

**ESTUDIOS DE LA DIVERSIDAD
DE *PASSIFLORACEAE* EN LOS DEPARTAMENTOS DE CALDAS,
CHOCÓ, NARIÑO, QUINDÍO, RISARALDA Y VALLE DEL
CAUCA (COLOMBIA), APOYADO EN LOS ANÁLISIS
ECOGEOGRÁFICOS, PALINOLÓGICOS Y CITOGENÉTICOS**

POR

LIVISTON BARRIOS ARANGO

MAESTRÍA EN RECURSOS FITOGENÉTICOS

DIRECTORA

DR. CREUCI MARIA CAETANO

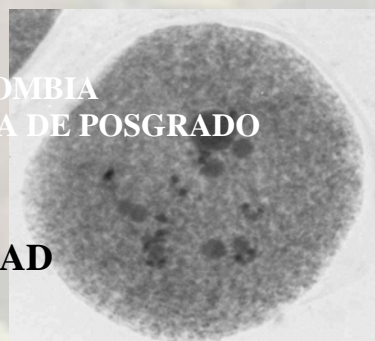
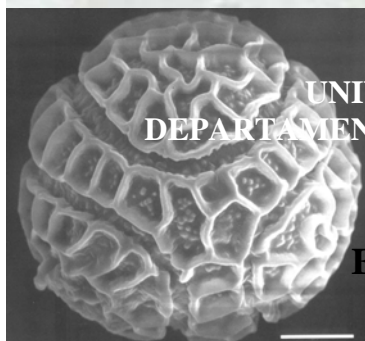
ASESOR

DR. CARLOS IVAN CARDOZO CONDE

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
DEPARTAMENTO DE AGRONOMÍA – ESCUELA DE POSGRADO**

Palmira, junio de 2005

ESTUDIOS DE LA DIVERSIDAD



**DE *PASSIFLORACEAE* EN LOS DEPARTAMENTOS DE CALDAS,
CHOCÓ, NARIÑO, QUINDÍO, RISARALDA Y VALLE DEL
CAUCA (COLOMBIA), APOYADO EN LOS ANÁLISIS
ECOGEOGRÁFICOS, PALINOLÓGICOS Y CITOGENÉTICOS**

POR

LIVISTON BARRIOS ARANGO

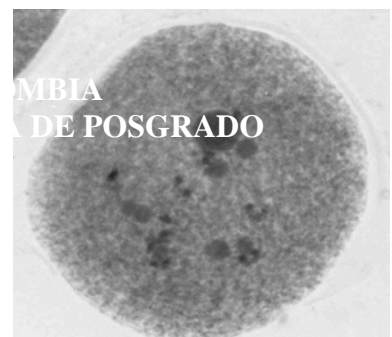
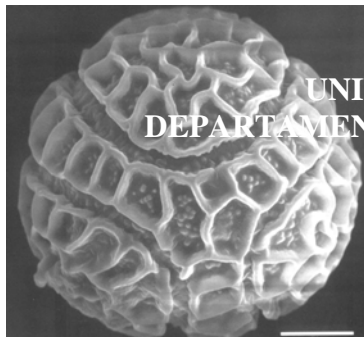
MAESTRÍA EN RECURSOS FITOGENÉTICOS

DIRECTORA

DR. CREUCI MARIA CAETANO

ASESOR

DR. CARLOS IVAN CARDOZO CONDE



AGRADECIMIENTOS

Expreso mis Agradecimientos a:

La Universidad Nacional de Colombia y su Escuela de Postgrados

La Universidad Tecnológica del Chocó “Diego Luis Córdoba”

Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos -IPGRI

Centro Internacional de Agricultura Tropical –CIAT y al Laboratorio de Microscopía,
Unidad de Recursos Genéticos

Centro Internacional de Investigación de Café -CENICAFE

Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y Tecnología -COLCIENC IAS

Equipo de Investigación del Proyecto “Estudio de la Diversidad de las *Passifloraceae* y
Caricaceae en la Zona Cafetera de Colombia.

A la Dra. Creucí Maria Caetano, IPGRI

Al Dr. Geo Coppens d' Eekenbrugge, CIRAD-FLHOR

Al Dr. Carlos Iván Cardozo Conde, Universidad Nacional de Colombia, Palmira

Al Dr. Ramón Lastra, Director, IPGRI -Américas

A la Dra. Alicia Ríos Hurtado, Universidad Tecnológica del Chocó

Al Dr. Miguel Medina Rivas, Universidad Tecnológica del Chocó

Al Ing. Cristian Olaya, Unidad de Virología, CIAT

Al Bacteriólogo José Alejandro Arroyave, Unidad de Virología, CIAT

Al Ecólogo Mike H. Salazar, Uso de la Tierra, CIAT

A la Diseñadora Grafica Ana Luisa Triana Jácome, IPGRI

A Todos los que de una u otra forma colaboraron en la realización de este trabajo de Investigación.

DEDICO ESTE TRABAJO A

DIOS Todo poderoso amo y señor de todo lo creado por darme la fuerza y la sabiduría necesaria para desarrollar este trabajo de investigación.

MIS PADRES por su apoyo incondicional y sus valiosas enseñanzas

A LA MEMORIA DE MI HERMANO Francisco Barrios Arango por que desde lo alto es uno de los motores que impulsa mi vida.

A MI HERMANA Rubiela Barrios Arango por su apoyo incondicional

A MI ESPOSA Issharip Palacios Rivas, por su amor y comprensión

Este trabajo de tesis es producto del proyecto de investigación “Estudios de la diversidad de *Passifloraceae* y *Caricaceae* en la zona cafetera de Colombia”, **CENICAFE/IPGRI/CIAT/CIRAT-FLHOR**, financiado por el Ministerio del Medio Ambiente Colombiano, 2003-04.

**ESTUDIOS DE LA DIVERSIDAD
DE *PASSIFLORACEAE* EN LOS DEPARTAMENTOS DE CALDAS, CHOCÓ,
NARIÑO, QUINDÍO, RISARALDA Y VALLE DEL CAUCA (COLOMBIA),
APOYADO EN EL ANÁLISIS ECOGEOGRÁFICOS, PALINOLÓGICOS Y
CITOGENÉTICOS**

TABLA DE CONTENIDO

	Páginas
INTRODUCCIÓN	1
2.0 REVISIÓN DE LITERATURA	3
2.1 Fundamento teórico	3
2.1.1 Herbario de referencia	5
2.1.2 Estudios citogenéticos	6
2.1.3 Estudios palinológicos	7
2.2 Antecedentes	7
3.0 MATERIALES Y METODOS	12
3.1 Ubicación	12
3.2 Materiales	12
3.3 Metodología	12
3.3.1 Colecta e inventario de diversidad de especies	12
3.3.2 Estudio de la diversidad	13
3.3.2.1 Estudios citogenéticos	13
3.3.2.2 Estudios palinológicos	14
3.3.2.3 Análisis geográfico	17
3.3.2.3.1 Estudio de distribución ecogeográfico altitudinal	17
3.3.2.3.2 Rangos de distribución	17
4.0 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	18
4.1 Constitución del herbario de referencia	18
4.2 Estudios citogenéticos	22
4.3 Estudios palinológicos	28

4.4 Análisis ecogeográficos	39
4.4.1 Observaciones por especies y por zonas	39
4.4.2 Rangos de distribución	42
4.4.3 distribución altitudinal	48
4.4.4 distribución espacial de la diversidad de especies	48
4.4.5 Predicción de áreas con alta riqueza potencial de especies del género <i>Passiflora</i> en Colombia	49
5.0 CONCLUSIONES	59
5.1 Diversidad genética en <i>Passifloraceae</i>	59
5.2 Predicción de riqueza de especies y estrategias de conservación	60
5.3 Especies bioindicadoras	62
6.0 REFERENCIAS	63

LISTA DE TABLAS

	Páginas
Tabla 1. Lista de descriptores palinológicos más discriminantes para <i>Passifloraceae</i>	17
Tabla 2. Especies y accesiones de <i>Passifloraceae</i> depositadas en el herbario de referencia, provenientes de zona de influencia del proyecto (nomenclatura según Killip, 1938; Escobar, 1988; Ulmer y McDougal, 2004)	20
Tabla 3. Normalidad del comportamiento meiotico y viabilidad de polen (en %) en especies de <i>Passiflora</i>	26
Tabla 4. Relación del polen evaluado en distintos géneros y subgéneros de <i>Passifloraceae</i> (clasificación según Killip, 1938 y Ulmer y McDougal, 2004)	29
Tabla 5. Distribución del género <i>Passiflora</i> por departamentos en Colombia	41

LISTA DE FIGURAS

	Páginas
Figura 1. Algunas especies de <i>Passiflora</i> evaluadas	13
Figura 2. Exsicatas de <i>Passifloraceae</i> depositadas en el herbario de referencia del proyecto.	19
Figura 3. Números cromosómicos	27
Figura 4. Polen de <i>Dilkea margariatae</i> y de los subgéneros evaluados de <i>Passiflora</i> (clasificación según Killip, 1938)	38
Figura 5. Número de observaciones de <i>Passifloraceae</i> por especies	40
Figura 6. Densidad de colecciones de <i>Passifloraceae</i> en cuadrículas de 50x50Km	42
Figura 7. Rango de distribución geográfica observado para las especies de <i>Passifloraceae</i> . Área circular con un radio de (AC_{50}), valor de la mediana (línea roja) 24.715km ²	44
Figura 8. Rango de distribución geográfica observado para las especies de <i>Passifloraceae</i> . Dmax. Valor de la mediana (línea roja) 300km	45
Figura 9. Distribución de frecuencias del tamaño de las distribuciones geográficas de 154 especies de <i>Passifloraceae</i> . A. Estadística AC_{50} . B. Estadística Dmax	46
Figura 10. Relación entre Dmax y AC_{50} para cada especie	47
Figura 11. Área circular (AC_{50}) y número de observaciones para cada especie de <i>Passifloraceae</i> incluida en este análisis	48
Figura 12. Riqueza de especies de <i>Passifloraceae</i> . Cuadrícula de celdas de 50x50km, suavizadas con una ponderación por la distancia inversa y una ventana con un radio de 50km	49
Figura 13. Predicción de áreas con alta riqueza de especies del <i>Passiflora</i> en Colombia, usando modelo de distribución de 27 especies con más de 10 observaciones	50

Figura 14. Distribución potencial de <i>P. vitifolia</i> (subgéneros <i>Distephana</i> según Killip, 1938, y <i>Passiflora</i> , según Ulmer y McDougal, 2004) en Colombia.	52
Figura 15. Distribución de <i>P. vitifolia</i> considerando altitud (m) y periodos de colecta.	52
Figura 16. Predicción de <i>P. foetida</i> en Colombia	53
Figura 17. Distribución de <i>P. foetida</i> considerando altitud (m) y periodos de colecta	54
Figura 18. Predicción de <i>P. macrophylla</i> en Colombia	54
Figura 19. Distribución de <i>P. macrophylla</i> considerando altitud (m) y periodos de colecta	55
Figura 20. Predicción de <i>P. emarginata</i> en Colombia	56
Figura 21. Distribución de <i>P. emarginata</i> considerando altitud (m) y periodos de colecta	56
Figura 22. Predicción de <i>P. coriacea</i> en Colombia	57
Figura 23. Distribución de <i>P. coriacea</i> considerando altitud (m) y periodos de colecta	57
Figura 24. Predicción de <i>P. alnifolia</i> en Colombia	58
Figura 25. Distribución de <i>P. alnifolia</i> considerando altitud (m) y periodos de colecta	59

1 INTRODUCCIÓN

La variabilidad y diversidad de biotipos, razas y especies son generadas y mantenidas por mutación y recombinación, hibridación o por diferenciación, a manera más o menos de pulsos o ciclos. Las dos vías parecen decrecer de los centros del grupo hacia los bordes, donde la colonización es más reciente (menos tiempo para diversificación), donde las condiciones ecológicas son menos adecuadas, donde menos nichos ecológicos estén disponibles y donde las presiones de selección sean más intensas (Ehrendorfer, 1968). Todos estos procesos evolutivos están estrictamente relacionados con el tamaño, posición, migración, variación y reproducción de las poblaciones y sus ambientes. Cuando se cambian los patrones de las temperaturas y las precipitaciones, por ejemplo, la distribución de los animales como la de las especies de plantas cambia con el calentamiento terrestre. Las distintas especies tienden a cambiar su distribución hacia mayores latitudes y alturas. Por cada 1°C más, la distribución de los árboles en el hemisferio septentrional puede expandirse 100km hacia el norte mientras que las fronteras meridionales se retiran. Este proceso ha sido detectado desde la última época glacial (Davis, 1989).

En el presente estudio la caracterización citogenética y palinológica será la base para inferir, de datos ecogeográficos, procesos de divergencia y/o convergencia evolutiva, migración y de erosión genética dentro de las *Passifloraceae* en determinados sitios de Colombia. La importancia de los cromosomas como vehículo del sistema genético es evidente. Mientras alteraciones cromosómicas estructurales y numéricas abruptas son

particularmente importantes en la diferenciación simpátrica, aspectos geográficos de diferenciación génica son aparentes. Simpatría y alopatría son fenómenos evidentes en las plantas referidas. De acuerdo con Ehrendorfer (1968) ocurrencia simpátrica indica avanzadas y más remotas conexiones filogenéticas, mientras distribución alopatrica o adyacente de razas es una señal de una divergencia evolucionaria reciente y gran afinidad. Todos estos aspectos fueron aquí considerados.

Los dos principales objetivos de esta investigación son (1) estudiar la diversidad de las *Passifloraceae* de los departamentos de Caldas, Chocó, Nariño, Quindío, Risaralda y Valle, para ser usada como indicadora para la evaluación de factores de riesgos de erosión genética, utilizando como herramientas la citogenética, palinología y análisis biogeográficos, e (2) identificar, entre las *Passifloraceae* investigadas, especies indicadoras del grado de integridad de los ecosistemas.

2 REVISION DE LITERATURA

2.1 Fundamento teórico

La familia *Passifloraceae* cuenta con 18 géneros y alrededor de 630 especies distribuidas a través del Geotrópico. Las pasifloras son plantas herbáceas o leñosas, raramente arbustivas o arborescentes, con hojas simples y alternas. El género *Passiflora*, el más importante de la familia, cuenta con 520 especies (Ulmer y McDougal, 2004), la mayoría nativas de América y muchas de ellas de interés económico por sus frutos, sus usos farmacéuticos o como ornamentales. Colombia, con 154 especies inventariadas (Coppens d'Eeckenbrugge *et al.*, 2004) es el país que presenta la mayor riqueza en *Passifloraceae*, tanto en formas cultivadas como silvestres, en relación con su diversidad de hábitats (frecuentemente aislados por la topografía), de climas y fauna asociada. Entre las especies presentes en Colombia, 48 son endémicas y 90 están distribuidas en el rango de la zona cafetera, entre los 1.000 y 2.200msnm. Aproximadamente 28 especies andinas están amenazadas y cinco ya se consideran extintas (Hernández y Bernal, 2000).

Los sistemas ecológicos naturales mantienen su homeostasis regulándose sobre todo a través de las relaciones armónicas y desarmónicas entre sus componentes bióticos. Así, dos especies no pueden ocupar el mismo nicho ecológico en una misma comunidad. Por lo tanto, la riqueza en especies de *Passifloraceae* en determinados sistemas como en los valles interandinos, está directamente relacionada con su elevado nivel de complejidad, con múltiples interacciones entre sus componentes. En estos casos, los impactos

producidos por cualquier forma de interferencia tienen mucho mayor dimensión y son más difíciles de recuperar (Odum, 1993).

La fragmentación de los bosques ha sido uno de los procesos ambientales que con más prevalencia ha afectado la biodiversidad en las regiones andinas cafeteras (Kattan y Álvarez-López, 1996; Kattan, 1997). La fragmentación de los ecosistemas naturales ha resultado en una reducción en la abundancia de las poblaciones de fauna y flora silvestres y en una disminución de sus áreas de distribución, quedando limitadas, en muchos casos a pequeñas poblaciones en fragmentos aislados. Esas pequeñas poblaciones que han quedado aisladas en fragmentos tienen mayores riesgos de sufrir un deterioro genético que, en muchos casos, puede llevar a la extinción.

El ambiente, a través de la selección y del aislamiento, desempeña una función clave en la estructuración de la diversidad genética. La distribución de una especie y la asignación de la variación a componentes intra- e interpoblacionales son el resultado de los procesos de mutación, selección, migración de genes y deriva genética. Dependen, por tanto, de una interacción entre diversas características de la planta y su entorno, el cual incluye las actividades humanas.

La elucidación de patrones genéticos, ecológicos y geográficos de la distribución de especies silvestres puede ser establecida con herramientas diversas, como los Sistemas de Información Geográfica (SIG), los cuales permiten manipular simultáneamente datos espaciales y no espaciales, pero lógicamente relacionados. El creciente uso de SIG en encuestas ecogeográficas permite identificar áreas importantes para la recolección o conservación de germoplasma, por ejemplo zonas que presentan alta diversidad; donde

coexisten un cultivo y sus parientes silvestres; que albergan germoplasma específico de interés; que representan vacíos ecogeográficos en las colecciones, y que presentan riesgos de erosión genética, o que la están sufriendo.

El programa FloraMap (Jones y Gladkov, 1999) permite mapear la distribución potencial de una especie a partir del análisis de los parámetros climáticos de los sitios donde fue observada. Utiliza superficies de interpolación del clima para calcular las condiciones de cada uno de los sitios donde se ha registrado una especie según su latitud, longitud y altitud. Deriva una cobertura (“envelope”) para el conjunto de localidades que presentan un determinado nivel de similitud con los sitios registrados. Desde luego, ciertas áreas muestran mayor diversidad taxonómica y/o genética. El programa DIVA-GIS (Hijmans *et al.* 2001) calcula medidas de diversidad por unidad espacial, permitiendo comparaciones. Posibilita el mapeo de la diversidad con un parámetro que la represente (e.g. nombre de especies o marcador). Para cada especie, la comparación de la distribución potencial estimada a partir de datos actuales o a partir de los datos históricos permite por lo menos deducir un posible efecto de las modificaciones climáticas.

2.1.1 Herbario de referencia

Muchas son las funciones de un herbario, destacándose el aporte a estudios taxonómicos. Un herbario consiste básicamente de colecciones de material botánico (ramas, frutos, semillas y muestras de maderas disecadas, flores y frutos conservados en medio líquido) provenientes de diversas regiones geográficas. Además del material botánico, un herbario debe poseer una colección de libros e ilustraciones, como soporte al estudio de la flora.

La existencia de problemas en la clasificación puede ser detectada en herbario o en campo. La consistencia de asociaciones de caracteres puede ser probada primero en campo, pero un chequeo preliminar más comprensivo y rápido en herbario revela la naturaleza de los problemas y las áreas geográficas críticas para su estudio (Benson, 1962).

2.1.2 Estudios citogenéticos

Los estudios citogenéticos permiten evaluar la diversidad y la variabilidad genética, a través de un conjunto de técnicas de análisis de los genomas en distintos niveles de complejidad. Estos datos representan una herramienta valiosa para la caracterización de una especie, especialmente si se consideran adicionalmente datos morfológicos y biogeográficos.

La evaluación del comportamiento cromosómico durante la meiosis y la caracterización del cariotipo son datos según los cuales se pueden comparar especies. Esto posibilita distinguir características derivadas o exclusivas de cada especie y características básicas o comunes a todas o a la mayor parte de ellas. Tal conocimiento es extremadamente valioso para programas de mejoramiento, especialmente la introgresión de caracteres agronómicos deseables y formación de híbridos viables. Los problemas relacionados con la posición sistemática también pueden ser elucidados, a través de los estudios citotaxonómicos, que permiten trazar la filogenia de especies domesticadas o de aquellas con uso potencial.

2.1.3 Estudios palinológicos

La palinología es una herramienta muy útil tanto a la taxonomía y a la evolución, como a la comprensión de la diversidad existente dentro de un taxón. Así, la diversidad de *Passifloraceae* en Colombia ha sido evaluada a través de la caracterización general del polen, basada en descriptores polínicos.

Las características del polen tienen alto valor taxonómico, por ser determinadas genéticamente. Son, por lo tanto, muy constantes y propias de cada especie. Las más importantes son el número, posición y carácter de la abertura, y la ornamentación y estratificación de la exina. La unidad polínica, la polaridad, la simetría, la forma y el tamaño del polen son también consideradas. Pueden ocurrir variaciones por factores citológicos y alteraciones en el número cromosómico.

2.2 Antecedentes

Los estudios de diversidad de pasifloras son relativamente incipientes. Durante mucho tiempo, se han limitado a descripciones taxonómicas tradicionales (Killip, 1938; Escobar, 1988; Holm-Nielsen *et al.*, 1988). Los estudios de genética formal en *Passiflora* se concentraron en la principal especie económica, *P. edulis* Sims, con materiales poco diversos. El número cromosómico se conoce solo para cerca de 18% de las especies (Snow y McDougal, 1993; Melo *et al.*, 2001, Olaya *et al.*, 2002). Así, para las especies de la supersección *Tacsonia*, particularmente importante en Colombia, sólo es conocido el número cromosómico de *P. tripartita* (Bowden, 1945), *P. mixta* L. (La Cour, 1952), *P. cumbalensis* (Katto y Escobar, 1999), *P. antioquiensis* (Snow y McDougal, 1993) y *P. tarminiana* (Olaya *et al.*, 2002), todas con $2n=18$ cromosomas.

Los estudios citogenéticos más detallados son muy escasos, a pesar de ser evidente el interés para esclarecer la estructura de la diversidad genética de un género tan numeroso y complejo. Melo *et al.* (2001) subrayan el tamaño reducido de los cromosomas de *P. mixta* y muestran unas características de la mitosis. Un estudio de la meiosis en *P. mixta* (curuba de monte), *P. mollissima* (curuba de Castilla), *P. tarminiana* (curuba india) y sus híbridos indicó un menor grado de homología de *P. mollissima* con *P. mixta* que con *P. tarminiana*, con mayor proporción de univalentes en su híbrido y diferencias en el tamaño de los cromosomas (Olaya, 2002). Esto contrasta con los resultados obtenidos con marcadores isoenzimáticos por Segura *et al.* (2002), los cuales muestran un mayor flujo de genes entre las dos primeras especies.

Al analizar la distribución de cinco especies de la región andina con el programa FloraMap, Segura *et al.* (2002) observaron una relación entre los patrones climáticos correspondientes y la estructura de la diversidad de marcadores isoenzimáticos. Así, *P. mixta* muestra adaptación a dos tipos de climas muy distintos, húmedo de Ecuador hasta Venezuela y árido desde Ecuador hasta Bolivia. Precisamente, el área de mayor diversidad genética de esta especie corresponde al sur del Ecuador, donde se observa un mosaico de los dos tipos de clima.

Un estudio que considere la distribución ecológica y geográfica, asociada a aspectos citogenéticos y palinológicos no ha sido realizado en *Passifloraceae*, mucho menos para proponer estrategias de manejo y conservación. Para esto, es necesario comprender en casos específicos la sucesión ecológica y el papel de especies marcadoras. De acuerdo

con Odum (1993), estadios iniciales o pioneros tienden a ser casualmente como especies colonizadoras oportunistas, pero los estadios posteriores tienden a ser más auto-organizados.

Entre las *Passifloraceae* hay especies muy raras. La presencia de una especie rara es frecuentemente un indicador de un sistema con alta integridad, ya que la mayoría de las especies raras son así consideradas por ser sensibles a cambios inducidos por humanos en sus ambientes. El hecho de que especies raras ocurran en un ambiente particular puede ser un excelente indicador de que los cambios antrópicos fueron mínimos (Woodley *et al.*, 1993). Es necesario tener en cuenta que de acuerdo con el objetivo de un estudio, el indicador debe ser lo más sensible y apropiado, así la selección de especies de pasifloras debe seguir un criterio muy riguroso.

Las especies pueden desplazarse al cambiar la altura o la latitud de su distribución. A medida que las temperaturas aumenten, las especies se desplazarán hacia lugares más altos. Generalmente, a un pequeño aumento de la altura corresponde un significativo cambio de latitud. Por ejemplo, a un enfriamiento de 3°C asociado con un desplazamiento de 500m más de altura corresponde un cambio de 250km en latitud.

Dado que las cumbres de las montañas son más pequeñas que sus bases, a medida que las especies se dirijan hacia zonas con mayores alturas debido al aumento de la temperatura, ocuparán menores superficies, tendrán poblaciones más reducidas y se volverán más vulnerables a las presiones genéticas y medio ambientales (Peters, 1990; Sombroek, 1990). Esto podría perjudicar la distribución natural y la abundancia de especies

endémicas, cuya distribución natural ya está confinada a las grandes alturas, tanto en los ecosistemas templados como en los tropicales (Ciesla, 1996). Esto parece ser el caso para algunas pasifloras endémicas de Colombia.

Un estudio realizado en los Alpes austríacos, muestra que las especies vegetales alpinas se están desplazando hacia las cumbres de las montañas a una velocidad que oscila entre un metro a casi cuatro metros por año. Estos datos se basan en estudios realizados en 26 cumbres de montañas en 1992 y comparados con informes históricos de las especies vegetales alpinas de las mismas montañas de 70-90 años atrás. Los Alpes han experimentado un aumento de temperatura de 0,7°C durante el período citado (Grabherr *et al.*, 1994).

Según Ciesla (1996), en general los ecologistas opinan que las especies vegetales que tienen una amplia distribución geográfica y grandes poblaciones serán las que más probablemente sobrevivirán al cambio climático. Las especies raras o con distribuciones geográficas limitadas correrán mayores riesgos de extinción. Esto es cierto sobre todo para aquellas especies limitadas a las grandes alturas, que a larga no podrán cambiar la propia distribución hacia aún mayores alturas como respuesta a un clima más caliente. Otra categoría de plantas que corre el riesgo de desaparecer son aquellas cuyas semillas son pesadas, por lo tanto, no se dispersan fácilmente. Algunos estudios (datos no publicados) indican que varias de las especies de pasifloras en Colombia se encuentran dentro de estas condiciones, siendo algunas raras, otras limitadas a pisos térmicos latitudinales muy definidos, con áreas y tamaños de población muy restringidos.

Otros ecologistas, en cambio, afirman que el peligro de extinción de especies de plantas y la consiguiente pérdida de biodiversidad es mínimo porque las plantas poseen variaciones genéticas que les permiten adaptarse a condiciones ambientales cambiantes. La variación genética es un requisito previo para la evolución y es un mecanismo poderoso que permite a plantas y animales de cambiar y adaptarse (Eriksson *et al.*, 1993). Cual pese más, desde los dos puntos de vista, para el caso de las pasifloras en Colombia, todavía está por definirse.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Ubicación

Las zonas de colecta se definieron a partir de los datos de herbario disponibles, además de algunos sitios de interés. Los estudios citogenéticos, palinológicos y de distribución ecogeográfica se llevaron a cabo en el IPGRI/CIAT, donde se dispone de laboratorios de microscopía de luz y electrónica y se desarrollaron parte de los programas informáticos utilizados. El material de herbario se conservó inicialmente en el IPGRI.

3.2 Materiales

Passifloraceae de los departamentos de Caldas, Chocó, Nariño, Quindío, Risaralda y Valle, escogidos por condiciones ambientales contrastantes (Figura 1).

3.3 Metodología

3.3.1 Colectas e inventario de la diversidad de especies

Se realizó un inventario de las especies de *Passifloraceae* de los departamentos referidos, en los principales herbarios del país. Se procesaron los datos ecogeográficos correspondientes para un primer análisis de las distribuciones, el cual posibilitó definir áreas para las colectas iniciales.



Figura 1. Algunas especies de *Passiflora* evaluadas: *P. adenopoda*, *P. alnifolia*, *P. andreana*, *P. antioquiensis*, *P. bauginifolia*, *P. cumbalensis*, *P. luzmarina*, *P. maliformis*, *P. monadelphica*, *P. nitida*, *P. palenquensis*, *P. popenovii*, *P. sphaerocarpa*, *P. vitifolia* y *P. foetida*.

Ramas completas, con botones y flores, fueron colectadas, prensadas y preparadas según las técnicas convencionales de herborización para *Angiospermae* (véase Cronquist, 1968; Lawrence, 1969). El secado de las muestras se hizo en la Unidad de Recursos Genéticos del CIAT. Las exsicatas fueron duplicadas y debidamente identificadas.

3.3.2 Estudio de la diversidad

3.3.2.1 Estudios citogenéticos

Las especies evaluadas en su comportamiento meiótico y viabilidad de polen fueron seleccionadas por su representatividad, contemplando en lo máximo la variabilidad observada en el género *Passiflora*. Además, se recolectaron de plantas cuyos materiales se encontraban en fase ideal para estudios de la microsporogénesis.

Para el estudio de la meiosis se siguió la técnica convencional, con pequeñas adaptaciones a los distintos materiales. Botones florales fueron colectados y fijados en etanol acético 3:1 por 24 horas. Posteriormente, se transfirieron a una nueva solución del mismo fijador y luego se almacenaron en frío. Para la preparación de las láminas, se utilizó la técnica de aplastamiento, con tinción de los meiocitos con acetocarmín al 1%. Fueron considerados 50 microsporocitos por fase meiótica, por planta. Los patrones de husos y tétradas y el índice meiótico también fueron determinados. Las frecuencias de células normales y anormales fueron registradas. En los estudios de viabilidad de polen, complementarios a la meiosis, se empleó la coloración por el reactivo de Alexander y el mismo acetocarmín, en igual concentración. Se hizo el conteo de polen viable y no viable, en campos seleccionados al azar.

3.3.2.2 Estudios palinológicos

Las muestras de polen analizadas fueron obtenidas de las colectas en campo y de herbarios nacionales (Universidad de Antioquia, Universidad del Valle y Universidad del Cauca).

Procedimiento para el análisis en microscopía de luz: las muestras de polen se prepararon de acuerdo a la técnica de acetólisis de Erdtman (1986). Esta consiste en una hidrólisis ácida del material polínico, para degradar la intina y el protoplasma del grano del polen, permaneciendo la pared externa de esporopolenina (exina). Con la acetólisis, la pared se vuelve transparente, permitiendo la observación al microscopio. Los pasos fueron los siguientes:

1. Se extrajeron las anteras de las flores sobre un papel filtro.

2. Las anteras se colocaron en tubos de centrífuga previamente rotulados, se maceraron con una varilla de vidrio, para permitir la liberación de los granos de polen.
3. En cada tubo el material polínico se fijó con ácido acético glacial, con lo cual el protoplasma comenzó a ser destruido por corrosión. Se conservó en fijación durante 24 horas, para evitar deformaciones del grano de polen en etapas posteriores de preparación. Las anteras se conservaron indefinidamente en ácido acético en frascos pequeños.
4. Luego se centrifugó durante 5 minutos a 2000 r.p.m., y posteriormente se descartó el sobrenadante.
5. Al tubo de la centrífuga, se le adicionó solución acetolítica (ácido sulfúrico concentrado y anhídrido acético en la proporción 1:9), preparada al momento de uso. Para acelerar la degradación del protoplasma se colocó la mezcla al baño-maría a 100°C, con agitación continua hasta tomar un color oscuro.
6. Las placas montadas se observaron con el microscopio de luz y se les tomaron fotografías.

Procedimiento para el análisis en microscopía de barrido: se utilizó el protocolo de deshidratación de muestras del laboratorio de la Unidad de Virología del CIAT:

1. Fijación en glutaraldehído 24 horas (el glutaraldehído se prepara al 2.5%. Para alcanzar esta concentración se añade buffer fosfato 0.1M pH 7.2.).
2. Deshidratación con alcohol al 25% durante 15 minutos.
3. Deshidratación con alcohol al 50% durante 15 minutos.
4. Deshidratación con alcohol al 75% durante 15 minutos.
5. Deshidratación con alcohol al 90% durante 15 minutos.
6. Deshidratación con alcohol al 100% durante 15 minutos.

7. Deshidratación con alcohol al 100% durante 15 minutos.
8. Deshidratación con alcohol al 100% durante 15 minutos.
9. Secado de punto crítico.
10. Montaje de las muestras en el porta-muestras.
11. Ionización con oro paladio.

Medición de los granos de polen: se tomaron al azar 30 granos distribuidos por lo menos en tres placas para así poder lograr uniformidad de la muestra (Salgado-Labouriau *et al.*, 1965), con ayuda de un micrómetro ocular previamente calibrado. Todas las mediciones se las tomaron en μm . En vista ecuatorial, se midieron el diámetro ecuatorial (E), el eje polar (P), el diámetro de las lúminas y el ancho de los muros. En vista polar, se midieron el diámetro ecuatorial (DEP) y lado de apocolpo/apoporo (LA). Con el índice polar (P/E) se obtuvo la forma del polen. Con el LA y el DEP se obtuvo el índice del área polar (IAP). A su vez, el eje polar define el tamaño del grano. Se observó también la estructura de la exina. Para todas las medidas (con algunas excepciones), se da la medida aritmética y la desviación estándar.

Descripción del polen: la lista de descriptores, presentada de forma sintética en la Tabla 1, ha sido derivada de los criterios utilizados por Erdtman (1952), Straka (1964) y Presting (1969), además de otros considerados en este estudio. Los descriptores están constituidos por los caracteres de valor taxonómico como el número, posición y carácter de la abertura (NPC), forma, tamaño, contornos en vista polar y ecuatorial, estratificación y ornamentación de la exina, entre otros (Tabla 1).

Tabla 1. Lista de los descriptores palinológicos más discriminantes para *Passifloraceae*.

Descriptores	
Cuantitativos (en μm)	Cualitativos
Eje polar (P)	Forma polínica (F)
Diámetro ecuatorial (E)	Contorno en vista polar (CP)
Diámetro de la lúmina en el ecuador (DEL)	Contorno en vista ecuatorial (CE)
Ancho de los muros (AM)	Tamaño (T)
Número de aberturas (N)	Uniformidad de mallas (UM)
	Posición de aberturas (P)
	Carácter de aberturas (C)
	Estructura y escultura de la exina (EEE)
	Tipo de retículo (TR)
	Tipo de exina (TE)

3.3.2.3 Análisis ecogeográficos

Los datos ecogeográficos asociados con las variables se analizaron con los programas FloraMap (Jones y Gladkov, 1999) y DIVA-GIS versión 1.4 (Hijmans *et al.*, 2001). Estos análisis se hicieron bajo la colaboración del experto Mike Salazar, de la Unidad de SIG del CIAT.

3.3.2.3.1 Estudio de distribución ecogeográfico altitudinal

Este estudio considera la particular importancia de las características de distribución como la posición geográfica y ecológica de las poblaciones y su ocurrencia sobre diferentes substratos geológicos y suelos. Para proponer las bioindicadoras se tuvo en cuenta las especies raras, las menos abundantes, las localmente y las ampliamente distribuidas.

3.3.2.3.2 Rangos de distribución

El tamaño del área sobre la cual las especies son actualmente observadas constituye una información básica sobre el rango de distribución geográfica de cada especie. Aquellas especies con un área de ocurrencia limitada son por definición, raras y de particular

interés para fines de conservación (Rabinowitz, 1981; Gaston, 1994, Hernández y Godínez, 1994; Hernández y Bárcenas, 1996). Se consideró el rango geográfico como la extensión de ocurrencia (Gaston, 1991), definida como el área circundada por todas las observaciones conocidas. Se calculó para cada especie el área sobre la cual se presenta, usando dos estadísticas: la distancia máxima (D_{max}) entre dos observaciones de una misma especie y el área circular (AC_r) con un radio $r = 50$ km (i.e. AC_{50}) para cada observación, de acuerdo al método de Hijmans *et al.* (2001). La estadística del área circular es expresada como el área total de todos los círculos por especie, asumiendo que cada punto de observación representa un grupo de plantas que cubre un área circular de 50km.

4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Constitución del herbario de referencia

Un total de 126 ejemplares de *Passifloraceae* fue colectado en el área de influencia del proyecto, representando 54 especies. La Figura 2 presenta dos exsicatas del HR, de los subgéneros *Astrophea* (a) y *Decaloba* (b). Todos los ejemplares se ordenaron según la especie, en orden alfabético (Tabla 2). Una misma especie presenta accesiones oriundas de distintos sitios, que sirven para evaluar las variaciones morfológicas intraespecíficas. La Tabla 2 presenta también el status de la planta y/o una observación complementaria, el departamento y municipio donde se colectó y el número de ejemplares depositados en el herbario de referencia (HR).

Las especies recolectadas de *Passiflora* se distribuyeron en los cuatro subgéneros, según la clasificación de Ulmer y McDougal (2004). El subgénero menos representado es

Deidamioides, con dos ejemplares, uno por especie (*P. arbelaezii* y *P. gracillima*). Sigue el subgénero *Astrophea* con 17 ejemplares, pertenecientes a cuatro especies, siendo la mejor representada *P. emarginata*. Los subgéneros *Decaloba* y *Passiflora* presentaron mayor número de ejemplares y especies (23 y 22 especies, respectivamente). *P. suberosa* y *P. alnifolia* son las especies mejor representadas dentro del subgénero *Decaloba*. Para el subgénero *Passiflora* son *P. maliformis*, *P. edulis*, *P. cumbalensis* y *P. vitifolia*. Muchas especies encontradas presentaron problemas en identificación por su alta variación (e.g. *P. suberosa*) o su poca diferenciación con otras especies, como es el caso entre *P. rubra* y *P. capsularis* (subg. *Decaloba*), o *P. sphaerocarpa* y *P. emarginata* (subg. *Astrophea*), sobre todo en estado estéril. Fue el caso, también, de las especies del grupo *P. alnifolia*. Algunos especímenes de los subgéneros *Passiflora* y *Decaloba* no se han podido identificar. Estos han sido colectadas en sitios no explorados, pues no existen reportes de estas zonas, tales como alrededores del municipio de Victoria (Caldas) y Atrato (Chocó). Los ejemplares de *Passifloraceae* fueron depositados entre los Herbarios de la Universidad de Antioquia (HUA), Universidad del Cauca (CAUP) y Universidad Nacional de Colombia sede Palmira (VALLE).



Figura 2. Exsicatas de *Passifloraceae* depositadas en el herbario de referencia del proyecto (en **a**, *P. arborea*, una pasiflora arborescente del subgénero *Astrophea* y en **b**, *P. capsularis* del subgénero *Decaloba/Plectostemma*).

Tabla 2. Especies y accesiones de *Passifloraceae* depositadas en el herbario de referencia, provenientes de zona de influencia del proyecto (nomenclatura según Killip, 1938; Escobar, 1988; Ulmer y McDougal, 2004).

Especie	Departamento	Municipio	Observación	No. Ej.
<i>P. adenopoda</i> DC.	Quindío	Bellavista	Silvestre	1
<i>P. adenopoda</i> DC.	Caldas	San José	Silvestre	1
<i>P. adenopoda</i> DC.	Caldas	Chinchiná	Silvestre	1
<i>P. adenopoda</i> DC.	Caldas	Manizales	Silvestre	1
<i>P. adenopoda</i> DC.	Quindío	Calarcá	Silvestre	1
<i>P. alnifolia</i> Kunth	Risaralda	Sta Rosa de Cabal	Silvestre	1
<i>P. alnifolia</i> Kunth	Quindío	Salento	Silvestre	1
<i>P. alnifolia</i> Kunth	Caldas	Villamaría	Silvestre	1
<i>P. alnifolia</i> Kunth	Quindío	Filandia	Silvestre	1
<i>P. alnifolia</i> Kunth	Caldas	Manizales	Silvestre	1
<i>P. alnifolia</i> Kunth	Valle del Cauca	El Cerrito	Silvestre	1
<i>P. andreana</i> Mast.	Nariño	Pasto	Silvestre	1
<i>P. antioquiensis</i> Karst.	Caldas	Villamaría	Silvestre	1
<i>P. antioquiensis</i> Karst.	Valle del Cauca	El Cerrito	Colección	1
<i>P. arbelaezii</i> Uribe	Chocó	Quibdo	UTChocó	1
<i>P. arborea</i> Spreng	Caldas	Manizales	UCaldas	1
<i>P. auriculata</i> Kunth	Caldas	Victoria	Silvestre	1
<i>P. auriculata</i> Kunth	Chocó	Río Quito	Silvestre	1
<i>P. bauhinifolia</i> Kunth	Nariño	Pasto	Silvestre	3
<i>P. biflora</i> Lam.	Caldas	Victoria	Silvestre	1
<i>P. biflora</i> Lam.	Chocó	Atrato	Silvestre	1
<i>P. biflora</i> Lam.	Chocó	Tadó	Silvestre	1
<i>P. cf. lyra</i> Planch. & Lind. ex Killip	Chocó	Atrato	Silvestre	1
<i>P. cf. tolimana</i> Harms	Valle del Cauca	Yumbo	CORDAPA, silvestre	1
<i>P. coriacea</i> Juss.	Caldas	Palestina	Silvestre	1
<i>P. coriacea</i> Juss.	Valle del Cauca	Palmira	Silvestre	1
<i>P. cumbalensis</i> (Karst.) Harms	Nariño	Pasto	Silvestre	1
<i>P. cumbalensis</i> (Karst.) Harms	Valle del Cauca	El Cerrito	Colección	1
<i>P. cumbalensis</i> (Karst.) Harms	Nariño	Pasto	Silvestre	1
<i>P. cumbalensis</i> (Karst.) Harms	Caldas	Manizales	Silvestre	1
<i>P. cuspidifolia</i> Harms	Caldas	Manizales	Silvestre	2
<i>P. cuspidifolia</i> Harms	Valle del Cauca	Dagua	Silvestre	1
<i>P. cuspidifolia</i> Harms	Valle del Cauca	Yotoco	Silvestre	1
<i>P. edulis</i> Sims. f. <i>edulis</i>	Risaralda	Marsella	Cultivada	1
<i>P. edulis</i> Sims. f. <i>edulis</i>	Quindío	Filandia	Cultivada	1
<i>P. edulis</i> Sims. f. <i>edulis</i>	Valle del Cauca	El Castillo	Cultivada	1
<i>P. edulis</i> Sims. f. <i>edulis</i>	Caldas	Risaralda	Cultivada	1
<i>P. emarginata</i> Humb. & Bonpl	Valle del Cauca	Pradera	Silvestre	1
<i>P. emarginata</i> Humb. & Bonpl	Quindío	Calarcá	JB del Quindío	3
<i>P. emarginata</i> Humb. & Bonpl	Valle del Cauca	Yumbo	CORDAPA, silvestre	5
<i>P. emarginata</i> Humb. & Bonpl	Valle del Cauca	Yotoco	Silvestre	1
<i>P. filipes</i> Benth.	Risaralda	Pereira	Silvestre	1
<i>P. filipes</i> Benth.	Quindío	Bellavista	Silvestre	1
<i>P. flexipes</i> Tr. & Planch	Quindío	Salento	Silvestre	1
<i>P. foetida</i> L.	Chocó	Quibdo	Silvestre	1
<i>P. gracillima</i> Killip	Nariño	Pasto	Silvestre	1
<i>P. lehmannii</i> Mast.	Quindío	Bellavista	Silvestre	1
<i>P. ligularis</i> Juss.	Valle del Cauca	El Cerrito	Cultivada	1
<i>P. linearistipula</i> L. K. Escobar	Caldas	Manizales	Silvestre	1
<i>P. luzmarina</i> Jorgensen	Valle del Cauca	El Cerrito	Colección	1
<i>P. macrophylla</i> Spruce ex. Mast.	Chocó	Río Quito	Silvestre	2
<i>P. magdalenae</i> Tr. & Planch.	Caldas	Victoria	Silvestre	4

<i>P. maliformis</i> L.	Valle del Cauca	Tulúa	Cultivada	1
<i>P. maliformis</i> L.	Quindío	Calarcá	Cultivada	1
<i>P. maliformis</i> L.	Valle del Cauca	La Unión	Cultivada	1
<i>P. maliformis</i> L.	Valle del Cauca	Palmira	CIAT	1
<i>P. manicata</i> (Juss.) Pers.	Valle del Cauca	El Cerrito	Colección	1
<i>P. manicata</i> (Juss.) Pers.	Caldas	Manizales	Silvestre	1
<i>P. mathewsii</i> (Mast.) Killip.	Valle del Cauca	El Cerrito	Colección	1
<i>P. misera</i> Kunth	Valle del Cauca	Jamundí	Silvestre	1
<i>P. mixta</i> L. f.	Valle del Cauca	El Cerrito	Colección	1
<i>P. mollis</i> Kunth	Nariño	Pasto	Silvestre	1
<i>P. mollis</i> Kunth	Valle del Cauca	Yotoco	Silvestre	2
<i>P. mollissima</i> (Kunth) Bailey	Valle del Cauca	El Cerrito	Colección	1
<i>P. monadelpha</i> Jorgensen & Holm-Nielsen	Valle del Cauca	El Cerrito	Silvestre	1
<i>P. munchiquensis</i> Hernández	Caldas	Manizales	Silvestre	1
<i>P. nitida</i> Kunth	Chocó	Atrato	Silvestre	1
<i>P. oerstedii</i> Mast.	Risaralda	Marsella	Silvestre	1
<i>P. palenquensis</i> Holm-Nielsen & Lawesson	Chocó	Quibdo	Silvestre	1
<i>P. palenquensis</i> Holm-Nielsen & Lawesson	Chocó	Pavurita	Silvestre	1
<i>P. parritae</i> (Mast.) Bailey	Caldas	Albania	Silvestre	1
<i>P. quadrangularis</i> L.	Caldas	Victoria	Renaturalizada	1
<i>P. rubra</i> L.	Quindío	Calarcá	Silvestre	1
<i>P. rubra</i> L.	Quindío	Bellavista	Silvestre	1
<i>P. rubra</i> L.	Valle del Cauca	Palmira	Silvestre	1
<i>P. rubra</i> L.	Caldas	Chinchiná	Silvestre	1
<i>P. sp 1</i>	Quindío	Calarcá	Jd. B. del Quindío	1
<i>P. sp 2</i>	Caldas	Victoria	Silvestre	3
<i>P. sp 3</i>	Chocó	Atrato	Silvestre	1
<i>P. sp 4</i>	Chocó	Atrato	Silvestre	3
<i>P. sphaerocarpa</i> Tr. & Planch	Quindío	Calarcá	Jd. B. del Quindío	2
<i>P. sphaerocarpa</i> Tr. & Planch	Valle del Cauca	Cali	UValle, cultivada	2
<i>P. suberosa</i> L.	Caldas	Manizales	Silvestre	1
<i>P. suberosa</i> L.	Valle del Cauca	Yumbo	Silvestre	1
<i>P. suberosa</i> L.	Caldas	Chinchiná	Silvestre	1
<i>P. suberosa</i> L.	Valle del Cauca	Palmira	Silvestre	1
<i>P. suberosa</i> L.	Quindío	Bellavista	Silvestre	1
<i>P. suberosa</i> L.	Valle del Cauca	El Cerrito	Silvestre	1
<i>P. suberosa</i> L.	Valle del Cauca	Pradera	Silvestre	3
<i>P. tarminiana</i> Coppens & V. Barney	Valle del Cauca	El Cerrito	Colección	3
<i>P. tarminiana</i> Coppens & V. Barney	Caldas	Villamaría	Silvestre	1
<i>P. tenerifensis</i> L. K. Escobar	Valle del Cauca	El Cerrito	Silvestre	1
<i>P. tiliaefolia</i> L.	Valle del Cauca	El Cerrito	Cultivada	1
<i>P. tiliaefolia</i> L.	Valle del Cauca	Yumbo	CORDAPA, silvestre	1
<i>P. tiliaefolia</i> L.	Quindío	Filandia	Silvestre	1
<i>P. trifasciata</i> Lemaire	Quindío	Bellavista	Ornamental	1
<i>P. trifasciata</i> Lemaire	Valle del Cauca	Palmira	Ornamental	1
<i>P. trinervia</i> (Juss.) Poir.	Quindío	Salento	Silvestre	1
<i>P. tripartita</i> (Juss.) Poir	Valle del Cauca	El Cerrito	Colección	1
<i>P. vitifolia</i> Kunth	Caldas	Victoria	Silvestre	1
<i>P. vitifolia</i> Kunth	Chocó	Río Quito	Silvestre	1
<i>P. vitifolia</i> Kunth	Chocó	Atrato	Silvestre	1
<i>P. vitifolia</i> Kunth	Chocó	Tadó	Silvestre	1

Mientras algunas especies tienen una distribución más amplia, como *P. alnifolia* y *P. vitifolia*, otras se restringen a áreas muy particulares, como *P. andreana*, *P. tenerifensis* y *P. parritae*, entre otras. A excepción de *P. vitifolia*, las otras ocupan altitudes elevadas. Esta especie ha sido reportada en estado silvestre en bajas altitudes (Chocó y Cuenca Amazónica en Brasil) hasta altitudes media a alta, como en Caldas y Tolima (en este departamento, cultivada en el Jardín Botánico de la UTolima). Tal hecho demuestra la plasticidad genética de la especie, lo que favorece su adaptación a distintos climas y otras condiciones ambientales. El contrario se observa en *P. andreana* y *P. tenerifensis*, por ejemplo. *P. andreana* se desarrolla muy específicamente en algunas regiones del departamento de Nariño (centro-sur hacia el Ecuador), y *P. tenerifensis* en el Valle del Cauca (endémica en el corregimiento de Tenerife).

4.2 Estudios citogenéticos

Los estudios se concentraron principalmente en especies poco conocidas en cuanto a su comportamiento meiótico y número cromosómico, o potencialmente importantes desde el punto de vista económico o de conservación. De este modo, se ha confirmado el número cromosómico de *P. tarminiana*, *P. mollissima*, *P. mixta*, *P. cumbalensis*, *P. antioquiensis*, *P. maliformis*, *P. manicata*, *P. nitida* y *P. vitifolia*, todas con $2n = 18$. Sin embargo, el 21% de las células de *P. cumbalensis* presentaron $2n = 36$. *P. foetida* muestra $2n = 20$. En *P. coriacea* y *P. rubra* se confirma $2n = 12$.

Se describen por primera vez los números cromosómicos de *P. luzmarina*, *P. matthewsii*, *P. palenquensis* y *P. popenovii*, con $2n = 18$; *P. alnifolia*, *P. andreana*, *P. bauhinifolia* y *P. monadelphina*, con $2n = 12$, *P. trifasciata* con $2n = 12, 24$ y *P. sphaerocarpa* con $2n = 24$. *P. adenopoda* presentó mixoploidia (Figura 3), lo que equivale, según Harini *et al.*

(1990), a distintos niveles de ploidia en diferentes meiocitos evaluados. El comportamiento meiótico y el polen de esta especie mostraron también características muy particulares.

De este modo se amplían las especies de *Passiflora* con número cromosómico determinado, reportadas en la última revisión del género (Melo *et al.*, 2001), complementada por Olaya *et al.* (2002), pasando ahora para más del 20%. La poliploidía observada en *P. trifasciata* ($2n = 12, 24$; subgénero *Decaloba*), ha sido reportada en otras especies de pasifloras (Melo *et al.*, 2001). La diploidia hacia poliploidía puede ser un mecanismo evolutivo en respuesta a una presión selectiva. Diferencias en forma y sobre todo en tamaño del polen en las *Passifloraceae* se consideran resultantes de poliploidía y posible presencia de números básicos de cromosomas aun no conocidos (Presting, 1969).

Mixoploidia puede tener origen espontánea o inducida. Sin embargo, mixoploidia espontánea, conforme la observada en *P. adenopoda*, es poco común. Ha sido reportada en híbridos de *Triticum* (Mujeeb *et al.*, 1976), *Medicago* (Sangduen *et al.*, 1982), millo perla (Rao y Nirmala, 1986), *Capsicum* (Prakash *et al.*, 1988) y en maíz, considerado un alotetraploide críptico (Caetano-Pereira *et al.*, 1998). Mixoploidia es un fenómeno citogenético de gran importancia, porque tiene implicaciones evolutivas y prácticas. Está asociada con la ocurrencia de poliploidía e hibridación (Nirmala y Rao, 1996).

La misma *P. adenopoda* presentó, en este estudio, micronucleolos adicionales. Este comportamiento, entre otros, es un indicativo de un origen híbrido, o poliploide (véase Olaya *et al.*, 2002). Nucleolos adicionales indican la presencia de mas de uno par de cromosomas satelitados o par extra de cromosomas con actividad para formación de

nucleolos, pero baja para producir constricciones nucleolares visibles, como reportado en citotipos diploides y tetraploides de *Hordeum marinum* (Linde-Laursen *et al.*, 1992), *Psathyrostachys juncea* y *P. huashanica* (Linde-Laursen y von Bothmer, 1986), y de *Brassica alboglabra* (Cheng *et al.*, 1995). El polen en *P. adenopoda*, además, posee características intermedias al de especies con $n = 6$ y $n = 9$.

El comportamiento meiótico y la viabilidad polínica se estudiaron en 18 especies. Son ellas la *P. adenopoda* (dos accesiones), *P. alnifolia*, *P. andreana*, *P. antioquiensis*, *P. bauhinifolia*, *P. coriacea* (tres accesiones), *P. cumbalensis*, *P. luzmarina*, *P. maliformis* (dos accesiones), *P. manicata*, *P. matthewsii*, *P. monadelphica*, *P. nitida*, *P. palenquensis*, *P. popenovii*, *P. rubra*, *P. trifasciata* y *P. vitifolia*. La normalidad de la meiosis y la viabilidad de polen (ambas en porcentaje) se muestran en la Tabla 3, para las distintas especies y accesiones evaluadas.

Entre las anomalías meióticas se destacó la presencia de microcitos, resultantes de micronúcleos, y tétradas irregulares (díadas, tríadas y con degeneramiento cromatínico) en *P. coriacea*. Micronúcleos son formados por segregación cromosómica anormal, sea ascensión precoz de cromosomas en metafase o retardada en anafase, los cuales no se integran a los núcleos originales durante la telofase. Microcitos, díadas y tríadas resultan en gametos genéticamente desbalanceados y, por tanto, inviables. De igual forma, degeneración cromatínica inviabiliza el producto final de la meiosis. Tétradas con microcitos fueron también reportadas en *P. terminiana* (Olaya *et al.*, 2002). A su vez, degeneramiento cromatínico se observó en una línea endogámica de maíz, posiblemente causado por mutantes meióticos o debido a la actividad de un transposon (Caetano-Pereira *et al.*, 1999).

La accesión II de *P. maliformis* presentó asinapsis, que compromete el apareamiento cromosómico y en consecuencia la recombinación génica. Después de la replicación del ADN durante las mitosis pre-meióticas, el apareamiento de los cromosomas homólogos es el evento clave de la meiosis. La falta de sinapsis se verifica en el cigoteno y sigue hasta el paquiteno. Puede tener origen genético, causada por genes mutantes recesivos o mutantes sinápticos, descritos en varias especies (Golubovskaya, 1979; Gottschalk y Kaul, 1980), o ser provocada por algún factor ambiental (acidez del suelo) asociado a un componente genético, como reportado en maíz (Caetano *et al.*, 2001). En las fases finales de la profase I se observan univalentes, en número variable de acuerdo al grado de asinapsis, es parcial o total. Las condiciones de la planta de *P. maliformis* evaluada y la baja frecuencia de la anomalía, sugieren que su ocurrencia es debida a algún estrés ambiental.

Una accesión de *P. adenopoda* (I) presentó alta frecuencia de microcitos en las tétradas de microsporas. Esto indica la ocurrencia de irregularidades especialmente en la segregación cromosómica. En esta especie, problemas de segregación deben estar relacionados a la mixoploidía observada a lo largo de la meiosis, en las dos accesiones estudiadas. La segunda accesión presentó de dos a seis nucleolos (micronucleolos) en profases y telofases I y II. Conforme ya mencionado, nucleolos adicionales están relacionados a un origen híbrido o poliploide (Figura 3). Otro fenómeno observado en *P. adenopoda*, especialmente en la primera accesión, fue el dimorfismo polínico, además de un polen con características intermedias entre especies con $n = 6$ y $n = 9$ cromosomas.

Las demás especies evaluadas presentaron estabilidad meiótica y alta frecuencia de polen viable, a excepción de *P. rubra*. La viabilidad del polen está directamente relacionada al comportamiento meiótico, o a eventos pos-meióticos. Como la meiosis ha sido muy regular en *P. rubra*, los 52.3% en la viabilidad polínica indican anomalías pos-meióticas, o sea, durante la maduración del polen. La cantidad y la calidad de polen, además de la importancia reproductiva, refleja la adaptabilidad de la especie. Una estimación de la viabilidad polínica en 57 accesiones de diferentes especies de *Passiflora* ha mostrado que la mayoría, como las especies aquí analizadas, presentó alta frecuencia de polen viable. La plasticidad ambiental presentada por el polen posibilita al genotipo responder satisfactoriamente a las distintas condiciones ambientales (Caetano *et al.*, 2003).

Tabla 3. Normalidad del comportamiento meiótico y viabilidad de polen (en %) en especies de *Passiflora*.

Especie	Comportamiento meiótico	Viabilidad de polen
<i>P. adenopoda</i> (accesión I)	80	87
<i>P. adenopoda</i> (accesión II)	89.2	85.3
<i>P. alnifolia</i>	100	98.2
<i>P. andreana</i>	100	97.5
<i>P. antioquiensis</i>	98.5	99.5
<i>P. bauhiniifolia</i>	100	98
<i>P. coriacea</i> (accesión I)	93.3	92.3
<i>P. coriacea</i> (accesión II)	98.9	92.9
<i>P. coriacea</i> (accesión III)	90	97.2
<i>P. cumbalensis</i>	99	99
<i>P. luzmarina</i>	98	90
<i>P. maliformis</i> (accesión I)	92	98
<i>P. maliformis</i> (accesión II)	79.9	93.5
<i>P. manicata</i>	100	98
<i>P. matthewsii</i>	93	90
<i>P. monadelphica</i>	100	99
<i>P. nitida</i>	100	99.1
<i>P. palenquensis</i>	100	99
<i>P. popenovii</i>	100	98
<i>P. rubra</i>	100	52.3
<i>P. trifasciata</i>	100	95.2
<i>P. vitifolia</i>	100	98.5

Los patrones de huso encontrados en meiosis II fueron en mayoría convergente y perpendicular (Figura 3), y en menor frecuencia, paralelos. A su vez, las tétradas fueron en mayoría tetraédrica, seguidas de entrecruzadas. Ambos son indicadores, entre otros, del grado de evolución de una especie. El tipo de tétrada tetraédrica, asociado a husos convergentes, es considerado el más primitivo. *P. tarminiana* ha presentado otro tipo más de huso en meiosis II, paralelo, y el patrón de tétrada relacionado, isobilateral (Olaya *et al.*, 2002).

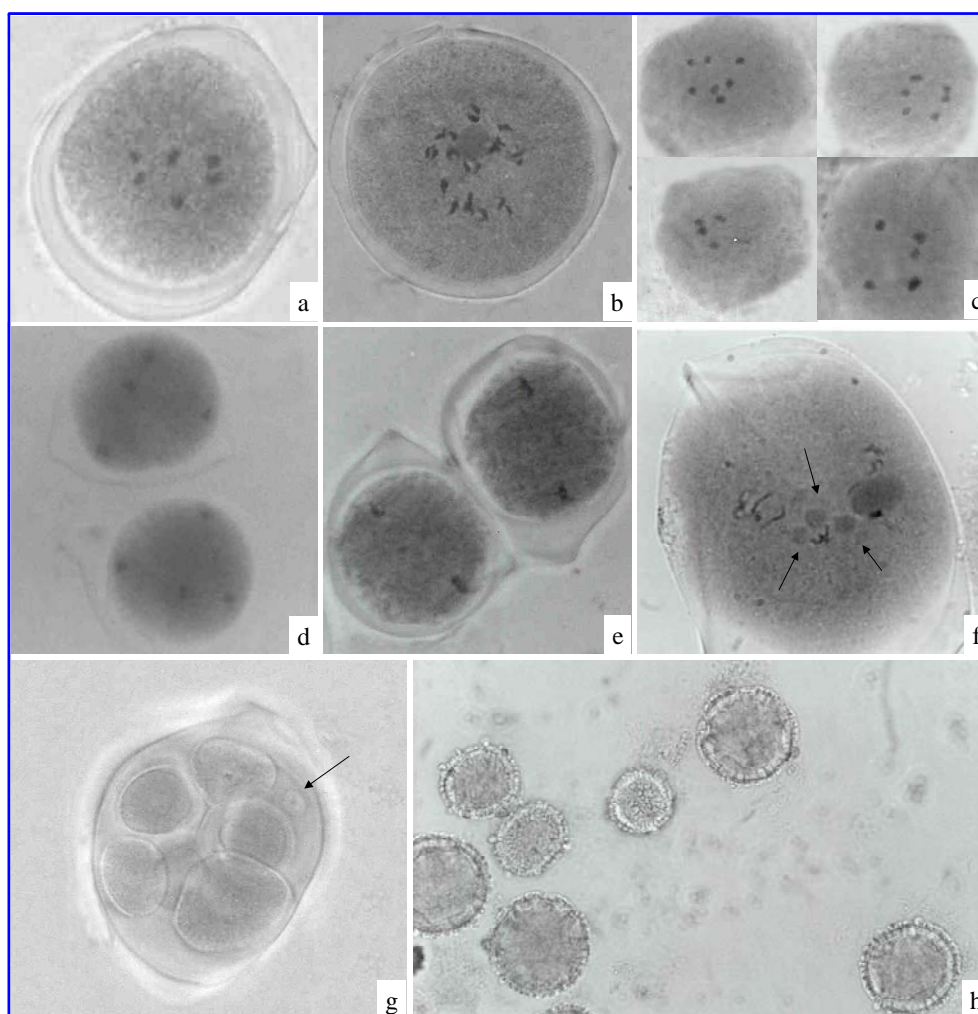


Figura 3. Números cromosómicos en *P. alnifolia* (subgénero *Decaloba* = *Plectostemma*, $2n=12$; **a**), *P. sphaerocarpa* (subgénero *Astrophea*, considerado el más primitivo, $2n=24$; **b**), y *P. adenopoda* (subgénero *Decaloba* = *Plectostemma*, con distintos niveles de ploidía; **c**); Tipos de husos encontrados en *P. adenopoda* (**d**, perpendiculares y convergentes, y **e**, paralelos), como los patrones del género. Micronucleolos (**f**), tétradas de microsporas con microcitos (**g**) y granos de polen con distintos tamaños, los más pequeños inviables y resultantes de microcitos, (**h**) observados en *P. adenopoda*.

En el género, el comportamiento meiótico permitió definir el grado de estabilidad del genoma. Contrariamente a la alopatría, la existencia de Simpatría muestra divergencias remotas y muy bien establecidas, resultadas posiblemente de alteraciones cromosómicas estructurales, en algunos casos, y numéricas, en otros. Sin embargo, son necesarios nuevos estudios entre las *Passifloraceae*, para mejor comprender los mecanismos de evolución más actuantes. Además, los fracasos de los programas de hibridación interespecífica en curubas muestran la necesidad de comprender las barreras reproductivas entre subgéneros y entre especies, a través del completo conocimiento de su estructura cromosómica.

4.3 Estudios palinológicos

Han sido evaluadas 123 especies, distribuidas según la clasificación de Killip (1938) entre 14 subgéneros de *Passiflora* (*Tryphostemmatoides*, *Plectostemma*, *Murucuja*, *Psilanthus*, *Rathea*, *Tacsonia*, *Granadillastrum*, *Distephana*, *Tacsonioides*, *Tacsoniopsis*, *Granadilla*, *Dysosmia*, *Dysosmioides* y *Astrophea*) y según la clasificación de Ulmer y MacDougal (2004) en los cuatro subgéneros (*Astrophea*, *Deidamioides* sección *Tryphostemmatoides*, *Decaloba* y *Passiflora*), además de dos especies del género *Dilkea*. La Tabla 4 muestra el número de especies evaluadas dentro de cada género y subgénero. Se realizó una descripción general del polen, por género (*Dilkea* y *Passiflora*) y de los subgéneros de *Passiflora* (los más diversos, hasta sección y/o serie), acompañada de sus respectivas figuras ilustrativas (Figura 4). Esta Tabla muestra también la comparación existente entre dos sistemas de clasificación (según Killip, 1938, y Ulmer y McDougal, 2004). El de Killip (1938) describe 365 especies, llegando a 420 en su revisión de 1960. En este sistema, el género *Passiflora* es subdividido en 22 subgéneros, 13 secciones y 23 series.

Tabla 4. Relación del polen evaluado en distintos géneros y subgéneros de *Passifloraceae* (clasificación según Killip, 1938 y Ulmer y McDougal, 2004).

Killip (1938)	Ulmer y McDougal (2004)	No. spp
Género		
<i>Dilkea</i>		2
Género		
<i>Passiflora</i>		121
Subgénero	Subgénero	
<i>Tryphostemmatoides</i>	<i>Deidamioides</i> sección <i>Tryphostemmatoides</i>	3
<i>Plectostemma</i>	<i>Decaloba</i>	34
<i>Murucuja</i>		
<i>Psilanthus</i>		
<i>Tacsoniopsis</i>	<i>Passiflora</i>	76
<i>Rathea</i>		
<i>Tacsonia</i>		
<i>Granadillastrum</i>		
<i>Tacsonioides</i>		
<i>Distephana</i>		
<i>Granadilla</i>		
<i>Dysosmia</i>		
<i>Dysosmioides</i>		
<i>Astrophea</i>	<i>Astrophea</i>	8

A su vez, Ulmer y McDougal (2004) describen 520 especies, y el género *Passiflora* es subdividido en 4 subgéneros, 15 supersecciones, 31 secciones y 13 series. La Tabla 4 deja notar como el subgénero *Tryphostemmatoides* pasa hacer parte del subgénero *Deidamioides*, sección *Tryphostemmatoides*. Los subgéneros *Plectostemma*, *Murucuja* y *Psilanthus* hacen parte del subgénero *Decaloba*. Los subgéneros *Tacsoniopsis*, *Rathea*, *Tacsonia*, *Granadillastrum*, *Tacsonioides*, *Distephana*, *Granadilla*, *Dysosmia* y *Dysosmioides* son agrupados en el subgénero *Passiflora*. El subgénero *Astrophea* mantiene su nombre, pero dividido en dos supersecciones, *Astrophea* y *Pseudoastrophea*. Todo lo anterior es debido a la gran diversidad inter e intra-específica presente en la familia *Passifloraceae* y evidente en las caracterizaciones agronómica, citogenética y palinológica. Siguen las descripciones generales del polen, según la clasificación de Killip (1938), y lo correspondiente en la clasificación de Ulmer y McDougal (2004).

Género Dilkea: en un estudio anterior, con especies distintas, se ha reportado un polen esferoide hasta subprolato, 4-, parcialmente 5-colporato. En el presente estudio se observó en *D. margaritae* polen mediano pero en rango inferior, subprolato a prolato y tricolporato. Para *D. acuminata*, el polen es mediano, oblato-esferoidal, 4-, parcialmente 5-colporato. Así mismo, como para todas las *Passifloraceae* examinadas, en las dos especies el polen es reticulado. Las lúminas son más irregulares en *D. margaritae*, con diámetro promedio de 2.5 μm , y los muros con 0.8 μm . *D. acuminata* presenta lúminas más regulares, de 2 μm de diámetro y muros de 0.9 μm . El contorno en vista ecuatorial es elíptico en ambas. El contorno en vista polar es circular peritreme para la primera, y elíptico peritreme para la última.

Género Passiflora: polen mediano, con amplia variación, a veces llegando a grande, prolato a oblato-esferoidal, reticulado, diámetro irregular de lúminas, excepto para *P. macrophylla* y *P. sp* (sección *Euastrophea*).

Subgénero Tryphostemmatoides (subg. Deidamioides sec. Tryphostemmatoides): *P. arbelaezii*, *P. gracillima* y *P. tryphostemmatoides*. Oblato esferoidal a prolato-esferoidal, mediano, 6-colporato, contorno en vista ecuatorial circular, contorno en vista polar circular, peritreme, diámetro de lúmina en el ecuador variando de 1 a 2.7 μm , muros de 0.5 a 0.7 μm , tres oros (os), colpos mayoritariamente fusionados en pares, tres mesocolpos libres.

Subgénero Plectostemma (subg. Decaloba):

Sección Cieca: *P. coriacea*, *P. gracilis*, *P. holosericea*, *P. sodiroi*, *P. suberosa*, *P. karwinskii*. Suboblato a prolato-esferoidal (excepto oblato-esferoidal), 6-colporato, mediano, contorno en vista ecuatorial circular a elíptico, contorno en vista polar circular, peritreme, diámetro de lúmina en el ecuador 2.4 a 3.7 μm , muros 0.99 a 1.5 μm , colpos en su mayoría fusionados por pares, oros fundidos, con excepciones.

Sección Decaloba: 6-colporato, peritreme en la mayoría, seis oros (os), mediano (excepto Serie *Punctatae*, mediano a grande).

Serie Auriculatae: *P. auriculata*. Prolato, contornos en vista ecuatorial y polar circular, colpos parcialmente fusionados en pares, diámetro de lúmina en el ecuador 2.43, muros 0.82 μm de ancho.

Serie *Sexflorae*: *P. allantophylla*, *P. sexflora*. Esferoidal, mediano, la mayoría de los colpos fusionados en pares, elíptico en vista ecuatorial, circular en vista polar, diámetro de lúmina en el ecuador 1.21 μm , muros de 0.7 μm .

Serie *Organenses*: *P. helleri*. Oblato-esferoidal, mediano, oros delimitados difusamente, contorno en vista ecuatorial circular, contorno en vista polar multiangular, diámetro de la lúmina en el ecuador 1.5 μm , muros de 0.8 μm de ancho.

Serie *Miserae*: *P. misera*, *P. tricuspis*, *P. trifasciata*. Oblato-esferoidal a prolato-esferoidal, mediano, oros delimitados difusamente, contorno en vista ecuatorial circular a elíptico, contorno en vista polar circular a multiangular, diámetro de la lúmina en el ecuador 2.4 a 3.3 μm , muros de 1 a 1.5 μm de ancho.

Serie *Punctatae*: *P. alnifolia*, *P. andreana*, *P. azeorana*, *P. biflora*, *P. bogotensis*, *P. candollei*, *P. cuneata*, *P. bauhinifolia*, *P. cuspidifolia*, *P. lancearia*, *P. monadelpha*, *P.sp*, *P. standleyi*, *P. vespertilio*, *P. payanensis*, *P. yucatanensis*. Oblato-esferoidal a prolato (excepto esferoidal y subprolato), mediano hasta grande, 6-colporato a 12-colporato (*P. biflora*), colpos libres con tendencia a fusión o ya fusionados en pares contorno en vista ecuatorial circular, contorno en vista polar circular a multiangular, diámetro de la lúmina en el ecuador 1.5 a 2.9 μm , muros de 0.5 a 1.7 μm de ancho.

Sección *Xerogona*: *P. capsularis*, *P. citrina*, *P. conzattiana*, *P. rubra*. Oblato-esferoidal y prolato-esferoidal, mediano, 12-colporato, contorno en vista ecuatorial circular a elíptico, contorno en vista polar circular, diámetro de la lúmina en el ecuador 3.1 a 3.9 μm , muros de 1 a 1.4 μm de ancho.

Sección *Pseudodysosmia*: *P. adenopoda* y *P. morifolia*. Oblato y prolato-esferoidal, mediano, colpos fusionados en duplas, contornos en vista ecuatorial y polar circular, diámetro de la lúmina en el ecuador 5.1 a 6.1 μm , muros de 0.96 a 1.3 μm de ancho.

Sección *Pseudogranadilla*: *P. kalbreyeri* y *P. pulchella*. Oblato-esferoidal, mediano, 6-colporato, colpos libres, con tendencia a fusionar por duplas, contorno en

vista ecuatorial circular, contorno en vista polar multiangular, diámetro de la lúmina en el ecuador 1.7 μm , muros de 1 μm de ancho.

Sección *Hahniopathanthus*: *P. hahnii* y *P. membranacea*. Oblato esferoidal a prolato esferoidal, mediano, 12-colporato, cada cuatro colpos fusionados entre sí, contornos en vista ecuatorial y polar circular, diámetro de la lúmina en el ecuador 2.8 a .43 μm , muros de 1 a 1.2 μm de ancho.

Subgénero *Murucuja* (subg. *Decaloba*): *P. murucuja* y *P. tulae*. Oblato-esferoidal a prolato-esferoidal (excepto esferoidal), mediano, 6-colporato, contorno en vista ecuatorial circular, contorno en vista polar circular a multiangular, peritreme, colpos libres o fusionados por pares, seis oros (os), diámetro de la lúmina en el ecuador de 1.25 a 6.9 μm , muros de 0.6 a 1.3 μm .

Subgénero *Psilanthus* (subg. *Decaloba*): *P. bicuspidata*, *P. hyacinthiflora*, *P. sanguinolenta* y *P. trinervia*. Oblato-esferoidal a prolato (excepto esferoidal y subprolato), mediano, 6-colporato, contorno en vista ecuatorial circular a elíptico, contorno en vista polar circular, peritreme, colpos mayoritariamente libres, seis oros lalongatos, seis mesocolpos, diámetro de la lúmina en el ecuador 2.4 a 3.5 μm , muros de 1 a 1.4 μm de ancho.

Subgéneros *Tacsoniopsis* a *Astrophea*: Polen mediano a grande, 6-colporioide (y hasta 12 aberturas), peritreme (algunos subgéneros o secciones pantopolicolpato), colpos fusionados en duplas, oros no bien distintos, por lo tanto seis estructuras oroides (correspondientes a los seis colpos), tres mesocolpos libres, unidos con los apolcolpios, diámetro de la lúmina generalmente de 7 a 10 μm , muros de 1 a 1½ μm de ancho. Siguen las particularidades de cada uno de estos subgéneros. En los mismos, se verifican diferentes números básicos de cromosomas.

Subgénero *Tacsoniopsis* (subg. *Passiflora*): *P. bracteosa*. Oblato-esferoidal, mediano, contorno en vista ecuatorial circular, contorno en vista polar circular, diámetro de la lúmina en el ecuador 8.2 μm , muros 2.6 μm de ancho.

Subgénero *Rathea* (subg. *Passiflora*): *P. andina* y *P. colombiana*. Prolato-esferoidal, mediano, contorno en vista ecuatorial circular, contorno en vista polar circular, diámetro de la lúmina en el ecuador 7.9 a 8.1 μm , muros 2.4 a 2.6 μm de ancho.

Subgénero *Tacsonia* (subg. *Passiflora*): *P. adulterina*, *P. ampullacea*, *P. anastomosans*, *P. coactilis*, *P. crispolanata*, *P. cuatrecasii*, *P. cumbalensis*, *P. flexipes*, *P. fimbriatistipula*, *P. gibertii*, *P. glaberrima*, *P. insignes*, *P. jamensoni*, *P. jardinensis*, *P. lanata*, *P. leptomischa*, *P. linearistipula*, *P. luzmarina*, *P. macropoda*, *P. magnifica*, *P. mandoni*, *P. matthewsii*, *P. mixta*, *P. mollissima*, *P. parritae*, *P. pinnatistipula*, *P. quindiensis*, *P. rosea*, *P. roseorum*, *P. rugosa*, *P. tarminiana*, *P. tenerifensis*, *P. tripartita*, *P. truxilensis*, *P. uribei*. Suboblato a prolato-esferoidal, mediano a grande, contorno en vista ecuatorial circular, contorno en vista polar circular, diámetro de la lúmina en el ecuador 5.62 a 10.8 μm , muros 1.3 a 2.8 μm de ancho.

Subgénero *Granadillastrum (subg. *Passiflora*):** *P. antioquiensis*, *P. manicata*, *P. peduncularis* y *P. trisecta* (*según Killip, 1938), estas especies conforman el subgénero *Granadillastrum*. En clasificación posterior, *P. antioquiensis* y *P. peduncularis* están posicionadas en el subgénero *Tacsonia*, y *P. manicata* y *P. trisecta* se ubican en el subgénero *Manicata*). Mediano. *P. manicata* y *P. antioquiensis* oblato-esferoidal a prolato esferoidal (excepto esferoidal), contorno en vista ecuatorial circular, contorno en vista polar circular (triangular), diámetro de la lúmina en el ecuador 7 a 7.7 μm , muros 1.6 a 2.1 μm de ancho. *P. peduncularis* y *P. trisecta* oblato-esferoidal, colpos libres, contorno en vista ecuatorial circular, contorno en vista polar circular a multiangular, diámetro de la lúmina 6.9 a 7.3 μm , muros de 1.3 a 1.5 μm de ancho.

Subgénero *Distephana* (subg. *Passiflora*): *P. buchtienii*, *P. coccinea* y *P. vitifolia*. Oblato-esferoidal a prolato-esferoidal, contorno en vista ecuatorial circular, contorno en vista polar circular, diámetro de la lúmina en el ecuador 6.9 a 8.7 μm , muros hasta 1.3 μm de ancho. Reticulación no siempre evidente en *P. coccinea*.

Subgénero *Tacsonioides* (subg. *Passiflora*): *P. tarapotina*, *P. umbilicata*. Oblato-esferoidal, mediano, *P. umbilicata* 12-colpato pantotreme, contorno en vista ecuatorial circular, contorno en vista polar circular, diámetro de la lúmina en el ecuador 6.5 a 7 μm , muros 1.2 a 1.3 μm de ancho.

Subgénero *Granadilla* (subg. *Passiflora*): Series *Quadrangulares* (*P. alata*, *P. quadrangularis*), *Tiliaefoliae* (*P. ligularis*, *P. maliformis*, *P. nítida*, *P. palenquensis*, *P. seemannii*, *P. serrulata*), *Laurifoliae* (*P. guazumaefolia*, *P. popenovii*, *P. riparia*), *Serratifoliae* (*P. bahiensis*, *P. serratifolia*), *Pedatae* (*P. pedata*), *Incarnatae* (*P. cincinnata*, *P. edulis* f. *edulis* y *P. edulis* f. *flavicarpa*, *P. incarnata*), *Kermesinae* (*P. lehmanii*, *P. smithii*), *Simplicifoliae* (*P. actinia*, *P. galbana*, *P. oerstedii*), *Lobatae* (*P. caerulea*, *P. gritensis*, *P. pennellii*, *P. subpeltata*, *P. spectabilis*, *P. sprucei*, *P. tenuifila*), *Menispermifoliae* (*P. menispermifolia*, *P. nephrodes*). Oblato esferoidal a subprolato, mediano a grande, contornos en vista ecuatorial y polar circular, peritreme, excepto en la Serie *Incarnatae* donde hay más de seis colpos fusionados por pares y son por lo tanto pantotreme, diámetro de lúmina 4.8 a 10.3 μm , muros 1 a 2.1 μm de ancho.

Subgénero *Dysosmia* (subg. *Passiflora*): *P. foetida*, *P. vestita*. Oblato-esferoidal, 6-colporato, mediano, oros (lolongatos) mejor formados que en los otros subgéneros del grupo, contornos en vista ecuatorial y polar circular, diámetro de la lúmina en el ecuador 4.3 a 4, muros 1.1 a 1.3 de ancho.

Subgénero *Dysosmioides* (subg. *Passiflora*): *P. campanulata*. Prolato-esferoidal, 14-colpato, pantotreme, colpos fusionados por pares, contornos en vista ecuatorial y polar circular, diámetro de la lúmina 7.7 μm , muros 2 μm de ancho.

Subgénero *Astrophea*

Sección *Euastrophea* (supersec. *Astrophea*, subg. *Astrophea*): *P. arborea*, *P. emarginata*, *P. macrophylla*, *P. sphaerocarpa*, *P. tica*, *P. sp.* Suboblato a prolato-esferoidal (excepto esferoidal), 6-colporato, mediano, contornos en vista ecuatorial y polar circular, ocasionalmente triangular goniotreme, oros lalongatos, diámetro de la

lúmina en el ecuador 4.6 a 7.1 μm y muros 1 a 2.4 μm , excepto para *P. macrophylla* y *P. sp.* En estas especies, los muros son remanentes y por lo tanto inexistente el patrón reticulado.

Sección *Botryastrophea* (supersec. *Pseudoastrophea*, sec. *Botryastrophea*, subg. *Astrophea*): *P. spinosa*. Prolato-esferoidal, mediano, 6-colporato, contorno en vista ecuatorial elíptico, contorno en vista polar circular, oros lalongatos, diámetro de la lúmina en el ecuador 2.8 μm , muros de 0.7 μm .

Sección *Pseudoastrophea* (supersec. *Pseudoastrophea*, sec. *Pseudoastrophea*, subg. *Astrophea*): *P. candida*. Oblato-esferoidal, mediano, contornos en vista ecuatorial y polar circular, diámetro de la lúmina en el ecuador 8.5 μm , muros 1.8 μm de ancho.

Según lo que se reporta, la gran variación existente dentro de *Passiflora*, sea para tamaño de polen, para aberturas, características de los retículos, o estructura de la exina, puede estar relacionada a los diferentes números cromosómicos básicos descritos en el género, e incluso a la poliploidía reportada en algunas especies (Presting, 1969).

En su estudio, donde se han evaluado especies de 13 géneros de *Passifloraceae* (la mayoría del Viejo Mundo), Presting (1969) siguió la clasificación de Killip (1938). En el presente trabajo, fue analizado un número similar de especies, pero solamente de *Dilkea* y *Passiflora*, el último el más representativo de la familia, con la mayoría de las especies nativas del Nuevo Mundo.

Comparando las dos especies de *Dilkea* evaluadas por Presting (1969) con las dos analizadas en el presente estudio, se observa en los dos casos que su polen se aparta considerablemente de las demás pasifloráceas. Sin embargo, existe más variación en las especies aquí evaluadas, ya que *D. margaritae* presenta polen tricolporato y lúminas más irregulares, características hasta entonces no reportadas para el género. Las otras especies de *Dilkea* descritas poseen polen 4- parcialmente 5-colporato, con lúminas regulares.

En los dos estudios se observó que el estado más avanzado de desarrollo de las aberturas lo tienen los granos de polen de algunas especies del género *Passiflora*. Entre estas se

encuentran *P. capsularis*, *P. hahnii* y *P. biflora* (la mayoría de los granos de polen de esta última). En términos de la relación colpo – poro, el género *Dilkea* puede ser considerado más evolucionado que *Passiflora*. En cuanto a morfología, hay mucha similitud entre los varios de los subgéneros (según Killip, 1938) de *Passiflora*. Así, en función de la forma, puede ser reducida la cantidad de estos subgéneros, aunque no tanto como lo plantean Ulmer y McDougal (2004).

El polen de *P. tryphostemmatoides*, la única especie del subgénero *Tryphostemmatoides* reportada por Presting (1969), ocupa una posición solitaria con relación a las dos líneas principales de desarrollo polínico en *Passiflora*. Acá se analizaron dos especies más, *P. arbelaezii* y *P. gracillima*, que presentan un polen similar al de *P. tryphostemmatoides*. Vale observar que las tres especies tienen elevada similitud morfológica, con diferencias muy sutiles.

En el presente trabajo se verificó la similitud entre el polen de los subgéneros *Plectostemma*, *Murucuja* y *Psilanthus* (según Killip, 1938, y que conforman el subgénero *Decaloba*, de acuerdo con Ulmer y McDougal, 2004). También se observó que el polen de los subgéneros *Distephana*, *Dysosmia*, *Dysosmioides*, *Granadilla*, *Granadillastrum*, *Rathea*, *Tacsonia*, *Tacsonioides* y *Tacsoniopsis* de la clasificación Killip (1938), agrupados en el subgénero *Passiflora* por Ulmer y McDougal (2004), tiene los principales caracteres comunes.

Finalmente, en este estudio se observaron la reducción casi total de los muros en *P. macrophylla* y de una *P. sp.*, ambas pertenecientes al subgénero *Astrophea*, y la distinción del polen de la sección *Pseudodysosmia* del subgénero *Plectostemma* (= subgénero *Decaloba*), al polen de todas las otras especies evaluadas del mismo subgénero (polen intermedio entre especies $n=6$ y $n=9$. *P. adenopoda*, de esta sección, es la especie que presentó diferentes niveles de ploidía).

La diversidad del polen refleja la variabilidad genética de las pasifloráceas. Por ser genéticamente determinado, el polen es un descriptor confiable para confirmar la especie, como ocurrió en casos aquí observados, en los cuales el espécimen presentaba

identificación incorrecta o dudosa en herbario, sobre todo en representantes de los subgeneros *Astropheia* y *Decaloba*.

La Figura 4 muestra el polen de algunas especies, representativas del género *Dilkea* (*D. margaritae*, primera a la izquierda) y de los distintos subgéneros de *Passiflora* evaluados.

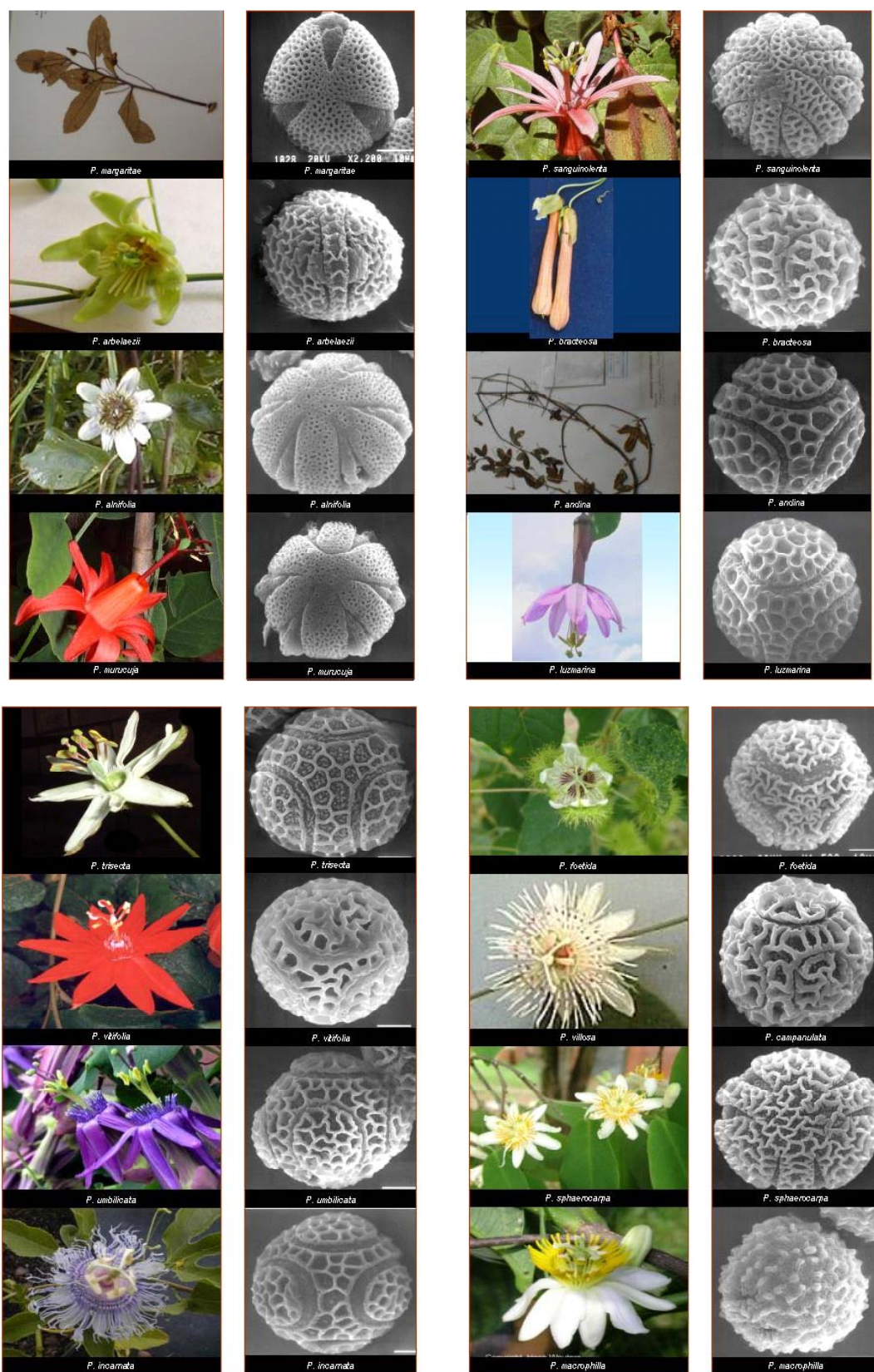


Figura 4. Polen de *Dilkea margaritae* (primero a la izquierda) y de los subgéneros evaluados de *Passiflora* (clasificación según Killip, 1938).

4.4 Análisis ecogeográfico

En el análisis ecogeográfico y los estudios decurrentes se tomaron en cuenta datos de 32 departamentos de Colombia, para usar como comparativo con los departamentos considerados en el presente trabajo (Caldas, Chocó, Nariño, Quindío, Risaralda y Valle del Cauca). Fueron manualmente geo-referenciados 2.000 registros de herbario de *Passifloraceae* (80% de 2.770 especímenes), que no tenían coordenadas geográficas, usando mapas departamentales (a escalas de 1:400.000 y 1:250.000; IGAC 1987-1992) y diccionarios geográficos (gazetters) disponibles en Internet (www.cipotato.org/diva/, www.nima.mil/gns/html/), entre otros. Con el programa DivaGIS, se verificó la coherencia de las localizaciones y, eventualmente, se corrigieron las coordenadas incorrectas de acuerdo al procedimiento sugerido por Hijmans *et al.* (1999). Tres tipos de errores fueron identificados: accesiones ubicadas en sitios inadmisibles (cuerpos de agua), separadas geográficamente entre elevaciones o lugares insólitos y accesiones discordantes de acuerdo a la información en los registros. Los datos de herbario se completaron con las coordenadas obtenidas en las visitas de campo, para alcanzar un total de 3.027 registros.

4.4.1 Observaciones por especie y por zonas

Los datos conciernen 154 especies de *Passifloraceae* (según la clasificación de Killip, 1938). La distribución de las observaciones por especie muestra una clara tendencia de agrupación, es decir, pocas especies presentan muchas observaciones (Figura 5). Las seis especies más frecuentemente observadas son *P. vitifolia* (297 observaciones), *P. mixta* (106), *P. maliformis* (104), *P. cumbalensis* (99), *P. quadrangularis* (91) y *P. ligularis* (90). Estas especies constituyen el 28% de las observaciones. Solamente *P. vitifolia* contiene el 10%. Vale resaltar que *P. quadrangularis* (badea) y *P. ligularis* (granadilla) son encontradas en cultivos comerciales, y *P. maliformis* (granadilla de piedra) y

P. cumbalensis (curuba roja) en huertos caseros. Las tres últimas se presentan también en estado silvestre, con relativa frecuencia. *P. vitifolia* y *P. mixta* se encuentran principalmente en forma silvestre.

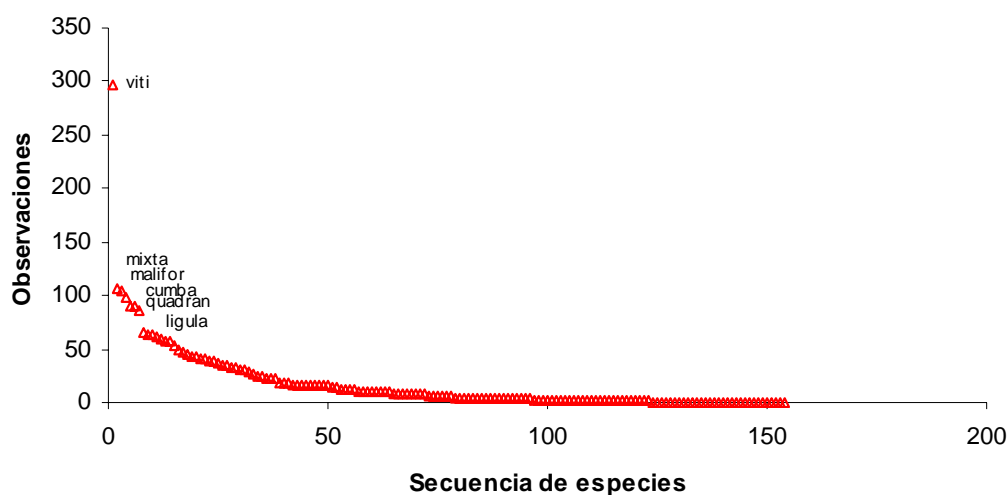


Figura 5. Número de observaciones de *Passifloraceae* por especie.

La Tabla 5 muestra la repartición de los registros entre 32 departamentos, siendo destacados los que hacen parte de este estudio (Chocó, Caldas, Risaralda, Quindío, Valle del Cauca y Nariño). Solamente estos departamentos cuentan con 981 especímenes o cerca del 36% de los ejemplares colectados. Antioquia muestra el mayor número de especies (70; 46% del total), seguido por el Valle, con 63 especies. El Valle del Cauca y Chocó presentan el mayor número de especies raras (especies con cinco observaciones o menos), siendo respectivamente, seis y cinco. La relación entre números de observaciones y de especies varía fuertemente entre departamentos. Es alta en todos los departamentos con muchas especies, indicando una exploración intensiva de éstos. Es baja donde se reportan pocas especies, mostrando grandes vacíos geográficos en las actividades de colecta botánica. Así, Antioquia presenta el más alto valor (7.3), Cundinamarca 6.3, Cauca 6.1, mientras en el Valle, esta relación es de 5.7.

Tabla 5. Distribución del género *Passiflora* por departamento en Colombia. Se consideran especies raras las que presentan ≤ 5 observaciones.

Departamentos	Observaciones	Especies	Especies raras	Relación obs/especies
Amazonas	58	17	2	3.4
Antioquia	512	70	5	7.3
Arauca	4	3	0	1.3
Atlántico	18	9	1	2.0
Bolívar	26	12	0	2.2
Boyacá	67	25	0	2.7
Caldas	163	34	2	4.8
Caquetá	31	13	2	2.4
Casanare	4	4	0	1.0
Cauca	104	17	2	6.1
César	12	8	0	1.5
Chocó	180	38	5	4.7
Córdoba	21	9	1	2.3
Cundinamarca	336	53	2	6.3
Guainía	8	8	1	1.0
Guajira	17	12	1	1.4
Guaviare	16	11	3	1.5
Huila	55	22	1	2.5
Magdalena	53	25	2	2.1
Meta	67	16	0	4.2
Nariño	135	36	3	3.8
N de Santander	53	27	4	2.0
Putumayo	39	14	2	2.8
Quindío	97	35	0	2.8
Risaralda	55	29	1	1.9
S Andrés & Prov.	4	2	0	2.0
Santander	102	44	4	2.3
Sucre	3	2	0	1.5
Tolima	139	40	3	3.5
Valle del Cauca	361	63	6	5.7
Vaupés	24	10	0	2.4
Vichada	6	3	0	2.0
Total	2770			3.9

La Figura 6 presenta la distribución geográfica de las colectas registradas. Las áreas más colectadas se encuentran principalmente en el sur de Risaralda y pequeñas regiones entre Quindío, Valle del Cauca y Caldas (123 especímenes en un área de 50 x 50km), y sur-occidente del Valle del Cauca (107). Otras áreas fuertemente colectadas aparecen en Antioquia, Tolima y Nariño. Por tanto, la región andina, la más antropizada, es también el área más investigada y con probabilidad de haber sufrido un mayor impacto en términos de erosión genética.

A parte de esta, el Chocó muestra el número representativo de 180 observaciones. Los grandes vacíos están sobre todo en la parte oriental del país. Considerando la diversidad de la Amazonía, nuevas especies podrían ser aun reportadas.

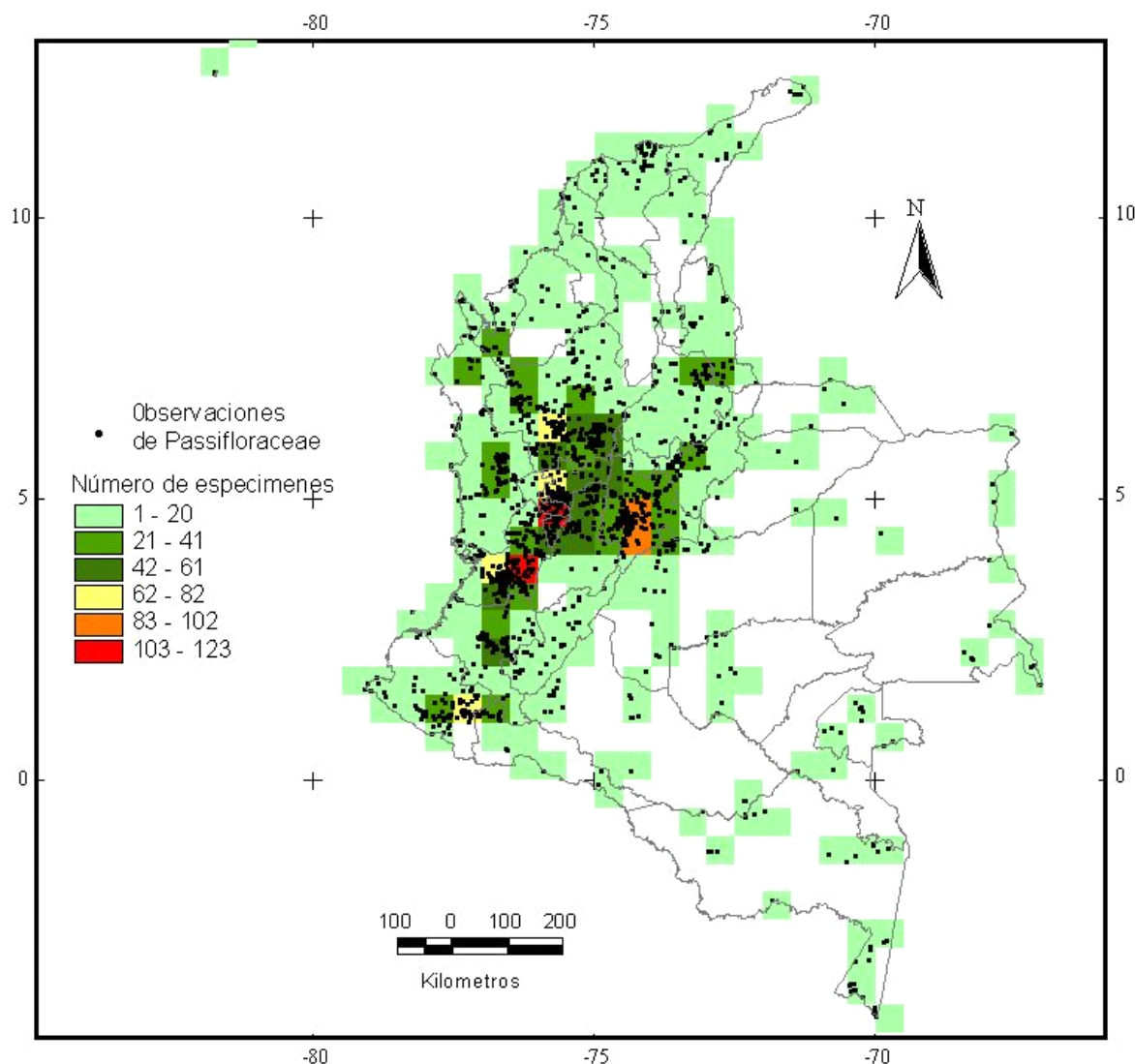


Figura 6. Densidad de colecciones de *Passifloraceae* en cuadrículas de 50 x 50km.

4.4.2 Rangos de distribución

Las especies de *Passifloraceae* muestran valores de AC_{50} (área circular) comprendidos entre 7.814 y 409.070km² (Figura 7). Se fijó como límite entre las especies extensamente y estrechamente distribuidas la medida de AC_{50} ($M= 24.715\text{km}^2$). Así de 154 especies, 77 tienen una distribución restringida con un AC_{50} inferior a 25.000km². Para 51 especies,

AC_{50} toma valores intermedios, entre 25.000 y 100.000km². Veintiséis especies presentan amplia distribución ($AC_{50} > 100.000\text{km}^2$). *P. vitifolia* y *P. foetida* son las especies más ampliamente distribuidas, con áreas de distribución de 409.000 y 370.000km².

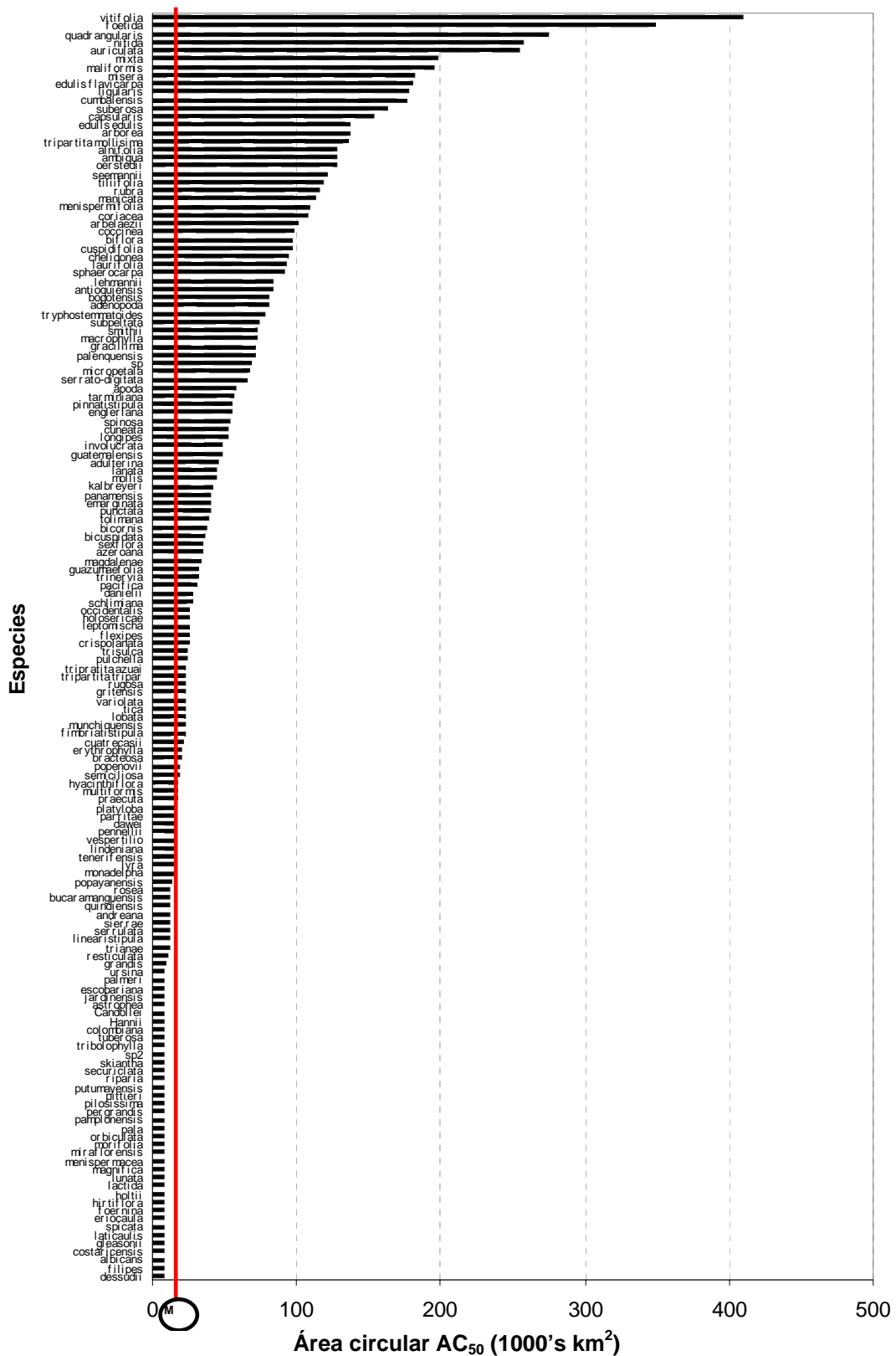


Figura 7. Rango de distribución geográfica observado para las especies de *Passifloraceae*. Área circular con un radio de (AC₅₀), valor de la mediana (línea roja) 24.715km².

La Figura 8 muestra un patrón un poco diferente al revelado por él (AC_{50}). En este caso, la mediana de Dmax es de 300km. *P. foetida* y *P. nitida* presentan los mayores valores, con 1.827 y 1.740km. Sesenta especies tienen un rango superior a 500km. En 35 casos, el número de observaciones no fue suficiente.

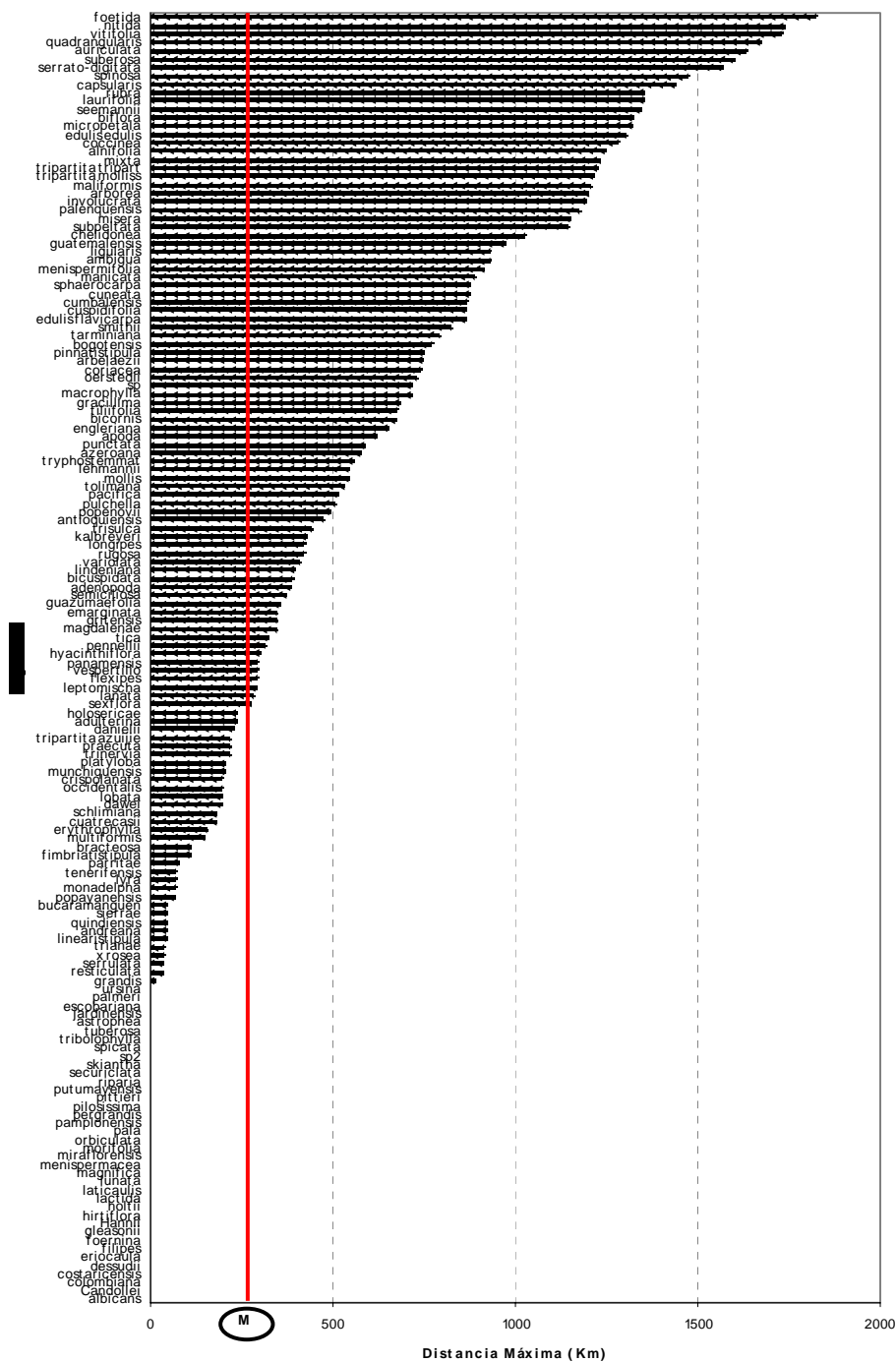


Figura 8. Rango de distribución geográfica observado para las especies de *Passifloraceae*. Dmax. Valor de la mediana (línea roja) 300km.

La Figura 9 muestra la distribución de frecuencias de las especies por tamaño de distribución geográfica. Es similar a las observaciones en colecciones de especies de maní silvestre (Ferguson, en preparación), papas silvestres (Hijmans y Spooner, 2001) y *Vigna* (A. Jarvis, com. pers), con una mayoría de especies que tienen distribuciones relativamente estrechas.

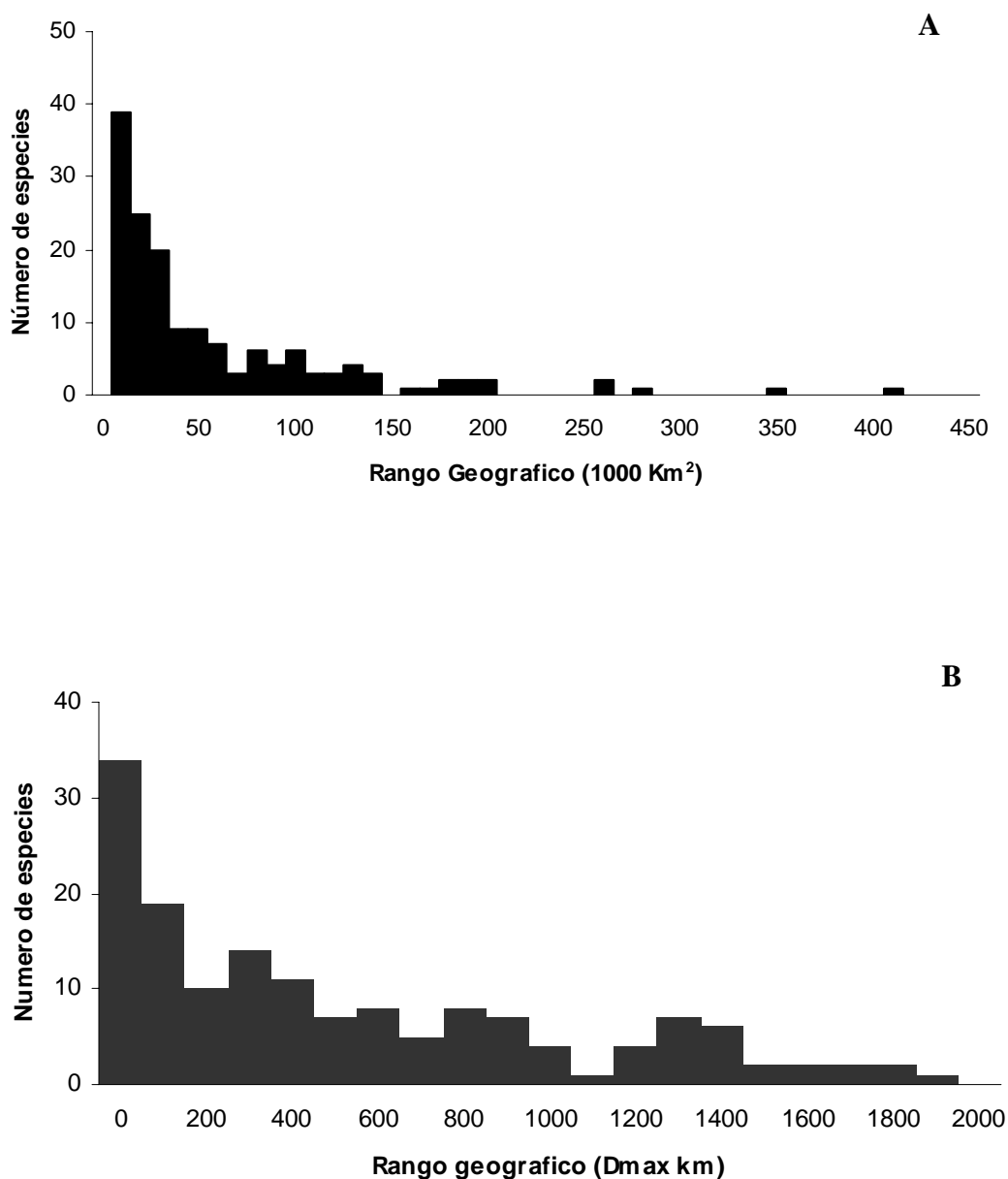


Figura 9. Distribución de frecuencias del tamaño de las distribuciones geográficas de 154 especies de *Passifloraceae*. **A.** Estadística AC₅₀. **B.** Estadística Dmax.

La distribución conjunta de Dmax AC₅₀ (Figura 10) más densa y uniforme, para *P. vitifolia*, *P. foetida*, *P. quadrangularis*, *P. nitida* y *P. auriculata*, mientras que especies como *P. serrato-digitata* (Amazonas y nor-occidente de Colombia), *P. spinosa* (centro de Colombia, Amazonía y Antioquia) y *P. micropetala* (sur-sur-oriente de Colombia, Amazonía y Antioquia) presentan una distribución fragmentada, con una relación Dmax/AC₅₀ más alta.

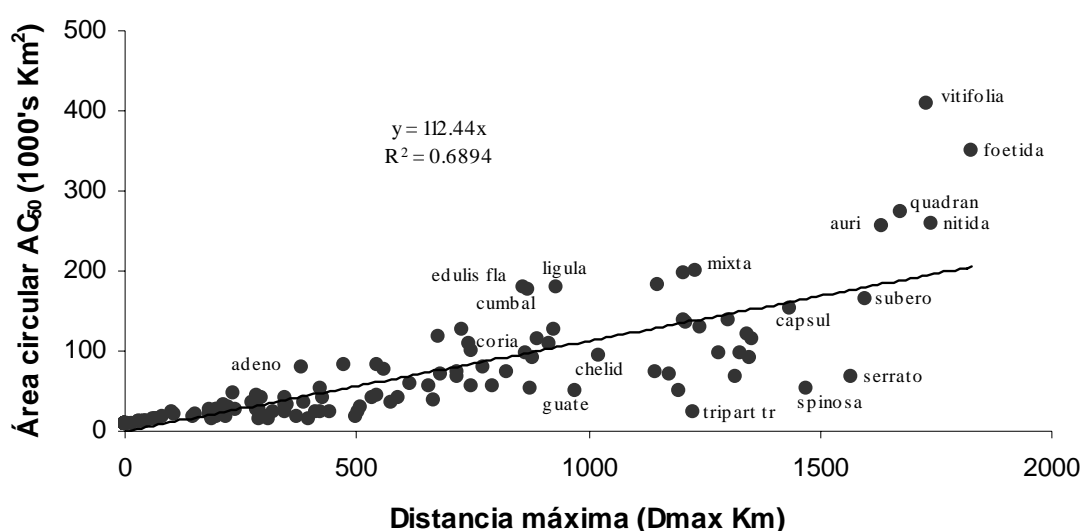


Figura 10. Relación entre Dmax y AC₅₀ para cada especie.

La confrontación de AC₅₀ con el número de observaciones (Figura 11) muestra variaciones entre especies en su abundancia/densidad. Con un ACR₅₀ de 0.30 el número de observaciones de *P. vitifolia* indica que es la más densamente colectada. Con valores entre 0.45 y 0.60, *P. foetida*, *P. mixta*, *P. cumbalensis* y *P. maliformis* aparecen como medianamente colectadas. Otras, como *P. laurifolia* y *P. adulterina*, presentaron escasas densidades de colección (0.68 y 0.70).

En promedio, las pasifloras tienen un ARC₅₀ de 9.976 veces el número de observaciones. Así, de manera general, el género ha sido densamente colectado.

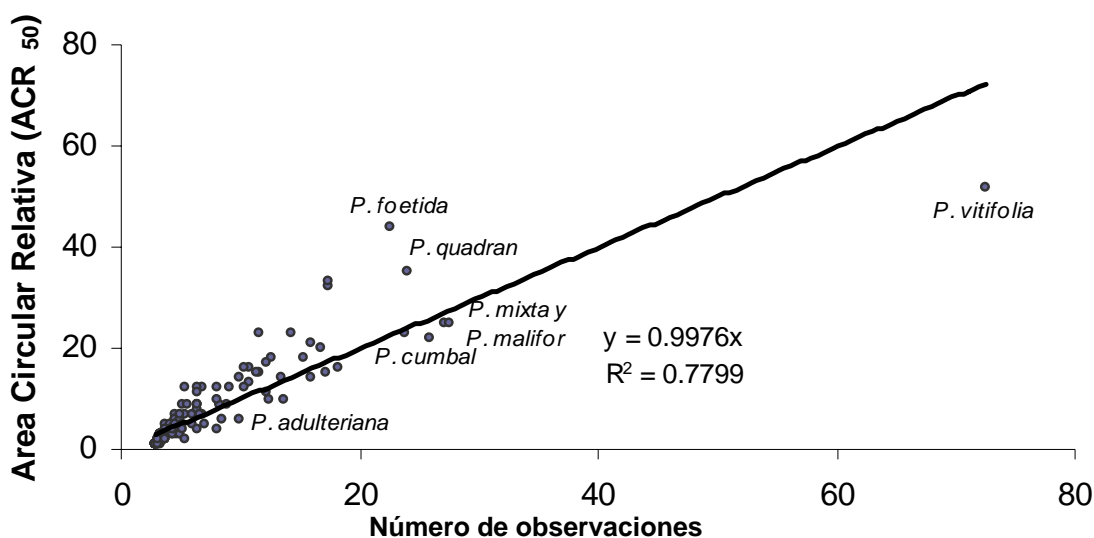


Figura 11. Área circular (AC_{50}) y número de observaciones para cada especie de *Passifloraceae* incluida en esto análisis.

4.4.3 Distribución altitudinal

Gran parte de los registros de herbario no reportan información sobre la elevación de los sitios de colecta. A partir de las coordenadas reportadas o asignadas, los programas utilizados generan datos para esta variable, los cuales deben ser verificados muy cuidadosamente, porque pequeñas imprecisiones en latitud y longitud pueden generar grandes diferencias altitudinales.

4.4.4 Distribución espacial de la diversidad de especies

Al mapear la riqueza de especies en cuadrículas de celdas de 50x50km, se identificaron tres áreas principales con mayor concentración (Figura 12). La primera, de mayor tamaño, en la parte sur-oriental del departamento del Valle del Cauca (47 especies), otra distribuida entre los departamentos de Risaralda, Quindío y Tolima con 30, 38 y 40 especies, respectivamente, y una tercera en el sur-oeste de Cundinamarca, con 30 especies.

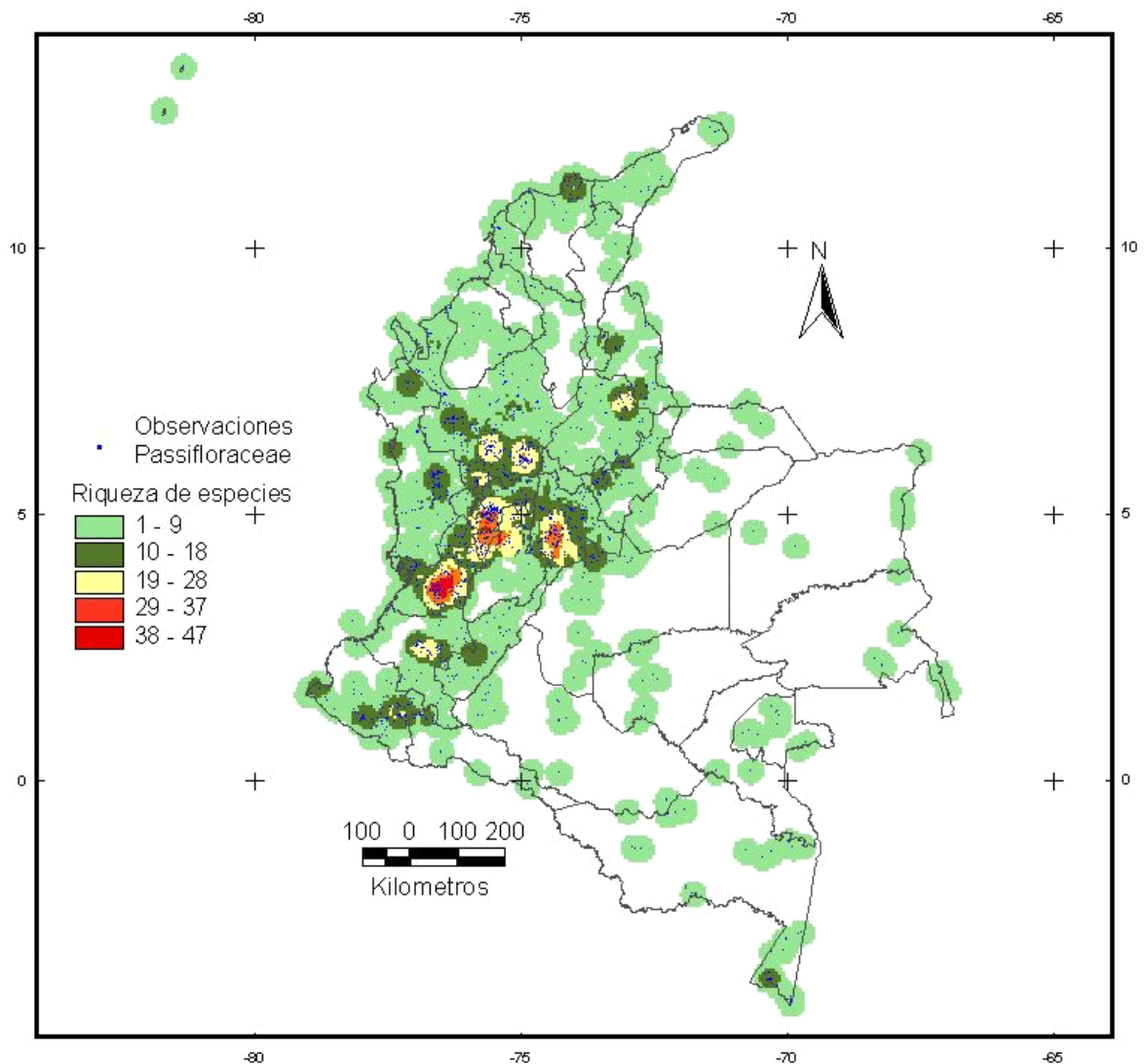


Figura 12. Riqueza de especies de *Passifloraceae*. Cuadrícula de celdas de 50x50km, suavizadas con una ponderación por la distancia inversa y una ventana con un radio de 50km.

4.4.5 Predicción de áreas con alta riqueza potencial de especies del género *Passiflora* en Colombia

Se buscó predecir la distribución de las áreas de mayor diversidad. Solo 27 especies con más de 10 observaciones fueron incluidas en el análisis, cuyo resultado está presentado en la Figura 13. Se identificaron 40 regiones con la máxima riqueza potencial de especies, correspondiendo a un área total de 210km². Muy pocas de estas áreas detectadas en la Figura 13, coinciden con áreas que han sido densamente colectadas (Figuras 6 y 12). Dos

‘hotspots’ importantes por su extensión, pero prácticamente inexplorados, se presentan en el occidente y el sur del Huila, en ciertas regiones limítrofes con el Cauca. Cada uno abarca un área aproximada de 37km². Otras áreas de alta riqueza potencial, pero de menor extensión geográfica ocurren al centro-sur-oriente de Nariño, oriente del Valle del Cauca, occidente-sur-occidente de Antioquia y sur-occidente de Córdoba.

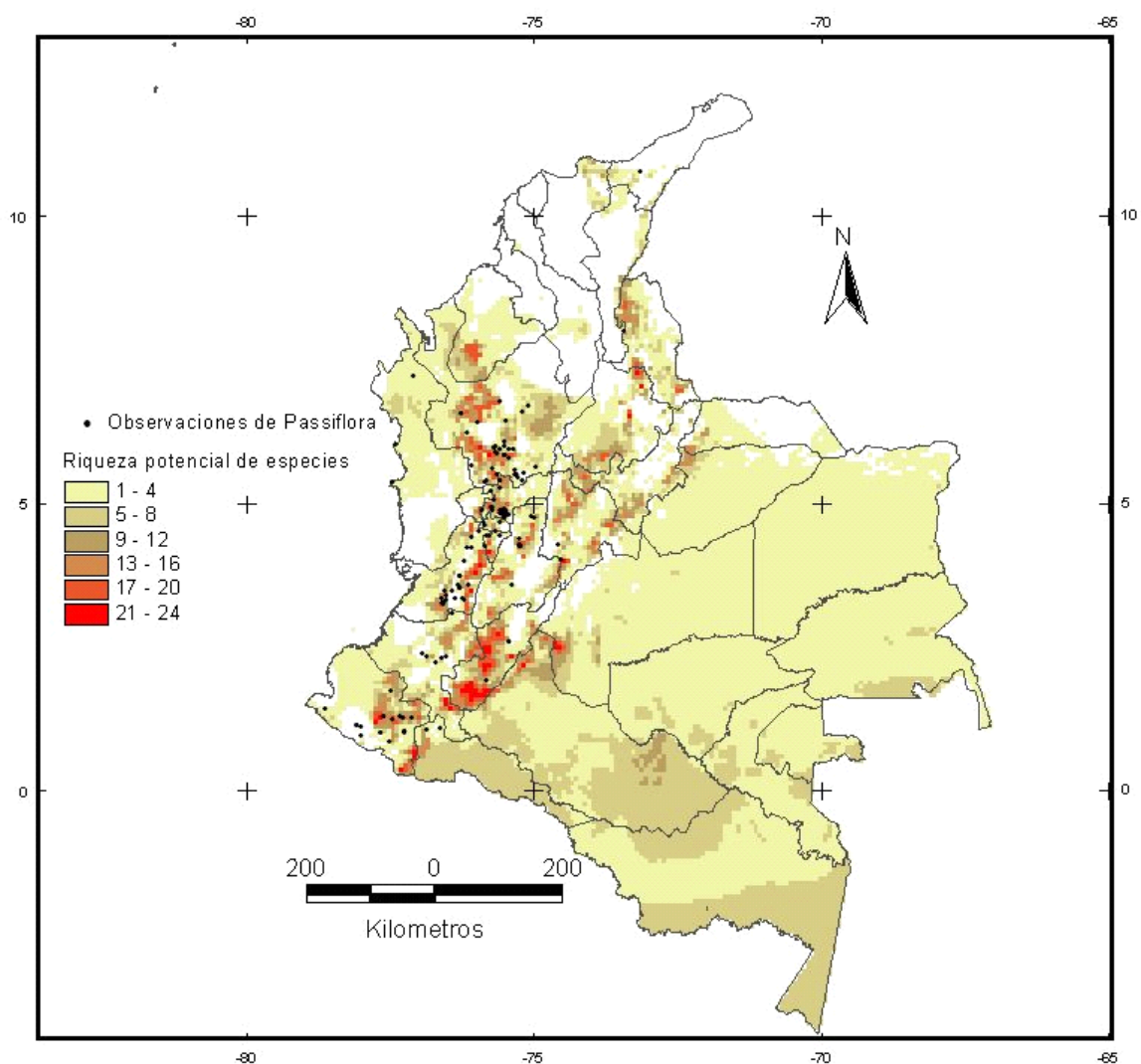


Figura 13. Predicción de áreas con alta riqueza de especies del *Passiflora* en Colombia, usando modelo de distribución de 27 especies con más de 10 observaciones (*P. adenopoda*, *P. alnifolia*, *P. ambigua*, *P. arbelaezii*, *P. arborea*, *P. biflora*, *P. capsularis*, *P. coriacea*, *P. cumbalensis*, *P. emarginata*, *P. engleriana*, *P. foetida*, *P. gracillima*, *P. lehmannii*, *P. ligularis*, *P. macrophylla*, *P. maliformis*, *P. menispermifolia*, *P. mixta*, *P. nitida*, *P. oerstedii*, *P. rubra*, *P. sphaerocarpa*, *P. tuberosa*, *P. tarminiana*, *P. tilifolia* y *P. vitifolia*) y combinando los resultados de mapas de presencia y ausencia usando una probabilidad de 0.5 como criterio para la presencia de especies.

Dado a que en Colombia se encontró una acumulación irregular de registros biológicos (pocas áreas colectadas) en la familia, esta herramienta podrá facilitar la priorización de sitios para incrementar futuras actividades de colecta y conducir a una modelación más exacta de los patrones biogeográficos de las especies. Además, podrá orientar programas en cuanto al establecimiento de áreas de preservación y/o conservación *in situ* y *ex situ*.

Considerando el número relativamente alto de especies de *Passifloraceae*, su distribución (restringida a amplia) y ocurrencia (escasa a muy abundante), según los registros de herbarios, campo y el conjunto de los análisis biogeográficos, algunas de ellas fueron seleccionadas para validar su característica de indicadora. Las principales especies son *P. alnifolia*, *P. coriacea*, *P. emarginata*, *P. foetida*, *P. macrophylla* y *P. vitifolia*. En los mapas de distribución potencial de cada una de estas especies (Figuras 14, 16, 18, 20, 22 y 24), las manchas rojas corresponden a las áreas de mayor predicción, distribución y riqueza de la misma en el país.

Es de anotar que para el caso del departamento de Chocó, por presentar promedios de precipitación muy por encima del nacional, el programa FloraMap es excluyente y discriminante, por eso no muestra la predicción correcta para las especies seleccionadas. Así, *P. vitifolia* (predicción en la Figura 14) es abundante en el Chocó, pero el modelo no lo reconoce. A partir de 1980 (o 1990), cuando se ha realizado el mayor número de colectas, las altitudes son más unificadas y los datos más sistematizados. Por tanto, como complemento se ha comparado, para cada una de estas seis especies, la distribución altitudinal donde la misma fue encontrada (según registros de herbarios y de campo), a lo largo de un periodo (Figuras 15, 17, 19, 21, 23 y 25), con el objetivo de inferir se ha ocurrido cambio hacia mayores altitudes, en función de los cambios ambientales, sobre todo climáticos.

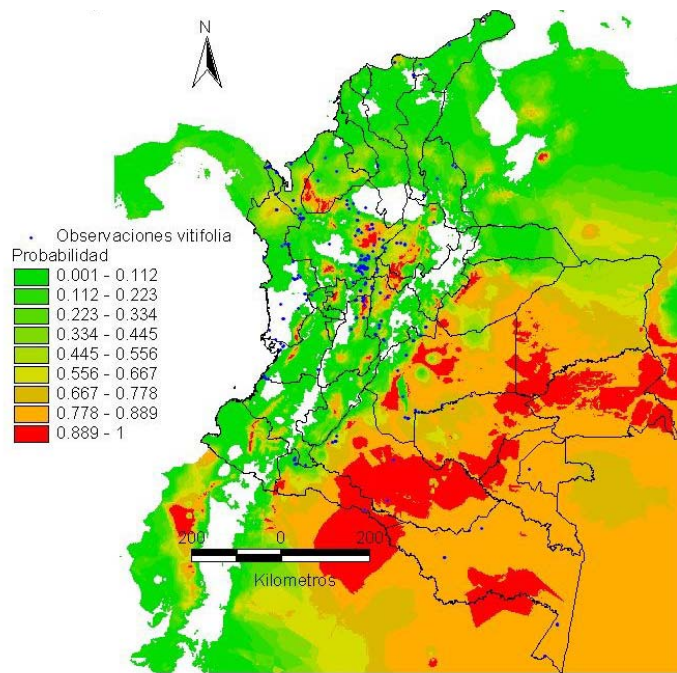


Figura 14. Distribución potencial de *P. vitifolia* (subgéneros *Distephana* según Killip, 1938, y *Passiflora*, según Ulmer y McDougal, 2004) en Colombia.

La Figura 15 muestra la distribución altitudinal de *P. vitifolia* en Colombia basada en observaciones de campo y datos de herbarios desde 1890 hasta el 2004. De acuerdo con Killip (1938), esta especie tiene amplia distribución, pero en bajas altitudes. En este trabajo, es la especie que presentó mayor variación en su distribución altitudinal, aunque se concentra principalmente por debajo de los 500m altitudinales. Hay que considerar que por sus frutos comestibles y por sus flores muy ornamentales, la especie pudo haber sido introducida en otras regiones, a ejemplo del espécimen cultivado en el Jardín Botánico de la Universidad de Tolima.

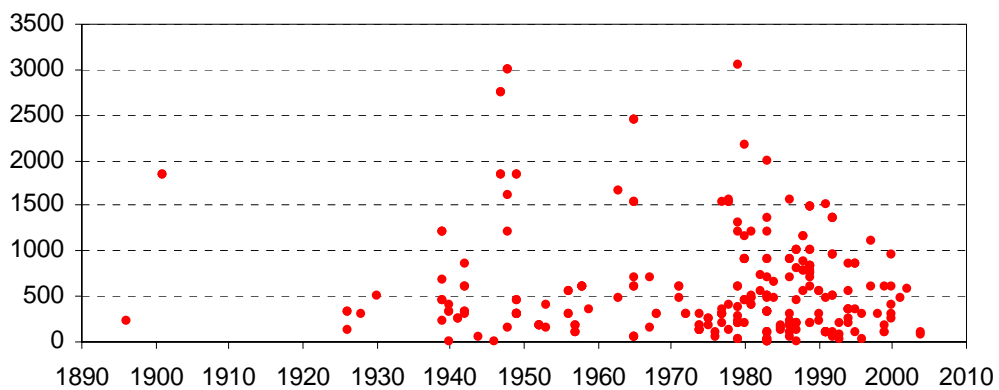


Figura 15. Distribución de *P. vitifolia* considerando altitud (m) y periodos de colecta.

Siguiendo la misma línea, la Figura 16 muestra la predicción de *P. foetida* para Colombia. De acuerdo con Killip (1938), quien la clasifica en el subgénero *Dysosmia*, esta especie se distribuye por toda América Tropical, y posee un gran número de variedades. Para Ulmer y McDougal (2004), se incluye en el subgénero *Passiflora*. Su fruto muy pequeño, de color amarillo oro a anaranjado, es comestible si bien maduro. Se encuentra en estado silvestre. La planta, con flores blancas, es muy ornamental.

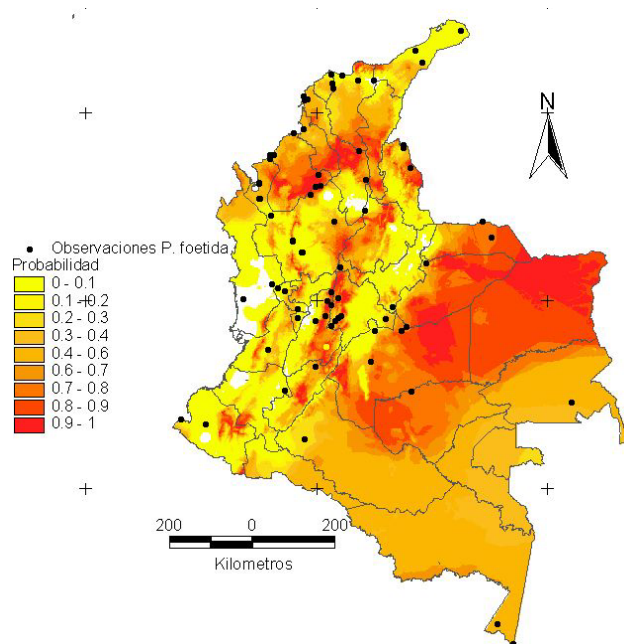


Figura 16. Predicción de *P. foetida* en Colombia

La Figura 17 muestra la distribución altitudinal de *P. foetida* en Colombia, basada en observaciones realizadas en campo y datos de herbarios desde 1830 hasta el 2004. La especie presenta una amplia distribución altitudinal, desde prácticamente el nivel del mar hasta por encima de los 2500m, aunque haya sido mas observada por debajo de los 500m. Sin embargo, algunas accesiones provenientes del Chocó se desarrollaron muy bien en condiciones ambientales del municipio de Buenavista, en Quindío, con abundante producción de frutos.

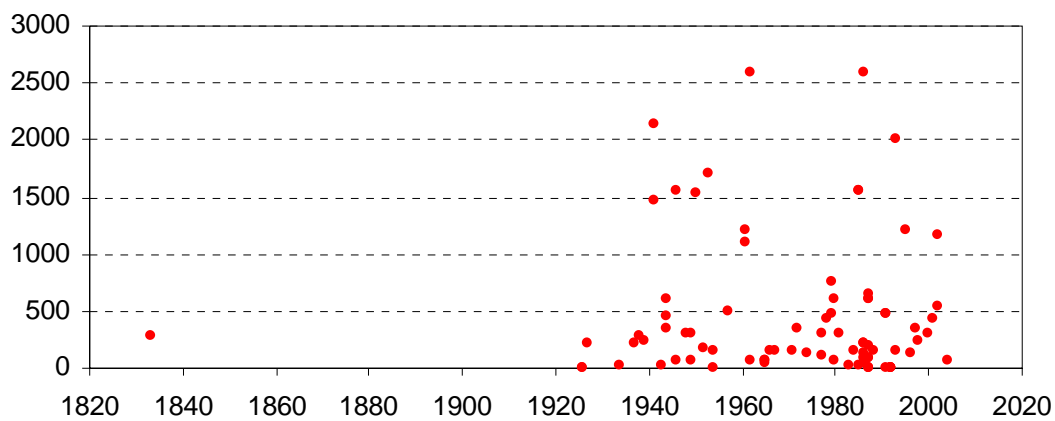


Figura 17. Distribución de *P. foetida* considerando altitud (m) y periodos de colecta.

La Figura 18 muestra la predicción de *P. macrophylla*. Esta especie es clasificada en la sección *Euastrophea* (Killip, 1938), o sección *Astrophea* (Escobar, 1994, ined.; Ulmer y McDougal, 2004) del subgénero *Astrophea*, donde se incluyen las pasifloras arborescentes. La identificación de estas especies ha generado controversias y amplia sinonimia. Sin embargo, *P. macrophylla* difiere de las demás por caracteres morfológicos como el tipo de tallo, tamaño de hojas, nervaduras, entre otros.

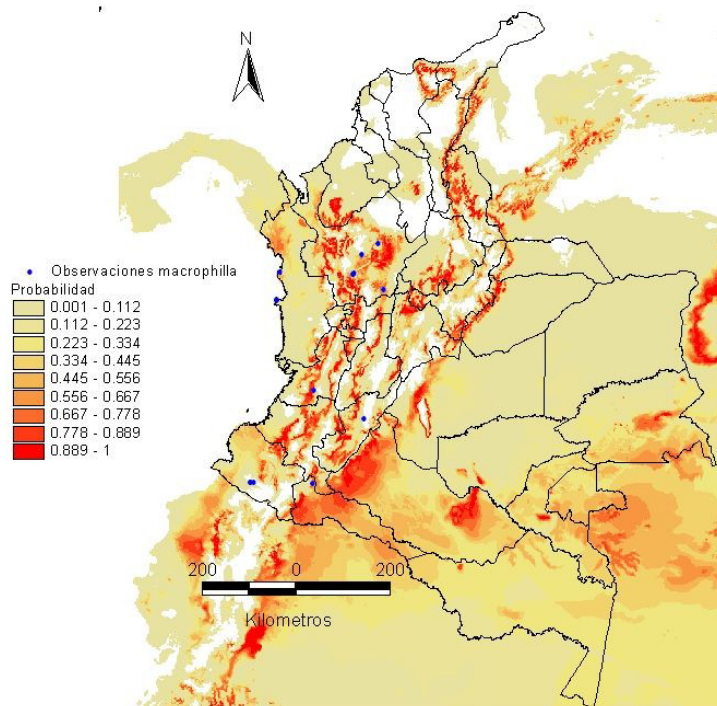


Figura 18. Predicción de *P. macrophylla* en Colombia.

Entre las especies arborescentes *P. macrophylla* es posiblemente la que presenta mayor flexibilidad en su distribución altitudinal (Figura 19), aunque se encuentra principalmente por debajo de 1500m. La presencia de unos picos muy altos hizo con que se verificara la validez de dichos registros, teniendo en cuenta las dificultades en la taxonomía del subgénero *Astrophea*.

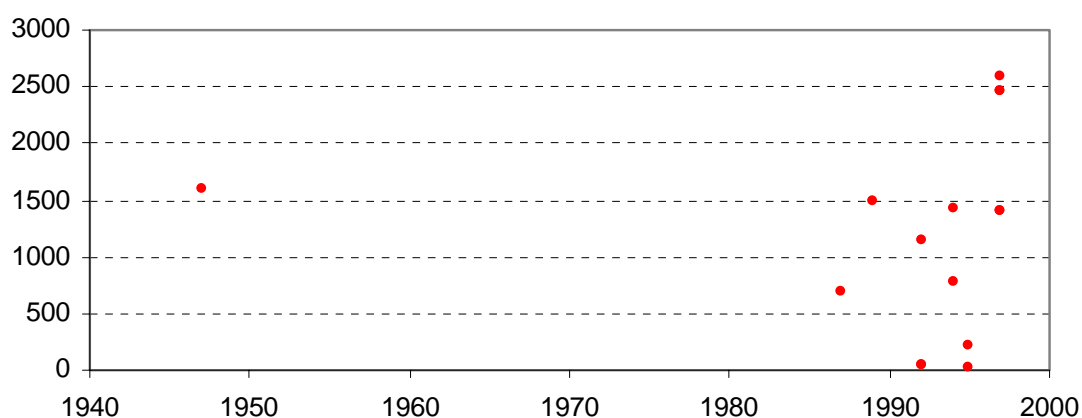


Figura 19. Distribución de *P. macrophylla* considerando altitud (m) y periodos de colecta.

Sin embargo, se pudo verificar a través del análisis del polen que algunos ejemplares en herbarios se encuentran identificados incorrectamente. En paralelo, el polen también ha confirmado que tanto algunas plantas observadas el 2004 en el Chocó (en zonas de baja altitud) como en el Cauca (por encima de los 2000m), pertenecen a esta misma especie. Tal observación está de acuerdo con el mapa de distribución potencial de *P. macrophylla* en Colombia (Figura 18).

P. emarginata, otra especie arborea, por tanto del subgénero *Astrophea*, ha sido también evaluada. Según la predicción, se distribuye de forma mas restringida (Figura 20), con relación a *P. macrophylla* (Figura 18). De acuerdo a los datos aquí considerados, su distribución altitudinal se encuentra entre los 1.200 y 2.800m (Figura 21), mientras Killip (1938) reporta altitudes de 1.500 hacia 2.000m.

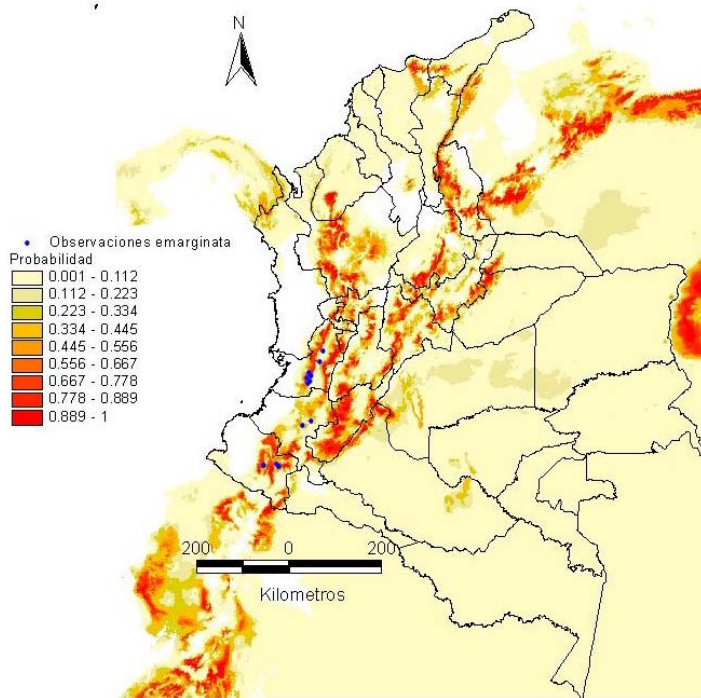


Figura 20. Predicción de *P. emarginata* en Colombia.

La Figura 21 muestra la distribución de *P. emarginata* desde 1968 hasta el 2004. Esta especie no presentó ningún punto registrado fuera de su área de distribución natural, según el presente estudio.

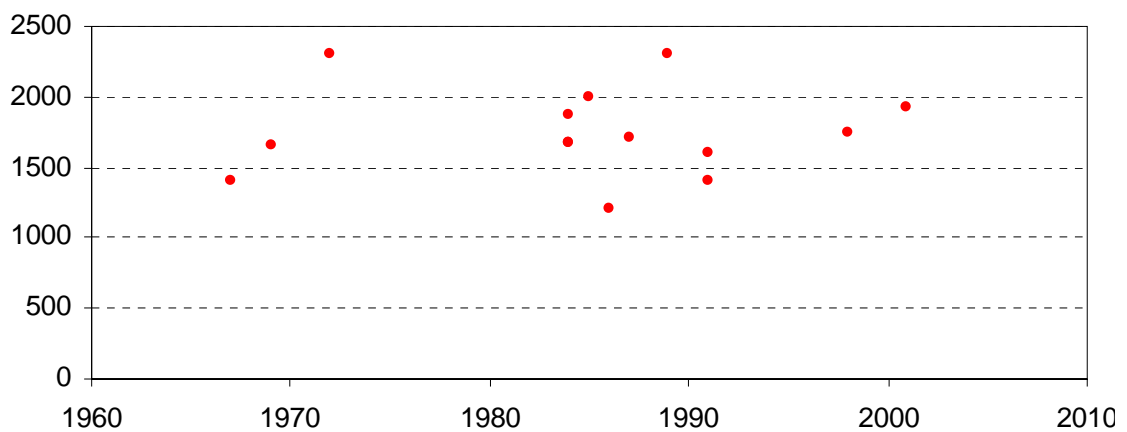


Figura 21. Distribución de *P. emarginata* considerando altitud (m) y periodos de colecta.

Del subgénero *Plectostemma* (Killip, 1938) o *Decaloba* (Ulmer y McDougal, 2004), fueron evaluadas las especies *P. coriacea* y *P. alnifolia*.

La Figura 22 presenta la distribución potencial de *P. coriacea*, así nombrada por sus hojas muy coriáceas y en forma de murciélago. Silvestre, de frutos muy pequeños y morados en estado maduro.

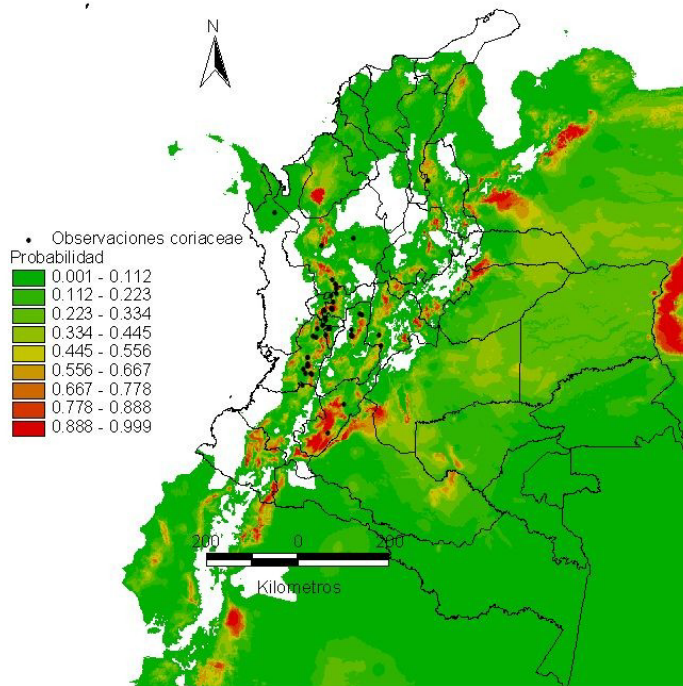


Figura 22. Predicción de *P. coriacea* en Colombia.

La Figura 23 muestra la distribución altitudinal de *P. coriacea* en Colombia, registrada desde 1945 hasta el 2004, sobre todo entre 500 y 1.500m. Para esta especie los picos altos y bajos fueron presentados en las épocas donde se realizaron menor número de registros.

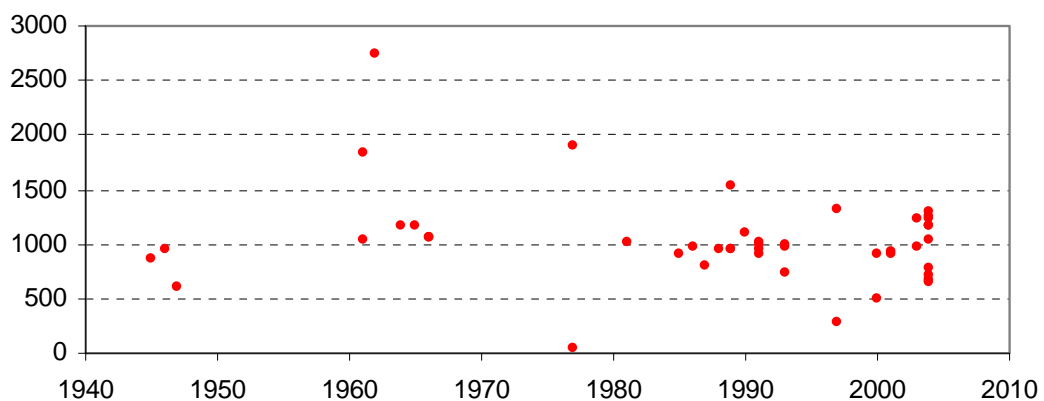


Figura 23. Distribución de *P. coriacea* considerando altitud (m) y periodos de colecta.

La otra especie del subgénero *Plectostemma* o *Decaloba* analizada, *P. alnifolia*, se distribuye desde la Cordillera Central hasta las montañas del sur de Colombia, en altitudes variando de 1.500 a 3.000m (Killip, 1938). Entre tanto, evaluando la probabilidad de ocurrencia, esta no es tan marcada. Por su cercanía morfológica, *P. alnifolia* y otras especies forman un grupo muy complejo, de difícil identificación. Además, hay mucha variación intra-específica, especialmente en los descriptores foliares.

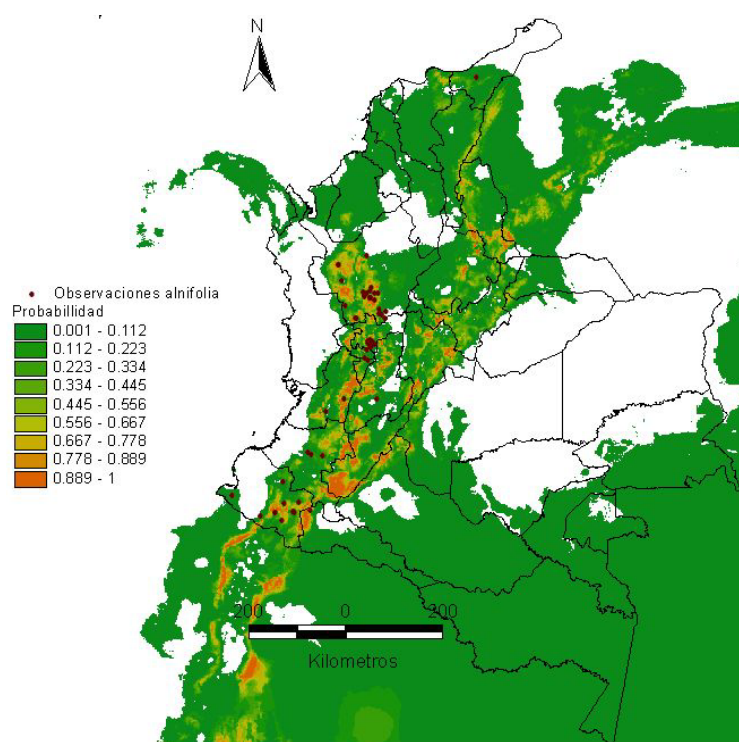


Figura 24. Predicción de *P. alnifolia* en Colombia.

La distribución altitudinal de *P. alnifolia* es presentada en la Figura 25. Esta considera los registros desde 1905 hasta el 2004, con la mayor parte distribuida entre 1.500 y 3.400m. Sobresale un pico muy bajo, registrado fuera de su zona de distribución altitudinal, el cual puede ser debido a identificación dudosa, pues el ejemplar, colectado en el departamento del Chocó, presenta entre otros caracteres una forma de fruto completamente distinta de lo reportado para la especie.

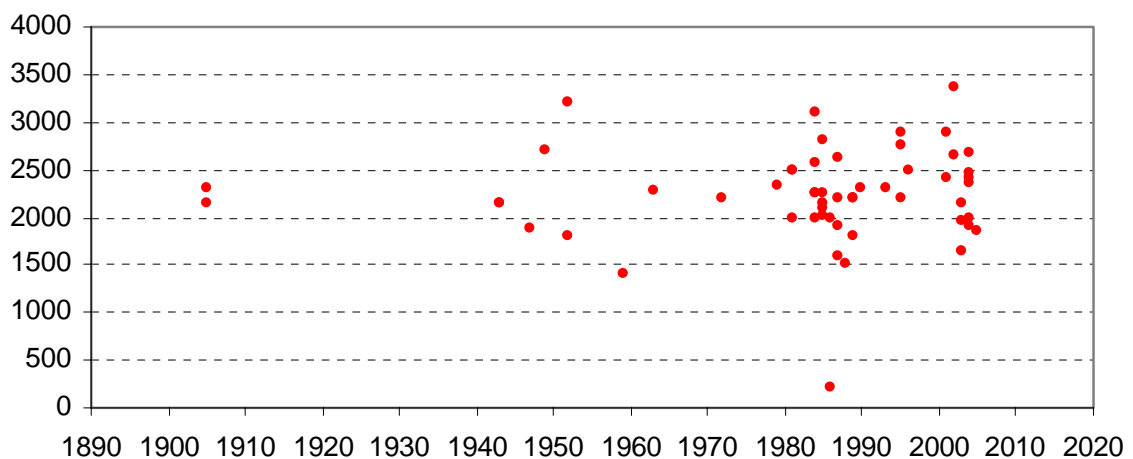


Figura 25. Distribución de *P. alnifolia* considerando altitud (m) y periodos de colecta.

5 CONCLUSIONES

5.1 Diversidad genética en *Passifloraceae*

Los estudios en herbario, citogenéticos y palinológicos mostraron la gran diversidad genética entre las *Passifloraceae*. El polen es importante, además, para la reubicación taxonómica de algunas pasifloras. Las especies presentan características sobresalientes. En unas, indicando primitividad, como estigma tripartido (tetrapartido, en algunos casos) y la mayoría del cariotipo simétrico. Otras, primitivas a intermedias, como los patrones de huso y tétradas, y los tipos de aberturas del polen (colpo y colporo). En otras, un origen híbrido, como la presencia de micronucléolos. Las alteraciones cromosómicas numéricas, como poliploidía en *P. trifasciata* y variación cromosómica intraespecífica del tipo dispoloídia (ascendiente y descendiente) en *P. adenopoda* (sección *Pseudodysosmia* del subgénero *Plectostemma=Decaloba*). En esta misma especie, el polen presenta características intermedias al de especies con $n=6$ y $n=9$. Estos dos caracteres sugieren un proceso de divergencia. Además, los eventos de simpatría y alopatría muestran, en el primer caso, divergencia evolutiva remota y en segundo, reciente, como el verificado en

las tres especies del subgénero *Tryphostemmatoides* (o subgénero Deidamioides sección *Tryphostemmatoides*). *P. tryphostemmatoides* y *P. gracillima* son encontradas en altitudes elevadas (1.700 a 2.600m y 2.400m o más, respectivamente), mientras *P. arbelaezii* en bajas altitudes de la Costa Pacífica, del Valle a Chocó (Uribe, 1957). Hay mucha similitud entre las tres, lo que ha generado identificación dudosa, al punto de que Killip (1938) les ha reportado en Chocó. *P. tryphostemmatoides*, en el presente estudio observada en el Valle, posee una serie de filamentos en la corona. *P. gracillima*, observada en Nariño, presenta dos series de filamentos, mientras *P. arbelaezii*, reportada en el Chocó, tres series.

5.2 Predicción de riqueza de especies y estrategias de conservación

Los análisis de predicción de áreas con alta riqueza potencial de especies del género *Passiflora* en Colombia (Figura 13) han mostrado 40 regiones más ricas, muy poco conocidas, que corresponden a un total de 210km². Asociados a los estudios de diversidad genética en *Passifloraceae*, estos datos son fundamentales para (1) basar estrategias de conservación y / o preservación, por la creación de reservas legalmente protegidas, y (2) ampliar los conocimientos sobre las pasifloras y sus potenciales.

La creación de estas áreas debe observar aun la distribución de las especies endémicas, la mayoría actualmente confinada a grandes altitudes, como el caso de *P. linearistipula*, *P. parritae* y *P. tenerifensis*. Siendo limitadas a pisos térmicos latitudinales muy definidos, sus áreas y tamaños de población son también muy restringidos. Al par del endemismo, varias especies son consideradas raras, sus presencias indicando un sistema con elevada integridad. Por tanto, estas especies son las que sufren mayor riesgo de erosión genética,

ya que son sensibles a cualquier tipo de cambio, antrópico o ambiental, y por la propia presión genética a que son vulnerables. La distribución natural y la abundancia de especies endémicas son así comprometidas.

Las plantas cambian su distribución natural hacia mayores altitudes y latitudes, de acuerdo a las necesidades individuales de la especie, y no del ecosistema como un todo. En este trabajo, los datos llevan a cuestionar la tendencia de cambios en la distribución de algunas especies, entre ellas *P. macrophylla* (arborescente; Figura 19). Esta especie ocupa preferiblemente bosques relativamente no perturbadas, en altitudes de 60 a 700m, como las plantas observadas en el Chocó (el análisis de polen confirmó que ejemplares de herbario colectados en altitudes elevadas, eran de *P. arborea* y no *P. macrophylla*). Sin embargo, el polen ha confirmado que un ejemplar colectado en 2004 en el Cauca, por encima de los 2000m, es la misma especie, siendo el primer reporte para este departamento y elevación. Grabherr *et al.* (1994) han reportado cambios en la distribución de especies en los Alpes, en un espacio de tiempo de 70 – 90 años, en ocurrencia de cambios climáticos. Esta puede ser una posibilidad para algunas especies de pasifloras en Colombia.

Otro aspecto a considerar es que mucho de la diversidad de pasifloras está distribuida en la zona cafetera, la más antropizada del país. La fragmentación de bosques resulta en la reducción de la diversidad de la flora, incluyendo las *Passifloraceae*, y de la fauna asociada (polinizadores, como insectos, colibríes, murciélagos, y otros).

Respecto al comportamiento de las pasifloras, se ha observado que las especies de pequeño porte, como las del subgénero *Plectostemma* (= *Decaloba*) presentan un modelo (semi) catastrófico de regeneración, encontrándose en los taludes de carreteras, cercas

vivas, guadales, bosques secundarios y bordes de éstos. Por tanto, en una sucesión ecológica se constituyen en estadios pioneros, siendo colonizadoras oportunistas. Las especies arborescentes como *P. emarginata* y *P. macrophylla* ocupan con mayor preferencia los claros en los bosques (primarios y secundarios) y bordes de ríos, comportándose como heliofitas. En el general, por sus variaciones genéticas, las pasifloras son muy bien adaptadas a competir y garantizar la continuidad de sus especies.

5.3 Especies bioindicadoras

La gran diversidad en las *Passifloraceae*, su ecología y los ecosistemas contrastantes considerados en el presente estudio no permitieron definir una única especie para todos los departamentos. De un modo general, las especies pequeñas aquí evaluadas, *P. coriacea* y *P. alnifolia*, son indicadoras de ecosistemas intervenidos para el Eje Cafetero y departamentos del Valle y Nariño, mientras *P. foetida*, para el Chocó. *P. macrophylla* (arborescente) es indicadora de un ecosistema relativamente con alta integridad, como ocurre en bosques del Chocó. *P. emarginata* (arborescente) es indicadora de ecosistema no perturbado (bosque primario), o perturbado pero en proceso ya adelantado de regeneramiento (bosque secundario), en el Eje Cafetero, Valle y Nariño. A su vez, *P. vitifolia* es una especie con amplia distribución, y potencialmente puede ser encontrada en todos los departamentos investigados, principalmente en estado silvestre, o introducido, por la característica de su fruto comestible.

Finalmente, los conocimientos generados sobre la diversidad genética e incluso el nivel de ploidia podrán aportar a programas de premejoramiento y mejoramiento; la distribución y riqueza potenciales, para elaborar estrategias de conservación y / o preservación y manejo de estos recursos y la citogenética y palinología, a la taxonomía y filogenia de las *Passifloraceae*.

6 REFERENCIAS

- Benson L. 1962. Plant taxonomy. Methods and principles. New York: The Ronald Press Company. 429p.
- Bodwen W.M. 1945. A list of chromosome numbers in higher plants. II. *Menispermaceae* to *Verbenaceae*. Am. J. Bot. 32: 191-201.
- Caetano C.M., Taschetto O.M., Pagliarini M.S., Brasil E. 1998. Spontaneous mixoploidy in maize anthers. Cytologia 63: 305-309.
- Caetano C.M., Pagliarini M.S., Brasil E.M. 1999. Cell fusion and chromatin degeneration in an inbred line of maize. Genet. Mol. Biol. 22 (1): 69-72.
- Caetano C.M., Pagliarini M.S., Brasil E.M. 2001. Complete absence of synapsis during meiosis in maize lines grown on acidic soils. Maydica 46: 141-146.
- Caetano C.M., Coppens d'Eeckenbrugge G., Stenzel N.M.C., Olaya C.A., Arroyave J.A., Ocampo J.A., Nunes D.G.C., Nunes B.R.C., Vega J. 2003 Estimativa da viabilidade polinica em quatro subgeneros de *Passiflora*: eficiencia de diferentes métodos. Arquivos da Apadec 7(supl.): 26-27.
- Cheng B.F., Meneen W.K., Pedersen C. 1995. Ribosomal RNA gene loci and their nucleolar activity in *Brassica alboglabra* Bailey. Hereditas 123: 169-173.
- Ciesla W.M., 1996. Cambio climático, bosques y ordenación forestal: una visión de conjunto. FAO, Roma. Estudio FAO MONTES 126. 146p.
- Coppens d'Eeckenbrugge G., Caetano C.M., Ocampo JA., Restrepo MT., Salazar MH., 2004. Informe final "Estudio de la diversidad de las *Passifloraceae* y *Caricaceae* en la zona cafetera de Colombia" 87p
- Cronquist A. 1968. The relevance of the national herbaria to modern taxonomic research in the United States of America. In: V.H. Heywood. Modern methods in plant taxonomy. Botanical society of the British Isles and the Linnean Society of London, Academic Press, London and New York.
- Davis M.B. 1989. Lags in vegetation response to global warming. Climate Change 15: 75-82.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms (an introduction to palinology). Leiden: E.J. Brill. (reprinted in 1986). 553pp.
- Ehrendorfer F. 1968. Geographical and ecological aspects of infraspecific differentiation. In: Heywood V.H. (Ed.), Modern Methods in Plant Taxonomy. Academic Press Londres, New York. p.261-196.
- Eriksson G., Namkoong G., Roberds J.H. 1993. Dynamic gene conservation for uncertain futures. Forest Ecol. and Manag. 62 : 15-37.
- Escobar L.K. 1988. Flora de Colombia. 10. Passifloraceae. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 135 pp.
- Escobar L.K. 1994. Two new species and a key to *Passiflora* subg. *Astrophea*. System. Bot. 19 (2): 203-210.
- Escobar L.K. (Inédito). Una revisión taxonómica de *Passiflora* subg. *Astrophea* (*Passifloraceae*). 289 pp.
- Gaston, K. J. 1991. How large is a species geographic range. Oikos 61, 434-438.
- Gaston, K.J. 1994. Rarity. Chapman & Hall, London.
- Hernández, H.M., Bárcenas, R.T. 1996. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert: II. Biogeography and conservation. Conserv. Biol. 10(4): 1200-1209.

- Hernández, H.M., Godínez, H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Bot. Mexic.* 26: 33–52.
- Hijmans, R., Spooner, D.M. 2001. Geographic distribution of wild potato species. *Amer. J. Bot.* 88: 20101-20112.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. In: Synge H (ed.) *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. Wiley, New York. p.205-217.
- Golubovskaya I.N. 1979. Genetic control of meiosis. *Inst. Rev. Cytol.* 58: 247-298.
- Gottschalk W., Kaul M.L.H. 1980. Asynapsis and desynapsis in flowering plants. *Nucleus* 23: 1-15.
- Grabherr G., Gottfried M., Pauli H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369 : 448.
- Harini I., Lakshmi N., Prakash N.S. 1990. A new report f a chromosomal chimaera in *Capsicum annuum* L. *Cytologia* 55: 649-654.
- Hernández A., Bernal R. 2000. Lista de especies de *Passifloraceae* de Colombia. *Biota Colombiana* 1: 320-335.
- Hijmans R. J., Schreuder, M, De La Cruz, J. & Guarino L.. 1999. Using GIS to check coordinates of germplasm accessions. *Genet. Res. Crop Evol.* 46: 291–296.
- Hijmans R.J., Cruz, M., Rojas, E., Guarino, L. 2001. DIVA-GIS, version 1.4. A geographic information system for the management and analysis of genetic resources data. Manual. International Potato Center, Lima, Perú.
- Holm-Nielsen L., Jorgensen P.M., Lawesson J.E. 1988. *Passifloraceae*. In: Harling, G. & L. Andersson (eds.): *Flora of Ecuador*. University of Göteborg, Copenhagen. Vol. 31, 130 pp.
- Jones P.G., Gadkov A. 1999. FloraMap. A computer tool for predicting the distribution of plants and other organisms in the wild. International Tropical Agriculture Center, Cali, Colombia. (CD-ROM Series).
- Kattan G. 1997. Transformación de paisajes y fragmentación de hábitats. Pp 76-82 En: M.E. Chaves y N. Arango (eds.) *Informe Nacional sobre el Estado de la Biodiversidad – Colombia*. Instituto Alexander von Humboldt, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá. Tomo 2.
- Kattan G.H. y Alvarez-López, H. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in Colombian andes. In: J. Schelhas y R. Greenberg (eds.) *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press. Cap. 1. pp. 3-18.
- Katto T. M.C., Escobar R. P.F. 1999. Variación genética y cruzabilidad de cuatro materiales del género *Passiflora*. Tesis de Ingeniero Agrónomo, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia. 63p.
- Killip E.P. 1938. The American species of *Passifloraceae*. Field Museum Natural History, Chicago. (Botany Series 19).
- Killip E.P. 1960. Supplemental notes to the American species of *Passifloraceae* with descriptions of new species. *Contributions from the U.S. National Herbarium* 35: 2 (Tomo 1).
- La Cour L.F. 1952. Chromosome counts of species and varieties of garden plants. *Ann. Rep. John Innes Hort Inst* 42: 47-50.
- Lawrence G.H.M. 1969. *Taxonomy of vascular plants*. Calcutta, Oxford & IBH Publ. Co.
- La Cour, L.F. 1952. Chromosomes counts of species and varieties of garden plants. *Annual Report John Innes Hort. Inst.* 42: 47-50.
- Linde-Laursen I., von Bothmer R. 1986. Comparison of the karyotypes of *Psathyrostachys juncea* and *P. huashanica* (Poaceae) studied by banding techniques. *Plant Syst. Evol.* 151: 203-213.

- Linde-Laursen I., Ibsen E., von Bothmer R., Giese H. 1992. Physical localization of active and inactive rRNA gene loci in *Hordeum marinum* spp. *gussoneanum* (4x) in situ hybridization. *Genome* 35: 1032-1036.
- Melo N.F., Cervi A.C., Guerra M. 2001. Kariology and citotaxonomy of the genus *Passiflora* L. (Passifloraceae). *Plant Syst. Evol.* 226: 69-84.
- Mujeeb K.A., Waters R.F., Bates L.S. 1976. Genetic sectoring in F3 progeny of a *Triticum* pentaploid. *J. Hered.* 67: 399-400.
- Nirmala A., Rao P.N. 1996. Genesis of chromosome numerical mosaicism in higher plants. *Nucleus* 39: 151-175.
- Odum E.P. 1993. Ecology and our endangered life-support systems. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. 301p.
- Olaya Arias C.A. 2002. Primer estudio de la meiosis en *Passiflora tripartita* var. *mollissima* (Kunth) Holm-Nielsen & Jørgensen, *Passiflora tarminiana* Coppens & Barney, *Passiflora mixta* L. y tres de sus híbridos. Universidad de Caldas, Manizales, Caldas, Colombia. Tesis de grado.
- Olaya Arias C.A., Caetano C.M., Coppens d'Eeckenbrugge G., Serna Angel L. 2002. Chromosome number, meiotic behavior and pollen fertility of *Passiflora tarminiana* Coppens & Barney, a new species of *Passiflora* (subgenus *Tacsonia*). *Nucleus* 45(3): 96-102.
- Peters R.L. 1990. Effects of global warming on forests. *Forest Ecol. and Manag.* 35 : 1333.
- Prakash N.S., Lakshmi N., Harini I. 1988. A note on spontaneous mixoploid in *Capsicum*. *Curr. Sci.* 57: 435-436.
- Presting D. 1969. Zur morphology der pollenkorner der *Passifloraceen*. *Pollen et Spores*, 7(2): 193-247.
- Rao P.N., Nirmala A. 1986. Chromosome numerical mosaicism in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leike). *Can. J. Cytol.* 28: 203-206.
- Salgado-Laboriau M.L. 1966. Palinologia dos cerrados. *Anais Acad. Bras. Cienc.* 38 (suplemento) : 187-206.
- Sangduen N., Sorensen E.L., Liang G.H. 1982. A perennial x annual *Medicago* cross. *Can. J. Genet. Cytol.* 24: 361-365.
- Segura S.D., Coppens d'Eeckenbrugge G., Ocampo C.H., Ollitrault P. 2002. Isozyme variation in subgenera *Tacsonia* and *P. manicata*. Relationships between cultivated and wild species. *Genet. Res. Crop Evol.*
- Snow N., McDougal, J.M. 1993. New chromosome reports in *Passiflora* (*Passifloraceae*). *System. Bot.* 18: 261-273.
- Sombroek W.G. 1990. Soils on a warmer earth : the tropical regions. *In: Soils on a warmer earth*, Elsevier, Amsterdam, pp. 157-174.
- Straka H. 1964. Palynologia Madagassica et Mascarenica. *Pollen et Spores* 22(3-4): 246-288; 343-353; 641-643. (Supplements).
- Ulmer T, J. MacDougal. 2004. *Passiflora*: passion flowers of the world. Timber Press Portland, Oregon. 430 pp.
- Uribe U., L. 1957. Una nueva e interesante *Passiflora* de Colombia. *Caldasia* 7(35): 335-338.
- Woodley S., Kay J., Francis G. 1993. Ecological integrity and the management of ecosystems. St. Lucie Press, USA. 220 pp.