
FENOLOGÍA FLORAL Y VISITANTES FLORALES EN *Drimys granadensis* L.f. (WINTERACEAE)

Floral Phenology And Flower Visitors In *Drimys granadensis* L.f. (Winteraceae)

XAVIER MARQUINEZ^{1,2}, Ph. D.; RODRIGO SARMIENTO^{1,3}, Estudiante de Biología; KATHERINE LARA^{1,3}, Bióloga.

¹Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Ciudad Universitaria, Carrera 30 N.º 45-03, Bogotá, Colombia.

²xmarquinez@unal.edu.co

³rasarmientog@unal.edu.co

⁴klaraf@unal.edu.co.

Presentado 11 de diciembre de 2008, aceptado 15 de abril de 2009, correcciones 27 de julio de 2009.

RESUMEN

El propósito de este trabajo fue caracterizar las fases fenológicas florales y determinar los visitantes florales en una población natural de *Drimys granadensis* (nombre común: canelo; Winteraceae) ubicada en Altos de Yerbabuena (2.850 m), cerros orientales de la Sabana de Bogotá, (Colombia). El desarrollo fenológico floral duró 9,5 días cuando la floración ocurrió en época soleada, 12,5 días en época lluviosa y 16 días cuando se excluyeron a los visitantes florales mediante embolsado. Se realizaron observaciones del recurso utilizado, fase fenológica de la flor visitada y cargas polínicas en los visitantes florales, los cuales correspondieron a seis órdenes, 21 familias y 29 morfoespecies de insectos. Cuatro especies de coleópteros y dos de dípteros fueron considerados posibles polinizadores por su abundancia y carga de polen. Los resultados obtenidos se discuten en relación con aquellos reportados en otras especies del género *Drimys* y de la familia Winteraceae.

Palabras clave: fenología flora, visitantes florales, polinizadores, carga de polínica, *Drimys granadensis*.

ABSTRACT

The purpose of this research was to characterize the flowering phenological phases and to determine the flower visitors in a natural population of *Drimys granadensis* (common name: canelo; Winteraceae) in Altos de Yerbabuena, eastern mountains of Sabana de Bogotá (Colombia). Floral phenology development lasted 9.5 days when flowering occurred under sunny conditions, 12.5 days under rainy conditions and 16 days when flower visitors were excluded using cloth bags. It was done observations related with the resources used, the phenological phases of visited flowers and the pollen load on the flower visitors. Visitors corresponded with 29 morphospecies, 6 orders y 21 families of

insects. Four species of coleoptera and two species of diptera were considered as possible pollinators taking in account abundance and pollen load. The results are analyzed in relation with those reported for other species in the genus *Drimys* and in the family Winteraceae.

Key words: Flora phenology, flower visitors, pollinators, pollen load, *Drimys granadensis*.

INTRODUCCIÓN

Drimys granadensis es la especie más ampliamente distribuida de las siete que conforman el género (entre el sur de México y norte de Perú en bosques montanos, de 1.500-3.500 m de altitud; cf. Marquinez, 2008). *Drimys* J.R. Forst y G. Forst., *Pseudowintera* Dandy, *Takhtajania* (Capuron) Leroy y Baranova, *Tasmannia* DC y *Zygogynum* Baill. (Vink, 1993) conforman la familia Winteraceae, considerada 'primitiva' en los sistemas tradicionales de clasificación (Cronquist, 1981; Takhtajan 1991) e incluida en el clado eumagnoliales en APG II (Angiosperm Phylogeny Group II, 2003).

El estudio de la biología reproductiva de angiospermas consideradas 'primitivas' por Bernhardt y Thien, 1987, (Magnoliidae), Endress, 1990, (Magnoliidae), Gottsberger, 1988, (Magnoliidae, principalmente Annonaceae y Winteraceae), o Thien *et ál.*, 2000, (angiospermas basales sensu APG, 1998) se ha centrado en el estudio de algunos caracteres de los sistemas reproductivos e identificación de polinizadores con el fin de tratar de inferir los posibles estados de carácter presentes en las primeras plantas con flores; así por ejemplo, Bernhardt y Thien, 1987, consideran que las 'protoangiospermas' podrían haber presentado mecanismos de autoincompatibilidad gametofítica, ser protóginas, bisexuales y con una polinización entomófila generalista, es decir, por un gran número de especies (en oposición a polinización especializada, cf. Weberling 2007); por otra parte, Gottsberger (Gottsberger, 1977; Gottsberger, 1988) señala que las primeras angiospermas, en la mayoría de sus caracteres y sus estrategias de vida, pudieron haber sido similares a las Winteraceae actuales al ser plantas pioneras con una estrategia oportunista en su historia de vida, sistemas de propagación vegetativa, polinización generalista (por insectos lamedores y masticadores) y sin mecanismos de autoincompatibilidad. Finalmente, Thien *et ál.*, 2000, señalan como caracteres frecuentes en las angiospermas basales sensu APG, 1998, las flores bisexuales, protóginas, fragantes, con termogénesis y con polinización por coleópteros o dípteros.

En Winteraceae se han estudiado aspectos de la biología reproductiva de *Tasmannia piperita*, *Zygogynum* spp. (Thien, 1980; Thien, 1982; Thien *et ál.*, 1985; Pellmyr *et ál.* 1990), *Drimys brasiliensis* (Gottsberger *et ál.*, 1980), *D. confertifolia* (Anderson *et ál.*, 2001), *Z. stipitatum* (Carlquist, 1982; Thien *et ál.*, 1990), *Pseudowintera axillaris* (Sage y Sampson, 2003) y *P. colorata* (Godley y Smith, 1981; Wells y Lloyd, 1991; Lloyd y Wells, 1992; Tabla 1). En general, las Winteraceae presentan protoginia absoluta o parcial y al menos cinco mecanismos reproductivos diferentes para evitar la autopolinización (Tabla 1): (1) auto-compatibilidad total en *D. confertifolia* (Anderson *et ál.*, 2001), especie anemófila endémica del archipiélago de Juan Fernández (Chile); (2) autocompatibilidad parcial en *D. brasiliensis* (Gottsberger *et ál.*, 1980; no existe autoincompatibilidad total, pero la producción de frutos es más alta cuando la fecundación es cruzada, adicionalmente, la fase hermafrodita

Especies	Recursos para polinizadores								Duración de las fases fenológicas				Referencias bibliográficas	
	Polen	Aroma	Food-bodies	Exudados estigmáticos	Néctar en conectivo de estambres	néctar en base de pétalos	Cámara floral	Cierre floral nocturno	Mecanismos para evitar autopolinización ^a	Masculina	Hermafrodita	Femenina		Total
<i>P. axillaris</i>	+	?	?	+	?	?	-	-	3	?	?	?	?	7,8
<i>P. colorata</i>	+	+	?	+	?	?	-	-	3	3-4	1	3-7	7-13	2,5,13
<i>Z. bicolor</i>	+	+	+	-	-	-	-	+	4	1	0	<1	<2	4,6,11,12
<i>Z. stipitatum</i>	+	+	+	?	?	?	+	+	4	1	0	<1	<2	4,6,9,11,12
<i>Z. Pomiferum</i>	?	+	+	-	-	-	-	+	4	1	0	<1	<2	4,6,9,11,12
<i>Z. baillonii</i>	+	+	+	?	-	-	-	+	4	1	0	<1	<2	4,6,9,11,12
<i>Z. crassifolium</i>	+	?	?	-	-	-	-	+	4	1.5	0	2.5	4	4,6,9
<i>Z. pauciflorum</i>	+	?	+	-	-	-	-	+	4	1.5	0	2.5	4	4,6,9,12
<i>D. Brasiliensis^b</i>	+	+	?	+	+	-	-	+	2	2-3	1-5	3	6-11	3
<i>D. granadensis^b</i>	+	+	?	+	+	-	-	+	?	4.5-6	1-5	4.5-5	10-16	Esta investigación
<i>D. confertifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	?	?	?	?	1
<i>T. piperita</i>	?	+	-	+	-	-	-	-	5	^c	0	^c	10-12	9,10

Tabla 1. Biología reproductiva en Winteraceae; a explicación de mecanismos en el texto, b en la duración de las fases fenológicas de estas especies el primer número indica el tiempo promedio cuando se permite la polinización y el segundo número el tiempo promedio cuando se impide el acceso de los polinizadores mediante embolsado de flores, c plantas dioicas, la antesis dura 10 - 12 días tanto en las flores masculinas como en las femeninas. Números de referencia bibliográfica en cada especie corresponden a los indicados en la bibliografía.

puede prolongarse si la polinización no se presenta); (3) autoincompatibilidad en ovario o nucela en *D. winteri*, *P. axillaris* y *P. colorata* (Lloyd y Wells, 1992; Sage *et al.*, 1998; Sage y Sampson, 2003; la fase hermafrodita dura un día y no se prolonga en ausencia de polinización); (4) protoginia absoluta con síndrome de estado estable (*Steady state syndrome*: las flores de un árbol tienen fases fenológicas sincrónicas o solo una flor en antesis; Bernhardt y Thien; 1987) en *Zygogynum baillonii*, *Z. bicolor*, *Z. crassifolium*, *Z. pauciflorum* y *Z. stipitatum*; y (5) Plantas dióicas en el género *Tasmannia* (Smith, 1943; Vink, 1970). Gottsberger *et al.*, 1980, determinaron que *Drimys brasiliensis* presenta polinización generalista, la cual involucra coleópteros, dípteros y tisanópteros, los cuales obtienen como recompensa polen y exudados de los estigmas y de las glándulas de los estambres. Thien, 1980, registró a coleópteros, dípteros e himenópteros como visitantes florales en *D. granadensis* (en Chiapas, México) e indicó la necesidad de un estudio más profundo en los *Drimys* del Nuevo Mundo para detectar polinizadores importantes. El propósito de esta investigación fue estudiar algunos aspectos de la biología reproductiva de *D. granadensis*, en particular, determinar su fenología floral y los recursos que ofrece la flor, así como identificar sus visitantes florales y posibles polinizadores; los resultados son analizados en el contexto de sus posibles implicaciones en la biología reproductiva del género y la familia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudió una población de *Drimys granadensis* situada en Altos de Yerbabuena, cerros orientales de la Sabana de Bogotá (4°52'40"N, 74°00'04"O; 2.808 msnm; Cundina-

marca, Colombia). Se seleccionaron 12 árboles con flores en preantesis; en cada árbol se seleccionaron nueve inflorescencias y en cada inflorescencia se marcaron tres flores (unidad experimental); dos de ellas se dejaron expuestas y la tercera se embolsó con mallas de poro de 0,3 x 0,3 mm para excluir a los polinizadores y determinar el efecto de su ausencia en la duración de las fases fenológicas.

Se tomaron diariamente los datos de fenología floral para cada una de las flores desde el 12 de septiembre hasta el 5 de octubre de 2005. Se distinguieron las siguientes fases: preantesis (caliptra verde cerrada, pétalos aún no visibles), inicio de antesis (caliptra parcialmente abierta, pétalos visibles pero no extendidos); apertura de pétalos (pétalos semi-cerrados que no permiten ver los órganos reproductivos); fase femenina (flor abierta con estigmas verdes y exudado transparente en la superficie, estambres no elongados, o elongados pero con anteras indehiscentes); fase hermafrodita (flores con estigmas verdes con exudado en la superficie, estambres elongados, anteras dehiscentes de color amarillo fuerte y pétalos extendidos); fase masculina (estigmas verdes con superficie seca y oscura, anteras dehiscentes y polen abundante o tardíamente con polen escaso y pétalos en inicio de senescencia); y senescencia (ovarios rojizos, superficie estigmática seca, anteras secas y sin polen, pétalos senescentes o caídos). Para la determinación de la presencia y localización de aceites volátiles, flores en diferentes fases florales fueron sumergidas en una solución de rojo neutro 0,01% (Dafni, 1992) por un minuto, luego se lavaron con agua destilada y se fotografiaron (Fig. 1).

Como los datos de duración en días de las fases fenológicas no cumplieron con los requisitos de normalidad, se realizó una prueba no paramétrica de Mann-Whitney para comparar la duración de las fases florales femenina, hermafrodita y masculina entre las flores embolsadas y las flores no embolsadas.

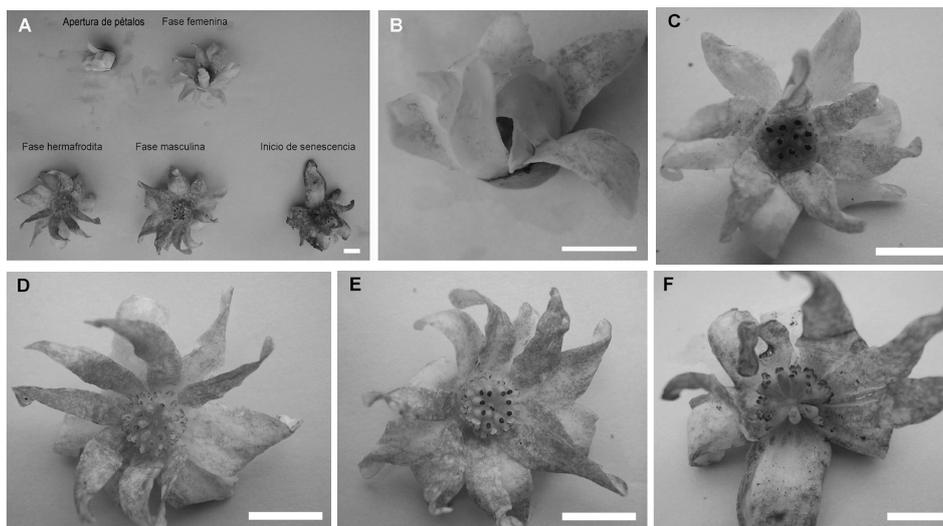


Figura 1. Prueba de rojo neutro para detección de aceites volátiles en flores de *D. granadensis*. A. En todas las fases fenológicas, B. inicio de antesis, C. fase femenina, D. fase hermafrodita, E. fase masculina, F. senescencia. Escalas = 1 cm. Imágenes a color en la versión electrónica del artículo.

Con el objetivo de poner a prueba la hipótesis de Lloyd y Wells, 1992, que señala que las condiciones ambientales pueden afectar la duración de la antesis, se registraron las condiciones ambientales diarias (lluviosas, nubladas o soleadas), cada 15 minutos entre las 8 a.m. y 5 p.m., desde el 12 de septiembre hasta el 5 de octubre. Las flores marcadas (no embolsadas) el 12 de septiembre, iniciaron la fase femenina de manera asincrónica, de tal manera que pudieron ser agrupadas de acuerdo con las condiciones ambientales predominantes durante su desarrollo así:

Flores en antesis durante la época lluviosa. Aquellas que comenzaron la fase femenina entre el 14 y 16 de septiembre y en promedio estuvieron sometidas a un 31,8% de condiciones meteorológicas soleadas, 39,5% de condiciones nubladas y 28,7% de condiciones lluviosas.

Flores en antesis durante la época intermedia. Aquellas que comenzaron la fase femenina entre el 17 y el 21 de septiembre; estuvieron en promedio sometidas a un 41,6% de condiciones soleadas, 43,8% de condiciones nubladas y 14,6% de lluvias.

Flores en antesis durante la época seca. Aquellas que comenzaron la fase femenina luego de 22 de septiembre; estuvieron sometidas a un 61,6% de condiciones soleadas, 25,5% de condiciones nubladas y solamente un 13% de condiciones de lluvia.

Como los datos de duración en días de las fases fenológicas no cumplieron con los requisitos de normalidad, se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para determinar el posible efecto de las condiciones ambientales predominantes (época lluviosa, intermedia y seca) sobre la duración de las fases fenológicas florales (femenina, hermafrodita y masculina) en *D. granadensis*.

Simultáneamente se hicieron observaciones y capturas de los insectos asociados a las flores e inflorescencias de *D. granadensis*, teniendo en cuenta el tiempo de visita, el recurso utilizado (exudado estigmático, polen, néctar del conectivo) y el lugar de captura (sobre la inflorescencia, esto es, volando alrededor de las flores o posado sobre pedúnculos o pedicelos; o sobre la flor, teniendo en cuenta en este caso la fase fenológica de la misma). Las capturas se realizaron con red entomológica o manualmente en viales Eppendorf de 2 mL y se adicionó etanol al 70%.

En laboratorio se determinaron taxonómicamente los insectos capturados, se etiquetaron y depositaron en la colección del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (MHN-ICN-Dip., MHN-ICN-Co., MHN-ICN-Hym, MHN-ICN-Pso., MHN-ICN-Neu. Y MHN-ICN-Thy.). Los tubos fueron centrifugados al vacío para desecar el alcohol y luego se retiró el polen presente en el fondo del tubo con gelatina-fucsina (Dafni, 1992); se fijó la gelatina sobre una lámina al calor y se colocó el cubreobjeto; la carga de polen se contó, identificó y fotografió. Para la identificación taxonómica de los insectos se consultó a Mc-Alpine *et ál.*, 1985, Borrór, 1992 y Marvaldi y Lantei, 2005. Dentro de los insectos visitantes, siguiendo criterios de eficiencia (abundancia, capacidad de transporte de polen, cf. Nuñez y Rojas, 2008), se consideraron posibles especies polinizadoras aquellas que presentaron carga > 10 granos de polen de *D. granadensis* por individuo y con una abundancia mayor al 2% respecto al total de insectos observados.

RESULTADOS

PRUEBA DE ROJO NEUTRO PARA ACEITES VOLÁTILES

La coloración obtenida en la prueba de rojo neutro y la cantidad de exudados en el estigma y en el conectivo se presentan en forma cualitativa. En la fase de apertura de pétalos se presentó una coloración tenue principalmente sobre la haz de los pétalos externos (Fig. 1A, 1B). En la flor en fase femenina la coloración se intensificó sobre la superficie adaxial de los pétalos más internos, los estigmas se colorearon también debido a la alta producción de exudados estigmáticos (Fig. 1C). En la flor en fase hermafrodita la coloración de los pétalos aumentó y los estambres también se colorearon, especialmente en el conectivo donde las células oleíferas idioblásticas producen exudados (Marquínez *et ál.*, 2008) y a lo largo de la línea de dehiscencia de las anteras; también se coloró el propio polen, la tinción de los estigmas fue menos intensa porque la producción de exudados estigmáticos disminuyó (Fig. 1D). En fase masculina la coloración de los pétalos se mantuvo igual y en los estambres disminuyó; aunque ya no se presentaron exudados estigmáticos, los estigmas se colorearon de rojo intenso (Fig. 1E), pero esta vez por efecto de la senescencia del tejido, pues como señala Dafni, 1992, los aceites volátiles están presentes en muchos tejidos y el rojo neutro tiñe las epidermis cortadas, magulladas o dañadas; por esta misma razón, al final de la fase masculina en las flores se observa una coloración intensa de las paredes senescentes en las anteras, estigmas y pétalos.

FENOLOGÍA FLORAL

La antesis de flores de *D. granadensis* sin embolsar duró 11 días; cuando las flores fueron embolsadas se prolongó a 16 días. La prueba no paramétrica de Mann-Whitney señala un incremento altamente significativo ($P > 0,01\%$) en la duración de la fase hermafrodita, de uno a cinco días, por efecto del embolsado (exclusión de polinizadores; Fig. 2A). La duración total de las fases fenológicas femenina, hermafrodita y masculina de las flores que sufrieron antesis durante la época seca fue más corta (9,5 días) respecto de las flores en antesis durante la época intermedia (11,5 días) o lluviosa (12,5 días; Fig. 2B); la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis encontró diferencias altamente

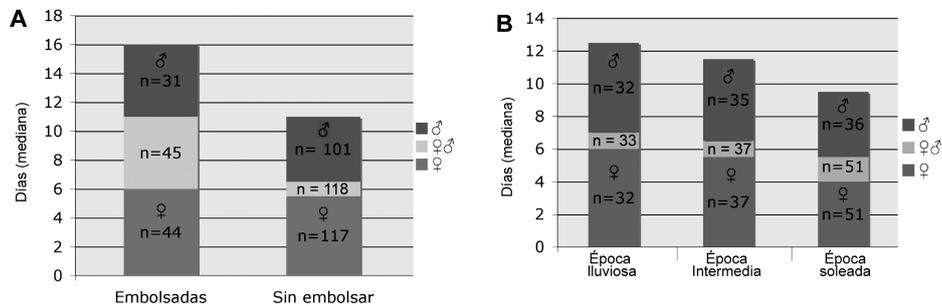


Figura 2. Duración de las fases fenológicas de la flor de *D. granadensis*. A. en flores embolsadas y no embolsadas, existe diferencia significativa en la duración de la fase hermafrodita; B. bajo condiciones ambientales diferentes; se presentaron diferencias significativas en la fase femenina de las flores que entraron en antesis en época lluviosa o intermedia respecto de aquellas que lo hicieron en época soleada. n = tamaño de la muestra.

significativas en la duración de la fase femenina floral ($P > 0,01\%$) para la época seca respecto de las épocas lluviosa e intermedia.

VISITANTES FLORALES

Se observaron 140 especímenes de insectos (117 colectados), asignados a 28 morfoespecies correspondientes a seis ordenes y 21 familias (Tabla 2); de éstos, 37 fueron coleópteros (26,4%; Fig. 3A-C), 91 dípteros (65%; Fig. 3D-H) y 8 himenópteros (5,7%; Fig. 3I). Por su frecuencia y cargas de polen (Tabla 2) se determinaron como posibles polinizadores a *Magdalis* sp. y *Anthonomus* sp. (Curculionidae, Coleoptera; Fig. 3B, 3C), dos especies de Chrysomelidae (Coleoptera, Fig. 3A), una especie del género *Dilophus* (Bibionidae, Diptera; Fig. 3D, 3E) y una especie del género *Empis* (Empididae, Diptera), el resto de insectos fueron poco frecuentes y/o presentaron cargas de polen bajas. Las cargas de polen presentes en los insectos capturados corresponden en un 98,3 % a *Drimys granadensis* (Tabla 2); con menor frecuencia (1,7%) se encontró otros polen asignable a *Fraxinus sinensis*

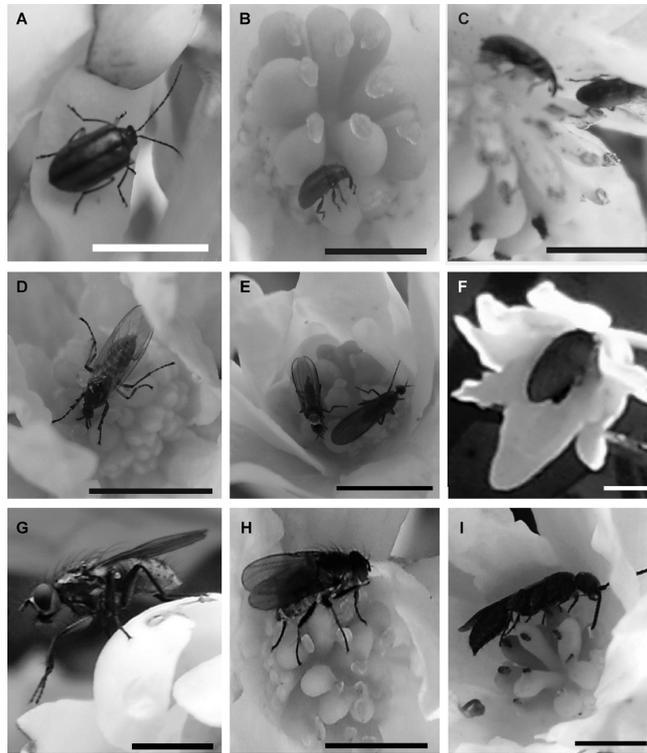


Figura 3. Visitantes florales y polinizadores de *Drimys granadensis*. A. Chrysomelidae sp1. sobre flor en fase femenina; B. Curculionidae (*Magdalis* sp.) libando en el estigma de una flor en fase femenina; C. Curculionidae (*Anthonomus* sp.) sobre los estambres de una flor en fase masculina; D. Bibionidae (*Dilophus* sp.) libando en el estigma de una flor en fase femenina; E. Pareja de *Dilophus* sp. sobre flor en fase femenina; F. Bibionidae (*Rynchosiara* sp.) sobre flor en fase femenina; G. Muscidae sobre flor en fase femenina; H. Agromyzidae libando en los estigmas de una flor en fase femenina; I. Hymenoptera (Mymaridae) sobre una flor en fase hermafrodita. Escalas = 1 cm. Imágenes a color en la versión electrónica del artículo.

Identificación taxonómica		Número de especímenes observados	Número de especímenes colectados	Carga de polen promedio (granos de polen / espécimen)	
Orden	Familia, Género			<i>Drimys granadensis</i>	Otros
Coleóptera	Curculionidae <i>Magdalis</i> sp.	5	5	467.4 *	6.8
	Curculionidae <i>Anthonomus</i> sp.	16	11	214.5 *	3.1
	Chrysomelidae (<i>Epitrix</i> sp.) sp. 1	4	4	269.2 *	1.25
	Chrysomelidae sp. 2	4	4	91.25 *	10
	Cantharidae sp. 1	3	3	1.33	0
	Cantharidae sp. 2	4	4	1.75	0.75
	Carabidae	1	1	3	1
Diptera	Bibionidae <i>Dilophus</i> sp.	12	11	68.18 *	1.3
	Bibionidae <i>Rynchosiara</i> sp.	1	1	0	1
	Chironomidae spp.	26	26	2.3	1.53
	Empidiidae <i>Empis</i> sp.	5	4	38.75 *	2
	Empididae <i>Porphyrochroa</i> sp. (posible nueva especie)	7	2	0.5	1
	Dolichopodidae <i>Hidrophorus</i> sp.	6	5	1.4	1
	Dolichopodidae <i>Neoparentia</i> sp.	3	3	2.3	3
	Sciaridae (<i>Zygoneura</i> sp.) sp. 1	10	5	0.37	0.5
	Sciaridae sp. 2	13	12	0.36	1.09
	Phoridae	1	1	0	0
	Agromyzidae	3	3	0	2.3
	Ceicidomidae	1	1	0	0
	Muscidae	1			
	Canaceidae cf.	1	1	0	2
	Tipulidae	1			
Hymenoptera	Braconidae cf.	3	2	1	1
	Mymaridae	1	1	0	1
	Platygastridae	3	3	0.3	2
	Tiphidae	1			
Psocoptera	Lacheselidae	1	1	1	1
Neuroptera	Hemerobidae	1	1	7	1
Thysanoptera	Thripidae	2	2	0	0.5

Tabla 2. Insectos asociados a flores e inflorescencias de *Drimys granadensis* en Altos de Yerbabuena, entre el 12 de septiembre y 5 de octubre de 2005. * = Polinizadores.

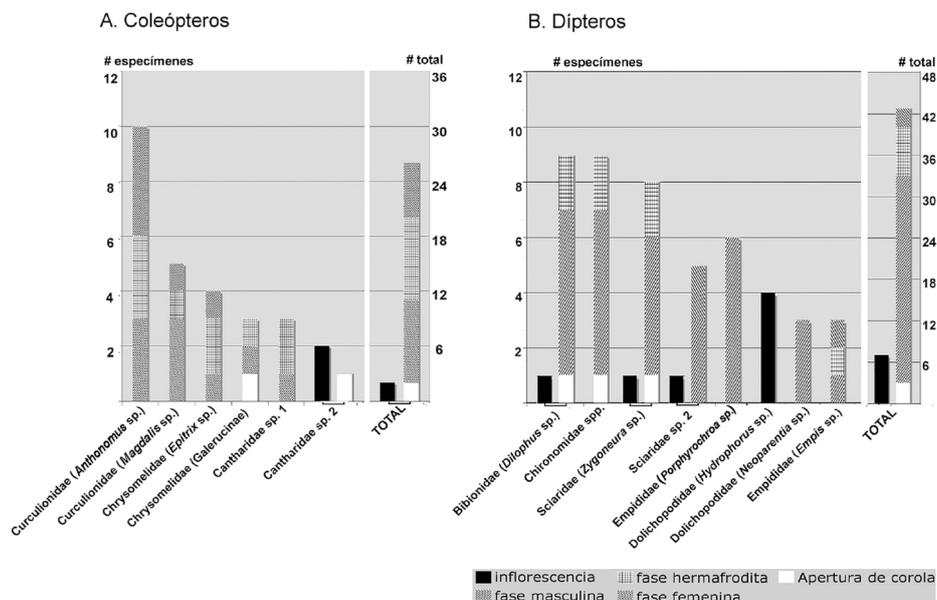


Figura 4. Abundancia de insectos encontrados en inflorescencias y flores de *D. granadensis*. Flores según fase fenológica; se incluyen las morfoespecies con más de tres individuos colectados.

(urapán), *Myrica* sp., *Myrsine* sp., a las familias Asteraceae, Poaceae y Mimosaceae y a una conífera (*Pinus* sp. o *Cupressus* sp.). La figura 4 muestra la abundancia de coleópteros y dípteros observados en las inflorescencias o sobre flores de *D. granadensis*. Los dípteros fueron más frecuentes sobre flores en fase femenina, seguido de flores en fase hermafrodita (Fig. 4B) y se observaron libando los exudados estigmáticos y del conectivo de los estambres; los coleópteros fueron observados con similar frecuencia en todas las fases fenológicas (Fig. 4A), libando exudados y/o consumiendo polen.

DISCUSIÓN

FENOLOGÍA FLORAL

En las especies de los géneros *Drimys*, *Tasmannia*, *Pseudowintera* (Tabla 1, Gottsberger *et al.*, 1980; Thien, 1980; Thien *et al.*, 1985; Pellmyr *et al.*, 1990; esta investigación) y posiblemente algunas especies de *Zygogynum* s.l. (= *Bubbia*; Thien, 1980) la antesis presenta una duración mayor a seis días. En *Z. crassifolium* y *Z. pauciflorum* la antesis dura cuatro a cinco días (Thien, 1980); En *Z. baillonii*, *Z. bicolor*, *Z. pomiferum* y *Z. stipitatum* (especies que hacen parte de un clado monofilético al interior de *Zygogynum*; cf. Marquínez, 2008) la antesis dura apenas dos días.

En *Drimys brasiliensis* (Gottsberger *et al.*, 1980; cf. Tabla 1) y *D. granadensis* (Fig. 2A) la duración de la antesis aumenta al prolongarse la fase hermafrodita cuando se impide el acceso (por embolsamiento) de los polinizadores; adicionalmente, la duración de las antesis, y particularmente de la fase femenina, se ve significativamente acortada en *D. granadensis* cuando se presentan días soleados en relación con temporadas más

nubladas o lluviosas (Fig. 2B); esto coincide con las observaciones de Wells y Lloyd, 1991, quienes encontraron que incrementos en la temperatura aumentan la actividad de los polinizadores, lo cual ocasiona un acortamiento de la duración de la fase floral femenina, sin afectar la duración de la fase masculina en *Pseudowintera colorata*.

VISITANTES FLORALES

Las flores de *Drimys granadensis* fueron visitadas por 28 morfoespecies de insectos, correspondientes a seis órdenes (Tabla 2); en *D. brasiliensis*, Gottsberger *et ál.*, 1980, reportan 31 morfoespecies asignadas a siete órdenes y en *Tasmannia piperita* var. *polymera*, Thien, 1980, da a conocer 26 morfoespecies comprendidas en cuatro órdenes. No obstante la amplia gama de visitantes en *D. granadensis*, los posibles polinizadores pertenecen a dos órdenes: Coleoptera y Diptera. En general, los coleópteros visitaron flores en todas las fases fenológicas (Fig. 4A), buscando en ellas exudados, pero también polen; del cual presentaron cargas mucho mayores (Tabla 2); coincidiendo con estos resultados, Gottsberger *et ál.*, 1980, señala que los curculiónidos fueron los únicos visitantes observados buscando regularmente polen y exudados estigmáticos en la misma flor. Los curculiónidos son polinizadores de *Drimys brasiliensis* (Gottsberger *et ál.*, 1980), *Tasmannia piperita* (Thien, 1980), *Zygogynum* spp. (Pellmyr *et ál.*, 1990) y probablemente *D. winteri* (Kuschell, 1990); en *Drimys granadensis* encontramos dos especies de posibles polinizadores entre los curculionidos: *Magdalis* sp. y *Anthonomus* sp. Cuadrado, 2002, reporta a *Anthonomus grandis* como polínivoro, al encontrar en su tracto digestivo polen de 16 especies correspondientes a cinco familias de plantas.

Los crisomélidos y cantáridos, considerados respectivamente polinizadores y visitantes de *D. granadensis*, también han sido observados en *D. brasiliensis* (Gottsberger *et ál.*, 1980) y *Tasmannia piperita* (Thien, 1980). En *D. granadensis* se presentaron 15 morfoespecies correspondientes a 12 familias de dípteros visitantes florales, en tanto que para *D. brasiliensis*, Gottsberger *et ál.*, 1980, registraron únicamente siete morfoespecies de cinco familias; especies de las familias Bibionidae y Sciaridae se presentaron en las dos investigaciones. En *D. granadensis* los dípteros considerados polinizadores, por su abundancia y cargas polínica correspondieron a *Dilophus* sp. y *Empis* sp. (familia Bibionidae y Empididae, respectivamente; Tabla 2) en tanto que *Tasmannia piperita* se asoció a las familias Drosophilidae, Lauxaniidae, Muscidae, y Sciaridae (Thien, 1980). *Dilophus espeletiae* ha sido reportado como uno de los visitantes florales más importantes de *Espeletia grandiflora* en el páramo de Chingaza (Colombia) por su gran actividad, abundancia y frecuencia (Amat y Vargas, 1991).

En *Drimys*, *Tasmannia* y *Pseudowintera* se presenta una amplia gama de visitantes florales y la polinización es llevada a cabo por especies de coleópteros, dípteros (Gottsberger *et ál.*, 1980; Thien, 1980; Lloyd y Wells 1992) y eventualmente tisanópteros (Norton, 1984; en *P. axillaris*). En *Zygogynum* la polinización es más especializada, realizada por polillas del género *Sabatinca* en *Z. baillonii*, *Z. bicolor* y *Z. viillardii* (Thien, 1980; Thien *et ál.*, 1985; Pellmyr *et ál.*, 1990); *Palontus exospermii* (Curculionidae, Coleoptera) en *Zygogynum stipitatum* (Thien *et ál.*, 1985) y thrips en *Z. crassifolium*, *Z. pancheri* y *Z. pauciflorum* (Thien, 1980). En Winteraceae, solamente se ha confirmado anemofilia como sistema de polinización primario en *D. confertifolia* (Anderson *et ál.*, 2001); no obstante, Godley y Smith, 1981, y Norton, 1984, indican una posible participación del viento en la polinización de *Pseudowintera colorata* y *P. axillaris*.

En cuanto a las recompensas que ofrecen las Winteraceae a visitantes florales y polinizadores, en *Tasmannia* y *Drimys* se presentan aromas producidos por aceites volátiles (test de rojo neutro positivo), sin embargo, su olor no es evidente en *D. granadensis*, o se describe como un olor suave en *D. brasiliensis* (Gottsberger *et ál.*, 1980), a diferencia de los fuertes aromas reportados para *Zygogynum* s.l. (Pellmyr, 1990; debidos a ésteres saturados y sus alcoholes correspondientes, monoterpenos y/o linalol). En *Drimys*, *Pseudowintera* y *Tasmannia* se presentan como recompensas el polen y los exudados en el estigma, el conectivo y/o la base de los pétalos, los cuales se asocian a una polinización entomófila generalista (Vink, 1993; Frame, 1996). En *Zygogynum* s.l. no hay exudados; en cambio se presentan *food-bodies*, que son células con gránulos de almidón en la base de los pétalos, que cumplen con una doble función: 1) la hidrólisis da lugar a una rápida toma de agua que determina la apertura y cierre nocturno de las flores y 2) funcionan como recompensa a coleópteros polinizadores.

Drimys granadensis parece presentar una polinización entomófila generalista por varias especies de coleópteros y dípteros, los cuales probablemente varían en el extenso rango de distribución latitudinal y altitudinal de la especie; evidencia de ello es que observaciones preliminares de Thien, 1980; sin datos de cargas de polen; en Chiapas, México, indican que los coleópteros representan menos del 1% de los visitantes florales versus 99% de dípteros e himenópteros, en tanto que en esta investigación los coleópteros representaron un 26,4%. Gottsberger, 1980, observa que para la misma especie, *D. brasiliensis*, los visitantes florales difieren sustancialmente en las poblaciones de la región de Pardinho (estado de São Paulo, Brasil) y aquellas presentes en las montañas de Itaitaia (estado de Rio de Janeiro, Brasil).

El género *Drimys* presenta en la zona tropical una distribución altoandina (1.300 - 3.300 msnm, Marquínez, 2009), restringida a microambientes húmedos a causa de limitaciones fisiológicas (ausencia secundaria de vasos, ceras epicuticulares en el envés foliar; cf. Feild *et ál.*, 2002). De acuerdo con Ehrendorfer *et ál.*, 1979, y Gottsberger, 1988, *Drimys* se presenta generalmente en sitios relativamente aislados, y alterados o en los márgenes de bosques. Probablemente la polinización entomófila generalista encontrada en *Drimys* se deba a que en tales hábitats inestables y distribuidos en forma de mosaico la fauna de insectos resulta variable, lo cual ha impedido la evolución de relaciones estrechas de *Drimys* con polinizadores particulares. (Gottsberger, 1988; Weberling, 2007). La polinización entomófila generalista se ha asociado con frecuencia a estados de carácter de la flor considerados tradicionalmente como 'primitivos', 'generalizados', o plesiomórficos (Weberling, 2007) debido a que muchos de estos estados confluyen en la flor de *Drimys*, dicho autor la considera el modelo idealizado de 'flor primitiva', en un contexto de morfología comparativa clásica. Esta propuesta pierde sentido a la luz del conocimiento sistemático actual porque la familia Winteraceae se encuentra anidada dentro de los magnólidos y alejada de las angiospermas de divergencia temprana (Amborellaceae, Nymphaeales, Hydatellaceae; APG II, 2003, Soltis *et ál.*, 2008; Sokoloff *et ál.*, 2008); pero además porque varios de los caracteres de *Drimys*, considerados plesiomórficos por Weberling, 2007, resultan apomórficos de acuerdo con Marquínez, 2009 (por ej. el ovario apocárpico en *Drimys*, *Pseudowintera*, *Tasmannia* y algunas especies de *Zygogynum* y el ovario ascidiado en *Drimys*, *Pseudowintera* y *Zygogynum*). La inferencia de los posibles estados de carácter presentes en las angiospermas ancestrales debe

realizarse sobre la base del estudio de estos mismos caracteres en las filogenias de las angiospermas basales actuales (cf. Endress y Doyle, 2009).

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto para el Desarrollo de la Ciencias y la Tecnología “Francisco José de Caldas”, COLCIENCIAS por el soporte académico y financiero con el préstamo-beca del “Programa de apoyo a doctorados nacionales 2004” (2004-2007) y a la Universidad Nacional de Colombia por la contrapartida aportada para este mismo programa y por la comisión de estudios 2005-2007, todo lo anterior permitió el desarrollo de la tesis doctoral de XM, parte de cuyos resultados se incluyen en este artículo; a José Albertino Rafael y Eduardo Amat del Instituto Nacional de pesquisas da Amazonia (INPA), por la determinación de ejemplares de díptera; a Germán Amat por la determinación de ejemplares de Coleoptera; a Favio González por la Dirección de Tesis Doctoral y a dos evaluadores anónimos por la revisión del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- AMAT G, VARGAS O. Caracterización de microhabitats de la artropofauna en páramos del Parque Nacional Natural Chingaza, Cundinamarca, Colombia. *Caldasia* 1991;16: 539-550.
- ANDERSON GJ, BERNARDELLO G, STUESSY TF, CRAWFORD DJ. Breeding system and pollination of selected plants endemic to Juan Fernandez Islands. *Amer J Bot.* 2001;88:220-233.
- APG. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann Missouri Bot Gard.* 1998;85:531-553.
- APG II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Bot J Linn Soc.* 2003;141:399-436.
- BERNHARDT P, THIEN LB. Self-isolation and insect pollination in the primitive angiosperms: new evaluation of older hypotheses. *Plant Syst Evol.* 1987;156:159-176.
- BORROR DJ. An introduction to the study of insects. Orlando: Saunders College Publishers; 1992.
- CARLQUIST S. *Exospermum stipitatum* (Winteraceae): Observations of the wood, leaves, flowers, pollen and fruit. *Aliso.* 1982;10:277-289.
- CRONQUIST A. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York. Columbia Univ. Press; 1981.
- CUADRADO GA. *Anthonomus grandis* Boheman (Coleoptera: Curculionidae) en la zona central y sur oeste de Misiones, Argentina: Polen como fuente alimenticia y su relación con el estado fisiológico en insectos adultos. *Neotrop Entomol.* 2002;31:121-132.
- DAFNI A. Pollination ecology: A practical approach. Oxford. Oxford University Press; 1992.
- EHRENDORFER F, GOTTSBERGER IS, GOTTSBERGER G. Variation on the population, racial, and species level in the primitive relic angiosperm genus *Drimys* (Winteraceae) in South America. *Pl Syst Evol.* 1979;132:53-83.

-
- ENDRESS PK. Evolution of reproductive structures and functions in primitive angiosperms (Magnoliidae). Mem NY Bot Gard. 1990;55:5-34.
- ENDRESS PK, DOYLE JA. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. Amer J Bot. 2009;96:22-66.
- FRAME D. Carpel development in *Tasmannia insipida* (Winteraceae). Int J Plant Sci. 1996;157:698-702.
- GODLEY EJ, SMITH DH. Breeding systems in New Zealand plants 5. *Pseudowintera colorata* (Winteraceae). New Zealand J Bot. 1981;19:151-156.
- GOTTSBERGER G. Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. Pl Syst Evol. 1977;1:211-226.
- GOTTSBERGER G. The reproductive biology of primitive angiosperms. Taxon. 1988;37:630-643.
- GOTTSBERGER G, GOTTSBERGER IS, EHRENDORFER F. Reproductive biology in the primitive relic angiosperm *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). Pl Syst Evol. 1980;135:11-39.
- KUSCHELL G. Some weevils from Winteraceae and other hosts from New Caledonia. Tulane Studies in Zoology and Botany. 1990;27:29-47.
- LLOYD DG, WELLS MS. Reproductive biology of a primitive angiosperm, *Pseudowintera colorata* (Winteraceae), and the evolution of pollination system in the Anthophyta. Plant Syst. Evol. 1992;181:77-95.
- MARVALDI AE, LANTEI AA. Clave de taxones superiores de gorgojos sudamericanos basada en caracteres de adultos (Coleoptera, Curculionidae). Rev Chil Hist Nat. 2005;78:65-87.
- MC-ALPINE JF, PETERSON BV, SHEWELL GE, TESKEY HJ, VOCKROTH JR, WOOD DM. Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. Ottawa and Ontario: Biosystematic Research Institute, Monograph N.º 27; 1985.
- MARQUÍNEZ X. Filogenia y biogeografía del género *Drimys* (Winteraceae) [Tesis de Doctorado]. Bogotá, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia; 2009.
- NORTON SA. Thrips pollination in the lowland forest of New Zealand. New Zealand J Ecol. 1984;7:157-164.
- NUÑEZ LA, ROJAS R. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los andes colombianos. Caldasia. 2008;30:101-125.
- PELLMYR O, THIEN LB, BERGSTROM G, GROTH I. Pollination of New Caledonian Winteraceae: opportunistic shifts or parallel radiation with their pollinators? Plant Syst Evol. 1990;173: 143-157.
- SAGE TL, SAMPSON FB, BAYLISS P, GORDON MG, HEIJ EG. Self-sterility in Winteraceae. En: S.J. Owens & P.J. Rudall (Editors) Reproductive Biology, Royal Botanic Garden, Kew; 1998. p. 317-328.
- SAGE TL, SAMPSON FB. Evidence for ovarian self-incompatibility as a cause of self-sterility in the relictual woody angiosperms, *Pseudowintera axillaris* (Winteraceae). Ann Bot. 2003;91:803-816.
- SMITH AC. Taxonomic notes on the old world species of Winteraceae. J Arnold Arbor. 1943;24:119-164.
- SOKOLOFF D, REMIZOWA MV, MACFARLANE T, RUDALL P. Classification of the early-divergent angiosperm family Hydatellaceae: one genus instead of two, four new species and sexual dimorphism in dioecious taxa. Taxon. 2008;57:179-200.

SOLTIS DE, BELL CH-D, KIM S, SOLTIS PS. Origin and early evolution of angiosperms. *Ann NY Acad Sci.* 2008;1133:3-25.

TAKHTAJAN AL. Evolutionary trends in flowering plants. New York, Columbia University Press; 1991.

THIEN LB. Patterns of pollination in the primitive angiosperms. *Biotropica.* 1980;12:1-13.

THIEN LB. 1982. Fly pollination in *Drimys* (Winteraceae), a primitive angiosperm. En: Grassitt JL, Junk W, editors. *Monographiae Biologicae*, Vol. 42, The Hague. 1982 p. 529-533.

THIEN LB, AZUMA H, KAWANO S. New perspectives on the pollination biology of basal angiosperms. *Int J Plant Sci.* 2000;161(6):S225-S235.

THIEN LB, BERNHARDT P, GIBBS GW, PELLMYR O, BERGSTROM G, GROTH I, MC-PHERSON G. The pollination of *Zygogynum* (Winteraceae) by a moth, *Sabatinca* (Micropterigidae): An ancient association? *Science.* 1985;227:540-543.

THIEN LB, PELLMYR O, YATSU LY, BERGSTROM G, MC-PHERSON G. Polysaccharide food-bodies as pollinators in *Exospermum stipitatum* and other Winteraceae. *Bull Mus Nat Hist Nat.* 1990;2:191-197.

VINK W. The Winteraceae of the Old World I. *Pseudowintera* and *Drimys* - Morphology and taxonomy. *Blumea.* 1970;18:226-354.

VINK W. Winteraceae. En; Kubitzki K, Rohwer JG, Bittich V, editors, *The families and genera of vascular plants*, vol. II, Berlin: Springer-Verlag; 1993 p. 630-638.

WEBERLING F. The problem of generalizad flowers: morphological aspects. *Taxon.* 2007;56:707-716.

WELLS MS, LLOYD DG. Dichogamy, gender variation and bet-hedging in *Pseudowintera colorata*. *Evol Ecol.* 1991;5:310-326.