero en este género de plantas. Sus datos revelaron como son polinizadas por escarabajos del género *Montella* (Curculionidae), además de indicar una producción de frutos significativamente mayor cuando ocurre polinización cruzada que cuando existen eventos de autopolinización. Además la producción de semillas viables es mucho mayor que en otras plantas de la misma subfamilia (Epidendroideae).

Pansarin, (2003a), trabajó en la biología reproductiva y polinización en *Epidendrum paniculatum* de poblaciones brasileñas concluyendo que sus flores son polinizadas por mariposas de la familias Arctiidae, Hesperidae y Nymphalidae. Las flores de estas plantas son autoincompatibles, por lo que es posible solamente la polinización cruzada con una baja producción de frutos.

Entre algunos estudios realizados en otras localidades tenemos el trabajo realizado por Albores & Sosa, (2006) en dos especies simpátricas de *Stelis* en México, y comprendió la fenología, morfología floral, al igual que los visitantes y mecanismos de polinización. Son plantas que atraen a polinizadores de órdenes como Diptera, Coleoptera, Hymenoptera y Hemiptera, gracias a la producción de un aroma parecido al mentol dulce o al melón,

siendo una forma para atraer a los vectores de polen que también son recompensados con una sustancia viscosa parecida al néctar que producen las flores. En Chile, Humaña *et al.*, (2008), estudiaron el sistema de polinización en varias especies del género *Chloraea*, descubriendo que estas plantas son auto – incompatibles, por lo que dependen de la polinización cruzada para producir frutos con semillas viables. Esta polinización la realizan insectos de órdenes como Diptera, Coleoptera e Hymenoptera.

Para Colombia, solamente se tiene un estudio reportado que abarque biología reproductiva en Orchidaceae, y fué realizado por Ospina – Calderón *et al.*, (2007) en *Brassia antherotes*, en los municipios de Quimbaya y Montenegro en el departamento de Quindío, y abordó aspectos como fenología, morfología floral, visitantes y mecanismo de polinización, logrando ver que las plantas posiblemente son polinizadas por insectos de la familia Vespidae (Hymenoptera), algo aún sin confirmar por la falta de registros de fertilización efectivos en el estudio. Sin embargo también registraron, la visita de otros insectos a las flores de órdenes como Lepidoptera que por su forma, no son polinizadores idóneos para las flores. Según este estudio, es posible que estas flores posean un mecanismo de polinización por engaño alimenticio.

5. MARCO TEÓRICO

5.1 Polinización en la familia Orchidaceae

5.1.1 Características generales de la polinización en Orchidaceae

Las orquídeas (familia Orchidaceae), constituyen uno de los más grandes y diversos grupos dentro de las Angiospermas con más de 25000 especies conocidas, al ser notables por su diversificada morfología floral y vegetativa. Sus flores, se distinguen del resto de plantas antófitas, por la complejidad de sus partes, tanto accesorias (perianto) como reproductivas (gineceo y androceo) y por las intrincadas interacciones ecológicas que han desarrollado con sus polinizadores.

Adaptaciones a la polinización por animales:

La familia Orchidaceae constituye un grupo casi en su totalidad con flores polinizadas por animales (más del 97% de las especies conocidas). Este fenómeno, se ha desarrollado y especializado a lo largo del tiempo. En algunos casos, la especialización en una especie de orquídea para asegurar una transferencia más eficiente de polen, ha determinado una creciente adaptación morfológica y estructural de sus flores, para garantizar la atracción de una sola especie de polinizador (Van der Pijl & Dodson, 1966).

La zoofilia que caracteriza a las flores de las orquídeas presupone que los polinizadores las visiten regularmente, deteniéndose en ellas el tiempo suficiente para que las anteras y el estigma sean rozados o tocados con cierta frecuencia, con el objeto de que el primero quede adherido a los visitantes, de tal forma que pueda llegar con seguridad a la superficie estigmática de otras flores (Strassburger, 1994).

El resultado de esta zoofilia, depende de que los polinizadores puedan reconocer a las flores desde una cierta distancia y se vean obligados a visitar las durante cierto tiempo las flores de la misma especie. Entonces las orquídeas han desarrollado varios medios para

atraer, tales como la producción de sustancias atractivas (néctar, pólen y aceites) y/o medios de reclamo (perfumes y patrones de color vistosos) (Strassburger, 1994).

El desarrollo evolutivo de las flores de las orquídeas y los grupos de polinizadores adaptados a ellas, solo ha podido comprenderse como un proceso de coevolución condicionada por relaciones recíprocas. La adaptación entre sí de las orquídeas y los polinizadores ha llegado a tal grado de especialización, que a veces, una planta no puede ser polinizada por una especie diferente a la que habitualmente visita sus flores, pues sus estructuras florales están modificadas de tal forma que solo dicha especie puede tener los apéndices necesarios (probóscide, pico, etc) para acceder a las sustancias de recompensa de la flor (y de paso al pólen) (Strassburger, 1994).

Esta especialización en las orquídeas ha traído como resultado, una serie de ventajas sobre otros tipos de plantas con flores, pues no sólo significó la atracción de determinados visitantes, sino también una transferencia de polen en forma más eficiente, lo que se traduce en un ahorro progresivo en su producción. De hecho, la relación entre el número de granos de polen y óvulos producidos en estas flores es de 1/1, en relación con plantas anemófilas, que es de 1000000/1 (Van der Cingel, 2001).

La flor:

Las flores de Orchidaceae, son probablemente, las más complejas y con la mayor cantidad de estructuras modificadas y derivadas dentro de todas las Angiospermas, por lo que su descripción es bastante difícil de abarcar en todos sus detalles, debido a la enorme diversidad de variaciones dentro de las estructuras que posee, que en conjunto tienen la función principal de hacer más seguro el proceso de polinización.

Las flores de las orquídeas, en su estructura básica, son similares al del resto de plantas monocotiledóneas, presentando cuatro verticilos principales de carácter trímero: tres

sépalos, tres pétalos, tres estambres y tres carpelos. Sin embargo conforme han evolucionado, muchas de estas estructuras se han reducido, como los estambres, de los cuales dos se redujeron y solamente uno es funcional (sólo en orquídeas primitivas como las del género *Neuwiedia* se conservan los tres estambres, y en *Apostasia* se conservan dos). Los carpelos se han fusionado y de un ovario trilobular primitivo, se ha llegado a un ovario unilocular (Neiland & Wilcock, 1998)



Figura 1. Diagrama floral de una Orchidaceae (derecha) en comparación al modelo general en Lilopside (izquierda)

(Fuente: Dressler, 1993)

Los sépalos pueden ser libres o estar fusionados en su base (como en *Masdevallia*). Los pétalos generalmente son libres, y uno de ellos está modificado en una estructura denominada labelo, el cual es diferente de los otros pétalos siendo más grande o más pequeño y más vistoso gracias a patrones ópticos o táctiles, además puede producir sustancias tales como néctar, perfumes, aceites o tricomas, mediante glándulas nectaríferas, elaióforos u osmóforos. (Ribeiro *et al*, 2006). La función del labelo es similar a una “pista de aterrizaje” o guía para los polinizadores, gracias a esos patrones. La posición del labelo en la mayoría de flores de las orquídeas respecto a su plano de simetría se debe a un giro de 180° (resupinación) durante la ontogénesis. Solo en algunos casos, este proceso no se

produce (*Epidendrum*) por lo que el labelo queda en una posición superior respecto al plano de simetría (Pansarin & Amaral, 2008).

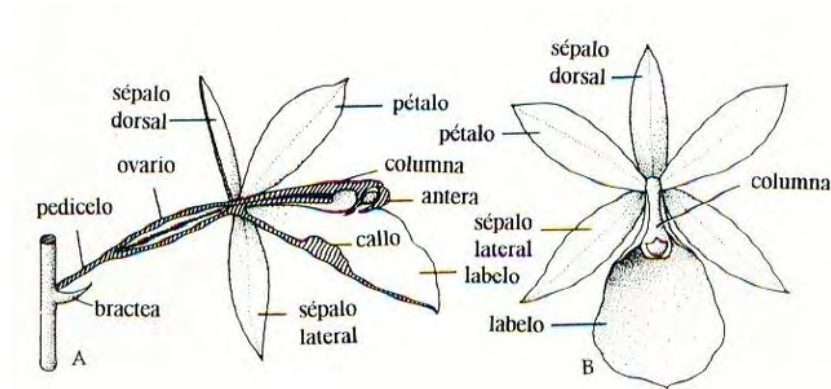


Figura. 2. Partes de la flor en Orchidaceae. A: Vista lateral, B: Vista frontal

Fuente: Dressler, 1993



Figura. 3. Flor de *Epidendrum secundum*. Nótese como en la flor, al no pasar el proceso de resupinación, el labelo, queda en posición superior, respecto al plano de simetría

(Fuente: Dalton, 2008)

Los elementos reproductivos (androceo y gineceo) en las flores de las orquídeas se encuentran altamente modificados y fusionados en una estructura denominada columna. Esta formación, es el resultado de la fusión del estambre funcional con el pistilo, siendo muy difícil diferenciarlos. Sólo en subfamilias primitivas como Cypripedioideae y

Apostasioideae se pueden diferenciar al estar parcialmente unidos (Neiland & Wilcock, 1998).

Los elementos del gineceo constituyen la parte inferior y media de la columna y se pueden diferenciar como la superficie estigmática, que contiene una sustancia pegajosa (viscidio), y que cumple la función de retener el polen cuando la flor es fecundada. Existe también una estructura denominada rostelo, que impide el contacto entre la superficie estigmática y el polen de una misma flor, evitando la autofecundación. El origen de esta estructura no está bien conocido, y no se ha determinado si es una modificación del estigma o un nuevo órgano en la flor (Dressler, 1993)

En la columna, los elementos del androceo (antera), se encuentran ubicados hacia el ápice y conforman una estructura esponjosa dividida en cuatro lóculos. En Epidendroideae, estos lóculos pueden ser transversalmente divididos, formándose ocho sacos con polen (polinia). En orquídeas más evolucionadas, el número de polinias se ha reducido hasta el número de dos (Dressler, 1993)

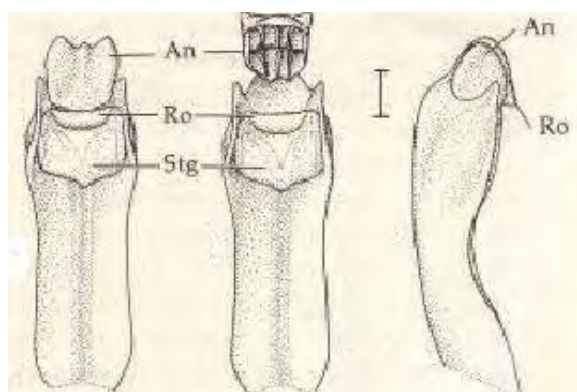


Figura. 4. Detalle de la columna. Izquierda vista frontal, Centro vista frontal con la antera levantada. Derecha, vista lateral. An: Antera; Ro: Rostelo; Stg: Superficie estigmática.

(Fuente: García, 2010)

Los polinarios, constituyen una estructura derivada de la antera y estan formados por aglomerados de pólen (en Cyripedioideae) o una masa homogénea de paquetes de polen interconectadas entre sí (Orchidioideae y Epidendroideae) las cuales se encuentra cubiertas por la caudícula, un apéndice que las sostiene sobre el viscidio. Cuando un polinizador visita una de esta flores, los polinia se adhieren a él, siendo transportados y depositados en la superficie estigmática de otra flor (Dressler, 1993).

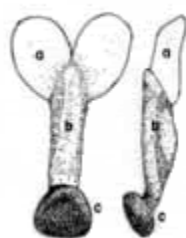


Figura. 5. Detalle de un polinario de *Epidendrum*. a: Polinia; b: Caudícula; c: Viscidio

(Fuente: Arroyo, 2005)

5.1.2 Mecanismos de polinización en Orchidaceae

Los mecanismos de polinización son el reflejo de un largo proceso de coevolución entre las flores de las orquídeas y sus vectores de pólen (Van der Cingel, 2001). Esto ha traído como consecuencia una gran diversidad de mecanismos por parte de las plantas y sus flores para atraer, engañar o manipular a los polinizadores para asegurar su reproducción sexual, mediante diferentes estrategias, siendo las más conocidas, la atracción de polinizadores mediante recompensas y la atracción mediante engaños.

Atracción de polinizadores mediante recompensas:

En esta estrategia de atracción, las orquídeas recompensan a los polinizadores con sustancias tales como néctar, aceites, perfumes, ceras, resinas o tricomas. Estas recompensas terminan reforzando la conducta de los polinizadores, que posteriormente visitarán las mismas flores, al ser muy probable que vuelvan a obtener sustancias o

compuestos de recompensa, que pueden ser utilizados como alimento, en la construcción de refugios o la reproducción (Van der Pijl & Dodson, 1966). Orquídeas que atraen mediante recompensas generalmente poseen flores con coloraciones llamativas y patrones ópticos o táctiles en sus pétalos y sobre todo en el labelo, (Ribeiro *et al.*, 2006).

Existen muchas especies de orquídeas que producen sustancias de recompensa para atraer a diversos grupos de polinizadores. Los casos más conocidos corresponden a las orquídeas de la especie *Angraecum sesquipedale*, plantas con flores productoras de néctar en un espolón de 30 cm de longitud, que son polinizadas por un lepidoptero de la familia Sphingidae, *Xanthopan morganii* con una probóscide de igual longitud, siendo también uno de los más conocidos casos de coevolución (Van der Cingel, 2001). También especies como *Bonatea speciosa*, *Habenaria epipactidea*, *Disa cooperi*, *Disa ophrydea*, y el género *Satyrium* poseen estructuras productoras de néctar como recompensa a los polinizadores (Christensen, 1994).

Las orquídeas de las subtribus Stanhopeinae y Catasetiinae, se caracterizan por poseer glándulas productoras de perfume (osmóforos) en los labelos, que lo producen en forma líquida o cristalizada. Estas sustancias son utilizadas para atraer a las abejas macho de la subtribu Euglosini, que las buscan y colectan presumiblemente para ser utilizados en rituales de apareamiento, algo que aún no está muy claro. Cuando la abeja se posa sobre el labelo de una de estas flores y empieza a colectar los perfumes que contiene, los polinios se adhieren o bien son depositados en el estigma de la flor (Singer & Koehler, 2003). También está el caso de las orquídeas del género *Stelis*, que producen perfumes con el fin de atraer insectos del orden Diptera, al producir fragancias que imitan aromas naturales del alimento o de los sustratos que visitan estos insectos (Borba *et al.*, 2001)

La producción de aceites (mediante elaióforos) como recompensa para los polinizadores, es un fenómeno bastante raro en las plantas y se ha visto en varias especies de orquídeas de los géneros *Disa*, *Disperis*, *Pterygodium*, *Corycium*, *Ceratandra*, *Evotelia*, *Satyrium* y *Pachites*. Los aceites son producidos al igual que los perfumes en los labelos de la flor, que atraen a diferentes especies de abejas que los utilizan para alimentar a sus larvas (Kurtzweil, 2000).

Atracción de polinizadores mediante engaños:

La estrategia del engaño para atraer a los polinizadores es probablemente, uno de los más extendidos dentro de la familia Orchidaceae, siendo también de los más variados y que ha llevado a que las flores modificaran sus estructuras en formas extravagantes, que imitan a objetos importantes en el ciclo de vida de los organismos que visitan las flores de este tipo, sin ofrecer ningún tipo de recompensa. (Ospina – Calderón *et al.*, 2007)

Existen varios tipos de atracción de polinizadores mediante engaño:

- Engaño alimenticio generalizado: Las flores imitan la forma y colorido de las especies que usualmente recompensan a los polinizadores.
- Engaño alimenticio mediado a través del mimetismo floral: En este caso, las flores imitan exactamente a una especie productora de sustancias de recompensa a los polinizadores y con la que cohabitan.
- Imitación de sitios de anidamiento: Las flores imitan los sitios de postura de huevos de los polinizadores.
- Imitación de sitios de resguardo: Las flores proveen a los polinizadores de sitios para resguardarse. En este caso, la estrategia no se podría considerar engañosa, pues favorece tanto a la orquídea como al polinizador.

- Pseudoantagonismo: La planta atrae a los polinizadores a través de la invocación de mecanismos de defensa innatos. Así, la flor imita a una especie de depredador natural del polinizador o también a un congénere (por ejemplo un insecto macho de su misma especie). De este modo, ataca a la flor una y otra vez, mientras se cubre de polen, que será distribuido cuando visite otras flores y sea engañado nuevamente.
- Atracción “Rendezvous”: Las flores imitan a otras flores que son atractivas para las hembras de los polinizadores.
- Engaño sexual: En este caso, las flores mimetizan las señales de apareamiento (tanto visuales como olfativas) de las hembras de los polinizadores. Dentro de este tipo de engaño está comprendido el fenómeno de la “pseudocópula”. (Dafni, 1984; Waterman & Bidartondo, 2008)

Dentro de los mecanismos descritos, en Orchidaceae, el más común comprende al engaño alimenticio generalizado, reportado en 38 géneros, seguido del engaño sexual, reportado en 18 géneros (Jérsaková *et al.*, 2006; Waterman & Bidartondo, 2008).

Hay numerosos ejemplos de orquídeas que utilizan la estrategia de engaño de tipo alimenticio, como el caso de *Epidendrum ibaguense*, una orquídea terrestre que se distribuye desde México hasta Bolivia. Sus flores son de color naranja, con el labelo amarillo, e imitan a las flores de *Asclepias curassavica* (Apocynaceae), productora de néctar, la cual es visitada usualmente por la mariposa *Agraulis vanillae*, para procurarse esta sustancia a cambio del transporte de polen. En muchas oportunidades, esta mariposa es engañada por la similitud de las flores de *Epidendrum ibaguense* con las de *Asclepias* y es atraída, e introduce su probóscide en el ginostemio de la flor, quedando atrapada, y mientras forcejea para liberarse, hace que los polinios se adhieran a su cabeza, que luego de

liberarse de la flor, transportará y permitirá la polinización de otra flor cuando sea engañada nuevamente



Figura. 6. Similitud entre las flores de *Epidendrum ibaguense* (Izquierda) y *Asclepias curassavica* (derecha)

(Fuente: Gutiérrez Jiménez, 2007)

En el caso del engaño de tipo sexual, es el más conocido y corresponde a las flores de *Ophrys insectifera*, del sur de Europa. Esta orquídea ha modificado sus partes florales de tal modo que el labelo, presenta una forma, color y textura muy similar al de las hembras de avispa del género *Argogorytes*. Además la flor secreta sustancias que imitan a las feromonas que secretan estas hembras, lo que refuerza la conducta de los polinizadores engañados. Los machos entonces, son atraídos por esta fragancia y al llegar a la orquídea, en su confusión, adoptan la postura e intentan copular con la flor. En ese forcejeo por aparearse, entran en contacto con los polinarios, llevándoselos, y depositándolos en otra flor, cuando vuelvan a cometer el mismo error. (Wolff, 1950).



Figura. 7. Engaño de tipo sexual de *Ophrys insectifera*, el caso más conocido de pseudocópula en Orchidaceae

(Fuente: Rodríguez, 2008)

Además de *Ophrys*, otros géneros de orquídeas en los que está presente el fenómeno de engaño sexual son *Crypsostylis*, *Drakaea*, *Caladenia*, *Chiloglottis*, *Geoblasta*, *Arthrochilus*, *Calochilus*, *Leporella*, *Disa*, *Tolumnia*, *Centris* y *Caleana*. Dentro de los polinizadores atraídos de este modo están además de Hymenoptera, el orden Diptera, algo recientemente descubierto en el neotrópico con algunas especies de *Lepanthes* que efectúan engaño sexual con mosquitos del género *Bradysia* (Blanco & Barboza, 2005).

5.1.3 Principales vectores de polen en Orchidaceae

Las plantas de la familia Orchidaceae al ser sus flores morfológicamente diversas, pueden ser polinizadas por muchos grupos de animales, siendo principalmente insectos y aves nectarívoras. A continuación se muestran en detalle los vectores de polen más relevantes dentro de la familia.

Insectos:

- Diptera.

Constituye el segundo orden en importancia como polinizadores dentro de Orchidaceae después de Hymenoptera, visitando flores de géneros tales como *Pleurothallis*,

Bulbophyllum, *Stelis* o *Masdevallia* entre otros. Las flores que atraen a polinizadores de este tipo son productoras de fragancias parecidas a frutas o a carnes en descomposición e incluso excrementos. Además producen sustancias como néctar o similares como recompensa. (Chase, 1985).

Familia Bibionidae:

Algunas de las especies de esta familia, son atraídas por plantas del género *Earina*, y han sido reportadas visitando las flores de *Earina mucronata*, por la fragancia desprendida de sus osmóforos y la producción de néctar (Lehnebach & Robertson, 2004).

Familia Chloropidae:

Dentro de esta familia, hay varias especies que polinizan orquídeas, del género *Pleurothallis*. Por ejemplo, *Hippelates neoproboscideus* poliniza flores de *Pleurothallis johannensis* y probablemente de *P. fabiobarrosii*; *H. carrerai* poliniza probablemente también a las flores de *P. johannensis* (Borba & Semir, 2001). El género *Tricimba* también es un visitante floral de estas especies de orquídeas, atraídas también por la posibilidad de recompensa y un sitio de postura de huevos (Borba & Semir, 2001).

Familia Empidae

Se ha visto que insectos de esta familia visitan flores de *Earina mucronata*, como son algunas especies del género *Hilaria* (Lehnebach & Robertson, 2004).

Familia Muscidae

Se ha visto, por ejemplo, que especies de *Spilogonoa* visitan a *Earina aestivalis* y *Winika cunninghamii* (Lehnebach & Robertson, 2004), atraídas por la producción de néctar de estas flores.

Familia Phoridae

Esta familia es atraída por las flores de *Stelis* que producen sustancias viscosas similares al néctar, producidas tanto en el labelo como en los pétalos laterales. Un ejemplo de ello, es el caso de *Stelis immersa*, que es polinizada por las hembras de moscas del género *Megaselia*, atraídas por la sustancia viscosa (Albores & Sosa, 2006). Este género también es visitante de varias especies de *Pleurothallis* tales como *P. johannensis* y *P. fabiobarrosii* (Borba & Semir, 2001).

Familia Syrphidae

Hay varios géneros que visitan regularmente flores de Orchidaceae, tales como *Melagyna*, *Melanostoma*, *Eristalis* y *Helophilus* y son generalmente atraídas por las fragancias y néctar producidas en varias especies de *Earina* (Lehnebach & Robertson, 2004).

Familia Tachinidae

Géneros como *Heteria* y *Zealandotachina* son algunos de los que visitan flores de Orchidaceae, atraídos por flores de *Earina autumnalis* (Lehnebach & Robertson, 2004).

Familia Tipulidae

Se ha reportado esta familia como polinizadora de flores de *Earina mucronata* originaria de Nueva Zelanda, una orquídea que cuenta con mecanismos de atracción tales como osmóforos y producción de néctar (Lehnebach & Robertson, 2004).

- Hymenoptera

Familia Apidae

Algunos géneros de abejas de esta familia son colectoras de aceites en diversas familias de angiospermas, incluyendo a Orchidaceae, siendo atraídas por aquellas flores que poseen elaióforos. Estas abejas presentan adaptaciones morfológicas que les permiten coleccionar aceites. Son las hembras generalmente quienes realizan la colecta, aunque también

se dan casos en donde el macho es quien hace dicha colecta (Singer, 2004). Algunas de estas abejas colectoras pertenecen a géneros como *Tetrapedia* o *Epicharis* que han sido vistas colectando (y polinizando) flores del género *Oncidium*. (Singer 2004.)

El género *Bombus* (abejorros), también constituye otro importante grupo de vectores de pólen dentro de Orchidaceae, sobre todo en el Viejo Mundo, donde han sido mayormente estudiadas. En las regiones neotropicales, en cambio, los registros son pocos y se han realizado mayormente en Brasil. Las observaciones obtenidas han mostrado, por ejemplo a abejorros de la especie *Bombus auratus* polinizando flores de *Cleistes machrantha* y *Miltonia flavescens* (Pansarin, 2003b; Singer, 2004); obreras de *Bombus morio*, han sido observadas visitando flores de *Vanilla chamissonis* y *Cattleya forbesii*; las flores de *Bifrenaria harrissoniaeae* (subtribu Maxillariinae) han sido observadas, siendo visitadas por abejorros de *Bombus brasiliensis* (Singer & Koehler, 2003).

Sin embargo entre todas las abejas vectores de pólen en Orchidaceae, las pertenecientes a la tribu Euglossini son las de mayor importancia en la polinización de orquídeas en el neotrópico. Plantas de las subtribus Catasetiinae, Oncidiinae, Stanhopeinae, y Zigopetaliinae son polinizadas por machos de este tipo de abejas, que visitan las flores para coleccionar compuestos aromáticos como terpenos y sesquiterpenos secretados en regiones especializadas del labelo (Singer, 2004). Recientemente también se ha descubierto que estos insectos visitan flores de algunas especies de orquídeas terrestres (Orchidoideae) (Singer & Sazima, 2001). Estas abejas presentan estructuras especializadas en sus patas para transportar este tipo de sustancias, tales como esponjas en su primer par de patas, que ayudan a extraer las sustancias del labelo, que son transferidas hacia estructuras del segundo y tercer par de patas para ser transportados (Singer, 2004). Las flores polinizadas por este tipo de insectos suelen ser unisexuales y pueden presentar dimorfismo considerable

(flores femeninas verdosas y coriáceas, flores masculinas vistosas y efímeras en comparación con las primeras).

Otra de las tribus de importancia como vectores de polen en Orchidaceae es Meliponini, abejas sociales, con sistema de castas y constructoras de colmenas. Numerosas especies de orquídeas en el neotrópico son polinizadas por estas abejas, como las del género *Maxillaria*, que son atraídas gracias a la vistosa coloración de las flores y la presencia de perfumes, secreciones serosas, secreciones resinosas o tricomas. Estas abejas también polinizan orquídeas del género *Polystachya*, atraídas por la presencia de tricomas. Polinizan orquídeas del género *Campylocentrum* en busca del néctar que producen (Singer & Cocucci, 1999). Estos insectos también pueden ser atraídos gracias a sustancias similares a feromonas producidas por las flores como las de *Trigonidium obtusum* y *Mormolyca ringens*, provocando la confusión de los visitantes y generando el fenómeno de la pseudocópula (Singer, 2004)

Familia Formicidae

Las hormigas, también constituyen un grupo vector de polen en algunas especies de orquídeas, aunque estos casos no son tan frecuentes. Entre ellos se pueden mencionar a las plantas del género *Chenorquis*, cuyas flores están adaptadas para ser polinizadas por estos insectos (del género *Temnothorax*), que son atraídos gracias al néctar que producen. (Zhongjian *et al.*, 2008)

Familia Halictidae

La importancia de estas abejas como vectores de pólen en numerosas especies de orquídeas neotropicales, se ha descubierto recientemente. Por ejemplo, varios géneros de abejas de esta familia (*Augochloropsis*, *Pseudaugochlora*) han sido documentados polinizando orquídeas del género *Cyclopogon*, atraídas por el néctar de sus flores (Singer,

2004). Otros géneros de orquídeas polinizadas por estos insectos son *Prescotia*, que también son productoras de néctar y las especies de *Campylocentrum* presentes en los bosques de araucarias brasileños. Estas orquídeas también son productoras de néctar y perfumes (Singer & Cocucci, 1999).

- Lepidoptera

La polinización por mariposas diurnas como nocturnas es un fenómeno también muy frecuente en muchos géneros en la familia, con flores de estructuras altamente adaptadas para ser polinizadas por estos organismos. Entre algunos de los géneros polinizados por mariposas están *Angraecum*, *Bonatea*, *Habenaria*, *Satyrium* y *Disa* (Kurzweil, 2000).

Sphingidae

Esta familia de insectos es uno de los grupos más conocidos del orden y que son polinizadores de flores de Orchidaceae. Muchas especies de estos organismos polinizan flores de la tribu Angraecinae, las cuales contienen nectarios en estructuras especializadas que se acoplan a la probóscide de estos insectos (Singer, 2009)

Un ejemplo de ello es el caso de polilla esfinge *Xantopan morganii*, la cual es una probable polinizadora de la orquídea *Angraecum sesquipedale*, cuyas flores han desarrollado nectarios de más de 28 cm de longitud, y en cuyo camino se encuentran los polinia. Las polillas de esta especie tienen una probóscide de similar longitud, lo que les permite llegar hasta la fuente de néctar y además polinizar la flor (Nilsson, 1998; Singer, 2009)

Otros géneros de orquídeas polinizadas por estos insectos son *Aerangis* y *Rangeris* cuyas flores son fecundadas por polillas de especies como *Coelonia fulvinonata*, *Daphnis nerii*, o *Hippotion celerio*, atraídas por la carga de néctar como recompensa (Martins & Johnson, 2007).

Aves:

En las regiones neotropicales las aves también constituyen un grupo de polinizadores de Orchidaceae, aunque en menor grado que los insectos.

- Orden Apodiformes

Familia Trochilidae

Dentro de esta familia se encuentran los colibríes y ermitaños. Los primeros son quienes visitan flores de Orchidaceae, con el fin de obtener el néctar que producen. Hay algunos géneros de estas plantas cuyas flores son visitadas por estas aves tales como *Elleanthus*, *Fernandezia*, *Epidendrum*, *Odonthoglossum*, *Stenorrhynchos* y *Catasetum*, entre otros (Gutiérrez, 2008).



Figura. 8. Un ejemplo de polinización por aves en orquídeas del género *Elleanthus*

(Fuente: Ziegler, 2010)

Un ejemplo de polinización por colibríes se observa en el caso de *Elleanthus ensathus* y *Stenorrhynchos speciosum*, en las regiones altoandinas del centro de Colombia, las cuales son visitadas debido a la producción de néctar como mecanismo de atracción, al menos por diez especies diferentes de colibríes, lo que muestra un amplio espectro de

vectores de pólen (Gutiérrez, 2008). Otros casos posibles son los de las especies de *Fernandezia*, de las cuales se han visto polinarios de sus flores adheridos en el pico de algunas especies de colibríes, sin embargo no se conoce, en detalle, el mecanismo que lo hace posible (Gutiérrez, 2008).

5.2 Género *Fernandezia*

5.2.1 Características generales

Fernandezia constituye un género muy pequeño dentro de la familia Orchidaceae, contando con 10 especies distribuidas, en Centroamérica y los bosques altoandinos suramericanos. Estas plantas hacen parte de la subfamilia Epidendroideae, tribu Cymbidieae, subtribu, Oncidiinae. Son de hábito epifítico, y pueden formar agrupaciones o crecer en forma de individuos solitarios (White, 1996). La forma de crecimiento de estas orquídeas es de tipo monopodial, con tallos que alcanzan unos pocos cm de altura, y con hojas simples, lanceoladas, de filotaxis alterna y dística. Las flores suelen presentarse en forma solitaria, naciendo de la axila de una hoja (*Fernandezia sanguinea*), aunque también hay presencia de inflorescencias axilares tipo racimo (*Fernandezia tica*) (Mora – Retana & García, 1993). Su tamaño es relativamente grande respecto al tamaño de la planta. Las flores son de color brillante, generalmente rojo, y se producen de una en una o en sucesión.



Figura. 9. Arriba, *Fernandezia sanguinea* en estado de floración. Abajo, planta individual de *F. sanguinea*, con formación de fruto

(Fuente: Este estudio)

El labelo puede tener también, coloración amarilla hacia su base (*Fernandezia subbiflora*), la cual es saculiforme. El resto de pétalos y sépalos, son libres. La columna es amplia y alada, abrazando el callo del labelo. La antera contiene 2 polinia, con caudículas más largas que la estípita, que en un giro se une al viscidio. Los frutos son cápsulas con tres

lóculos, de los que cuelgan las flores marchitas. Su tamaño, al igual que las flores es relativamente grande respecto a la plantas (White, 1996).

Estas plantas son tolerantes a un rango estrecho de temperaturas, luminosidad y humedad atmosférica, lo que restringe su distribución en los bosques altoandinos. Actualmente se conocen pocos aspectos ecológicos del género y sus especies.

5.2.2 Mecanismos de polinización en *Fernandezia*

Los mecanismos de polinización en el género *Fernandezia*, son algo que aún no es bien conocido. Pero de acuerdo a las características de la flor, es posible determinar algunos rasgos que podrían indicar cómo las flores de este grupo pueden ser polinizadas.

Muchas de las flores dentro de este género poseen una serie de características que indican los posibles mecanismos de atracción de polinizadores, que en este caso podrían ser aves. Prácticamente todas las especies del genero, tienen flores de coloración roja, muy intensa, lo que hace a las flores muy atractivas a pesar de su pequeño tamaño. Los labelos, al poseer la base amarilla, además de color rojo, muestran una posible guía visual hacia fuentes de néctar, pues no producen ningún aroma perceptible, características de síndrome floral de ornitofilia (Mora – Retana & García, 1993)

Además, el labelo posee una forma ciertamente recurvada, creando, junto con los pétalos laterales, una especie de canal o embudo que puede guiar al polinizador hacia la sustancia de recompensa. Por tanto es posible que esta orquídea atraiga a los vectores de polen mediante recompensas alimenticias, algo que no ha sido lo suficientemente documentado (Gutiérrez, 2008).



Figura. 10. Detalle de una flor de *Fernandezia sanguinea*. Obsérvese la forma de embudo que toma el labelo junto con los pétalos laterales, labelo, columna y el sépalo superior.

(Fuente: Groble, 2010)

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

El estudio tuvo lugar en la vereda Duarte, perteneciente al corregimiento de Cabrera, ubicado hacia el oriente del casco rural de municipio de Pasto. Se halla a una altitud de 2800 msnm y su clima se caracteriza por poseer temperaturas que oscilan entre los 14 y 24 °C, siendo la precipitación media anual alrededor de 2000 mm.

Esta zona se caracteriza por poseer ecosistemas de bosque altoandino relativamente conservado hacia las partes medias y altas, siendo la intervención mayor hacia la base de las montañas. Hacia la cima, la vegetación predominante es característica del subpáramo, con numerosos elementos arbustivos y árboles achaparrados de hasta 7 m de altura, con abundante epifitismo, siendo predominante la familia Orchidaceae, junto con Bromeliaceae.

Fernandezia sanguínea, la especie objeto de estudio, se encuentra presente en una población ubicada hacia la cima de una formación montañosa, con coordenadas 1°14'24'' N – 77° 13'22'' O, a una altitud de 3104 msnm. Esta parche de plantas está comprendido por individuos tanto en crecimiento aislado, como formando pequeñas agrupaciones.

De esta forma, este parche de individuos fue el seleccionado para llevar a cabo los diferentes objetivos dentro del estudio de la biología reproductiva de la especie.

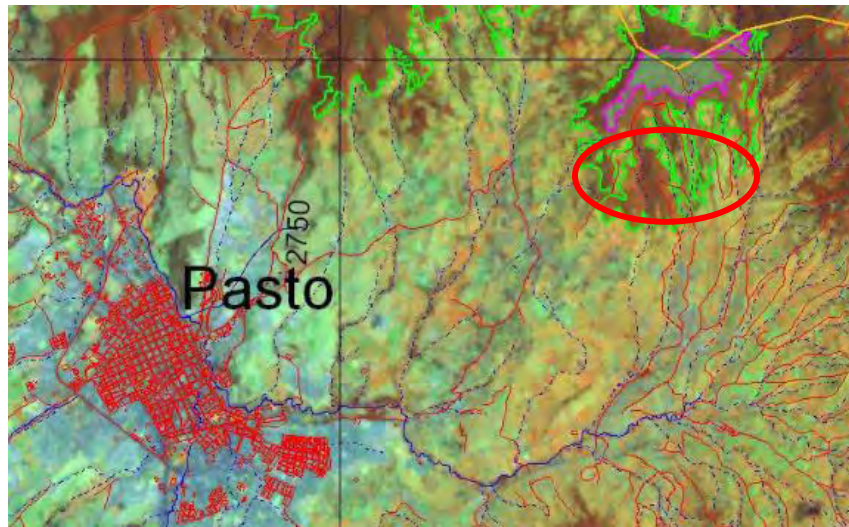


Figura 11. Ubicación geográfica de los bosques de la vereda Duarte (óvalo rojo), sitio de la población de *Fernandezia sanguínea*

(Fuente: Universidad de Nariño, 2005).



Figura.12. Izquierda, sitio de estudio de *F. sanguínea*. Derecha, parche de individuos de *F. sanguínea*.

Fuente: Este estudio

6.2 Morfología floral de *Fernandezia sanguínea*

Para el estudio de la morfología floral, se utilizaron flores frescas y en buen estado, obtenidas en campo, de la población ubicada, las cuales se fijaron con alcohol al 70% para

facilitar su preservación y transporte hasta las instalaciones de la Universidad de Nariño. Las flores fueron colectadas en las horas de la mañana (preferiblemente desde las 7:30 hasta las 8:30 AM) y en el primer día de apertura (Pansarin & Amaral, 2008).

Las características morfológicas de cada una de las partes florales, fueron estudiadas con ayuda de un estereoscopio. De estructuras accesorias se midieron y caracterizaron: sépalo dorsal (ancho, largo y forma), sépalos laterales (ancho, largo y forma), pétalos (ancho, largo y forma). Del labelo se midieron y caracterizaron tres secciones: hipochilo, mesochilo y epichilo, así como la presencia/ausencia de glándulas. (Pansarin & Amaral, 2008).

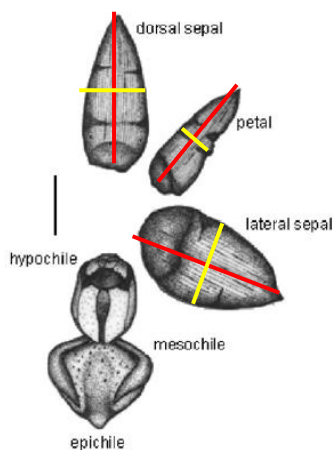


Figura. 13. Estructuras accesorias de la flor a ser analizadas. Medición de largo (línea roja) y ancho (línea amarilla) de pétalos y sépalos.

(Modificado de Pansarín & Amaral, 2008)

Con el fin de determinar la producción de recompensa floral, se utilizaron microcapilares de 10 µl, que se mantuvieron durante un periodo de 24 horas con el objeto de determinar el volumen de producción diario. También realicé la medición de la

producción de néctar en la mañana, medio día y tarde y establecer su coincidencia con los horarios de actividad de los potenciales polinizadores (Gutiérrez, 2008).



Figura 14. Detalle de la extracción de néctar mediante microcapilares. Izquierda, montaje del microcapilar en la flor. Derecha, montaje con la bolsa protectora de tull.

(Fuente: Este estudio).

De estructuras reproductivas se midieron y caracterizaron: columna, estigma, polinarios y sus partes (Anexo A). Los polinarios, se removieron de las flores y colocados sobre cajas Petri, a temperatura ambiente e inmediatamente medidos a lapsos de 5 minutos hasta dos horas después, al ser el tiempo máximo en que mantienen sus características originales (Pansarin & Amaral, 2009). De cada estructura analizada, igualmente se realizaron dibujos con su respectiva escala.

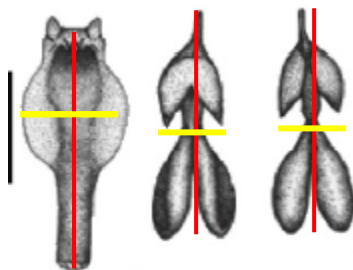


Figura. 15. Estructuras reproductivas de la flor a ser analizadas. Medición de largo (línea roja) y ancho (línea amarilla), de la columna (izquierda), y polinarios (derecha, vista dorsal y ventral).

(Modificado de Pansarín & Amaral, 2008).

6.3 Patrón temporal de floración en *Fernandezia sanguinea*

Para determinar el patrón temporal de floración en *Fernandezia sanguinea*, se realizaron visitas regulares cada 15 días a la población de plantas presentes en el área de estudio. Durante este periodo, se hicieron descripciones tanto de individuos vegetales, como del número de flores en antesis y producción de frutos por planta.

Para determinar la influencia de factores climáticos en la cantidad de flores y frutos a lo largo de un año, se recopilaban datos meteorológicos tales como temperatura media, precipitación total mensual y velocidad el viento, registrados por el IDEAM entre los años 2011 - 2012, para la zona (Anexo B). Estos datos fueron correlacionados con la producción media mensual de flores y frutos, mediante la prueba de Spearman/Kendall con el programa PAST 3 (Burbano-Álvarez Com. Pers, 2012).

6.4 Vectores de polen en *Fernandezia sanguinea*

Para determinar los organismos vectores de polen en *Fernandezia sanguinea* se hicieron observaciones durante el periodo de floración en la población del área de estudio,

las cuales siguieron un horario establecido de 5:00 AM y las 5:00 PM, durante dos días semanales, espaciados por 15 días durante un año (2011 – 2012), tiempo en el que se observó la ocurrencia de visitantes y de los cuales se tuvo en cuenta registro fotográfico detallado y a ser posible, registro de video. Las observaciones, se realizaron en diferentes condiciones de temperatura, precipitación y nubosidad (Mickeliunas *et al.*, 2006; Ospina – Calderón *et al.*, 2007).

Para detectar existencia de polinizaciones nocturnas, se hicieron marcaje de flores intactas al final de cada día de observación, que fueron verificadas para determinar la remoción de polinarios, a la mañana del siguiente día. (Mickeliunas *et al.*, 2006).

6.5 Sistema de compatibilidad en *Fernandezia sanguinea*

Para determinar el sistema de compatibilidad en las flores de *Fernandezia sanguinea*, se colectaron plantas del medio natural y fueron transportadas hasta instalaciones adecuadas, para realizar tratamientos que determinen la existencia da autogamia, apomixis, auto – compatibilidad o polinización cruzada.

Para el primer tratamiento (autogamia), se cubrieron las flores con una bolsa tull antes de su apertura, y se mantuvieron en este estado hasta la senescencia. Para el segundo tratamiento (apomixis), los polinarios de las flores fueron removidos antes de su apertura y las flores fueron cubiertas. Para el tercer tratamiento (auto – compatibilidad), se removieron los polinarios de las flores, hasta el momento en que las superficies estigmáticas de las flores estuvieran en estado de receptividad, momento en el que fueron polinizadas manualmente una flor de la misma planta, diferente a la que se le extrajo el polinario. Para el cuarto tratamiento (polinización cruzada) se removieron los polinarios de las flores y fueron transferidos a las superficies estigmáticas (receptivas) de otras flores en diferentes

plantas (Lehnebach & Robertson, 2004). Para evitar confusiones, las plantas sometidas a los diferentes tratamientos fueron marcadas con hilo de color y cubiertas con bolsas.

- Hilo rojo: Polinización cruzada
- Hilo amarillo: Auto - Compatibilidad
- Hilo violeta: Autogamia
- Hilo verde: Apomixis



Figura. 16. Marcaje de los diferentes tratamientos realizados para determinar: polinización cruzada (arriba, izquierda), auto-compatibilidad (arriba, derecha), autogamia, (abajo izquierda) y apomixis (abajo, derecha) antes de ser cubiertos con bolsas de tull.

(Fuente: Este Estudio).

Para los frutos obtenidos de los tratamientos experimentales (un fruto por planta) se examinaron los embriones de 200 semillas, que fueron tratadas con solución de cloruro 2,3,5 – trifeniltetrazolio al 1%, durante 24 horas, con el fin de colorear al embrión y se observaron al microscopio óptico. Para el análisis de la viabilidad de las semillas, se consideraron dos estados: semillas con embrión (potencialmente viables) y semillas sin embrión (inviabiles). Estos resultados se utilizaron para poder estimar la producción de embriones según Vujanovic *et al.*, (2000). La evaluación de los embriones se realizó en frutos dehiscentes y sin signos de ser parasitados (Mickelunas *et al.*, 2006).

7. RESULTADOS

7.1 Morfología floral de *F. sanguínea*

F. sanguínea, se caracterizó por poseer flores predominantemente rojas, resupinadas y generalmente solitarias, surgiendo a partir de dos brácteas verdes - traslúcidas ubicadas en la axila de la hoja. Crecen en forma secuencial, apareciendo principalmente en la axila de hojas jóvenes. Raramente se desarrollaron dos flores por axila (Figs. 16 y 17)



Figura 17. *Fernandezia sanguínea*. A: Individuo adulto en campo. B: Detalle de la flor. C:

Vista frontal de una flor intacta. D: Vista lateral del labelo (1,5X). E: Vista dorsal del polinario (2,5X). F: Vista ventral de la columna (1,5X). Barras de escala: A, B, C, D = 1 cm; E,

F = 1mm (Fuente: Este estudio).



Figura. 18. Individuo de *Fernandezia sanguinea*.

(Ilustración: Burbano – Alvarez, 2012)

El pedicelo (Long.: 0,82 cm), fue de color verde, presentando tres carenados ubicados en el mismo plano de los sépalos. El sépalo dorsal (0,94 x 0,25 cm) es rojo, parcialmente translúcido, de forma linear – lanceolada, bordes ligeramente convolutos y ápice acuminado (Fig.18.). No presentó venación definida, aunque si tiene un nervio central en forma carenada también rojo.

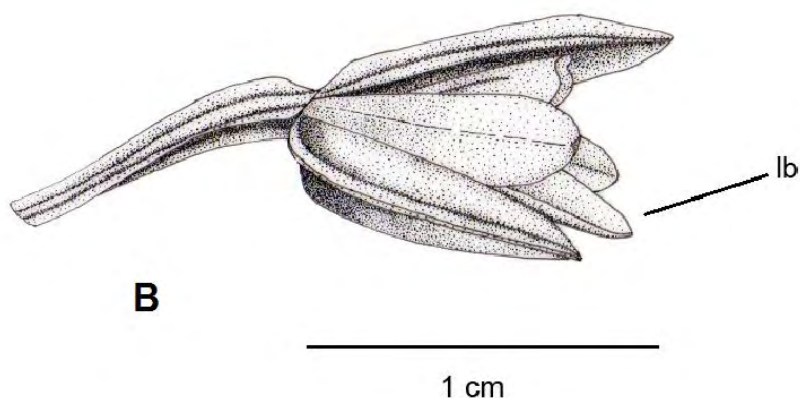


Figura. 19. Vista lateral de una flor de *Fernandezia sanguinea*. lb: labelo

(Ilustración: Burbano – Alvarez, 2012)

Los sépalos laterales (Sep. Der.: 0,98 x 0,25 cm; Sep. Izq.: 1 x 0,23 cm), fueron igualmente rojos y parcialmente traslúcidos, de forma linear - lanceolada, ligeramente asimétricos con ápice acuminado revoluto y bordes ligeramente convolutos. Su base es curvada y al igual que el sépalo superior, presentaron un nervio central con carenado de color rojo. Los pétalos laterales (Pet. Der.: 0,86 x 0,35 cm; Pet. Izq.: 0,87 x 0,37 cm), tienen la misma coloración de los sépalos, y al igual que estos, son parcialmente traslúcidos, glabros, con forma linear – oblanceolada, con ápice agudo, revoluto (Fig. 19). No presentaron venación definida, solamente un nervio central difuso, del mismo color del resto del pétalo.

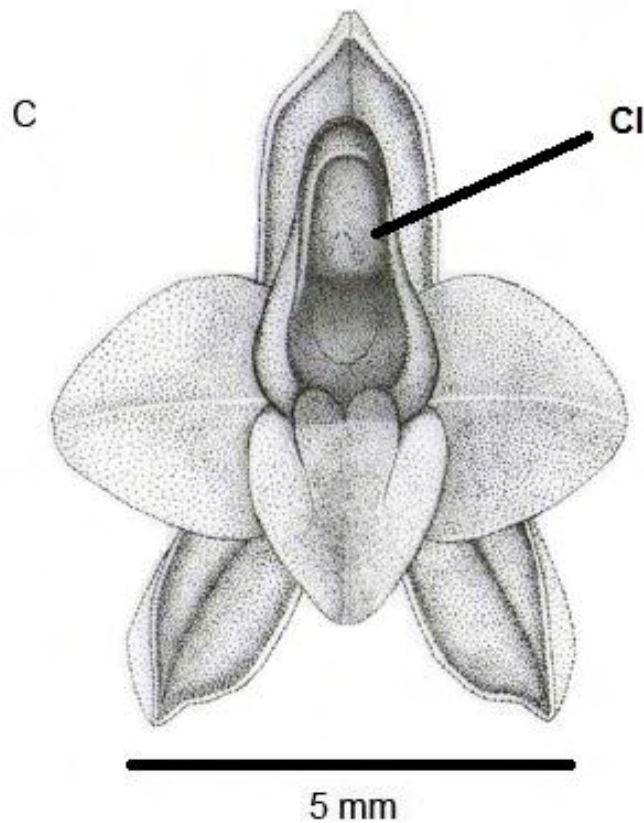
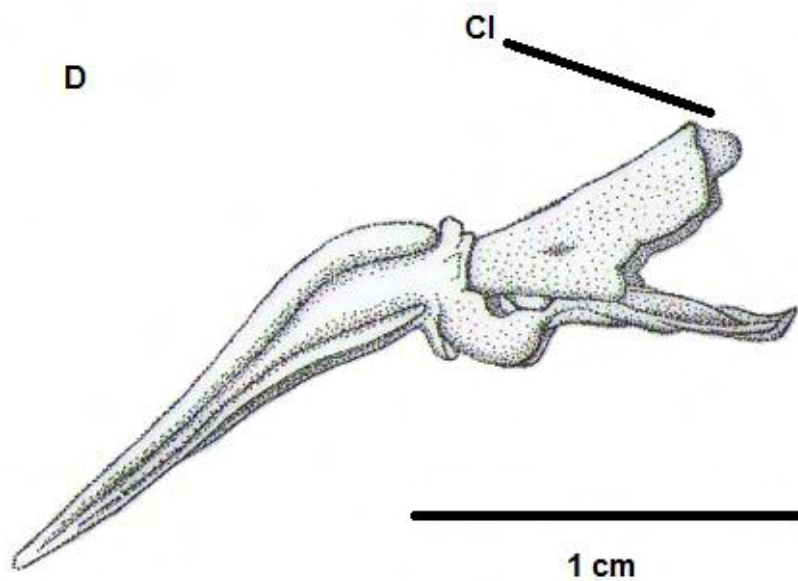


Figura. 20. Vista frontal de una flor de *Fernandezia sanguinea*. cl: columna.

(Ilustración: Burbano – Alvarez, 2012).

El labelo (0,92 x 0,29 cm) en general, fue de color rojo en su parte distal (epichilo), glabro, cambiando a coloración rojo – anaranjada en forma gradual hacia el mesochilo. En esta misma zona, presentó una protuberancia (callo) cordiforme que se proyecta hacia la base del labelo. La base de esta protuberancia es de color anaranjado, mientras los ápices de la estructura son de color violeta oscuro.



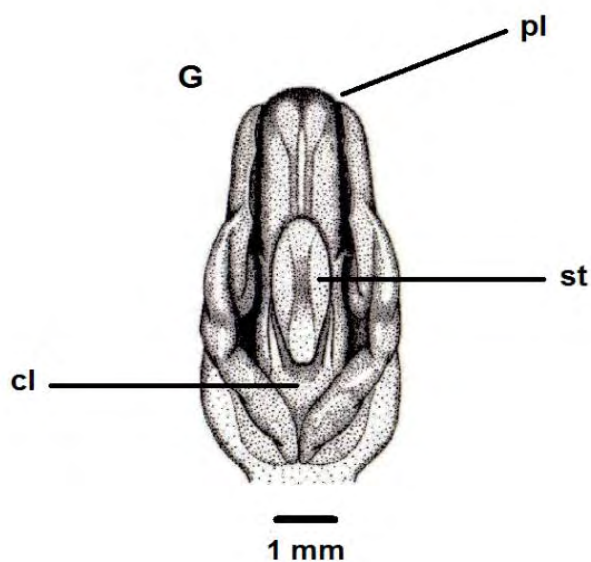
Figura, 21. Vista lateral del labelo y columna de la flor de *Fernandezia sanguínea*. cl: columna.

(Ilustración: Burbano – Álvarez, 2012)

El hipochilo, fue de carácter envolvente (Fig. 21.), ya que los lóbulos laterales que surgen de esta zona se fusionan en sus bordes, formando una estructura tubular que se une a las alas de la columna. En su parte más basal fue de color rosado, y presentó un ensanchamiento saculiforme con dos orificios laterales en donde no hubo fusión con la columna, cubriendo la base de dicha estructura. En su parte distal, fue de color amarillo – anaranjado en la zona limitante con la protuberancia o callo; en cambio la zona que cubre el ápice de la columna es de color rojo.

La forma general del labelo fue linear – oblanceolada, con ápice agudo, ligeramente traslúcido. No presentó nervio central definido, ni otra clase de venación que se pueda apreciar.

La columna (0,57 x 0,14 cm) presentó alas de color amarillo fusionándose al labelo. El ginostemio fue de color blanco – transparente, cilíndrico y ligeramente curvado. Su base y gran parte de su zona media se fusiona a los lóbulos laterales del labelo, por lo que de estructuras como la antera solo fueron distinguibles porciones que contienen a los polinarios (Fig. 21). Se pudo apreciar un róstelo blanco de forma de rombo que separando el estigma de los mismos. La superficie estigmática vista de manera ventral tenía una forma ovoide, surcada por una línea longitudinal tenue de color blanco dividiendo en dos mitades la superficie misma.



Figura, 22. Vista ventral de la columna de una flor de *Fernandezia sanguinea*. cl: columna; pl: polinario; st: estigma

(Ilustración: Burbano – Álvarez, 2012)

Los polinarios (0,46 x 0,07 cm) en conjunto fueron de color blanco – transparente y muy prominentes y se hallaban cubiertos por una membrana de color rojo cuando estaban intactos. La base (viscidio), fue de forma oblonga, transparente, de su centro se originan dos estípites (caudículas), de color blanco – transparente. Las másulas, fueron de color blanco – crema, oblongas, compactas y muy separadas entre sí debido a la longitud de los estípites. No se detectaron la presencia de osmóforos, elaióforos o similares en alguna de las estructuras florales estudiadas.

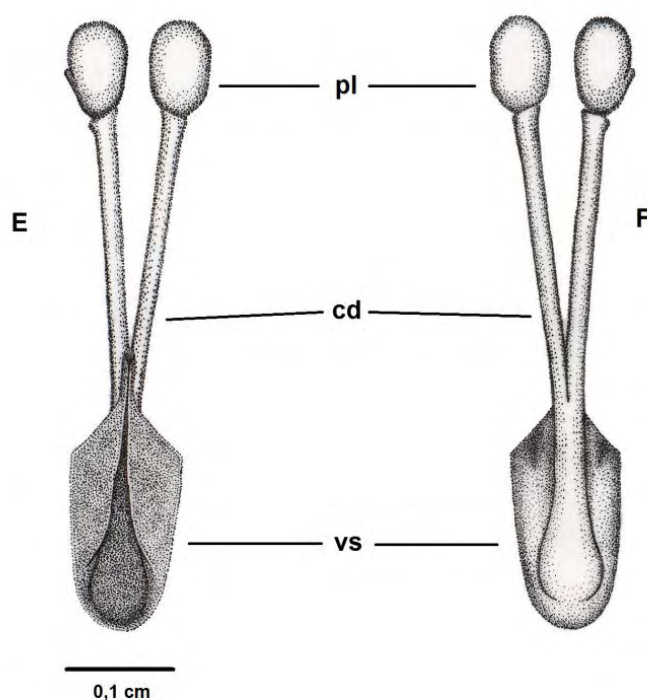


Figura. 23. Vista ventral (Izquierda) y dorsal (Derecha) de un polinario de *Fernandezia sanguinea*. cd: caudícula; pl: polinio; vs: viscidio.

(Ilustración: Burbano – Álvarez, 2012)

En ninguna de las flores usadas durante la fase de campo para la extracción de néctar, se logró obtención de muestras, independiente del tiempo que hayan permanecido

los microcapilares insertos en las flores, indicando que *F. sanguínea* no posee órganos florales productores de recompensas, lo que sugiere que son plantas que pueden usar la estrategia de falsa recompensa para atraer vectores de polen.

7.2 Temporalidad de la floración, fructificación y desarrollo floral en *Fernandezia sanguínea*

Para el patrón temporal de floración de la especie, se registró el comportamiento fenológico de un total de 203 individuos a lo largo del año, desde marzo de 2011, hasta marzo de 2012. El promedio mensual de flores en relación al total de individuos fue de 59, mientras que el de frutos fue de 13. El porcentaje de individuos en estado reproductivo a lo largo de un año fue del 26,2%.

Los datos revelaron que pueden hallarse plantas en estado de floración durante todo el año, aunque también se presentó un patrón con picos de floración, uno en agosto de 2011 y otro igualmente notable entre diciembre y enero de 2012. También se detalló un ligero incremento en el número de individuos en estado reproductivo, relacionado con el número de plantas en su totalidad.

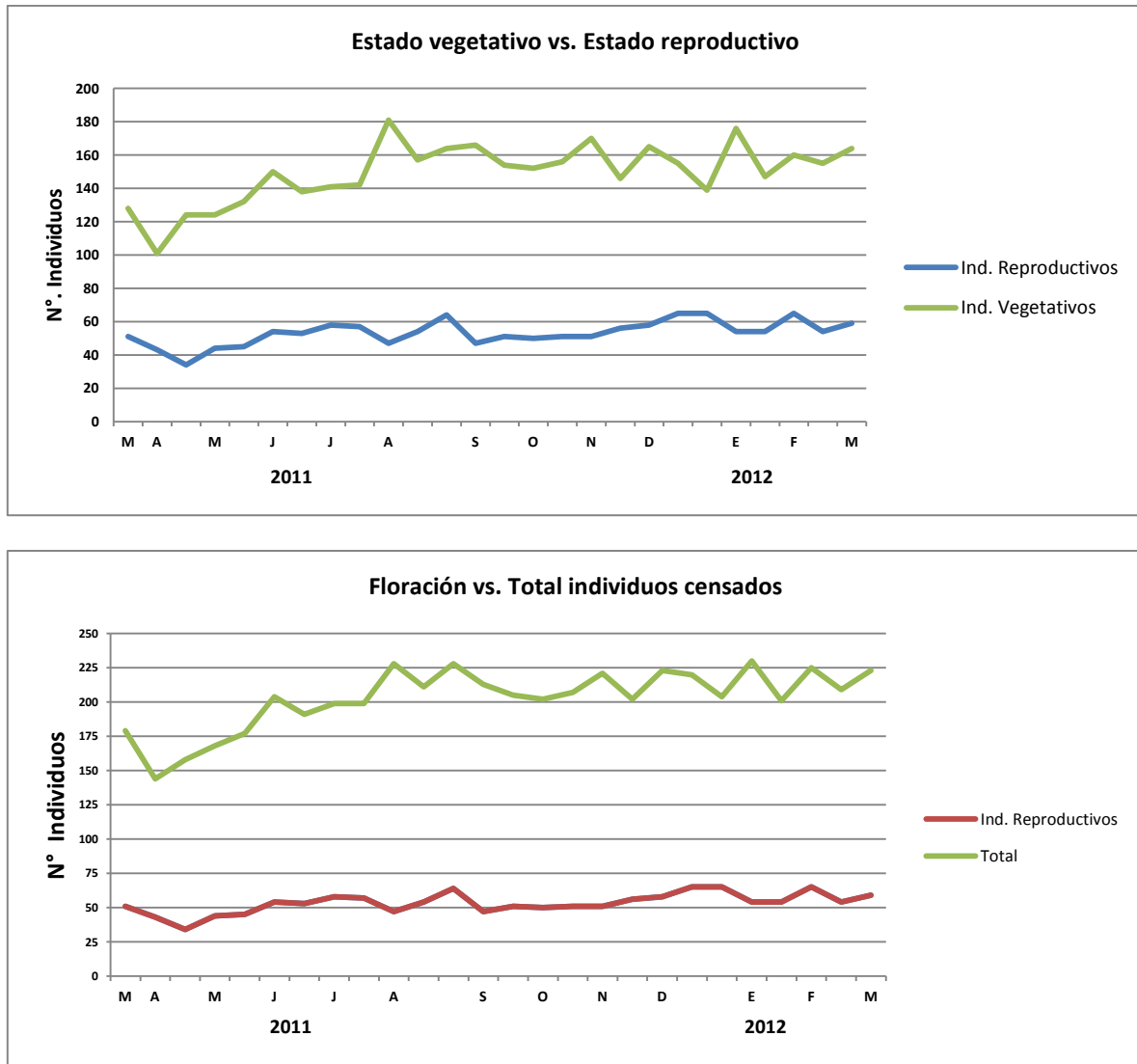


Figura 24. Patrón de floración a lo largo de un año, teniendo en cuenta, arriba: individuos en estado reproductivo en comparación a individuos en estado vegetativo y abajo: individuos en estado reproductivo en comparación al total de individuos censados

La cantidad de frutos a lo largo del año se mantuvo relativamente constante, aunque también hubo un pico de fructificación que coincidió con el pico de floración ocurrido en agosto de 2011.

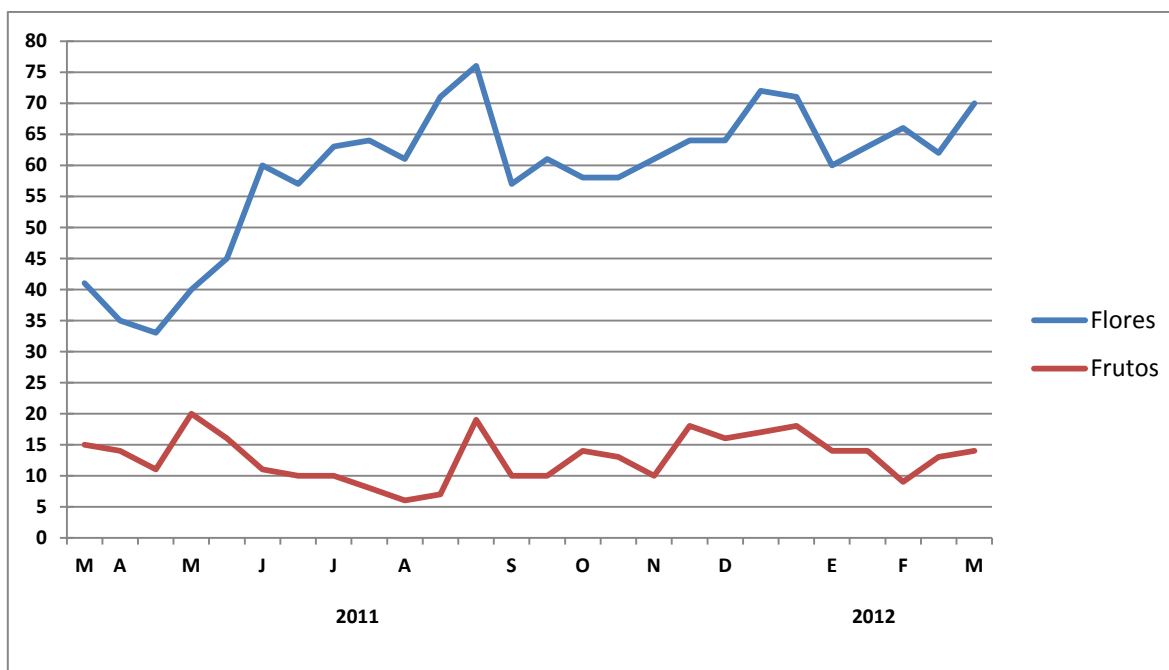


Figura 25. Cantidad de flores vs, cantidad de frutos producidos durante un año. Obsérvese la presencia de un pico de fructificación que coincide con el pico de floración ocurrido en agosto de 2011.

El desarrollo floral, desde el estado de botón temprano hasta su total antésis, toma en promedio 62 días, tiempo en el que se aprecia como el botón floral cambia de coloración, desde un verde inicial en sus estadios más tempranos (día 1-10), pasando por una coloración amarillenta y anaranjada (día 20-40), hasta alcanzar una coloración roja definitiva al llegar la apertura floral (día 50-60). Durante el tiempo de formación, también hay un cambio en la posición del botón floral, desde casi paralelo al eje de la planta en los estadios más tempranos, hasta una posición perpendicular al eje en las fases finales.

Una de las características generales dentro del fenómeno de floración en *F. sanguinea*, es la capacidad de ir floreciendo en secuencia, es decir, mientras hay flores maduras en estado de antesis, y receptivas para ser polinizadas, también se presentaron uno o varios botones florales en diferentes estados de desarrollo. Incluso, en algunos individuos fue

posible observar todas las etapas de desarrollo fenológico desde el botón floral, la apertura de la flor, hasta la formación del fruto.



Figura. 26. Desarrollo floral en un individuo de *F. sanguinea*.

(Fuente: Este estudio)

La apertura floral, en sí no es inmediata, sino que sucede a lo largo de un periodo aproximado de 10 días, durante el cual, el verticilo correspondiente a los sépalos es el primero en abrirse y lo hace en forma asíncrona (primero se abre un sépalo, generalmente uno de los laterales, luego el otro y finalmente el sépalo superior), luego abren el verticilo correspondiente a los pétalos y labelo, haciéndose visible la columna al final.

Factores climáticos como la temperatura, precipitación, y velocidad del viento, no mostraron impacto significativo en la floración como en la formación de frutos, incluso teniendo en cuenta la gran variación en la precipitación del sitio a lo largo del año de realización del estudio, observándose que la fenología de *F. sanguinea* fue independiente de factores externos vinculados a condiciones meteorológicas (Fig. 21). Las pruebas de Spearman/Kendall confirmaron la ausencia de correlación entre variables climáticas y producción de flores y frutos (Tabla 1).

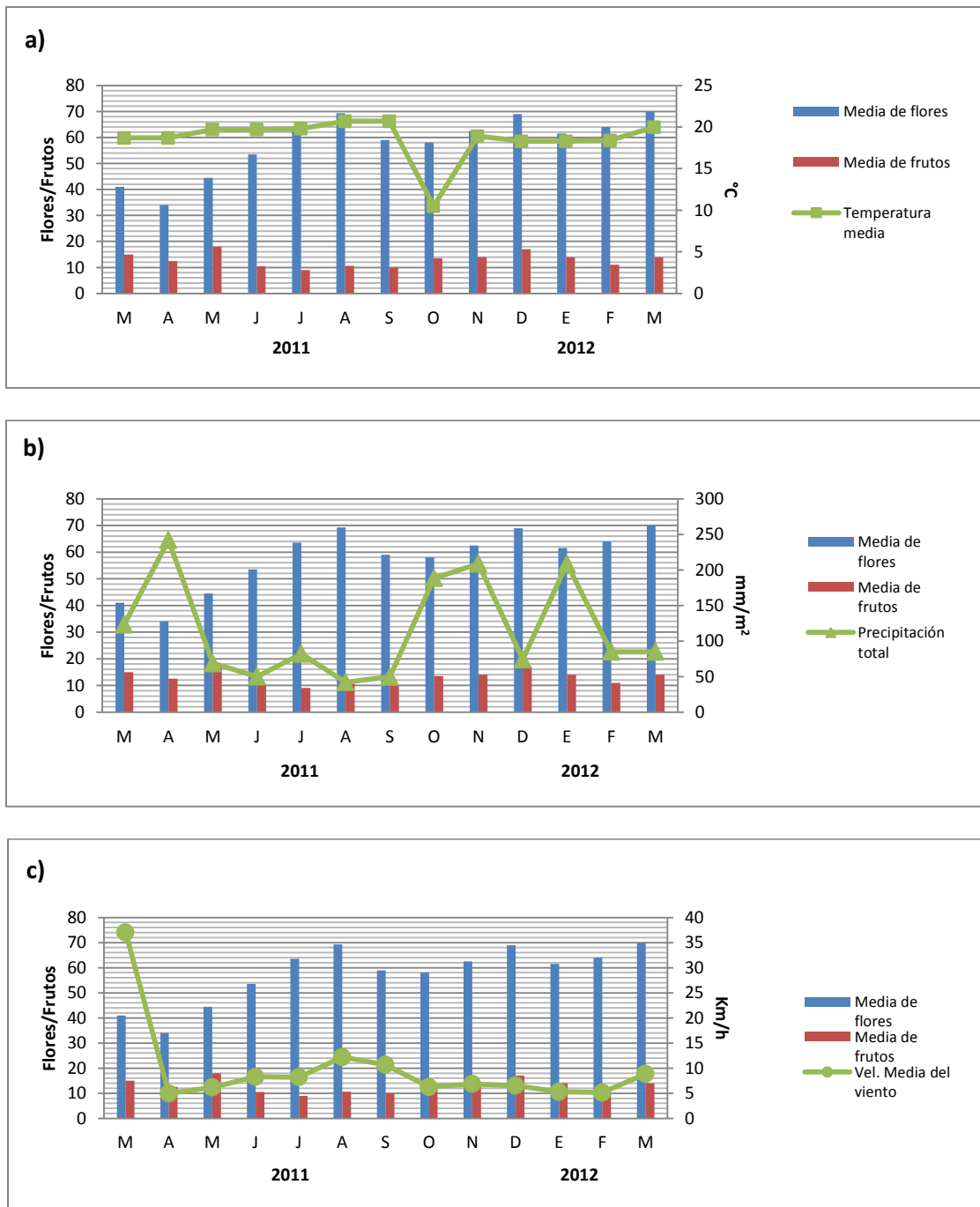


Figura. 27. (a) Flores y frutos en comparación a temperatura media. (b). Flores y frutos en comparación a precipitación total. (c). Flores y frutos en comparación a la velocidad media del viento.

Tabla 1.

Prueba de Spearman/Kendall para la producción media de flores y frutos en relación a diferentes variables climáticas.

Flores/frutos vs variable climática	rs	p	Kendall Tau
Flores vs. T° media	0,25	0,40	0,18
Flores vs. Precipitación total	-0,29	0,32	-0,21
Flores vs. Vel. Viento	0,20	0,49	0,15
Frutos vs. T° media	-0,45	0,12	-0,31
Frutos vs. Precipitación total	0,30	0,31	0,15
Frutos vs. Vel. Viento	-0,18	0,53	-0,09

7.3 Vectores de pólen de *Fernandezia sanguínea*

El tiempo total de observación comprendió un total de 520 horas/hombre efectivas, teniendo en cuenta las jornadas de observación y el tiempo empleados, ya mencionados en métodos.

A pesar del tiempo de observación empleado en el estudio de los vectores de polen en *F. sanguínea* en diferentes estaciones y condiciones climáticas, no fueron avistados visitantes florales, eventos de polinización, ni la presencia de merodeadores como potenciales vectores de polen, a pesar del constante número de flores y la continua producción de frutos. Tampoco se logró determinar la ocurrencia de polinizaciones nocturnas.

7.4 Sistema de compatibilidad en *Fernandezia sanguinea*

La baja disponibilidad de flores idóneas (flores intactas o en reciente antesis), hizo que los tratamientos fueran efectuados con tres flores por cada uno. De los cuatro tratamientos efectuados para determinar el sistema de compatibilidad *F. sanguinea*, solamente las plantas sometidas al tratamiento de auto – compatibilidad, mostraron una formación efectiva del fruto, con dos de las tres flores tratadas (Tabla 2). El resto de tratamientos (polinización cruzada, autogamia y apomixis), no mostraron signos de fecundación efectiva ni posterior formación de fruto, marchitándose las flores al cabo de unos días, luego de efectuado el tratamiento.

Tabla 2.

Número de flores sometidas a cada tratamiento, frutos producidos, y viabilidad de las semillas formadas por los frutos de F. sanguinea.

Tratamiento	Flores	Frutos	Nº semillas	Nºsemillas	%
	tratadas	producidos	(contadas/viables)	inviabiles	Viabilidad
Polinización cruzada	3	0	-	-	-
Auto - compatibilidad	3	2	400/371	29	92,75%
Autogamia	3	0	-	-	-
Apomixis	3	0	-	-	-

Los frutos así obtenidos, desde el momento de la fecundación manual, hasta la maduración y dehiscencia, demoraron en promedio 130 días. En los momentos previos a

producirse la apertura del fruto, este cambió de color inicial verde, a amarillo, y luego terminó por secarse, abriéndose y liberando las semillas. Este proceso tomó aproximadamente 30 a 40 días (Fig. 28).

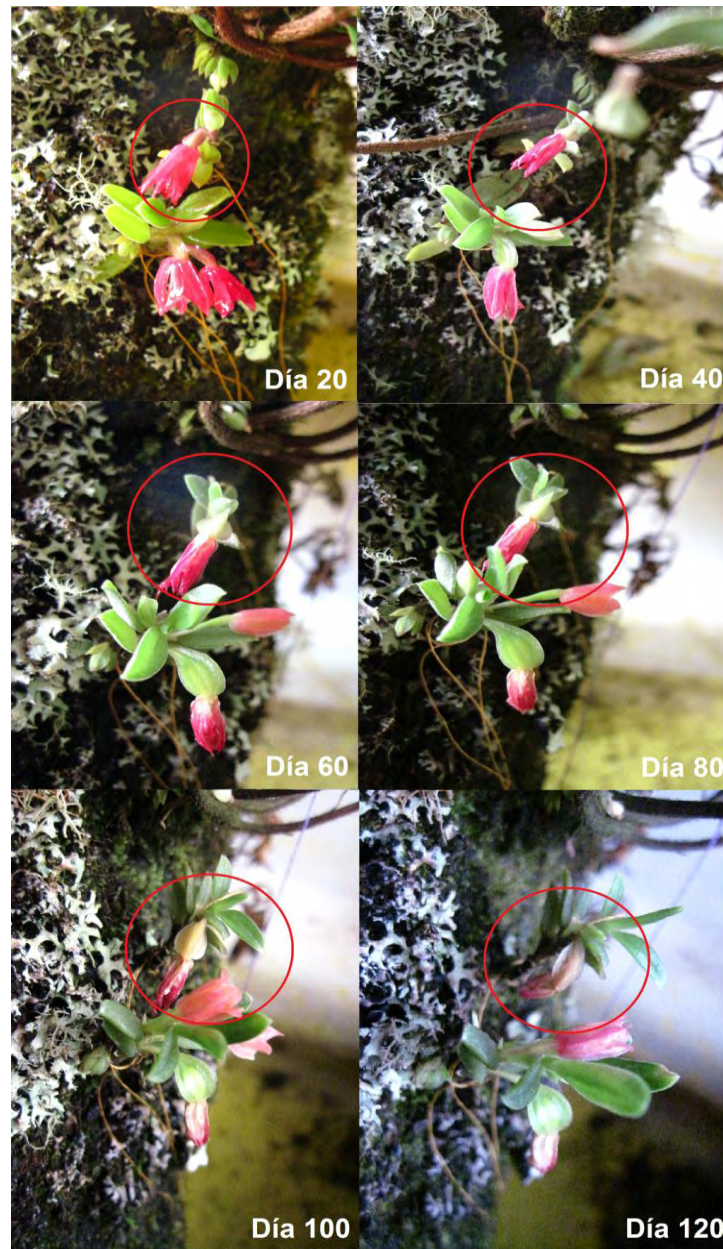


Figura 28. *Fernandezia sanguinea*, desarrollo del fruto, luego del tratamiento (Círculo rojo).

(Fuente: Este estudio)

El porcentaje de viabilidad de semillas obtenidas de los frutos fue alto (Tabla 2), lo que se pudo evidenciar a través del microscopio con la tinción realizada gracias al Trifenil – Tetrazolio. Las semillas viables se pudieron distinguir gracias a que su embrión se coloreó de un color rojo oscuro, cosa que no sucedió con las semillas no viables (Fig. 29).



Fig. 29. Semillas de *F. sanguinea* luego del tratamiento de viabilidad (10X). Se pueden observar las semillas teñidas (viables) y la semilla transparente (no viable) encerrada en el óvalo rojo.

(Fuente: Este estudio).

Es interesante anotar la capacidad de auto-compatibilidad que presenta *F. sanguinea*, y aún más llamativo el hecho de que las pruebas, mostraron en primera instancia, la falta de producción de frutos cuando se sometieron las plantas al tratamiento de polinización cruzada, autogamia y apomixis. Hay que anotar que estas pruebas por sí

solas, no permiten caracterizar de una forma objetiva el sistema de compatibilidad dominante en la especie, puesto que el número de flores disponibles y empleadas para realizar tales pruebas es demasiado bajo para llevar a conclusiones que sean estadísticamente sólidas, aunque de todas formas, se ha podido confirmar la hipótesis de auto-compatibilidad, la autogamia no mostró fecundación efectiva alguna, lo que indica que aparentemente, la flor tendría que depender de algún tipo de visitante para poder formar semillas.

8. DISCUSIÓN

8.1 Morfología floral de *F. sanguinea*

Fernandezia sanguinea, es una planta que presentó flores con una morfología cuyas características a primera vista son las típicas del síndrome de ornitofilia: coloración predominantemente roja, ausencia de un aroma perceptible o producción de aceites, hecho confirmado por la ausencia de glándulas tales como osmóforos o elaióforos, una forma general acampanada, con un labelo que forma una estructura tubular hacia una posible fuente de néctar u otro tipo de recompensa (Mora – Retana & García, 1993). Sin embargo, la forma y la coloración de la flor no son rasgos diagnósticos en cuanto al tipo de visitantes florales que puede soportar, puesto que plantas con morfologías florales como la de *F. sanguinea* podrían ser generalistas y en ocasiones, polifílicas (Burbano – Álvarez, 2012).

Otras características que no son tan concluyentes en cuanto a dicha ornitofilia, se refieren al hecho de que en el labelo de la flor existan estructuras (protuberancias o callos) propias de plantas visitadas por insectos, a modos de “guías de néctar”, “presencia de aceites” o “pistas de aterrizaje” (Ribeiro *et al.*, 2006), o también la ausencia de producción de néctar y/o aceites, teniendo en cuenta que la base del mismo labelo es saculiforme, sugiriendo la presencia de algún tipo de recompensa floral, algo que no fue posible determinar en este estudio.

Es más, la presencia de orificios en la base del labelo en la zona de fusión con la columna, indican que de existir la posibilidad de producirse dicha recompensa, esta terminaría escapándose o evaporándose entre pétalos y sépalos, lo que explica también, la imposibilidad de determinar la cantidad de sustancia producida mediante el uso de micropipetas durante el estudio. De hecho la ausencia de algún tipo de recompensa dentro de Onciidinae, es una característica bastante común, y sólo se ha reportado la presencia de

recompensa para algunas especies de los géneros *Gomesa*, *Oncidium*, *Ornithocephalus*, *Phymatidium* y *Trichocentrum* (Torretta *et al.*, 2011).

Dicho así, no es posible afirmar la hipótesis de la ornitofilia como una característica diagnóstica de las flores de *F. sanguínea*, puesto que sus rasgos, resultan ser una especie de combinación de más de un síndrome de polinización, por lo que este tipo de flor estaría capacitada no solamente para atraer aves (por su forma y coloración) sino también visitantes más pequeños como insectos (por su tamaño, y por la presencia de callos en el labelo), que sugieren la presencia de algún tipo de recompensa, aspecto aún no confirmado.

Respecto a estos hechos mencionados, es posible concluir que la flor de *F. sanguínea*, por sus características se ajusta a la de plantas que están adaptadas para atraer visitantes mediante el uso de la estrategia de falsa recompensa o “engaño alimenticio generalizado”, imitando a otras cuyas flores si producen algún tipo de sustancia de recompensa, algo que es muy común dentro de Orchidaceae, y aún más en la subtribu Onciinae a la cual pertenece *F. sanguínea* (Meekers & Honnay, 2011; Torretta *et al.*, 2011).

De esta forma, *Fernandezia sanguínea*, es una planta cuyas flores podrían considerarse como una especie de “agregado de caracteres”, algo que puede permitir a la planta atraer diversos tipos de potenciales polinizadores (tanto insectos como aves nectarívoras), sobre todo en un lugar donde los visitantes florales son escasos, así de esta forma aumentando la posibilidad de reproducción. (Gómez, 2002).

8.2 Patrón temporal de floración de *F. sanguínea*.

Los resultados, evidencian que existen picos de producción de flores en ciertas épocas del año (agosto, diciembre y enero) pero también hay floración continua, mostrando la presencia de individuos en estado reproductivo (con flores, frutos o ambos),

durante todo el año. Hay que destacar el número relativamente constante de frutos, a pesar del aumento de la cantidad de flores; esto explica que en numerosas ocasiones, estos eran siempre producidos por determinados individuos, es decir, siempre existió un grupo de plantas en continua producción de frutos, mientras que el resto si bien produjo flores, no fueron fecundadas con regularidad y por tanto no fructificaron de manera constante. También muchos de los individuos que más formaron frutos, eran los que más cantidad de flores produjeron. Estudios anteriores que han abordado la temporalidad de la floración en la especie, han mostrado resultados similares a los expuestos en este trabajo, con picos de floración entre noviembre y febrero para poblaciones diferentes y muy alejadas geográficamente de la estudiada en la presente investigación (Gutiérrez & Rojas, 2001). Esto también indica que podría haber cierta sincronía en cuanto a periodos de gran producción floral entre las diferentes poblaciones, sin importar si se hallan aisladas geográficamente.

El tiempo de desarrollo del órgano floral, desde su aparición como botón hasta su completa anthesis (60 días), es típico dentro de la familia Orchidaceae sobre todo aquellas que pertenecen a la tribu Oncíidinae como en el caso estudiado, y más aún de plantas de este tipo que crecen en ecosistemas que por sus condiciones climáticas, limitan la velocidad de crecimiento, y desarrollo de los órganos reproductivos. Por ejemplo, Torretta *et al.*, (2011), determinaron el tiempo de desarrollo floral de *Gomesa bifolia*, especie de la misma subtribu, mostrando periodos de formación (desde el botón hasta la anthesis), semejantes a los de *F. sanguínea* (entre 50 y 70 días). También se han hallado en especies menos emparentadas como *Pseudolaelia corcovadensis*, tiempos de formación floral con características muy similares (aproximadamente 60 días) (Borba & Braga, 2003).

La ausencia de variabilidad significativa en la producción floral en relación a las variables climáticas empleadas, también sugiere que son plantas muy resistentes a cambios climáticos y estacionales, y que se encuentran adaptadas a ambientes muy variables en cuanto a pluviosidad, temperatura y otras condiciones atmosféricas, hecho que se ve confirmado debido a la ubicación de la población estudiada (en una zona altamente intervenida, y expuesta a corrientes de aire y fluctuaciones térmicas).

La continua producción de flores (y por tanto de frutos) concuerda con los rasgos de muchas otras especies de plantas de los ecosistemas de alta montaña cuya ausencia de estacionalidad reproductiva es un fenómeno bastante común (Parada-Quintero *et al.*, 2012). Esta es una característica desarrollada con el fin de aumentar las posibilidades de fecundación y producción de semillas, contando con que los potenciales polinizadores disminuyen con la altitud o como en este caso, que pueden ser extremadamente raros, o incluso, estar ausentes. Este hecho combinado con la resistencia de la planta a condiciones climáticas a las que se halla expuesta aumenta aún más las posibilidades de que un evento exitoso de polinización se pueda llevar a cabo en algún momento (Parada-Quintero *et al.*, 2012).

Por otra parte, el constante desarrollo floral observado, está relacionado con fenómenos como la competencia por potenciales vectores de polinización, puesto que *F. sanguínea* es un organismo epífito que crece habitualmente entremezclado con muchas otras plantas de similares características en cuanto a hábito de crecimiento, y con rasgos y síndromes florales muy semejantes. De esta forma para aumentar la posibilidad de producir una nueva generación, debe haber floración continua (que también puede fluctuar a lo largo del tiempo en altas y bajas de formación de flores), de forma que su localización sea

relativamente fácil entre la vegetación para los vectores, y más aún teniendo en cuenta el reducido tamaño de la flor y la planta en general (White, 1996).

8.3 Vectores de polen en *F. sanguínea*.

La ausencia de eventos de visitas florales para *F. sanguínea* en la localidad de Cabrera, fue una constante durante el periodo en campo, algo bastante inusual en el estudio del fenómeno de la polinización en plantas, aunque tampoco es algo extremadamente raro, y que hasta cierto punto concuerda con otros fenómenos de extrema rareza de eventos de polinización en orquídeas de la tribu Oncioidinae (Torretta *et al.*, 2011).

La no presencia de polinizadores identificables en la población objeto de estudio de *F. sanguínea*, puede ser una posible consecuencia de su propia morfología floral (flores pequeñas y no formadoras de inflorescencias, por lo que a distancia son poco vistosas, así como la ausencia de aroma y la nula producción de néctar u otro tipo de recompensa como aceites). La escasa frecuencia de visitantes florales no es un hecho aislado y se ha podido reportar para otras especies de orquídeas emparentadas como *Gomesa bifolium*, donde se lograron observar solamente tres eventos de polinización durante todo el tiempo de estudio (4 meses), añadiendo el hecho de que esta es una especie formadora de inflorescencias y productora de aceites como recompensa (Torretta *et al.*, 2011).

El hecho de no ser una especie formadora de recompensa floral y la ausencia de visitantes florales fortalece la hipótesis de que es una planta que usa la estrategia de atraer visitantes mediante el engaño alimenticio generalizado, algo que con el estudio de la morfología floral ya se había planteado. Este tipo de estrategia hace que con el tiempo los visitantes puedan disminuir, pues pronto aprenden a reconocer a una flor determinada como “no oferente” de algún tipo de alimento o recompensa” y como consecuencia no es visitada de nuevo. Solo aquellos visitantes florales que aún no logran reconocer este tipo de flores

como no productoras de recompensas son quienes las terminan fecundando tras ser “engañados”. (Meekers & Honnay, 2011; Singer, 2009).

Este fenómeno se puede ver reforzado por la considerable densidad de la población de *F. sanguínea* de la zona de estudio, con más de 200 individuos creciendo en 6 forófitos muy juntos entre sí, un hecho bastante inusual para la especie. Esta característica, en una planta no productora de recompensas florales, disminuye aún más las posibilidades de que ocurra un evento sexual, puesto que se han reportado varios casos de poblaciones de orquídeas sin recompensas en donde la ocurrencia de eventos de polinización disminuye conforme la densidad de la población y la producción de flores aumenta (Meekers & Honnay, 2011).

Lo anterior además se combina con la menor disponibilidad de visitantes florales conforme la altitud de la población de plantas es mayor. Siendo *F. sanguínea*, una especie propia de bosques altoandinos y zonas de subpáramo, la disponibilidad de vectores de polen (insectos sobre todo) se puede reducir de forma que los eventos de fecundación se vuelvan aún más raros, puesto que se ha visto que entre los 2700 y 3600 msnm, el número de especies de potenciales polinizadores disminuye en forma considerable (Arroyo *et al.*, 1983). Esto también explicaría la ausencia de fecundación efectiva y formación de frutos en algunos grupos e individuos aislados de *F. sanguínea*, localizados en zonas de mayor altitud como los bosques y subpáramos que rodean a la laguna de La Cocha y de los cuales aún no se han realizado estudios en profundidad sobre el tema. (Gutiérrez – Zamora, *Com. Pers*, 2012).

Otra razón que explicaría la ausencia de vectores se puede deber a una serie de procesos que pueden haber conllevado a una probable extinción local de los visitantes florales, pues hay que reconocer, que en la zona donde está presente dicha población de

plantas, a lo largo de los últimos años ha sucedido un proceso de retroceso de la cobertura vegetal original, como consecuencia de la actividad de origen antrópico, que ha llevado a la expansión de la frontera agrícola, usando los suelos resultantes para agricultura, pastoreo y ganadería, además de la introducción de especies foráneas en las inmediaciones tales como eucaliptos, pinos y cipreses que pueden haber alterado las poblaciones de polinizadores locales. De esta forma, el sitio donde se encuentra establecida la población estudiada, es un pequeño remanente de ecosistemas de bosque altoandino, de los que antes hacía parte (Gutiérrez - Zamora, *Com. Pers*, 2010).

8.4 Sistema de compatibilidad en *Fernandezia sanguinea*

La presencia de auto - compatibilidad en *F. sanguinea*, es un fenómeno que comparte con un gran número de especies de la familia Orchidaceae, (Pansarin, 2003a; Torreta *et al*, 2011) una estrategia que permite que las plantas puedan sobrevivir y reproducirse cuando las condiciones ambientales no les permiten formar grandes poblaciones, hay escasez o inclusive, rareza o ausencia de visitantes florales, como se ha visto en este caso.

Sin embargo, siendo la polinización cruzada un fenómeno igualmente extendido en casi la totalidad de especies de Orchidaceae (Pansarin, 2003a), es muy probable que también suceda en *F. sanguinea*, pues al ser generalmente plantas no formadoras de inflorescencias, el pólen necesario para hacer efectiva la fecundación, procedería, en la mayoría de los casos, de flores provenientes de otras plantas. Esto además trae la ventaja de que la nueva simiente formada de esta manera, posea la variabilidad genética necesaria para sobrevivir a un mayor número de condiciones ambientales. De esta forma, la no formación de inflorescencias en *F. sanguinea*, sería una estrategia para evitar la autopolinización, además de ser una especie auto-compatible.

El alto porcentaje de viabilidad potencial de las semillas obtenidas de los frutos es una característica que también se ha documentado en otras especies de Orchidaceae (Mickeilunas *et al.*, 2006). En *F. sanguínea*, como en muchas otras especies de la familia, esta alta viabilidad potencial sería una estrategia desarrollada por la planta para conseguir que al menos unas pocas semillas puedan germinar y establecerse, puesto que como en el resto de especies, por su pequeño tamaño carecen de algún tipo de endospermo u otra “despensa” que les permita sobrevivir un largo tiempo.

De hecho las semillas de *F. sanguínea*, como en el resto de orquídeas, se conforman de un embrión o plántula que consiste en un agregado de células rodeadas de un delgado tegumento. Esta característica hace que la semilla tenga un tiempo de viabilidad limitado, y esta también es la razón por la que el número de semillas producidas por fruto es grande, ya de esta forma hay más probabilidades de que al menos una de ellas pueda hallar condiciones ambientales favorables o fuentes nutricias adecuadas y constituir un nuevo individuo (Singer, 2004).

De esta forma, *Fernandezia sanguínea*, constituye un interesante objeto de estudio, que ha permitido dilucidar desde varios frentes, la biología de la polinización en una orquídea de bosques altoandinos. Ya se habían realizado estudios en cuanto a algunos aspectos de su biología (Gutiérrez & Rojas, 2001), aunque en el presente trabajo se logró profundizar más en sus características reproductivas. Se ha confirmado la capacidad auto-compatible de la especie, pero también se favorece mucho la polinización cruzada, por lo que sería necesario establecer un mayor número de individuos disponibles que permitan determinar el sistema de compatibilidad que prevalece; esto sería posible mediante la búsqueda de más poblaciones de la especie en cuestión. Esto también permitiría contrastar los datos obtenidos en este estudio no solamente de los sistemas de compatibilidad, sino de

igual manera comparar las variaciones fenológicas entre las distintas poblaciones y tener mayores posibilidades de determinar el rango de polinizadores y así confirmar o rechazar hipótesis planteadas aquí y que no se pudieron resolver, como el aparente síndrome de ornitofilia.

CONCLUSIONES

La morfología floral de *F. sanguínea*, demostró que la flor por las características estudiadas, aparentemente no está adaptada para atraer visitantes florales tipo aves nectarívoras solamente, sino que también es probable que atraiga otro tipo de vectores de polen como insectos. La combinación de rasgos florales, como la coloración, la presencia de estructuras protuberantes (callo) en el labelo a modo de “guías” hacia fuentes alimenticias, la ausencia de estructuras específicas como espolones o reservorios de néctar o aceites, indicó que es una flor no especializada a un solo tipo concreto de polinizador.

La ausencia de glándulas productoras de aceites y aromas identificables, indicó también que es una flor que utiliza la estrategia de “falsa recompensa” para atraer visitantes florales, por el mecanismo de engaño alimenticio, presentando rasgos de flores con oferta para aves e insectos por igual

El patrón fenológico de *F. sanguínea* demostró que es una planta cuya floración ocurre de forma continua a lo largo del año, con dos picos de floración definidos en los meses de agosto, y entre diciembre y enero, presentando una gran sincronía con otras poblaciones estudiadas en localidades montañosas distantes en el Valle de Atríz.

Las condiciones climáticas a lo largo del tiempo no mostraron tener ninguna relación significativa con la producción de flores y/o de frutos, sugiriendo que las plantas en cuestión pueden estar adaptadas a condiciones cambiantes y extremas propias de los sistemas de alta montaña en los Andes.

No se registraron visitantes florales de *F. sanguínea*, a lo largo del tiempo de estudio (1 año). Esto podría deberse a la rareza de los eventos de polinización en este grupo particular de orquídeas (población de Cabrera). Además, teniendo en cuenta que es una planta que usa la estrategia de engaño para atraer visitantes florales, por lo que los

potenciales polinizadores podrían haber “aprendido” a reconocer las flores como no productoras de néctar u otra sustancia alimenticia. La menor disponibilidad de vectores de polinización a mayores altitudes también se sumaría a la ausencia de eventos de polinización, así como el hecho de que las plantas en el área de estudio se encuentren en una zona donde ha habido intervención antrópica significativa.

Una posibilidad que valdría la pena valorar científicamente para explicar la ausencia de visitas a las flores de estudio, sería la extinción local de los polinizadores, debido a la alteración de la zona por la intervención antrópica ya mencionada.

El reducido número de flores disponibles para los tratamientos no permitió determinar el sistema de compatibilidad dominante en *F. sanguínea*, sin embargo, se pudo establecer que es una especie auto – compatible, aunque no necesariamente por autogamia, por lo que podría prescindir de visitantes florales para lograr reproducirse. Los frutos formados a partir de los tratamientos, mostraron una alta viabilidad potencial de sus semillas, que sumadas a su gran cantidad, sean una posible estrategia para lograr que al menos unas pocas puedan germinar. Sin embargo es necesario realizar a futuro estudios con una mayor cantidad de flores disponibles para determinar el sistema de compatibilidad que prevalece.

RECOMENDACIONES

Para futuras aproximaciones a la biología reproductiva de esta especie, es recomendable abarcar de forma separada cada uno de los aspectos que enmarcan el fenómeno de polinización, sobre todo en el apartado referente al espectro de polinizadores, porque de acuerdo a los resultados obtenidos en cuanto a morfología, fenología y sistemas de compatibilidad, es necesario que exista alguna forma de vector de polinización que por su rareza no se logró documentar.

Es necesario igualmente, buscar y confirmar la existencia de más poblaciones de *F. sanguínea*, ya que podría hacer una aproximación que permita conocer el espectro de polinizadores de la especie y comparar la incidencia de eventos de polinización en varios sitios. Igualmente, se pueden hacer aproximaciones más significativas en cuanto al sistema de compatibilidad que prevalece en estas plantas.

Es importante a futuro, estudiar las preferencias de *F. sanguínea* por determinados forófitos. Además sería interesante determinar si las flores de la especie pueden estar imitando a otras plantas productoras de recompensa.

BIBLIOGRAFÍA

- Albores, O., Sosa, V. 2006. Polinización de dos especies simpátricas de *Stelis* (Pleurothallidinae, Orchidaceae). Acta Botánica Mexicana, 74:155-168.
- Arroyo, M., Armesto, J., Primack, R. 1983. Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Suramérica. Revista Chilena de Historia Natural 56: 159-180.
- Blanco, M. A., Barboza, G. 2005. Pseudocopulatory Pollination in *Lepanthes* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) by Fungus Gnats. Ann Bot 95: 763-772.
- Borba, E. L., Braga, P. I. 2003. Biología reproductiva de *Pseudolaelia corcovadensis* (Orchidaceae): Melitofilia e Autocompatibilidade em uma Laeliinae basal. Brasil Bot. Vol. 26 (4): 541 – 549.
- Borba, E. L., Semir, J. 2001. Pollinator Specifity and Convergence in Fly-Pollinated *Pleurothallis* (Orchidaceae) Species: A Multiple Population Approach. Annals of Botany 88: 75 – 88.
- Borba, E. L., Felix, J., N., Solferini V., N., Semir, J. 2001. Fly-pollinated *Pleurothallis* (Orchidaceae) species have high phenetic variability: evidence from isozyme markers. Am. J. Bot. 88: 419-428.

- Burbano-Álvarez, J., E. 2012. Evaluación de la hipótesis de co-evolución morfológica pico colibrí-corola planta en un sistema colibrí-flor alto andino en el sur de Colombia (Volcán Galeras). Tesis de pregrado en Biología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (FACIEN). Universidad de Nariño, Pasto, Colombia. 90 pp.
- Chase, M. W. 1985. Pollination of *Pleurothallis endosthachys*. Am. Orch. Soc. Bull. 54:431-434
- Christensen, D. E. 1994. Fly pollination in the Orchidaceae. En: ARDITTI, J. (ed.). Orchid biology: reviews and perspectives. VI. John Wiley & Sons. Ithaca. New York. pp. 415-454.
- Dafni, A. 1984. Mimicry and Deception in Pollination. Annual Review of Ecology and Systematics. Vol. 15: 259-278
- Dressler, R., L. 1993, Phylogeny and classification of the orchid family. Cambridge University Press ISBN 0-521-45058-6
- Farfán, J., Otero, J., T. & Luer, C., A. 2003. Especies de *Lepanthes* (Orchidaceae) en Colombia. Biota Colombiana 4(1): 33-47.
- Gómez J., M. 2002. Generalización en las Interacciones entre Plantas y Polinizadores. Revista Chilena de Historia Natural 75: 105 – 116.

- Gutierrez, A. 2008. Las interacciones ecológicas y estructura de una comunidad altoandina de colibríes y flores en la cordillera oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana* No.7 (2008):17-42
- Gutiérrez, A., S. V. Rojas & F. G. Stiles. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí - flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitologia Neotropical* 15: (supl.):205-214.
- Gutiérrez, A., S., V., Rojas. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí – flor en ecosistema altoandinos del Volcán Galeras, sur de Colombia. Tesis de Pregrado en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 141 pp.
- Humaña, A., N., Cisternas, M., A., & Valdivia, C., E. 2008. Breeding system and pollination of selected orchids of the genus *Chloraea* (Orchidaceae) from central Chile. *Flora* 203: 469-473.
- Jersákova, J., JOHNSON S., D., & KINDLMANN, P.. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews* (2006), 81:2:219-235
- Johnson, S. D., Hobbhahn, N. 2010. Generalized pollination, floral scent chemistry, and a possible case of hybridization in the African orchid *Disa fragans*. *South African Journal of Botany*. doi:10.1016/j.sajb.2010.07.008

- Kurzweil, H. 2000. South african orchids: reproduction and pollination. National Biodiversity Institute, South Africa. Consultado el 30 de marzo de 2009.
- Lehnebach, C., A., & Robertson, A., W. 2004. Pollination ecology of four epiphytic orchids of New Zealand. *Annals of Botany* 93:773-781
- Martins D., J., & Johnson, S., D. 2007. Hawkmoth pollination of aerangoid orchids en Kenya, with special reference to nectar sugar concentration gradients in de floral spurs. *American Journal of Botany* 94(4): 650-659.
- Mejía, H. & Pino, N. 2009. Diversidad de orquídeas epífitas en un bosque húmedo tropical del departamento del Chocó. Universidad tecnológica del Chocó.
- Meekers, T.; Honnay, O. 2011. Effects of habitat fragmentation on the reproductive success of the nectar-producing orchid *Gymnadenia conopsea* an the nectarless *Orchis macula*. *Plant ecology*, 212: 1791-1081.
- Mickeilunas L., Pansarin, E., R., & Sazima, M. 2006. Biología floral, melitofilia e influencia de besouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobya amherstiae* (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). *Ver. Brasil. Bot.* 29(2): 251-258.
- Mora-Retana & García, J.,B. 1993. Una nueva especie de Orchidaceae de Costa Rica. *Fernandezia tica* . *Brenesia* 39-40:163-165.

Neiland, M., R. & Wilcock, C., C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae 1. American Journal of Botany 85 (12): 1657–1657.

Nilsson, L., A. 1998. Deep flowers for long tongues. TREE 13(7).

Ospina – Calderón, N., Diazgranados – Cadelo, M., Viveros – Bedoya, P. 2007. Observaciones de la polinización y fenología reproductiva de *Brassia cf. antherothes* Rchb.f. (Orchidaceae) en un relicto de selva subandina en la Reserva Natural La Montaña del Ocaso en Quimbaya, Quindío (Colombia). Universitas Scientiarum - Edición especial, 12: 83-95

Pansarin E., R. 2003a. Biología reproductiva e polinizacao em *Epidendrum paniculatum* (Orchidaceae). Ver. Brasil. Bot. 26(2): 203-211.

Pansarin E., R. 2003b. Biología floral de *Cleisthes macrantha* (Barb. Rodr.) Schltr. (Orchidaceae: Vanillioideae: Pogoniinae). Revista Brasileira de Botânica 26(1): 73-80.

Pansarin, E., R., Amaral, M., E. 2008. Reproductive biology of southeastern Brazilian *Stanhopea* (Orchidaceae). Flora 204: 238-249.

Parada-Quintero, Martha; Alarcon-Jimenez, Darío and Rosero-Lasprilla, Liliana. 2012. Fenología de la floración de especies ornitófilas de estratos bajos en dos hábitats

altoandinos del parque natural municipal ranchería (paipa-boyacá-colombia).
Caldasia. 34(1): 139-154.

Peter, C., I., & Johnson, S.,D. 2009. Self – pollination and pseudo – fruit set in South African species of *Eulophia* (Orchidaceae). South African Journal of Botany 75: 791-797.

Pijl, L. Van Der & C. H. Dodson. 1969. Orchid flowers. Their pollination and evolution. University of Miami Press. Coral Gables. pp. 101-122.

Ribeiro, M. F., Kölher, A., & Boelter, C. R. 2006. Polinizacao de *Acianthera aphtosa* (Lindl.) Prigdeon & M. W. Chase (Orchidaceae) por Otitidae (Diptera). Revista da FZVA. Uruguaiana, v.13, n.2, p. 85-89.

Richard J. Waterman & Martin I. Bidartondo. 2008. Deception above, deception below: linking pollination and mycorrhizal biology of orchids J. Exp. Bot. 59: 1085-1096.

Senghas, K. 2001. *Die orchideen*. 3a. ed., vol. I/C. fasc 44/45. Parey Buchverlag. Berlin, 2828 pp.

Singer R.,B. & Cocucci, A., A. 1999. Pollination mechanism in southern Brazilian orchids which are exclusively or mainly pollinated by halictid bees. Plant Systematics and Evolution. 217: 101-117.

- Singer R.,B. & Sazima, M. 2001. Pollination mechanism in three sympatric *Prescottia* (Orchidaceae: Prescottinae) species from Southeastern Brazil. *Annals of Botany* 88(6): 999-1005.
- Singer R., B. & Koehler S. 2003. Notes on the pollination of *Notylia nemorosa* (Orchidaceae: Oncidiinae): Do pollinators necessarily promote cross-pollination? *Journal of Plant Research* (Japan), 116: 19-25.
- Singer, R., B. 2001. Pollination biology of *Habenaria parviflora* (Orchidaceae: Habenariinae) in southeastern Brazil. *Darwiniana*. 39: 201-207
- Singer R., B. 2004. Orquídeas brasileiras e abelhas. www.webbee.org.br
- Singer, R., B. 2009. Morfología floral y polinización de orquídeas: el segundo libro de Charles Darwin. *Acta Biológica Colombiana*, 14: 335-348.
- Strassburger, E. 1994. *Tratado de Botánica*. 8va. edición. Omega, Barcelona, 1088 p.
- Torretta, J. P.; N. E. Gomiz, S. S. Aliscioni & M. E. Bello. 2011. Biología reproductiva de *Gomesa bifolia* (Orchidaceae, Cymbidieae, Oncidiinae). *Darwiniana*, 49(1): 16-24.
- Van-Alstyne, I.W. 1980. *Polyradicion lindenii*, new name for *Polyrrhiza lindenii*. *Florida Orchidist*, 23(1): 21.

- Van Der Cingel, N. 2001. An atlas of orchid pollination: America, Africa, Asia and Australia. CRC Press. ISBN 90-5410-486-4, 9789054104865.
- Van Der Pijl, L., Dodson, C., H. 1966. Orchid flowers: Their pollination and evolution. University of Miami, Coral Gables.
- Vujanovic, V., Arnaud, M., Barabe, D. & Thiebeault, G. 2000. Viability testing of orchids seeds and the promotion of colouration and germination. *Annals of Botany* 86: 79-86.
- Waterman R., J. & Bidartondo, M., I. 2008. Deception above, deception below: linking pollination and mycorrhizal biology of orchids *J. Exp. Bot.* 59: 1085-1096.
- White, J. 1996. *Taylor's Guide to Orchids*. Frances Tenenbaum, Series Editor. New York: Houghton-Mifflin.
- Wolff, T. 1950. Pollination and fertilization of the fly ophrys, *Ophrys insectifera* L.. Allindelille Fredskov, Denmark. *Oikos* 2:20–59.
- Zhongjian, L., Lijun C., Kewei L., Liqiang L., Xueyong M., Wenhui R. 2008. *Chenroquis*, a new orchid genus, and its eco-strategy of ant pollination. *Acta Ecologica Sinica*, 28(6): 2433 - 2444

ANEXOS

Anexo A

Se indica las mediciones realizadas y valores promedio resultantes tomados del estudio de morfología floral por individuo. (n=11).

Característica	Valor Medio (cm)
Long. Sépalo superior	0.93
Long. Sépalo derecho	1.008
Long. Sépalo izquierdo	0.98
Long. Pétalo derecho	0.86
Long. Pétalo izquierdo	0.86
Long. Labelo	0.91
Ancho sépalo superior	0.24
Ancho sépalo izquierdo	0.22
Ancho sépalo derecho	0.24
Ancho pétalo derecho	0.35
Ancho pétalo izquierdo	0.37
Ancho labelo	0.29
Ancho columna	0.14
Long. Columna con polinarios	0.37
Long. Columna sin polinarios	0.56

Long. Polinario	0.46
Long. Caudícula	0.19
Ancho total polinario	0.070

Anexo B

Se muestran los datos climáticos utilizados a lo largo de un año, con el fin de comparar la producción de flores y frutos de *F. sanguínea*. (Fuente: IDEAM, 2011 – 2012)

	Mes	Temp.	Precipitación	Vel.
		Media (°T)	Total. (mm)	Media del viento (Km/h)
2011	Marzo	18.7	123.1	37.04
	Abril	18.7	242	4.96
	Mayo	19.7	68.8	6.17
	Junio	19.7	50	8.29
	Julio	19.8	82	8.19
	Agosto	20.7	41.9	12.21
	Septiembre	20.7	49.7	10.68
	Octubre	10.5	188.4	6.25
	Noviembre	18.9	208.7	6.86
	Diciembre	18.3	74.1	6.53
2012	Enero	18.3	208.5	5.32
	Febrero	18.4	84.8	5.13
	Marzo	20	84.8	8.88

