



**UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA Y TECNOLÓGICA DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS-POSGRADO
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE DOS ESPECIES DE *MICONIA* (MICONIEAE,
MELASTOMATACEAE) EN EL PÁRAMO DE RABANAL (BOYACÁ, COLOMBIA)**

Requisito para optar al título de Magister en Ciencias Biológicas

NAISLA TATIANA MANRIQUE VALDERRAMA

Tunja
Marzo, 2021



**UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA Y TECNOLÓGICA DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS-POSGRADO
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE DOS ESPECIES DE *MICONIA* (MICONIEAE,
MELASTOMATACEAE) EN EL PÁRAMO DE RABANAL (BOYACÁ, COLOMBIA)**

Requisito para optar al título de Magister en Ciencias Biológicas

NAISLA TATIANA MANRIQUE VALDERRAMA

**DIRECTORA ISABELA GALARDA VARASSIN, PhD.
Universidad Federal de Paraná
Laboratorio de Interacciones y Biología Reproductiva**

**CODIRECTORA MARÍA EUGENIA MORALES PUENTES, PhD.
Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia
Sistemática Biológica**

Tunja
Marzo, 2021



CERTIFICADO DE ORIGINALIDAD

Isabela Galarda Varassin, **PhD en Ecología, docente de Ecología, docente en Posgrado, Universidad Federal de Paraná**, y María Eugenia Morales Puentes, **PhD en Biología, docente en Posgrado, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia**.

CERTIFICA:

Que el trabajo de grado realizado bajo mi dirección por **Naisla Tatiana Manrique Valderrama** titulado “**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE DOS ESPECIES DE MICONIA (MICONIEAE, MELASTOMATACEAE) EN EL PÁRAMO DE RABANAL (BOYACÁ, COLOMBIA)**”, reúne las condiciones de originalidad requeridas para optar al título de **Magister** otorgado por la **Escuela de Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia**.

Y para que así conste, firmamos la siguiente certificación en Tunja, 30 de marzo de 2021.

Isabela Galarda Varassin, PhD

Director

Universidad Federal de Paraná

Laboratorio Interacciones y Biología Reproductiva

María Eugenia Morales Puentes, PhD

Codirector

Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia

Sistemática Biológica



Isabela Galarda Varassin, PhD.
Director

María Eugenia Morales Puentes, PhD
Codirector

Xavier Marquínez Casas, PhD
Jurado 1

Humberto Mendoza Cifuentes, MsC.
Jurado 2



***A las plantas por su capacidad de adaptación y su lucha contra el
cambio***



Agradecimientos

A la **Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia**, a la Facultad de Posgrado en Ciencias y al programa de Maestría en Ciencias Biológicas.

A la **Universidad Federal de Paraná-Brasil**, al programa de Posgrado en Botánica.

A los Doctores **Enrique Vera López**, Vicerrector de Investigación y Extensión y **Zayda Zarely Ojeda Pérez** Directora de Investigaciones.

A la Convocatoria VIE 08 de 2019 - Apoyo a proyectos de investigación de Maestría en investigación o Doctorados.

A las docentes y Doctoras **Isabela Galarda Varassin** y **María Eugenia Morales Puentes**, por su confianza, paciencia y enseñanzas durante este proceso.

Al Grupo de investigación **Sistemática Biológica-SisBio** de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia y al laboratorio **Interacciones y Biología Reproductiva** de la Universidad Federal de Paraná.

Al docente y Doctor **Xavier Marquínez Casas** de la Universidad Nacional de Colombia y al investigador **Humberto Mendoza Cifuentes** del Instituto de investigaciones Alexander von Humboldt por sus aportes al documento.

A **Luan Salles Passos** por su valioso apoyo y sugerencias en la elaboración del documento.

A los **Docentes del Programa de Maestría** que hicieron parte de la formación de estudiante de la **VI Cohorte** de la Maestría en Ciencias Biológicas.

A los **Estudiantes VI Cohorte** de la Maestría en Ciencias Biológicas por su apoyo, compañerismo y amistad.

A mi familia, mis padres, hermanas y mi esposo, que lo son todo en mi vida!



Tabla de Contenido

CAPITULO I	11
FORMULACIÓN TRABAJO DE GRADO	11
INTRODUCCIÓN	11
MARCO CONCEPTUAL	13
ESTADO DEL ARTE	16
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	18
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	18
OBJETIVOS	19
OBJETIVO GENERAL	19
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	19
METODOLOGÍA GENERAL	19
BIBLIOGRAFÍA	22
PRODUCTOS	28
Ponencia presentada	28
IMPACTO	28
CAPITULO II	29
Primer reporte de sistema de polinización generalizada en Melastomataceae para los Páramos Andinos	29
RESUMEN:	29
INTRODUCCIÓN	29
MATERIALES Y MÉTODOS	32
Área de estudio	32
Morfología floral	33
Visitantes florales	33
Sistema reproductivo	34
RESULTADOS	35
Morfología floral	35
<i>Miconia cataractae</i> Triana	35
<i>Miconia elaeoides</i> Naudin	36
Visitantes florales	44
Sistema reproductivo	52
DISCUSIÓN	53
CONCLUSIONES GENERALES	56
BIBLIOGRAFÍA	57



Índice de Figuras

Figura 1. Hábito y detalle de inflorescencia en panícula terminal en <i>Miconia cataractae</i> Triana (A, B) y <i>Miconia elaeoides</i> Naudin (C, D).	20
Figura 2. Medición de las partes florales LTF: Longitud Total de la Flor (LTF), Longitud apertura de la corola (LAC), Longitud del hipanto (LH), Ancho del hipanto (AH), Longitud del gineceo (LG), Longitud del estilo (LE), Longitud del estigma (LEST), Longitud de la antera o teca (LA), Ancho de la antera (AA), Longitud del ovario (LO), Longitud del gineceo (LG), Longitud del estilo (LE), Longitud del estigma (LEST), Longitud total de la antera (LTA).	21
Figura 3. Mapa del área de estudio. Los puntos negros indican tres puntos de muestreo en la Vereda Montoya, Sector Mata negra, Páramo de Rabanal, Ventaquemada, departamento de Boyacá, Colombia.	32
Figura 4. Morfología floral de <i>Miconia cataractae</i> . A. Flores en antesis con pétalos reflexos, hipanto campanulado y estambres isomórficos. B. Anteras desplegadas. C. Antera con poro apical. D. Pétalo de la flor. E. Gineceo con estilo columnar y estigma capitado a peltado.	37
Figura 5. Morfología floral de <i>Miconia elaeoides</i> . A. Flores en antesis con pétalos reflexos, hipanto campanulado y estambres isomórficos. B. Anteras desplegadas. C. Antera con poro apical. D. Pétalo de la flor. E. Gineceo con estilo columnar y estigma punctiforme.	38
Figura 6. Imágenes de microscopía electrónica de barrido de anteras de <i>Miconia cataractae</i> . A. Anteras con un poro. B. Antera con poro que reúne las dos tecas. C. La parte basal de las anteras con proyecciones y posible presencia de glándulas productoras de néctar. D. Poro de la antera.	40
Figura 7. Imágenes de microscopía electrónica de barrido de anteras de <i>Miconia elaeoides</i> . A. Antera con un poro que reúne las dos tecas. B. Dos poros separados por una partición o tabique de las tecas. C. Estomas ubicados en la parte basal de las anteras y en la parte distal del filamento de la antera en las proyecciones de las anteras. En el círculo se encuentran las glándulas nectarífero. D. Glándulas pateliformes en las anteras.	41
Figura 8. Diagrama de correlación entre medidas morfométricas florales. A. <i>M. cataractae</i> . B. <i>M. elaeoides</i>	44
Figura 9. Visitantes florales de <i>Miconia cataractae</i> Triana. A. Braconidae caminando sobre las flores y en contacto con anteras y gineceo. B. Moscos Syrphidae. C. <i>Bibinomorpha</i> sp. caminando entre las flores. D. <i>Bombus rubicundus</i> haciendo polinización por vibración. E. <i>Calliphora nigribasis</i> en contacto con anteras y gineceo. F. <i>Toxomerus</i> sp. caminando entre las flores y en busca de néctar. G. <i>Syrphus</i> sp. caminando sobre las flores. H Chrysomelidae visitando las flores y comiendo néctar. I. <i>Magdalis</i> sp. permanece dentro de la flor. La línea representa una escala de 0.5 cm. En las demás imágenes representa una escala de 1 cm.	49
Figura 10. Visitantes florales de <i>Miconia elaeoides</i> Naudin. A. <i>Calliphora nigribasis</i> contactando las anteras y el gineceo. B. <i>Bombus rubicundus</i> haciendo	



polinización por vibración. **C.** Moscas Syrphidae caminando entre las flores. **D.** Apis mellifera haciendo caminando sobre las flores y en busca de néctar. **E.** Eristalis arbustorum consumiendo nectar. **F.** Camponotus polymorphicus visitando las flores y buscando néctar. **G.** Toxomerus sp. caminando sobre las flores y posado. **H.** Braconidae Aphidiinae visitando las flores y buscando néctar. **I.** Lucilia caesar Calliphoridae en contacto con las anteras y el gineceo. La línea representa una escala de 1 cm.50

Figura 11. Número de visitas por hora por orden en de visitantes florales en Miconia cataractae Triana.....51

Figura 12. Número de visitas por hora por orden de visitantes florales en Miconia elaeoides Naudin51



Índice de Tablas

Tabla 1. Características morfométricas de <i>M. cataractae</i> y <i>M. elaeoides</i> (N=30). X = Promedio, DE = Desviación Estándar, CV = Coeficiente de variación, medidas en mm y μm . NS = Número de semillas.....	41
Tabla 2 Visitantes florales de <i>M. cataractae</i> (1) y <i>M. elaeoides</i> (2): Orden, Subfamilia, Familia, Especies, visitantes florales, número de registros, recursos colectados y comportamiento. Recursis Nectar = N, Polen = P, Not observed = N.O.....	45
Tabla 3. Porcentaje de frutos formados en diferentes tratamientos de polinización controlados en <i>Miconia elaeoides</i> en el Páramo de Rabanal, municipio de Ventaquemada, Boyacá. ISI: Índice de Auto-Incompatibilidad (autofecundación/frutos formados producto de los cruces); RE: Eficacia reproductiva (polinización abierta/frutos formados producto de los cruces). Tamaño de la muestra=30 flores.	52



CAPITULO I.

FORMULACIÓN TRABAJO DE GRADO

INTRODUCCIÓN

La familia Melastomataceae se encuentra ampliamente distribuida en áreas tropicales y la gran mayoría se encuentran en el Neotrópico con cerca de 3200 especies. Colombia ocupa el segundo lugar con mayor número de especies de la familia Melastomataceae, 986 especies aproximadamente, distribuidas en 59 géneros y con una amplia distribución desde el nivel del mar hasta los páramos (Almeda et al., 2016). Su mayor diversidad se localiza en los Andes, Chocó biogeográfico y Amazonas (Quiñonez-M, 2001). Particularmente, el género *Miconia* Ruiz & Pav. (1794: 60) está caracterizado por ser uno de los más diverso de esta familia y está catalogado como uno de los géneros de plantas con flores más diverso en el Neotrópico (Goldenberg, et al., 2008, 2013; Michelangeli, 2016). América Latina alberga cerca de 1050 especies (Goldenberg, 2000) de este género. Colombia es el país con mayor número de especies del género con cerca de 380 especies (Almeda et al., 2016). Para la región Andina colombiana la diversidad de especies en este género está representada con 270 especies (Almeda et al., 2016) y el departamento de Boyacá alberga el 19% de las especies de *Miconia* del país (72 especies) y el 27% de los Andes colombianos (Bernal et al., 2015).

Ecológicamente, las especies de *Miconia*, son importantes en los ecosistemas, por la producción de densas inflorescencias y frutos, que se convierte en recursos de alimento para aves, mamíferos e insectos (Almeda et al., 2016; Stiles & Roselli, 1993). Además, de esto son útiles en procesos de restauración y reforestación en los ecosistemas montañosos degradados (Albuquerque et al., 2013; Cantillo et al., 2009; Manrique & Morales-P., 2016). Particularmente en Colombia aunque existen trabajos que evidencian diferentes interacciones entre estas especies de plantas del género *Miconia* y otros organismos en los ecosistemas (Cadavid 2004; Henao 2017), este tipo de estudios aún son escasos o no existe alguno para la zonas de alta montaña o en zonas de páramo.

Por otro lado, la clasificación propuesta por Goldenberg et al. (2008) propone la presencia de rasgos morfológicos para el género *Miconia*, que permiten soportar cambios en procesos evolutivos. El Clado de *Miconia* III que incluye especies de las secciones *Amblyarrhena*, *Cremanium* y *Chaenopleura* de los Andes, América central y las Antillas, se caracteriza por presentar anteras cortas y robustas con dos formas de dehiscencia del polen: hendiduras longitudinales a lo largo de las anteras y poros de tamaños pequeño o grande. Así mismo, menciona la



importancia de desarrollar estudios en ecología de la polinización que permiten comprender presiones selectivas que contribuyen a evidenciar dichos cambios morfológicos en las anteras (Goldenberg et al., 2008).

A pesar de que estas especies son de gran importancia para los ecosistemas, poco se conoce sobre sus sistemas de polinización en la región Andina colombiana. Sobre la cordillera Oriental de Colombia se encuentra el departamento de Boyacá, uno de los lugares con mayor cobertura en ecosistemas de alta montaña, con vegetación representativa de bosques andinos, alto andinos y páramos (Morales et al., 2007), lo que permite ser uno de los escenarios adecuados para llevar a cabo esta investigación.

A través de este documento se evaluó los rasgos y características que permitieron reconocer la existencia de una transición entre un sistema de polinización especializado a generalista indicando un proceso de evolución independiente (Goldenberg et al., 2008), y evidenciado en dos especies de *Miconia* que habitan en los páramos de la cordillera Andina colombiana.



MARCO CONCEPTUAL

La familia Melastomataceae representan cerca de 4500 especies a nivel mundial, que se distribuyen principalmente en regiones subtropicales y tropicales (Renner, 1993). En Colombia, esta familia se encuentra representada por 982 especies, con diferentes formas de crecimiento, como, hierbas, arbustos, árboles y bejucos (Almeda et al., 2016; Mendoza & Ramírez, 2006; Goldenberg et al., 2013; Posada et al., 2013; Posada et al., 2016).

De esta riqueza de especies, en Colombia, el 39% pertenece al género *Miconia* (Almeda et al., 2016), el cual forma un grupo parafilético (Michelangeli et al., 2004; Martin et al., 2008; Goldenberg et al., 2008), y está representado por 382 especies, distribuidas ampliamente en ecosistemas de alta montaña e inclusive en páramos (Mendoza & Ramírez, 2006). Este género se caracteriza por estar conformado por arbustos, y árboles que no superan los 10 m de altura, presenta frutos tipo baya con numerosas semillas, múltiples inflorescencias terminales, con flores diminutas, pétalos apicalmente obtusos o redondeados.

La clasificación de las Melastomataceae fue propuesta inicialmente por Triana (1867), seguida por Cogniaux (1891), agrupa a las especies por tribus y géneros de acuerdo a características del fruto. Por otro lado, Wurdack (1980) reasignó las tribus del Nuevo Mundo, en una secuencia similar a la realizada por De Candolle (1828) producto de estos trabajos se generó una dicotomía en las especies de Melastomataceae teniendo en cuenta frutos secos, capsulares, y carnosos en bayas. Además, de las características del fruto, se tuvo en cuenta las semillas, presencia y posición del apéndice y del conectivo en las anteras (Renner, 1989).

Dentro de los grupos taxonómicos con frutos carnosos se incluyen las tribus Miconieae (Michelangeli et al., 2004), Henrietteae (Penneys et al., 2010), Blakeae (Penneys & Judd, 2003; Penneys, 2007; Morales, 2010) y algunos géneros de Melastomataceae pantropical (Michelangeli et al., 2013), adicional a éstas, la subfamilia Olibeoideae (Stone, 2006), grupo que comprende cerca de un tercio de las especies de la familia. Los frutos secos incluyen a otras tribus (Fritsch et al., 2004; Michelangeli et al., 2011) y un par de géneros que aún no han sido resueltos, grupos hermanos de Miconieae (Amorim et al., 2009).

Las flores de esta familia son actinomorfas o en algunas ocasiones zigomorfas como resultado del movimiento de los estambres y el estilo después de la apertura de los pétalos. Las inflorescencias son cimosas, las flores son 4- o 5-meras, periginas o epóginas con forma de copa en el hipanto, cáliz lobado y los pétalos y estambres ubicados en el margen (Renner, 1989).

La biología reproductiva de especies de Melastomataceae, han sido investigadas en más de 100 especies, registradas con sistemas de reproducción sexual con auto-compatibilidad, cruces de polen de una flor a otra en el mismo individuo



(geitonogamia) y en individuos diferentes (xenogamia), a través, de la dispersión. Así mismo, han demostrado la agamospermia como un sistema, relativamente frecuente en este grupo de plantas (Renner, 1989; Goldenberg & Shepherd, 1998; Maia et al., 2015).

La agamospermia o apomixis es definida como una reproducción asexual, sin llevar a cabo procesos meióticos y la fertilización o reproducción sexual por semillas (Carrillo et al., 2010). El fenómeno de apomixis ha sido fuertemente estudiado (Gustafsson, 1946; 1947; Nogler, 1984) y es registrado generalmente en individuos de las familias Poaceae, Asteraceae y Rosaceae (Richards, 1986). De esta forma, estas plantas emplean una diversidad de mecanismos que llevan a cabo la reproducción asexual asociada con una poliploidía o hibridación (Nogler, 1984; Goldenberg & Shepherd, 1998).

En el Neotrópico la gran mayoría de polinizadores para esta familia están conformados por insectos voladores, como, abejas de tamaño mediano a grande, con especies de los géneros *Melipona*, *Exomalopsis*, *Eulema*, *Bombus*, *Xylocopa*, *Epicharis*, *Pseudaugochloropsis*, entre otras, de tal forma que, la colecta de polen es realizado mediante vibraciones que realizan con el abdomen en un 98% de las especies (Renner, 1989), y más raramente por colibríes (Wurdack, 1953; Penneys & Judd, 2005; Morales, 2010), o mamíferos como roedores y murciélagos (Lumer, 1980; Lumer & Schoer, 1986).

Las flores de Melastomataceae neotropicales son conocidas por ofrecer recursos, como estrategias de recompensa para sus polinizadores, como ocurre con el polen y las abejas (Renner, 1989). El néctar constituye una estrategia importante de recompensa generalmente asociado con otros visitantes florales, diferentes a abejas (Varassin et al., 2008).

El tamaño y la posición del poro en las anteras ha ocasionado especulaciones sobre el papel en la polinización (Renner, 1989). En *Miconia* sección *Cremanium*, las anteras se caracterizan por la presencia de poros anchos, como es el caso de las especies brasileñas (Cogniaux, 1891), para las especies que hacen parte de la sección *Amblyarrhena* las anteras presentan un solo poro pequeño y algunas veces poros intermedios entre los dos sacos polínicos; no obstante, las anteras de las especies andinas del grupo *Cremanium*, presentan la misma condición en sus poros, pero, con anteras cortas y robustas y para las especies del grupo *Amblyarrhena* presentan anteras cortas y cuneadas o algunas veces obovadas (Goldenberg et al., 2008). La presencia de poros grandes evolucionó de forma independiente, al menos tres veces para las especies de la tribu *Miconieae* asociado a una polinización generalistas (que intervienen diferentes grupos de polinizadores), en especial con moscas y avispas (Brito et al., 2016).

La presencia de polinizadores generalistas fue registrada en otras especies de *Miconia* (Goldenberg & Shepherd, 1998; Varassin et al., 2008; Kriebel & Zumbado,



2014) e indica una evolución independiente (Goldenberg et al., 2008). Algunas especies generalistas de la familia comparten características como, inflorescencias con flores pequeñas, estambres con filamentos geniculados, anteras con poros anchos, y de gran tamaño, las cuales permiten mejor adhesión de polen a otros organismos potenciales, anteras no exsertas, estilos cortos, que reducen la hercogamia (separación espacial entre anteras y estambre), condición marcada en esta familia (Kriebel & Zumbado, 2014).



ESTADO DEL ARTE

Los estudios realizados sobre mecanismos de polinización en Melastomataceae fueron registrados por Renner (1989), sobre el comportamiento quien realizó recopilaciones del comportamiento reproductivo, visitantes florales y polinizadores de las especies de esta familia en el Neotrópico. Se registró una polinización especializada (abejas), dada por características morfológicas de las anteras poricidas.

Posteriormente, Goldenberg & Shepherd (1998), realizan estudios de la biología reproductiva de 11 especies de Melastomataceae en un bosque al sureste de Brasil. En este trabajo se registró la producción de frutos de forma apomítica. Adicionalmente, mencionan que la apomixia en este grupo probablemente, está asociada con la taxonomía y filogenia así como, con el hábito y hábitat, por lo que sugiere un amplio complejo de apomixis, comparado con aquellos reportados en familias que se encuentran a altitudes elevadas (Asteraceae y Rosaceae).

En la última década se han comprobado comportamientos generalistas de visitantes y polinizadores en especies de *Miconia*, especialmente en ecosistemas de alta montaña en Brasil, lo que generan hipótesis sobre sus implicaciones evolutivas.

Uno de los trabajos realizados a una de las especies de la Sect. *Cremanium*, *Miconia angelana*, registró la autogamia, como un proceso generado en especies generalistas. Adicional a esto, registro características como densas inflorescencias, flores pequeñas, anteras con poros grandes, y en algunas ocasiones producción de néctar, de esta manera, contribuyen y facilitan la polinización espontánea, así como, la diversidad de polinizadores (Santos et al., 2010). Lo anterior, también es mencionado por Goldenberg & Shepherd (1998), que registran dichas características como ocurren en otras especies de Miconieae, que tienden a ser más generalistas en cuanto al grupo de polinizadores encontrado (Goldenberg & Shepherd, 1998).

Se ha registrado que en especies de *Miconia* (Miconieae), la morfología floral, como, flores pequeñas o hercogamia, junto con la gran diversidad de visitantes como, mariposas, díptero, entre otros, así como, la producción de néctar, son características que permiten soportar y comprender los sistemas de polinización, pues, se espera que aquellas especies que están agrupadas en un clado con caracteres de polinización por abejas puede cambiar y pasar de polinización especializada a generalista (Kriebel & Zumbado, 2014; Brito et al., 2016).

La mayoría de especies de Melastomataceae con anteras poricidas presentan una estrecha relación con las abejas zumbadoras (Renner, 1989), quienes mediante movimientos realizados con el abdomen, extraen el polen de las flores. Por otro lado, aquellas especies que poseen anteras con poros grandes y frutos con pocas



semillas, tienen poca relación con abejas y son polinizadas por avispas y moscas, en el proceso de polinización. Por lo tanto, en especies de *Miconia* con flores actinomorfas y cambios en la morfología de las anteras, puede estar ampliamente relacionada con la generalización en procesos de polinización y disminuye la importancia de la extracción del polen por abejas zumbadoras o vibradoras en este proceso (Brito et al., 2016).

Así pues, el ofrecer recursos a polinizadores, como la producción de néctar en las especies de *Miconia*, apuntan a un sistema de polinización adaptativo generalista, de esta forma, aumenta las tasas de visita con una variedad de polinizadores que, a la vez, generan un aumento en el éxito reproductivo de estas plantas (Brito et al., 2017).



PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Las flores de Melastomataceae neotropicales son conocidas por ofrecer polen, como una recompensa para sus polinizadores (Renner 1989). Así, el polen de Melastomataceae es tan importante que cerca de un 40% de las abejas, presentan algún tipo de interacción con las plantas de esta familia (Renner, 1989; Harter et al., 2002). Los granos de polen pueden presentar doble función, como alimento para las larvas de abejas y transporte de gametos masculinos necesarios para los procesos de polinización y reproducción (Luo et al., 2008; Vallejo-Marín et al., 2009).

En Melastomataceae, una forma de disminuir la pérdida de polen para la reproducción es la aparición de anteras poricidas (Renner, 1989). No obstante, las abejas y abejorros, están especializados para extraer este recurso mediante vibraciones o zumbidos (buzz pollination) que realizan con su abdomen sobre las flores (Buchmann, 1983). Además, según la hipótesis de Darwin, muchas especies de Melastomataceae con anteras poricidas, presentan una división en cuanto al tamaño y función de los estambres o heteromorfía (Vallejo-Marín et al., 2009). Así como, estambres de tamaños diferentes, los más pequeños producen polen para las abejas usado como alimento, y los estambres más grandes polen para la polinización (Luo, et al., 2008). Ésta última se realiza porque se produce una disposición del polen en el dorso de las abejas, que no pueden remover en el comportamiento de limpieza y estará disponible para los procesos reproductivos de las plantas (Luo et al., 2008).

Por otro lado, en algunas especies de *Miconia* (sensu Michelangeli et al., 2018) con flores pequeñas, la hipótesis de división de función no se ajusta, debido a que la mayoría de las especies, prevalece la presencia de estambres isomórficos y un grupo menor con estambres dimórficos (Mendoza & Ramírez, 2006). En algunas especies de esta tribu, ha ocurrido una generalización de los sistemas de polinización y la incorporación de una amplia gama de polinizadores como avispas, moscas o vertebrados (Brito et al., 2016). Así mismo, se desconocen los mecanismos adaptativos (rasgos morfológicos) de las especies del género *Miconia* presentes en la región andina en Boyacá, enfocadas a maximizar las estrategias de polinización.

PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

Este proyecto buscará abordar la siguiente pregunta de investigación: ¿Los rasgos morfológicos en las anteras de las flores (tamaño del poro, longitud de la antera, presencia de néctar), de dos de las especies de *Miconia* que crecen en zonas andinas están asociadas con nuevas estrategias de polinización?



OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Relacionar la morfología floral y los visitantes florales de *Miconia cataractae* Triana & *Miconia elaeoides* Naudin (Miconieae, Melastomataceae) presentes en el departamento de Boyacá, para entender la transición en los mecanismos de polinización.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar la morfología floral de dos especies de *Miconia* objeto de estudio.
- Evaluar biología reproductiva de *Miconia elaeoides* Naudin.
- Analizar las adaptaciones morfológicas como estrategia de polinización de dos especies de *Miconia* en el páramo de Rabanal, Boyacá.

METODOLOGÍA GENERAL

Especies

Miconia cataractae Triana (Sect. *Amblyarrhena*) con hábito arbóreo y arbustivo de 3 a 8 m de altura, nativo que se distribuye en los Andes desde Colombia hasta Venezuela (Goldenberg *et al.*, 2013; Bernal *et al.*, 2015). La información acerca de las características de las especies es escasa y restringida, por el momento para el trabajo original de la descripción de la especie (ver Triana, 1871) (Figs. 1A y B).

Miconia elaeoides Naudin (Sect. *Cremanium*) se distribuye en Colombia y Venezuela (Goldenberg *et al.*, 2013) y es parte de el clado de *Miconia* III, el cual incluye especies de *Miconia* de los Andes (Goldenberg *et al.*, 2008). Se caracteriza por ser arbusto de 2.5 a 5 m de alto, presente en áreas de páramo abiertas y en bosques de alta montaña (JBB, 2020). Tiene flores pequeñas en arreglos de panícula tirsoide, flores con hipantos campanulados y no hercogamicas, flores diplostemonas, 10- estambres isomórficos y con poros apicales en las anteras (Naudin 1850a, 1850b) (Figs. 1C y D).



Figura 1. Hábito y detalle de inflorescencia en panícula terminal en *Miconia cataractae* Triana (A, B) y *Miconia elaeoides* Naudin (C, D).

Se realizó una búsqueda en Herbario UPTC para encontrar registros de especies de *Miconia* presentes en el Páramo de Rabanal. Se realizaron visitas al Páramo de Rabanal, en el municipio de Ventaquemada, al Norte del departamento de Boyacá para la elección de las especies a trabajar. Allí se marcaron individuos de las especies *Miconia cataractae* y *Miconia elaeoides* y se registró el evento reproductivo de una de estas especies (*M. elaeoides*), mediante tratamientos que permitieron la manipulación de flores y anteras. Se dató el comportamiento de los visitantes florales de las dos especies y se recolectaron flores para ser llevadas al laboratorio para realizar procesos de medición y registro de datos. Adicional a esto se usó técnicas de microscopía electrónica de barrido para obtener en detalle registro de las anteras de estas especies. Para la toma de algunas medidas se tuvo en cuenta la siguiente imagen (Fig. 2). El análisis de datos se hizo a través de la plataforma R (www.r-project.org). Finalmente, los resultados de esta investigación fueron comparados con estudios de otras especies de *Miconia* que también crecen en zonas de alta montaña y pertenecen al clado (*Miconia* III) propuesto por Goldenberg et al. (2008).

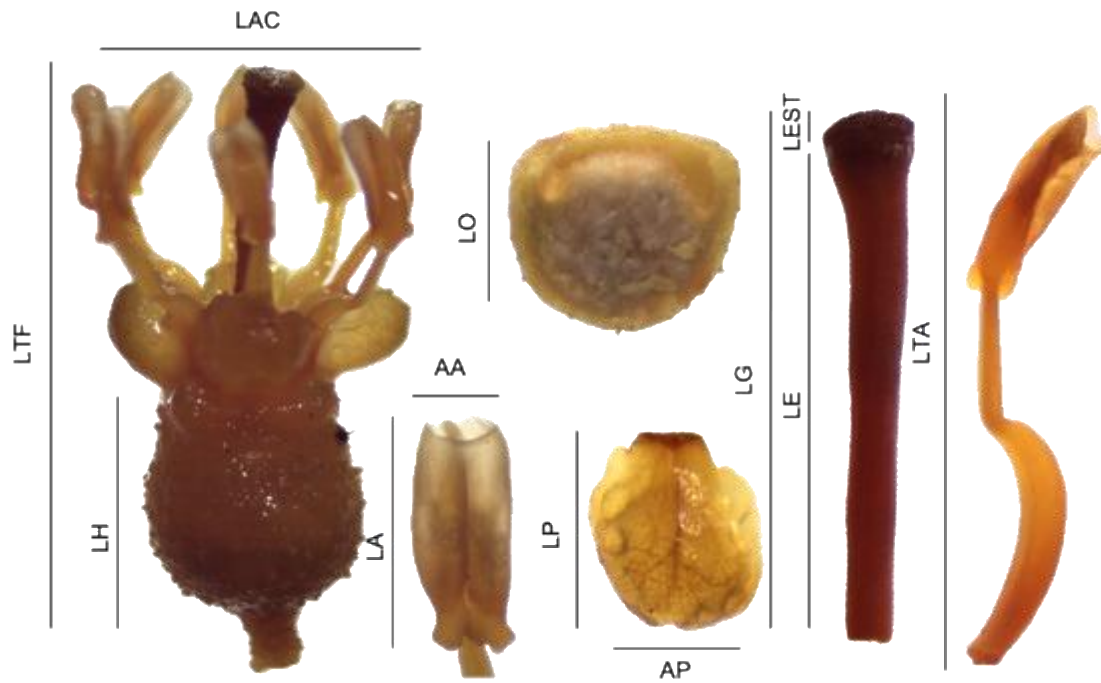


Figura 2. Medición de las partes florales LTF: Longitud Total de la Flor (LTF), Longitud apertura de la corola (LAC), Longitud del hipanto (LH), Ancho del hipanto (AH), Longitud del gineceo (LG), Longitud del estilo (LE), Longitud del estigma (LEST), Longitud de la antera o teca (LA), Ancho de la antera (AA), Longitud del ovario (LO), Longitud del gineceo (LG), Longitud del estilo (LE), Longitud del estigma (LEST), Longitud total de la antera (LTA).



BIBLIOGRAFÍA

- Albuquerque, L., Aquino, F., Costa, F., Miranda, Z. & Sousa S. (2013). Especies de Melastomataceae Juss. con potencial para la restauración ecológica de la vegetación riparia del cerrado. *Polibotánica*, 35: 1-19.
- Almeda, F., Michelangeli, F. & Viana, P. L. (2016). *Brasilianthus* (Melastomataceae), a new monotypic genus endemic to ironstone outcrops in the Brazilian Amazon. *Phytotaxa*, 273: 269-282.
- Amorim, A. M., Goldenberg, R., Michelangeli, F. A. (2009). A new species of *Physeterostemon* (Melastomataceae) from Bahia, Brazil, with notes on the phylogeny of the genus. *Systematic Botany*, 34: 324-329.
- Arroyo, K. M., Primack, R. & Armesto, J. (1982). Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany*, 69: 82-97.
- Bernal, R., Gradstein, S. R. & Celis, M. (eds.). 2015. *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>
- Brito, V. L. G., Fendrich, T. G., Smith, E. C., Varassin, I. G. & Goldenberg, R. (2016). Shifts from specialized to generalized pollination systems in Miconieae (Melastomataceae) and their relation with anther morphology and seed number. *Plant Biology Journal*, 18: 585-593.
- Brito, V. L. G., Rech, A. R., Ollerton, J. & Sazima, M. (2017). Nectar production, reproductive success and the evolution of generalized pollination within a specialised pollen-rewarding plant family: a case study using *Miconia theizans*. *Plant Systematics and Evolution*, 303: 709-718.
- Buchmann, S. L. (1983). Buzz pollination in Angiosperms. In *Handbook of experimental pollination biology*. Jones C. E. & R. J. Little. (Eds). Van Nostrand Reinhold, New York, 73-113 p.
- Cadavid, M. Biología reproductiva de *Miconia serrulata* en la Amazonia colombiana. *Tesis de pregrado*. Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias, Biología (Bogotá) **2004**.
- Cantillo, E., Lozada, A. & Pinzón, J. (2009). Caracterización sucesional para la restauración de la Reserva Forestal Cárpatos, Guasca, Cundinamarca. *Revista Colombia Forestal* 12: 103-118.



Carrillo, Q. A., Quiroz-Enríquez, J., Morales-Nieto, C. & Jiménez, L. M. (2010). Apomixis y su importancia en la selección y el mejoramiento de gramíneas forrajeras tropicales. Revisión. Revista Mexicana Ciencias Pecuarias, 1: 25-42.

Cogniaux, A. 1891. Melastomataceae. Pag. 1-1256. En: A. De Candolle, C. De Candolle, eds. Monographiae Phanerogamarum. Vol. 7 Masson, Paris.

Fritsch, P. W., Almeda, F., Renner, S. S., Martins, A. B. & Cruz, B. C. (2004). Phylogeny and circumscription of the near-endemic Brazilian tribe Microlicieae (Melastomataceae) American Journal of Botany, 91: 1105-1114.

Goldenberg, R. & Shepherd, G. J. (1998). Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in "Cerrado" vegetation. Plant Systematics and Evolution, 211: 13-29.

Goldenberg, R. (2000). O gênero *Miconia* Ruiz & Pav. (Melastomataceae): I. Listagens analíticas, II. Revisão taxonômica da seção *Hypoxanthus* (Rich. ex DC.) Hook.F. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 259 pp.

Goldenberg, R. & Varassin, I. G. (2001). Sistemas reprodutivos de especies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiáí, Saõ Paulo, Brasil. Revista Brasileira de Botânica, 24: 283-288.

Goldenberg, R., Penneys, D., Almeda, F., Judd, W. S. & Michelangeli, F. A. (2008). Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): Patterns of stamen diversification in a megadiverse Neotropical genus. International Journal of Plant Sciences, 169: 963-979.

Goldenberg, R., Almeda, F., Caddah, M. K., Martins, A. B., Meirelles, J., Michelangeli, F. A. & Weiss, M. (2013). Nomenclator botanicus for the neotropical genus *Miconia* (Melastomataceae: Miconieae) Phytotaxa, 106: 1-171.

Gustafsson, A. (1946). Apomixis in higher plants. Part I. The mechanism of apomixis. Acta Universitaria Lundensis, 42: 1-66.

Gustafsson, A. (1947). Apomixis in higher plants. Part II. Causal aspects. Acta Universitaria Lundensis, 43: 72-178.

Harter, B., Leistikow, C., Wilms, W., Truylio, B. & Engels, W. (2002). Bees collecting pollen from flowers with poricidal anthers in a south Brazilian Araucaria forest: a community study. Journal of Apicultural Research 41: 9-16.



Henao, C. M. Dependencia de la polinización por abejas para las especies de la familia Melastomataceae asociadas a los afloramientos rocosos al sur de la Serranía de la Macarena, Meta, Colombia. *Tesis de Maestría*, Universidad Nacional de Colombia (Bogotá) **2019**.

Jardín Botánico de Bogotá (JBB). Plataforma de nombres comunes de las plantas de Bogotá. *Miconia elaeoides*
<http://coleccion.es.jbb.gov.co/nombrescomunesbogota> (accessed: November 2020).

Judd, W. S. & Skee, J. D. (1991). Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). IV. Generic realignments among terminal-flowered taxa. *Bull. Florida Museum of Natural History*, 36: 25-84.

Kriebel, R. & Zumbado, M. A. (2014). New reports of generalist insect visitation to flowers of species of *Miconia* (Miconieae: Melastomataceae) and their evolutionary implications. *Brittonia*, 66: 396-404.

Lumer, C. (1980). Rodent pollination of *Blakea* (Melastomataceae) in a Costa Rican cloud forest. *Brittonia*, 32: 512-517.

Lumer, C. & Schoer, R. D. (1986). Pollination of *Blakea austin-smithii* and *B. penduliflora* (Melastomataceae) by small rodents in Costa Rica. *Biotropica*, 18: 363-364.

Luo, Z., Zhang, D. & Renner, S. S. (2008). Why two kinds of stamens in buzz-pollinated flowers? Experimental support for Darwin's division-of-labour hypothesis. *Functional Ecology*, 22: 794-800.

Martin, C. V., Little, D., Goldenberg, R. & Michelangeli, F. A. (2008). A preliminar phylogenetic analysis of the polyphyletic genus *Leandra* (Miconieae, Melastomataceae), *Cladistics*, 24: 315-327.

Maia, F. R., Varassin, I. G., & Goldenberg, R. (2015). Apomixis does not affect visitation to flowers of Melastomataceae, but pollen sterility does. *Plant Biology (Stuttgart)*, 18: 132-138.

Manrique-Valderrama, N. T. & Morales-Puentes, M. E. (2016). Frutos y semillas en remanentes de bosque altoandino del páramo de rabanal (Boyacá, Colombia), *Bistua*, 14: 141-168.

Mendoza, H. & Ramírez, B. (2006). Guía ilustrada de géneros Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt; Universidad del Cauca. Bogotá D. C., Colombia. 288 p.



Michelangeli, F. A., Penneys, D. S., Giza, J., Soltis, D., Hils, M. H. & Skean, D. J. D. (2004). A preliminary phylogeny of the tribe Miconieae (Melastomataceae) based on nrITS sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon*, 53: 279-290.

Michelangeli, F. A., Nicolas, A., Morales-Puentes, M. E. & David, H. (2011). Phylogenetic relationship of *Allomaieta*, *Alloneuron*, *Cyphostyla* and *Wurdastom* (Melastomataceae) and the resurrection of the tribe Cyphostyleae. *International of Plant Sciences*, 172: 1165-1178.

Michelangeli, F. A., Guimaraes, P. J. F., Penneys, D. S., Almeda, F. & Kriebel, R. (2013). Phylogenetic relationships and distribution of new world Melastomeae (Melastomataceae) *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171: 38-60.

Michelangeli, F. A., Almeda, F., Alvear, M., Bécquer, E. R., Burke, J., Caddah, M. K., ... & Ulloa C. (2016). Proposal to conserve *Miconia* nom. Const. against the additional names *Maieta* and *Tococa* (Melastomataceae: Miconieae). *Taxon*, 65: 892-893.

Michelangeli, F. A., Goldenberg, R., Almeda, F., Judd, W. S., Bécquer, E.D., Ocampo G., ... & Penneys, D. S. (2019). Nomenclatural novelties in *Miconia* (Melastomataceae: Miconieae). *Brittonia*, 71: 82-121.

Morales, M. E. (2010). Análisis filogenético de *Huillaea* Wurdack (Melastomataceae) basado en datos morfológicos y moleculares. Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales, Programa de Doctorado en Ciencias-Biología. Universidad Nacional de Colombia. 233 p. <http://bdigital.unal.edu.co/8627/>

Morales, M., Otero, J., van der Hammen, T., Torres, A., Cadena, C., Pedraza, ... & Cadenas, L. (2007). *Atlas de páramos de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C.

Naudin, C. V. (1850a). Melastomacearum monographicae descriptiones. *Annales des Sciences Naturelles; Botanique*, 17: 82-246.

Naudin, C. V. (1850b). Melastomacearum monographicae descriptiones. *Annales des Sciences Naturelles; Botanique*, 15: 276-345.

Nogler, G. A. (1984). Gametophytic apomixis. In Johri, B. M. (Ed.), *Embryology of angiosperms*. Berlin, Heidelberg, New York. Springer.



Penneys, D. S. & Judd, W. S. (2003). The resurrection and lectotypification of *Tetrazygia fadyenii* (Melastomataceae: Miconieae), a hummingbird pollinated treelet endemic to Jamaica. *Sida*, 20: 877-884.

Penneys, D.S. & Judd, W. S. (2005). A systematic revision and cladistic analysis of *Charianthus* (Melastomataceae) using morphological and molecular characters. *Systematic Botany*, 30: 559-584.

Penneys, D. S. (2007). Phylogeny and character evolution in the Blakeeae (Melastomataceae). PhD diss. University of Florida, Gainesville.

Penneys, D. S., Michelangeli, F. A, Judd, W. S. & Almeda, F. (2010). Henrietteae (Melastomataceae): a new neotropical berry-fruited tribe. *Systematic Botany*, 35: 783-800.

Posada-H, J. M. (2013). Novedades corológicas de la familia Melastomataceae para el departamento de Caldas, Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 17: 38-43.

Posada-H., J. M. Sierra-Girado, J. A., Sanín, D. & Coca, L. F. (2016). *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 20: 17-26.

Quiñones-M., L. M. (2001). Diversidad de la familia Melastomataceae en la Orinoquia colombiana. *Biblioteca J. J. Triana*, Vol. 15. Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales.

Renner, S. S. (1989). A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76: 496-518.

Renner, S. S. (1993). Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal Botanical*, 13: 519-540.

Richards, A. J. (1986). *Plant breeding systems*. London: Allen & Unwin.

Santos, A. P. M., Romero, R., Oliveira, P. E. A. M. (2010). Biología reproductiva de *Miconia angelana* (Melastomataceae), endémica da Serra da Canastra, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Botânica*, 33: 333-341.

Stiles, G. & Roselli, L. (1993). Consumption of fruits of the Melastomataceae by birds: how diffuse is coevolution? *Vegetation*, 107,108: 57-73.

Stone, R. D. (2006). Phylogeny of Major Lineages in Melastomataceae, Subfamily Olisbeoideae: Utility of Nuclear Glyceraldehyde 3-Phosphate Dehydrogenase (GapC) Gene Sequences. *Systematic Botany*, 31: 107-121.



Triana, J. (1867). Melastomataceae. Pp 725-773. En G. Bentham & J. D. Hooker, Genera Plantarum. Reeve & Co., Lóndres, UK.

Vallejo-Marín, M., Manson, J. S., Thomson, J. D., Barrett S. C. H. (2009). Division of labour within flowers: Heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 828-839.

Varassin, G. I., Penneys, D. S. & Michelangeli, F. A. (2008). Comparative anatomy and morphology of nectar-producing Melastomataceae. *Annals of Botany*, 102: 899-909.

Wurdack, J. J. (1953). A revision of the genus *Brachyotum* (Tibouchineae Melastomataceae). *Memories of the New York Botanical Garden*, 8: 343-407.

Wurdack, J. J. (1980). Melastomatacae. En G. Harling & B. Sparre (Eds.). *Flora of Ecuador*. 13: 1-406. Swedish Natural Science Research Council, Estocolmo.



PRODUCTOS

Ponencia presentada

Biología Reproductiva de *Blakea granatensis* Naudin (Melastomataceae), en un bosque andino de Santander, Colombia

Naisla Tatiana Marique Valderrama, Pablo Andrés Gil Leguizamón & María Eugenia Morales Puentes

X Congreso Colombiano de Botánica

Agosto, 18-22 de 2019

Universidad de la Amazonía, Florencia, Caquetá

Ponencia oral

IMPACTO

Comunidad científica

Comunidad en general



CAPITULO II.

Primer reporte de sistema de polinización generalizada en Melastomataceae para los Páramos Andinos

Título consecutivo: Sistemas de polinización generalista en Melastomataceae

RESUMEN:

Melastomataceae es una familia megadiversa y ha desarrollado transiciones de sistemas de polinización especializados a generalistas. Estas transiciones están asociadas con la colonización de nuevos hábitats, hábitos de polinizadores que pueden ser inconstantes como puede ocurrir con polinizadores especializados, los cuales son escasos en ecosistemas de tierras altas. Cuando los polinizadores son escasos o no existen, surgen sistemas de reproducción autónomos como son la apomixis y la autopolinización. En este estudio se mostró los rasgos morfológicos asociados con sistemas de polinización generalista, la mezcla en sistemas reproductivos y la producción de néctar en dos especies de los Andes colombianos *Miconia cataractae* Triana y *Miconia elaeoides* Naudin. Se encontró presencia de flores pequeñas, anteras cortas, con tamaño de poro de mediano a grande, diversidad de polinizadores como son abejas, incluyendo a otros grupos como Dipteros, Lepidópteros, Coleópteros e incluso una especie de colibrí visitó una de las especies estudiadas. Igualmente, se encontró la producción de néctar a través de estructuras en la antera, con néctar de 1.62 y 0.09 μl y un promedio de concentración de azúcar de 6.78% y 6.13%, respectivamente. Por último, se corroboró los sistemas reproductivos con *M. elaeoides* y se encontró la producción de frutos en todos los tratamientos incluido el control. Esto es un tipo de autocompatibilidad. En conclusión, estas especies son generalistas y tienen rasgos que les permiten ser clasificados como tal. Esta representación es el primer reporte para sistemas de generalización de *Miconia* (y Melastomataceae) en los Andes y el primer registro para una especie de poro pequeño de la Sección *Amblyarrhena* y es también el primer reporte para las especies de la Sección *Cremanium* de poro grande en Colombia.

Palabras clave: Boyacá, Colombia, *Miconieae*, néctar, Páramo,

INTRODUCCIÓN

Los sistemas de polinización especializados son en general una consecuencia de la evolución de los rasgos florales que responden a ciertos grupos funcionales de polinizadores más eficaces (Stebbins, 1971; Fenster et al., 2004). No obstante, las



adaptaciones florales que permiten una polinización dada por animales y con menor eficiencia, pueden evolucionar si hay una mejora en su aptitud o fitness (Aigner, 2001), y si los trade-off o compensaciones generadas por estos polinizadores son mínimas (Castellanos et al., 2004; Muchhala, 2003), proporcionando el surgimiento de sistemas de polinización generalistas. Por otra parte, aunque existe una mayor prevalencia de sistemas generalistas en las interacciones planta-polinizador (Waser et al., 1996), aún se presentan sesgos metodológicos que combinado con la complejidad de la naturaleza de los sistemas de polinización generalista y su variabilidad en el tiempo y el espacio han creado limitaciones en la construcción de una estructura empírica desde una perspectiva evolutiva (Waser et al., 1996; Gómez & Zamora, 2006; King et al., 2013).

Esta transición asociada con la colonización de nuevos hábitats por parte de polinizadores que pueden ser de baja variedad de especies (Armbruster & Baldwin, 1998; Marten-Rodríguez et al., 2010), o hábitats donde los polinizadores especializados son escasos (por ejemplo: diversidad de abejas en ambientes de tierras altas, Arroyo et al., 1982; Kriebel y Zumbado, 2014). Además de esto, cuando polinizadores son escasos o no existen, pueden surgir sistemas de reproducción autónomos (Barrett, 1996), como apomixis o autopolinización (Kriebel et al., 2015).

Melastomataceae es una familia de angiospermas megadiversa con alrededor de 5750 especies en 177 géneros (Michelangeli et al., 2020). La mayoría de especies en Melastomataceae presentan “flores con polen” (*sensu* Vogel, 1978), con estambres heteromórficos y anteras poricidas (Renner, 1989). Sin embargo, muchas especies tienen flores con hercogamia pronunciada (separación espacial entre estructuras masculinas y femeninas) por lo tanto, requieren de vectores activos que transporten el polen desde las anteras al estigma, para llevar a cabo procesos de polinización (Renner, 1989). Estos rasgos florales están fuertemente relacionados con la polinización por zumbidos “buzz-pollination” (Buchmann, 1983), con hasta un 98% de especies Neotropicales polinizadas de esta manera (Renner, 1989), apuntan a que este sistema de polinización especializada está muy conservado.

Sin embargo, varios cambios en estos rasgos han sido descritos para la familia, así como, cambios desde flores productoras de polen a flores productoras de néctar en géneros que no están relacionados como ocurre en *Blakea*, *Brachyotum*, *Charianthus*, *Huilaea*, *Meriania* y *Miconia* (Varassin et al., 2008; Brito et al., 2017; Dellinger et al., 2018; 2019), resultado en una polinización por vertebrados, así como por otros insectos diferentes a las abejas (Varassin et al., 2008; Brito et al., 2017; Dellinger et al., 2018; 2019). Además, muchos estudios sugirieron una transición de sistemas de polinización especializado por insectos a un sistema de polinización generalista en la tribu Miconieae (Santos et al., 2010; Kriebel & Zumbado 2014; Maia et al., 2016; Brito et al., 2016; 2017; Michelangeli et al., 2019; Gavrutenko et al., 2020).



Esta transición puede estar asociada con cambios en la morfología de los estambres y a la simetría floral probablemente en respuesta evolutiva, relacionadas con cambios de polinización y cambios en los sistemas reproductivos en la tribu (Goldenberg & Shepherd 1998; Goldenberg et al., 2008; Brito et al., 2016; 2017; Gavrutenko et al., 2020). Específicamente, en la sección *Cremanium*, los estambres son cortos y las anteras se caracterizan por ser cortas y tener poros grandes (Goldenberg et al., 2008), en contraste con las especies de la sección *Amblyarrhena*, donde las flores presentan anteras cortas con poros pequeños (Goldenberg et al., 2008). Estos cambios de poros pequeños a grande han permitido a estas especies explorar nuevos gremios de polinizadores más allá de abejas que polinizan por medio de zumbidos (es decir, moscas y avispa), lo que permite generar interacciones generalistas entre la flor y el polinizador (Goldenberg et al., 2008; Kriebel & Zumbado, 2014; Brito et al., 2016).

Además de los eventos indicados anteriormente, en *Miconia* (Miconieae), la hercogamia es menos común (Goldenberg et al., 2008) y se han registrado en especies auto-incompatibles, auto-compatibles y apomícticas (Renner, 1989; Goldenberg & Shepherd, 1998; Goldenberg & Varassin, 2001; Santos et al., 2010; Maia et al., 2016), incluso, especies auto-compatibles de *Miconia* presentan un sistema de polinización generalizado (Santos et al., 2010; Maia et al., 2016).

Para Colombia se registran 987 especies de Melastomataceae, y el género *Miconia* está representado por 382 especies (Bernal et al., 2015). Los estudios sobre biología reproductiva y ecología de polinización de Melastomataceae de Colombia son escasos. Solo existen dos estudios sobre el tema, uno sobre la dependencia de las abejas de las especies de Melastomataceae (Henao, 2019), y otro que evaluó el sistema reproductivo de *M. serrulata* en la Amazonía colombiana (Cadavid, 2004). Sin embargo, no hay información sobre el sistema reproductivo y la interacción planta-polinizador en ecosistemas en altas elevación sobre los Andes colombianos. Por lo tanto, con el aumento de elevación, se esperó una reducción de los principales polinizadores de Melastomataceae (es decir: abejas zumbadoras, Arroyo et al., 1985), y un sistema de polinización generalizado, especialmente para clados reconocidos por presentar sistemas generalizados, como ocurre en *Cremanium* (Gavrutenko et al., 2020).

En este estudio investigamos si los cambios morfológicos que se asocian habitualmente con la generalización de los sistemas de polinización “flores pequeñas e isomorfas, anteras cortas”, también se reflejan en estrategias de polinización generalistas, así como ocurre con sistemas reproductivos mixtos y la producción de néctar. Para ello, elegimos como modelo a *Miconia cataractae* y *M. elaeoides* como un modelo por sus características florales: flores pequeñas e isomorfas, anteras cortas, pero con tamaños de poro contrastantes. Este estudio representa el primer sistema de polinización generalista registrado para *Miconia* y



(Melastomataceae) en los Andes y el primer registro para una especie con poros pequeños de la Sección *Amblyrrhaena*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Se llevó a cabo trabajo de campo desde diciembre de 2019 hasta marzo de 2020 en el municipio de Ventaquemada en el Páramo de Rabanal (5°25'06.9" N, 73°32'46.9" W, 3355 m altitudinales), vereda Montoya, sector Mata Negra (Fig. 3). La temperatura mínima y máxima mensual es 12°C y 16.5°C, respectivamente, con un valor promedio multianual de 14.4 °C. La precipitación promedio varía entre 650 a 950 mm. El clima está clasificado como semi-húmedo a seco de acuerdo con el sistema de Caldas-Lang (CAR et al., 2014), y como un bosque muy húmedo montano de acuerdo al sistema de Holdridge (Morales et al., 2007). Este presenta una distribución de lluvias bimodal, en periodos desde marzo hasta julio y desde octubre a noviembre. Los periodos secos son desde febrero hasta agosto (21 mm) (Morales et al., 2007).

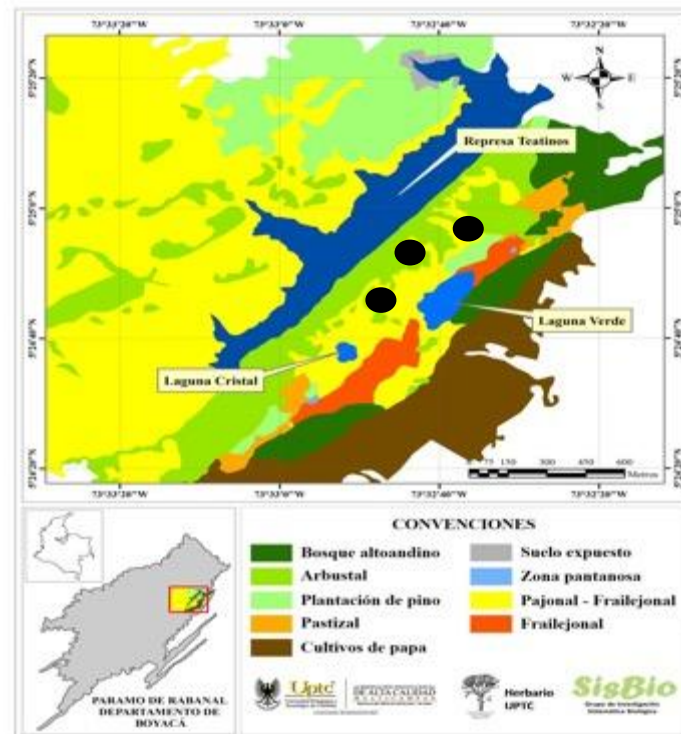


Figura 3. Mapa del área de estudio. Los puntos negros indican tres puntos de muestreo en la Vereda Montoya, Sector Mata negra, Páramo de Rabanal, Ventaquemada, departamento de Boyacá, Colombia.



Morfología floral

Se estudiaron aspectos de la biología floral, se incluyó tiempo en la floración, receptividad estigmática, presencia de néctar y morfometría de los verticilos florales. Se describió la morfología floral con base en 30 flores aleatorias (en tres individuos por especie). Se determinó la receptividad estigmática por medio de la actividad catalítica superficial (Dafni et al., 2005; Fleet, 1952) en botones florales previos a la antesis y flores en antesis teniendo en cuenta las flores embolsadas desde botón floral. Se recolectó el néctar presente en las flores (12 flores/especie; Varassin et al., 2008) y se registró el volumen con un capilar graduado, así como el contenido total de azúcar que contiene el néctar recolectado usando un refractómetro de mano (rango de concentración de 0-32% Brix). Para la morfometría floral, se midió: i) diámetro y longitud de la corola (LAC), ii) ancho (APA) y longitud del poro de la antera (LPA), iii) longitud de la antera (LA), siguiendo Brito et al. (2016), adicionalmente, se tomó medidas de iv) ancho de la antera (AA), v) longitud del estilo (LE), vi) longitud del estigma (LEST), vii) longitud total del gineceo (LG), viii) longitud del ovario (LO), ix) longitud total de la flor desde la base del pedúnculo de la flor hasta el ápice de las anteras (LTF), x) longitud (LH) y ancho del hipanto (AH), xi) Longitud (LP), ancho de los pétalos (AP) y xii) longitud total de la antera incluido el filamento (LTA) (Fig. 1). El área del poro de la antera (ARPA) se hallará mediante la fórmula del área de la elipse. Las medidas de las flores se obtuvieron en flores conservadas en alcohol al 70% observadas en un microscopio estereoscopio con cámara integrada. Se calculó la relación entre el área del poro y la longitud de la antera (AP/LA) (Brito et al., 2016), ya que la liberación de polen puede ser diferente entre anteras que tienen la misma área del poro, dependiendo de la longitud de la antera, y esta se comparó con Brito et al. (2016). Además, se verificó la aparición de estomas nectarios como en Varassin et al. (2008), mediante microscopía electrónica de barrido (SEM, Carl Zeiss de serie Blanca 994448) en el Instituto para la Investigación e Innovación en Ciencia y Tecnología de Materiales (INCITEMA) de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC). Para la microscopía electrónica de barrido, se deshidrataron las muestras en una serie de etanol-acetona y las recubrimos durante 4,5 min con oro-paladio en un evaporador/metalizador turbo Quorum Q150R ES apoyado por una bomba turbomolecular. La morfometría floral se analizó con estadística descriptiva (valore mínimo, máximo, promedio y desviación estándar) coeficiente de variación y correlación entre variables.

Visitantes florales

Se hicieron observaciones directas (*sensu* Dafni 1992) para registrar los visitantes florales en tres individuos por especie, durante sesiones de ocho horas durante cuatro días, con un total de 32 horas de observación por especie. Se registró las especies, hora de visita, número de flores visitadas en una misma planta y



comportamiento del visitante, tal como: contacto con el estigma, posado, consumo de néctar y polen, de acuerdo con lo anterior, clasificamos los visitantes como polinizadores cuando accedían al recurso y hacían contacto con el estigma y anteras; polinizadores/neectarívoros, si además de tener contacto con estructuras reproductivas de la flor consumían néctar; ladrones, cuando por su tamaño corporal acceden al recurso y no tienen contacto con el estigma; robadores cuando acceden ilegítimamente al recurso (Inouye, 1980). Se fotografiaron los insectos y se recolectaron individuos para ser identificados en el laboratorio de Entomología de la UPTC. Los insectos se depositaron en el museo de Historia Natural Luis Gonzalo Andrade, UPTC. Se identificó las especies de visitantes más frecuentes (*Apis mellifera*, *Bombus rubicundus* y *Calliphora nigribalis*) en las dos especies de *Miconia*. Se correlacionó la cantidad de visitas a lo largo de las horas del día para las especies de visitantes más frecuentes. Se aplicó prueba de normalidad a los datos (variable: tiempo de visita en las flores en segundo. Factor: especie de visitante) se aplicó prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para identificar diferencias estadísticas, con un nivel de significancia de $P \leq 0.05$. En caso de encontrar diferencias significativas, se empleó la prueba de Mann-Whitney y Wilcoxon para determinar cuales especies de visitantes más frecuentes fueron diferentes.

Sistema reproductivo

Se aplicaron cuatro tratamientos para determinar el sistema de apareamiento de las plantas incluido el control (Radford et al., 1974): 1) Autopolinización espontánea, donde se embolsaron botones florales; 2) autopolinización manual donde se transfirió manualmente polen de las anteras al estigma de la misma flor, las flores se embolsaron; 3) polinización cruzada, donde el polen se transfirió manualmente de las anteras de un individuo al estigma de otro individuo, las flores se embolsaron; 4) polinización abierta (control), donde la flor solo se marcó, 5) apomixis, donde los estigmas en las yemas se cubrieron con un pegamento y luego se embolsaron. Se realizaron los tratamientos en tres individuos y se usaron 10 flores por tratamiento en cada individuo, resultando 30 flores por tratamiento. Se realizó seguimiento al desarrollo del fruto hasta la maduración, durante un mes aproximadamente. El éxito reproductivo se estimó por el número de frutos formados por tratamiento. Se comparó el desarrollo de los frutos entre tratamientos de polinización mediante pruebas de Chi cuadrado y la prueba de rango múltiple de Tukey para encontrar diferencias significativas entre tratamientos. Adicional, se calculó el índice de auto-compatibilidad (ISI, *sensu* Bullock, 1985), como la proporción de frutos formados entre autopolinización y polinización cruzada. Se interpretó valores superiores a 0,25 como una indicación de auto-compatibilidad (Zapata & Arroyo, 1978; Oliveira & Gibbs, 2000). También se calculó el Índice de Eficacia Reproductiva (RE, Zapata & Arroyo, 1978; Oliveira & Gibbs, 2000), que es la relación entre los frutos formados por polinización abierta o control y polinización cruzada. Los experimentos de cruces se realizaron



solo para *M. elaeoides*, debido a la disponibilidad de flores en el campo y la imposible movilidad causada por COVID-19.

RESULTADOS

Morfología floral

Se incluyó una descripción ampliada sobre la morfológica de las especies

Miconia cataractae Triana

Arbustos o árboles de 3 a 8 m de altura. **Ramas** subcuadrangulares con entrenudos y con **tricomas** dendríticos cortos, rufos de 0,1–0,5 mm de largo, caducos; ejes de la inflorescencia con cubierta densa de tricomas similares a los de ramas; envés con densos tricomas ramificados cortos y caducos sobre las venas primarias, en las axilas de las venas secundarias en la base de la lámina presenta domacios. **Hojas** 2-4 por nudo, decusadas, con tomento furfuráceo-estrellado; **peciolos** agudos en ambos extremos, 2–4.5 cm de largo. **Lámina foliar** de 6–14 × 7–10 cm, elíptico-lanceoladas, obovada-elíptica u ovada; base obtusa a redondeada; ápice levemente acuminado a agudo; margen denticulado y revoluto; haz con escasos tricomas estrellados a glabérrima; envés con abundantes tricomas estrellados cortos de color marrón con nervios pálidos, escasamente estrellados-pubescentes en lados separados. **Nervadura** acródroma con 2 pares de venas, 1 par de venas marginales. **Inflorescencia** decusada con cimas terminales, de brotes largos, de 7–10 cm de largo, con más de 300 flores en cada inflorescencia; ejes cuadrangulares; eje central con 4–7 nudos de ramificación; ápices trifloros; brácteas en el primer nudo semejante a hojas pequeñas, con lámina elíptica u obovado-elípticas; bractéolas filiformes u oblongas, caducas desde botones florales. **Flores** pequeñas, 5-meras, pediceladas; pedicelo 0,6–1,0 mm de largo. **Hipanto** campanulado, de 3,28–5,12 mm de largo y 2,95–4,73 mm de ancho; externamente con cubierta de tricomas ramificados cortos como en la inflorescencia o con tricomas adpresos. **Cáliz** alargado-campanulado, lobulado (5), externamente con indumento similar al hipanto; tubo del cáliz de 1–3 mm de largo; lóbulos anchamente redondeados, de 0,5–0,7 mm; diente dorsal diminuto, de 0,3 mm de largo. **Corola** con pétalos reflexos en flores abiertas, más cortos que el tubo, desde oblatos hasta oblongos, glabros, blancos, base atenuada, angosta ampliándose hasta 1/6 de la lámina apicalmente con bordes enrollados que dan la apariencia de un ápice agudo. **Estambres** 10, isomorficos; filamentos, aplanados basalmente 4,88–8,50 mm de largo, glabros, amarillos y un poco más cortos que el conectivo; conectivo oblongo-obtuso, inapendiculado, estimulado por una base estrecha del ovario, ranurado, glaberrimo; anteras amarillo claro, oblongas, 0,11–0,87 × 1,98–3,65 mm, con un poro apical, oblato de 0,14–0,19 × 0,24–0,35 mm de diámetro; conectivo levemente prolongado en la base dorsal, diminutamente bilobulado. **Ovario** 3-locular, completamente fusionado al hipanto. **Estilo** columnar, de 3,91–7,43 mm



de largo y engrosado hacia el ápice, **estigma** capitado a peltado. **Frutos** ovoides con el cáliz persistente. **Semillas** piramidales con aristas de color marrón claro (Fig. 4).

Miconia elaeoides Naudin

Arbustos o árboles de bajo porte de 2 a 5 m de altura. **Ramas** subcuadrangulares con entrenudos y con tomento corto y **tricomas** dendríticos cortos, de 0,1–0,5 mm de largo a hirsuto, caducos, ramas maduras lisas, teretes a glabras; ejes de la inflorescencia con cubierta densa de tricomas similares a los de ramas; envés con tricomas ramificados cortos y caducos sobre las venas primarias, en las axilas de las venas secundarias en la base de la lámina presenta domacios. **Hojas** isofilas, subcoreáceas. En herbario acartonadas; **peciolos** 4–8 mm de largo. **Lámina foliar** de 3–4 × 2–3,5 cm, elíptica, obovada-elíptica u ovada; base obtusa a redondeada; ápice levemente acuminado a agudo; margen entera; haz con escasos tricomas estrellados; envés con abundantes tricomas estrellados cortos. **Nervadura** con dos pares de venas secundarias acompañando a la vena media, plinervias, venación acrodroma. **Inflorescencia** en paniculada tirsoidea, terminal, de 5–7 cm de largo, con 25 hasta 48 flores; ejes cuadrangulares; eje central con 4–6 nudos de ramificación; ápices trifloros; brácteas en el primer nudo semejante a hojas pequeñas, con lamina elíptica u obovado-elípticas; bractéolas filiformes u oblongas, caducas desde botones florales. **Flores** 5-meras, congestadas en la parte terminal de la inflorescencia, sésiles o pediceladas; pedicelo 0,6–1,0 mm de largo. **Hipanto** campanulado de 3,68–5,22 mm de largo; externamente con cubierta de tricomas ramificados cortos como en la inflorescencia o con tricomas adpresos. **Cáliz** campanulado, brevemente denticulado; tubo del cáliz de 1–2 mm de largo lóbulos de 0,3–0,7 mm de largo; diente dorsal diminuto, de 0,1 mm de largo. **Corola** con pétalos reflexos en flores abiertas; pétalos obovados, cóncavos, emarginados, glabros, blancos a amarillo pálido fuerte, apicalmente con bordes enrollados que dan la apariencia de un ápice agudo a retusado y base ligeramente atenuada. **Estambres** 10, isomórficos; filamentos aplanados basalmente 4,91–10,86 mm de largo, glabros; anteras, oblongas, amarillo claro, 0,28–0,44 × 1,69–2,93 mm, con dos poros apicales de 0,12–0,37 × 0,34–0,60 mm de diámetro; conectivo con base gibosa o prolongado levemente en la base dorsal, bilobulado, glándulas plateliformes, secretoras de néctar en los lobulos de la antera. **Ovario** globosamente umbilicado, 3-locular, completamente fusionado al hipanto. **Estilo** columnar, filiforme, de 5,34–8,88 mm de largo y engrosado hacia el ápice, **estigma** puntiforme. **Frutos** ovoides con el cáliz persistente. **Semillas** piramidales con aristas de color marrón claro. (Fig. 5).

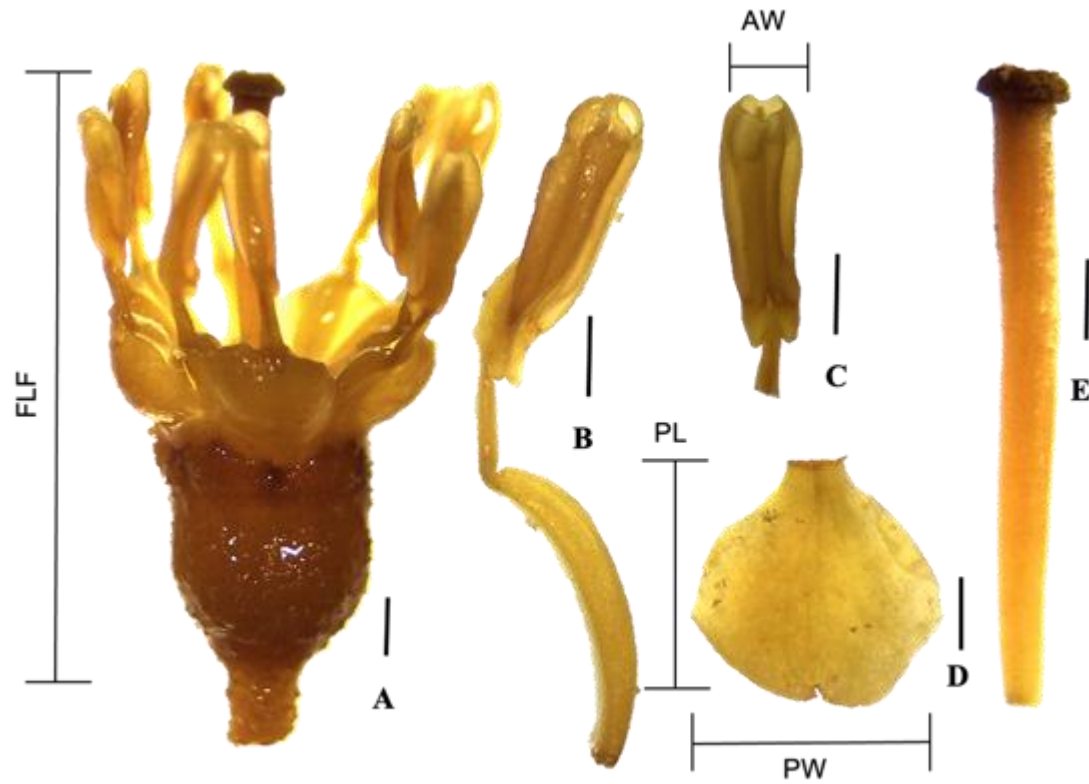


Figura 4. Morfología floral de *Miconia cataractae*. **A.** Flores en antesis con pétalos reflexos, hipanto campanulado y estambres isomórficos. **B.** Anteras desplegadas. **C.** Antera con poro apical. **D.** Pétalo de la flor. **E.** Gineceo con estilo columnar y estigma capitado a peltado.

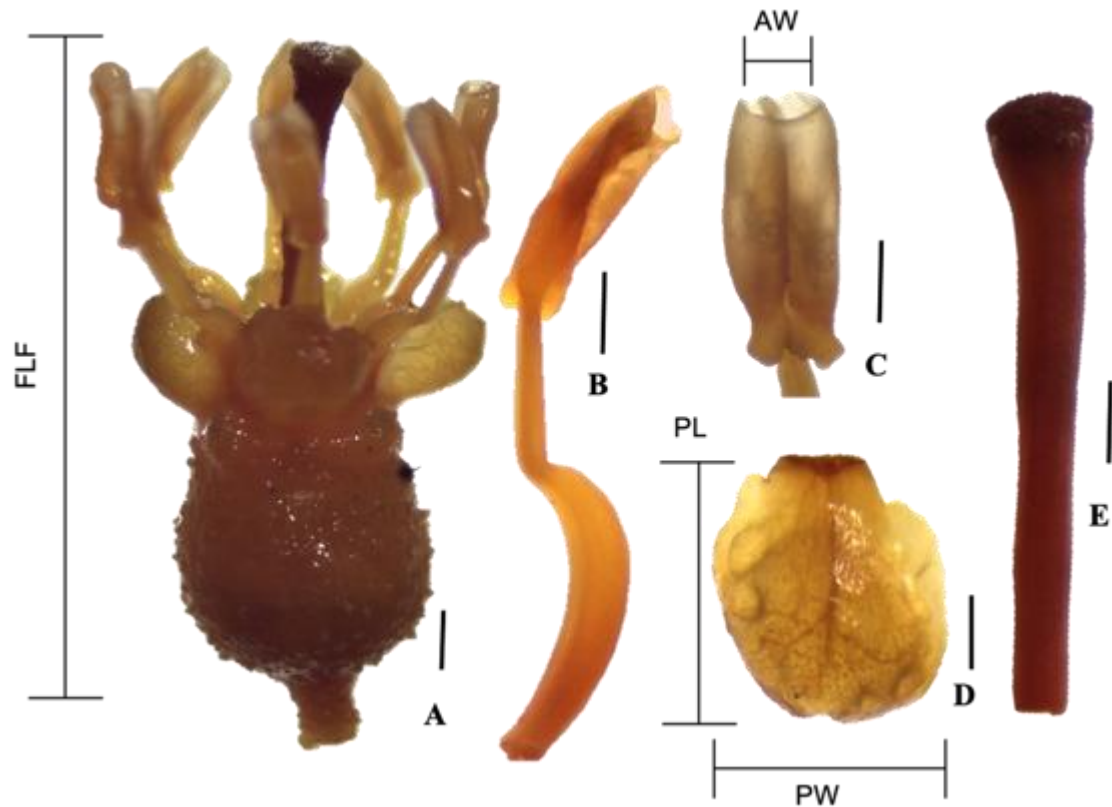


Figura 5. Morfología floral de *Miconia elaeoides*. **A.** Flores en antesis con pétalos reflexos, hipanto campanulado y estambres isomórficos. **B.** Anteras desplegadas. **C.** Antera con poro apical. **D.** Pétalo de la flor. **E.** Gineceo con estilo columnar y estigma punctiforme.

La fenofase de floración de las dos especies ocurrió aproximadamente de seis a ocho semanas en época seca, entre octubre y diciembre para *Miconia cataractae* y de enero a febrero para *M. elaeoides*. Las flores permanecieron abiertas (antesis) pocos días (2-3 días). Los botones florales abren después de dos a tres días en ambas especies y permanecen abiertas por dos semanas, posteriormente, caen las partes de la flor, pétalos, estambres y el gineceo permanece. La receptividad estigmática permaneció activa desde preantesis incluso hasta después de la caída de los verticilos o partes florales en ambas especies. *Miconia cataractae* produjeron un promedio de 344 flores por inflorescencia y *M. elaeoides* un promedio de 42 flores. Las flores de *M. cataractae* and *M. elaeoides* están organizadas en inflorescencias en panículas de dicasios terminales y congestifloras en la parte apical. Las flores de las dos especies son de color blanco crema y son pequeñas de un promedio de 9.6 y 10.9 mm de longitud, respectivamente (*M. cataractae* en Tabla 1, Fig. 6; *M. elaeoides* en Table 2, Fig. 7). Las anteras son blancas a amarillas claro, cuneadas, con estambres geniculados o sentados (es decir que en estado de botón floral los filamentos de la antera están plegado y en estado de antesis el filamento se despliega alcanzando



la misma altura del gineceo) y un poro simple pequeño en *M. cataractae* (Tabla 1, Fig. 8) y anteras obovadas con un poro mediano-grande y un septum bien definido entre las dos tecas que no alcanza la parte superior de la antera (Tabla 2, Fig. 9). El estigma es capitado a peltado para *M. cataractae* y puctiforme para *M. elaeoides* (Figs. 6 y 7). Las flores de ambas especies no presentan hercogamia, donde las anteras y el gineceo alcanzan la misma altura (Figs. 6 y 7). La relación entre el Poro de la Antera (PA), y la Longitud de la Antera (AL), para *M. cataractae* fue de 14.24 ± 3.45 con promedio de número de semillas de 57.71 ± 18.59 y para *M. elaeoides* fue 31.49 ± 17.99 y un promedio de número de semillas de 42.23 ± 9.89 .

Las flores tienen olores agradables, aunque no son ampliamente notorios, presenta una fragancia suave. El estigma fue receptivo aún en etapa de botón. Se observó la presencia de néctar en las flores de ambas especies, específicamente en la base de las anteras y en la parte apical del conectivo de la antera. En la especie *M. elaeoides* se observó estomas nectario, específicamente en la parte apical del conectivo de la antera (Fig. 7). Las flores de *M. cataractae* produjeron un volumen medio de néctar de $1.62 \pm 0,4 \mu\text{l}$ y una concentración media de azúcar de 6.78% y *M. elaeoides* produjo un volumen medio de néctar de $0.09 \mu\text{l} \pm 0.01 \mu\text{l}$ y una concentración media de azúcar de $6.13\% \pm 1,48$. Se encontró la presencia de glándulas productoras de néctar en los apéndices de las anteras principalmente con la especie *M. elaeoides* (Figs. 7C y D)

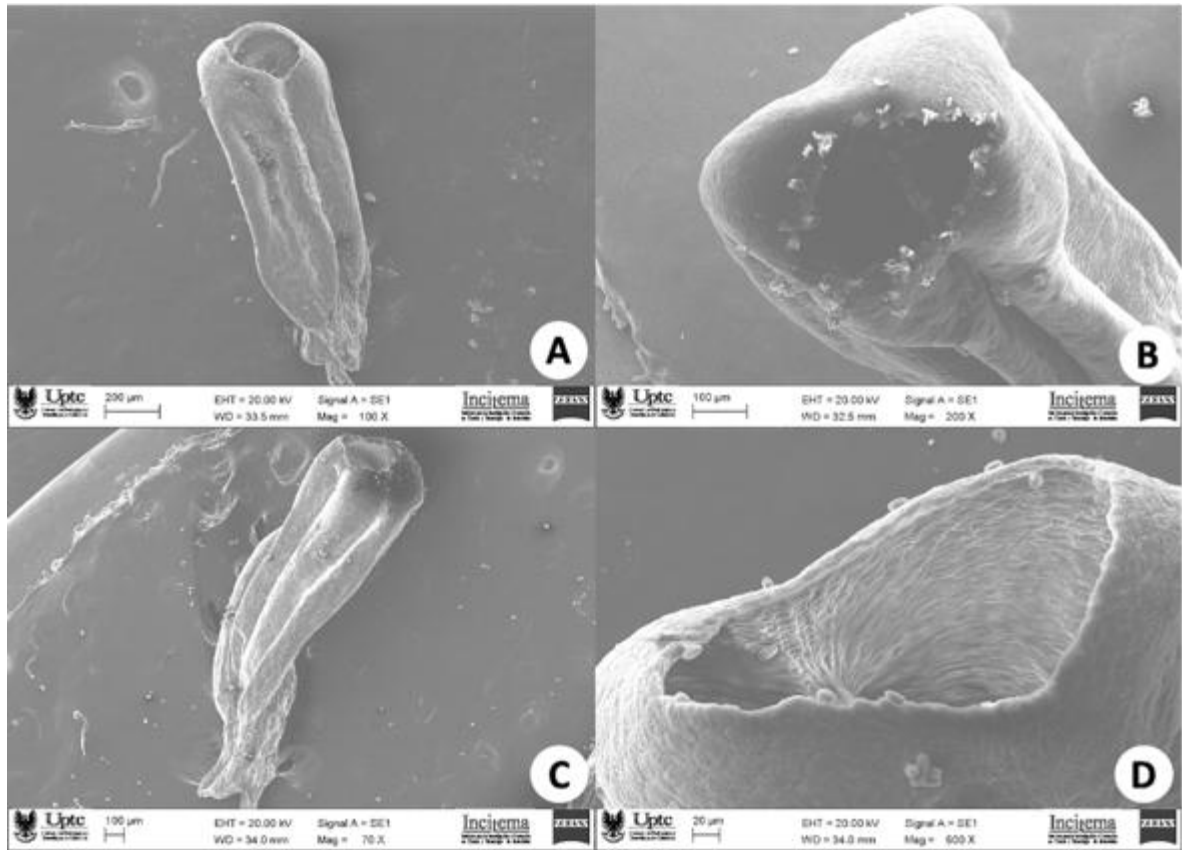


Figura 6. Imágenes de microscopía electrónica de barrido de anteras de *Miconia cataractae*. **A.** Anteras con un poro. **B.** Antera con poro que reúne las dos tecas. **C.** La parte basal de las anteras con proyecciones y posible presencia de glándulas productoras de néctar. **D.** Poro de la antera.

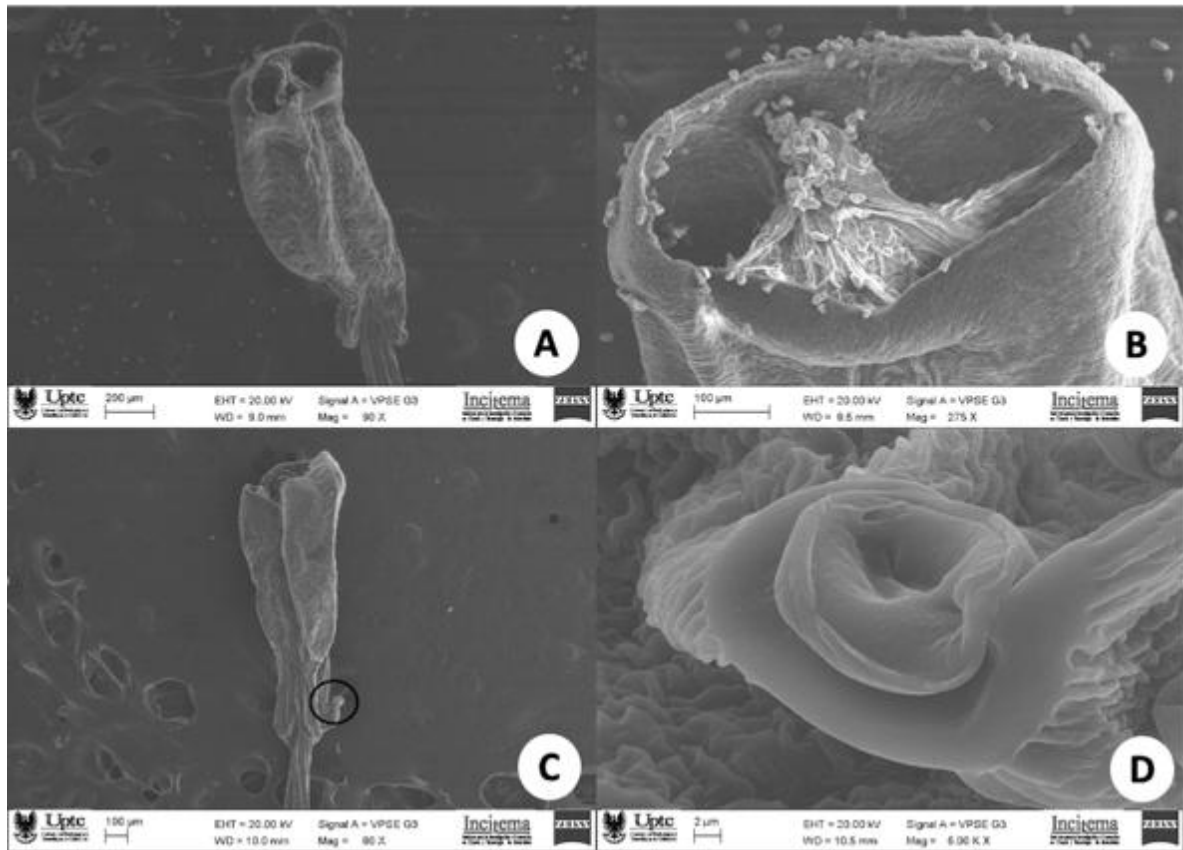


Figura 7. Imágenes de microscopía electrónica de barrido de anteras de *Miconia elaeoides*. **A.** Antera con un poro que reúne las dos tecas. **B.** Dos poros separados por una partición o tabique de las tecas. **C.** Estomas ubicados en la parte basal de las anteras y en la parte distal del filamento de la antera en las proyecciones de las anteras. En el círculo se encuentran las glándulas nectarífero. **D.** Glándulas pateliformes en las anteras.

Se aplicó pruebas de normalidad para las diferentes variables, y se encontró que los datos tomados no cumplen con los supuestos de normalidad, por lo tanto, se usaron los datos como no paramétricos. Las partes de las flores con medidas más variables se encontraron en las anteras y estigma. Las variables que presentaron mayor coeficiente de variación en *M. cataractae* fueron: el Área del poro, Ancho del poro, Largo del poro, Longitud del ovario, Longitud del estilo y para *M. elaeoides* la variable con mayor coeficiente de variación fue Longitud del estigma (Tabla 1).

Tabla 1. Características morfométricas de *M. cataractae* y *M. elaeoides* (N=30). X = Promedio, DE = Desviación Estándar, CV = Coeficiente de variación, medidas en mm y μm . NS = Número de semillas.

Variables	Abrev.	<i>Miconia cataractae</i> Triana				<i>Miconia elaeoides</i> Naudin			
		Min/Max	X	DE	CV	Min/Max	X	DE	CV
Longitud total de la flor	LTF	7.90/12	9.61	1.108	11.53	9.46/12.40	10.97	0.83	7.58



(mm)									
Ancho del Pétalo (mm)	AP	1.84/2.97	2.32	0.28	12.19	2.138/3.096	2.58	0.21	8.18
Largo del Pétalo (mm)	LP	2.53/3.26	2.94	0.20	6.84	2.53/3.26	2.94	0.20	6.84
Longitud o diámetro de apertura de la corola	LAC	4.42/6.52	5.26	0.53	10.16	4.87/6.53	5.58	0.45	8.08
Longitud del hipantio	LH	3.28/5.12	4.08	0.49	12.12	3.68/5.22	4.65	0.39	9.81
Ancho del hipantio	AH	2.95/4.73	3.58	0.43	12.15	3.37/5.59	4.04	0.44	11.04
Longitud del estilo	LE	3.91/7.43	5.70	0.11	7.73	5.34/8.88	7.14	0.95	5.55
Longitud del estigma	LES T	0.24/0.65	0.39	0.097	25.09	0.26/0.67	0.44	0.10	22.92
Longitud del ovario	LO	1.05/2.95	1.80	0.53	29.51	1.76/2.90	2.36	0.30	13.10
Longitud del gineceo (mm)	LG	4.65/8.50	6.75	0.83	12.35	5.27/9.24	7.55	1.005	13.31
Longitud total de antera (mm)	LTA	4.88/8.50	6.81	0.73	10.71	4.91/10.86	8.03	1.14	14.19
Ancho de la	AA	117.2/287.5	217	52.39	24.14	288.3/440.2	344.66	33.77	9.79



Antera (μm)									
Largo de la Antera (μm)	LA	1983/3653	2760	375.63	13.60	1698/2930	2568	286.27	11.14
Ancho del poro de la antera (μm)	APA	140.41/190.40	172.46	19.98	29.79	125.366/378.50	224.94	77.22	11.26
Longitud del poro de la antera (μm)	LPA	248/354.40	290.22	45.86	25.80	346.40/609.60	442.17	81.37	28.36
Área del poro de la Antera (μm^2)	ARPA	27368.62/50965.10	39314.97	7691.48	19.65	36135.91/165131.16	80872.23	39080.19	48.32
APA/LA		14.24 \pm 3.45	NS	57.71 \pm 9.8		31.49 \pm 17.99	NS		42.23 \pm 9.8

Las variables más altamente correlacionadas para *M. cataractae* fueron: Longitud total de la antera (LTA) y Longitud del Gineceo (LG) ($r = 1$ $p < 0.0001$), Longitud del poro de la antera (LPA) y el ancho de la antera (AA) ($r = 1$ $p < 0.0001$), Longitud del ovario (LO) y Longitud Total de la Flor (LTF) ($r = 0.705$ $p < 0.0001$), Área del poro de la antera (ARPA) y Longitud del poro de la Antera (LPA) ($r = 0.665$ $p < 0.0001$), Área del poro de la antera (ARPA) y Ancho de la Antera (AA) ($r = 0.665$ $p < 0.0001$). Así mismo, las variables que tuvieron una correlación negativa fueron Longitud del ovario (LO) y Ancho de la antera (AA) ($r = 0.44$ $p < 0.0001$) y Longitud del ovario (LO) y longitud del poro de las anteras (LPA) ($r = 0.44$ $p < 0.0001$)(Fig. 8A).

Las variables más correlacionadas para *M. elaeoides* fueron: Longitud del poro de la antera (LPA) y Ancho de la Antera (AA) ($r = 1$ $p < 0.0001$), Ancho del Hipanto (AH) y Longitud Total de la Flor (LTF) ($r = 0.823$ $p < 0.0001$), Ancho del Hipanto (AH) y Longitud del Pétalo (LP) ($r = 0.751$ $p < 0.0001$), Ancho del Hipanto (AH) y Longitud apertura de la corola (LAC) ($r = 0.754$ $p < 0.0001$), Longitud del Estilo (LE) y Longitud Total de la Flor (LTF) ($r = 0.798$ $p < 0.0001$), Longitud del Estilo



(LE) y Ancho del Hipanto (AH) ($r = 0.710$ $p < 0.0001$), Área del Poro de la antera (ARPA) y Ancho del Poro de la Antera (APA) ($r = 0.758$ $p < 0.0001$), Longitud Total de la Antera (LTA) y Longitud del Gineceo (LG) ($r = 0.703$ $p < 0.0001$). Por otro lado correlaciones negativas en ambas especies como ocurre con la Longitud del Ovario (LO) y Ancho de la Antera (AA) ($r = -0.54$ $p < 0.0001$), Longitud del ovario (LO) y Longitud del Poro de la antera (LPA) ($r = -0.54$ $p < 0.0001$), para *M. cataractae*, mientras que Longitud del ovario (LO) y Ancho del poro de la antera (APA) ($r = -0.47$ $p < 0.0001$) para *M. elaeoides* (Fig. 8B).

Los resultados anteriores evidencian correlaciones entre variables que son dependientes y están relacionadas como ocurre con *M. cataractae*, (Fig. 8A), pero en *M. elaeoides* (Fig. 8B) se encontró relaciones que son independientes, pero son positivas como entre el Ancho del Hipanto (AH) y las variables de Longitud Total de la Flor (LTF), Longitud del Pétalo (LP) y la Longitud apertura de la corola (LAC).

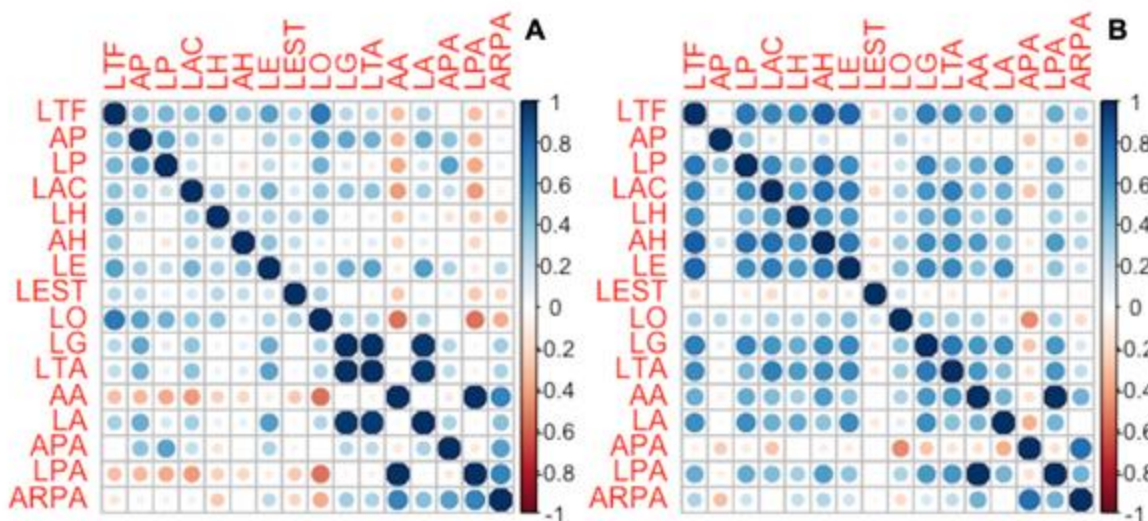


Figura 8. Diagrama de correlación entre medidas morfométricas florales. A. *M. cataractae*. B. *M. elaeoides*.

Visitantes florales

Se recolectó un total de 20 especies de insectos visitando las flores de *M. cataractae* y 27 especies de visitantes en *M. elaeoides*, que incluyen 30 especies de insectos, una especie de ácaro y una especie de vertebrado. Los visitantes de las dos especies están distribuidos en seis ordenes de la clase Insecta, donde Hymenoptera y Diptera representan un mayor número de visitas (15 y 8 especies, respectivamente), mientras que, los demás grupos tienen un menor número de especies y visitas durante las observaciones realizadas (Tabla 2). Las abejas y moscas visitaron más frecuentemente las flores de *M. cataractae* y *M. elaeoides*,



se observó que ellos accedían al exudado o néctar producido desde el conectivos de las anteras y el hipanto y/o colectando polen (Figs. 9 y 10). También, se observó la especie de colibrí *Metallura tyrianthina* (Apodiformes).

El comportamiento de las abejas del género *Bombus* fue la polinización por zumbido (Figs. 9D; 10B), sin embargo, para *Apis* fue diferente. Estas abejas (*A. mellifera*), avispas y hormigas caminaron sobre varias anteras y tuvieron contacto con el gineceo en busca de néctar (Figs. 9A, 10D, F, H). Entre los dípteros, se observaron especies de las familias Syrphidae y Calliphoridae caminando sobre las flores (Fig. 9B, C, E, F, G) y en contacto con las anteras y el gineceo (Fig. 10 A, C, E, G, I). Entre las especies de himenópteros se observó avispas y hormigas caminando sobre las anteras y el gineceo en busca de néctar (Figs. 9A; 10F, H) y abejas polinizadoras como *Bombus rubicundus* y *Apis mellifera* (Figs. 9D; 10B, D). También se registraron pocas especies con acceso únicamente a polen, la mayoría con prevalencia por el néctar. Pero todos los grupos a pesar de ser raros pueden actuar como potenciales polinizadores (Tabla 2).

Se registró una alta frecuencia de visitas en especies de ordenes Diptera e Hymenoptera. Las especies de Diptera presentaron una mayor frecuencia de visita entre las 8 y las 9 am en *M. cataractae* (Fig. 11) y entre las 9 y las 10 am en *M. elaeoides* (Fig.12). Se observó un pico de visitas por parte de especies de himenópteros en *M. cataractae* en diferentes momentos, un pico a las 8 am (Fig. 11), con una reducción de visitas a seguir y otro pico a las 10:00 am en *M. elaeoides* (Fig. 12). Después de la 1 pm, *M. cataractae* fue visitada predominantemente por especies del orden Diptera, mientras que *M. elaeoides* por Hymenoptera. Aunque existe una separación temporal durante las visitas en las dos especies de *Miconia*, las visitas de Hymenoptera y Diptera se superpusieron entre las 9 y las 11:00 am en *M. cataractae* (Fig. 11) y entre las 9 y las 12 am en *M. elaeoides* (Fig. 12), con lo anterior, se infiere que estas especies producen recompensas durante toda la antesis (Figs. 11 y 12).

Tabla 2 Visitantes florales de *M. cataractae* (1) y *M. elaeoides* (2): Orden, Subfamilia, Familia, Especies, visitantes florales, número de registros, recursos colectados y comportamiento. Recursis Nectar = N, Polen = P, Not observed = N.O.

Subfamilia o Familia	Especies	Plantas visitada	Nº de Registro	Comportamiento	Recurso
DIPTERA					
Anisopodidae	<i>Sylvicola fasciatus</i> Roeder 1886	2	2	Nectarívoro, Polinizador	N
Bibionidae	<i>Bibionomorpha</i> sp. Hennig 1948	Ambas	28	Nectarívoro, Polinizador	N



Tipulidae	<i>Brachypremna</i> sp. Osten Sacken, 1887	Ambas	4	Nectarívoro, Polinizador	N
Eristalinae	<i>Callicera</i> sp. Panzer 1809	1	1	Nectarívoro, Polinizador	N/P
Calliphoridae	<i>Calliphora nigribasis</i> Macquart 1851	Ambas	48	Nectarívoro, Polinizador	N
Calliphoridae	<i>Lucilia sericata</i> Meigen 1826	Ambas	8	Nectarívoro, Polinizador	N
Chloropidae	<i>Elachiptera</i> sp. Loew 1863	Ambas	2	Nectarívoro, Polinizador	N/P
Chloropidae	Eristalinae (<i>Eristalis arbustorum</i> Linnaeus 1758)	Ambas	4	Nectarívoro, Polinizador	N/P
Syrphidae	<i>Ocyptamus</i> sp. Macquart 1834	1	1	Nectarívoro, Polinizador	N/P
Syrphidae	<i>Platycheirus</i> sp. Fabricius 1781	Ambas	19	Nectarívoro, Polinizador	N/P
Syrphinae	<i>Syrphus</i> sp. Fabricius 1775	Ambas	2	Nectarívoro, Polinizador	N/P
Syrphidae	<i>Toxomerus</i> sp. Macquart 1855	2	1	Nectarívoro, Perchado en hojas y flores, Polinizador	N/P
Sciaridae	<i>Bradysia</i> sp. Meirleire & Phalip 1989	Ambas	2	Nectarívoro, Polinizador	N
Tachinidae	<i>Adejeania</i> sp. Townsend 1913	Ambas	2	Nectarívoro, Polinizador	N
Tachinidae	<i>Parepalpus</i> sp. Coquillett 1902	2	2	Nectarívoro, Polinizador	N
HEMIPTERA					



Pentatominae	<i>Nezera viridula</i> Linnaeus 1758	1	1	Perchado en hojas y flores, Potencial Polinizador	N.O.
HYMENOPTERA					
Polistinae	<i>Agelaia</i> sp. Lepeletier 1836	1	1	Nectarívoro, Polinizador	N
Vespidae	<i>Avispa morfo</i> sp.	1	1	Nectarívoro, Polinizador	N
Apinae	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus 1758	Ambas	44	Nectarívoro, Polinizador	P/N
Apinae	<i>Bombus robustus</i> Smith 1854	Ambas	2	Nectarívoro, Polinizador	P/N
Apinae	<i>Bombus atratus</i> Franklin 1913	2	3	Nectarívoro, Polinizador	P/N
Apinae	<i>Bombus hortulanus</i> Friese 1904	2	3	Nectarívoro, Polinizador	P/N
Apinae	<i>Bombus rubicundus</i> Smith 1954	Ambas	57	Nectarívoro, Polinizador	P/N
Formicinae	<i>Camponotus polymorphicus</i> MacKay, Lopez-Castro & Fernández, 2002	2	7	Nectarívoro, Polinizador	N
Braconinae	Braconidae	Ambas	2	Nectarívoro, Polinizador	N
LEPIDOPTERA					
Satyrinae	<i>Pedaliodes</i> sp.	2	2	Nectarívoro, Polinizador	N
COLEOPTERA					



Chrysomelinae	Chrysomelidae sp 1	Ambas	10	Nectarívoro, Polinizador	N/P
Lampyrinae	<i>Phaenolis</i> sp. Gorham 1880	2	1	Perchado en las hojas y flores, Potencial Polinizador	N.O.
Mesoptiliinae	<i>Magdalis</i> sp. Germar 1824	Ambas	12	Nectarívoro, Polinizador	P/N
ORTHOPTERA					
Gryllidae	Gryllidae sp.	2	1	Perchado en las hojas y flores, Polinizador	N
MESOSTIGMATA					
	<i>Gnatosoma</i> sp.	2	1	Perchado en flores, potencial polinizador	N.O.
APODIFORMES					
Trochilidae	<i>Metallura</i> <i>tyrianthina</i> Loddiges 1832	2	1	Nectarívoro, Polinizador	N

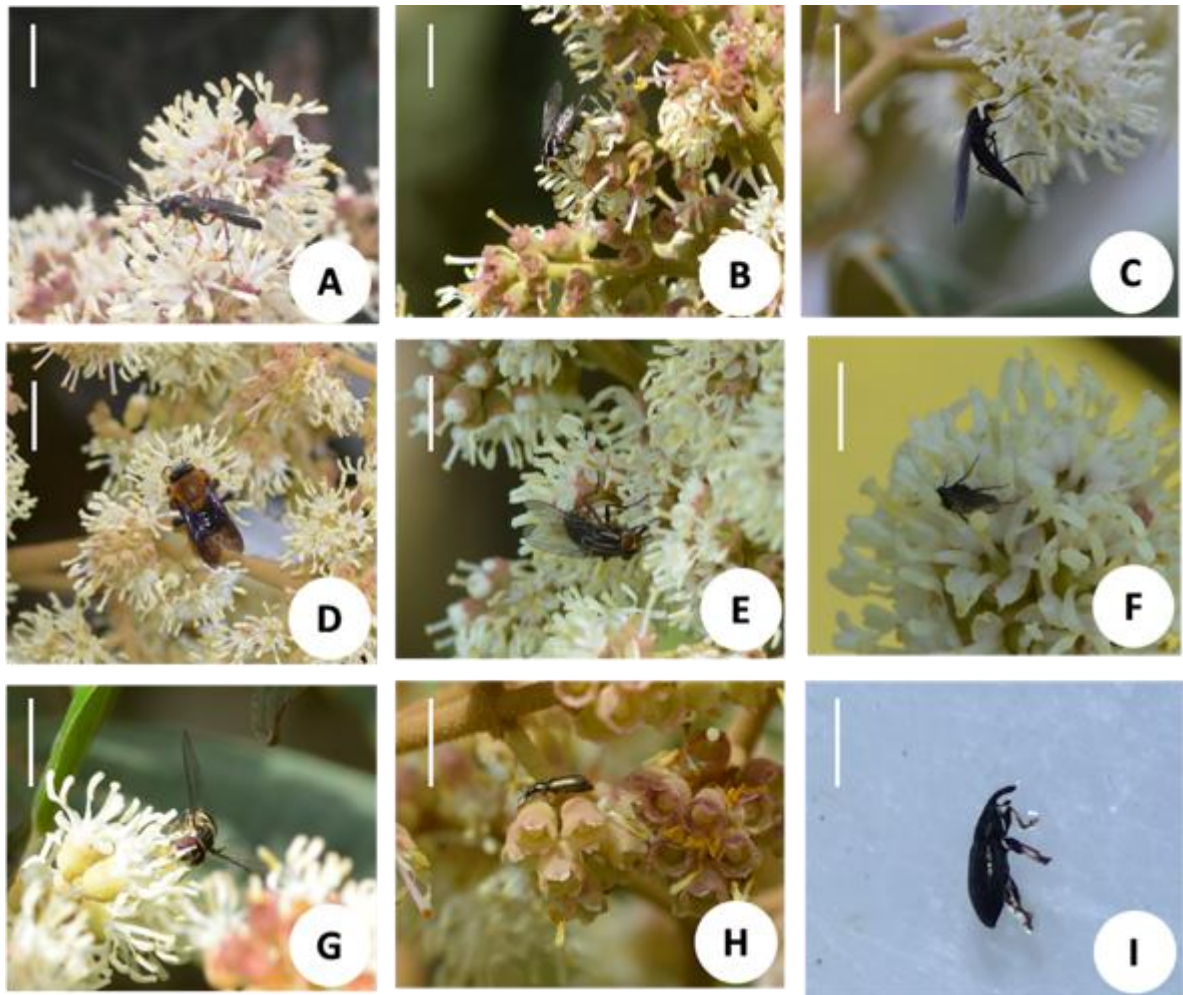


Figura 9. Visitantes florales de *Miconia cataractae* Triana. **A.** Braconidae caminando sobre las flores y en contacto con anteras y gineceo. **B.** Moscos Syrphidae. **C.** *Bibinomorpha* sp. caminando entre las flores. **D.** *Bombus rubicundus* haciendo polinización por vibración. **E.** *Calliphora nigribasis* en contacto con anteras y gineceo. **F.** *Toxomerus* sp. caminando entre las flores y en busca de néctar. **G.** *Syrphus* sp. caminando sobre las flores. **H.** Chrysomelidae visitando las flores y comiendo néctar. **I.** *Magdalis* sp. permanece dentro de la flor. La línea representa una escala de 0.5 cm. En las demás imágenes representa una escala de 1 cm.

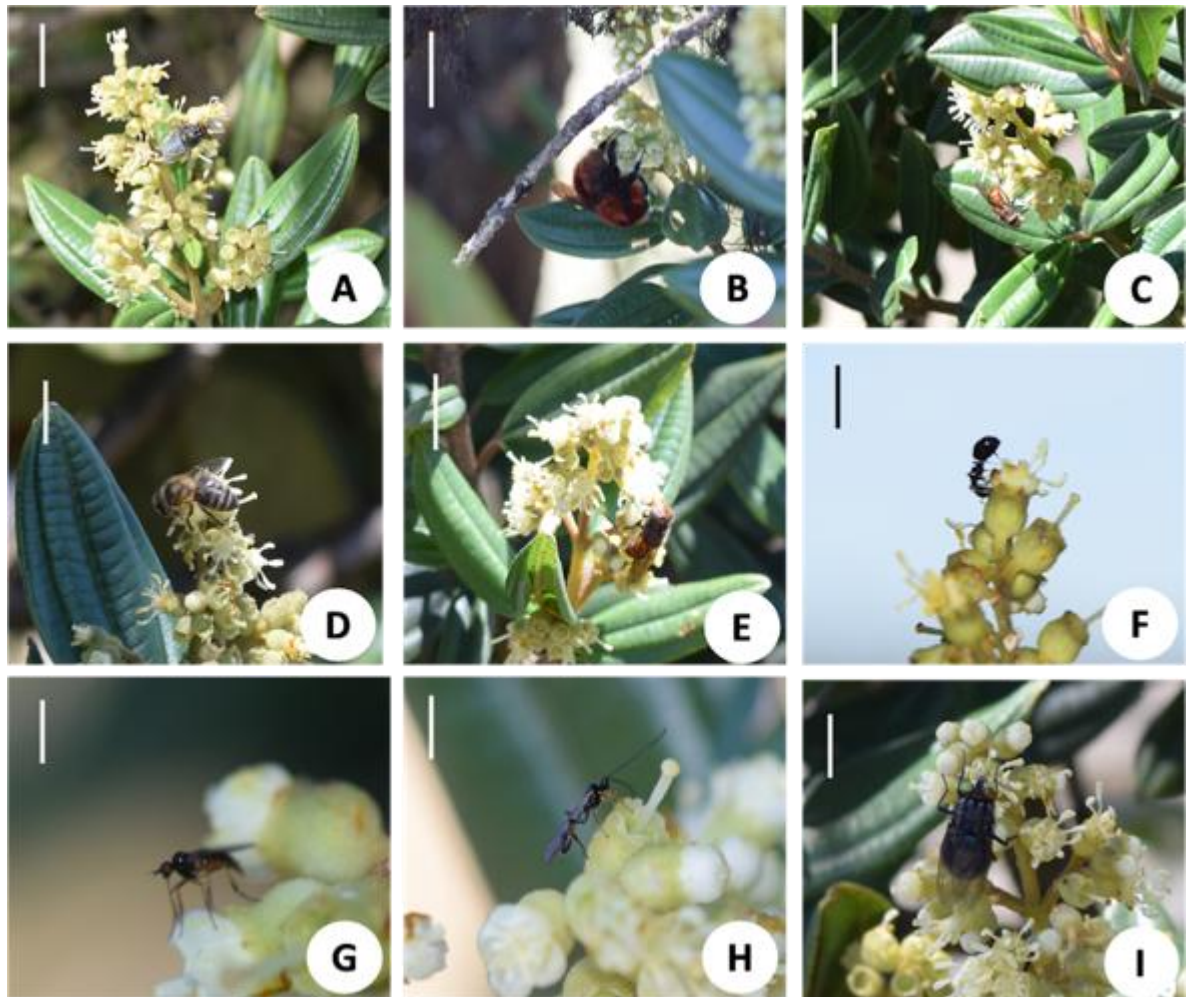


Figura 10. Visitantes florales de *Miconia elaeoides* Naudin. **A.** *Calliphora nigribasis* contactando las anteras y el gineceo. **B.** *Bombus rubicundus* haciendo polinización por vibración. **C.** Moscas Syrphidae caminando entre las flores. **D.** *Apis mellifera* haciendo caminando sobre las flores y en busca de néctar. **E.** *Eristalis arbustorum* consumiendo néctar. **F.** *Camponotus polymorphicus* visitando las flores y buscando néctar. **G.** *Toxomerus* sp. caminando sobre las flores y posado. **H.** Braconidae Aphidiinae visitando las flores y buscando néctar. **I.** *Lucilia caesar* Calliphoridae en contacto con las anteras y el gineceo. La línea representa una escala de 1 cm.

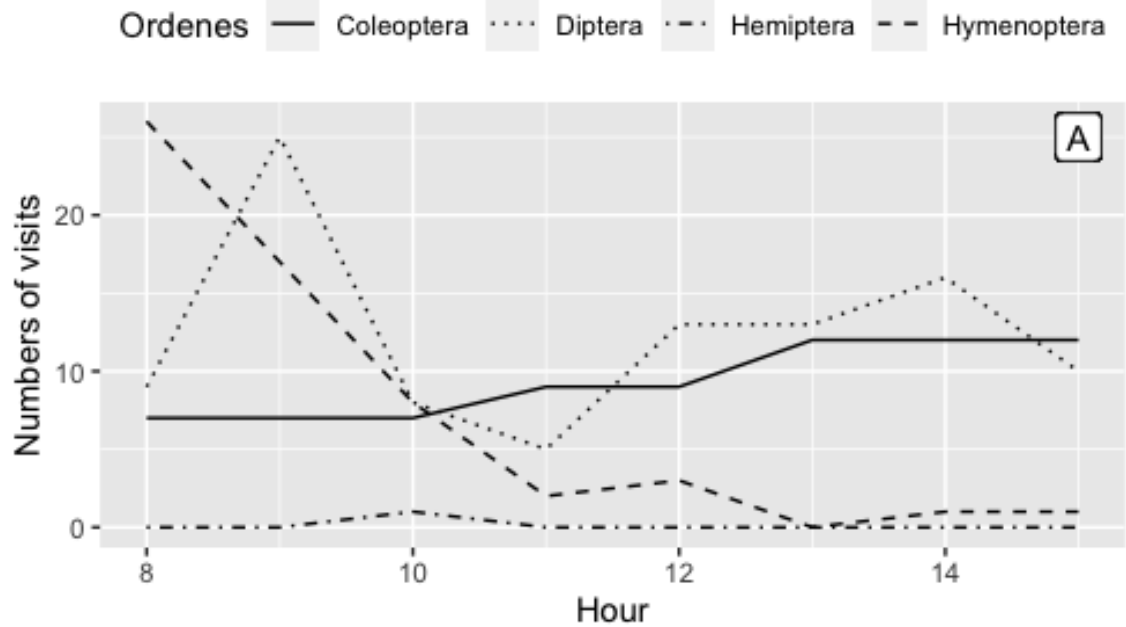


Figura 11. Número de visitas por hora por orden en de visitantes florales en *Miconia cataractae* Triana

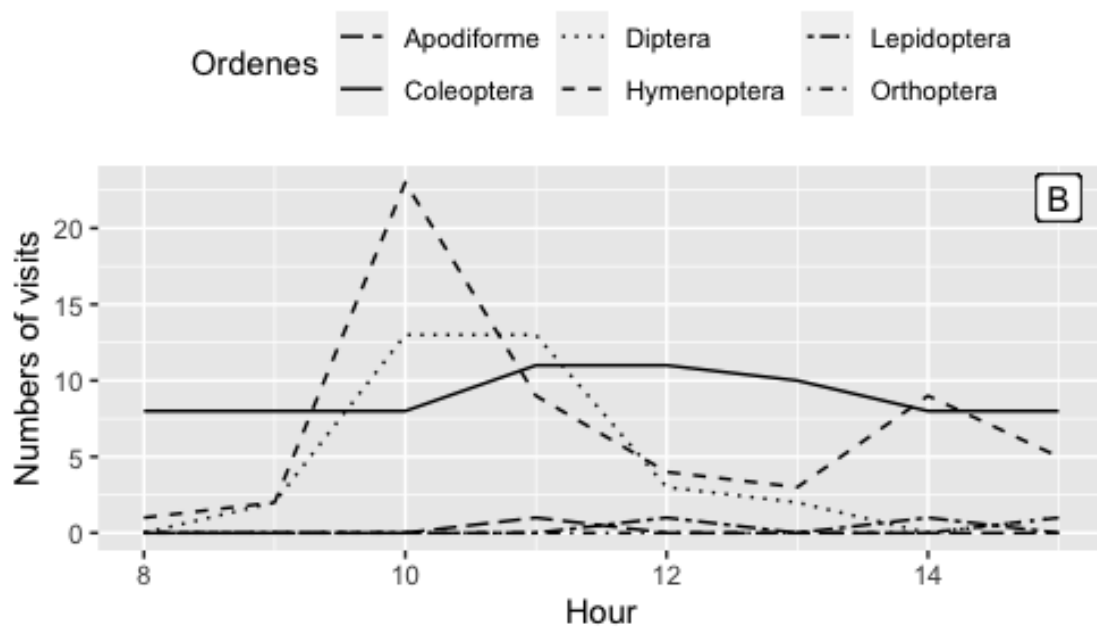


Figura 12. Número de visitas por hora por orden de visitantes florales en *Miconia elaeoides* Naudin

Se analizó el horario de visitas de las tres especies de visitantes más frecuentes (*A. mellifera*, *B. rubicundus* y *C. nigribalis*) para *M. cataractae* y se observó una correlación positiva de visitas entre *B. rubicundus* y *C. nigribalis* ($r = 0.7$, $P < 0.001$), pues se observó a *B. rubicundus* en horas de la mañana, únicamente y a *C.*



nigribalis en horas de la mañana y la tarde pero en menor cantidad. Para *M. elaeoides* se observó una correlación positiva leve entre *A. mellifera* y *C. nigribalis* ($r = 0.4$, $P = 0.02$) pues comparten horarios de visita de 9:00 am hasta el inicio de la tarde.

El tiempo de visita de *B. rubicundus* (93 ± 16 s) es significativamente menor ($F = 396$; $df = 2$; $P = 0.001$) que el de *C. nigribalis* (238 ± 105 s). El tiempo de visita de *A. mellifera* (55 ± 11 s) es significativamente menor ($F = 83.5$; $df = 2$; $P = 0.001$) que el de *C. nigribalis* (238 ± 198 s) en *M. cataractae*.

El tiempo de visita de *A. mellifera* (49 ± 14 s) es significativamente menor ($F = 7967$; $df = 2$; $P < 0.0001$) que el de *C. nigribalis* (285 ± 75 s). El tiempo de visita de *B. rubicundus* (82 ± 35 s) es significativamente menor ($F = 4656$; $df = 2$; $P < 0.0001$) que el de *C. nigribalis* (238 ± 105 s) en *M. elaeoides*

Sistema reproductivo

Se recolectó los frutos formados de todos los tratamientos de polinización incluyendo el tratamiento control o polinización abierta, esta formación fue dada en diferentes proporciones con una diferencia significativa entre estos ($\chi^2 = 25,919$, $df = 4$, $P < 0.05$ Tabla 3). *M. elaeoides* se consideró auto-compatible al no encontrar diferencias significativas entre los tratamientos de autopolinización y xenogamia o polinización cruzada. El porcentaje de frutos formados mostró una alta producción de frutos tratados en el tratamiento autopolinización, similar al grupo control o en este caso nombrada polinización abierta (80 y 97%, respectivamente), y en ambos tratamientos se produjo más frutos que en autopolinización manual y apomixis. El índice de autocompatibilidad ($ISI = 0.6$), sugiere una autocompatibilidad para *M. elaeoides*, misma, que también mostró una alta eficacia de polinización natural ($RE = 1.45$; Tabla 3).

Tabla 3. Porcentaje de frutos formados en diferentes tratamientos de polinización controlados en *Miconia elaeoides* en el Páramo de Rabanal, municipio de Ventaquemada, Boyacá. ISI: Índice de Auto-Incompatibilidad (autofecundación/frutos formados producto de los cruces); RE: Eficacia reproductiva (polinización abierta/frutos formados producto de los cruces). Tamaño de la muestra=30 flores.

Tratamientos	% Frutos formados (# frutos)
Polinización abierta	97 (29)
Autopolinización espontanea	80 (24)
Polinización manual	40 (12)
Polinización cruzada	67 (20)



Apomixis	57 (17)
Índice	Valores
ISI (Índice de Auto-Incompatibilidad)	0.6
RE (Eficacia Reproductiva)	1.45

DISCUSIÓN

Los resultados apoyan la hipótesis inicial, la morfología de las flores que incluye - flores pequeñas, sin hercogamia, estambres isomórficos y la producción de néctar – son rasgos asociados con polinizadores generalistas en *Miconia cataractae* y *Miconia elaeoides*. Además, lo anterior, es soportado por un sistema reproductivo generalista que incluye la formación de frutos en un sistema reproductivo mixto y en apomixis, al menos para *Miconia elaeoides*.

Los rasgos florales como la coloración en los pétalos (blanco-crema) y las anteras de color amarillo claro con poros diminutos son características que probablemente presentó la flor ancestral de Miconieae, un fenotipo asociado con la polinización por zumbido o vibraciones (Gavrutenko et al., 2020). Así pues, tanto *M. cataractae* como *M. elaeoides* tienen una morfología floral relacionada con una tendencia evolutiva paralela que da como resultado fenotipos florales convergentes, lo que hizo posible la transición de un sistema de polinización especializado (es decir, por zumbido o vibraciones) a uno generalista (Goldenberg et al., 2008; Brito et al., 2016; Gavrutenko et al., 2020). Ésta transición hacia un fenotipo floral generalista para ambas especies puede estar asociada a la colonización de ambientes altoandinos (Gavrutenko et al., 2020), de esta manera, se considera que, en ecosistemas de alta montaña, la presencia de abejas zumbadoras es inconstante (Varassin et al., 2008; Kriebel & Zumbado, 2014; Brito et al., 2016).

La hercogamia fue un rasgo ausente en las dos especies, pues presentó una correlación positiva fuerte relacionadas a través de los rasgos LTA y LG (Kriebel & Zumbado, 2014). Las dos especies presentaron tamaños de poro considerados como tamaño medio (*M. cataractae*, 39315 μm^2 ; *M. elaeoides*, 80872.23 μm^2), así como tamaño pequeños-mediano en la longitud de las anteras (*M. cataractae*, 2760 μm ; *M. elaeoides* 2568 μm), comparado con otras especies de Miconieae (rango de áreas del poro: 5320 a 227326 μm^2 ; rango de longitud de las anteras desde 972 a 8067 μm en Brito et al., 2016). También, la relación AP/LA y el número de semillas en frutos para las dos especies puede estar asociado con visitas por diferentes grupos de polinizadores (tales como polinizadores generalistas; Brito et al., 2016). Por tanto, nuestros resultados apoyan



significativamente la tendencia evolutiva propuesta por Brito et al., (2016), entre la relación de rasgos morfológicos y sistema de polinización generalista en especies de *Miconieae*, considerando diferentes escenarios ecológicos abordados en dos registros: Bosques de la Mata Atlántica (Brito et al., 2016) y zonas altas de los Andes (este estudio).

Como se predijo, se registra una amplia gama de visitantes florales para ambas especies de *Miconia*, en la que se incluye especies de abejas que no hacen polinización por zumbido o vibración y especies del orden Diptera. Esta inclusión de otros polinizadores, también vincula abejas de ecosistemas de alta montaña, que aunque presentan condiciones climáticas cambiantes, pueden asegurar el éxito reproductivo de estas especies de *Miconia*, y en la que se considera una menor diversidad de abejas que realizan polinización por zumbido en estos ambientes (Arroyo et al., 1985; Brito & Sazima, 2012; Brito et al., 2017). Además, especies de Diptera han sido reconocidas como aquellas que cumplen con un papel importante en procesos de polinización de plantas, pues, han sido registradas como transporte de altas cargas de polen en plantas de zonas altas de los Andes (Thien, 1980; Marquínez et al., 2009).

Por otro lado, la presencia de colibríes en busca de alimento en especies de flores pequeñas y productoras de néctar de *Miconia* fue reportado solo una vez en bosques de la Mata Atlántica (Varassin et al., 2021). Así, este es el segundo registro con la especie *Metallura tyrianthina* (Loddiges, 1832) en el Páramo de Rabanal (especie confirmada por Medina et al., 2015), visitando flores de *M. elaeoides*, lo que puede indicar que la producción de néctar podría ser el rasgo principal para predecir las visitas de colibríes en *Miconieae*, comparado con especies de flores grandes en otros clados de *Melastoma* (Varassin et al., 2008).

La presencia de mariposas y avispas en las visitas también fueron relacionadas probablemente con la producción de néctar, incluso si es en bajas cantidades (0.09 y 1.62 μ l) y con baja concentración de azúcares (6.13 y 6.78%) en *Miconia cataractae* y *M. elaeoides*, en comparación con otras especies de la misma familia (14-20% Stein & Tobe, 1989). Por lo tanto, las características morfológicas de las flores, no es la única vía para comprender los cambios en los sistemas de polinización en *Melastomataceae*. La presencia de néctar también juega un papel importante en la evolución de nuevos sistemas de polinización (Renner, 1989; Ollerton et al., 2007; Varassin et al., 2008; Dellinger et al., 2018).

Esta generalización de los sistemas de polinización asociados con la producción de néctar también se observó para *M. hyemalis* A. St.-Hil. & Naudin (Varassin et al., 2008) y *M. theaezans* Cogn. (Brito et al., 2017), especies de la sect. *Cremanium*. Igualmente, la producción de néctar y la alta diversidad de polinizadores se ha encontrado en *M. angelana* R.Romero & R. Goldeng. (Santos et al., 2010). Se encontró la presencia de estomas nectarios en la parte basal de la antera y conectivo de anteras, registro que fue descrito para *Miconia* (Kriebel &



Zumbado, 2014) y para otros cladogramas (Varassin et al., 2008), soporte para la hipótesis de que la presencia de nectarios bien definidos es un rasgo que se ha derivado en Melastomataceae (Varassin et al., 2008).

La producción de néctar puede verse como una estrategia eficaz que estimula la presencia de visitantes recolectores de polen y a continuar visitando las flores de *Miconia* (Brito et al., 2017). Específicamente, el comportamiento de visitas de *C. nigribalis* está asociado a la presencia de néctar en flores de *M. cataractae* y *M. elaeoides*, así como, la presencia de *A. mellifera* y *B. rubicundus*, especies que se alimentan de néctar y polen (Kriebel y Zumbado, 2014), y aunque *Calliphora nigribalis* y *A. mellifera* no hacen movimientos vibratorios en las flores, la cantidad de visitas y su abundancia sugiere que pueden permanecer visitando y posiblemente depositan polen en los estigmas de otras flores, después de que visitantes que consumen polen han dejado de visitar las flores.

El enfoque experimental para encontrar el sistema reproductivo de *Miconia elaeoides*, demostró la posible aparición de un sistema reproductivo mixto y apomixis. Por otro lado, aunque nuestros resultados no pueden establecer sistemas reproductivos más importantes. Apomixis es uno de los sistemas más comunes en Melastomataceae, específicamente en la tribu Miconieae (Goldenberg y Shepherd, 1998; Melo et al., 1999; Goldenberg y Varassin, 2001; Hokche y Ramírez, 2008), con una señal filogenética alta para la formación de frutos en apomixis en Melastomataceae (Goldenberg & Shepherd, 1998). *Miconia elaeoides* es un arbusto, encontrada en ambientes abiertos, con vegetación secundaria y en baja densidad en la zona de estudio (dos individuos en un área estudiada de 1000 m², obs. pers), y apomixis se han relacionado con el hábitat (ecosistemas de alta montaña y páramo), y hábito (arbustos y hierbas) como mencionó Goldenberg & Shepherd (1998), Bawa (1974) Ramírez & Brito (1990), Ramírez & Seres (1994), Jaimes & Ramírez (1999). La apomixis parece ser una estrategia reproductiva para especies de plantas en hábitats perturbados (Bawa, 1974), así como en plantas de sucesión temprana (Cruden, 1977). El tratamiento con mayor formación de frutos fue la autopolinización espontánea; sin embargo, es posible que la manipulación de las flores se hayan provocado eventos abortivos en los tratamientos. Los resultados de pruebas estadísticas junto con valores del índice ISI indican una auto-compatibilidad en esta especie, la cual es común entre otras especies de la familia (Goldenberg & Shepherd, 1998; Franco et al., 2011; Pereira et al., 2011; Maia et al., 2016). Por lo anterior, los resultados permiten evidenciar la habilidad de esta especie para colonizar nuevas áreas (Holsinger, 2000; Toräng et al., 2017; Gavrutenko et al., 2020) y/o ser una especie exitosa en estados tempranos de sucesión en procesos de restauración (Cantillo et al., 2009) en la cordillera de los Andes.

Nuestros resultados permitieron evidenciar que las dos especies *M. cataractae* y *M. elaeoides* presentan rasgos morfológicos convergentes, que posiblemente evolucionaron en respuesta a presiones ecológicas y permitieron la transición de



un sistema de polinización especializado a un sistema de polinización generalista (Goldenberg et al., 2008; Brito et al., 2016; Gavrutenko et al., 2020). Estos rasgos florales aunado con la producción de néctar, permiten que otros grupos funcionales visiten y polinicen estas flores, y no sea exclusivamente dato por abejas zumbadoras. Además de esto, la auto-fecundación y la apomixis pueden hacer posible la colonización y el establecimiento de *M. elaeoides* en ambientes intervenidos, como ocurre frecuentemente en ecosistemas de tierras altas de los páramos andinos.

CONCLUSIONES GENERALES

Las especies de *Miconia cataractae* y *M. elaeoides*, presentan una amplia gama de visitantes, polinizadores, diferentes a abejas zumbadoras. Los visitantes del orden Diptera presentaron una alta frecuencia de visitas en estas plantas, lo cual permite que haya un aumento en el éxito reproductivo de estas especies en ecosistemas de alta montaña.

Los rasgos florales como anteras cortas, poros pequeños a medianos, flores sin hercogamia y la producción de néctar, permiten soportar que estos rasgos son convergentes que posiblemente evolucionaron en respuesta a presiones ecológicas, lo que permitió la transición de un sistema de polinización especializado a un sistema de polinización generalista.

M. elaeoides, es una especie con un sistema reproductivo mixto y apomíctica, con lo cual, permite que pueda colonizar y tener éxito en la distribución de otros organismos en ecosistemas perturbado como ocurre con los ecosistemas de alta montaña en los Andes.

Las dos especies estudiadas, permiten soportar que los rasgos morfológicos que presentan en comparación con las de su ancestro ha permitido encontrar mecanismos adaptativos nuevas estrategias de polinización en ecosistemas de alta montaña.

Este es el primer registro de transición de un sistema de polinización especializado a generalista reportado para los Andes colombianos, y el primer registro de transición reportado para una especie de la Sección *Amblyarrhena*.

Las especies de visitantes más frecuentes *M. cataractae* y *M. elaeoides*, son moscas (Calliphoridae), abejas recolectoras de néctar (*Apis mellifera*) y abejorros (*Bombus rubicundus*). Aunque no todas estas especies hacen movimientos vibratorios, el forrajeo de néctar, permite que puedan mover las anteras y tener contacto con los estigmas de varias flores aumentando la posibilidad de contribuir con procesos de polinización en las especies de *Miconia*



La auto-compatibilidad o la capacidad de autofecundación, la presencia de flores no hercógamas, poros con tamaño de poro mediano, y la presencia de polinizadores por zumbido y otros que no tienen esta facultad, o la no dependencia de polinizadores especializados, aumenta la capacidad para que esta especie permanezca a través del tiempo, y contribuya en procesos de restauración en ecosistemas intervenidos como sucede en los ecosistemas de alta montaña de la cordillera de los Andes.

BIBLIOGRAFÍA

Aigner, P. A. (2001). Optimality modeling and fitness trade-offs: When should plants become pollinator specialists?. *Oikos*, 95, 177-184. doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.950121.x

Armbruster, W. S., & Baldwin, B. G. (1998). Switch from specialized to generalized pollination. *Nature*, 394, 632. doi.org/10.1038/29210

Arroyo, M. T. K., Primack, R., & Armesto, J. J. (1982). Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. *American Journal of Botany*, 69, 82-97. doi.org/10.2307/2442833

Arroyo, M. T. K., Armesto, J. J., & Primack, R. B. (1985). Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution*, 149, 187-203. doi.org/10.1007/BF00983305

Barrett, S. C. H. (1996). The reproductive biology and genetics of island plants, *Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 351, 725-733. doi.org/10.1098/rstb.1996.0067

Bawa, K. S. (1974). Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution*, 28, 85-92. doi.org/10.1111/j.1558-5646.1974.tb00729.x

Bernal, R., Gradstein, S. R., & Celis, M. (2015). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

Brito, V. L. G., Frendrich, T. G., Smidt, E. C., Varassin, I. G., & Goldenberg, R. (2016). Shifts from specialized to generalized pollination systems in Miconieae (Melastomataceae) and their relation with anther. *Plant biology*, 18, 585-593. doi.org/10.1111/plb.12432

Brito, V. L. G., Rech, A. R., Ollerton, J., & Sazima, R. (2017). Nectar production, reproductive success and the evolution of generalized pollination within a



specialized pollen-rewarding plant family: a case study using *Miconia theizans*. *Plant Systematics and Evolution*, 303, 709-718. doi.org/10.1007/s00606-017-1405-z

Buchmann, S. L. (1983). Buzz pollination in Angiosperms. *Handbook of experimental pollination biology*. New York: Van Nostrand Reinhold.

Bullock, S. H. (1985). Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 17, 287-301. doi.org/10.2307/2388591

C. M. Henao, Dependencia de la polinización por abejas para las especies de la familia Melastomataceae asociadas a los afloramientos rocosos al sur de la Serranía de la Macarena, Meta, Colombia. *Tesis de Maestría*, Universidad Nacional de Colombia (Bogotá) **2019**.

Cantillo, E. E., Lozada, A., & Pinzón, J. (2009). Caracterización sucesional para la Restauración de la Reserva Forestal Cárpatos, Guasca, Cundinamarca. *Revista Colombia Forestal*, 12, 103-118. doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2009.1.a08

Castellanos, M. C., Wilson, P., & Thomson, J. D. (2004). 'Anti-bee' and 'pro-bird' changes during the evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers. *Journal of Evolutionary Biology*, 17, 876-885. doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00729.x.

Cruden, R. W. (1977). Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31, 32-46. doi.org/10.2307/2407542

Corporación Autónoma Regional Cundinamarca (CAR), Instituto de Investigación Alexander von Humboldt, CorpoChivor, Gobernación de Cundinamarca, CorpoBoyacá, & Gobernación de Boyacá. (2014). Estudios técnicos, económicos, sociales y ambientales para la identificación y delimitación del complejo del páramo Rabanal a escala 1:25000. Bogotá.

Dafni, A. (1992). *Pollination ecology: A practical Approach*. Practical Approach Series 110. Oxford: University Press.

Dafni, A., Kevan, P. G., Husband, B. C. (2005). *Practical pollination ecology*. Cambridge: Enviroquest.

Dellinger, A. S., Chartier, M., Fernández-Fernández, D., Penneys, D. S., Alver, M., Almeda F., ... Schönenberger, J. (2018). Beyond buzz-pollination-departures from an adaptive plateau lead to new pollination syndromes. *New Phytologist*, 221, 1136-1149. doi.org/10.1111/nph.15468



Dellinger, A. S., Scheer, L. M., Artuso, S., Fernández-Fernández, D., Sornoza, F., Penneys, D. S., ... & Schönenberger, J. (2019). Bimodal pollination systems in Andean Melastomataceae involving birds, bats, and rodents. *The American Society of Naturalists*, 194, 1-13. doi.org/10.1086/703517

Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 375-403. doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347

Fleet, D. S. (1952). Histochemical location of enzymes in vascular plants. *Botanical Review*, 18, 354-398. doi.org/10.1007/BF02957550

Fracasso, C. M., & Sazima, M. (2004). Pollination of *Cambessedesia hilariana* (Kunth) DC. (Melastomataceae): reproductive success versus bee diversity, behavior and frequency of visits. *Brazil Journal Botany*, 27, 797-804. doi.org/10.1590/S0100-84042004000400018

Franco, A. M., Goldenberg, R., & Varassin, I. G. (2011). Pollinator guild organization and its consequences for reproduction in three synchronopatric species of *Tibouchina* (Melastomataceae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 55, 381-388. doi.org/10.1590/S0085-56262011005000040

Gavrutenko, M., Reginato, M., Kriebel, R., Nicolas, A. & Michelangeli, F. (2020). Evolution of floral morphology and symmetry in the Miconieae (Melastomataceae): multiple generalization trends within a specialized family. *International Journal of Plant Science*, 181(7), 1-18. doi.org/10.5061/dryad.c2fqz614s

Goldenberg, R., & Shepherd, G. J. (1998). Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in "Cerrado" vegetation. *Plant Systematics and Evolution*, 211, 13-29. doi.org/10.1007/BF00984909

Goldenberg, R., & Varassin, G. I. (2001). Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, Brasil. *Revista brasileira Botanica*. São Paulo, 24, 283-288. dx.doi.org/10.1590/S0100-84042001000300006.

Goldenberg, R., Penneys, D., Almeda, F., Judd, W. S., & Michelangeli, F. A. (2008). Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): Patterns of stamen diversification in a megadiverse Neotropical genus. *International Journal of Plant Sciences*, 169, 963-979. doi.org/10.1086/589697

Goldenberg, R., Almeda, F., Caddah, M. K., Martins, A. B., Meirelles, J., Michelangeli, F. A., & Weiss, M. (2013). *Nomenclator botanicus for the neotropical*



genus *Miconia* (Melastomataceae: Miconieae). *Phytotaxa*, 106 (1), 1-171.
doi.org/10.11646/phytotaxa.106.1.1

Gómez, J. M. & Zamora, R. (2006). Ecological factors that promote the evolution of generalization in pollination systems. In: N. M. Waser & J. Ollerton (Ed.), *Plant-Pollinator interactions from specialization to generalization*, (pp. 145-166). Chicago: The University of Chicago Press.

Hokche, O. & Ramírez, N. (2008). Sistemas reproductivos de especies de Melastomataceae en La Gran Sabana (estado Bolívar, Venezuela). *Acta Botánica Venezuelica*, 31, 387-408.

Holsinger, K. E. (2000). Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 7037-7042.
doi.org/10.1073/pnas.97.13.7037

Inouye, D. W. (1980). The terminology of floral larceny. *Ecology*, 60, 1251-1253.
doi.org/10.2307/1936841

Jaimes, I. & Ramírez, N. (1999). Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: the importance of life form, habitat, and pollination specificity. *Plant Systematics and Evolution*, 215, 23-36. doi.org/10.1007/BF00984645

Jardín Botánico de Bogotá (JBB). Plataforma de nombres comunes de las plantas de Bogotá. *Miconia elaeoides*
<http://coleccion.es.jbb.gov.co/nombrescomunesbogota> (accessed: November 2020).

King, C., Ballantyne, G., & Willmer, P. G. (2013). Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 811-818. doi.org/10.1111/2041-210X.12074

Kriebel, R. & Zumbado M. A. (2014). New reports of generalist insect visitation to flowers of species of *Miconia* (Miconieae: Melastomataceae) and their evolutionary implications. *Brittonia*, 66, 396-404. doi.org/10.1007/s12228-014-9337-1

Kriebel, R., Michelangeli, F., & Kelly, L. M. (2015). Discovery of unusual anatomical and continuous characters in the evolutionary history of *Conostegia* (Miconieae: Melastomataceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82, 289-313. doi.org/10.1016/j.ympev.2014.09.021

M. Cadavid, Biología reproductiva de *Miconia serrulata* en la Amazonia colombiana. *Tesis de pregrado*. Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias, Biología (Bogotá) **2004**.



Maia, F. R., Varassin, I. G., & Goldenberg, R. (2016). Apomixis does not affect visitation to flowers of Melastomataceae, but pollen sterility does. *Plant Biology (Stuttgart)*, 18, 132-138. doi.org/10.1111/plb.12364

Maia, F. R., Telles, F., & Goldenberg, R. (2018). Time and space affect reproductive biology and phenology in *Tibouchina hatschbachii* (Melastomataceae), an endemic shrub from subtropical grasslands of southern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 187, 689-703. doi.org/10.1093/botlinnean/boy039

Marquínez, X., Sarmiento R. & Lara K. 2009. Fenología floral y visitantes florales en *Drimys granadensis* L.f. (Winteraceae). *Acta biológica Colombiana*, 14, 47-60.

Martén-Rodríguez, S., Fenster, C. B., Agnarsson, I., Skog, L. E., & Zimmer, E. A. (2010). Evolutionary breakdown of pollination specialization in a Caribbean plant radiation. *New Phytologist*, 188, 403-417. doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03330.x

Medina, W., Macana-García, D. C., & Sánchez, F. (2015). Birds and mammals of high mountain ecosystems in the Rabanal Paramo (Boyacá, Colombia). *Revista Ciencia en Desarrollo*, 6, 185-198. doi.org/10.19053/01217488.3789

Melo, G. F., Machado, L. C., & Luceño, M. (1999). Reproducción de tres especies de *Clidemia* (Melastomataceae) en Brasil. *Revista de Biología Tropical*, 47, 359-363. doi.org/10.15517/rbt.v47i3.33116

Michelangeli, F. A., Penneys, D. S., Giza, J., Soltis, D., Hils, M. H., & Skean, J. D. Jr. (2004). A preliminary phylogeny of the tribu Miconieae (Melastomataceae) based on nrITS sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon*, 53, 279-290. doi.org/10.2307/4135608

Michelangeli, F. A., Goldenberg, R., Almeda, F., Walter, J., Bécquer, E. R., ..., & Penneys, D. S. (2019). Nomenclatural novelties in *Miconia* (Melastomataceae: Miconieae). *Brittonia*, 71, 82-121. doi.org/10.1007/s12228-018-9546-0

Morales, M., Otero, J., van der Hammen, T., Torres, A., Cadena, C., Pedraza, C., ... Cadenas, L. (2007). *Atlas de páramos de Colombia*. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

Muchhala, N. (2003). Exploring the boundary between pollination syndromes: Bats and humming-birds as pollinators of *Burmeistera cyclostigmata* and *B. tenuiflora* (Campanulaceae). *Oecologia*, 134, 373-380. doi.org/10.1007/s00442-002-1132-0



Naudin, C. V. (1850a). *Melastomacearum monographicae descriptiones*. Annales des Sciences Naturelles; Botanique, 17, 82-246.

Naudin, C. V. (1850b). *Melastomacearum monographicae descriptiones*. Annales des Sciences Naturelles; Botanique, 15, 276-345.

Oliveira, P. E., & Gibbs, P. E. (2000). Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora*, 195, 311-329. doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30990-8

Ollerton, J., Killick, A., Lamborn, E., Watts, S., & Whiston, M. (2007). Multiple meanings and modes: on the many ways to a generalist flower. *Taxon*, 56, 717-728. doi.org/10.2307/25065855

Pereira, A. C., Silva, J. B., Goldenberg, R., Melo, G. A. R., & Varassin, I. G. (2011). Flower color change accelerated by bee pollination in *Tibouchina* (Melastomataceae). *Flora*, 206, 491-497. doi.org/10.1016/j.flora.2011.01.004

Radford, A. E., Dickison, W. C, Massey, J. R., Bell, R. C. & Seiler, M. S. (1974). *Vascular plant systematics*. New York: Harper and Row.

Ramírez, N., & Brito, Y. (1990). Reproductive biology of a tropical Palm Swamp community in the Venezuelan Llanos. *American Journal of Botany*, 77, 1260-1271. doi.org/10.1002/j.1537-2197.1990.tb11378.x

Ramírez, N., & Seres, A. (1994). Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Plant Systematics and Evolution*, 190, 129-142. doi.org/10.1007/BF00986189

Renner, S. S. (1989). A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76, 496-518. doi.org/10.2307/2399497

Santos, A. P. M., Fracasso, C. M., Santos, M. L., Romero, R., Sazima, M., & Oliveira, P. E. (2012). Reproductive biology and species geographical distribution in the Melastomataceae: a survey based on New World taxa. *Annals of Botany* 110, 667-679. doi.org/10.1093/aob/mcs125

Santos, A. P. M., Romero, R., & Oliveira, P. E. A. M. (2010). Biologia reprodutiva de *Miconia angelana* (Melastomataceae), endêmica da Serra da Canastra, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Botânica*, 33, 333-341. doi.org/10.1590/S0100-84042010000200014

Stebbins, G. L. (1971). *Chromosomal evolution in higher plants*. London: Arnold.



Stein, B. A., & Tobe, H. (1989). Floral nectaries in Melastomataceae and their systematic and evolutionary implications. *Annales of the Missouri Botanical Garden*, 76, 519-531. doi.org/10.2307/2399498

Thien, L. B. 1980. Patterns of pollination in the primitive angiosperms. *Biotropica*, 12, 1-13. doi.org/10.2307/2387768

Triana, J. (1871). Les Melastomacées. *Transactions of the Linnean Society of London*, 28, 1-188.

Toräng, P., Vikström, L., Wunder, J., Wötzel, S., Coupland, G., & Ågren, J. (2017). Evolution of the selfing syndrome: anther orientation and herkogamy together determine reproductive assurance in a self-compatible plant. *Evolution*, 71, 2206-2218. doi.org/10.1111/evo.13308

Varassin, G. I., Penneys, D. S., & Michelangeli, F. A. (2008). Comparative anatomy and morphology of nectar-producing Melastomataceae. *Annals of Botany*, 102, 899-909. doi.org/10.1093/aob/mcn180

Varassin, I. G., Agostini, K., Wolowski, M. & Freitas, L. (2021). Pollination systems in the Atlantic Forest: characterisation, threats, and opportunities. In M. Marques, & C. E. V. Grelle (Ed.), *The Atlantic Forest: history, biodiversity, threats and opportunities of the megadiverse forest*. (pp. 325-344). Switzerland AG: Springer Cham.

Vogel, S. (1978). Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. In A. J. Richards (Ed.), *The pollination of Flowers by Insects*, (pp. 89-96). New York: Academic Press.

Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77, 1043-1060. doi.org/10.2307/2265575

Zapata, T. R., & Arroyo, M. T. K. (1978). Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10, 221-230. doi.org/10.2307/2387907