Nota de Aceptación

Aprobado por el Comité de Trabajo de Grado en cumplimiento de los requisitos exigidos por la Pontificia Universidad Javeriana para optar el título de Biólogo.

Dr. HERNAN CAMILO ROCHA NIÑO
Decano Facultad de Ingeniería

DR. MATEO LOPEZ VICTORIA
Director Carrera Biología

Dr. Ángel Vale González
Director Trabajo de Grado

Dr. Danny Rojas Martín
Director Trabajo de Grado

Dra. Victoria Ferrero Vaquero
Jurado 1

Dr. Harold G. Suárez-Barón
Jurado 2

Pontificia Universidad JAVERIANA Cali

Facultad de Ingenieria y Ciencias

Acta de Correcciones al Proyecto de Grado
Biología

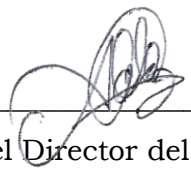
Fecha: 14 de Noviembre de 2023

Autores: Santiago Nicolás Vallejo Patiño

Nombre del Proyecto de Grado: "ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LA ORQUÍDEA ONCIDIUM ADELAIDAE, UN ENDEMISMO COLOMBIANO CON HETERANTIA"

Director: Dr. Ángel Vale González
Co-Director: Dr. Danny Rojas Martín.

Como indica el artículo 2.27 de las Directrices de Trabajo de Grado, he verificado que los estudiantes indicados arriba han implementado todas las correcciones que los Jurados del Proyecto de Grado definieron que se efectuaran, como consta en el Acta de Calificación correspondiente.



Firma del Director del Proyecto de Grado
Dr. Ángel Vale (CE 668876)

Santiago de Cali, 25 de octubre de 2023

MATEO LÓPEZ VICTORIA
Director del Programa de Biología

Asunto: Aprobación de la propuesta de trabajo de grado.

Estimado Dr. López-Victoria

Por medio de la presente manifiesto que el trabajo de grado que presenta el estudiante Santiago Nicolás Vallejo Patiño (código de estudiante 8944078), titulado «Ecología reproductiva de la orquídea *Oncidium adelaidae*, un endemismo colombiano con heterantia», ejecutado bajo mi dirección, ha sido revisado y avalado para pasar por el proceso de evaluación por parte del programa de Biología.

Cordialmente,

ÁNGEL VALE GONZÁLEZ, PhD
Fundación Andoke, Cali, Colombia
Telf.: 3147811638
skype_id: aggelos_6
angel.vale@javerianacali.edu.co
avg.vale@gmail.com
https://angelvale.wordpress.com/

Ecología reproductiva de la orquídea *Oncidium adelaidae*, un endemismo colombiano con heterantia

Santiago Nicolas Vallejo Patiño

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

Director:
Ángel Vale Gonzalez, Ph.D

Co-director:
Danny Rojas Martín, Ph.D

Pontificia Universidad Javeriana Cali
Facultad de Ingeniería y Ciencias
Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas
Santiago de Cali 2023

Para esos seres sésiles que me cautivan
con sus formas y colores día tras día.
Me hacen sentir más humano.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi familia, porque desde el primer paso que di, han estado para apoyarme incondicionalmente, gracias por darme lo mejor de cada uno y por criarme con tanto amor con el que ahora puedo hacer lo que me apasiona. Llevo conmigo una parte de cada uno de ustedes. A mis profesores Ángel Vale y Danny Rojas por hacer que me enamorara aún más del mundo y la biología, por nutrirme con sus conocimientos, por tratarme como familia y por mostrarme que ser persona es más importante que cualquier título. A mi amigo Alejandro Pino, por convertirse en más que un hermano, por siempre escuchar lo que ocurre en mi vida y por enseñarme que la vida es más sencilla si nos reímos más a menudo. A mi amigo Juan Andrés Medina con quien he recorrido el pregrado e innumerables senderos, gracias por todo el apoyo y por perseguir junto a mi lo que nos apasiona. A Valentina Vélez, por ser la persona que llegó a mi vida y me hizo comenzar a vivirla, tú fuiste un motor en este trabajo y eres una chispa en mi vida. Para terminar, agradezco a todos mis amigos y compañeros que de alguna u otra manera se involucraron en este trabajo, ya sea con sus palabras de aliento o trabajando conmigo en campo.

Reglamento de la Pontificia Universidad Javeriana Artículo 12 de la Resolución número 12 del 6 de julio de 1946 «La universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por los alumnos en sus trabajos de tesis, solo velará porque no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y porque la tesis no contenga ataques o polémicas puramente personales, antes bien, se vea en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia.»

Declaro que este trabajo de grado es íntegramente de mi autoría. Las fuentes y obras consultadas están debidamente referenciadas, y las citas de esas obras están identificadas de modo claro. Este documento no contiene, por lo tanto, ningún tipo de plagio, ni de textos publicados, cualquiera sea el medio de esa publicación, incluidos los medios electrónicos, ni de trabajos académicos.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN 7
ABSTRACT 8
INTRODUCCIÓN 9
MATERIALES Y MÉTODOS 13
Sistema de estudio 13
Localidades de estudio 14
Biología floral 16
Morfología externa de la inflorescencia y las flores 16
Caracterización espectral del color floral en *Oncidium adelaidae* 16
Caracterización de la recompensa floral 17
Sistema de cruzamiento 17
Observaciones de polinización 18
Remoción experimental de flores estériles 19
Posible sistema mimético entre *Oncidium adelaidae* y *Stigmaphyllon echitoides* 19
Distribución 20
Fenología floral 20
Caracterización espectral del color floral respecto a otras especies de plantas 20
Conducta del polinizador 22
RESULTADOS 22
Biología floral 22
Morfología externa de la inflorescencia y las flores 22
Caracterización de la recompensa floral 23
Sistema de cruzamiento 27
Observaciones de polinización 28
Remoción experimental de flores estériles 30
Posible sistema mimético entre *Oncidium adelaidae* y *Stigmaphyllon echitoides* 30
Distribución 30
Fenología floral 30
Caracterización espectral del color floral 32
Conducta del polinizador en *O. adelaidae* y *S. echitoides* 36
DISCUSIÓN 37
Posible rol de las flores estériles en *Oncidium adelaidae* 37
¿Las flores estériles están asociadas a señales honestas o deshonestas? 40
¿Las flores estériles son una forma de ahorrar recursos? 41
¿Las flores estériles promueven la polinización cruzada? 42
¿Cómo influye la heterantia de *Oncidium adelaidae* en el potencial sistema mimético entre orquídeas y malpigiáceas productoras de aceites florales? 44
Implicaciones para el manejo y conservación de *Oncidium adelaidae* 45
CONCLUSIONES 45
REFERENCIAS 46

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Figura 1. Estructuras florales de *Oncidium adelaidae*. 14
Figura 2. *Stigmaphyllon echitoides*, especie con la que cohabita *Oncidium adelaidae.* 14
Figura 3. Localidades de estudio y distribución de especies. 16
Figura 4. Experimento de cruzamiento en *Oncidium adelaidae.* 18
Tabla 1. Detalles de las observaciones de polinización realizadas en 12 plantas de *Oncidium adelaidae* en marzo y abril del año 2023. 19
Figura 5. Esquema de las flores de las tres especies caracterizadas espectralmente. 21
Figura 6. Morfos florales de *Oncidium adelaidae.* 24
Figura 7. Detalle de las estructuras florales de *Oncidium adelaidae* antes y después de aplicar Sudán negro. 26
Figura 8. Histología de los elaióforos en flores fértiles de *Oncidium adelaidae.* 27
Tabla 2. Formación de frutos en el experimento de cruzamiento 28
Tabla 3. Visitantes florales de *Oncidium adelaidae.* 29
Figura 9. Algunos visitantes florales de *Oncidium adelaidae.* 29
Figura 10. Distribución altitudinal de la orquídea *Oncidium adelaidae* y la liana malpigiácea *Stigmaphyllon echitoides.* 31
Figura 11. Fenología floral de la orquídea *Oncidium adelaidae* y la malpigiácea *Stigmaphyllon echitoides.* 32
Figura 12. Resumen de los descriptores espectrales. 35
Figura 13. Espectro de reflectancia de las cuatro zonas florales de interés. 35
Figura 14. Esquema hexagonal de la visión de las abejas. 36
Figura 15. Comportamiento de colecta de aceites y polinización. 37

RESUMEN

En la polinización por animales, los polinizadores son atraídos por señales visuales y químicas de las plantas y, en la mayoría de los casos, reciben una recompensa floral. En la mayoría de las angiospermas, las flores son uniformes, lo que le permite al animal identificarlas y recordarlas en asociación con los recursos de recompensa. Sin embargo, algunas especies de orquídeas del género *Oncidium* tienen heterantia: presentan dos tipos de flores en la misma inflorescencia. Se desconocen cuáles son las implicaciones reproductivas de este dimorfismo floral y cuál es su función en los potenciales sistemas miméticos en los que participan estas especies. En este trabajo se compararon los atributos físicos de las flores fértiles (más distales) y estériles (más proximales) de *Oncidium adelaidae*, un endemismo colombiano con mayor presencia en ecosistemas montanos. Las flores fértiles, con la arquitectura típica del género, son conspicuas según el modelo de visión de las abejas y presentan estructuras especializadas que producen aceites como recompensa floral y facilitan su recolecta por abejas del género *Epicharis* (confirmado como su polinizador). En cambio, las flores estériles, aunque tienen un aroma similar al de las fértiles, son pequeñas, carecen de segmentos bien diferenciados, no producen recompensas florales sustanciales y son poco atractivas para las abejas. La orquídea no puede autopolinizarse y es autoincompatible. Además, la tasa de visitas a sus flores es muy baja, en especial en poblaciones de bosque nublado. Esta orquídea comparte atributos florales, fenología, distribución espacial, rango altitudinal y polinizador con la liana *Stigmaphyllon echitoides*. Ambas plantas pudieran conformar sistemas miméticos (batesianos o müllerianos) junto a otras oncidíneas con flores tipo *Oncidium*. Una comprensión más completa de las implicaciones ecológicas y evolutivas de la heterantia en orquídeas requiere de estudios exhaustivos sobre las recompensas químicas y el papel de cada componente en los sistemas miméticos.

Palabras clave: dimorfismo floral, éxito reproductivo, mimetismo, Oncidiinae, polinización, sistema de cruzamiento.

ABSTRACT

In animal pollination, pollinators are attracted by visual and chemical signals from plants, and in most cases, they receive a floral reward. In the majority of angiosperms, flowers are uniform, allowing animals to identify and remember them in association with reward resources. However, some species of orchids in the *Oncidium* genus exhibit heteranthy, presenting two types of flowers on the same inflorescence. The reproductive implications of this floral dimorphism and its function in potential mimicry systems in which these species participate are unknown. This study compared the physical attributes of fertile (more distal) and sterile (more proximal) flowers of *Oncidium adelaidae*, a Colombian endemic with a greater presence in montane ecosystems. Fertile flowers, with the typical architecture of the genus, are conspicuous according to the bee's visual model and has specialized structures that produce oils as a floral reward, facilitating their collection by *Epicharis* bees (confirmed as their pollinator). In contrast, sterile flowers, although they have a similar aroma to fertile ones, are small, lack well-differentiated segments, do not produce substantial floral rewards, and are unattractive to bees. The orchid cannot self-pollinate and is self-incompatible. Additionally, the visitation rate to its flowers is very low, especially in cloud forest populations. This orchid shares floral attributes, phenology, spatial distribution, altitudinal range, and pollinator with the vine *Stigmaphyllon echitoides*. Both species could form mimicry systems (Batesian or Mullerian) together with other oncidium-type orchids. A more comprehensive understanding of the ecological and evolutionary implications of heteranthy in orchids requires comprehensive studies on chemical rewards and the role of each component in mimicry systems.

Keywords: floral dimorphism, reproductive success, mimicry, Oncidiinae, pollination, mating system.

INTRODUCCIÓN

La polinización es un proceso crucial en las angiospermas porque permite el surgimiento de nuevos individuos, aumenta la diversidad genética de las poblaciones, limita la hibridación y contribuye a mantener la biodiversidad (Kearns y Inouye, 1993; Willemse, 2003). Las plantas con flores, en interacción con diversos vectores de polen, exhiben una extraordinaria diversidad de atributos florales que garantizan una polinización más o menos eficiente (Ambruster, 2014). Además, la diversidad de atributos florales ha sido el resultado de una constante evolución de estas interacciones, dando lugar a nuevos linajes vegetales que se adaptan a nuevos agentes de polinización (Fenster et al., 2004), o que relajan su especificidad haciéndose más generalistas (Ollerton et al., 2007). Estos atributos florales bajo selección constante responden, por tanto, a las particularidades nutricionales, cognitivas, conductuales y ecológicas del polinizador o del conjunto de polinizadores más eficientes de una especie vegetal dada en un contexto ecológico determinado (Armbruster y Muchhala, 2009).

Uno de los fenómenos que más ha atraído la atención es la evolución paralela del color de las flores y los mecanismos de visión de los polinizadores. Al estudiar las interacciones polinizador-planta, es esencial comprenderlas desde la perspectiva cognitiva del polinizador, ya que los diversos agentes de polen localmente disponibles pueden diferir drásticamente en la forma en que perciben y procesan los estímulos visuales provenientes de las plantas. De este modo, existen diferentes sistemas de percepción visual en los polinizadores. Algunas especies, como los colibríes y los dípteros, tienen una visión tetracromática. Los colibríes tienen fotorreceptores sensibles a las longitudes de onda que llamamos ultravioleta (UV), azul, verde y rojo (Stoddard et al., 2020); mientras que los dípteros tienen fotorreceptores sensibles al UV, azul, verde y morado (Lunau, 2014). Por su parte, igual que los humanos, las abejas presentan una visión tricromática. Sin embargo, mientras los fotorreceptores humanos tienen sensibilidad al rojo, verde y azul, los de las abejas tienen sensibilidad al UV, azul y verde (Chittka, 1992; van der Kooi y Spaethe, 2022). No obstante, la visión en estos agentes no sólo depende de los colores que puedan ver, sino también de otros componentes de los estímulos visuales que ofrecen las flores que forrajean. Entre estos otros atributos de las flores se encuentran la saturación (que es un estímulo de color estrechamente relacionado con la luminosidad), la pureza espectral (que llama la atención a los insectos si es alta), el contraste cromático (esencial para los insectos en la detección a corta distancia) y el contraste acromático (involucrado en la detección a larga distancia por parte de los insectos) (Camargo et al, 2019; van der Kooi y Spaethe, 2022). En este contexto, la visión en las abejas ha sido uno de los modelos más estudiados en la interacción planta-polinizador, debido a la importancia de este grupo de insectos en la polinización de diversos linajes vegetales (Klein et al., 2007; Hung et al. 2018) y su alta especialización con algunos de ellos (Fründ et al., 2010; Rasmussen et al., 2020).

De esta manera, los atributos florales de una angiosperma están íntimamente relacionados con la atracción de sus polinizadores, y permiten que se establezca uno o varios canales de señalización (p. ej., forma, tamaño, textura, color y aroma de las flores) capaces de garantizar a la planta y al polinizador que el beneficio mutuo de esta interacción pueda tener lugar. Las señales que produce la planta se conocen como *señales honestas* si el conjunto de atributos florales de la planta comunica información precisa sobre las recompensas que se ofrece a los polinizadores (Moyroud y Glover, 2017). Estas *señales honestas* son ampliamente estudiadas en función de los diversos tipos funcionales de polinizadores. Esto se contrapone a las *señales deshonestas*, como sucede, por ejemplo, en casi un tercio de las orquídeas, cuyas flores poseen atributos que el polinizador interpreta como la presencia de alimento, sustancias colectables e incluso pareja, recursos u oportunidades que nunca llegan a encontrar (Tremblay et al. 2005; Jersákóva et al., 2006; Ackerman et al., 2023).

A excepción de lo que ocurre en Orchidaceae, Aristolochiaceae, Araceae, Apocynaceae y en otras pocas familias, la mayoría de las plantas presentan señales honestas que informan a sus visitantes sobre el tipo y cantidad de la recompensa floral. Estas recompensas indudablemente definen la identidad y el éxito de ambos mutualistas implicados en los sistemas planta-polinizador. Por un lado, estas sustancias son de valor alimenticio para sus polinizadores (p. ej., polen, néctar, etc.) o permiten que puedan completar sus ciclos de vida (p. ej., sustancias necesarias para la selección de pareja en ciertas abejas o para la confección de los nidos). Por otro lado, estas sustancias garantizan la asiduidad de los vectores de polen y, por lo tanto, la polinización de las plantas (Palmer-Young et al., 2019). El polen es, sobre todo, la principal fuente de proteína para polinizadores como abejas, coleópteros y dípteros (Crailsheim et al., 1992; Wäckers, 2007), ya que los murciélagos polinívoros complementan el componente proteico de sus dietas con insectos (Rojas et al. 2012). El néctar, en cambio, es la principal fuente de energía para la mayoría de los animales antófilos (Heil, 2011). Además del néctar y del polen, existen otras formas de recompensas florales que son de importancia para determinados grupos de polinizadores y en determinados contextos geográficos. Entre ellas destacan las resinas, los aromas colectables, y las ceras. Por su parte, los aromas florales colectables se emplean en conductas de cortejo de algunas abejas, coleópteros y mariposas (Rocha-Filho et al., 2012; Ômura et al., 2000). Las ceras, resinas y aceites, por su parte, son esenciales para la construcción de los nidos de muchas abejas y avispas (Leonhardt et al., 2011); si bien los aceites también poseen un rol alimenticio propiamente como fuente energética para varias especies de abejas (por lo que su importancia es doble para ciertos sistemas de polinización) y esencial para grupos concretos de abejas neotropicales (*i.e.* Centridini *sensu lato*, Exomalopsini, Tetrapediini y Meliponini) y con algunos grupos reducidos de abejas africanas (*p. ej.* géneros *Ctenoplectra* y *Rediviva*) (Buchmann, 1987).

A pesar de que las plantas pueden producir carbohidratos, proteínas, lípidos y otros compuestos mediante la captación de la energía solar, existe abundante

evidencia de que mantener flores turgentes, coloridas, olorosas y que ofrezcan recompensas implica una enorme demanda de nutrientes y agua. Es por ello que muchas plantas tienen mecanismos que disminuyen el costo energético de producir recompensas para atraer a sus vectores de polen. Entre estos mecanismos se incluye la disminución del número de flores a formar y mantener y la disminución de la cantidad de sustancias dedicadas a atraer y recompensar las visitas florales, entre otros. En todos los casos, estos mecanismos podrían tener un costo reproductivo (Ackerman, 1986; Tremblay et al. 2005; Jersáková et al., 2009).

Existen diversas hipótesis que explican la ausencia de recompensa floral. Una de las hipótesis más estudiadas se relaciona con la baja densidad poblacional que caracteriza a muchas de estas plantas (*i. e.* aunque hubiera recompensa la capacidad de atracción sería igualmente demasiado escasa, por lo que es «óptimo» ahorrarse esos recursos (Willson y Ågren, 1989; Tremblay et al. 2005). Otra de las hipótesis más estudiadas plantea que la polinización por engaño es un mecanismo que promueve la polinización cruzada, dado que los polinizadores aprenden a evadir estas flores y en consecuencia no sobrevisitan (o sea, no visitan tantas veces una misma inflorescencia o planta), lo que reduce la autopolinización y conecta plantas más distantes espacial y genéticamente (Jersáková et al., 2006; Ostrowiecka et al., 2019). Sin embargo, la línea que separa la polinización recompensada (o polinización mediante señales honestas) de la polinización por engaño (o polinización mediante señales deshonestas) es difusa (Ackerman et al., 2023). Esto se evidencia en algunos grupos de plantas que presentan variabilidad en la cantidad de recompensa (*i. e*. Begoniaceae, Verbenaceae, Asphodelaceae y Brassicaceae), en el momento del día en el que se ofrece la recompensa, en la forma en que se señala y, en ocasiones, en el sexo floral que la ofrece (Essenberg, 2021). De hecho, en una población se pueden presentar individuos con recompensas y otros sin recompensas florales (Sazima, 1989; Bonifácio et al., 2021).

Dentro de la polinización por engaño y recompensada, algunas especies hacen parte de sistemas miméticos, lo cual permite aumentar las posibilidades de ser visitadas de forma eficiente por los polinizadores de las especies modelo, las cuales pueden presentar una mejor recompensa o tener densidades más altas. En el Neotrópico, entre estos sistemas se destacan los casos descritos para orquídeas de la subtribu Oncidiinae en interacción con lianas, arbustos y árboles de la familia Malpighiaceae (Castro y Singer, 2019). En estos sistemas miméticos, cuando las orquídeas no ofrecen recompensas florales e imitan la morfología floral de las malpigiáceas (p. ej., ofrece señales deshonestas), estas últimas actúan como modelo, ofreciendo recompensas oleosas en sus flores (Vale et al., 2011). Esto puede confundir a los polinizadores (abejas colectoras de aceites), haciendo que polinicen a las orquídeas sin recibir nada a cambio. Sin embargo, dentro de Oncidiinae no siempre ocurren casos de mimetismo batesiano con malpigiáceas; también se reportan varios casos de mimetismo mülleriano (Castro et al., 2022). A pesar de esto, la interacción entre estas orquídeas y las malpigiáceas también

se puede considerar alternativamente como casos de convergencia evolutiva, dada por una coincidencia de los dos grupos de plantas en explotar el mismo tipo de polinizadores. En tal caso, ambos grupos de plantas llegan a desarrollar paralelamente atributos parecidos que responden a los requerimientos de forma, ajuste, recompensa y color del agente de polen (Schaefer y Ruxton, 2009; Papadopulos et al., 2013).

Como parte de este espectro de variaciones y adaptaciones florales, en muchos grupos vegetales se presenta una variación marcada en el aspecto de diversas flores dentro de una misma planta. Esto se conoce como heterantia (Meeuse, 1975; Font Quer, 1985). En ciertas familias como Asteraceae, las flores marginales de la inflorescencia (o flores liguladas) cumplen fundamentalmente la función de atracción (sin tener recompensas o siendo estériles por no presentar estructuras sexuales), mientras que las flores centrales son tubulares y menos llamativas, pero con abundante recompensa y capaces de donar y recibir polen (Plitmann, 1995). En otros casos, las diferencias entre morfos florales son visualmente menos evidentes, pero funcionalmente muy marcadas, pues cada morfo ocupa una posición dada y un rol distinto en la interacción con los polinizadores (Plitmann, 1995; Guitián y Navarro, 1996; Jin et al., 2010). En otras familias como Marcgraviaceae, existen flores estériles especializadas en la producción de néctar, y otras flores no recompensadas que sólo producen o reciben el polen (Tschapka et al., 2006). Por su parte, en Adoxaceae, las flores centrales de la umbela son fértiles, pero muy pequeñas y poco llamativas, a diferencia de las marginales, que son estériles, pero de gran tamaño, lo que proporciona una señalización visual más llamativa de la inflorescencia para los polinizadores (Jin et al., 2010). Dentro de este fenómeno existen flores estériles que atraen a los polinizadores y otras que los recompensan y que cumplen el rol sexual (Plitmann, 1995).

La heterantia se presenta en varios linajes de plantas, y parece mantenerse constante en algunos niveles taxonómicos tales como géneros, subgéneros o secciones. Esto sugiere que la presencia de más de un morfo floral puede ser una estrategia con alto valor adaptativo y capaz de retenerse en linajes completos. Este parece ser el caso de la Sección *Heterantha*, dentro del género *Oncidium* de la familia Orchidaceae (Kraenzlin, 1922), que algunos autores consideran un género propio: *Heteranthocidium* (Szlachetko et al., 2006). Dentro de esta sección, se reporta la existencia de dos morfos florales bien marcados. Por ejemplo, *Oncidium adelaidae*, una orquídea epífita que se distribuye en las cordilleras occidental y central de los Andes colombianos, tiene panículas cuyas flores más distales conservan los atributos sexuales y de atracción propios del género, y flores más proximales completamente estériles (Chiron, 2002). Sin embargo, es poco lo que se conoce acerca de la heterantia y sus implicaciones en el éxito reproductivo de estas especies. Si bien existen estudios acerca de este fenómeno, solo se enfocan en la taxonomía del grupo (Kraenzlin, 1922; Szlachetko y Kolanowska, 2015), por lo cual es esencial profundizar en las implicaciones reproductivas de la heterantia en estas orquídeas y si esta condición influye en un potencial sistema mimético.

Atendiendo a las particularidades y posibles ámbitos de incidencia que tienen las flores estériles y fértiles en la ecología reproductiva de *Oncidium adelaidae,* en este trabajo se explora cuál es el rol de las flores estériles en *Oncidium adelaidae* y cómo influye la heterantia de esta especie en el funcionamiento del potencial sistema mimético entre orquídeas y malpigiáceas productoras de aceites florales. Para responder estas preguntas, esta investigación tiene los siguientes objetivos: (1) caracterizar la ecología reproductiva de *Oncidium adelaidae* y (2) examinar las posibles relaciones miméticas entre esta orquídea y las malpigiáceas locales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sistema de estudio

La orquídea epífita *Oncidium adelaidae* Königer habita tanto en el interior como en el borde de bosques, y a menudo muy cerca de las orillas de los ríos, creciendo en ramas finas y gruesas e indistintamente sobre árboles vivos o muertos (Kolanowska et al., 2011). Esta orquídea pertenece a la Sección *Heterantha* Kraenzlin del género *Oncidium* Sw. Esta sección la integran especies que producen en la misma inflorescencia flores estériles y fértiles (Fig. 1). *Oncidium adelaidae* habita bosques andinos de las cordilleras Occidental y Central de los Andes en el suroccidente colombiano, entre los 1000 y 2300 m s. n. m. (Königer, 1995). La especie comparte su distribución y hábitat con otras especies de la subtribu Oncidiinae (p. ej., *Oncidium obryzatum, Oncidium chrysomorphum, Otoglossum globuliferum, Cyrtochilum meirax* y *Cyrtochilum murinum*) que tienen una arquitectura floral conocida como «flor tipo *Oncidium*» (del inglés *Oncidium-like flower*), particularmente adaptada a un tipo particular de polinizador (Williams y Chase, 2001; Vale et al., 2011; Szlachetko et al. 2019). La orquídea *O. adelaidae* también comparte hábitat con especies del género *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae) (Fig. 2), que comúnmente forman parte de los ensambles locales de flores oleíferas (o con apariencia oleífera) del Neotrópico. Las plantas en estos ensambles de orquídeas y malpigiáceas suelen presentar flores amarillas o rosas, y generalmente son polinizadas por abejas colectoras de aceites. Así, no sólo comparten polinizadores, sino que su desempeño reproductivo parece estar interconectado (Vale et al. 2011; Papadopulos et al., 2013; Castro et al., 2022a).

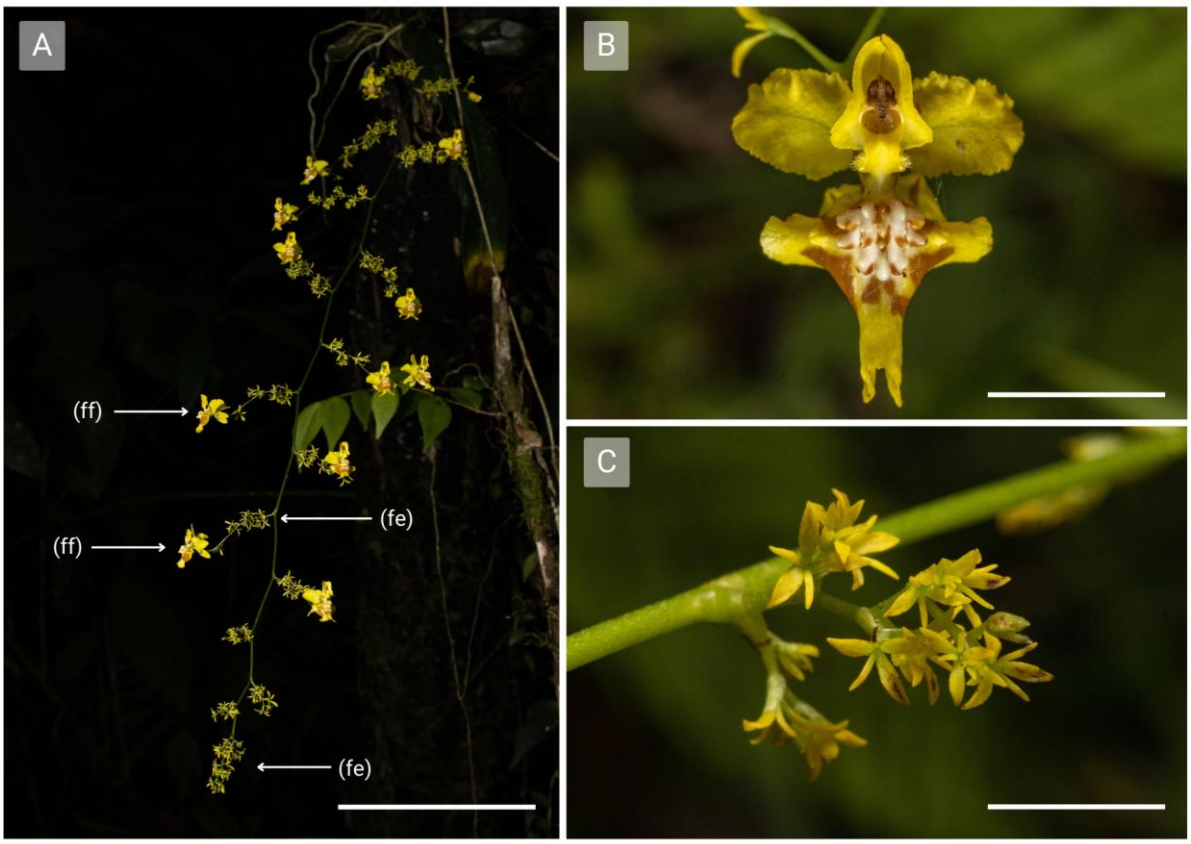


Figura 1. Estructuras florales de *Oncidium adelaidae*. **(A)** Inflorescencia en panícula. **(B)** vista frontal de una flor fértil (ff). **(C)** Vista general de flores estériles (fe). Barras de escala: **(A)** = 10 cm, **(B, C)** = 1 cm.

Figura 2. *Stigmaphyllon echitoides,* especie con la que cohabita *Oncidium adelaidae*. **(A)** Estructura general de la planta, siendo visitada por *Epicharis rustica*. **(B)** vista frontal de flor oleífera en anthesis.

Localidades de estudio

Se visitaron cuatro localidades en el departamento Valle del Cauca que abarcan el rango altitudinal histórico de *O. adelaidae*: Bosque de Niebla del Km 18 de la vía Cali-Buenaventura (1900 m s. n. m.), Reserva Natural Bachué (1800 m s. n. m.), Reserva Nacional Forestal Bosque de Yotoco (1500 m s. n. m.) y una localidad en el sur de la ciudad de Cali (1000 m s. n. m.) (Fig. 3).

El Bosque de Niebla del Km 18, como su nombre lo indica, es un bosque de niebla que se localiza a 19 km al noroeste de Cali. Se caracteriza por parches de bosque y caminos rurales, y por una temperatura entre los 16 y 28°C. La Reserva Natural Bachué se ubica en el Parque Nacional Natural Farallones de Cali y abarca parte de la cuenca alta del río Pance. Se caracteriza por bosques bajos y de niebla, resultantes de cuatro décadas de restauración activa y pasiva, y por una temperatura entre 18 y 29°C (Ideam, 2023). La Reserva Nacional Forestal Bosque de Yotoco es una reserva enfocada a la investigación y está compuesta por relictos de bosque andino protegido. Cuenta con una temperatura entre 17 y 26°C (Cantillo y Fajardo, 2003). Por su parte, la localidad en el sur de la ciudad de Cali es un sitio urbano rodeado de parques y jardines con abundante vegetación autóctona. Se caracteriza por una temperatura entre 24 y 32°C.

En el bosque de niebla del Km 18, la Reserva Natural Bachué, y la Reserva Nacional Forestal Bosque de Yotoco se estudiaron poblaciones naturales de *O. adelaidae*. Además, en la Reserva Natural Bachué se realizaron experimentos de remoción de flores estériles, sistema de cruzamiento y observaciones de polinización. La localidad en el sur de Cali se utilizó como otro punto para las observaciones de polinización.

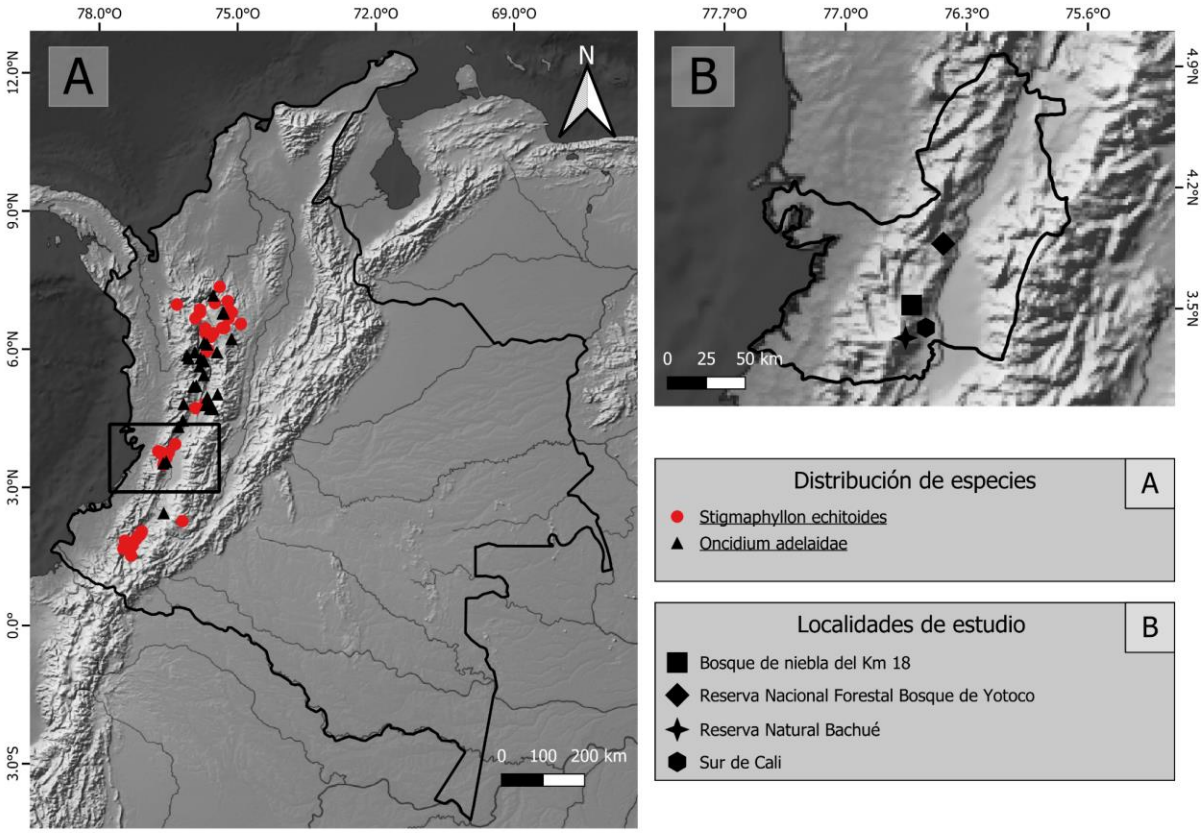


Figura 3. Localidades de estudio y distribución de especies. **(A)** Mapa de Colombia mostrando la localización de la especie entre la cordillera occidental y central del país. **(B)** Detalle de las localidades de estudio. Se muestran debajo las respectivas leyendas para los mapas A y B.

Biología floral

Morfología externa de la inflorescencia y las flores

En el Bosque de Niebla del Km 18, la Reserva Natural Bachué y el Bosque de Yotoco se seleccionaron plantas adultas (tres plantas por localidad) a las que se les cuantificó el número de inflorescencias producidas por cada nuevo eje de crecimiento (*i. e.* pseudobulbo) y la cantidad de flores fértiles y estériles presentes por inflorescencia. Además, se caracterizó la arquitectura de la inflorescencia y se midió su longitud total y la longitud de los pedicelos de ambos tipos de flores. Estas longitudes se midieron con una regla (0.1 cm de precisión). También se anotó la presencia de fragancia detectable por el olfato humano, tanto en las flores fértiles como estériles.

Para caracterizar las partes de ambos morfos florales y las características morfo-estructurales externas de ambos, se observó y se fotografió una flor por morfo y por individuo en un estereoscopio SEIZ STEMI 305 (40×).

Caracterización espectral del color floral en Oncidium adelaidae

Se midió la reflectancia espectral UV-visible de flores fértiles y estériles de *O. adelaidae* con un espectrómetro USB-650 (Ocean Insight Inc., Orlando, EE. UU.) equipado con una fuente de luz por pulsos de xenón (220-700 nm) y una sonda R400-7-SR (200 nm - 1.1 μm) colocada en un ángulo de 90° respecto a la superficie a medir. El espectrómetro se calibró antes de las mediciones con un estándar de reflectancia difusa (WS-1 Ocean Optics). Se utilizó el software Ocean View 02.00.10. Se establecieron 10 segundos de tiempo de integración y un ancho de caja de 4.

Se utilizaron entre tres y cuatro flores fértiles por individuo de tres plantas de la orquídea. De cada flor se registró la reflectancia por separado de cuatro elementos florales que tienen roles específicos en la interacción con el polinizador: el labelo (principal atrayente en las flores de orquídeas y a menudo productor de aceites florales), el callo (elemento que en las flores tipo *Oncidium* sirve de apoyo al polinizador durante las visitas), los pétalos laterales (elemento de atracción floral adicional) y la tábula infrastigmática (elemento que permite el agarre del polinizador durante el forrajeo y que posiblemente produce recompensas). Cada elemento se midió tres veces.

Dado que las estructuras de las flores estériles son muy pequeñas en comparación con el haz de luz de la sonda de medición, se agruparon varias flores de distintos individuos en una caja de papel negro mate. Los datos de reflectancia se tomaron de esta agrupación con 8 repeticiones.

El procesamiento de los espectros de reflectancia se describe en la sección *Caracterización espectral del color floral respecto a otras especies de plantas*.

Caracterización de la recompensa floral

Para identificar y localizar las recompensas florales en *O. adelaidae* se tomaron 10 flores estériles y 8 flores fértiles de 4 plantas. Las flores se sumergieron en una solución alcohólica de Sudán negro (en inglés, *Sudan Black*) entre 60 y 120 segundos para detectar la presencia de lípidos (Pacek y Styczynska, 2007; Stpiczyńska y Davies, 2008; Gomiz *et al*., 2013). Las flores expuestas a la tinción se examinaron en un estereomicroscopio SEIZ STEMI 305 (4×), y las zonas teñidas se fotografiaron con la cámara para estereomicroscopio ZEISS AxioCam ERc 5s.

Además, a 6 flores fértiles de cuatro plantas se les realizó cortes transversales a mano alzada al nivel de la tábula infrastigmática, el callo y el labelo. Los cortes se sumergieron en una solución alcohólica de Sudán negro entre 60 y 120 segundos y se examinaron en un microscopio LEICA DM500, para identificar el tipo de tejido involucrado en la producción de lípidos (Pacek y Stpiczynska, 2007; Stpiczyńska y Davies, 2008; Gomiz *et al*., 2013).

Sistema de cruzamiento

En la Reserva Natural Bachué se seleccionaron 11 plantas con al menos 4 flores fértiles. Estas flores se asignaron a uno de los siguientes tratamientos de manera aleatoria: exclusión total de los visitantes florales (ET), xenogamia manual (XM), autogamia manual (AM) o polinización abierta (PA), de tal manera que cada planta recibiera los cuatro tratamientos a manera de bloque. Las flores que se asignaron a los tres primeros tratamientos se embolsaron para evitar que agentes externos pudiesen alterar los resultados del experimento (Dafni et al., 2003). En el tratamiento de polinización abierta no se manipularon las flores y se comprobó que tuvieran polinias en el momento de la asignación al tratamiento (Fig. 4). Las flores se monitorearon cada semana durante 60 días. Para comprobar si existe relación entre la formación de fruto y los tratamientos de xenogamia manual y autogamia manual se usó la prueba exacta de Fisher (Fisher, 1934).

Figura 4. Experimento de cruzamiento en *Oncidium adelaidae*. AM = autogamia manual, ET = exclusión a los visitantes florales, PA = polinización abierta, XM = xenogamia manual.

Observaciones de polinización

En la Reserva Natural Bachué se realizaron observaciones de visitantes florales el 24, 25, 28 y 29 de marzo de 2023 en 2 plantas con 13 y 7 flores fértiles, respectivamente, y el 1 y 2 de abril de 2023 en 2 plantas con 10 y 7 flores fértiles, respectivamente. En la localidad en el sur de Cali las observaciones se realizaron el 28 de abril de 2023 en 2 plantas con 6 y 4 flores fértiles, respectivamente, y el 13 de mayo de 2023 en 2 plantas con 5 y 3 flores fértiles, respectivamente. Estas cuatro plantas se encontraban en la vecindad de plantas de *Stigmaphyllon echitoides*. En las dos localidades las observaciones se realizaron entre las 09:00 y las 13:00 horas (Tabla 1). Durante las observaciones se tomaron fotos de los visitantes florales con una cámara Nikon D3500, una cámara Canon EOS 2000D, y cámaras de teléfonos móviles IPhone 6 y IPhone 11.

Tabla 1. Detalles de las observaciones de polinización realizadas en 12 plantas de *Oncidium adelaidae* en marzo y abril del año 2023.

Localidad y fecha	Número de plantas	Número total de flores fértiles	Sitio
Reserva Natural Bachué			
24 de marzo	2	20	Borde de camino.
25 de marzo	2	20	Borde de camino.
28 de marzo	6	20	Casa de visita.
29 de marzo	6	20	Casa de visita.
1 de abril	2	17	Borde de camino.
2 de abril	2	17	Lecho seco de río.
Sur de Cali			
28 de abril	2	10	Zona verde.
13 de mayo	2	8	Zona verde.

Remoción experimental de flores estériles

Para evaluar la posible relación entre la presencia de flores estériles y el éxito reproductivo, se seleccionaron seis plantas con similar despliegue floral. A tres de estas plantas se les retiraron todas sus flores estériles (Jin et al., 2010) y las otras tres se consideraron como controles (*i. e.* no se les alteró su despliegue floral). Estas plantas, en soportes portátiles, se ubicaron en pares de ambos tratamientos en sitios con las mismas condiciones, y se monitorearon semanalmente durante 60 días.

Posible sistema mimético entre *Oncidium adelaidae* y *Stigmaphyllon echitoides*

Distribución

La distribución histórica de *Oncidium adelaidae* y *Stigmaphyllon echitoides* (su potencial modelo o co-modelo mimético) se obtuvo mediante la revisión de 150 registros digitales de herbario (COL, CUVC y HUA) y plataformas de ciencia ciudadana (GBIF y iNaturalistCO). Además, se visitaron sitios en los que se suponía conviven poblaciones de las dos especies.

Fenología floral

Las revisiones del material de herbario y de las plataformas de ciencia ciudadana se utilizaron también para determinar la época de floración de *O adelaidae* y *S. echitoides*. Además, se realizaron monitoreos quincenales desde enero hasta marzo de 2023 en la Reserva Natural Bachué y en el Bosque de Niebla del Km 18.

Para describir la antesis y determinar la longevidad floral de *O. adelaidae* se etiquetaron todas las plantas encontradas en la población de la Reserva Natural Bachué y se observaron cinco de ellas semanalmente, desde la formación de la vara floral hasta la senescencia de la inflorescencia. Se procedió del mismo modo con tres plantas en el sur de Cali.

Caracterización espectral del color floral respecto a otras especies de plantas

La reflectancia espectral UV-visible se midió, además de en flores fértiles y estériles de *O. adelaidae*, en flores de *Oncidium sphacelatum* y de *Stigmaphyllon echitoides*. La orquídea *O. sphacelatum* es una de las más estudiadas del género *Oncidium* y carece de heterantia y de recompensa floral, por lo cual, es ideal como especie de referencia. Por su parte, la malpigiácea *S. echitoides* es una de las lianas de flores oleíferas con las que *O. adelaidae* comparte hábitat a lo largo de su rango de distribución natural. *Stigmaphyllon echitoides* resulta de interés para este estudio ya que trabajos previos en Oncidiinae sugieren casos de mimetismo floral batesiano o mülleriano entre estos dos grupos de plantas (Vale et al. 2011, Castro et al. 2018, 2022).

Las medidas de reflectancia se tomaron de la misma forma que para las flores fértiles y estériles de *O. adelaidae*. En el caso de *O. sphacelatum* se midieron las mismas estructuras florales. En el caso de *S. echitiodes* se midieron las siguientes estructuras: pétalos inferiores (análogos al labelo de la orquídea), androceo + gineceo (análogos al callo de la orquídea), pétalos laterales y base engrosada del pétalo dorsal (análoga a la tábula infrastigmática de la orquídea) (Fig. 5).

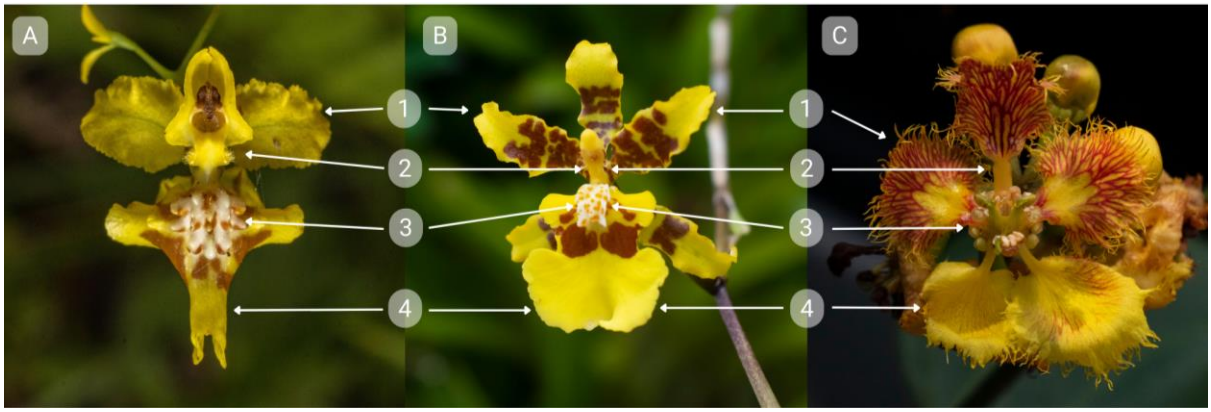


Figura 5. Esquema de las flores de las tres especies caracterizadas espectralmente. Se indican las estructuras análogas donde se midió reflectancia. **(A)** *Oncidium adelaidae*. **(B)** *Oncidium sphacelatum*. **(C)** *Stigmaphyllon echitoides*. 1: pétalos laterales, 2: tábula infrastigmática (en las orquídeas) y base engrosada del pétalo dorsal (en la malpigiácea), 3: callo (en las orquídeas) y androceo + gineceo (en la malpigiácea), 4: labelo (en las orquídeas) y pétalos inferiores (en la malpigiácea).

El procesamiento de los espectros de reflectancia de las flores fértiles y estériles de *O. adelaidae* y de las flores de *O. sphacelatum* y de *S. echitiodes* se realizó con la biblioteca *pavo* (Maia et al. 2019) de R. Los espectros se suavizaron con un valor de 0.1 y los datos negativos se corrigieron agregando el valor absoluto de los valores negativos máximos de cada espectro.

Se calcularon cinco descriptores espectrales que se utilizan comúnmente para caracterizar la reflectancia (Andersson, 1999). El tono o matiz se calculó mediante la posición espectral (H1: el valor de longitud de onda en el que se presenta el valor más alto de reflectancia). La saturación o pureza del color se calculó mediante dos variables: la saturación espectral (S2: el cociente entre el porcentaje máximo y mínimo de reflectancia) y la pureza espectral (S4: el valor absoluto de la pendiente negativa máxima de la curva de reflectancia). La luminosidad o brillo se calculó también mediante dos variables: luminosidad total (B1: el área bajo la curva espectral) y luminosidad máxima (B3: porcentaje máximo de reflectancia).

Los datos de reflectancia de las flores se modelaron en el modelo visual tricromático de *Apis mellifera* (Apidae) (Chittka et al., 1992). Esta especie se considera un organismo modelo para el estudio de la percepción del color en abejas. En la modelación se utilizó D65 como iluminante estándar, la transformación de adaptación cromática de von Kries (Kemp et al., 2015) y 230 hojas verdes como fondo (Chittka *et al*., 1994). Se utilizó el modelo de hexágono de color para abejas (Chittka et al., 1992).

La conspicuidad del color se calculó a partir del modelo visual tricromático por medio del contraste cromático. Esta métrica es la distancia euclidiana desde un estímulo dado hasta el centro acromático del sistema visual (Menzel y Backhaus, 1991), y es relevante ya que las abejas confían en señales cromáticas para detectar un objetivo cuando buscan una recompensa a distancias cortas (Giurfa *et al*., 1996). Se consideraron 0.11 unidades euclidianas como el umbral de discriminación en el modelo visual (Dyer et al. 2012). También se calculó el

contraste acromático. Esta métrica es la diferencia de excitación en el receptor verde entre un estímulo dado y su fondo, y se calcula restando 0.5 (es decir, la excitación de fondo) a la excitación del receptor verde (Spaethe *et al*., 2001). El contraste acromático y el cromático son necesarios para que la abeja detecte y aprenda un estímulo, además de que las abejas confían en el contraste acromático cuando buscan recompensas florales desde largas distancias (Bukovac et al., 2016; Dyer et al., 2008; Giurfa et al., 1996).

Conducta del polinizador

Para describir el comportamiento del polinizador, tanto en relación con *Oncidium adelaidae* como con *Stigmaphyllon echitoides*, así como la zona del cuerpo del polinizador donde se adhieren las polinias de *O. adelaidae*, las visitas florales se grabaron con cámaras de teléfonos móviles IPhone 6 y IPhone 11. Las grabaciones (30 minutos en total) se analizaron fotograma a fotograma en el software Photoshop v.24.1.0.

RESULTADOS

Biología floral

Morfología externa de la inflorescencia y las flores

La orquídea *Oncidium adelaidae* produce una o dos inflorescencias en forma de panícula por planta (una a dos inflorescencias por pseudobulbo) (Fig. 1). Las panículas tienen una longitud que varía entre 10 y 200 cm. Del total de flores en una panícula, las flores estériles representan aproximadamente el 97% y las flores fértiles aproximadamente el 3% (n = 9 plantas).

Las flores estériles miden aproximadamente 4 mm de ancho y tienen pedicelos reducidos que surgen en ramas con ejes muy delgados y cortos (Fig. 1). El color de estas flores varía de amarillo a amarillo-verdoso para el ojo humano. Tienen tépalos pequeños, pero claramente formados, mientras que la columna y el labelo se encuentran severamente reducidos (Fig. 6 C, D). Varias flores estériles surgen de cada rama de segundo orden en la inflorescencia (Fig. 1).

Las flores fértiles son resupinadas, simétricas y de aproximadamente 2 cm de largo. Generalmente se presenta una única flor fértil, rara vez dos, en el extremo distal de las ramas de primer y segundo orden (Fig. 1). Al ojo humano predomina un color amarillo brillante en toda la flor, con parches rojizos en pétalos y labelo, mientras que el callo es blanco con manchas rojizas. Durante la antesis los pétalos se retraen y dejan en un primer plano al callo y la columna. La tábula infrastigmática posee un engrosamiento lateral que está cubierto de tricomas hasta la parte superior trasera de la columna (Fig. 7 A, B). Varias partes interiores

del callo y toda la porción superior y lateral del labelo alrededor del callo, así como una parte del hipoquilo, también poseen tricomas.

Al olfato humano se perciben aromas, tanto en las flores fértiles como estériles. En ambos casos, de la flor emana un olor que se asemeja al de los cítricos y al olor de la miel. No obstante, si bien el olor producido por la flor fértil parece ser más intenso, se debe tener en cuenta que los individuos presentan mayor cantidad de flores estériles que de flores fértiles.

Caracterización de la recompensa floral

Se confirma la producción de recompensa floral en forma de aceites en las flores fértiles de *O. adelaidae*. Las flores teñidas con Sudán negro (n = 8) dieron positivo para la presencia de lípidos en tricomas de la parte trasera de la tábula infrastigmática y la parte más alta del dorso de la columna (Fig. 7 A, B). También quedaron teñidos los tricomas en la parte apical y media del callo (Fig. 7 C, D) y los tricomas y el tejido glabro de regiones del labelo adyacentes al callo (Fig. 7 E, F). De las tres zonas oleíferas de la flor, la tábula infrastigmática presentó los tricomas de mayor longitud y con una tinción más conspicua, seguida por la zona apical del callo (con tricomas de una longitud intermedia y tinción más débil) y, por último, las zonas adyacentes del labelo con tricomas más cortos y los más débilmente teñidos. En contraste, las flores estériles no mostraron ningún patrón de tinción que sugiera una producción sustancial de aceites (Fig. 6 C, D).

A nivel histológico (n = 6 flores), los tejidos productores de aceites asociados a la tábula infrastigmática y al resto de la columna están constituidos únicamente por elaióforos tricomales elongados en los que no se observan gotas superficiales de aceite (Fig. 8 A, B), por lo que parecen requerir la acción del polinizador para su externalización y colecta. En cambio, en el callo, las zonas secretoras se componen de elaióforos mayormente epiteliales (superficiales) y en menor medida tricomales, en donde se observan gotas de aceite al interior de las células y en el extremo distal de los tricomas (Fig. 8 C, D, H). Por su parte, las regiones del labelo adyacentes al callo presentaron tanto elaióforos tricomales como epiteliales de tejido glabro, donde se pueden observar gotas de aceite de diferentes tamaños al interior de las células (Fig. 8 E, F, G).

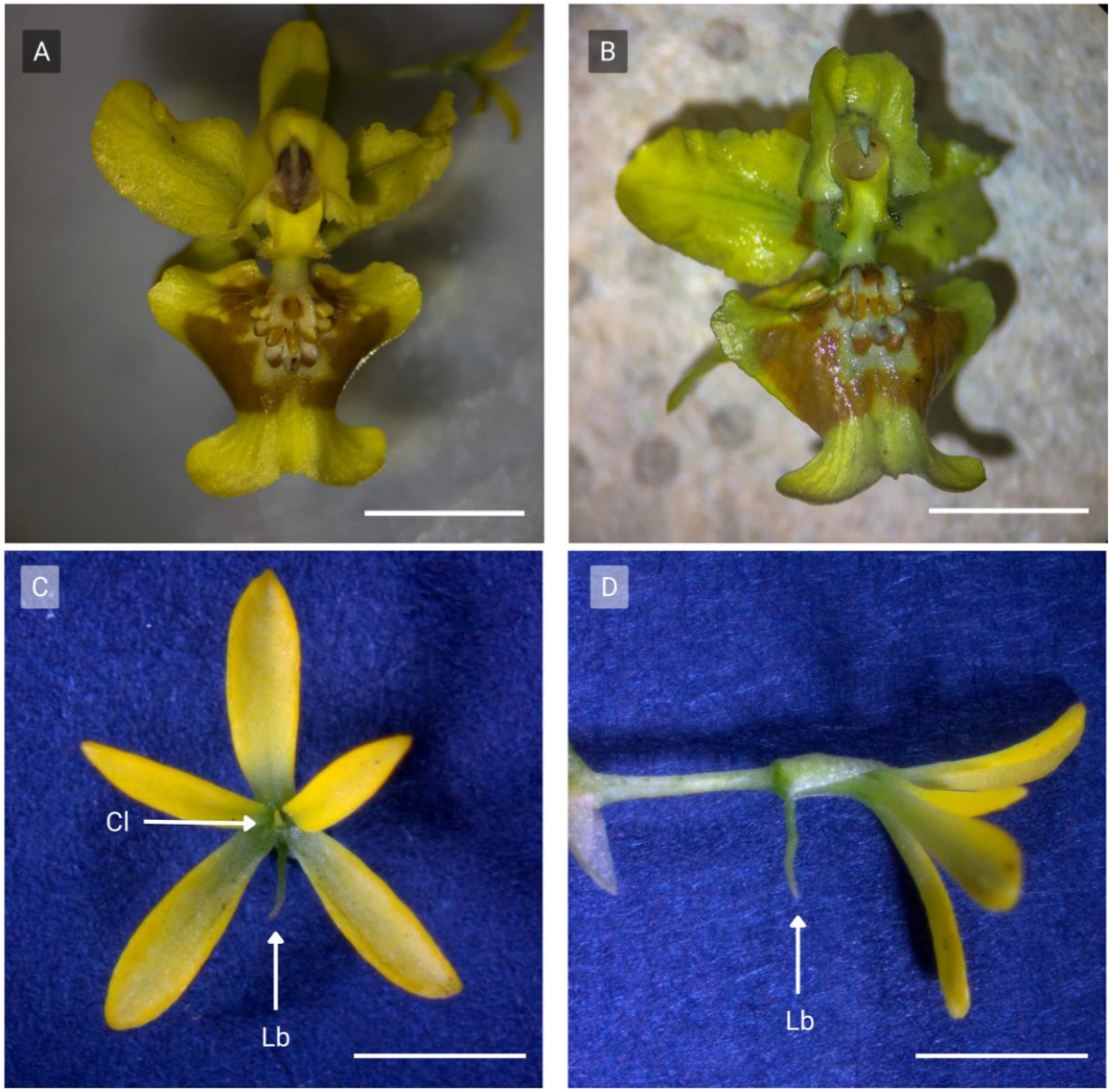


Figura 6. Morfos florales de *Oncidium adelaidae*. (A, B) Flor fértil antes y después de la tinción con Sudán negro. **(C, D)** Flor estéril en vista frontal y lateral después de la tinción con Sudan B, en la que no se evidencia tinción de aceites. (Cl) = Columna. (Lb) = Labelo. Barras de escala: (A, B) = 1 cm, (C, D) = 2 mm.

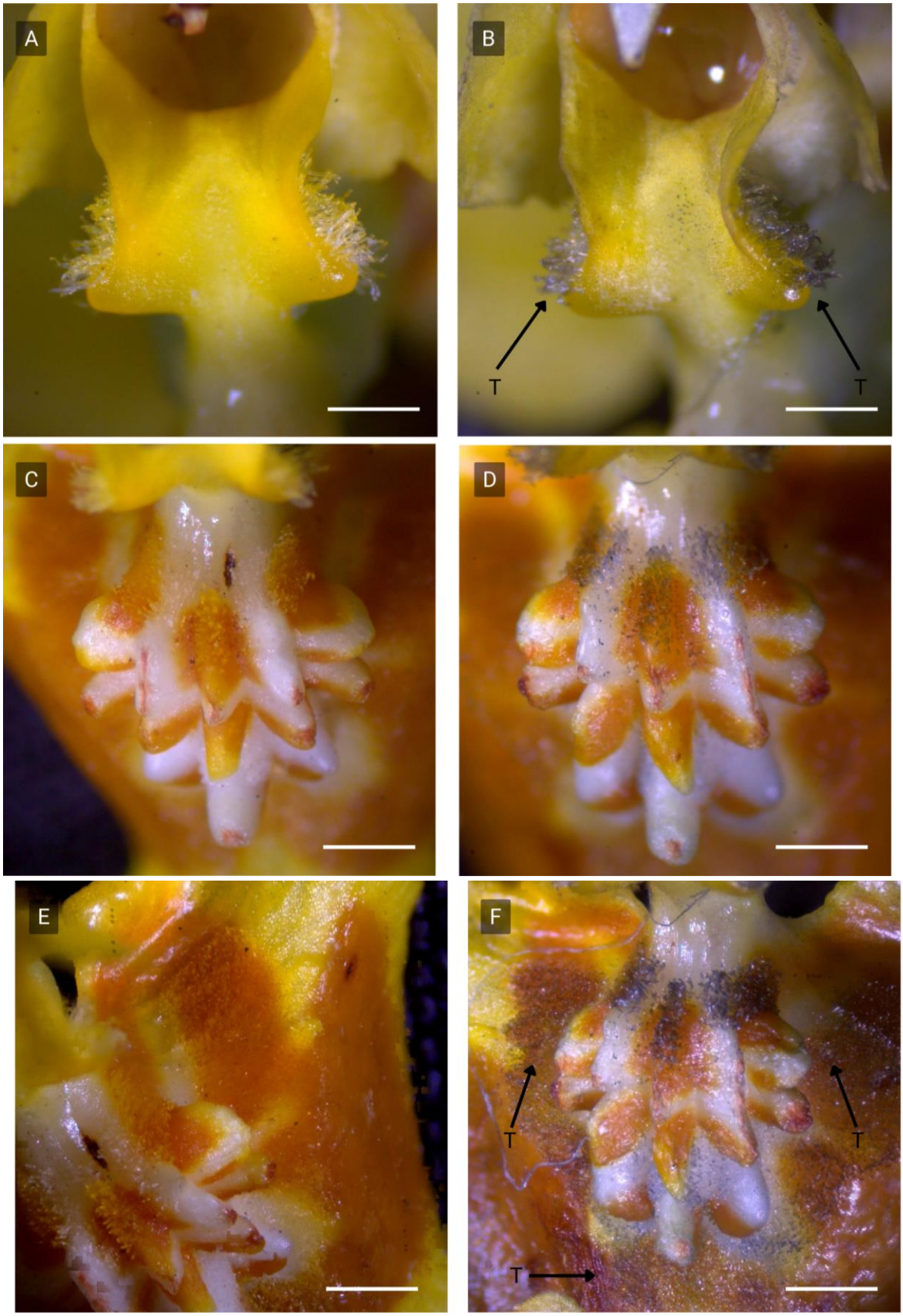
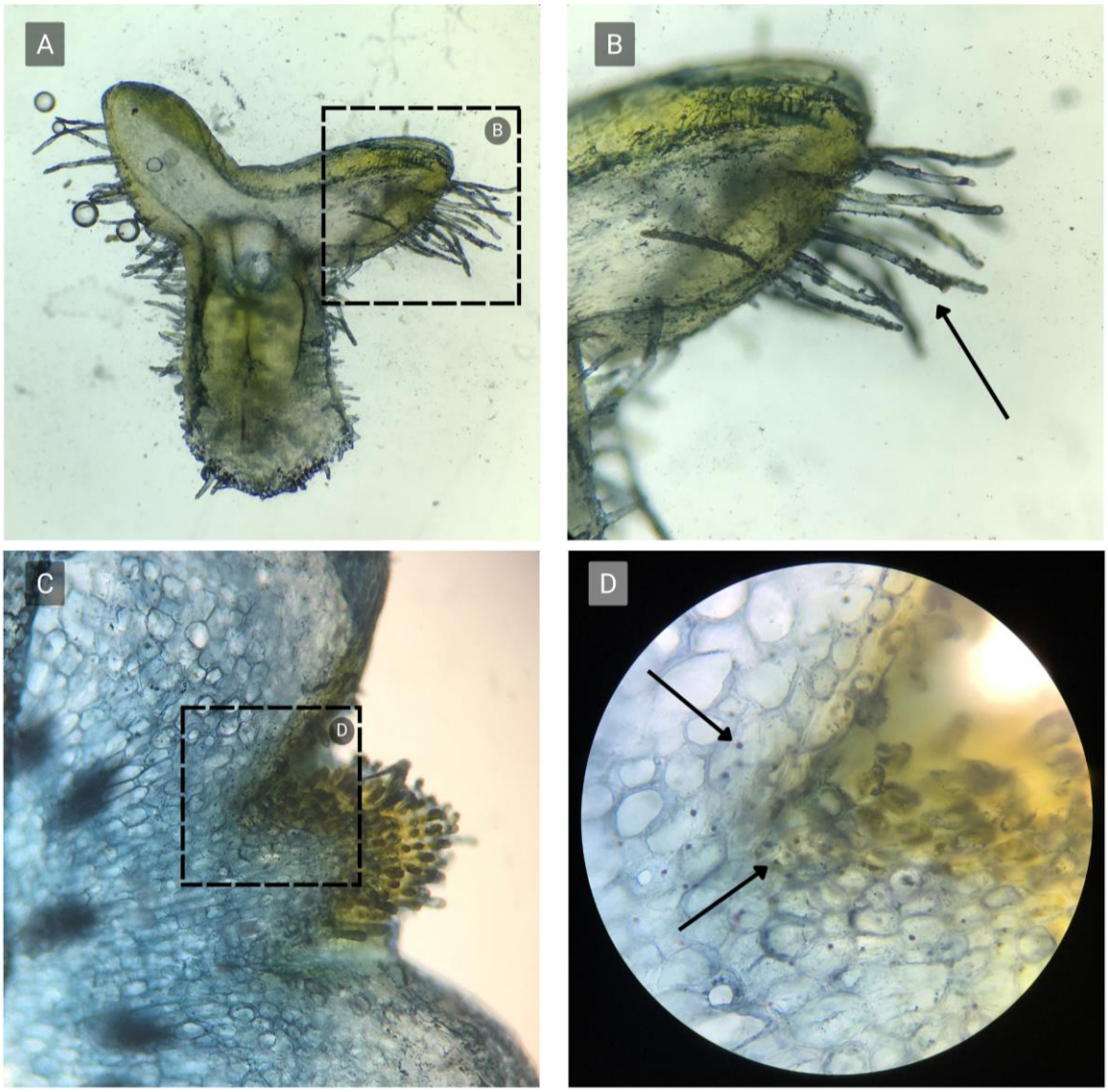

A
B
T
T
C
D
E
F
T
T
T

Figura 7. Detalle de las estructuras florales de *Oncidium adelaidae* antes y después de aplicar Sudán negro. (A, C, D) Estructuras antes de aplicar la tinción. **(B, D, F)** Estructuras florales después de aplicar la tinción. T = tricomas. Barras de escala = 1 mm.



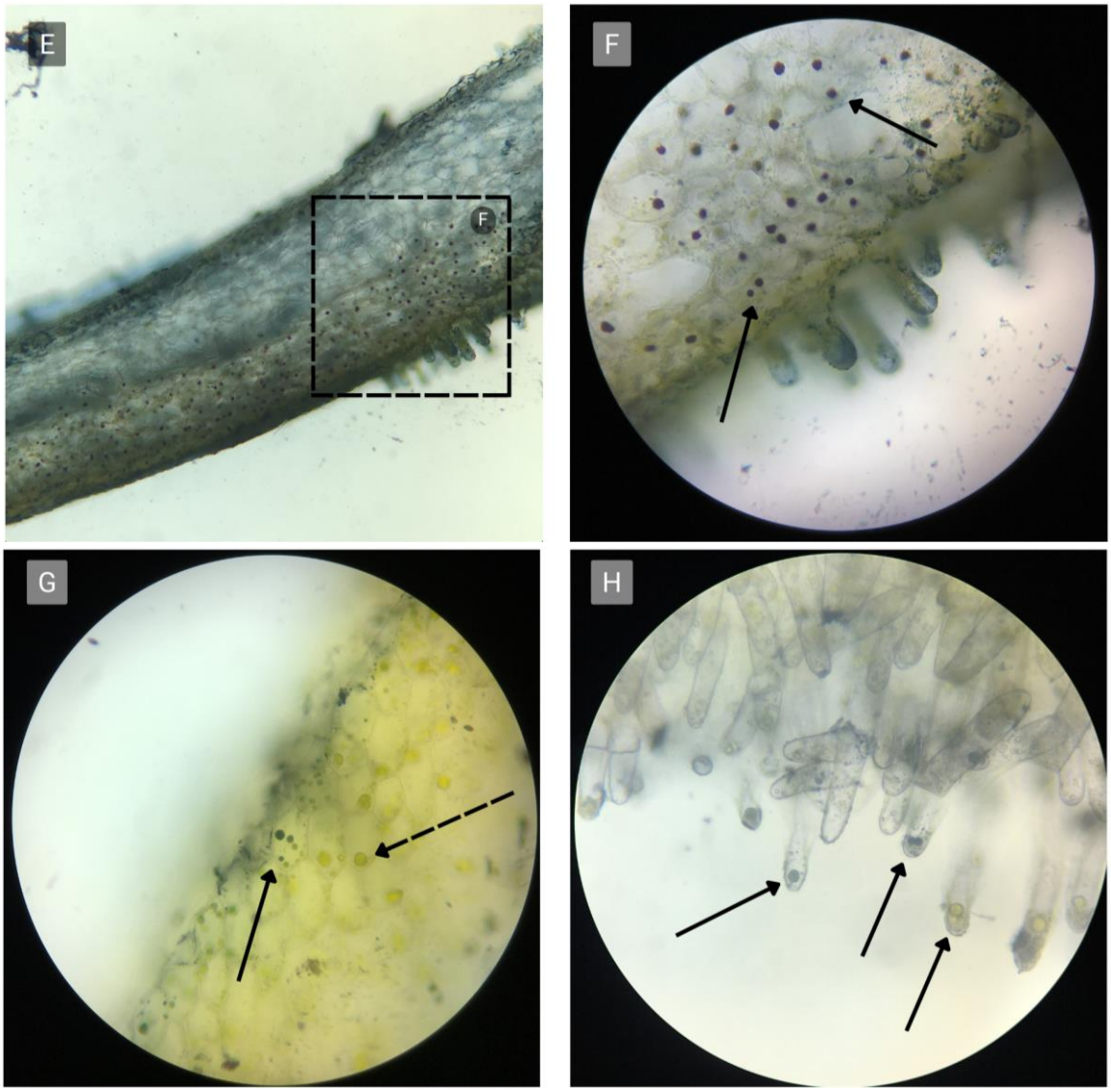


Figura 8. Histología de los elaióforos en flores fértiles de *Oncidium adelaidae*. **(A, B)** Corte transversal de la tábula infrastigmática con elaióforos tricomales (flechas). **(C, D)** corte transversal de la parte media del callo, mostrando gotas de aceite (flechas continuas) en elaióforos epiteliales. **(E, F)** corte transversal de la región del labelo adyacente al callo, mostrando gotas de aceite (flechas continuas) en elaióforos epiteliales y tinción de elaióforos tricomales. **(G)** Corte transversal de la base del epiquilo mostrando gotas de aceite teñidas con Sudán B (flecha continua) y sin teñir (flecha discontinua) en elaióforos epiteliales glabros. **(H)** Elaióforos tricomales de la parte superior del callo con gotas de aceite (flechas continuas). Aumentos: 4× (A), 10× (B, C, E), 40× (D, F, G, H).

Sistema de cruzamiento

Las flores estériles no poseen estructuras reproductivas capaces de incidir en el sistema de cruzamiento de la especie, ya que no producen polen, ni poseen siquiera un vestigio de tejido estigmático; también carecen de ovario y óvulos. En cambio, las flores fértiles de *Oncidium adelaidae* dependen completamente de polinizadores (*i.e.*, las flores que recibieron el tratamiento de exclusión total en el experimento de polinización no formaron frutos, n = 11 flores). Además, la especie

es autoincompatible, pues todas las flores polinizadas manualmente con polen alógamo iniciaron fruto (aunque no todas lo completaron debido a la acción de herbívoros), pero ninguna flor autopolinizada manualmente inició la formación de fruto (P = 0.0002 de la prueba exacta de Fisher, n = 11 flores) (Tabla 2). Por último, las flores control que fueron asignadas a polinización abierta no fueron polinizadas (n = 11 flores).

Tabla 2. Formación de frutos en el experimento de cruzamiento

	completó la formación de frutos	no completó la formación de frutos	subtotales
polinización cruzada manual	9 flores	2 flores[a]	11 flores
autopolinización manual	0 flores	11 flores	11 flores
subtotales	9 flores	13 flores	total: 22 flores

[a] debido a una presunta depredación por alguna especie de polilla.

Observaciones de polinización

Durante las 30 horas de observación se registraron 75 visitas florales (Tabla 3). El 60% de estas visitas corresponde a abejas (*i. e.* géneros *Epicharis, Centris, Trigona* y *Tetragonisca*) y el 40% restante corresponde a dípteros (p. ej., familias como Muscidae, Syrphidae y Tachinidae) (Fig. 9). Respecto a las abejas, sólo la abeja aceitera *Epicharis rustica* forrajeó reiteradamente en las flores de *O. adelaidae* y removió polinias (Tabla 3). Si bien otras dos especies de abejas recolectoras de aceites del género *Centris* forrajearon en las flores fértiles de *O. adelaidae* (en diferentes localidades), los individuos no contactaron las estructuras sexuales de las flores. Por su parte, los dípteros se posaban en las flores, tanto fértiles como estériles, y no realizaban ninguna otra acción.

Tabla 3. Visitantes florales de *Oncidium adelaidae*. **(+)** = Si. **(-)** = No.

Especie	% de visita	Visitó flor estéril	Remoción de polinias	Lugar de la visita	
				Bachué	Cali
Diptera					
Tipulidae 1	1.3	-	-	+	-
Holocephala sp.	4.0	+	-	+	-
Syrphidae 1	12.0	+	-	+	-
Muscidae 1	1.3	-	-	+	-
Muscidae 2	16.0	+	-	+	-
Muscidae 3	2.7	-	-	+	-
Tachinidae 1	1.3	-	-	+	-
Hymenoptera					
Avispa (Ichneumonoidea)	1.3	-	-	+	-
Tetragonisca angustula	28.0	+	-	-	+
Trigona amalthea	2.7	+	-	+	-
Centris sp.	1.3	-	-	+	-
Centris varia	4.0	-	-	-	+
Epicharis rustica	22.7	-	+	-	+
Meliponini 1	1.3	-	-	+	-

Figura 9. Algunos visitantes florales de *Oncidium adelaidae*. (A) Mosquito zancudo (Tipulidae 1) en flor fértil. (B) Mosca asesina (*Holocephala* sp.). (C) Mosca (Muscidae 2) en flor estéril. (D) Mosca (Tachinidae 1). (E) Abeja negra (*Trigona amalthea)* colectando polen en un arbusto contiguo de *Tovomita parviflora* (Clusiaceae). (F) Abeja recolectora de

aceites (*Centris* sp.) en una flor de un *Stigmaphyllon echitoides* (Malpighiaceae) cercano al sitio de observaciones.

Remoción experimental de flores estériles

Los resultados del experimento de remoción de flores estériles no fueron concluyentes. Sólo una de las tres plantas cuyas flores estériles fueron removidas formó un fruto. Igualmente, sólo una de las tres plantas control cuyas flores estériles no fueron removidas formó un fruto.

Posible sistema mimético entre *Oncidium adelaidae* y *Stigmaphyllon echitoides*

Distribución

La orquídea *Oncidium adelaidae* comparte distribución natural con la malpigiácea *Stigmaphyllon echitoides*. Poblaciones de esta liana cercanas a las de la orquídea se pudieron observar *in situ* en la Reserva Natural Bachué, la Reserva Nacional Forestal Bosque de Yotoco y el bosque de niebla del Kilómetro 18. Además, se confirmó a partir de los registros de herbario, las plataformas de ciencia ciudadana y observaciones personales la co-ocurrencia de estas dos especies a nivel geográfico (Fig. 3) y altitudinal (Fig. 10). Sin embargo, la orquídea es más frecuente en un rango altitudinal que abarca cotas más altas a las que presenta esta especie de *Stigmaphyllon*. También se observó en campo que en una de las poblaciones de bosque nublado (Reserva Natural Bachué, 1800 m s. n. m.) la orquídea comparte distribución en parches contiguos con al menos otra especie del género *Stigmaphyllon*: *S. bogotense.*

Fenología floral

La orquídea *Oncidium adelaidae* florece de forma intermitente a lo largo del año, con dos picos de floración: el mayor en marzo-abril, y el menor en octubre-noviembre. Por su parte, la malpigiácea *S. echitoides* florece de forma intermitente durante todo el año y comparte periodos de floración con *O. adelaidae* (Fig. 11), con picos de floración a menudo previos a los de la orquídea.

En *O. adelaidade* la antesis floral ocurre en sentido basípeto. La longevidad floral es de 15 a 45 días aproximadamente (n = 18 plantas). En ambientes cálidos y secos (p. ej., sur de Cali) este periodo se reduce, mientras que en ambientes fríos y húmedos (p. ej., Reserva Natural Bachué) se hace mayor. La senescencia de las flores se inicia a las 24 horas aproximadamente después de la deposición de polinias. Además, como otras oncidíneas ocurre el cierre de las alas de la columna posterior al proceso de polinización.

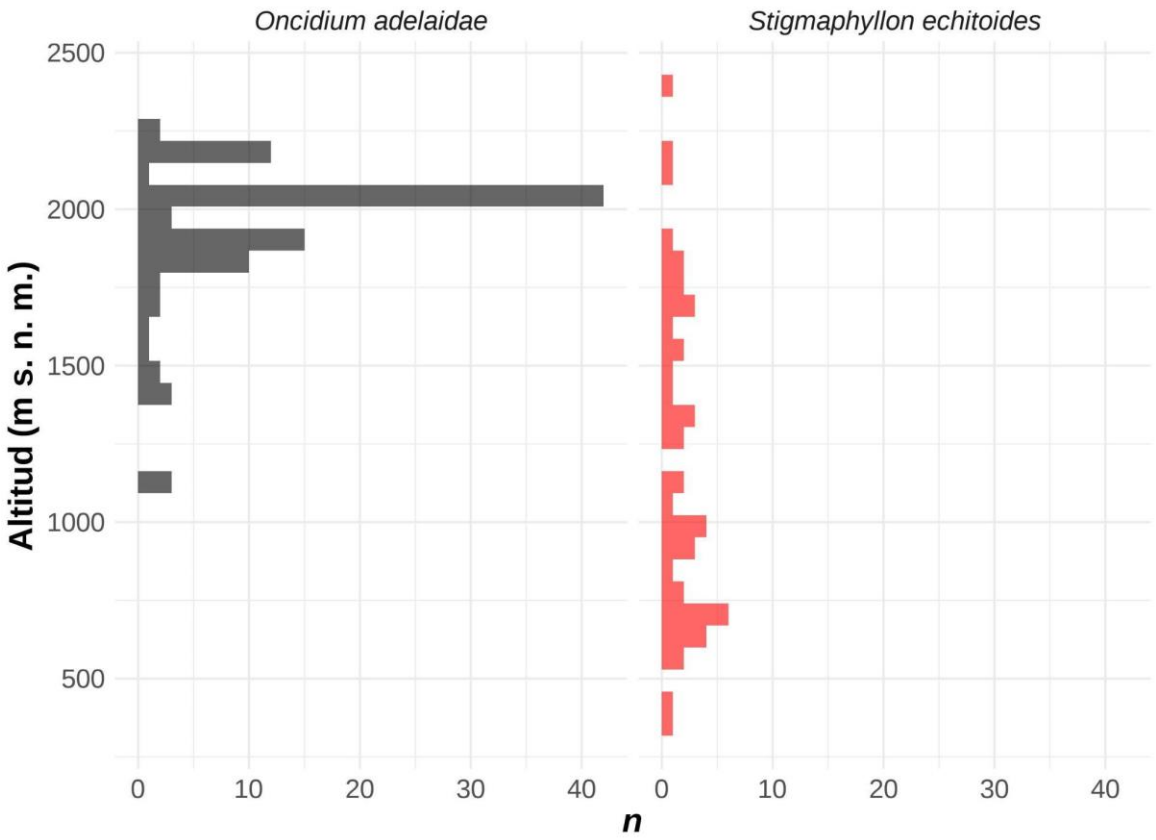


Figura 10. Distribución altitudinal de la orquídea *Oncidium adelaidae* y la liana malpigiácea *Stigmaphyllon echitoides*. *n* = número de plantas.

Por otro lado, *Stigmaphyllon echitoides* tiene flores efímeras que abren mayormente en los días soleados y se marchitan en la tarde, pero las plantas, al producir nuevas flores cada día, se mantienen en flor por varios meses. De este modo, cuando las flores de esta liana han caído o no abren por falta de calor, las flores de la orquídea permanecen abiertas, frescas y disponibles a visitantes florales.

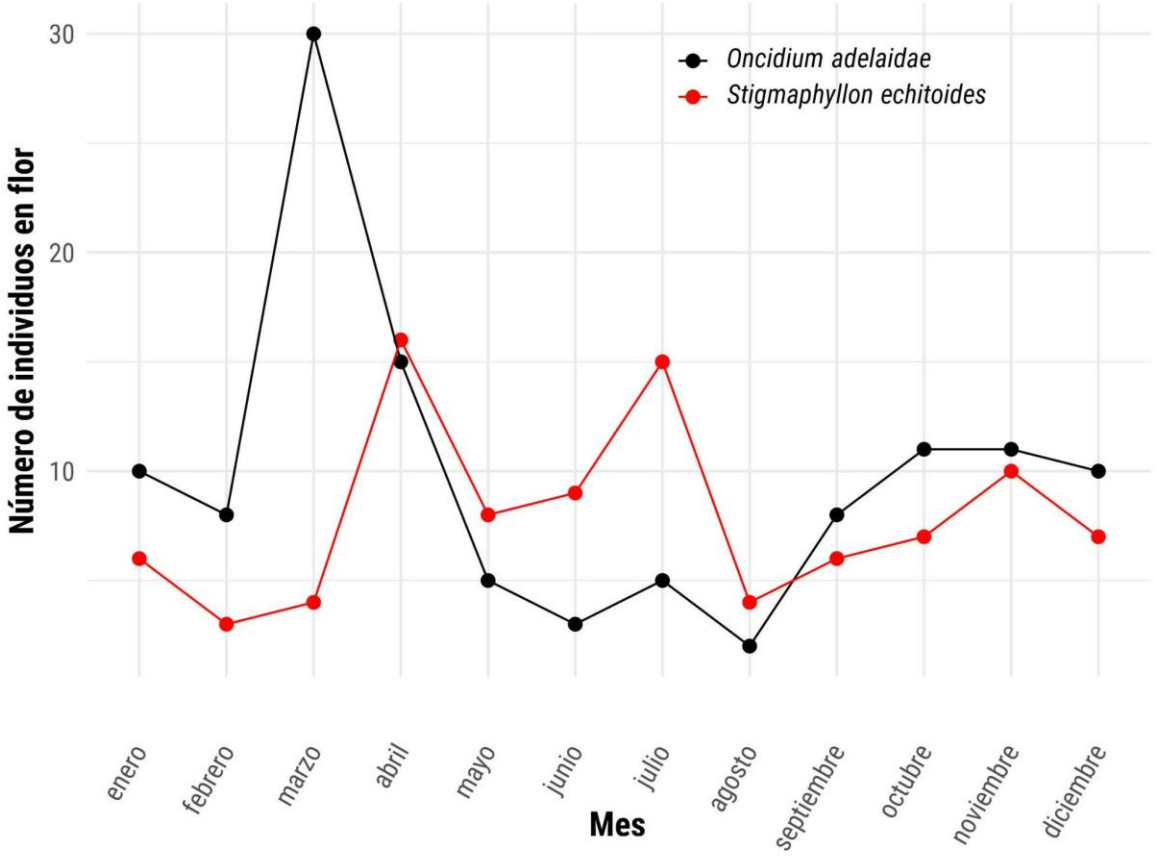


Figura 11. Fenología floral de la orquídea *Oncidium adelaidae* y la malpigiácea *Stigmaphyllon echitoides*.

Caracterización espectral del color floral

En el modelo visual tricromático, las flores estériles de *Oncidium adelaidae*, con baja reflectancia (1.3-7.9%), se ubicaron en la región verde del hexágono y cerca del centro acromático (vector de saturación = 0.072). El valor más alto de reflectancia de estas flores se presenta en 700 nm. Estas flores poseen valores bajos de saturación espectral (S2 = 6.203), pureza espectral (S4 = 0.03), luminosidad total (B1 = 1.336) y luminosidad máxima (B3 = 7.889).

Por su parte, las flores fértiles de *Oncidium adelaidae* presentaron una reflectancia típica que varió entre 13.4 y 22.9%, con valores máximos entre 36.1% y 53.1%, dependiendo de la estructura de la flor. En la mayoría de las flores, los pétalos laterales, la tábula infrastigmática y el labelo se ubicaron en la región UV del hexágono, mientras que el callo se ubicó en la región verde-azul. En general estas estructuras se dispusieron a mayor distancia del centro acromático del hexágono que las flores fértiles (mediana: pétalos laterales = 0.14, tábula infrastigmática = 0.148, callo = 0.197, labelo = 0.149). Del mismo modo, el valor más alto de reflectancia de las distintas estructuras de las flores fértiles varió entre 615 y 700 nm. La saturación espectral (S2) fue similar a la de las flores estériles para algunas estructuras de las flores fértiles (labelo: 6.7, pétalos

laterales: 6.08), y muy alta en el callo (21.57). En cambio, la pureza espectral (S4) fue baja en el callo (0.08) y alta en las otras estructuras (>0.2). La luminosidad total (B1) y la luminosidad máxima (B3) fueron mucho más altas en las flores fértiles que en las estériles, destacando la tábula infrastigmática como la estructura que posee los valores más elevados de luminosidad (B1 = 11 069.7, B3 = 46.84) (Fig.12).

Los resultados de la caracterización espectral de las flores estériles de *Oncidium adelaidae,* en comparación con las partes florales de su misma especie y otras de interés, indican que la reflectancia de este morfo floral es muy escasa, en comparación a las flores fértiles de esta especie, las de la malpigiácea *Stigmaphyllon echitoides* y las de la orquídea *Oncidium sphacelathum*, usada como elemento control. Con respecto a las cuatro zonas de medición de las tres especies, la columna, el labelo y los pétalos presentan un pico de reflectancia en los valores correspondientes al espectro UV (300 nm a 400 nm). En cuanto a la zona del labelo, *O. adelaidae* presenta valores intermedios de reflectancia entre *Oncidium sphacelathum* y *Stigmaphyllon echitoides*, alcanzando las tres especies sus valores máximos de reflectancia entre los 615 nm y 700 nm aproximadamente. En relación a los pétalos, los valores de reflectancia a las diferentes longitudes de onda de *O. adelaidae* se asemejan mucho a los de *S. echitoides*. La reflectancia de la columna en *O. adelaidae* es mayor a la de *O. sphacelathum* y a la de *S. echitoides*, siendo la especie que mayor porcentaje de reflectancia posee en toda la flor. La reflectancia en el callo de *O. adelaidae* y *O. sphacelatum* es mayor a la de *S. echitoides* y no se asemejan los valores entre sí (Fig. 13)

Figura 12. Descriptores espectrales de las flores estériles de *Oncidium adelaidae* y de distintas estructuras de las flores fértiles de esta especie y las flores de *Oncidium sphacelatum* y *Stigmaphyllon echitoides*. Las partes análogas entre ambas orquídeas y la malpigiácea que fueron examinadas se indican en la figura 4 de Materiales y Métodos.

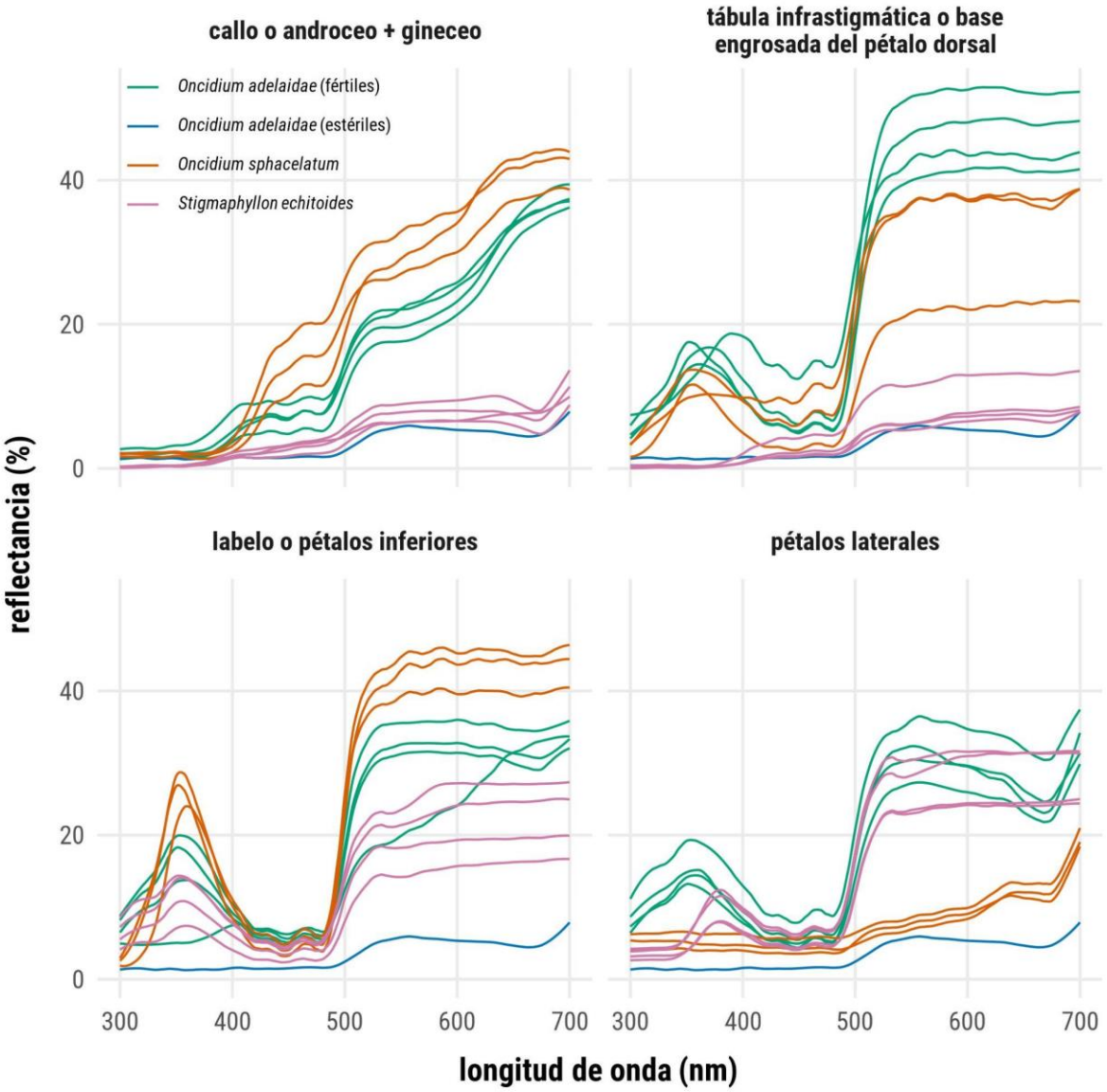


Figura 13. Espectro de reflectancia de las flores estériles de *Oncidium adelaidae* y de distintas estructuras de las flores fértiles de esta especie y las flores de *Oncidium sphacelatum* y *Stigmaphyllon echitoides*. Las partes análogas entre ambas orquídeas y la malpigiácea que fueron examinadas se indican en la figura 4 de Materiales y Métodos.

Al interpretar estas lecturas a través del hexágono de percepción de color de las abejas (Chittka, 1992) se observa que para las flores estériles de *O. adelaidae*, el estímulo visual para la abeja se ubica en la región correspondiente a verde cercano al centro acromático.

En cambio, el labelo de las dos orquídeas y los pétalos inferiores de *Stigmaphyllon echitoides* se ubican en la región UV-verde muy bien agrupados. Por su parte los pétalos de las tres especies se encuentran dispersos: en *O. adelaidae* se encuentran en la región UV-verde, en *O. sphacelathum* en la región UV y en *S. echitoides* en la región verde. La columna de *O. adelaidae* y *O. sphacelathum* se ubica en la región UV-verde, mientras que la de *S. echitoides* lo

hace en el sector azul-verde. La zona del callo en la orquídea y la del androceo y gineceo en la malpigiácea se ubican en el cuadrante azul-verde.

En resumen, los estímulos que presentan estas tres especies comparten cuadrantes (Fig. 14).

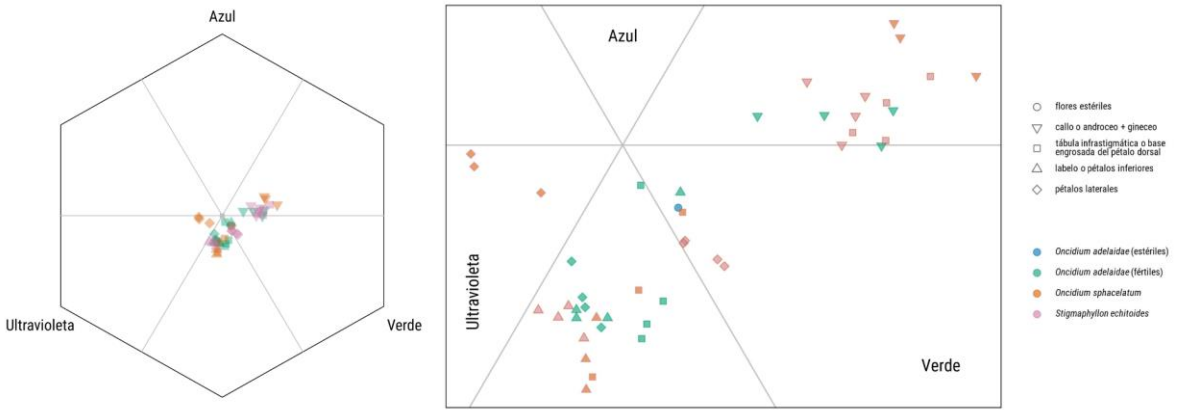


Figura 14. Esquema hexagonal de la visión de las abejas. El panel de la derecha es una ampliación del centro del hexágono cromático.

Conducta del polinizador en O. adelaidae y S. echitoides

La abeja recolectora de aceites *Epicharis rustica,* fué la única especie que removió polinias, realizó visitas recurrentes entre las 09:00 y 13:00 horas, correspondientes al momento del día con elevadas temperaturas y mayor incidencia solar sobre las plantas. De igual manera, en esa franja temporal es cuando las flores desprenden una fragancia más marcada en ambas especies (al menos para el olfato humano). Estas abejas visitaron solo flores fértiles y frescas de la orquídea, en las cuales desplegaron el comportamiento característico de colecta de aceites, aquí observado reiteradamente tanto en *Oncidium adelaidae* como en *Stigmaphyllon echitoides*. Al posarse sobre la flor fértil de la orquídea, las abejas muerden con sus mandíbulas la tábula infrastigmática. Esto les permite estabilizarse en la flor durante toda la labor de colecta de aceites. A partir de ese momento, su tórax se mantiene reposando sobre el callo y la abeja sólo mueve activamente sus tres pares de patas. Con sus patas anteriores colectan aceites frotando la porción más alta de los lóbulos laterales del labelo, los tricomas de la tábula infrastigmática y la parte trasera de la columna. Igualmente, con sus patas medias, la abeja recolecta aceites en el mesoquilo y epiquilo, mientras que sus patas posteriores no tienen contacto con la flor y quedan libres para una constante transferencia hacia ellas de los aceites recolectados (Fig. 15). Durante todo el proceso, eventualmente el clípeo de la abeja hace contacto con el rostelo

de la flor, y las polinias son dislocadas y se adhieren mediante el líquido viscidial sobre la superficie del clípeo (Fig.15 F, H).

Este mismo mecanismo de colecta de aceites fue desplegado por otras tres especies de abejas colectores de aceite del género *Centris* (*Centris varia, Centris* sp.1 y *Centris* sp. 2) en la liana *S. echitoides*. Aunque *Centris varia* visitó menos frecuentemente las flores de la orquídea, si bien alcanzó a realizar la colecta de aceites, no removió polinias ni depositó polinias de la orquídea en el estigma.

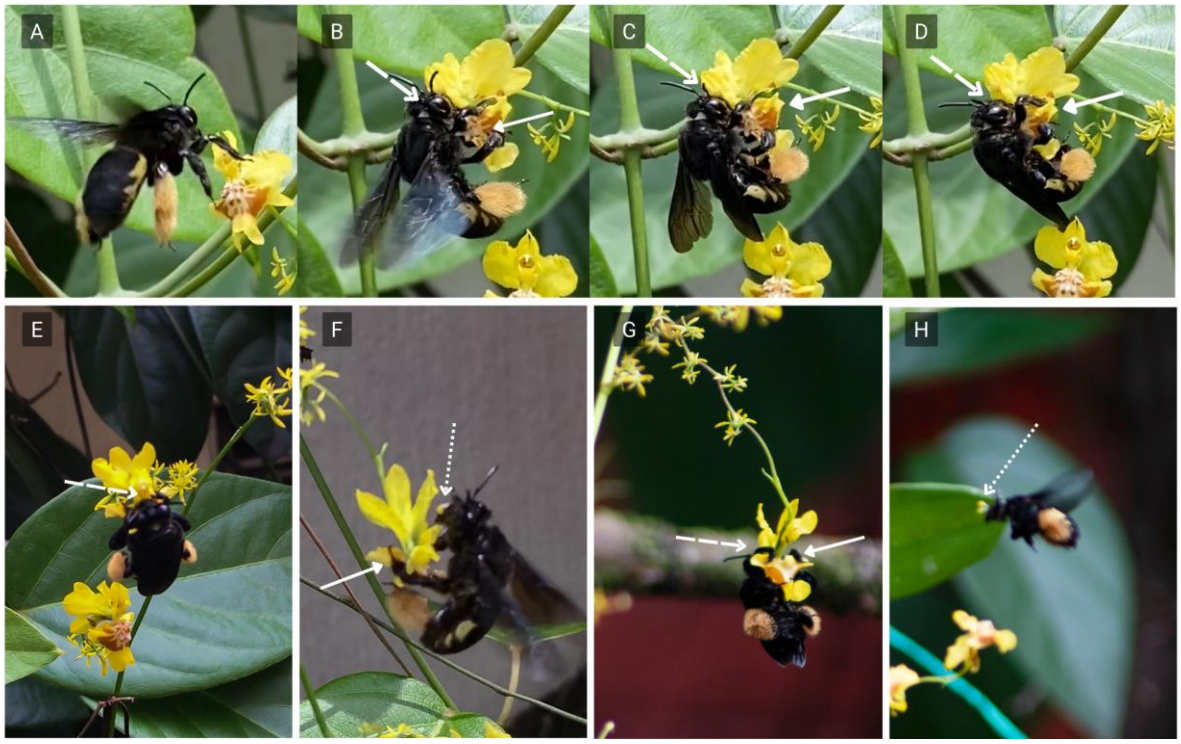


Figura 15. Comportamiento de colecta de aceites y polinización. **(A - D)** Secuencia de los pasos de una interacción exitosa de *Epicharis rustica* con la flor de *Oncidium adelaidae*. **(A)** Acercamiento, **(B)** aterrizaje, **(C)** fijación mediante las mandíbulas a la tábula infrastigmática e inicio de colecta de aceites, **(D)** colecta de aceites. **(E - G)** Visita a otras flores. **(H)** Abeja retirándose con polinario de *O. adelaidae* recién removidas y adheridas al clípeo. Las flechas discontinuas señalan la mandíbula de la abeja mordiendo la columna de la flor, las flechas continuas señalan a las patas colectando aceites y la flecha punteada señala el polinario.

DISCUSIÓN

Posible rol de las flores estériles en *Oncidium adelaidae*

A lo largo del Neotrópico, las orquídeas de la subtribu Oncidiinae destacan por la complejidad y la alta especialización de sus flores (Castro y Singer, 2019; Quijano, 2022), lo que ha incentivado el estudio de la morfología, la fisiología y la biología floral de sus especies (Silvera, 2002; Aliscioni et al., 2009; Papadopulos et al., 2013; Castro y Singer, 2019). De hecho, más de 350 especies de oncidíneas, dentro y fuera del género *Oncidium s.s.,* parecen converger hacia lo que se ha dado

en llamar la «flor tipo *Oncidium*», término acuñado por Williams et al. (2001) y definido en más detalle por Vale et al. (2011) y Papadopulos et al. (2013). Este tipo de flores recuerda uno de los fenotipos florales que más se ha conservado en la flora americana, el de la «flor oleífera malpigiácea», presente en más de 1 200 especies de esa familia de dicotiledóneas (Sazima y Sazima, 1989; Vale et al. 2011; Davis et al., 2012; Papadopulos et al., 2013). En estos grupos de plantas neotropicales, tales flores, mayormente amarillas (y en menor medida rosadas o blancas), poseen estructuras florales peculiares que las hacen lucir similares entre sí, debido a una serie de adaptaciones provocadas por el mismo tipo de polinizador. Esta convergencia recurrente hacia un mismo tipo floral en varios linajes ha sumido a la subtribu Oncidiinae por varios años en una taxonomía inestable y errática (Dressler y Williams, 1975; Neubig et al*.,* 2012), pues las convergencias en forma dentro de grupos no relacionados llevaron a formar géneros y grupos artificiales, que luego fueron reconsiderados a la luz de las relaciones filogenéticas (Neubig et al*.,* 2012). Así, la naturaleza y el rol de las piezas florales de estas orquídeas y de sus estructuras más especializadas (*i. e.* callo floral, tábula infraestigmática, alas de la columna, elaióforos, labelos con formas particulares, sinsépalo, entre otras) se han ido develando en los últimos 25 años, mediante la comparación morfológica con las flores de muchas malpigiáceas locales y el estudio crítico de la interacción de estos dos grupos de plantas con las abejas colectoras de aceites, sus polinizadores más frecuentes y efectivos (p. ej., Powell et al., 2003; Stpiczyńska et al. 2007; Aliscioni et al., 2009; Carmona-Díaz y García-Franco 2009; Vale et al. 2011; Gomiz et al. 2017; Possobom y Machado, 2017).

En medio de esta compleja especialización flor-polinizador, algunas especies de *Oncidium* —sección *Heterantha sensu* Neubig et al. (2012) o del género *Heteranthocidium sensu* Szlachetko et al. (2006)— producen, junto a las flores arriba mencionadas, otras más pequeñas que han sido descritas como abortivas, estrelladas, reducidas, estériles o vestigiales (Königer, 1995; Szlachetko et al. 2006; Neubig et al., 2012; Szlachetko y Kolanowska, 2014). Se trata de especies atípicas con un sistema que reta a comprender qué función o funciones podrían tener estas flores menores, y cuáles podrían ser las ventajas adaptativas de producir flores simples y estériles en un grupo ampliamente marcado por la especialización floral (Vale et al., 2011; Papadopulos et al., 2013).

El presente trabajo de grado**,** centrado en la orquídea *Oncidium adelaidae,* demuestra por primera vez para una especie heteranta de Oncidiinae, que las abundantes flores estériles en efecto carecen de recompensas florales (ver la figura 6) y, a la vez, son menos perceptibles (bajo el modelo de visión de las abejas) en comparación con las flores fértiles de la misma especie y con las flores de la malpigiácea más comúnmente encontrada en su entorno cercano (ver las figuras 12, 13 y 14). Además, aunque no se cuantificó la producción de aroma para ambos morfos (*i. e.* estéril y fértil) de *O. adelaidae*, es un hecho que las flores estériles producen aroma, por lo que no se descarta totalmente una cierta capacidad de atraer químicamente y redirigir a los polinizadores hacia las flores fértiles (ver las

figuras 6, 7 y 8). Con base en las evidencias disponibles, no se puede asegurar que las flores estériles aporten al éxito reproductivo de esta especie, pero tampoco se puede asegurar lo contrario. A pesar de eso, el presente trabajo sienta una línea base sólida para entender el rol de las flores estériles en este linaje de orquídeas, donde se impone un enfoque experimental que, para este trabajo, falló por razones ajenas a su ejecución.

La existencia de dos o más morfos florales en un mismo individuo es un fenómeno ampliamente reportado en angiospermas, especialmente en familias como Asteraceae, Euphorbiaceae, Marcgraviaceae e Hydrangeaceae (Plitmann, 1995; Delph, 1996; Eckhart, 1999; Dressler, 2004). No obstante, lo que sí es inusual es que uno de los morfos sea completamente estéril e incapaz de producir recompensas florales (Darwin, 1896; Dressler, 1997). Por el contrario, en varios de estos sistemas de estudio se ha demostrado que las flores estériles son más grandes y conspicuas que las fértiles (p. ej., Jin et al., 2010; Manjunathagowda y Anjanappa, 2020) y que potencian el éxito reproductivo de las flores fértiles (Morales et al., 2013; Wong et al. 2019). Esto último no se puede asegurar para *O. adelaidae*, si bien algunas evidencias sugieren lo contrario (ver párrafo anterior y las figuras 6, 13 y 14). Lo que sucede con las familias botánicas antes citadas contrasta con lo que ocurre en Orchidaceae, donde la existencia de flores estériles o poco atractivas es extremadamente inusual. Sin embargo, se suele encontrar flores menos atractivas en especies expuestas a ambientes pobres en polinizadores (entornos insulares, altas montañas o latitudes extremas) debido a la aparición de formas autógamas-cleistógamas (Ackerman et al. 2023). Esta es una circunstancia que no es plausible que pueda estar afectando a *O. adelaidae*, ya que esta especie posee flores fértiles y casmógamas bien desarrolladas y flores estériles a lo largo de todo su rango altitudinal (ver la figura 10). Pero, frente a toda la diversidad de especies que conforman esta sección de *Oncidium*, sería oportuno explorar si la distribución mayormente montana de esta y otras especies de *Oncidium* de la sección *Heterantha* ha condicionado de alguna forma la aparición de esta peculiar forma de heterantia. Ello podría ser especialmente relevante en aquellas especies que viven más alto, como *Oncidium subnivalis* (Szlachetko y Kolanowska, 2014), o en las poblaciones más altas de *Oncidium cultratum*. En ambos casos, habitar a más de 3300 m s. n. m. podría implicar una reducción drástica de la disponibilidad de polinizadores, en especial cuando la distribución de las abejas colectoras de aceites se ve *a priori* bastante comprometida en Colombia a esas altitudes (Gonzalez y Engel, 2004).

En este sentido, hasta el momento ningún otro trabajo ha podido dilucidar las implicaciones reproductivas que conlleva este fenómeno al interior de la sección *Heterantha*. Al respecto, se podrían examinar varios aspectos de las flores estériles de *Oncidium adelaidae* a partir de diversas evidencias.

¿Las flores estériles están asociadas a señales honestas o deshonestas?

En primera instancia, se podría asumir que las flores estériles en *Oncidium adelaidae*, al igual que en las familias Adoxaceae, Hydrangeaceae, Hyacintheae, Asparagaceae y, especialmente, Asteraceae, suponen un atractivo visual para los polinizadores (Morales et al., 2013; Parker et al. 2019; Tsuji et al., 2020; Zhang y Elomaa, 2021). Sin embargo, el pequeño tamaño de las flores estériles en *O. adelaidae* respecto a las fértiles, y la carencia del atractivo cromático de su contraparte fértil cuando se les compara bajo el modelo de visión de las abejas (ver las figuras 6, 12, 13 y 14) sugieren descartar el rol de estas flores como una forma de aumentar el despliegue floral en la especie. Por otro lado, en la mayoría de sistemas donde hay flores estériles que aumentan el atractivo floral frente a los polinizadores, estas se encuentran en posiciones periféricas o completamente distales y no tan centrales como en *O. adelaidae* (Morales et al. 2013; Parker et al. 2019).

Por otra parte, los mecanismos de atracción en plantas no se limitan a la señalización visual; también pueden poseer un componente de señalización química más o menos importante mediante la producción de aromas florales (Galen et al. 1987; Ayasse et al. 2000; Mant et al. 2005; Waelti et al. 2009). Esto ha recibido menos atención en los estudios de polinización, probablemente debido a que, en comparación con la visión, estudiar la quimiocepción de aromas florales en los polinizadores supone un esfuerzo mayor (Pellmyr 1986; Salzmann et al. 2007; Schiestl et al. 2011). En el caso de las flores estériles de *O. adelaidae,* cuya capacidad para la señalización visual frente al morfo fértil parece estar reducida, podría suponerse a estas flores como una fuente importante de atracción química al polinizador. Esto ya había sido sugerido para otras especies de la sección *Heterantha* (W. M. Whitten, pers. observ. en Neubig et al. 2012) y concretamente para *O. heterathum* (Davies et al. 2014). Se podría asumir que la señalización química, tanto de las flores fértiles como de las estériles, conduce a la recompensa floral oleosa de la flor fértil, tratándose así de una señalización honesta, como lo hacen, mediante el canal visual, las brácteas de múltiples especies de bromelias e incluso de otras orquídeas neotropicales (p. ej., Schiestl, 2005; Rakosy et al., 2012; Lunau y Wester, 2017). Sin embargo, también es posible que este gran despliegue de señales químicas no resulte proporcional a la cantidad de flores que realmente producen recompensa, o incluso al volumen de recompensa oleosa recolectable que las flores fértiles producen, tratándose en tal caso de una señal deshonesta. Esto es relevante, pues representaría una forma intermedia entre la polinización recompensada y la polinización por engaño, una de las estrategias de polinización más extendidas en toda la familia Orchidaceae, y presente incluso en el equivalente dicotiledóneo que agrupa a los posibles modelos o co-modelos de estas orquídeas: la familia Malpighiaceae (Sazima y Sazima, 1989; Teixeira y Machado, 2000; Sigrist y Sazima 2004; Cappellari et al. 2011). A pesar de esto, no se encontraron evidencias sólidas que permitan determinar qué tipo de señales (honestas *vs.* deshonestas) presenta *O. adelaidae.*

Se pudo observar, no obstante, que el polinizador (la abeja *Epicharis rustica*), después de recolectar aceites en *O. adelaidae*, evade las flores previamente visitadas de esta especie. Por el contrario, la abeja prefiere volver reiteradamente sobre las flores contiguas de *Stigmaphyllon echitoides*. Tal comportamiento sugiere que la oferta de aceites de la orquídea es, en principio, menor (o menos constante en el tiempo) que la oferta de la malpigiácea, y se corresponde con un comportamiento típico de abejas expuestas a sistemas de señalización deshonesta (Ferdy et al. 1998; Vale et al. 2011; Hobbhahn et al. 2017).

¿Las flores estériles son una forma de ahorrar recursos?

Producir y mantener flores funcionales es un proceso costoso para las plantas (Ackerman y Montalvo 1990; Calvo 1993; Meléndez-Ackerman et al. 2000), por lo que reiteradamente se ha planteado que el origen de las flores no recompensadas en varias familias botánicas puede estar relacionado con reducir estos gastos (Tremblay et al. 2005; Jersáková et al, 2006). Esto es crítico en entornos con limitaciones de recursos, como el dosel arbóreo en el que habitan las orquídeas epífitas (Tremblay et al. 2005). En este sentido, al considerar las dimensiones de las inflorescencias de *O. adelaidae* y otras especies de *Oncidium* (incluyendo el resto de las especies con heterantia), reducir el desarrollo de casi el 97% del total de flores podría significar un ahorro energético significativo. Esto es particularmente importante si la orquídea no produce recompensas florales ni estructuras florales de gran tamaño que demandan energía para desarrollarse (ver la figura 6). Esto permitiría limitar la inversión energética drásticamente y centrarla en la producción de aromas. No obstante, resulta difícil comprender por qué en este linaje de orquídeas, y en *O. adelaidae* en particular, podría ser más ventajoso modular la expresión de los atributos florales de tantas flores, en lugar de modular la cantidad de flores producidas, limitando esa cantidad a sólo aquellas flores capaces de atraer, recompensar y emplear al polinizador como un agente efectivo de polen. Alternativamente, cabría preguntarse por qué en este grupo no evolucionó la estrategia de engaño floral tan extendida en el género *Oncidium* y en otros géneros de Oncidiinae con flores del tipo *Oncidium* (Castro y Singer, 2019; Quijano, 2022). Dicha estrategia consiste en producir sólo flores fértiles, abundantes y atractivas que ahorran energía mediante la ausencia de recompensas florales (Ackerman, 1986; Carmona y Diaz, 2009; Vale et al., 2011; Papadopulos, 2013). Teniendo esto en cuenta, se necesita explorar a más profundidad el contexto ecológico local en el que surgen una y otra estrategia de ahorro de recursos, siendo *a priori* importantes los siguientes aspectos: (1) el nivel real de limitación de recursos en el microambiente en el que crece la planta, (2) la disponibilidad y diversidad de polinizadores efectivos y (3) la riqueza y abundancia de otros recursos florales capaces de mantener esa fauna de posibles agentes de polen para este grupo de orquídeas (Vale et al., 2011; Papadopulos et al., 2012 ; Castro y Singer, 2019; Quijano, 2022). Al respecto, en este trabajo se pudo constatar que *O. adelaidae* co-existe a lo largo de su distribución con especies de

orquídeas con flores tipo *Oncidium* que explotan una gran amplitud de estrategias reproductivas en cuanto a la asignación de recursos a la función reproductiva: producción de gran cantidad de flores recompensadas: p. ej., *Cyrtochilum murinum (*A. Vale, datos no publicados); producción de gran cantidad de flores no recompensadas: p. ej., *Oncidium obryzatum, Oncidium chrysophorum* y *Oncidium pictum* (A. Vale, datos no publicados); producción de muy pocas flores recompensadas: p. ej., *Cyrtochilum meirax* y *Lockhartia longifolia* (Davies et al. 2014; A. Vale datos no publicados); producción de muy pocas flores no recompensadas: p. ej., *Psygmorchis pumilio* (Dirks-Mulder et al., 2017); y la estrategia que implica producir inflorescencias con heterantia (en esta propia especie y otras co-ocurrentes como *Oncidium cultratum* y *Oncidium ligiae*) (Königer, 1995; Szlachetko y Mytnik-Ejsmont, 2006; Neubig et al., 2012; Szlachetko y Kolanowska, 2015). De ello se deduce que la evolución de la heterantia en estas orquídeas, en caso de poseer alguna ventaja adaptativa, probablemente ha sido una solución alternativa a la escasez de recursos (o de polinizadores) que no responde tanto a limitaciones o condiciones ecológicas locales; o, lo que es lo igual, que en un mismo escenario espacial y ecológico, varias de estas estrategias pueden co-existir, aunque su éxito en relación a diversas presiones ambientales pueda variar (ver siguiente párrafo).

¿Las flores estériles promueven la polinización cruzada?

Existe un amplio consenso en que las plantas con flores hermafroditas poseen innumerables mecanismos, a menudo concurrentes y con consecuencias genéticas muy similares, que les permiten evadir la autogamia y la geitonogamia (Darwin, 1977; Ackerman et al. 2023; Tremblay et al., 2005). Dicho de otra forma, se sabe que promover la polinización cruzada maximiza la diversidad genética (Peter y Johnson, 2006), ahorra recursos asignados a la función sexual (Mazer y Delesalle, 1998; Herlihy y Eckert, 2002) al evitar el descuento de polen (Singer y Koehler, 2003), y eleva el potencial evolutivo de los linajes (Eriksson & Bremer, 1992; Tremblay et al. 2005; Wessinger, 2021).

En tal sentido, las flores estériles de *Oncidium adelaidae* podrían ser parte de un mecanismo que disminuye la frecuencia de polinizaciones geitonógamas. Este mecanismo puede entenderse asumiendo que, al haber menos flores fértiles por planta, el polinizador que remueve polinias visita menos flores de la misma planta, en comparación a lo que haría en otros *Oncidium* con un gran despliegue floral, especialmente si este se compone de flores recompensadas y completamente fértiles. Este comportamiento se ha observado en oncidíneas y en malpigiáceas que presentan recompensas (Machado, 2004; Pansarin y Pansarin, 2011; Torretta et al., 2022). Esto podría deberse a que, en la interacción con abejas colectoras de aceites, la planta debe modular la intensidad con la que este tipo de abejas realiza sus visitas, dado que las hembras de los géneros *Centris* y *Epicharis* suelen mantener una conducta de forrajeo exhaustivo en sus recursos florales preferidos (Steiner, 1985; Sigrist y Sazima 2004; Alcantara et al. 2006; Vale

et al. 2011). Además, de esta manera no transcurre el tiempo suficiente para que las polinias adheridas al polinizador adopten sobre él la posición correcta para polinizar otra flor dentro de la misma planta (Johnson y Edwards, 2000; Castro et al., 2022). En el caso de *O. adelaidae* (y probablemente en la mayoría de las especies heterantas de *Oncidium*) el efecto de esta «sobre-visitación» de la misma planta podría ser aún más crucial, dado que la inmensa mayoría de las oncidíneas estudiadas a profundidad hasta la fecha son polinizador-dependientes y autoincompatibles (Castro y Singer 2019; Quijano 2022), como se reporta aquí por primera vez para *O. adelaidae*. Además, al tener *O. adelaidae* una tasa tan baja de visitas florales en algunas poblaciones, es plausible asumir que en esta especie existe una fuerte presión selectiva hacia el surgimiento de mecanismos que impidan la autopolinización. Estos mecanismos evitarían que las pocas polinias removidas sean depositadas en flores de la misma planta, lo que ocasionaría la pérdida de polinias, y a la vez un gasto adicional de recursos en los frutos que no son iniciados o que son posteriormente abortados (Vale et al. 2011; Castro y Singer, 2019; Castro et al., 2022).

Otro punto a tener en cuenta en cuanto a la biología reproductiva de *O. adelaidae* es que, aunque la autoincompatibilidad es la condición predominante en Oncidiinae (Castro y Singer 2019; Quijano 2022), se conoce que dentro de esta subtribu algunas especies pueden presentar poblaciones que son autoincompatibles y otras autocompatibles (Abdala-Roberts et al., 2007; Pemberton, 2008; Castro y Singer, 2019). En este sentido, es conveniente realizar experimentos de cruzamiento en varias poblaciones, procurando abarcar el rango medio y los extremos altitudinales de esta especie. Esto sería de gran importancia para explorar cómo se comportan las poblaciones naturales en ambientes más fríos con menor disponibilidad de polinizadores efectivos (abejas colectoras de aceites) y en ambientes más cálidos con mayor disponibilidad de este tipo de polinizadores. Esto es muy pertinente para *O. adelaidae*, ya que a una mayor altitud se encontraron poblaciones numerosas, pero con una gran escasez de polinizadores y cero visitas durante las observaciones, mientras que en zonas bajas hay poblaciones menos numerosas, pero con una mayor disponibilidad de polinizadores y aparentemente mayor producción de frutos.

Esta alta densidad poblacional, pero bajo una aparente escasez de polinizadores, podría explicarse de varias formas. Puede ocurrir que en poblaciones de alta montaña el sistema de incompatibilidad genética se relaje a causa de las limitaciones del polinizador, como se reporta en otras oncidíneas (Pansarin et al., 2017). Otra posible explicación puede ser que, aunque no haya éxito en la polinización, es decir, existiendo un bajo cuajado de frutos, haya una buena cantidad de semillas viables, es decir, un alto cuajado de semillas. Así mismo, puede ser que la disponibilidad y eficacia de los mutualistas fúngicos que requiere la orquídea para germinar sean, o muy generalistas, o más abundantes en los ecosistemas de alta montaña que en zonas más bajas, lo que garantizaría que el reclutamiento de esta especie sea exitoso en entornos más altos, aunque en ese mismo contexto altitudinal sea escasa la producción de frutos y semillas.

¿Cómo influye la heterantia de *Oncidium adelaidae* en el potencial sistema mimético entre orquídeas y malpigiáceas productoras de aceites florales?

Si bien quedaron varios aspectos por explorar para examinar un posible sistema mimético, probablemente mülleriano, entre *Oncidium adelaidae* y *Stigmaphyllon echitoides*, los principales supuestos que se deben cumplir para sugerir la existencia de este tipo de interacción planta-planta parecen cumplirse. Estos supuestos incluyen: compartir polinizador (ver las figuras 2 y 15), presentar una morfología floral similar (ver la figura 5), producir el mismo tipo de compuestos como recompensa (aceites florales) (ver las figuras 7 y 8), co-ocurrencia espacial y sincronía fenológica (ver las figuras 3, 10 y 11) (Schlüter y Schiestl, 2008; Castro et al. 2022). Adicionalmente, el análisis espectral de las diferentes partes análogas de la malpigiácea y la flor fértil de *O. adelaidae* permite afirmar que estas dos especies son similares ante el modelo de visión de las abejas. Por otro lado, las flores estériles son poco o nada llamativas, siendo en varios aspectos más similares entre sí que lo encontrado para *O. adelaidae* y otro *Oncidium* usado a manera de control interno (ver las figuras 12, 13 y 14). Estos resultados indican que la heterantia en *O. adelaidae* no contradice la posibilidad de que esta orquídea haga parte de un potencial sistema mimético mülleriano con una o varias malpigiáceas locales.

Por el contrario, la presencia de flores estériles en la inflorescencia de *O. adelaidae* puede significar un mejor ajuste visual al potencial modelo mimético. Si se observa la arquitectura floral de *S. echitoides*, salta a la vista que la disposición de las flores es mucho más laxa, y que estas se acumulan en los extremos de las inflorescencias. Esta disposición floral es contraria al patrón observado en otras especies del género *Stigmaphyllon* con floraciones masivas y ramas mucho más densifloras (Vale et al., 2011; Almeida et al., 2015; Avalos et al., 2021). Esto concuerda con la apariencia general de la inflorescencia de *O. adelaidae*, en la cual, gracias a la ausencia de estructuras florales grandes y vistosas en las flores estériles, la misma inflorescencia también posee una apariencia menos conspicua, y no tan densa, asemejando en gran medida al despliegue floral de *S. echitoides*. Esto se complementa, en primer lugar, con el hecho de que las flores estériles se encuentran casi sentadas en las ramas florales, haciendo que estas ramas se asemejen a los pedúnculos desnudos (sin flores u hojas) de *S. echitoides* y, en segundo lugar, por lo mencionado anteriormente sobre la poca relevancia que adquieren las flores estériles bajo el modelo de visión de las abejas.

Sin embargo, debido a la co-ocurrencia de la orquídea con otras especies del género *Stigmaphyllon* (y con otras malpigiáceas), no se puede afirmar que *O. adelaidae* se relacione únicamente con un posible modelo mimético, sino que por el contrario, es probable que estos modelos cambien a medida que se avanza por el gradiente altitudinal. Así, en los sitios de estudio se observó que, a menor elevación, *O. adelaidae* co-ocurre mayormente con *S. echitoides*, mientras que a

mayor elevación comparte hábitat con otras especies, como *Stigmaphyllon bogotense*. Esta última especie tampoco posee inflorescencias densifloras (Anderson, 1986), lo que podría apoyar esta hipótesis.

Implicaciones para el manejo y conservación de *Oncidium adelaidae*

Este trabajo es un primer paso para comprender a profundidad el fenómeno de la heterantia en este grupo de Oncidiinae y evaluar las implicaciones que este hábito floral tiene para la ecología reproductiva de estas plantas. En este estudio se evidencia que la orquídea endémica *Oncidium adelaidae* tiene un bajo éxito reproductivo debido a la ausencia de polinizadores en ecosistemas montanos. Esto representa un riesgo potencial para la especie, ya que en su mayoría se distribuye en elevaciones que van desde los 1300 hasta los 2300 m s. n. m. (ver la figura 10).

La distribución mayormente montana de esta especie, y su posible dependencia de otras plantas capaces de mantener localmente las poblaciones de abejas colectoras de aceite, podría implicar que esta orquídea sea o pueda llegar a ser susceptible de afectaciones por el cambio climático, si los diversos elementos de los que directamente (*i. e.* el polinizador) o indirectamente (*i. e.* el co-modelo mülleriano) depende la planta sufren a su vez afectaciones por los cambios drásticos que se prevén para el clima local.

CONCLUSIONES

- Aunque *Oncidium adelaidae* presenta dimorfismo floral (heterantia), sus flores fértiles conservan la arquitectura floral, dependencia de polinizadores y autoincompatibilidad propios de otras especies con flor tipo *Oncidium.* En cambio, las flores estériles de esta especie son visualmente muy poco atractivas para las abejas y no ofrecen recompensa, aunque no se descarta cierta capacidad para atraer polinizadores mediante la producción de aromas florales.

- La orquídea *Oncidium adelaidae* cohabita con malpigiáceas oleíferas y, al igual que estas, es polinizada por abejas colectoras de aceite. Esto se favorece por un amplio solapamiento espacial, altitudinal y temporal de estas dos especies de plantas, así como un aspecto floral muy semejante.

REFERENCIAS

Abdala-Roberts, L., Parra-Tabla, V., y Navarro, J. (2007). Is floral longevity influenced by reproductive costs and pollination success in *Cohniella ascendens* (Orchidaceae)?. *Annals of Botany*, *100*(6), 1367-1371.

Ackerman, J. D., y Montalvo, A. M. (1990). Short-and long-term limitations to fruit production in a tropical orchid. *Ecology*, *71*(1), 263-272.

Ackerman, J. D., Phillips, R. D., Tremblay, R. L., Karremans, A., Reiter, N., Peter, C. I. y Liu, H. (2023). Beyond the various contrivances by which orchids are pollinated: global patterns in orchid pollination biology. *Botanical Journal of the Linnean Society*, boac082. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boac082

Ackerman, J. D. (1986). Mechanisms and evolution of food deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana* 1, 108–113.

Ackerman, J. D. (1986). Systems in orchids. *Lindleyana*, *1*(2), 108-113.

Alcantara, S., Semir, J., y Solferini, V. N. (2006). Low genetic structure in an epiphytic Orchidaceae (*Oncidium hookeri*) in the Atlantic rainforest of south-eastern Brazil. *Annals of Botany*, *98*(6), 1207-1213.

Aliscioni, S. S., Torretta, J. P., Bello, M. E., y Galati, B. G. (2009). Elaiophores in *Gomesa bifolia* (Sims) MW Chase y NH Williams (Oncidiinae: cymbidieae: Orchidaceae): structure and oil secretion. *Annals of Botany*, *104*(6), 1141-1149. DOI: 10.1093/aob/mcp199

Almeida, R. F., Dal Col, A. C., y Amorim, A. M. A. (2015). Notes on *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae) from southeastern Brazil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, *37*(4), 427-436.Almeida, R. F., Dal Col, A. C., y Amorim, A. M. A. (2015). Notes on *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae) from southeastern Brazil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, *37*(4), 427-436.

Anderson, C. (1986). Novelties in *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). *Systematic Botany*, 120-130.

Andersson, S. (1999). Morphology of UV reflectance in a whistling-thrush: implications for the study of structural colour signalling in birds. *Journal of Avian Biology*, 193-204. https://doi.org/10.2307/3677129.

Armbruster, W. S., y Muchhala, N. (2009). Associations between floral specialization and species diversity: cause, effect, or correlation? *Evolutionary Ecology*, *23*(1), 159-179.

Armbruster, W. S. (2014). Floral specialization and angiosperm diversity: phenotypic divergence, fitness trade-offs and realized pollination accuracy. *AoB Plants,* 6.

Avalos, A. A., Marrero, H. J., Ferrucci, M. S., y Torretta, J. P. (2021). Stigmas arrangement, reproductive system, and maternal reproductive success in two species of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae): does pollinator size matter?. *Plant Ecology*, *222*(11), 1263-1279.

Ayasse, M., Schiestl, F. P., Paulus, H. F., Löfstedt, C., Hansson, B., Ibarra, F., y Francke, W. (2000). Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: how does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success?. *Evolution*, *54*(6), 1995-2006.

Bonifácio, S. K. V., de Almeida, R. F., Amorim, A. M. A., y Oliveira, D. M. T. (2021). Floral synorganization in acmantheroid clade suggests hypotheses to explain elaiophore suppression in Malpighiaceae. *Flora*, *281*, 151870.

Buchmann, S. L. (1987). The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 343-369.

Bukovac, Z., Shrestha, M., Garcia, J. E., Burd, M., Dorin, A., y Dyer, A. G. (2017). Why background colour matters to bees and flowers. *Journal of Comparative Physiology* A, 203(5), 369– 380. https://doi.org/10.1007/s00359-017-1175-7

Calvo, R. N. (1993). Evolutionary demography of orchids: intensity and frequency of pollination and the cost of fruiting. *Ecology*, *74*(4), 1033-1042.

Camargo, M. G. G., Lunau, K., Batalha, M. A., Brings, S., de Brito, V. L. G., y Morellato, L. P. C. (2019). How flower colour signals allure bees and hummingbirds: a community-level test of the bee avoidance hypothesis. *New Phytologist*, *222*(2), 1112-1122.

Cantillo H, E. E. y Fajardo Gómez, A. (2003). *The Yotoco nature reserve: its woody vegetation*. Recuperado de: http://hdl.handle.net/11349/17755.

Cappellari, S. C., Haleem, M. A., Marsaioli, A. J., Tidon, R., y Simpson, B. B. (2011). *Pterandra pyroidea*: a case of pollination shift within Neotropical Malpighiaceae. *Annals of botany*, *107*(8), 1323-1334. https://doi.org/10.1093/aob/mcr084

Carmona-Díaz, G., y García-Franco, J. G. (2009). Reproductive success in the Mexican rewardless *Oncidium cosymbephorum* (Orchidaceae) facilitated by the oil-rewarding *Malpighia glabra* (Malpighiaceae). *Plant Ecology*, *203*, 253-261.

Castro, J. B., y Singer, R. B. (2019). A literature review of the pollination strategies and breeding systems in Oncidiinae orchids. *Acta Botanica Brasilica*, *33*, 618-643.

Castro, J. B., Machado, G., y Singer, R. B. (2022a). Müllerian mimicry between oil-producing orchids and Malpighiaceae? An old hypothesis finally tested. *The Science of Nature,* 109(1), 3.

Castro, J. B., Perdomo, O., y Singer, R. B. (2022b). Pollination biology and reproductive success in four Brazilian species of *Gomesa* (Orchidaceae: Oncidiinae): Specific pollinators, but high pollen loss and low fruit set. *Plant Species Biology*, *37*(1), 132-147.

Chiron, G. (2002). Contribution à l'étude des Orchidées du Pérou-III Oncidium Sw. section Heterantha Kraenzlin. *Richardiana*, 2(2), 63-73.

Chittka, L., Beier, W., Hertel, H., Steinmann, E., y Menzel, R. (1992). Opponent colour coding is a universal strategy to evaluate the photoreceptor inputs in Hymenoptera. *Journal of Comparative Physiology* A, 170(5), 545– 563. https://doi.org/10.1007/BF00199332

Chittka, L., Shmida, A., Troje, N., y Menzel, R. (1994). Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of Hymenoptera. *Vision Research*, 34(11), 1489– 1508. https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)90151-1

Chittka, L. (1992). The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *Journal of Comparative Physiology A*, *170*, 533-543.

Crailsheim, K., Schneider, L. H. W., Hrassnigg, N., Bühlmann, G., Brosch, U., Gmeinbauer, R., y Schöffmann, B. (1992). Pollen consumption and utilization in worker honeybees (*Apis mellifera carnica*): dependence on individual age and function. *Journal of insect Physiology*, 38(6), 409-419.

Dafni, A., Kevan, P. G., y Husband, B. C. (2005). *Practical pollination biology.*

Davies, K. L., Stpiczyńska, M., y Rawski, M. (2014). Comparative anatomy of floral elaiophores in *Vitekorchis* Romowicz & Szlach., *Cyrtochilum* Kunth and a florally dimorphic species of *Oncidium* Sw.(Orchidaceae: Oncidiinae). *Annals of Botany*, *113*(7), 1155-1173.

Davis, C. C., Schaefer, H., Xi, Z., Baum, D. A., Donoghue, M. J., y Harmon, L. J. (2014). Long-term morphological stasis maintained by a plant–pollinator mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(16), 5914-5919. doi: 10.1073/pnas.1403157111

Delph, L. F. (1996). Flower size dimorphism in plants with unisexual flowers. *Floral Biology*. Springer, 217-237. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1165-2_8

Dirks-Mulder, A., Butôt, R., van Schaik, P., Wijnands, J. W. P., van den Berg, R., Krol, L., y Gravendeel, B. (2017). Exploring the evolutionary origin of floral organs of *Erycina pusilla*, an emerging orchid model system. *BMC Evolutionary Biology*, *17*, 1-18.

Dressler, R. L., y Williams, N. H. (1975). Jacquin Names: Again. *Taxon*, *24*(5/6), 647-650.

Dressler, S. (1997). Plate 321. *Marcgravia umbellata*. *Curtis's Botanical Magazine*, *14*(3), 130-136.

Dressler, S. (2004). Marcgraviaceae. Flowering Plants· Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales, 258-265.

Dyer, A. G., Boyd-Gerny, S., McLoughlin, S., Rosa, M. G., Simonov, V., y Wong, B. B. (2012). Parallel evolution of angiosperm colour signals: Common evolutionary pressures linked to hymenopteran vision. *Proceedings of the Royal Society B*, 279, 3606– 3615. https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0827

Eckhart, V. M. (1999). Sexual dimorphism in flowers and inflorescences. *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*, 123-148.

Eriksson, O., y Bremer, B. (1992). Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperm families. *Evolution*, 258-266.

Essenberg, C. J. (2021). Intraspecific relationships between floral signals and rewards with implications for plant fitness. *AoB Plants*, *13*(2), plab006.

Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., y Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 375-403.

Ferdy, J. B., Gouyon, P. H., Moret, J., y Godelle, B. (1998). Pollinator behavior and deceptive pollination: learning process and floral evolution. *The American Naturalist*, *152*(5), 696-705.

Fisher RA (1934) Statistical methods for research workers, 5th edn. Oliver & Boyd, Edinburgh.

Font Quer, P. (1985). Diccionario de Botánica.

Fründ, J., Linsenmair, K. E., y Blüthgen, N. (2010). Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos*, *119*(10), 1581-1590.

Galen, C., Zimmer, K. A., & Newport, M. E. (1987). Pollination in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*: a mechanism for disruptive selection on flower size. *Evolution*, *41*(3), 599-606.

GBIF.org (13 June 2023) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.ece297

Giurfa, M., Vorobyev, M., Kevan, P., y Menzel, R. (1996). Detection of coloured stimuli by honeybees: Minimum visual angles and receptor specific contrasts. *Journal of Comparative Physiology A*, 178, 699– 709. https://doi.org/10.1007/BF00227381

Gomiz, N. E., Torretta, J. P., y Aliscioni, S. S. (2013). Comparative anatomy of elaiophores and oil secretion in the genus *Gomesa* (Orchidaceae). *Turkish Journal of Botany*, *37*(5), 859-871.

Gonzalez, V. H., y Engel, M. S. (2004). The tropical Andean bee fauna (Insecta: Hymenoptera: Apoidea), with examples from Colombia. *Entomologische Abhandlungen*, 62(1), 65-75.

Guitián J., y Navarro L. (1996). Allocation of reproductive resources within inflorescences of *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae). *Canadian Journal of Botany* 9: 1482-1486.

Heil, M. (2011). Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in plant science*, *16*(4), 191-200.

Herlihy, C. R., y Eckert, C. G. (2002). Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant. *Nature*, *416*(6878), 320-323.

Hobbhahn, N., Johnson, S. D., y Harder, L. D. (2017). The mating consequences of rewarding vs. deceptive pollination systems: Is there a quantity–quality trade-off?. *Ecological Monographs*, *87*(1), 91-104.

Hung, K. L. J., Kingston, J. M., Albrecht, M., Holway, D. A., y Kohn, J. R. (2018). The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *285*(1870), 20172140.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (Ideam) (20 de junio de 2023). Datos meteorológicos nacionales. Recuperado de http://www.ideam. gov.co/

Jersáková, J., Johnson, S. D., y Jürgens, A. (2009). *Deceptive behavior in plants. II.* Food deception by plants: from generalized systems to specialized floral mimicry. In Plant-environment interactions (pp. 223-246). Springer, Berlin, Heidelberg.

Jersáková, J., Johnson, S. D., y Kindlmann, P. (2006). Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological reviews*, *81*(2), 219-235.

Jin, B., Wang, L., Wang, J., Teng, N. J., He, X. D., Mu, X. J., y Wang, Y. L. (2010). The structure and roles of sterile flowers in *Viburnum macrocephalum* f. *keteleeri* (Adoxaceae). *Plant Biology*, *12*(6), 853-862.

Johnson, S. D., y Edwards, T. J. (2000). The structure and function of orchid pollinaria. *Plant Systematics and Evolution*, *222*, 243-269.

Kearns, C. A., y Inouye, D. W. (1993). Techniques for pollination biologists. University press of Colorado.

Kemp, D. J., Herberstein, M. E., Fleishman, L. J., Endler, J. A., Bennett, A. T. D., Dyer, A. G., Hart, N. S., Marshall, J., y Whiting, M. J. (2015). An integrative framework for the appraisal of coloration in nature. The American Naturalist, 185(6), 705–724. https://doi.org/10.1086/681021

Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., y Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing

landscapes for world crops. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, *274*(1608), 303-313.

Kolanowska, M., Pérez Escobar, O. A., Parra Sánchez, E., y Szlachetko, D. L. (2011). *An illustrated field guide to the orchids of the Yotoco Forest Reserve (Colombia)*. Fundacja Rozwoju Uniwersytetu Gdańskiego.

Königer, W. (1995). New species of the genera *Cyrtochilum, Masdevallia, Oncidium and Sigmatostalix*. *Arcula*, *3*, 58-89.

Kraenzlin, F. W. L. (1922). Orchidaceae-Monandrae Tribus Oncidiinae-Odontoglosseae Pars II. In: Engler, Das Pflanzenreich [...][Heft 80] IV. 50.

Leonhardt, S. D., Schmitt, T., y Blüthgen, N. (2011). Tree resin composition, collection behavior and selective filters shape chemical profiles of tropical bees (Apidae: Meliponini). *PLoS One*, 6(8), e23445.

Lunau, K., y Wester, P. (2017). Mimicry and deception in pollination. In *Advances in Botanical Research* (Vol. 82, pp. 259-279). Academic Press.

Lunau, K. (2014). Visual ecology of flies with particular reference to colour vision and colour preferences. *Journal of Comparative Physiology A*, *200*, 497-512.

Machado, I. C. (2004). Oil-collecting bees and related plants: a review of the studies in the last twenty years and case histories of plants occurring in NE Brazil. *Solitary Bees: Conservation, rearing and management for pollination. University of Ceará, Fortaleza*, 255-280.

Maia, R., Gruson, H., Endler, J. A., y White, T. E. (2019). pavo 2: new tools for the spectral and spatial analysis of colour in R. *Methods in Ecology and Evolution*, *10*(7), 1097-1107.

Manjunathagowda, D. C., y Anjanappa, M. (2020). Identification and development of male sterile and their maintainer lines in short-day onion (*Allium cepa* L.) genotypes. *Genetic Resources and Crop Evolution*, *67*(2), 357-365.

Mant, J., Peakall, R., y Schiestl, F. P. (2005). Does selection on floral odor promote differentiation among populations and species of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys*?. *Evolution*, *59*(7), 1449-1463.

Mazer, S. J., y Delesalle, V. R. A. (1998). Contrasting variation within and covariation between gender-related traits in autogamous versus outcrossing species: alternative evolutionary predictions. *Evolutionary Ecology*, *12*, 403-425.

Meeuse, A. D. J. (1975). Changing floral concepts: anthocorms, flowers, and anthoids. *Acta Botanica Neerlandica,* 24(1), 23-36.

Meléndez-Ackerman, E. J., Ackerman, J. D., y Rodriguez-Robles, J. A. (2000). Reproduction in an Orchid Can Be Resource-Limited over its Lifetime 1. *Biotropica*, *32*(2), 282-290.

Menzel, R., y Backhaus, W. (1991). Colour vision in insects. *Vision and visual dysfunction*, 6, 262– 293.

Morales, C. L., Traveset, A., y Harder, L. D. (2013). Sterile flowers increase pollinator attraction and promote female success in the Mediterranean herb *Leopoldia comosa*. *Annals of Botany*, *111*(1), 103-111.

Moyroud, E., y Glover, B. J. (2017). The physics of pollinator attraction. *New Phytologist*, 216(2), 350-354.

Neubig, K. M., Whitten, W. M., Williams, N. H., Blanco, M. A., Endara, L., Burleigh, J. G. y Chase, M. W. (2012). Generic recircumscriptions of Oncidiinae (Orchidaceae: Cymbidieae) based on maximum likelihood analysis of combined DNA datasets. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *168*(2), 117-146. doi:10.1111/j.1095-8339.2011.01194.x

Ollerton, J., Killick, A., Lamborn, E., Watts, S., y Whiston, M. (2007). Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. *Taxon,* 56(3), 717-728.

Ômura, H., Honda, K., y Hayashi, N. (2000). Floral scent of *Osmanthus fragrans* discourages foraging behavior of cabbage butterfly, *Pieris rapae. Journal of Chemical Ecology,* 26(3), 655-666.

Ostrowiecka, B., Tałałaj, I., Brzosko, E., Jermakowicz, E., Mirski, P., Kostro-Ambroziak, A., y Wróblewska, A. (2019). Pollinators and visitors of the generalized food-deceptive orchid *Dactylorhiza majalis* in North-Eastern Poland. *Biologia*, *74*(10), 1247-1257.

Pacek, A., y Stpiczynska, M. (2007). The structure of elaiophores in *Oncidium cheirophorum* Rchb. f. and *Ornithocephalus kruegeri* Rchb. f.[Orchidaceae]. *Acta Agrobotanica*, *60*(2).

Palmer-Young, E. C., Farrell, I. W., Adler, L. S., Milano, N. J., Egan, P. A., Junker, R. R., ... y Stevenson, P. C. (2019). Chemistry of floral rewards: intra-and interspecific variability of nectar and pollen secondary metabolites across taxa. *Ecological Monographs*, 89(1), e01335.

Pansarin, E. R., y Pansarin, L. M. (2011). Reproductive biology of *Trichocentrum pumilum*: an orchid pollinated by oil-collecting bees. *Plant biology*, *13*(4), 576-581.

Pansarin, E. R., Alves-dos-Santos, I., y Pansarin, L. M. (2017). Comparative reproductive biology and pollinator specificity among sympatric *Gomesa* (Orchidaceae: Oncidiinae). *Plant Biology*, 19(2), 147-155.

Papadopulos, A. S., Powell, M. P., Pupulin, F., Warner, J., Hawkins, J. A., Salamin, N. y Savolainen, V. (2013). Convergent evolution of floral signals underlies the

success of Neotropical orchids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1765), 20130960. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.0960

Pellmyr, O. (1986). Three pollination morphs in *Cimicifuga simplex*; incipient speciation due to inferiority in competition. *Oecologia*, *68*, 304-307.

Pemberton, R. W. (2008). Pollination of the ornamental orchid *Oncidium sphacelatum* by the naturalized oil-collecting bee (*Centris nitida*) in Florida. *Selbyana*, 87-91.

Peter, C. I., y Johnson, S. D. (2006). Doing the twist: a test of Darwin's cross-pollination hypothesis for pollinarium reconfiguration. *Biology Letters*, *2*(1), 65-68.

Plitmann, U. (1995). Distribution of dimorphic flowers as related to other elements of the reproductive strategy. *Plant Species Biology*, *10*(1), 53-60.

Possobom, C. C. F., y Machado, S. R. (2017). Elaiophores: their taxonomic distribution, morphology and functions. *Acta Botanica Brasilica*, *31*, 503-524. DOI:10.1590/0102-33062017ABB0088

Powell, M. P., Pupulin, F., Warner, J., Chase, M. W., y Savolainen, V. (2003). Floral mimicry in Oncidioid orchids. *Lankesteriana*, *3*(2).

Rakosy, D., Streinzer, M., Paulus, H. F., y Spaethe, J. (2012). Floral visual signal increases reproductive success in a sexually deceptive orchid. *Arthropod-Plant Interactions*, *6*, 671-681.

Rasmussen, C., Engel, M. S., y Vereecken, N. J. (2020). A primer of host-plant specialization in bees. *Emerging Topics in Life Sciences*, *4*(1), 7-17.

Rocha-Filho, L. C., Krug, C., Silva, C. I., y Garófalo, C. A. (2012). Floral resources used by Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in coastal ecosystems of the Atlantic Forest. *Psyche,* https://doi.org/10.1155/2012/934951

Rojas, D., Vale, A., Ferrero, V., y Navarro, L. (2012). The role of frugivory in the diversification of bats in the Neotropics. *Journal of Biogeography*, *39*(11), 1948-1960.

Salzmann, C. C., Nardella, A. M., Cozzolino, S., y Schiestl, F. P. (2007). Variability in floral scent in rewarding and deceptive orchids: the signature of pollinator-imposed selection?. *Annals of Botany*, *100*(4), 757-765.

Sazima, M. S. A. I. (1989). Oil-Gathering Bees Visit Flowers of Eglandular Morphs of the Oil-Producing Malpighiaceae 1. *Botanica Acta*, *102*(1), 106-111.

Schaefer, H. M., y Ruxton, G. D. (2009). Deception in plants: mimicry or perceptual exploitation?. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(12), 676-685.

Schiestl, F. P., Huber, F. K., y Gomez, J. M. (2011). Phenotypic selection on floral scent: trade-off between attraction and deterrence?. *Evolutionary Ecology*, *25*, 237-248. https://doi.org/10.1007/s10682-010-9409-y

Schiestl, F. P. (2005). On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften*, *92*, 255-264.

Schlüter, P. M., y Schiestl, F. P. (2008). Molecular mechanisms of floral mimicry in orchids. *Trends in Plant Science*, *13*(5), 228-235.

Sigrist, M. R., y Sazima, M. (2004). Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. *Annals of Botany*, *94*(1), 33-41.

Silvera, K. (2002). *Adaptive radiation of oil-reward compounds among Neotropical orchid species (Oncidiinae)* (Doctoral dissertation, University of Florida).

Singer, R. B., y Koehler, S. (2003). Notes on the pollination biology of *Notylia nemorosa* (Orchidaceae): do pollinators necessarily promote cross pollination?. *Journal of Plant Research*, *116*, 19-25.

Spaethe, J., Tautz, J., y Chittka, L. (2001). Visual constraints in foraging bumblebees: Flower size and color affect search time and flight behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(7), 3898– 3903. https://doi.org/10.1073/pnas.071053098

Steiner, K. E. (1985). The role of nectar and oil in the pollination of *Drymonia serrulata* (Gesneriaceae) by *Epicharis* bees (Anthophoridae) in Panama. *Biotropica*, 217-229.

Stoddard, M. C., Eyster, H. N., Hogan, B. G., Morris, D. H., Soucy, E. R., y Inouye, D. W. (2020). Wild hummingbirds discriminate nonspectral colors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(26), 15112-15122.

Stpiczyńska, M., y Davies, K. L. (2008). Elaiophore structure and oil secretion in flowers of *Oncidium trulliferum* Lindl. and *Ornithophora radicans* (Rchb. f.) Garay & Pabst (Oncidiinae: Orchidaceae). *Annals of Botany*, *101*(3), 375-384.

Stpiczyńska, M., Davies, K. L., y Gregg, A. (2007). Elaiophore diversity in three contrasting members of Oncidiinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, *155*(1), 135-148.

Szlachetko, D. L., y Kolanowska, M. (2015). Reconsideration of *Heteranthocidium* (Oncidiinae, Orchidaceae): new species and taxonomic transfers. *Plant Systematics and Evolution*, *301*, 1793-1805.

Szlachetko, D. L., Kolanowska, M., Dudek, M., Chiron, G., y Rutkowski, P. (2019). Generic delimitation in the *Gomesa* alliance (Orchidaceae, Oncidiinae) based on molecular and morphological evidence. *Wulfenia*, *26*.

Szlachetko, D. L., Mytnik-Ejsmont, J. O. A. N. N. A., y Romowicz, A. (2006). Genera et species orchidalium. 14. Oncidieae. *Polish Botanical Journal*, *51*(1), 53-55.

Teixeira, L. A. G., y Machado, I. C. (2000). Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, *14*, 347-357.

Torretta, J. P., Aliscioni, S. S., Marrero, H. J., y Avalos, A. A. (2022). Oil flowers of Malpighiaceae and its oil-collecting bees: loyalty and robbery in a highly specialized system. *Apidologie*, *53*(3), 30.

Tremblay, R. L., Ackerman, J. D., Zimmerman, J. K., y Calvo, R. N. (2005). Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, *84*(1), 1-54.

Tschapka, M., Dressler, S., y von Helversen, O. (2006). Bat visits to *Marcgravia pittieri* and notes on the inflorescence diversity within the genus *Marcgravia* (Marcgraviaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants,* 201(5), 383-388.

Tsuji, K., Kobayashi, K., Hasegawa, E., y Yoshimura, J. (2020). Dimorphic flowers modify the visitation order of pollinators from male to female flowers. *Scientific Reports*, *10*(1), 9965.

Vale, A., Navarro, L., Rojas, D., y Alvarez, J. C. (2011). Breeding system and pollination by mimicry of the orchid *Tolumnia guibertiana* in Western Cuba. *Plant Species Biology*, *26*(2), 163-173.

Vale, A., Rojas, D., Álvarez, J. C., y Navarro, L. (2011). Breeding system and factors limiting fruit production in the nectarless orchid *Broughtonia lindenii. Plant Biology*, 13, 51-61.

van der Kooi, C. J., y Spaethe, J. (2022). Caution with colour calculations: spectral purity is a poor descriptor of flower colour visibility. *Annals of Botany*, *130*(1), 1-9.

Wäckers, F. L., Romeis, J., y van Rijn, P. (2007). Nectar and pollen feeding by insect herbivores and implications for multitrophic interactions. *Annual Review of Entomology,* 52: 301-323.

Waelti, M. O., Page, P. A., Widmer, A., y Schiestl, F. P. (2009). How to be an attractive male: floral dimorphism and attractiveness to pollinators in a dioecious plant. *BMC Evolutionary Biology*, *9*(1), 1-7. https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-190

Wessinger, C. A. (2021). From pollen dispersal to plant diversification: genetic consequences of pollination mode. *New Phytologist*, *229*(6), 3125-3132.

Willemse, M. T. (2003). Plant sexual reproduction: Aspects of interaction, history and regulation. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 45(1), 19-26.

Williams, N. H., Chase, M. W., y Whitten, W. M. (2001). Phylogenetic positions of *Miltoniopsis, Caucaea*, a new genus, *Cyrtochiloides*, and *Oncidium phymatochilum* (Orchidaceae: Oncidiinae) based on nuclear and plastid DNA sequence data. *Lindleyana*, *16*(4), 272-285.

Willson, M. F., y Ågren, J. (1989). Differential floral rewards and pollination by deceit in unisexual flowers. *Oikos*, 23-29.

Wong Sato, A. A., y Kato, M. (2019). Pollination-related functions of decorative sterile flowers of nine Japanese *Hydrangea* species (Hydrangeaceae). *Botany*, *97*(10), 521-528.

Zhang, T., y Elomaa, P. (2021). Don't be fooled: false flowers in Asteraceae. *Current Opinion in Plant Biology*, *59*, 101972.