

SISTEMAS DE POLINIZACION EN BOSQUES TROPICALES

Notas de clase Ecología Forestal

M. Claudia Díez G., Profesora Departamento de Ciencias Forestales

La polinización se define como el proceso de transporte de polen desde las anteras de una flor hasta un estigma localizado en la misma flor, en la misma planta o en una planta diferente de la misma especie y que conduce a la fertilización del óvulo para el posterior desarrollo del fruto. Sin embargo, la fertilización cruzada tiene mayor valor adaptativo al promover la mezcla de genes y mayor vigor de la progenie. Por esto, las plantas mediante procesos de selección, han desarrollado mecanismos complejos para asegurar este tipo de cruzamiento (Robacker *et al.* 1988).

Los sistemas de polinización en los bosques tropicales son especialmente eficientes, pues a pesar de que una gran proporción de las especies de plantas de estos ecosistemas poseen individuos muy dispersos en el bosque, y mecanismos de fecundación cruzada obligada por autoincompatibilidad o dioicismo, sus polinizadores son capaces de mover el polen a grandes distancias (Bawa *et al.* 1985).

VECTORES DE POLEN

Polinización por el viento (anemofilia)

La polinización por el viento no es muy común en los bosques húmedos tropicales heterogéneos donde la dispersión del polen por este medio se dificulta, ya que los individuos conoespecíficos de plantas están muy separados (Janzen 1975). Las especies de la familia Rhizophoraceae, propias de los bosques de manglar (Tomlinson *et al.* 1978), así como algunas de las familias Moraceae, Urticaceae y Palmae, entre otras (Kress & Beach 1994) tienen este tipo de polinización. Se ha reportado una mayor frecuencia de este sistema de polinización en árboles de los bosques deciduos y semideciduos (Bawa & Opler 1975).

Las presiones selectivas responsables de la evolución de la anemofilia en algunas especies de los bosques húmedos tropicales siempreverdes no es obvia. La competencia por polinizadores y las restricciones energéticas para la producción de recompensas florales y señales para la atracción de polinizadores, pueden haber ejercido presión de selección en favor de la polinización por el viento. También es posible que la anemofilia haya evolucionado en las familias Moraceae y Palmae bajo diferentes condiciones ambientales y que haya persistido cuando algunas especies migraron hacia los bosques húmedos (Whitehead 1983).

Polinización por animales (zoofilia)

Polinización por insectos: Las interrelaciones entre las plantas con flor y los insectos empezaron a desarrollarse en el período Cretáceo (hace más de 125 millones de años) y cada uno de estos grupos ha tenido un profundo efecto sobre la evolución de las especies del otro (Grimaldi 1999). Las angiospermas más primitivas eran polinizadas por insectos, especialmente por escarabajos. Estas flores primitivas tenían formas aplanadas, con muchos estigmas receptores de polen en el centro. El polen se distribuía a medida que los escarabajos marchaban lentamente cerca de la flor comiendo pétalos y estambres. A partir de estas flores evolucionaron las diversas y complejas formas actuales (Crane *et al.* 1995). En los bosques tropicales actuales existe un amplio rango de insectos polinizadores entre los que se encuentran escarabajos, abejas, avispas, mariposas y varias clases de moscas.

- **Abejas (orden Hymenoptera, familia Apidae):** Las abejas pequeñas generalistas (subfamilias Halictinae, Megachilinae, Meliponinae) polinizan un gran número de plantas (Frankie *et al.* 1983). Por su parte, las abejas medianas a grandes y solitarias (subfamilias Anthophoridae, Euglossinae), actúan como polinizadores específicos de importantes grupos de plantas tropicales. Por ejemplo, las abejas de la subfamilia *Euglossinae* polinizan árboles de *Couratari spp* y *Eschweilera spp* (Lecythidaceae) (Prance *et al.* 1983), así como también algunas especies de orquídeas (Janzen 1971) que tienen adaptaciones morfológicas especiales para este tipo de abejas. Algunas especies de abejas tropicales sociales como *Apis spp*, *Trigona spp* y *Melipona spp* son particularmente eficientes en la recolección de alimento, pues la especialización de tareas les permite el aprovechamiento eficiente de los recursos (Grimaldi 1999). Sin embargo, en algunos casos la efectividad de la polinización puede disminuir cuando se limpian el polen de sus cuerpos dentro de los *pelets*, con lo cual menos polen se transporta de flor en flor (Janzen 1975).

Las abejas son atraídas especialmente por el color y las esencias de las flores, en las cuales encuentran el néctar del que se alimentan. El polen se adhiere a sus cuerpos accidentalmente durante el consumo del néctar o eventualmente ellas también lo cosechan para llevarlo a sus colmenas (Grimaldi 1999).

- **Avispas (orden Hymenoptera, familia Vespidae):** Varias clases de avispas tropicales tienen un papel importante en la polinización generalista (Faegri y van der Pijl 1978). Las avispas que participan en la polinización son del grupo Masarinae. Son avispas solitarias, pequeñas, con probosis grandes, que al igual que las abejas llevan polen y néctar a sus nidos (Grimaldi 1999).

Pero entre las avispas tropicales también existen algunos grupos que tiene relaciones de polinización altamente específicas, como las que se presentan entre las Agaonidae y los *Ficus sp* (Moraceae). Estos son árboles monoicos cuya polinización depende de avispas específicas de la familia Agaonidae, las cuales viven y se reproducen dentro del sícono, la estructura que envuelve tanto a las flores como a los frutos. Las avispas vuelan desde su sícono natal hasta diferentes síconos receptivos, pues no pueden sobrevivir en forma libre más de una semana y dependen de la disponibilidad de nuevas flores pistiladas receptivas (Kjellberg & Maurice 1989).

- **Mariposas (orden Lepidoptera):** Muchas mariposas consumen néctar y polen, aunque en general, no se alimentan exclusivamente en las flores. El néctar que buscan las mariposas es particularmente rico en aminoácidos (Baker 1978) y estos insectos poseen piezas bucales especializadas que insertan en las corolas para sorberlo. Su cuerpo con pelos y escamas permite que se les adhiera el polen. Las mariposas diurnas son atraídas por flores vistosas, tubulares y casi sin olor. Las mariposas nocturnas son muy importantes en la polinización de las especies tropicales y pueden alcanzar grandes distancias de vuelo (Bawa 1992). Entre las mariposas nocturnas existen dos grupos importantes para la polinización: Las Esfingidae que son mariposas grandes, liban el néctar en vuelo y visitan flores con esencias dulces y formas tubulares o en cepillo, y las Noctuididae que son mariposas pequeñas que visitan flores erectas (Bawa & Beach 1983).
- **Escarabajos:** Son más importantes como polinizadores en los bosques tropicales que en los templados. Como se mencionó anteriormente, las primeras relaciones de polinización entomófila se desarrollaron con escarabajos. Estos insectos consumen partes florales y polen, los cuales mastican mientras permanecen en la flor. Parte del polen queda adherido a sus cuerpos y luego lo transfieren a otra flor. No son sensibles a los colores y no consumen néctar, pero sí los atraen las esencias fuertes (Gottsberg 1990). Una característica importante de la flores que visitan los escarabajos es la

termogénesis. El calor puede servir para atraer a estos insectos hacia una flor abierta a través de la volatilización del aroma floral durante la antesis. Esto también ayuda a mantener las tasas metabólicas de los escarabajos visitantes, promoviendo de esta forma la rápida deposición del polen durante el período inicial de la visita, que corresponde al período de máxima receptividad del estigma (Consiglio & Bourne 2001).

Normalmente estos insectos utilizan las flores como sitios para copular, depositar sus huevos, descansar y calentarse. Los escarabajos que más comúnmente realizan polinización son los de las familias Scarabaeidae, Staphylinidae, Chrysomelidae, Nitidulidae y Curculionidae (Consiglio & Bourne 2001, Kuchmeister *et al.* 1999). Se ha detectado polinización por escarabajos en algunas palmas de los géneros *Astrocaryum* (Consiglio & Bourne 2001), *Attalea*, *Bactris*, y *Oenocarpus*, así como en especies de la familia Annonaceae (Kuchmeister *et al.* 1999), Myristicaceae (Armstrong & Irvine 1989), Cyclanthaceae (por ejemplo en *Carludovica palmata*), Araceae (por ejemplo en *Philodendron sellatum*) y Nymphaeaceae (por ejemplo en *Victoria amazonica*) (Gottsberg 1990).

- **Moscas (orden Diptera):** Son importantes en la polinización generalista aunque también se encuentran relaciones específicas como las de las moscas *Sinflide* con la palma de sotobosque *Asterogyne martiana* (Baker *et al.* 1983). Poseen probosis grandes adaptadas para alimentarse de néctar (Grimaldi 1999). Uno de los grupos más importantes en la polinización son las moscas de las familias Syrphidae y Bombyliidae. Las Bombyliidae son moscas hirsutas, muy diversas, vuelan con rapidez y son excelentes para estacionarse en el aire puesto que poseen las venas apicales de las alas adaptadas a movimientos fuertes y rápidos (Grimaldi 1999).

Polinización por aves: A las aves las atraen las formas y los colores de las flores, pero no las esencias. Algunas se alimentan exclusivamente de néctar y otras complementan su dieta con insectos y frutas. Son aves pequeñas, con menos de 20 g de peso, y su comportamiento es sensible a la abundancia de flores (Stiles & Freeman 1993). Las recompensas que ofrecen las plantas se pueden producir todo el año para alimentar a las aves residentes, o durante ciertos períodos para los migratorios (Janzen 1975).

- **Colibríes (familia Trochilidae):** Tienen una distribución amplia en Norte y Sur América. Se alimentan de néctar combinado con otras fuentes de proteína como insectos. Eventualmente consumen polen disuelto en el néctar; por lo general liban en vuelo, revoloteando frente a la flor. Los nectarios de las flores se encuentran en la profundidad de la corola y al tratar de alcanzarlos tocan las anteras con la cabeza, con lo cual el polen queda adherido a su pico y plumas. Para llegar hasta los nectarios poseen picos largos, rectos o curvos, con lenguas largas que se desplazan en el interior de dos tubos por los cuales el ave succione el néctar. Los colibríes tienden a visitar árboles en los estratos bajos, arbustos, y otras plantas del sotobosque como las *Heliconia sp.* Algunas especies son territoriales y defienden su área de alimentación. Otros por el contrario tiene rutas definidas de alimentación en el bosque (Stiles 1975, 81).
- **Pájaros** (superfamilia Passeriformes incluyendo las familias Vireonidae, Sylviidae, Thraupidae, Fringillidae, Orididae, Coerebidae): Son aves de tamaño pequeño. Visitan los árboles y lianas más altos en el dosel del bosque (Toledo 1977).

Polinización por mamíferos: Se trata principalmente de murciélagos y algunos grupos de mamíferos arborícolas que polinizan especies de los bosques del Neotrópico y Paleotrópico.

- **Polinización por murciélagos:** Este tipo de polinización está restringida a los trópicos. Los murciélagos pertenecen al orden Chiroptera que se divide en dos subórdenes: Megachiroptera y Microchiroptera. El primero se distribuye solo en el

Paleotrópico y el último en toda la región tropical. Son polinizadores muy efectivos pues pueden transportar el polen a grandes distancias (Bawa 1992). En el Neotrópico los pequeños Microchiroptera se alimentan solos o en grupo dependiendo de la disponibilidad de néctar. Algunos siguen un patrón de rutas definidas en el bosque. Consumen néctar y polen y los atraen las esencias de las flores. Normalmente se alimentan en vuelo, pero también emplean para aterrizar los pétalos rígidos y carnosos que tienen algunas flores (Estrada & Coates-Estrada 2001). Al alimentarse se manchan el pecho, la cabeza, el abdomen y la parte ventral de las alas con polen, el cual transfieren posteriormente al estigma de otra inflorescencia. Los murciélagos que se alimentan de néctar y polen tienen lenguas largas terminadas en excrecencias similares a filamentos suaves (Gribble & Hay 1993).

La polinización ocurre en el crepúsculo y en la noche. Las plantas que visitan los murciélagos son árboles, lianas y algunas epífitas con inflorescencias o flores individuales que cuelgan con pedúnculos o pedicelos; esto les permite tener un espacio de vuelo libre de ramas y hojas, como ocurre en algunas especies de la familia Caryocaraceae (Gribble & Hay 1993). Igualmente, las flores pueden estar agrupadas cerca de las ramas y en este caso el animal debe posarse sobre la inflorescencia para beber el néctar y comer el polen, como en *Ceiba pentandra*. Los murciélagos también polinizan flores caulinares como las de *Crescentia sp* (Bignoniaceae). Este tipo de polinización es más común en los bosque secos, donde muchas especies de árboles florecen durante la defoliación, lo cual les brinda mayor espacio de vuelo (Janzen 1975).

- **Polinización por mamíferos no voladores:** Los marsupiales arbóreos y los roedores polinizan varias especies en Australia y Sudafrica. Los lemures son polinizadores importantes en Madagascar, donde no hay murciélagos (Bawa, 1992). Los micos polinizan algunas especies de la familia Bombacaceae como *Ceiba pentandra*, *Ochroma pyramidale* y *Quararibea cordata* en los bosques del Amazonas (Janson *et al.* 1981). Muchas de las flores que visitan los monos tienen adaptaciones para la polinización por murciélagos (Steiner 1981).

ABUNDANCIA RELATIVA DE LOS DIFERENTES SISTEMAS DE POLINIZACIÓN

Uno de los pocos estudios de polinización en un número grande de especies de un ecosistema tropical se realizó en la Estación Biológica La Selva (Costa Rica), el cual ha permitido conocer las características de la polinización en los bosques Neotropicales de tierras bajas. Los insectos son los polinizadores más importantes en todos los niveles del bosque, pues polinizan a casi el 75 % de las especies (Tabla 4). Entre éstos, las abejas (grandes, medianas y pequeñas) son el grupo predominante (casi el 40 %). La polinización del dosel está dominada por las abejas medianas a grandes, principalmente de la familia Anthophoridae (37 %) y por insectos pequeños variados (27 %). Las mariposas nocturnas, avispa y murciélagos, aunque presentes en el dosel, son más típicos de los árboles del subdosel, donde los sistemas de polinización son más diversos. Las abejas pequeñas y los escarabajos están casi completamente confinados al sotobosque y el subdosel. Los colibríes polinizan el 24 % de las especies del sotobosque, pero son atípicos en los estratos superiores (Kress & Beach 1994).

Las heliconias y las bromelias son polinizadas por colibríes (Stiles 1978), las orquídeas por abejas pequeñas y de medianas a grandes (Faegri & Van der Pijl 1978). Las lianas tienen una morfología floral adaptada principalmente para la polinización por abejas medianas a grandes. En los bosques secos de Guanacaste (Costa Rica), los principales polinizadores de los árboles son las abejas y las mariposas nocturnas (Frankie, *et al.* 1990).

En el Paleotrópico la mayor proporción de la polinización también la realizan los insectos, pero predominan otros grupos. Por ejemplo en Asia los árboles son polinizados principalmente por trips (orden Thysanoptera), pues son los principales vectores de las especies de la familia Dipterocarpaceae (Apanah 1990).

ADAPTACIONES DE LAS FLORES PARA ATRAER A LOS POLINIZADORES

Las flores poseen una serie de estímulos visuales, olfativos y táctiles, que pueden actuar separadamente, pero que en conjunto determinan la atracción del visitante y su comportamiento, de acuerdo con su percepción sensorial, habilidad de aprender y experiencia (Dafni 1992).

Color

El signo floral más importante en los sistemas de polinización es el visual; las flores de colores brillantes llaman la atención de los animales que poseen visión a color (Waser & Price 1982). El color de la flor es el resultado de la reflexión y absorción de varios rangos del espectro, incluida la radiación ultravioleta. La visión humana tiene un espectro entre 400 y 700 nm, mientras que la de algunos insectos como las abejas, comprende longitudes de onda entre 300 y 650 nm, por lo cual son capaces de percibir la radiación ultravioleta.

TABLA 4. Distribución de los sistemas de polinización en los diferentes niveles del bosque (La Selva, Costa Rica).

Sistema de polinización	Estrato del bosque						Todos los estratos	
	Sotobosque		Subdosel		Dosel		No.	%
	No.	%	No.	%	No.	%		
Abejas medianas a grandes	33	21,9	15	20,3	19	37,3	67	24,3
Colibríes	36	23,8	3	4,1	2	3,9	41	14,9
Abejas pequeñas	24	15,9	13	17,6	2	3,9	39	14,1
Escarabajos	25	16,6	9	12,2	1	2,0	35	12,7
Insectos pequeños diversos	7	4,6	10	13,5	14	27,4	31	11,2
Mariposas nocturnas	6	4,0	10	13,5	6	11,8	22	8,0
Mariposas diurnas	7	4,6	3	4,1	2	3,9	12	4,3
Murciélagos	2	1,3	6	8,1	2	3,9	10	3,6
Avispas	0	0,0	4	5,4	3	5,9	7	2,5
Viento	6	4,0	1	1,4	0	0,0	7	2,5
Moscas	5	3,3	0	0,0	0	0,0	5	1,8
Especies totales	151	100,0	74	100,0	51	100,0	276	100,0

Fuente: Kress & Beach 1994.

Las cualidades de color de la flor deben evaluarse en función del fondo y del ambiente lumínico donde se encuentran. También, la atracción de un color puede aumentar por la densidad de flores en un individuo o por la estacionalidad en la floración de especies que tienen colores similares o diferentes (Dafni 1992). Los colores amarillo, azul, azul-verdoso, morado, o aquellos que reflejan o absorben grandes cantidades de luz ultravioleta son especialmente atractivos para los insectos. Las flores que atraen a las abejas son de colores variados, acompañadas de reflexiones ultravioleta, excepto las que son solo rojas. Las flores que atraen a las mariposas nocturnas pueden ser rosadas, rojas o lavanda, al

igual que blanco o crema, como en las especies *Pithecellobium saman*, *Hura crepitans*, *Sloanea ternifolia* y *Guarea sp* (Frankie *et al.* 1976). El rojo es el color más común entre las flores visitadas por aves (Passeriformes y Colibríes) (Baker *et al.* 1983).

Algunas flores poseen guías o marcas con patrones de pigmentos, que conducen al polinizador hasta el centro donde están presentes el néctar y los órganos sexuales. Son muy evidentes en las flores polinizadas por abejas y tienen diversidad de formas. Pueden ser visibles al ojo humano en contrastes de color, con puntos, manchas o líneas en el tubo de la corola. También en algunas flores amarillas existen guías que son invisibles al ojo humano, pero las abejas las detectan por absorción ultravioleta. Las guías visibles se produce por concentraciones locales de antocianina en áreas particulares de la corola. En las invisibles al ojo humano, los carotenoides reflejan la radiación ultravioleta (Harbone 1993).

Algunos cambios en el color de las flores como ocurre en algunas especies de *Hibiscus sp* (Malvaceae), son señales para que no se repita la visita a las flores ya polinizadas y de esta forma hacer más eficiente la alimentación y promover la fertilización cruzada (Baker *et al.* 1983).

Tamaño y forma

Se tiene en cuenta principalmente el diámetro y la proyección ortogonal de la flor como expresión de la superficie de atracción, pero también es necesario evaluar la profundidad. Las flores grandes, planas, amplias, proporcionan mayor área de atracción y superficie de aterrizaje. Por su parte las flores tubulares pueden indicar mayores recompensas (néctar) o mayor refugio. El tamaño de la flor se correlaciona con el tamaño del polinizador y la recompensa de néctar que contiene (Dafni 1992).

Esencias

Los insectos dependen de compuestos volátiles para la comunicación puesto que el comportamiento en funciones vitales como alimentación, apareamiento, agregación, oviposición, defensa y descanso, está controlado por signos químicos en forma de compuestos orgánicos que se liberan. Por esto, son sensibles a moléculas similares que están presentes en las esencias florales, aunque contengan pequeñas cantidades y sean imperceptibles para los humanos (Harbone 1993).

Los aromas de las flores poseen cerca de 50 compuestos. Los químicos altamente volátiles son claves para atraer a gran distancia y los menos volátiles actúan a distancias más cortas. Las esencias específicas de la flor ayudan al polinizador a localizar y reconocer una flor particular, pues el polinizador las asocia con las recompensas. Esta especificidad promueve la fidelidad de los insectos a flores particulares e incrementa la eficiencia de la transferencia de polen intraespecífico (Dafni 1992).

Las esencias se producen en unas estructuras localizadas en diferentes partes de la flor llamadas osmóforos. Algunas especies, entre ellas algunas de las familias Palmae, Lecythidaceae, y Annonaceae, producen calor asociado a la producción y emisión del aroma floral con el fin de ayudar a su volatilización (Robacker *et al.* 1988). Para el olfato humano las esencias florales pueden dividirse en dos categorías: Las placenteras y dulces (fragantes o frutales) las cuales contienen aceites esenciales que atraen abejas y mariposas, y las no placenteras (aminoides, agrias, mohosas) que atraen murciélagos y escarabajos (Peters 1996). Existen también aromas engañosos en las flores como los que imitan olores de materia orgánica en descomposición para atraer a las moscas, o el olor de feromonas específicas (Robacker *et al.*, 1988). A su vez, los machos de la abejas Euglossinae de Centro y Suramérica utilizan las esencias florales como feromonas sexuales (Harbone 1993). En algunas plantas se han encontrado sustancias alucinógenas o

narcóticas en las esencias florales, las cuales influyen en la constancia de los polinizadores, como en el género *Datura*, cuyo néctar también contiene alcaloides.

RECOMPENSAS QUE OFRECEN LAS FLORES A LOS VISITANTES FLORALES

Mientras que los atrayentes sirven para promover el arribo de los visitantes florales, las recompensas florales suplen necesidades esenciales del consumidor para asegurar la visita repetida que finalmente conduzca a la polinización. Las recompensas se pueden producir durante todo el año para alimentar a vectores animales residentes o estacionalmente para sostener poblaciones de migratorios (Janzen 1975).

Néctar

El néctar floral cumple un papel fundamental en las interacciones polinizador-planta y refleja un mecanismo de coevolución directa, ya que no es parte del sistema reproductivo en si mismo, sino una recompensa que se ofrece a un agente externo (Dafni 1992). La producción de néctar implica un costo fisiológico para la planta, pero se justifica por cuanto los animales que llegan a tomar néctar transfieren el polen inadvertidamente, ya que su único propósito es satisfacer necesidades energéticas y nutricionales (Koptur 1994).

Es una solución azucarada que secreta una glándula especial llamada nectario. Los nectarios se encuentra principalmente en las flores pero también pueden encontrarse en algunas partes vegetativas y cumplen funciones de polinización y protección respectivamente. Los nectarios extraflorales alimentan hormigas, avispas y moscas parasitoides cuya asociación con la planta es generalmente mutualista, mediante la protección directa o indirecta contra la herbivoría (Koptur 1992). La composición del néctar es diferente, en especies que poseen ambos tipos (Koptur 1994).

El néctar contiene azúcar, proteínas, aminoácidos, lípidos, ácidos orgánicos, antioxidantes y otros (Baker *et al.* 1998). Los azúcares más comunes en el néctar son sucrosa, fructosa y glucosa, en proporciones variables (Harcombe 1993). La proporción de azúcares del néctar floral fresco es característica de una especie y se correlacionan con el principal tipo de polinizador (Tabla 5) (Stiles & Freeman 1993, Baker *et al.* 1998). Los aminoácidos son una fuente importante de N para algunos insectos como las mariposas. Algunas especies de abejas utilizan lípidos mezclados con polen para alimentar a las abejas jóvenes que emergen de los huevos, por lo cual desarrollan gran fidelidad a las flores con néctar rico en estos compuestos. Algunas veces el néctar contiene alcaloides que los insectos utilizan para sintetizar feromonas (Baker *et al.* 1998).

TABLA 5. Relación entre clases de néctar y tipo de polinizador

• Índice de azúcar	de	• Polinizador
• Rico en sucrosa (mayor o igual a 0.5*)	en	• Abejas grandes • Colibríes • Mariposas nocturnas
• Pobre en sucrosa (menor que 0.5*)	en	• Abejas pequeñas • Pájaros (Passerine) • Murciélagos neotropicales (mayor que el de Passerine)

* Índice por peso de sucrosa a glucosa y fructosa

• Fuente: Baker *et al.* 1998

El volumen de néctar se relaciona con la biomasa floral. Las flores pequeñas como las de *Cordia spp* producen menos de 1 microlitro/día, y las flores grandes como las de *Ochroma pyramidale*, 15 ml en la noche cuando se abren. A su vez el volumen de néctar se relaciona con el tamaño del polinizador, pues es necesario producir mucho más néctar para atraer a los murciélagos, mariposas nocturnas y aves grandes (Baker *et al.* 1983).

Polen

El polen es principalmente un microgametofito que hace parte del sistema reproductivo de la planta, por lo cual contiene compuestos que son esenciales para su germinación (Dafni 1992). Su composición no obedece fundamentalmente a satisfacer las demandas nutricionales o energéticas del polinizador, a pesar de que el polen es una excelente fuente de alimento para los animales visitantes por sus altos contenidos de N y otros elementos químicos esenciales.

El polen es más accesible que el néctar y por esto lo consume una mayor proporción de animales como escarabajos, moscas, abejas, murciélagos, pero rara vez las aves. Los escarabajos consumen directamente el polen, masticándolo hasta romper sus paredes. Las abejas también son capaces de digerirlo. Algunas veces el polen se mezcla con néctar y de esta manera se hace disponible para otros insectos que solo consumen néctar. Las plantas que solamente ofrecen polen como fuente de alimento pues no contienen néctar, deben producir polen más rico en aceites (Dafni 1992), como las de la familia Annonaceae y Melastomataceae, entre otras.

Algunas plantas producen polen estéril llamado “polen forrajero” además del polen fértil, destinado exclusivamente a proveer alimento a los visitantes florales, pero sin capacidad de germinar. En general el polen contiene de 16 a 30% de proteína, de 1 a 7 % de almidones, de 0 a 15% de azúcares, de 3 a 10 % de grasas y trazas de vitaminas, sales inorgánicas y colorantes (carotenoides y flavonoides) (Harcombe 1993). El polen rico en azúcares tiene por lo general bajo contenido de lípidos, por lo cual es una fuente de alimento de menor calidad para los insectos. El polen del que se alimentan los murciélagos es especialmente rico en proteínas.

OTRAS RECOMPENSAS

Los visitantes florales reciben otras recompensas nutritivas además de néctar y polen, como tejidos florales, fluidos del estigma y aceites que algunos consumen. Adicionalmente reciben recompensas no nutritivas que utilizan como materiales para sus nidos (tricomas, resinas, ceras y partes de la corola). También las flores les brindan refugio, calor, lugares de descanso y sitios de apareamiento. Algunas abejas del género *Euglossine* obtienen feromonas sexuales de las flores (Dafni 1992).

DECEPCIONANTES Y REPELENTES

Algunas veces la flor estaminada (monoica o dioica) ofrece néctar, polen, o ambos, y las pistiladas no. Los insectos y otros vectores animales buscan éstas últimas para encontrar recompensas o por error, pues su forma, tamaño y color corresponde a un mismo patrón visual (Baker 1998).

En algunos casos las flores han desarrollado mecanismos que las defienden de visitantes no adaptados para realizar la polinización de la especie. Uno de ellos es la morfología floral especializada para evitar que los no polinizadores consuman el néctar y el polen. Por ejemplo, las mariposas diurnas y algunas nocturnas que requieren posarse para libar, no tendrán un lugar para aterrizar en las flores adaptadas para la polinización por colibríes. A

pesar de esto, algunos visitantes, como ciertas abejas, escarabajos y aves, rompen la corola en la base para obtener néctar o polen sin cumplir las funciones de polinización. Sin embargo, al parecer ésta relación puede tener un efecto benéfico o neutral para la planta, pues con frecuencia los “ladrones de néctar” polinizan las flores que visitan y a largo plazo pueden mejorar la capacidad de adaptación y el éxito reproductivo de la especie puesto que incrementan el flujo de polen y la alogamia (Maloof & Inouye 2000).

Otro mecanismo para defenderse de visitantes indeseables es el contenido de alcaloides, fenoles, glucósidos y aminoácidos libres en el néctar, los cuales pueden ser desagradables o tóxicos para algunos de ellos (Baker *et al.* 1983).

HÁBITOS DE LOS VISITANTES FLORALES QUE INFLUYEN EN LA DISTANCIA DEL FLUJO DE POLEN

Los rangos de alimentación de los polinizadores y su grado de fidelidad a ciertas especies de plantas, tienen gran impacto sobre la dispersión de polen conoespecífico. Se pueden distinguir dos patrones extremos de visita de las flores:

Polinizadores de vuelo largo: Siguen rutas fijas durante varios días en el bosque, visitando regular y repetidamente las flores de ciertas especies. Este comportamiento implica que el animal debe recorrer distancias muy grandes (Janzen 1971). Por esto promueve el cruzamiento alogámico, e incrementa el número de plantas individuales que hacen parte de la población que se reproduce (tamaño efectivo de la población) (Murawski 1995). Las especies de plantas que promueven este comportamiento típicamente producen una o pocas flores por día durante largos períodos. Se observó inicialmente entre las abejas hembra de las familias *Euglossinae* y *Anthophoridae*, en colibríes, en murciélagos, mariposas diurnas y en mariposas nocturnas (Baker *et al.* 1983). Las abejas euglosinas vuelan cerca de 23 km cada día, lo cual aumenta la posibilidad de fertilización cruzada en plantas muy dispersas (Janzen 1971).

Se trata de abejas medianas a grandes, murciélagos, mariposas nocturnas y avispas, que polinizan cerca del 50% de las especies del dosel. Estos polinizadores tienen rangos de polinización muy amplios, pues recorren grandes distancias en busca de alimento (Bawa *et al.* 1985). El rango más amplio ha sido documentado para abejas grandes que recorren entre 10 y 20 km desde el nido. Las abejas pequeñas también pueden lograr rangos amplios de alimentación, de 3 a 10 km desde el nido (Roubik 1993). Otros voladores potentes, como los murciélagos logran volar varios kilómetros (Heithaus *et al.* 1975), lo mismo que varias mariposas nocturnas de la familia *Esfringidae*, las cuales pueden alimentarse en un radio de varios kilómetros (Haber & Frankie 1989). Las flores especializadas que poseen las plantas visitadas por polinizadores de vuelo largo, en combinación con el hábito de ruta fija sobre distancias muy largas, asegura el movimiento del polen entre individuos conoespecíficos ampliamente distribuidos (Appanah 1990).

Polinizadores de vuelo corto

Se alimentan de una mayor diversidad de plantas que encuentran de manera casual, sin tener una ruta fija, por lo cual también se denominan oportunistas. Este comportamiento lo promueven plantas con floraciones muy abundantes y conspicuas, algunas veces durante un período de tiempo muy corto, característico de árboles y lianas del dosel, como *Tabebuia sp* y *Pterocarpus sp* en Centro América (Baker *et al.* 1983). Estas plantas atraen polinizadores oportunistas como abejas sociales pequeñas. No obstante algunas plantas con floraciones abundantes y conspicuas también atraen a polinizadores especializados, que no tienen ruta fija, como los trips (Appanah y Chan 1981) y los escarabajos (Richards 1996). Aproximadamente el 30% de las especies son polinizadas por diversos insectos pequeños que tienen rangos de alimentación muy restringidos (Frankie *et al.* 1976, Bawa

1977). Algunos sistemas sexuales como el dioicismo, el monoicismo y la dicogamia, parecen ser importantes en promover el movimiento de los polinizadores de vuelo corto entre plantas, lo cual amplía su área de alimentación que normalmente sería muy limitada (Bawa & Beach 1981).

También son polinizadores de vuelo corto los grupos animales que se caracterizan por la defensa territorial de ciertas fuentes de néctar (típica de ciertos machos colibríes). La polinización por animales oportunistas o territoriales resulta en endogamia o en una producción reducida de frutos como consecuencia de la autofertilización y el cruzamiento entre individuos emparentados (Baker *et al.* 1983).

SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN

Los síndromes de polinización son el conjunto de características de la flor como forma, color, néctar, cantidades relativas y tipo de polen, y esencias, que atraen a polinizadores específicos hacia flores particulares, permiten que se alimenten y excluyen a otros visitantes que podrían usurpar los recursos florales sin realizar polinización efectiva (Faegri & van der Pijl 1978). El concepto de síndromes de polinización implica la aceptación de que existe especialización entre las plantas y sus polinizadores, lo cual se constituyó en la hipótesis dominante por más de un siglo (Waser *et al.* 1996). Sin embargo, en muchos casos el ajuste entre las características florales y el polinizador no es tan específica como para excluir otros agentes o taxas animales de visitar y polinizar las flores (Johnson & Steiner 2000). Por esto, ahora se considera que la polinización en angiospermas se caracteriza por una moderada generalización más que por la especialización, es decir, muchas especies son polinizadas por un amplio rango de taxas animales (Ollerton 1996). A pesar de esto, los síndromes de polinización pueden servir para conducir de manera general las predicciones sobre los polinizadores de una especie en ausencia de datos empíricos (Tabla 6).

Ciertos tipos de sistemas sexuales se asocian con tipos particulares de polinización. El dioicismo está asociado con polinización por insectos pequeños generalistas (Bawa & Opler 1975, Bawa 1980, Bawa *et al.* 1985, Bawa 1994), lo cual se conoce como "Hipótesis de Bawa". No obstante, otros autores defienden una relación más especializada entre las plantas dioicas y sus polinizadores (Renner & Feil 1993). Este grupo de insectos generalistas poliniza flores pequeñas, de menos de 1 cm de longitud, de color blanco, verde claro o amarillo claro, que carecen de especialización morfológica, por lo cual las recompensas florales son accesibles a una gran variedad de insectos. Entre las especies monoicas predomina la polinización por insectos pequeños variados o por abejas pequeñas, excepto en *Ficus sp* que son polinizados exclusivamente por avispas.

MÉTODO PARA DETERMINAR EL SISTEMA DE POLINIZACIÓN

Observación de las flores y sus visitantes. Se lleva un registro de los visitantes que llegan hasta las flores de la especie de interés y su comportamiento, mediante la observación con binóculos o la obtención de fotografías y la captura de algunos ejemplares para su identificación (Gribel & Hay 1993). Muchos visitantes solo logran ser identificados hasta familia o hasta orden (Kuchmeister *et al.* 1999).

En las flores se requiere la observación del tiempo de antesis, presentación del néctar y el polen, y receptividad del estigma (Kuchmeister *et al.* 1999). El tiempo de apertura de la flor es muy útil en la determinación del tipo de polinizador, puesto que la antesis diurna o nocturna inmediatamente excluye polinizadores nocturnos o diurnos respectivamente. El tipo de néctar también puede dar indicios sobre el tipo de polinizador. Para esto se debe analizar la proporción de sucrosa según el método de cromatografía de papel para separar los azúcares (Baker *et al.* 1998).

Estudio de las cargas polínicas: Se capturan algunos individuos entre los visitantes florales, se limpia el polen que tengan en el cuerpo y se identifican (Armstrong & Irvine

1989). De esta manera se confirma si realmente transportan el polen de la especie de interés.

Marcación de polen: Se pone polvo fluorescente en las anteras, utilizando un pincel fino. El polvo se adhiere a la superficie de los granos de polen o directamente a los polinizadores. Para su detección es necesario analizar el polen que se encuentra en los estigmas de las flores de los individuos cercanos al que posee el polen marcado (Waser & Price 1982). De esta manera se confirma que realmente el polen se transfiere al estigma. Los polvos tienen un tamaño de partículas muy pequeño, emiten fluorescencia en longitudes de onda cercanas al ultra violeta y se consiguen en una gran variedad de colores.

TABLA 6. *Características básicas de varios síndromes de polinización de plantas tropicales*

Polinizador	Antesis	Características florales			
		Color	Olor	Forma	Néctar
Escarabajos	Día y noche	Opaco	Frutal o aminoide	Plana o cóncava; radial/simétrica	No detectable si está presente
Moscas	Día y noche	Morado, café o verdoso	Proteínas en descomp.	Plana o profunda, radial/simétrica, forma de U o de S frecuente	Rico en aminoácidos si está presente
Abejas	Día y noche o diurna	Variable pero no rojo	Dulce	Tubo aplanado a amplio; simetría bilateral o radial	Rico en sucrosa o hexosa
Mariposas nocturnas	Nocturna	Blanco, claro o verde	Dulce	Profundo, simetría radial	Rico en sucrosa
Mariposas diurnas	Día y noche o diurna	Variable, rosado es muy común	Dulce	Erecta; simetría radial, profunda o con estípulas	Variable, a menudo rico en sucrosa
Murciélagos	Nocturna	Café-amarillo opaco, pálido blanquecino, a menudo verde	Mohoso	Tubo profundo aplanado o con filamentos en forma de cepillo; simetría radial, a menudo erecta, colgando por fuera del follaje, o dispuesta directamente sobre ramas y troncos. Mucho polen	Abundante y rico en hexosa
Aves	Diurna	Intenso, a menudo rojo	Ninguno	Tubulares, algunas veces curvadas, simetría bilateral o radial, corola robusta	Abundante y rico en sucrosa
Viento	Día o noche	Café-amarillo opaco, verde	Ninguno	Pequeñas, sépalos y pétalos ausentes o muy reducidos, estigmas largos, mucho polen	Ninguno o muy escaso.
Agua	Variable	Variable	Ninguno	Pequeñas, sepalos y pétalos ausentes o muy reducidos	Ninguno

