

Radiación adaptativa para la polinización del género *Passiflora* L. (PASSIFLORACEAE)

Dr. José Luís Pérez Chiscano

Pl. Corazón de Jesús, 16. 06700. Villanueva de la Serena (Badajoz, España)
e-mail: perezchiscano@gmail.com

Resumen:

Se presentan especies de *Passiflora* L. (*Passifloraceae*) en función de su radiación adaptativa para ser polinizada por diferentes visitantes según el cambio del medio topográfico y ecológico.

Pérez-Chiscano, J.L. 2019. Radiación adaptativa para la polinización del género *Passiflora* L. (PASSIFLORACEAE). *Fol. Bot. Extremadurensis*, 13(2): 23-31.

Palabras clave: Cambios de hábitat, Evolución, Fenología, Flor, *Passiflora*, Polinizadores.

Summary:

Passiflora L. (*Passifloraceae*) species and their adaptative polinitation radiations are described from America origins.

Pérez-Chiscano, J.L. 2019. Adaptative radiation in the polinitation of *Passiflora* L. (PASSIFLORACEAE) genus. *Fol. Bot. Extremadurensis*, 13(2): 23-31.

Key words: Change habitat, Evolution, Fenology, Flower, *Passiflora*, Polinizations.

Introducción:

El género *Passiflora* L., pertenece a la familia *Passifloraceae*, orden *Melastomales*, clase *Magnoliopsida* (dicotiledóneas). Consta de unas 500 especies que viven en su gran mayoría, unas 478, en el continente americano principalmente en la mitad norte de Sudamérica, siendo Colombia la de más especies, unas 141, seguida de Ecuador con 124, también abundantes en Perú, Bolivia, Venezuela y Brasil, y menos en Paraguay, norte de Argentina y de Chile; y frecuentes en Mesoamérica (14).

También hay especies en el sureste de Asia, Indonesia, Nueva Guinea, Australia e islas próximas, que suponen unas 24 especies; esta lejana disyunción del género ha planteado un interesante problema fitogeográfico. Aparte de su status natural, bastantes especies se cultivan como plantas ornamentales y sus frutos, carnosos y comestibles, sirven para fabricar bebidas.

Cuando los jesuitas españoles llegaron a América en el siglo XVII encontraron en las flores de estas especies una analogía de los elementos de la pasión de Cristo, así los estilos-estigmas representaban los clavos de la cruz, los filamentos y anteras las llagas de la tortura, la corona de pelos carnosos, la de espinas, los pétalos, la gente presente en el calvario, los zarcillos recordaban los látigos con que fue azotado el Señor, y los foliolos de las hojas como la punta de la lanza con que fue herido, y es curioso que cuando Linneo vio la planta aceptó este símil del martirio y la denominó *Passiflora* (flor de la pasión), publicada en *Species Plantarum* en 1753.

Dada la sorprendente evolución de la flor para ser polinizada por diferentes polinizadores, generalmente en distintos biotopos, nos hemos permitido publicar este artículo añadiendo algunas consideraciones personales.

Metodología:

Por ser plantas exóticas alejadas, no hemos podido hacer observaciones y estudios pormenorizados y de seguimiento en su medio natural, sólo en *Passiflora coerulea* L., que es frecuentemente cultivada como ornamental, viendo su floración, fructificación, morfología e histología, comprobando por ejemplo la autoincompatibilidad y algunos visitantes que las polinizan.

Así pues, hemos tenido que consultar la extensa bibliografía, y artículos de autores hispanoamericanos de alto interés científico, algunos de los cuales se citan en la bibliografía adjunta.

Resultados:

Las flores de *Passiflora* están diseñadas para la heterogamia (se da muy raras veces la autogamia). Las partes de la flor están programadas para atraer a insectos y aves para que lleven o dejen polen de otra flor a cambio de recompensarlos con néctar y polen. Así, las partes reproductivas se sitúan en un tallo llamado androginóforo, que lleva los estambres por debajo del ovario superior del que salen los estilos con sus estigmas, todo ello bien expuesto gracias al mencionado androginóforo. Como parte atractiva está la corona con varias capas de pelos carnosos coloreados y osmóforos (productores de olor), que rodean al opérculo que lleva a los nectarios; los sépalos y pétalos están teñidos de colores para incrementar la atracción de los visitantes, que son, según la estructura floral, abejas generalmente del género *Xilocopa* (de expansión cosmopolita, abundantes en América); o del género *Bombus*, y algunos otros himenópteros grandes (Apioideae); también visitan mariposas (Ninfálidos), y en otras flores muy especializadas, aves, colibríes (*Trochilidae*) en América y posiblemente nectarinidos y mielitofagos en Asia-Oceanía.

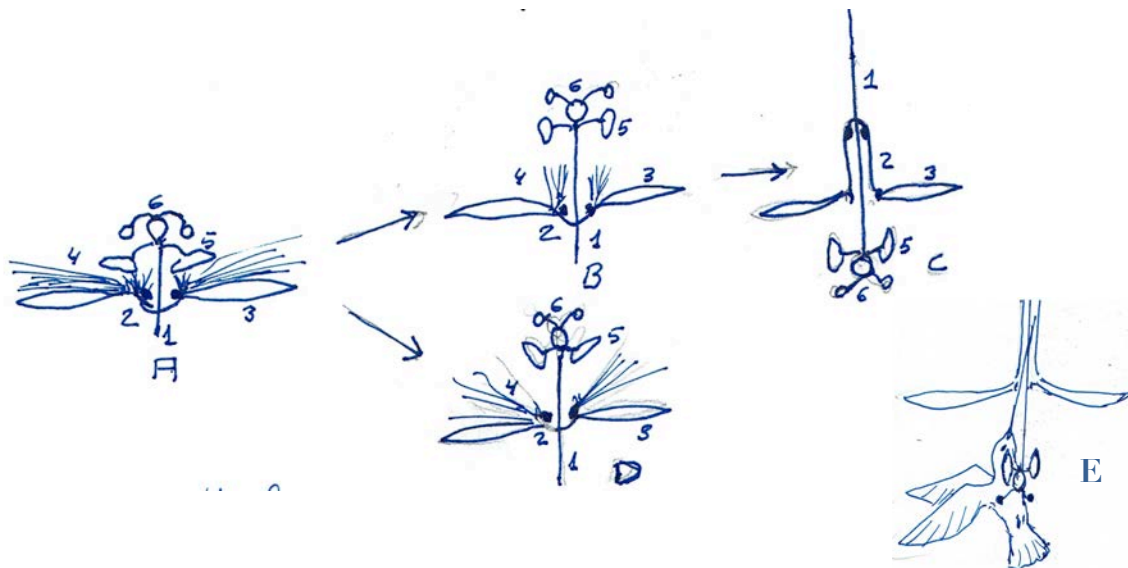


Figura 1.- Radiación adaptativa para la polinización en el género *Passiflora* L. 1: Pedúnculo floral; 2: Hipantio; 3: Sépalos y pétalos; 4: Corona; 5: Androceo; 6: Gineceo; o: nectarios. A= Flor entomófila (insectos); B= Flor ornitófila de transición (colibríes); C= Flor ornitófila desarrollada (colibríes); D= Flor quiropterófila (murciélagos); E= *Eusifera eusifera* en *Passiflora mixta*.

Dentro de las pasifloras que se polinizan por insectos, *P. caerulea*, muy cultivada, están asilvestradas en muchos sitios al menos en la Península Ibérica, incluso aquí en Extremadura (F.M.Vázquez *com. pers.*), en las inmediaciones de Montijo y Badajoz, aunque próximas a las plantaciones en cercas de jardines; se ha observado la presencia de *Xilocopa violácea* (J. Negro *com. pers.*) en flores de patio y existen fotografías de *Bombus* (en Internet); en estos casos es posible que fructifiquen facilitando frutos baciformes amarillos y canosos con semillas desarrolladas que llevan un arilo rojo como hemos tenido ocasión de observar, frutos por tanto, apetecidos por

aves (endornitocoria), que consumen las semillas no digeribles y expulsan ya lejos de la planta madre y al germinar dan lugar a un neófito adaptado a nuestro fitoclima y suelo.

El resultado más espectacular es ver la radiación adaptativa que ha dado lugar en flores diferentes para polinizadores orníticos, siendo los colibríes las aves que actúan en América. La flor se colorea en rojo, el hipantio se hace tubular con los nectarios en el fondo, la corona va disminuyendo hasta desaparecer por falta de uso atractivo, el androginóforo se alarga para que el polen pueda depositarse en la cabeza y dorso del ave, incluso la flor se vuelve colgante, péndulas, porque los colibríes no necesitan posarse, lo hacen en vuelo esférico para succionar el néctar con sus largos picos, ejemplo extremo lo tenemos en el colibrí pico de espada (*Ensifera ensifera*), que con un larguísimo pico, más que su cuerpo, liba fácilmente en flores tubulares y péndulas como *Passiflora mixta* L. fil.

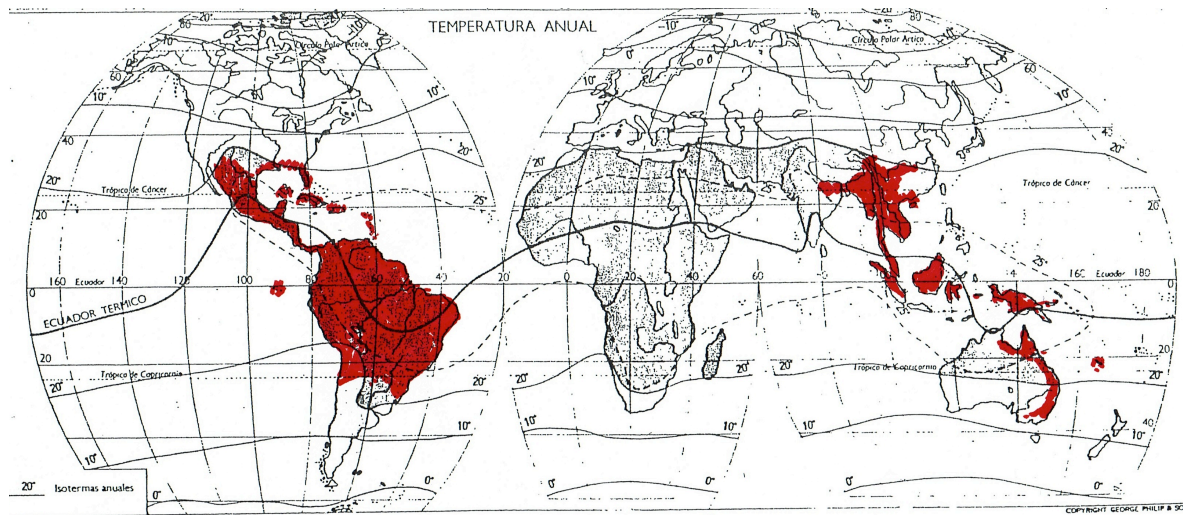


Figura 2.- Distribución geográfica del género *Passiflora* L.,

También hay pasifloras que son polinizadas por pequeños murciélagos (quiropterofilia) en Brasil y Ecuador; entonces la flor es blanca, existe un fuerte olor y abre por la noche (típico en flores que atraen murciélagos). Las flores son *Passiflora mucronata* Lam. (Brasil), *Passiflora galbana* Most (Brasil) y *Passiflora unipetala* P.Jorg. (Ecuador), y los murciélagos son de las especies *Anoura geoffrox*, *Anoura candidipes* y *Golorsphaga* sp.

Por otra parte de 403 especies vistas en Internet, 305 (75,68%) eran entomófilas y 98 (24,32%) ornitófilas, casi $\frac{3}{4}$ partes aún tienen la estructura para ser polinizadas por insectos.

Conclusiones:

El género *Passiflora L.*, es uno de los pocos en los que, actualmente, podemos ver la transición de flores entomófilas, polinizadas principalmente por insectos, a ornitófilas, polinizadas por aves al menos por colibríes; a través de una radiación adaptativa sorprendente. En América hay unas 360 especies bien determinadas y otras tantas aún sin conocer su estatus taxonómico, mientras que en el sureste de Asia, Australia y algunas islas cercanas sólo hay 24. Sorprende que haya dos núcleos de especies tan separadas, hasta 15000 kilómetros de Océano Pacífico, pero la morfología floral se mantiene fundamentalmente constante entre ambos núcleos disyuntos; lo que parece indicar una repartición o una constancia de estos caracteres a lo largo del tiempo.

La morfología de estas bellas flores es asombrosa en cuanto a la adaptación a ser polinizadas por animales (zoofilia), con un eje floral o androginóforo que mantienen bien expuestos los órganos reproductores, cinco estambres con anteras longitudinales de abertura dorsal y tres estilos con estigmas de apertura apical y situados alternativamente a los estambres para evitar la deposición del polen en el polinizador y la recepción del que vienen traído de otra flor, impidiendo así la autogamia.

Pensamos que las flores entomófilas son más antiguas que las ornitófilas y las quiropterófilas y que ambas derivaron de las polinizadas por insectos. Esta evolución tuvo lugar en América al formarse la cordillera de los Andes como consecuencia del choque de la placa tectónica Nazca contra la placa Suramericana, hace 25 millones de años. Probablemente ya había pasifloras visitados por colibríes junto con abejas grandes de los géneros *Xilocopa*, *Bombus* y otras, pero al ascender estas plantas por las laderas de las montañas recientemente formadas, estas ornitófilas incipientes llegarían a altitudes de más de 2000 metros donde la condensación de la humedad relativa del aire aumentaría debido al descenso de la temperatura, formando el bosque de niebla permanente, el llamado bosque nublado por los nativos. En esta formación vegetal (descubierta por A. von Humbolt en el Chimborazo (Ecuador)) hay una gran cantidad de plantas tipo lauroide, formando bosques densos con abundante sotobosque de helechos y arbustos, todos ellos adaptados a las condiciones bioclimáticas mencionadas, que en fitoecología se conoce como laurisilva. Las condiciones de alta humedad y temperatura baja, junto a la densa vegetación no son favorables para insectos voladores y es cuando las pasifloras ornitófilas son casi las únicas que pueden vivir en este bosque nublado con varias especies de colibríes que soportan bien la humedad y sobre todo el frío nocturno dada su condición de vertebrados homeotermas, además de regular el metabolismo basal.

La relación pasiflora-colibrí se considera en coevolución una relación íntima entre dos seres adaptados a lo largo del tiempo con mutuo beneficio para ambos, este hecho no se produce porque los colibríes (*Trochilidae*) son muy ubiquestas y una misma especie puede alimentarse de flores muy distintas, algunos no tanto como el

colibrí pico de espada (*Eusifera eusifera*), cuyo pico es muy largo, más que su cuerpo y esta adaptado para flores tubulares como las pasifloras ya especializadas y flores análogas de otras familias tropicales. Hay 330 especies de colibríes que se extienden desde Alaska a Tierra de Fuego, pero donde abundan es en el Norte y Centro de Suramérica; por ejemplo en Colombia hay 180, viviendo principalmente en el bosque nublado.

El número de pasifloras ornitófilas (98/403 (24,32%)) es inferior al de pasifloras entomófilas (305/403 (75,68%)), que da idea de la especialización de las primeras y posiblemente su descendencia de las segundas, más generalistas en cuanto a hábitats y polinizadores.

La evolución hacia las formas ornitófilas, pensamos que ha sido gradual, apareciendo primero coloraciones atractivas en las coronas y otras piezas del perianto hasta llegar a una especialización total en las que sólo los colibríes pueden libar (pérdida de la corona y del olor), siendo muchas de ellas péndulas, ya que los colibríes no necesitan posarse para obtener el alimento dada su estructura anatómica y fisiológica, que les permite el vuelo estático.

Otro hecho interesante y aún no resuelto, es explicar la disyunción entre las poblaciones de pasifloras americanas y las de Asia-Oceanía Occidental. Para tratar de explicarlo, en el artículo de filogenia, biogeografía y tiempos divergentes de pasiflora (Valeria & al., 2012), exponen las siguientes hipótesis: según Raven & al., 1974, después de la separación de Suramérica de la Antártida y posterior unión con Africa, pasarían las plantas de un continente a otro. Los estudios de Wolf, 1978; Renner, 2004, sugieren una migración boreo-tropical durante el Terciario primitivo a través de la Laurasia con un clima óptimo circumplanetario en toda la zona Norte. En nuestra opinión; también pudiera haber ocurrido por la rotura de Godwana que llevaría pasifloras a Suramérica hace unos 40 millones de años y más tarde, hace unos 34 millones de años se separaría de Australia, la Antártida, llevando en su deriva hacia el noreste también plantas de pasiflora, que más tarde se difundirían por el Este de Asia y algunas islas próximas y que darían lugar a las especies actuales de esta zona con independencia de las especies americanas, que con condiciones ambientales muy favorables dieron lugar a la espectacular especiación en el continente americano.

<i>Passiflora</i> especies	País/ Altitud (msnm)	Colibríes especies
<i>P. gritensis</i> H.Kunth	Venezuela (2500)	<i>Chrysuronia osnona</i> <i>Chlorortolbon molas</i>
<i>P. membranacea</i> Benth.	Costa Rica (1200)	<i>Hychatis levestis</i>
<i>P. mixta</i> L.fil.	Colombia/ Ecuador (1700-3500)	<i>Eusifera eusifera</i> <i>Coligama helianthra</i>
<i>P. loefgrenii</i> Viltá	Brasil (2400)	<i>Phaetormis corgnonae</i>
<i>P. vitifolia</i> Kunth	Colombia (2500)	<i>Glaveis aenus</i> <i>Phaetormis longiestilis</i> <i>Eusifera eusifera</i> <i>Amazilia tzacalt</i>
<i>P. adenopoda</i> DC.	Perú (100-1500)	<i>Amazilia tzacalt</i>
<i>P. quadrangularis</i> L.	Intratropical (0-1000)	<i>Amazilia tzacalt</i>
<i>P. parrita</i> (Mast.) L.M.Baiilet	Colombia (2100)	<i>Eusifera eusifera</i>

Cuadro 1.- Ejemplos de *Passiflora* L., polinizadas por colibríes. Bonilla, 2014; Esquerre-Ibañez & al., 2014; González, 2012; León Camargo & al., 2015; Roa Delgado & al., 2008)

Altitud/ Tipo de bosque	ED/EI	Nº especies/ (%)
0-2000 msnm/Bosque seco estacional	ED=1	6 (19,35%)
	EI= 5	
2000-3000 msnm/Bosque nuboso	ED= 17	20 (64,52%)
	EI=3	
3000-3500 msnm/ Páramo arbustivo	ED= 5	5 (16,12%)
	EI=0	

Cuadro 2.- Número de especies polinizadas por colibríes según la altitud en una ladera occidental de los Andes en Colombia (León-Camargo & al., 2015). ED= Adaptación definitiva; EI= Adaptación Intermedia.

Agradecimientos:

Una vez más deseamos agradecer a nuestro querido amigo *Francisco María Vázquez Pardo* su ayuda en la publicación que presentamos.

Bibliografía:

- Bonilla, M. 2014. *Diversidad y Biogeografía de Passiflora L. supersección Tacsonia (Passifloraceae) del trópico andino*. (Tesis de maestría) Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira. 121 pp.
- Bonilla, M.M; Aguirre, A.C. & Agudelo, O.M. 2015. Morfología de *Passiflora*: una guía para la descripción de sus especies. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 6(1): 91-109. DOI: 10.22490/21456453.1266.
- Esquerre-Ibañez, B.; Rojas-Idrogo, C.; Llatas-Quiroz, S. & Delgado-Paredes, G.E. 2014. El género *Passiflora* L. (*Passifloraceae*) en el departamento de Lambayeque, Perú. *Acta Bot. Malacitana*, 39: 55-70.
- Fogden, M.; Taylor, M. & Williamson S.L. 2014. *Hummingbirds: A Life-Size Guide to Every Species*. The Ivy Press. 400 pp.

- González Medina, O. 2012. *Ecología y Conservación de aves en el Bosque Montano de Huánuco* (Perú). Informe Final. 107 pp.
- Gonzalez, V.H.; Gonzalez, M.M. & Cuellar, Y. 2009. Notas biológicas y taxonómicas sobre los abejorros del maracuyá del género *Xylocopa* (Hymenoptera: Apidae, Xylocopini) en Colombia. *Acta Biol. Colomb.*, 14(2): 31-40.
- Hernández, A. & Bernal, A. 2000. Lista de especies de *Passifloraceae* de Colombia. *Biota Colombiana*, 1(3): 320-350.
- León-Camargo, D. & Rangel-Ch., J.O. 2015. Interacción colibrí-flor, polinización, bosque tropical seco, del municipio de Chimichagua (Cesar, Colombia). *Caldasia*, 37(1): 107-123- doi: <http://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v37n1.50812>
- León, B. & Jørgensen, P.M. 2006. *Passifloraceae* endémicas del Perú. *Rev. Peru. Biol.*, 13(2) Especial: 487s-491s.
- Muschner, V.C., Zamberlan, P.M., Bonatto, S.L. & Freitas, L.B. 2012. Phylogeny, biogeography and divergence times in *Passiflora* (*Passifloraceae*). *Genetics and Molecular Biology*, 35(4 (suppl)):1036-43
- Rivera Olmos, S.; Gómez Espinosa, C.; Vargas Izquierdo, C.; Tapia Zavala, A. & Guadarrama Cruz, F.J. 2011. Cambio climático global a través del tiempo geológico. *Investigación Universitaria Multidisciplinaria*, 10: 114-122.
- Roa Delgado, S.; Lozada García, B. & Barrera Avendaño, H. 2008. Riqueza de especies de Pasifloras (*Passifloraceae*). distribución geográfica en zonas altas de los estados andinos, Venezuela. *Geoenseñanza*, 13(1): 51-58.

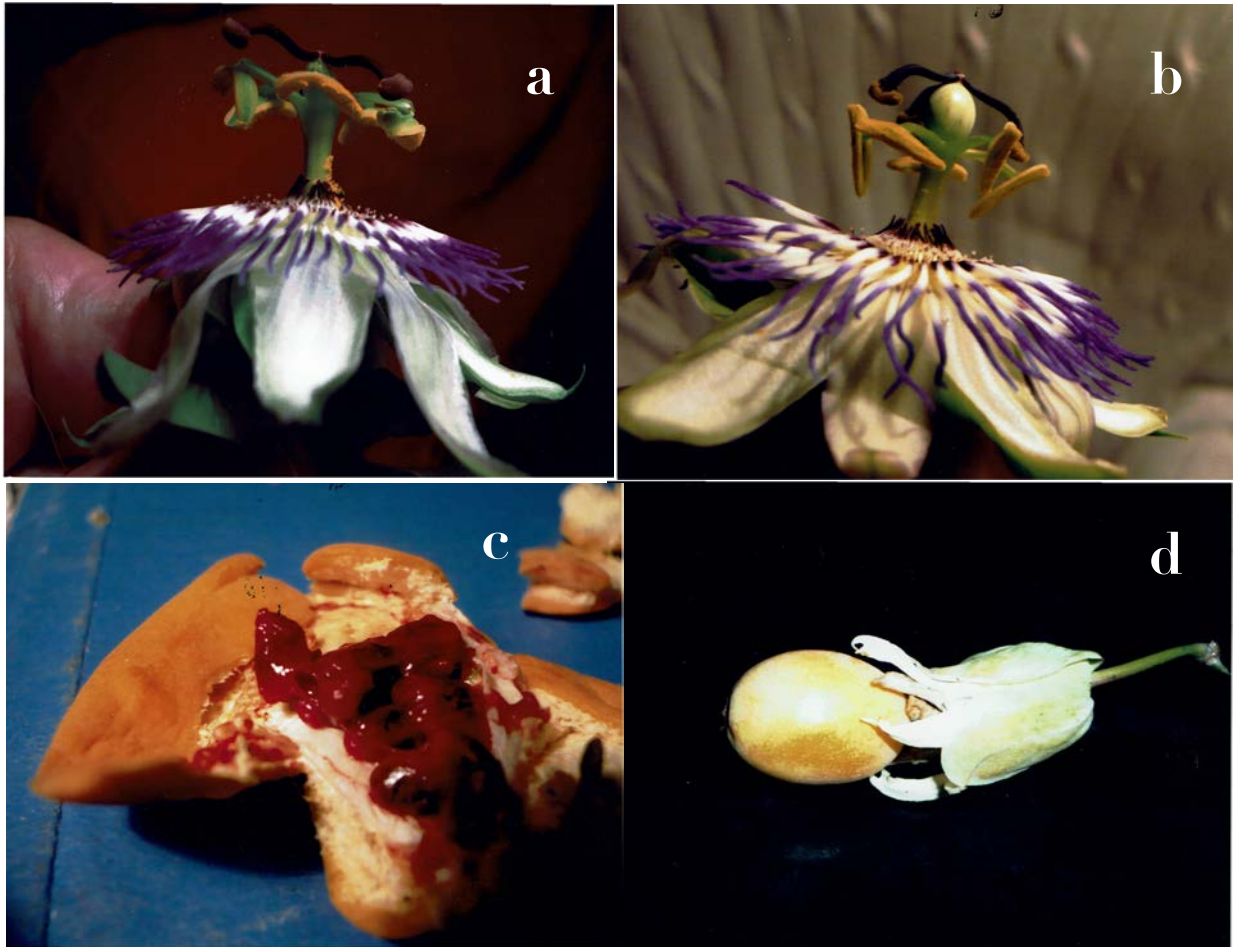


Lámina 1.- Imágenes de varios aspectos sobre la biología floral y reproductiva en *Passiflora*. *Passiflora caerulea* L.; **a:** Flor en visión lateral; **b:** Flor en visión sub-lateral; **c:** semillas con mucílago y arilo rojo; **d:** Fruto en desarrollo portando en la base los restos de la flor.