

# UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS

## FACULTAD CIENCIAS PURAS Y NATURALES

### CARRERA DE BIOLOGÍA



#### TESIS DE POSTGRADO

Tesis para obtener el título de Magister en Biología

**Biología de la polinización de dos cactáceas columnares congénéricas:**

***Trichocereus atacamensis* (Phil.) W. T. Marshall & T. M. Bock y *T.***

***tarijensis* (Vaupel) Werderm.**

Lic. Luis Fernando Velarde Simonini

**Tutor:** PhD. Ramiro Pablo López

**Asesor:** PhD. Daniel Larrea

La Paz, diciembre 2021

**FACULTAD CIENCIAS PURAS Y NATURALES**

**CARRERA DE BIOLOGÍA**

Tesis para obtener el título de Magister en Biología

**Biología de la polinización de dos cactáceas columnares congenéricas:**

***Trichocereus atacamensis* (Phil.) W. T. Marshall & T. M. Bock y *T. tarijensis* (Vaupel) Werderm.**

**Por:** Lic. Luis Fernando Velarde Simonini

Dr. Ramiro Pablo López  
TUTOR

---

Dr. Daniel Larrea  
ASESOR

---

Dra. Mónica Moraes  
TRIBUNAL

---

Dra. Teresa Ortuño  
TRIBUNAL

---

Dr. Abul Kalam  
DIRECTOR DE CARRERA

---

La Paz, 10 de diciembre de 2021

# INDICE GENERAL

Resumen .....	1
<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>2</b>
<b>OBJETIVOS .....</b>	<b>4</b>
Objetivo General .....	4
Objetivos Específicos .....	4
<b>METODOLOGÍA.....</b>	<b>4</b>
Área de estudio .....	4
Especies de estudio.....	5
Métodos.....	6
Densidad poblacional.....	7
Morfología y biología floral .....	7
Antesis floral .....	9
Recompensas florales .....	9
Visitantes florales .....	10
Sistemas reproductivos.....	11
<b>RESULTADOS .....</b>	<b>15</b>
Densidad poblacional.....	15
Morfología y biología floral .....	15
Antesis floral .....	17
Recompensas florales .....	18
Visitantes florales .....	20
Sistemas reproductivos e importancia relativa de la polinización diurna y nocturna .....	24
<b>DISCUSIÓN .....</b>	<b>27</b>
Sistemas de polinización .....	27
Biología y morfología floral .....	29
Polinizadores .....	31
Sistemas reproductivos.....	32
Coexistencia .....	33
<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>34</b>
Referencias .....	35
<b>ANEXOS.....</b>	<b>42</b>

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio.....	5
Figura 2. Diagrama floral de <i>Trichocereus atacamensis</i> y <i>T. tarijensis</i> .....	8
Figura 3. Mediciones de parámetros morfométricos de las flores de <i>T. atacamensis</i> y <i>T. tarijensis</i> ( <i>Cactaceae</i> ).....	8
Figura 4. Medición del volumen y concentración de azúcares del néctar de <i>T. atacamensis</i> y <i>T. tarijensis</i> .....	10
Figura 5. Experimentos de polinización para evaluar los sistemas reproductivos y eficacia de la polinización diurna y nocturna de <i>T. atacamensis</i> y <i>T. tarijensis</i> .....	13
Figura 6. Características generales de <i>Trichocereus atacamensis</i> y <i>T. tarijensis</i> ( <i>Cactaceae</i> )..	16
Figura 7. Producción de néctar de las flores de <i>T. atacamensis</i> .....	19
Figura 8. Producción de néctar de las flores de <i>T. tarijensis</i> .....	20
Figura 9. Número de visitas promedio por flor de <i>T. atacamensis</i> .....	21
Figura 10. Número de visitas promedio por flor de <i>T. tarijensis</i> .....	22
Figura 11. Visitantes florales invertebrados de <i>T. atacamensis</i> y <i>T. tarijensis</i> que no actúan como polinizadores.....	23
Figura 12. Visitantes florales vertebrados de <i>T. atacamensis</i> y <i>T. tarijensis</i> .....	23
Figura 13. Especies de animales polinizadores de <i>T. atacamensis</i> y <i>T. tarijensis</i> .....	24
Figura 14. Producción de semillas por tratamiento de sistemas reproductivos en <i>T. atacamensis</i> .....	26
Figura 6a. Producción de semillas por tratamiento de sistemas reproductivos en <i>T. tarijensis</i> .....	27

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resultados del estudio poblacional de <i>T. atacamensis</i> y <i>T. tarijensis</i> .....	15
Tabla 2. Parámetros morfométricos florales de <i>T. atacamensis</i> y <i>T. tarijensis</i> .....	17
Tabla 3. Resultados de los experimentos de sistemas reproductivos en <i>T. atacamensis</i> y <i>T. tarijensis</i> ( <i>Cactaceae</i> ).....	25

## INDICE DE ANEXOS

Anexo 4. Frecuencia de visitas acumuladas en <i>T. atacamensis</i> en las primeras 24 horas de antesis .....	42
Anexo 5. Frecuencia de visitas acumuladas en <i>T. tarijensis</i> en las primeras 24 horas de antesis .....	42
Anexo 6. Carta de convenio con la comunidad de Ancoyo para la realización de este trabajo .....	43
Anexo 7. Certificado de la Colección Boliviana de Fauna sobre la identificación de los visitantes florales invertebrados .....	44

## **Agradecimientos**

A Dios, por haberme dado la oportunidad de realizar lo que realmente amo, por darme a mi madre y una extraordinaria familia, y por haberme dado la oportunidad de conocer a todas las personas maravillosas que dieron su aporte en este trabajo.

A mi querido tutor, Dr. Ramiro Pablo López por todo el aporte en este trabajo y por ser parte fundamental de mi formación académica, profesional y personal.

A mi querido asesor, Dr. Daniel Larrea por todo el importante aporte en este trabajo, por guiarme y motivarme en todo este proceso.

A las autoridades originarias del Ayllu Tunupa y los comunarios de la comunidad de Ancoyo, especialmente al corregidor de Ancoyo de la gestión 2018 Freddy Aguilar, por todo su apoyo para la realización de este trabajo.

A los miembros del tribunal evaluador de este trabajo: Dra. Mónica Moraes y Dra. Teresa Ortuño, por su valioso aporte en la mejora y culminación del documento de tesis.

A mi querida mamá, quien es un pilar fundamental en vida, sin la cual no podría haber logrado realizar este trabajo. A mi papá, hermanas y hermanos por el apoyo moral en momentos difíciles. A Jhonatan Quino y Zulema Soliz, por el valioso apoyo logístico en este trabajo.

A la directora del Herbario Nacional de Bolivia, Dra. Carla Maldonado, al Dr. Alfredo Fuentes a la M.Sc. Rosaisela Meneses y todo el personal de la gestión 2018 - 2109 de esta prestigiosa institución que brindaron su apoyo para concretizar este trabajo.

A los docentes de la maestría en Biología de la Universidad Mayor de San Andrés, por todos los conocimientos compartidos.

**Biología de la polinización de dos cactáceas columnares congénéricas: *Trichocereus atacamensis* (Phil.) W. T. Marshall & T. M. Bock y *T. tarijensis* (Vaupel) Werderm.**

**Resumen**

La hipótesis de la dicotomía geográfica (HDG) aborda la relación entre los cactus columnares y sus polinizadores, sugiriendo que en situaciones tropicales los sistemas de polinización podrían ser especializados y extratropicales, tender a la generalización. Este patrón tiene sustento en estudios realizados en el hemisferio norte; sin embargo, en el hemisferio sur la HDG parece no cumplirse. El objetivo de este trabajo fue evaluar la biología de la polinización de dos especies de cactáceas columnares congénéricas: *Trichocereus atacamensis* y *T. tarijensis* en un área donde coexisten. Para ambas especies se caracterizó la morfología y fenología floral, se midió la producción de néctar y la concentración de azúcares; se registraron los visitantes florales y establecieron experimentos para evaluar sus sistemas reproductivos y la importancia relativa de la polinización diurna y nocturna. Las flores de ambas especies tienen una estructura similar. La duración de la antesis fue más prolongada en *T. atacamensis* (en promedio 37 h) mostrando una antesis diurna y nocturna, mientras que en *T. tarijensis* la antesis fue diurna (se cierran al anochecer) y duró en promedio 26 h. *Trichocereus atacamensis* mostró dos picos de producción de néctar, uno en la noche y otro más acentuado en el día. Por su parte, *T. tarijensis* mostró un pico de producción durante el día. Ambas especies tuvieron similares concentraciones de azúcares del néctar ( $C_{max} > 30\%$  Brix). Las dos especies mostraron sistemas de polinización que tienden a la generalidad. La abeja *Centris nigerrima* fue la principal especie visitante de sus flores y además actuó como polinizador. Otras abejas y el picaflor gigante *Patagona gigas* visitaron las flores de ambas especies y al tener contacto con las estructuras reproductivas, podrían ser también potenciales polinizadores. Las flores de *T. atacamensis* fueron visitadas también por la noche por dos especies de lepidópteros nocturnos (familias: *Noctuidae* y *Gelechiidae*). Para ambas especies los tratamientos de autogamia y geitonogamia no produjeron frutos, sugiriendo que éstas son marcadamente autoincompatibles. Las diferencias en la biología floral (segregación parcial de nicho) parecen contribuir a que ambas especies de cactus se encuentren en una misma región.

**Palabras clave:** Andes, autoincompatibilidad, *Cactaceae*, biología reproductiva, hemisferio sur, polinización.

## INTRODUCCIÓN

Las cactáceas columnares son un grupo de plantas estrechamente asociado a la polinización zoofílica (Gibson & Nobel 1986, Fleming *et al.* 2001, Valiente-Banuet *et al.* 2004). Estudios realizados en zonas tropicales del hemisferio norte muestran que los sistemas de polinización de algunas de sus especies son altamente especializados (polinizadas por murciélagos), mientras que en las templadas del mismo hemisferio tienden a exhibir sistemas de polinización más generalizados (polinización por animales de dos o más taxones, *sensu* la hipótesis de la dicotomía geográfica - HDG) (Valiente-Banuet *et al.* 1996, 1997, Nassar *et al.* 1997, Fleming *et al.* 2001, Mungia-Rosas *et al.* 2009, Arzabe *et al.* 2017, 2018).

Sin embargo, en regiones tropicales del hemisferio sur, los sistemas de polinización no parecen ser tan especializados como sugiere la HDG, sobre todo en los Andes tropicales. Donde, especies de cactus columnares como *Cleistocactus sepium*, *Harrisia tetraacantha*, *Neocardenasia herzogiana* (Arzabe *et al.* 2017), *Oreocereus fossulatus* (Larrea-Alcázar *et al.* 2018) y *Weberbauerocereus weberbaueri* (Sahley *et al.* 1996) son polinizados por animales de dos o más taxones (murciélagos, aves y/o insectos), mostrando sistemas de polinización generalizados. Además, los cactus columnares de las regiones tropicales del hemisferio sur pueden presentar otras estrategias reproductivas distintas a las especies del norte. Por ejemplo, *Oreocereus fossulatus* presenta un sistema reproductivo mixto (autogamia – xenogamia) que le permite producir frutos y semillas en ausencia de polinizadores (Larrea-Alcázar *et al.* 2018).

Dos especies representativas de los Andes centrales sudamericanos son *Trichocereus atacamensis* y *T. tarijensis* (Kiesling & Ferrari 2005, Hunt 2006, Navarro *et al.* 2012). *Trichocereus atacamensis* es un elemento característico de la Prepuna argentina y tiene un rango de distribución más sureño, en comparación con *T. tarijensis*. Por lo regular se encuentra entre los 2000 y 3000 m de altitud (Kiesling & Ferrari 2005). Sin embargo, existen poblaciones aisladas que ascienden hasta la Puna (sobre todo en Bolivia), ocupando laderas rocosas a una altitud de 3.600 a 4.100 m (Navarro *et al.* 2012). Por su parte, *T. tarijensis* se encuentra en la Puna a una altitud de 3.100 a 4.200 m, desde los Andes centrales de Bolivia hasta el norte argentino (Kiesling & Ferrari 2005, Navarro *et al.* 2012).

Ambas especies tienen distribuciones diferentes, pero pueden encontrarse excepcionalmente coexistiendo en ciertas regiones de la Puna boliviana, concretamente en el margen norte del salar de Uyuni. Fuera de esta zona, estas especies no comparten su presencia (Navarro & Maldonado 2002). De acuerdo con la “teoría del nicho” - propuesta por Hutchinson (1959)-, las especies poseen un nicho exclusivo, representado por el rango de condiciones y recursos que necesitan para poder vivir. La coexistencia supone una diferenciación o segregación de los nichos de las especies, que evita la competencia por recursos. Si dos o más especies compiten por los mismos recursos (nichos similares), estas no podrían coexistir de forma estable. Lo que resultaría en el dominio y persistencia de uno de los competidores y la extinción del o los competidores menos aptos, de acuerdo al principio de “la exclusión competitiva” -propuesto por Gause (1934). Las especies congénéricas como *T. atacamensis* y *T. tarijensis* tienden a parecerse, pero para coexistir debe haber cierto grado de diferenciación de acuerdo con la teoría de la “similitud limitante” de MacArthur & Levins (1964). Por ello, se esperaría que estas dos especies posean rasgos completa o parcialmente diferenciados en varios aspectos de su biología, entre ellos la reproductiva.

En este estudio se evaluaron los sistemas de polinización y reproductivos de ambas especies con el fin de evaluar las siguientes hipótesis: 1) Las cactáceas columnares *T. atacamensis* y *T. tarijensis* poseen un sistema de polinización generalizado, debido a que en los Andes tropicales, las condiciones limitantes de la altitud y clima impredecible hacen que sus sistemas de polinización permitan la participación de varias especies. Estas condiciones ocasionarían que la HDG (que predice sistemas especializados en regiones tropicales) no se cumpla en las especies de cactáceas columnares que crecen en esta región (Valiente-Banuet et al. 1996, Larrea-Alcázar & López 2011, Arzabe et al. 2017, Larrea-Alcázar et al. 2018); y 2) ambas especies, a pesar de estar emparentadas (por lo que podrían competir por polinizadores), diferirían en al menos algún parámetro relacionados con la interacción con sus polinizadores, permitiendo a ambas especies coexistir en una misma área (McArthur & Levins 1964, Webb et al. 2002).



## **OBJETIVOS**

### **Objetivo General**

Comparar la biología de la polinización de dos cactus columnares: *Trichocereus atacamensis* y *T. tarijensis*.

### **Objetivos Específicos**

- Determinar los patrones temporales de la antesis de las flores de ambas especies.
- Analizar la morfología floral de ambas especies.
- Evaluar la producción de néctar (volumen y concentración de azúcares) de ambas especies.
- Determinar la tasa de visitantes florales (diurnos y nocturnos) para ambas especies.
- Identificar los sistemas reproductivos de ambas especies (autogamia, xenogamia y geitonogamia), incluyendo la importancia relativa de sus visitantes florales diurnos y nocturnos.

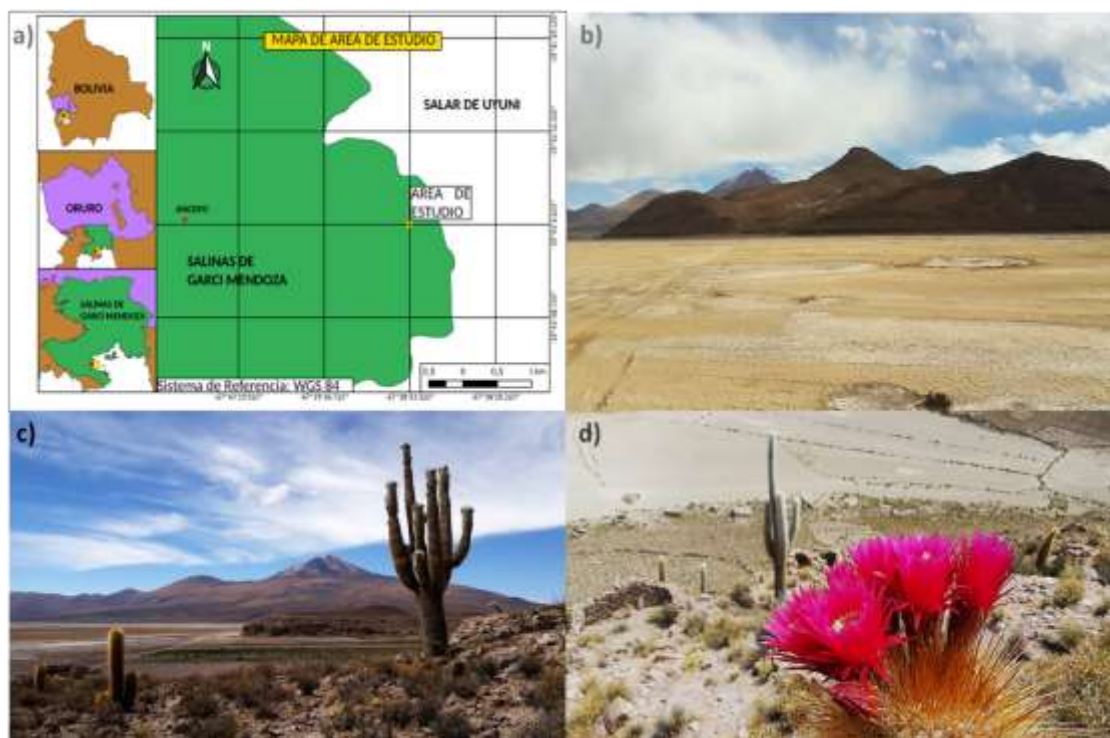
## **METODOLOGÍA**

### **Área de estudio**

El estudio fue realizado en la serranía Puchucaya (19°43'30.8" LS y 67°39'17.8" LO) que se encuentra a 3 km de la comunidad de Ancoyo, Oruro (Bolivia), distribuyéndose desde los 3.730 - 4.050 m (Fig. 1). La temperatura media anual en la región es de 9°C, siendo la temperatura máxima media de 18.3°C y la mínima media de -0.4°C. Presenta altos niveles de radiación solar incidente, fuertes vientos y una precipitación media de 242.3 mm anuales concentrada en los meses de verano (Navarro & Maldonado 2002, INE 2005, SENAMHI 2005, Navarro 2011).

La región está dominada por un bioclima xérico seco semiárido (Navarro 2002). La vegetación de la zona se ha desarrollado en cerros de origen volcánico, que corresponden a la región andina tropical, provincia puneña xerofítica, que están caracterizadas por la presencia de matorrales de *Baccharis boliviensis*, *Parastrephia lepidophylla*, *Mutisia*

*lanigera*, *Lycium chñar* y pajonales de *Stipa* sp. (Navarro & Maldonado 2002, Navarro 2011). Como elementos conspicuos de la vegetación se encuentran individuos de *T. atacamensis* y *T. tarijensis* (Fig. 1) cuyo periodo de floración se inicia antes de la temporada de lluvias hacia finales del mes de octubre y culmina a finales del mes de diciembre.



**Figura 1.** Ubicación geográfica del área de estudio: a) mapa del área en el sistema de referencia WGS 84, b) Serranía Puchucaya, Oruro - Bolivia, c) y d) Comunidad de cactáceas columnares compuesta por *Trichocereus atacamensis* y *T. tarijensis* en la serranía Puchucaya.

## Especies de estudio

*Trichocereus atacamensis* (Phil.) W. T. Marshall & T. M. Bock se caracteriza por tener una forma de vida columnar arborescente, poco ramificada, alcanzando los 5 a 10 m de alto. Tallos cilíndricos y erguidos, el principal alcanza los 70 cm de diámetro cerca a la base. En el estrato superior, los tallos alcanzan un diámetro de 30 cm. Presentan de 20 a más de 30 costillas. Areolas circulares prominentes. Espinas fuertes y largas (<10 cm) de color amarillo-marrón en la primera porción del tallo principal. Las espinas por encima de las ramificaciones son flexibles, de más de 5 cm de largo y de color blanquecino. Las flores

infundibuliformes de 10 a 14 cm de largo x 10 a 12 cm de diámetro, corola blanca, el tubo floral cubierto de escamas triangulares cubierto de denso pelo blanquecino. Frutos globosos de 5 a 8 cm de diámetro, carnosos, verdes, cubiertos de pelos, se abren al madurar. Las semillas son pequeñas, negras y brillantes (Anderson 2001, Kiesling & Ferrari 2005, Hunt 2006). Se encuentra distribuida en los Andes secos sudamericanos en Bolivia, Argentina y Chile. En Bolivia, se encuentra al oeste del Altiplano centro-meridional, en la cuenca del salar de Uyuni, a una altitud entre 3.600 y 4.100 m, ocupando terrazas calcáreas lacustres y suelos rocosos, pertenecientes a la región Andina tropical, provincia puneña xerofítica (Kiesling & Ferrari 2005, Hunt 2006, Navarro *et al.* 2012). También hay pequeñas poblaciones en el extremo oeste de Tarija, a 3300-3500 m, en los límites entre la Puna y la Prepuna (RP López, obs. pers. 2021).

*Trichocereus tarijensis* (Vaupel) Werderm., se caracteriza por tener una forma de vida columnar arborescente, simple o poco ramificada, alcanzando hasta los 5 m de alto por 40 cm de diámetro. Los tallos poseen 25 o más costillas. Areolas circulares cubiertas de corto pelo blanco. Espinas numerosas, fuertes, de color amarillo pálido a blanquecino de 1 a 8 cm de largo. Flores infundibuliformes de 9 a 12 cm de largo x 8 a 10 cm de diámetro, de acuerdo al color de la corola, se distinguen dos morfotipos: de flor blanca y de flor rosada. El tubo floral presenta escamas triangulares, cubierto de pelos blanquecinos o marrones. Fruto ovoide de 5 x 3 cm, verde claro, pulpa blanquecina, se abre ligeramente en 3 o 4 valvas al madurar. Semillas ovoides aplanadas lateralmente, pequeñas y negras (Anderson 2001, Hunt 2006). Se distribuye desde Bolivia hasta el norte argentino (Anderson 2001, Kiesling & Ferrari 2005, Hunt 2006). En Bolivia se encuentra en la parte este del Altiplano centro-sur y cordillera Oriental Centro-sur, en los departamentos de Chuquisaca, Cochabamba, La Paz, Oruro, Potosí y Tarija, en laderas montañosas con suelos secos y pedregosos en cerros de la parte oriental del Altiplano, en un bioclima orotropical y supratropical, en elevaciones de 3.100-4.200 m (Beck 1988, Navarro *et al.* 2012, Kiesling & Ferrari 2015).

## **Métodos**

Se realizaron varias incursiones al área de estudio desde el año 2017 al 2019. El primer viaje de prospección se realizó a finales de la primavera de 2017 (principios de diciembre), con el objetivo de comprobar la existencia de las dos especies de estudio. Durante el año 2018 se

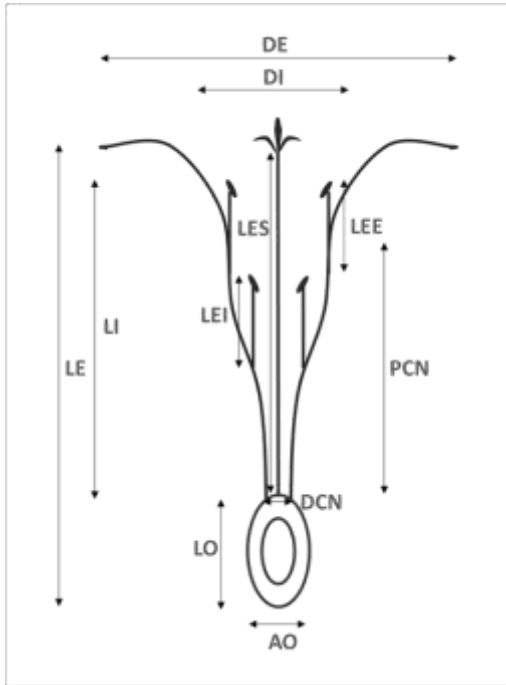
realizaron dos incursiones. Una a mediados de primavera antes del inicio del ciclo reproductivo (principios de octubre) en la cual se coordinó con las autoridades originarias para la realización de este trabajo y se realizó el estudio poblacional. La segunda incursión se realizó durante el periodo de floración común de ambas especies (noviembre a diciembre) donde se estudió la morfología y biología floral, la antesis, recompensas florales y se establecieron los experimentos para evaluar los sistemas reproductivos en campo. La última incursión se realizó durante el periodo de fructificación (febrero a marzo) para evaluar los resultados de los experimentos.

### **Densidad poblacional**

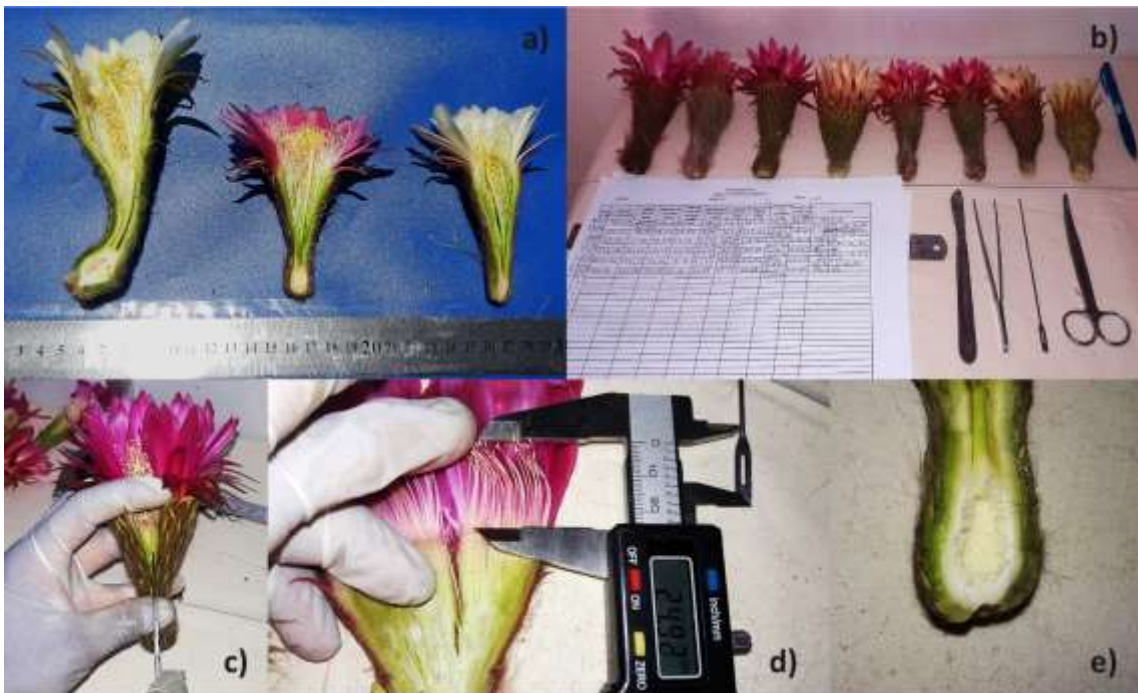
Para conocer la densidad poblacional de ambas especies en la serranía de Puchucaya se utilizó la metodología propuesta por Pinto & Moscoso (2004). Se establecieron tres transectos a lo largo de un gradiente altitudinal: T1 en orientación noreste, T2 orientación este y T3 orientación sueste. No se encontraron especímenes en las otras orientaciones. A lo largo de los transectos se establecieron cuadrantes de 10 x 10 m (100 m<sup>2</sup>) espaciados por 10 m. En cada cuadrante se registró el número total de individuos de ambas especies (Pinto 2002, Pinto & Moscoso 2004, Godínez-Alvarez *et al.* 2008). La superficie total muestreada fue de 5.700 m<sup>2</sup>.

### **Morfología y biología floral**

Con el propósito de analizar la morfología y biología de las flores de ambas especies, se coleccionaron 22 flores abiertas de *T. atacamensis* y 34 flores de *T. tarijensis* (una flor/individuo). En esta segunda especie, 17 flores correspondieron al morfotipo de flor rosada y 17 del de flor blanca. Con un calibrador vernier se realizaron las siguientes mediciones en campo: longitud externa (mm), longitud interna (mm), diámetro de la corola (mm), diámetro interno del perianto (mm), profundidad del nectario (mm), altura del estigma (mm) y altura de los estambres (mm) (Fig. 2 y 3) (De Viana *et al.* 2001, Larrea-Alcázar & López 2011, Valdés *et al.* 2011). Se almacenaron los ovarios de las flores en etanol al 70% hasta su revisión en laboratorio del Herbario Nacional de Bolivia (LPB), donde se contabilizó el número de óvulos por ovario en laboratorio con ayuda de un estereoscopio (de Viana *et al.* 2001).



**Figura 2.** Diagrama floral de *T. atacamensis* y *T. tarijensis*. Se muestran los parámetros cuantificados en mm para este estudio: longitud externa (LE), longitud interna (LI), diámetro de la corola (DE), diámetro interno de la corola (DI), profundidad de la cámara de néctar (PCN), diámetro de la cámara de néctar (DCN), largo del ovario (LO), ancho del ovario (AO), longitud del estigma (LES), longitud de los estambres inferiores (LEI) y longitud de los estambres superiores (LEE).



**Figura 3.** Mediciones de los parámetros morfométricos de las flores de *Trichocereus atacamensis* y *T. tarijensis*: a) Flores disectadas de: *T. atacamensis* (derecha) *T. tarijensis* morfotipo rosado (centro) y *T. tarijensis* morfotipo blanco (izquierda), b) Registro de los datos morfológicos, c) disección de flor de *T. tarijensis*, d) medición de los estambres con ayuda de un vernier y e) corte longitudinal de la flor de *T. atacamensis*, se puede apreciar el ovario y óvulos.

## **Antesis floral**

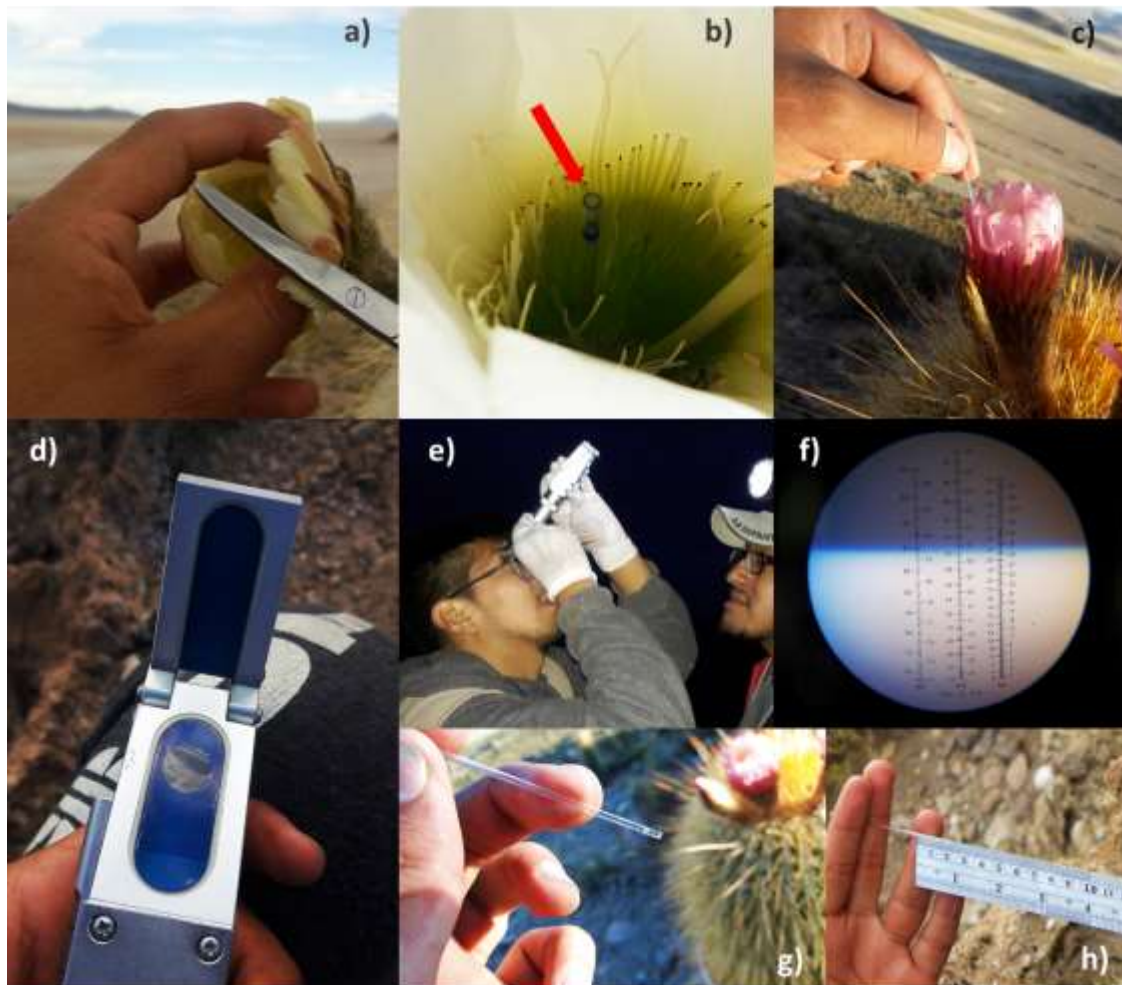
Para caracterizar la antesis de cada especie, a principios de noviembre de 2018 se seleccionaron y marcaron 15 individuos distintos con brotes florales por cada especie (Dafni 1992). Se registró el progreso de la floración hasta la apertura de la flor. Se determinaron los horarios de apertura y cierre (hora del día), la duración de la antesis (horas y días), dehiscencia de los estambres (h) y receptividad estigmática (h) (Dafni 1992, Keans & Inouye 1993, De Viana *et al.* 2001, Larrea-Alcázar & López 2011). Estos últimos se registraron en periodos de 2 h hasta el cierre completo de las flores. La receptividad estigmática se evaluó con la prueba del peróxido de hidrógeno, introduciendo un lóbulo del estigma en un tubo de ensayo con una solución de agua oxigenada (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) al 3%. Se consideró el estigma receptivo cuando se formaron burbujas a lo largo del lóbulo evaluado (Keans & Inouye 1993).

## **Recompensas florales**

Con el propósito de analizar las recompensas florales de cada especie, se seleccionaron 15 flores de *T. atacamensis* y 15 flores de *T. tarijensis* morfotipo rosado (antes de su apertura y una flor por individuo), las cuales fueron cubiertas con mallas de exclusión hechas de tela tul (para velo de novia) de color blanco para evitar que llegaran visitantes a las flores. Se registró el volumen de néctar secretado cada dos horas durante la antesis, extrayendo con tubos microcapilares de 60 mm<sup>3</sup> (Larrea-Alcázar & López 2011, Valdés *et al.* 2011).

Las flores fueron emasculadas (castración floral) antes de la antesis para facilitar la extracción de néctar. Se realizaron pruebas preliminares de emasculación para evaluar el impacto de esta en la sobrevivencia de la flor y producción de néctar (Larrea-Alcázar & López 2011, Valdés *et al.* 2011). Además, se esparció una sustancia formicida (MAPEX, Cipermetrina al 0,3%) en la base del cactus para evitar la llegada de las hormigas a las flores. La concentración de azúcares totales (sacarosa, glucosa, fructosa) del néctar (°Brix = indica el contenido de azúcares totales sin discriminar por tipo) se determinó con un refractómetro de mano (Kelilong Electron Co., Ltd., Brix valores 0–90%) (Fig. 4) (Dafni 1992, De Viana *et al.* 2001, Larrea-Alcázar & López 2011, Valdés *et al.* 2011). La relación entre el volumen de néctar producido y la concentración de néctar se analizó mediante análisis de correlación de Spearman (Larrea-Alcázar & López 2011, Larrea-Alcázar *et al.* 2018).





**Figura 4.** Medición del volumen y concentración de azúcares del néctar de *Trichocereus atacamensis* y *T. tarijensis*. a) Emasculación de capullos florales cercanos a abrirse, b) extracción del néctar con ayuda de un tubo capilar (indicado por la flecha roja), d) y e) medición de la concentración de azúcares del néctar con ayuda de un refractómetro de mano, f) lectura de la concentración de azúcares del néctar, g) y h) medición del volumen de néctar producido.

### Visitantes florales

En noviembre de 2018 se realizaron los registros de visitantes florales mediante observaciones directas y capturas en varias flores de ambas especies durante nueve días no consecutivos, en periodos de treinta minutos y con intervalos de una hora y media (Dafni 1992). Se registraron los visitantes florales diurnos desde las 6 am-7 pm (6, 8, 10, 12, 14, 16 y 18 h) y a los visitantes florales nocturnos desde 8 pm-4 am (20, 22, 0, 2 y 4 h)

(Schlumpberger & Badano 2005, Valiente-Banuet *et al.* 2007, Rojas-Sandoval & Meléndez-Ackerman 2009, Larrea-Alcázar & López 2011, Valdés *et al.* 2011, Larrea-Alcázar *et al.* 2018). Los visitantes nocturnos fueron observados con linternas de filtro rojo que producen luz discreta, mantienen la visión nocturna y no afectaron la actividad de los visitantes florales nocturnos (Valiente-Banuet *et al.* 2007).

Las visitas se registraron bajo un código para cada especie tomando en cuenta el tiempo de visita (s), comportamiento y las visitas legítimas (cuando los visitantes tocan uno o ambos órganos reproductivos “anteras, estigma”). Los visitantes florales vertebrados (aves) se registraron por medio de fotos para su posterior identificación con el uso de la Guía de Aves de Bolivia (Herzog *et al.* 2017). Los visitantes florales invertebrados (insectos) se capturaron con redes entomológica y se preservaron en tubos eppendorf de 5 ml con alcohol al 70% para su posterior identificación en la Colección Boliviana de Fauna (Escobar 2013).

### **Sistemas reproductivos**

Se realizaron experimentos de polinización para evaluar los sistemas reproductivos y la eficacia de los polinizadores diurnos y nocturnos. Durante el periodo temprano de floración (noviembre de 2018), se seleccionaron 10 brotes florales grandes (cerca de florecer) por especie (de diferentes individuos) por cada tratamiento de los siguientes cinco (en total 50 flores por especie, 100 flores en total): 1) *autopolinización autónoma* (autogamia). Se cubrieron las flores seleccionadas con mallas de exclusión para evitar la llegada de visitantes o depredadores florales y se aseguraron con una cuerda de color rojo. 2) *Polinización manual* con polen del mismo individuo, pero de diferente flor (geitonogamia). Se transfirió, con ayuda de un pincel, el polen de una flor al estigma de otra flor del mismo individuo. Las flores se cubrieron con mallas de exclusión y se aseguraron con una cuerda de color amarillo. 3) *Polinización manual cruzada* (xenogamia). Con un pincel se transfirió el polen de una flor de un individuo al estigma de una flor de otro individuo ubicado a una distancia mínima de 30-50 m. Se cubrieron con mallas de exclusión y se aseguraron con una cuerda de color verde. 4) *Apomixis* (agamospermia). Se emascularon las flores (remoción total de los estambres). Se cubrió cada flor con mallas de exclusión y se amarraron esta con una cuerda de color azul. 5) *Polinización natural* (control). Se marcaron las flores con una cuerda de color blanco y no se las cubrió en ningún momento. Se realizaron observaciones hasta que se formaran o se



abortaran los frutos por cada tratamiento. Se registraron las proporciones de frutos producidos por cada tratamiento y se realizó el recuento de las semillas por los frutos que se formaron (Fig. 5) (Dafni 1992, Larrea-Alcázar & López 2011, Valdéz *et al.* 2011, Larrea-Alcázar *et al.* 2018).

Para evaluar la importancia relativa de la polinización diurna y nocturna se realizaron dos experimentos: 1) *polinización diurna* y 2) *polinización nocturna*. Para ello se seleccionaron 10 flores por especie (de diferentes individuos) por cada tratamiento (en total 20 flores por especie). Tomando en cuenta la duración del día para la latitud de 19°43'30.8", cercano a 13 h en los meses próximos al solsticio de verano, para la polinización diurna se dejaron expuestas las flores a los polinizadores diurnos desde las 6 am hasta las 7 pm (13 h); el resto del tiempo se cubrieron con mallas de exclusión y se amarraron con cuerda de color morado. Para la polinización nocturna, se dejaron expuestas las flores a los polinizadores desde las 7 pm hasta las 6 am (11 h); el resto del tiempo se cubrieron con mallas de exclusión y se amarraron con cuerda de color negro (Dafni 1992, Larrea-Alcázar & López, Valdés *et al.* 2011, Larrea-Alcázar *et al.* 2018). Se realizaron observaciones hasta que se formaran o abortaran los frutos por cada tratamiento. Se registraron las proporciones de frutos y el número de semillas producidas por tratamiento (Fig. 5) (Larrea-Alcázar *et al.* 2018).



**Figura 5.** Experimentos de polinización para evaluar los sistemas reproductivos y la eficacia de los polinizadores diurnos y nocturnos en *Trichocereus atacamensis* y *T. tarijensis*. a) Identificación de brotes florales cercanos a abrirse, b) despejado del área circundante al brote floral, c), d) y e) puesta de las mallas de exclusión y marcaje de los especímenes, f) y g) abertura de las flores evaluadas, h), i) y j) fructificación de los tratamientos de experimentos reproductivos y recolección de los frutos maduros, k) y l) extracción de las semillas.

## Análisis de datos

Las diferencias entre la proporción de frutos y número semillas se analizaron con un ANOVA de dos vías, donde la variable dependiente fue la proporción de frutos (%) y el número de semillas producidas y la variable independiente el tratamiento. Para la comparación entre tratamientos de sistema reproductivo, se realizó y se aplicó una prueba a posteriori Tukey de comparación de múltiples medias (Dafni 1992, Zapata & Arroyo 1978, Nassar & Ramírez 2004, Fagua & Ackerman 2011, Larrea-Alcázar & López, 2011, Escobar, 2013).

Para evaluar el grado de autocompatibilidad de ambas especies, se calculó el índice de autoincompatibilidad (IAI):

$$IAI = \frac{N\bar{S}AP}{N\bar{S}PC}$$

Donde,  $N\bar{S}AP$  es el número promedio de semillas por fruto del tratamiento de autopolinización y  $N\bar{S}PC$  el número promedio de semillas por fruto del tratamiento de polinización cruzada. Valores de ISI iguales a 1 indican auto-compatibilidad; valores entre 0.2 y 1 indican auto-incompatibilidad incompleta y valores menores a 0.2 indican auto-incompatibilidad. También se calculó el índice de autogamia (IA):

$$IA = \frac{\%PFAA}{\%PFAP}$$

Donde, %PFAA se refiere al porcentaje de formación de frutos del tratamiento de autogamia y %PFAP se refiere al porcentaje de formación de frutos del tratamiento de autopolinización. Los valores de IAS iguales a 1 indican autogamia completa, mientras que valores entre 0 y 1 indican autogamia parcial (Zapata & Arroyo 1978). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS STATISTICS v. 25 con un nivel de significancia de 0.05.

## RESULTADOS

### Densidad poblacional

La densidad poblacional promedio para *T. atacamensis* fue de 144 ind/ha y para *T. tarijensis* de 142 ind/ha. Además, se pudo contabilizar el porcentaje de adultos reproductivos de interés para este estudio, en 31.96% para *T. atacamensis* y 55.80% para *T. tarijensis* (Tabla 1).

**Tabla 1.** Resultados del estudio poblacional de *Trichocereus atacamensis* y *T. tarijensis* (*Cactaceae*) en la serranía de Puchucaya.

Transectos	<i>Trichocereus atacamensis</i>			<i>Trichocereus tarijensis</i>		
	T1	T2	T3	T1	T2	T3
# de parcelas	23	18	16	23	18	16
Superficie muestreada (m <sup>2</sup> )	2300	1800	1600	2300	1800	1600
Densidad/transecto (ind/ha)	87	183	163	348	11	69
Densidad promedio (ind/ha)		144			142	
% Adultos		31.96			55.80	

### Morfología y biología floral

Las flores de *T. atacamensis* se desarrollan sobre los 2 m de altura y están distribuidas en el tercio superior del tronco principal y las ramas laterales. Su corola siempre es blanca y los tépalos circundantes a la corola son de color verdoso a rojizo (Fig. 6). Las flores son infundibuliformes, con un largo promedio de 143.45 mm (DE= 3.5 mm), contando con un tubo floral largo de 122.50 mm en promedio (DE= 0.95), nectarios profundos y gran cantidad de óvulos, en promedio 9049 (DE= 2082) (Tabla 2). En el caso de *T. tarijensis*, en la zona de estudio se encuentran dos morfotipos: 1) de flores blancas y 2) de flores rosadas, siendo este último el más abundante en la zona. Las flores se distribuyen casi exclusivamente en situación subapical, formando una media luna (Fig. 6). Son similares en forma a *T. atacamensis*, pero con parámetros florales algo menores (Tabla 2).





**Figura 6.** Características generales de *Trichocereus atacamensis* y *Trichocereus tarijensis* (Cactaceae). *Trichocereus atacamensis*: a) hábito de crecimiento, b) flor, c) tépalos rojizos, d) tépalos verdosos y e) distribución de las flores. *Trichocereus tarijensis*: f) hábito de crecimiento, g) morfotipo de flores blancas, h) morfotipo de flores rosadas y i) floración subapical en media luna.

**Tabla 2.** Parámetros morfométricos florales de *Trichocereus atacamensis* y *T. tarijensis* (Cactaceae). Se muestran datos tomados de 22 flores (n= 22) de *T. atacamensis*, de 17 flores (n= 17) de *T. tarijensis* del morfotipo de flores blancas (Fb) y 17 flores (n= 17) de *T. tarijensis* del morfotipo de flores rosadas (Fr). Se muestran el promedio, la desviación estándar (SD) y los valores mínimos y máximos (Min – Max) para cada variable. Los parámetros medidos son: longitud externa (LE), longitud interna (LI), diámetro de la corola (DE), diámetro interno del perianto (DI), profundidad de la cámara de néctar (PCN), diámetro de la cámara de néctar (DCN), longitud del estilo (LES), área estigmática (AE), longitud de los estambres inferiores (LEI), longitud de los estambres superiores (LEE), largo del ovario (LO), anchura del ovario (AO) y número de óvulos/ovario (NOV).

Parámetros morfométricos	<i>T. atacamensis</i> (n= 22)		<i>T. tarijensis</i> Fb (n= 17)		<i>T. tarijensis</i> Fr (n= 17)	
	Promedio (SD)	Min - Max	Promedio (SD)	Min - Max	Promedio (SD)	Min - Max
LE (mm)	143.45 (3.5)	136.43-149.92	110.22 (5.89)	105.24-121.13	122.76 (11.73)	106.03-145.92
LI (mm)	122.50 (0.95)	120.03-123.94	92.38 (6.38)	84.15-102.31	101.08 (6.29)	84.73-116.55
DE (mm)	121.59 (2.09)	118.48-125.39	95.31 (8.46)	74.28-107.26	99.35 (7.77)	80.76-115.06
DI (mm)	27.52 (1.69)	25.24-30.76	20.47 (1.68)	18.52-23.84	22.43 (3.60)	17.03-27.67
PCN (mm)	85.88 (4.06)	75.22-91.14	58.64 (4.21)	51.50-65.23	64.13 (6.03)	55.53-71.73
DCN (mm)	3.75 (0.35)	3.05-4.29	3.77 (0.21)	3.42-4.11	3.73 (0.32)	3.18-4.11
LES (mm)	103.73 (0.85)	102.35-105.44	67.79 (11.61)	54.53-89.03	72.92 (7.46)	66.54-87.19
AE (mm <sup>2</sup> )	491.79 (37.86)	411.51-544.08	203.64 (37.49)	150.66-288.02	276.82 (94.78)	162.18-481.49
LEI (mm)	40.51 (1.16)	38.26-42.31	36.27 (3.16)	31.38-41.63	37.57 (3.36)	32.21-42.24
LEE (mm)	27.11 (2.78)	23.12-31.17	24.35 (3.67)	19.69-31.18	26.46 (2.42)	19.92-29.63
LO (mm)	28.55 (1.50)	26.86-32.46	8.48 (1.48)	6.69-11.94	9.36 (2.04)	7.80-14.54
AO (mm)	23.03 (0.60)	22.14-24.03	6.18 (1.04)	4.51-8.34	6.57 (1.15)	4.63-9.18
NOV	9049 (2082)	6020-12850	7004 (930)	5390-8680	7455 (1000)	6260-9350

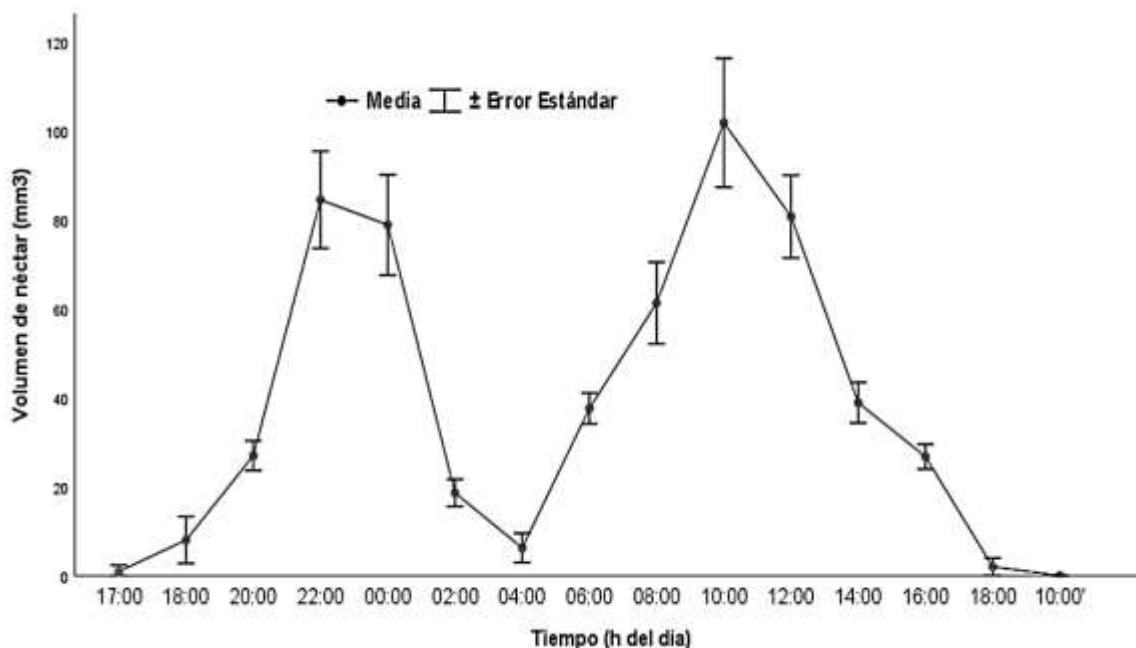
### Antesis floral

La antesis de las flores de *T. atacamensis* abarcó cerca de dos días e incluyó hasta dos periodos nocturnos. Las flores de esta especie permanecieron abiertas en promedio 37h (Min= 25h, Max= 44h, DE= 7.61, n= 15 en todos los casos). Empezaron a abrirse hacia el final de la tarde (17:00-18:00 h), alcanzando un máximo de apertura floral luego de 5-6 h cerca de las 22:00 h. Permanecieron abiertas hasta su cierre que tuvo lugar a las 08:00h del segundo día (Min= 19:00h del día siguiente, Max= 13:00h del segundo día, DE= 3.98). La dehiscencia de los estambres comenzó en promedio a los 12.9 min después de abierta la flor (Min= 8 min, Max= 18min, DE= 2.84) y el estigma se volvió receptivo en promedio a los 1.9 min luego de iniciarse la apertura floral (Min= 0 min, Max= 5min, DE= 1.94).

La antesis de las flores de *T. tarijensis* abarcó cerca de un día con una duración de 26h (Min= 21h, Max= 40h, DE= 5.9, n= 15 en todos los casos). Se abrieron ligeramente por la tarde a las 16:00 h (Min= 15:00h, Max= 17:00) y permanecieron así hasta el día siguiente cuando se abrieron totalmente, alcanzando la apertura total a las 11:00h, es decir, luego de 19 h de iniciada la antesis. El cierre floral tuvo lugar generalmente al día siguiente, en promedio a las 19:00h (Min = 14:00h del día siguiente, Max= 08:00h del segundo día, DE= 3.98). La dehiscencia de los estambres se inició en promedio a 16.2 min después del inicio de la apertura floral (Min= 12 min, Max= 22min, DE= 3.05) y el estigma estuvo receptivo desde el inicio de la apertura floral.

### **Recompensas florales**

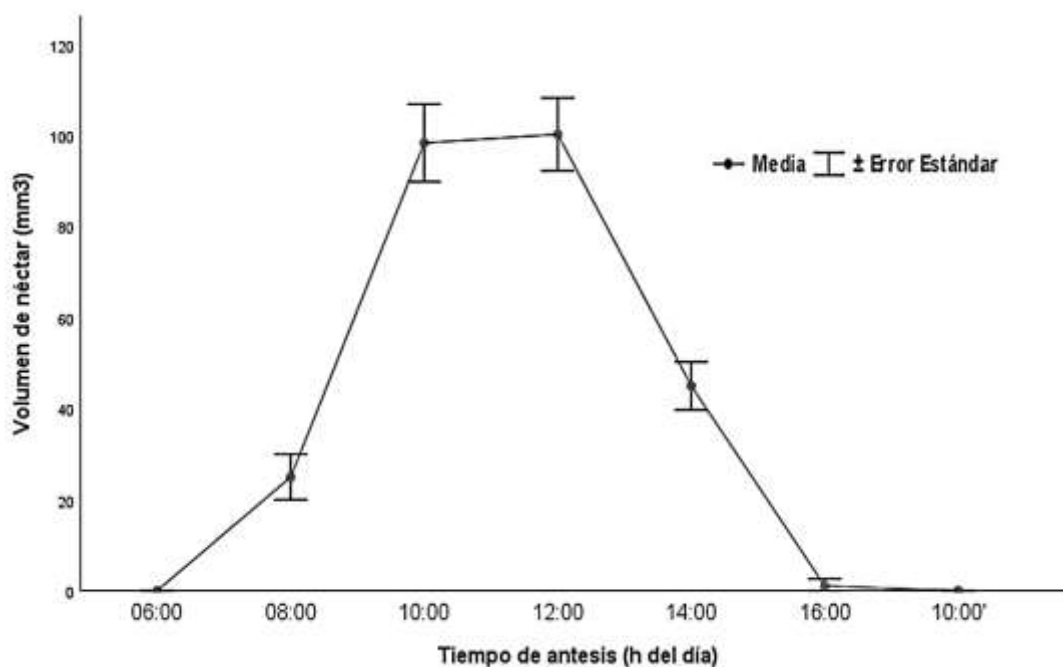
Se identificaron dos picos de producción de néctar en *T. atacamensis*. El primero tuvo lugar en la noche del día de apertura floral (22:00-00:00 h) y el segundo más acentuado a la mañana siguiente (10:00 h) (Fig. 7). Posterior al segundo pico, la producción de néctar decreció hasta la tarde del día siguiente a la apertura. En el segundo día ya no se registró producción de néctar (Fig. 7). La concentración de azúcares (% Brix= porcentaje de azúcares totales) promedio durante toda la antesis fue de 27.54 % Brix (DE= 2.54, n= 225), siendo la concentración mínima registrada 24.75 % Brix y la máxima 31.57 % Brix, que tuvieron lugar a las 04:00 h y 10:00 h, respectivamente. Se encontró una correlación positiva entre la producción y concentración de azúcares del néctar ( $\rho= 0.775$ ,  $P= 0.10$  y  $n= 225$ ).



**Figura 7.** Producción de néctar de las flores de *Trichocereus atacamensis* en el primer día de la antesis medida en mm<sup>3</sup>. Los círculos negros representan la producción de néctar y las barras de error las desviaciones estándar.

La producción de néctar de *T. tarijensis* tiene lugar solo en el día, desde las 08:00 h hasta las 16:00 h. Se identificó un pico de producción entre las 10:00 h y 12:00 h, después del cual la producción decrece hasta hacerse nula; el día siguiente al inicio de la antesis no se registró producción de néctar (Fig. 8). La concentración de azúcares promedio durante toda la antesis fue de 27.26 % Brix (DE= 4.83, n= 105). La máxima concentración registrada fue 30.83 % Brix y la mínima 20.23 % Brix, que tuvieron lugar a las 12:00 h y 14:00 h respectivamente. Se encontró una correlación alta entre producción y concentración de azúcares del néctar ( $\rho = 0.932$ ,  $P = 0.10$  y  $n = 105$ ).





**Figura 8.** Producción de néctar de las flores de *Trichocereus tarijensis* en el primer día de la anthesis medida en mm<sup>3</sup>. Los círculos negros representan la producción de néctar y las barras de error las desviaciones estándar.

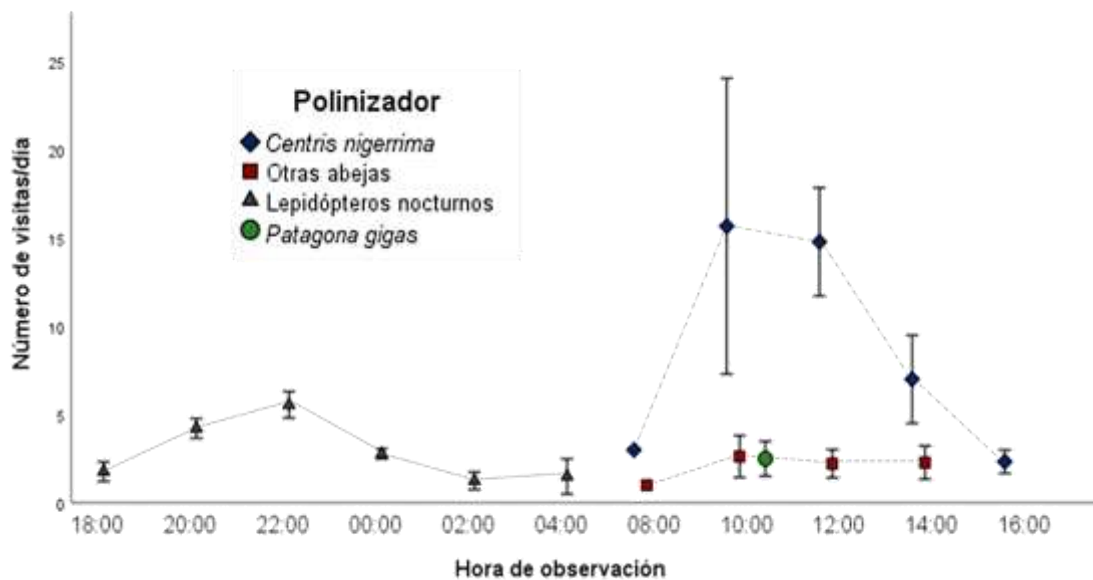
### Visitantes florales

Se registraron 12 especies de visitantes florales diurnos invertebrados en *T. atacamensis*: siete himenópteros, entre ellos tres abejas: *Centris nigerrima*, *Colletes* sp. y *Halictus* sp. 1, una especie de avispa *Ammophila lampei* y tres especies de hormigas *Azteca* sp., *Camponotus bocky* y *Camponotus* sp., una especie de coleóptero de la familia *Nitidulidae* y dos especies de dípteros de la familia *Chloropidae* y *Otitidae* (Fig. 11). Se registraron tres visitantes florales diurnos vertebrados: un troquiliforme, *Patagona gigas* (colibrí gigante), y dos passeriformes: *Phygilus atriceps* (fringilo de capucha negra) y *Asthenes dorbignyi* (canastero) (Fig. 12).

El visitante más frecuente (tasa de visita= 0.471) fue la abeja *Centris nigerrima*, la cual concentró sus visitas entre las 10:00 h a las 14:00 h del primer día de anthesis (Fig. 5a). El tiempo de visita máximo fue de 30 min y el mínimo 0.07 min (Prom= 6.41, DE= 10.28, n= 766). Se alimentó de néctar y recogió polen; al hacerlo tocó el estigma, por lo que se consideró el principal polinizador de *T. atacamensis*. Los otros visitantes diurnos que

tuvieron contacto con el estigma fueron otras abejas: *Colletes* sp. y *Halictus* sp. 1 (tasa de visita 0.076), además del colibrí *Patagona gigas* (tasas de visita 0.007) (Fig. 13).

Se identificaron dos especies de invertebrados como visitantes florales nocturnos exclusivos, los que ocasionalmente durante su visita tocaron las estructuras reproductivas de las flores (las hormigas *Azteca* sp., *Camponotus bocky* y *Camponotus* sp. tienen su mayor actividad en la mañana y tarde, pero se pudieron encontrar a las 20:00 h), una especie de mariposa nocturna de la familia *Noctuidae*: *Helicoverpa* sp. y una especie de la familia *Gelichiidae* (Fig 13). La más frecuente es *Helicoverpa* sp. (tasa de visita= 0.141), la cual tuvo mayor actividad a las 22:00 h (Fig. 9).

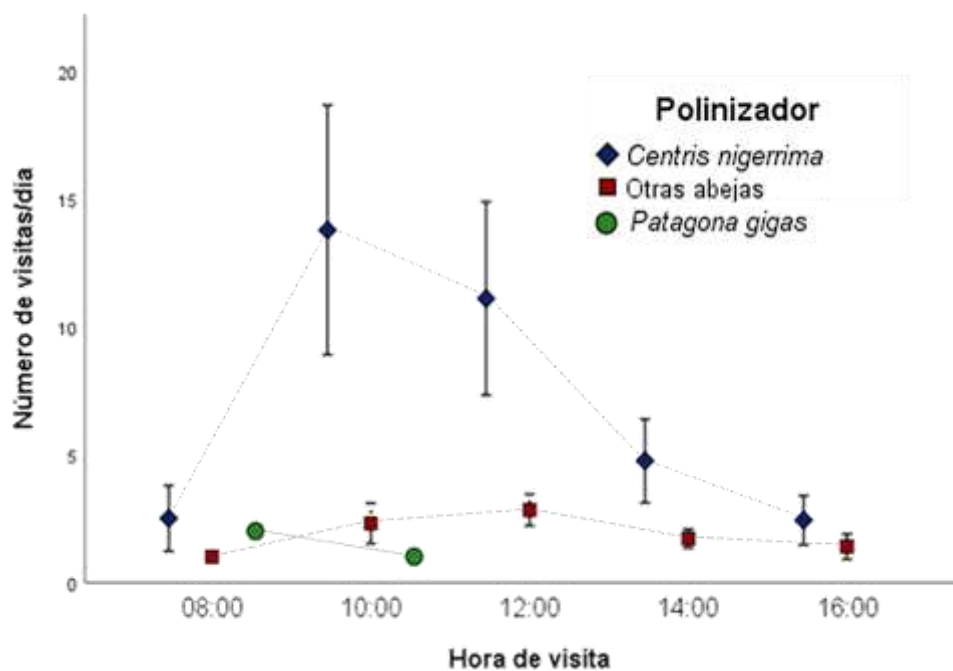


**Figura 9.** Número de visitas promedio por flor de *Trichocereus atacamensis* en el primer día de la antesis. Los íconos (rombo, cuadrado, triángulo y círculo) representan un tipo de polinizador efectivo.

En el caso de *T. tarijensis* se registraron solo visitantes florales diurnos. Se identificaron 12 especies de invertebrados: siete himenópteros, entre ellas cuatro abejas: *Centris nigerrima*, *Colletes* sp., *Halictus* sp. 1 y *Halictus* sp. 2, y tres hormigas: *Azteca* sp., *Camponotus bocky* y *Camponotus* sp.; una especie de coleóptero de la familia *Nitidulidae*, un hemíptero de la familia *Coreidae* y dos dípteros de la familia *Chloropidae* y *Otitidae* (Fig. 11). Los

vertebrados registrados fueron dos aves: *Patagona gigas* (picaflor gigante) y *Phrygilus atriceps* (fringilo de capucha negra) (Fig. 12).

El visitante más frecuente (tasa de visita= 0.482), e igual que en el caso de *T. atacamensis*, considerado el principal polinizador, fue la abeja *Centris nigerrima*, la que concentra su actividad entre las 10:00 h y 12:00 h. Su tiempo de visita máximo fue de 30 min y mínimo de 0.05 min (Prom= 11.81, DE= 13.68; n= 676). Otros potenciales polinizadores fueron otras abejas: *Colletes* sp., *Halictus* sp 1, *Halictus* sp 2 (tasa de visita 0.081), y el picaflor gigante *Patagona gigas* (tasas de visita 0.013) (Fig. 10 y 13). No se identificaron visitantes nocturnos.



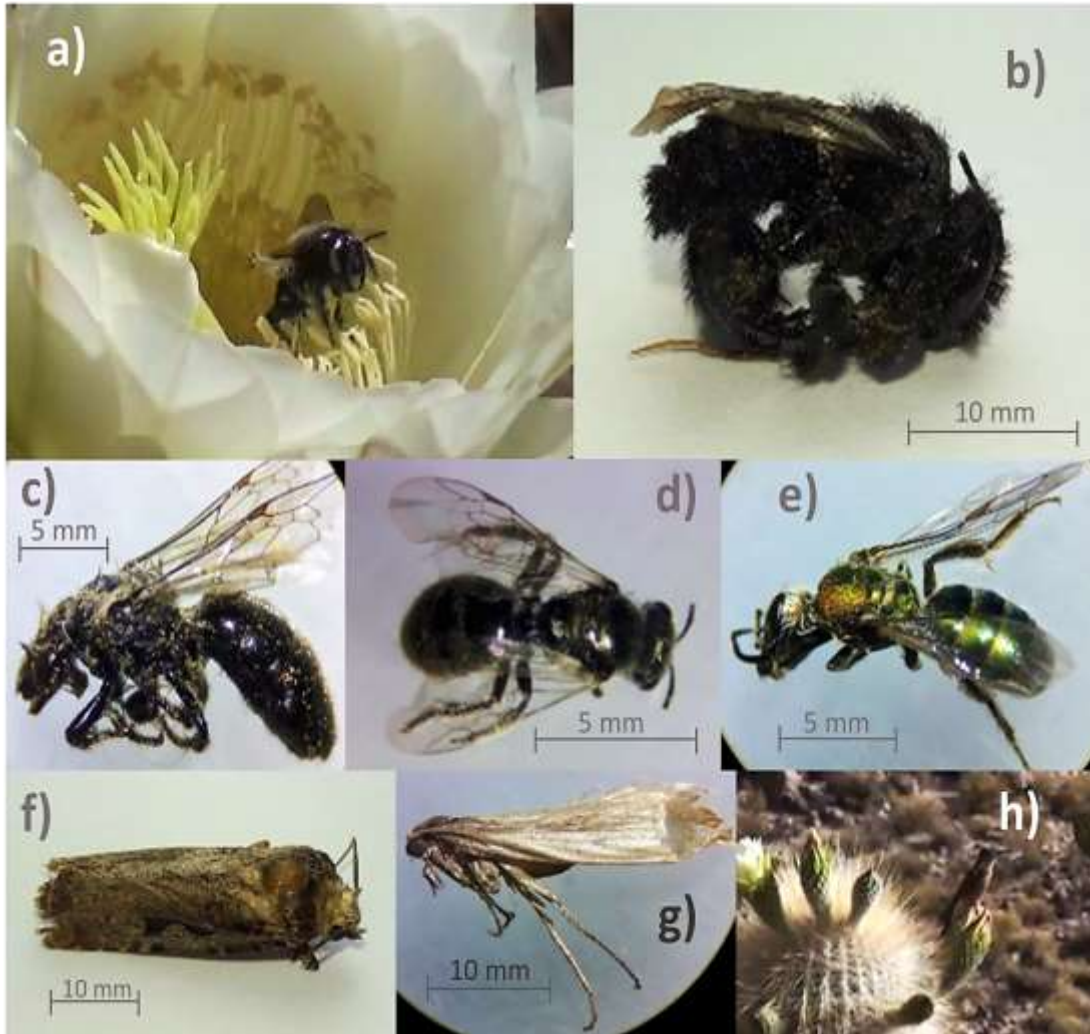
**Figura 10.** Número de visitas promedio por flor de *Trichocereus tarijensis* en el primer día de la antesis. Los íconos (rombo, cuadrado y círculo) representan un tipo de polinizador efectivo.



**Figura 11.** Visitantes florales invertebrados de *Trichocereus atacamensis* y *T. tarijensis* que no actúan como polinizadores: a) *Ammophila lampei*, b) *Camponotus* sp., c) *Azteca* sp, d) *Camponotus bocky*, e) *Chloropidae*, f) *Otitidae*, g) *Nitidulidae* y h) *Coreidae*, este último solo encontrado en *T. tarijensis*.



**Figura 12.** Visitantes florales vertebrados de *T. atacamensis* y *T. tarijensis*: a) *Phrygilus atriceps* y b) *Asthenes dorbignyi* que no actúan como polinizadores efectivos y c) *Patagona gigas*, un polinizador ocasional efectivo de ambas especies.



**Figura 13.** Especies de animales polinizadores de *T. atacamensis* y *T. tarijensis*. Se muestran las seis especies de polinizadores efectivos de *T. atacamensis*: a) y b) el principal polinizador *Centris nigerrima*, c) *Colletes* sp, d) *Halictus* sp. 1, f) *Helicoverpa*, g) *Gelechiidae* y h) el colibrí gigante *Patagona gigas*, y las cuatro especies de polinizadores efectivos de *T. tarijensis*: a), b), c), d) y e) *Halictus* sp. 2. En las abejas se pueden observar la carga de polen. En *C. nigerrima* se observa el aparato bucal lamador que tiene una longitud casi igual a la de su cuerpo, este le ayuda a alcanzar la cámara de néctar de las flores.

### **Sistemas reproductivos e importancia relativa de la polinización diurna y nocturna**

En *T. atacamensis*, cuatro tratamientos de los experimentos de entrecruzamiento produjeron frutos y semillas: xenogamia (9 frutos, 5.058 semillas en promedio, DE= 2.676), polinización natural (8 frutos, 6.870 semillas en promedio, DE=3.290), polinización diurna (7 frutos, 4.379 semillas en promedio, DE= 1.887) y polinización nocturna (3 frutos, 790 semillas en

promedio, SD= 194). Los tratamientos de autogamia, geitonogamia y agamospermia no produjeron frutos (Tabla 3).

Se encontraron diferencias altamente significativas entre los distintos tratamientos efectuados: en la producción de frutos ( $F_c = 15.49$ ,  $g_l = 6$ , Alfa= 0,05,  $n = 70$ ) y en la producción de semillas ( $F_c = 12.44$ ,  $g_l = 6$ , Alfa= 0.05,  $n = 70$ ). El test Tukey (alfa= 0.05) identificó cuatro grupos para la producción de frutos/tratamiento y producción de semillas/tratamiento; cada grupo es estadísticamente homogéneo: a) polinización natural - xenogamia, ab) polinización diurna, bc) polinización nocturna y c) autogamia - geitonogamia - agamospermia (Fig. 14). Los valores de ISI y de IA fueron ambos 0 indicando el carácter autoincompatible de la especie.

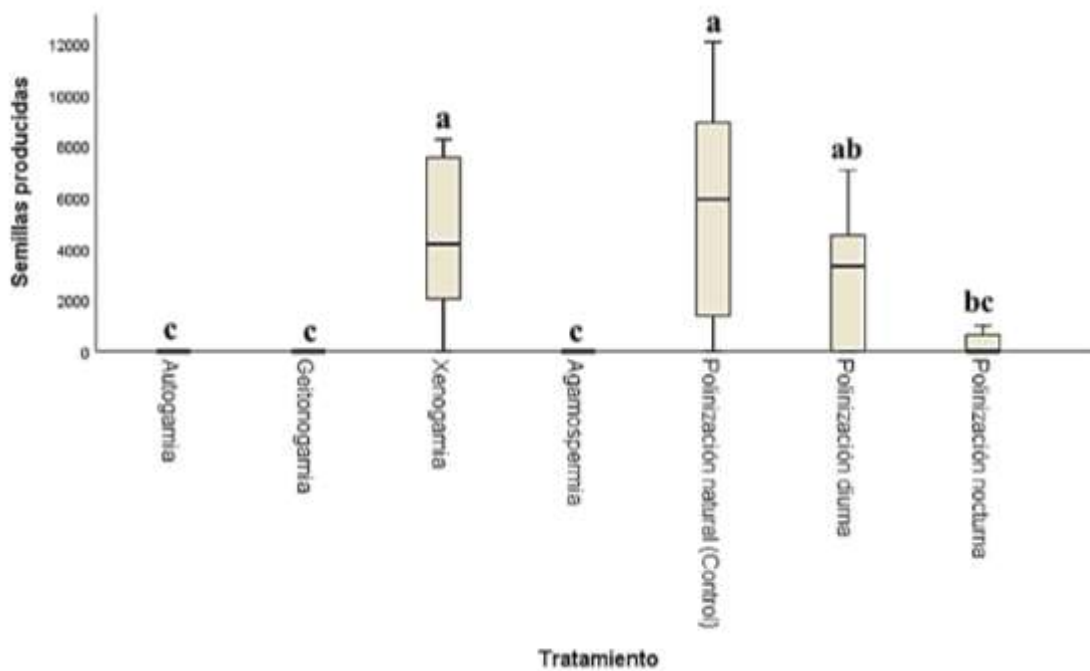
En el caso de *T. tarijensis* solo tres tratamientos produjeron frutos y semillas: xenogamia (6 frutos, 4879 semillas en promedio, DE= 540.73), polinización natural (8 frutos, 4967 semillas en promedio, DE=480.78) y polinización diurna (6 frutos, 4929 semillas en promedio, DE= 878.49). Los tratamientos de autogamia, geitonogamia, agamospermia y polinización nocturna no produjeron frutos (Tabla 3).

**Tabla 3. Experimentos de sistemas reproductivos en *T. atacamensis* y *T. tarijensis*.** Se muestran datos para cada tratamiento de: Fl= flores tratadas, Fr= frutos producidos (entre paréntesis el porcentaje de producción), Se= número de semillas (mínima cantidad – máxima cantidad).

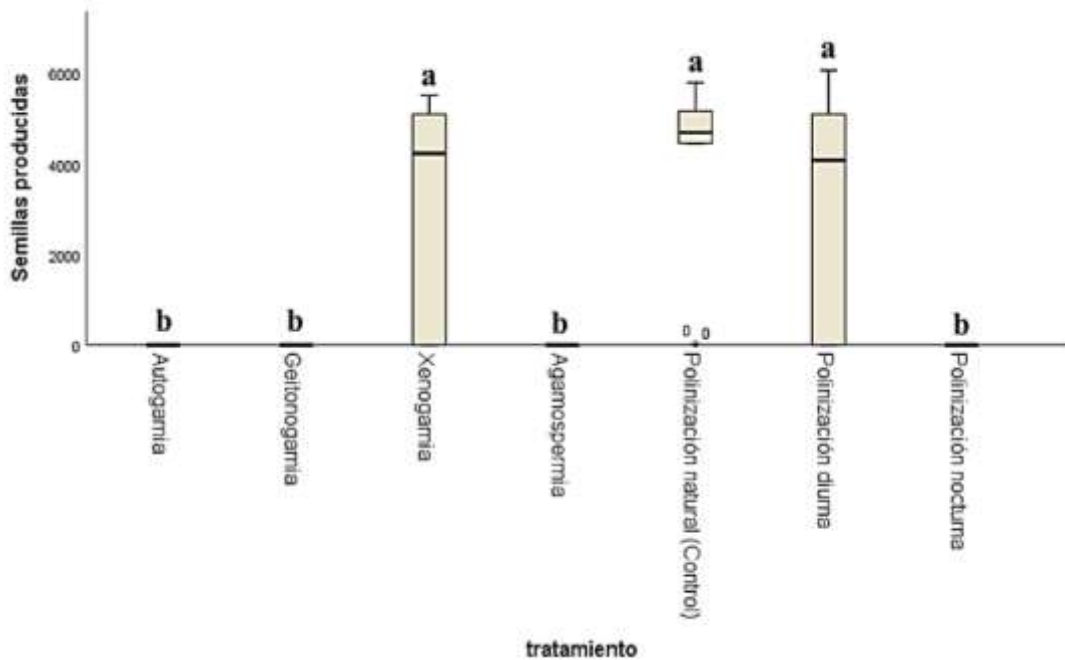
Tratamiento	<i>Trichocereus atacamensis</i>			<i>Trichocereus tarijensis</i>		
	Fl	Fr	Se (Min–Max)	Fl	Fr	Se (Min–Max)
<i>Sistema de polinización</i>						
<b>Autogamia</b>	10	-	-	10	-	-
<b>Geitonogamia</b>	10	-	-	10	-	-
<b>Xenogamia</b>	10	9 (90)	5058 (8260-1617)	10	6 (60)	4879 (4033-5514)
<b>Agamospermia</b>	10	-	-	10	-	-
<b>Polinización natural (control)</b>	10	8 (80)	5870 (12075-1389)	10	8 (80)	4967 (4457-5800)
<i>Importancia relativa en la polinización</i>						
<b>Polinización diurna</b>	10	7 (70)	4379 (7071-1689)	10	6 (60)	4929 (3771-6067)
<b>Polinización nocturna</b>	10	3 (30)	790 (1009-640)	10	-	-



Se encontraron diferencias altamente significativas entre los distintos tratamientos: en la producción de frutos ( $F_c = 12.94$ ,  $g_l = 6$ ,  $\text{Alfa} = 0.05$ ,  $n = 70$ ) y en la producción de semillas ( $F_c = 12.47$ ,  $g_l = 6$ ,  $\text{Alfa} = 0.05$ ,  $n = 70$ ). El test Tukey ( $\text{alfa} = 0.05$ ) identificó dos grupos estadísticamente homogéneos para la producción de frutos/tratamiento y producción de semillas/tratamiento: a) xenogamia – polinización diurna – polinización natural y b) autogamia – geitonogamia – agamospermia – polinización nocturna (Fig 15). Los valores de ISI y de IA fueron en ambos casos cero, indicando que la especie es autoincompatible.



**Figura 14** Producción de semillas por tratamiento de sistemas reproductivos en *Trichocereus atacamensis*. Se muestran los promedios, máximos y mínimos y error estándar de la producción de semillas por tratamiento. Las letras a, ab, bc y c representan los grupos estadísticamente homogéneos.



**Figura 15.** Producción de semillas por tratamiento de sistemas reproductivos en *Trichocereus tarijensis*. Se muestran los promedios, máximos y mínimos y error estándar de la producción de semillas por tratamiento. Las letras a y b representan los grupos estadísticamente homogéneos.

## DISCUSIÓN

### Sistemas de polinización

Los resultados sugieren que los sistemas de polinización de *T. atacamensis* y *T. tarijensis* en el área de estudio tienden a la generalidad, pues si bien, sus principales polinizadores son abejas, ambas especies pueden potencialmente ser polinizadas por otros tipos de animales. *Trichocereus atacamensis* puede ser polinado por tres especies de abejas (*Centris nigerrima*, *Colletes* sp. y *Halictus* sp 1), el picaflor gigante *Patagona gigas* y lepidópteros nocturnos (*Helicoverpa* sp. y una especie de la familia *Gelichiidae*), y *T. tarijensis* por cuatro especies de abejas (*Centris nigerrima*, *Colletes* sp., *Halictus* sp. 1 y *Halictus* sp. 2) y el colibrí gigante. Por lo que, se encuentra evidencia que respalda la primera hipótesis formulada para este trabajo, de que en los Andes tropicales, los sistemas de polinización de cactáceas columnares tienden a la generalidad y, por lo tanto, no son especializados como predice la HDG (Valiente-Banuet *et al.* 1996, 1997, Nassar *et al.* 1997, Mungia-Rosas *et al.* 2009, Arzabe *et al.* 2017, 2018).



Este trabajo incorpora evidencia de que no existe correlación entre los cactus columnares de los trópicos del hemisferio norte (donde los sistemas de polinización son especializados) y los cactus columnares de los Andes tropicales dentro del marco de la HDG. Los resultados de los sistemas de polinización de las especies de este estudio, se suman a otros trabajos anteriores de especies de cactus columnares de los Andes tropicales: *Weberbauerocereus weberbaueri* (Sahley *et al.* 1996), *Cleistocactus sepium*, *Harrisia tetraacantha*, *Neocardenasia herzogiana* (Arzabe *et al.* 2017) y *Oreocereus fossulatus* (Larrea-Alcázar *et al.* 2018) que reportan sistemas generalizados de polinización, lo que parece indicar que la HDG no se cumple en el hemisferio sur (Sahley *et al.* 1996, Larrea-Alcázar & López 2011, Arzabe *et al.* 2017, Larrea-Alcázar *et al.* 2018). Esto puede deberse probablemente a la presencia de los Andes que genera condiciones limitantes de la altitud y del clima impredecible, lo que haría que las especies permitan la participación de varias especies en su polinización y surjan nuevas estrategias para asegurar su reproducción, como sugieren algunos autores (Larrea-Alcázar & López 2011, Larrea-Alcázar *et al.* 2018).

Otro hecho que respalda la generalidad de los sistemas de polinización de las especies estudiadas es su prolongada duración de antesis, 37 h en promedio para *T. atacamensis* y 26 h para *T. tarijensis*. Una antesis prolongada permite que varios animales puedan visitar y polinizar las flores. En cambio, una antesis corta y predominantemente nocturna en cactus columnares está relacionada con sistemas especializados de polinización (Valiente-Banuet *et al.* 1996, 1997, Nassar *et al.* 1997). Por ejemplo, las especies de cactus columnares del hemisferio norte: *Pachycereus pecteo-aboriginum* con una antesis nocturna promedio de 12,2 h, *Pilosocereus leucocephalus* de 13 h, *Leptocereus scopolophilus* de 10, 5 y *Stenocereus thurberi* de 10 h tienen sistemas de polinización quiropterofílicos especializados (Valiente-Banuet *et al.* 2004, Ibarra-Cerdeñar *et al.* 2005, Mungia-Rosas *et al.* 2011, Valdés *et al.* 2012). Las especies de cactus columnares del hemisferio sur parecen tener en general una antesis más prolongada. *Weberbauerocereus weberbaueri* tiene una antesis promedio de 19 h; *Trichocereus bridgesii* y *Trichocereus terscheckii*, de 24 h; *Oreocereus fossulatus*, de 24, y *Oreocereus celsianus*, de 72 h (Sahley 1996, Ortega-Baes *et al.* 2011, Larrea-Alcázar & López 2011, Escobar 2013, Larrea-Alcázar *et al.* 2018).

*Trichocereus atacamensis* y *T. tarijensis* también se distribuyen en los extratropicos, en Puna y Prepuna argentina (Hunt 2006, Kiesling & Ferrari 2005, Navarro *et al.* 2012). Estudios anteriores solo evaluaron la biología de la polinización de poblaciones de *T. atacamensis* del Parque Nacional “Los Cardones” en la Prepuna argentina, reportando un sistema de polinización generalizado caracterizado por la participación de abejas y el colibrí gigante como polinizadores diurnos, al igual que el presente estudio, pero se no evaluó la polinización nocturna, por lo que se desconoce la existencia de visitantes y/o polinizadores nocturnos (De Viana *et al.* 2001, Schlumpberger & Badano 2005). Sin embargo, nuestros resultados no son del todo similares en contraste con la polinización diurna. La comunidad de visitantes florales de *T. atacamensis* en la Prepuna argentina es distinta a la que se encontró en la serranía Puchucaya. Schlumpberger y Badano (2005) reportan a la abeja introducida *Apis mellifera* como el principal visitante floral de *T. atacamensis* con una tasa de visita que asciende a 0.8 que, sin embargo, no es un polinizador eficiente. La abeja nativa de la región *Xylocopa ordinaria* se reporta como la principal especie polinizadora de *T. atacamensis* con una tasa de visita mucho menor (0,12). Teniendo en cuenta que las poblaciones estudiadas de *T. atacamensis* en la Prepuna se encuentran a mayor latitud (a 25°11'02"S, 65°58'48"O) y altitud (2.800 m) en relación a nuestro estudio (19°43'30.8" LS, 67°39'17.8" LO y 3.800 m), es comprensible que los visitantes florales sean distintos. Estas diferencias ponen en evidencia el papel del contexto geográfico en la caracterización de los sistemas de polinización en poblaciones de la misma especie, pudiéndose encontrar recambios en la comunidad de visitantes florales de acuerdo a la situación geográfica (Valiente-Banuet *et al.* 2004). Respecto a la biología de la polinización de *T. tarijensis*, este es el primer estudio que lo aborda.

### **Biología y morfología floral**

La morfología floral de *T. atacamensis* se caracteriza por una antesis diurna y nocturna, flores grandes (143.45 x 121.59 mm), con tubos florales largos (122,50 mm), blancas, alta producción de néctar y polen. La mayoría (no todos) de estos rasgos florales sugieren un síndrome de polinización quiropterofílico y sin tomar en cuenta el ancho del tubo floral se catalogaría como esfingofílico (Stebbins 1970, Johnson & Steiner 2000, Wilson *et al.* 2004 y Schlumpberger *et al.* 2009). En contraste, no se encontró ninguna especie de murciélago

que polinice las flores de *T. atacamensis*, pero si dos especies de lepidópteros nocturnos. En la zona no existen reportes de murciélagos y en todo el departamento de Oruro, solo se reportó una especie *Histiotus laeophotis* a más de 180 km de distancia del área de estudio (Salazar-Bravo *et al.* 2003, Acosta & Venegas 2006). Por lo cual, se concluye que *T. atacamensis* no es polinizado por murciélagos. Estos resultados son respaldados por De Viana *et al.* (2001), Schlumpberger y Badano (2005) que no reportan la participación de murciélagos en *T. atacamensis* en la Prepuna argentina.

Por su parte, *T. tarijensis* posee una antesis exclusivamente diurna, flores grandes, algo menores que *T. atacamensis* (116.49 x 97.33 mm), con tubos florales largos (96.73 mm), blancas o rosadas, alta producción de néctar y polen, siendo parámetros que no se ajustan a un síndrome floral particular, por el tamaño y profundidad de la cámara de néctar pueden ser catalogadas como quiropterofílicas o esfingofílicas, por la producción de néctar, antesis exclusivamente diurna y en particular las flores de color rosado pueden ser catalogadas como ornitofílicas (Stebbins 1970, Johnson & Steiner 2000, Wilson *et al.* 2004 y Schlumpberger *et al.* 2009). Tradicionalmente se tiene la idea de que los síndromes florales, definidos como el conjunto de rasgos florales asociados con la atracción de un grupo específico de animales polinizadores, reflejan el tipo de polinizador (Johnson & Steiner 2000). Sin embargo, algunos estudios muestran que las flores atraen un espectro de visitantes más amplio de lo que se esperaría por sus síndromes florales, además, muchas especies no encajan en un síndrome floral específico (Fenster *et al.* 2004). En consecuencia, los síndromes florales de una especie podrían no predecir exitosamente que animales la polinizan. En efecto, los rasgos florales de *T. atacamensis* y *T. tarijensis* no se correlacionan con un síndrome floral específico. Esta situación podría ser ventajosa en entornos donde la disponibilidad de polinizadores sea fluctuante, pues puede promover la generalización del sistema de polinización, permitiendo que animales de distintos *taxa* puedan participar en su polinización (Waser *et al.* 1996, Ollerton 1998, Ollerton *et al.* 2009, Fenster *et al.* 2004).

Los rasgos florales vinculados con las recompensas para los polinizadores podrían ser mejores predictores que otros rasgos florales (Abrahamczyk *et al.* 2017). Las flores polinizadas por insectos diurnos (principalmente abejas) producen néctar relativamente más espeso y más concentrado en azúcares (>26 %Brix). En cambio, las flores polinizadas por

aves y murciélagos producen néctares más diluidos (Pyke & Waser 1981, Abrahamczyk *et al.* 2017). *Trichocereus atacamensis* y *T. tarijensis* produjeron néctares relativamente concentrados ( $\approx 30$  %Brix), lo que podría evidenciar su relación con las abejas. Sin embargo, en ambas especies, la concentración de azúcares entre las 9 y 10 h estuvo por debajo de los 30 %Brix; lo que podría explicar la participación del colibrí gigante *Patagona gigas* en la polinización de estas especies, que tendría predilección por néctares más diluidos (Pyke & Waser 1981, Nicolson y Fleming 2003, Ngcamphalala *et al.* 2018). Se considera que las aves, principalmente los colibríes y paseriformes, prefieren alimentarse de néctar diluido porque estos permiten una mayor velocidad de ingestión y ofrecen menos resistencia a su extracción (Shi *et al.* 2020).

La duración de la antesis floral de *T. atacamensis* fue similar en la Prepuna argentina (De Viana *et al.* 2001). Sin embargo, la producción de néctar fue diferente. El pico más acentuado para la población estudiada tuvo lugar en la mañana (10:00 h); en cambio en Argentina la mayor producción se concentró en la noche (00:00 h) (De Viana *et al.* 2001). Similares diferencias se encontraron en las especies de cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* y *Echinopsis ancistrophora*, los cuales presentan diferencias en la duración de la antesis y producción de néctar en situaciones geográficas distintas (Schlumpberger *et al.* 2009, Valiente-Banuet *et al.* 2004). Estas diferencias muestran que el ámbito geográfico puede incidir en los rasgos florales en poblaciones de la misma especie, las cuales responden a las presiones impuestas por los polinizadores locales (Schlumpberger *et al.* 2009, Valiente-Banuet *et al.* 2004, Bustamante *et al.* 2010).

## **Polinizadores**

La abeja *C. nigerrima* actuó como el principal polinizador, mostrando una alta tasa de visita similar en ambas especies (*T. atacamensis* 0,471 y en *T. tarijensis* 0,482); además, esto podría correlacionarse con la efectividad de la polinización, ya que el tratamiento control (polinización natural) generó el mismo porcentaje en la producción de frutos (80%) en ambas especies. *Centris nigerrima* es un polinizador generalista, pues sus visitas no se limitaron a las flores de *T. atacamensis* y *T. tarijensis*; también visitaron las flores de las cactáceas *Echinopsis longispina*, *Airampoia ayrampo* y *Cumulopuntia boliviana* ssp. *ignescens*, como fue observado en campo. Estas dos últimas tienen rasgos florales distintos de los de las

especies estudiadas (Hunt 2006). Teniendo en cuenta el amplio rango de distribución de *C. nigerrima*, que tiene lugar desde el sur de Perú hasta el centro de Chile (Zanella 2002), se destaca el carácter generalista de esta especie al tener asociaciones con diversos grupos de plantas con rasgos florales muy distintos, siendo un importante polinizador en regiones áridas sudamericanas (Vivallo *et al.* 2003).

Tanto *C. nigerrima* como las demás abejas potencialmente polinizadoras de *T. atacamensis* y *T. tarijensis* son típicamente polinizadores residentes (Esterio *et al.* 2013). En particular, estudios realizados en el norte de Chile, indican que la abeja *C. nigerrima* empieza su vida de adulto a finales de septiembre y culmina a mediados de marzo (Toro 1986, Vivallo *et al.* 2003). Este patrón tiene ciertas coincidencias con la temporada de floración de *T. atacamensis* y *T. tarijensis* (finales de octubre a finales de diciembre), lo que muestra cierta sincronía entre este polinizador y la fenología floral. Por su parte, el colibrí gigante *Patagona gigas* que también actúa como polinizador de *T. atacamensis* y *T. tarijensis*, es un migrante estacional ampliamente distribuido en el Neotrópico, que sigue los eventos de floración de cactáceas, bromeliáceas del género *Puya* y otros (González-Gómez & Valdivia 2005, Von Wehrden 2008). Esto podría indicar que el colibrí gigante llega justo en la época de floración de *T. atacamensis* y *T. tarijensis*. Sin embargo, es un polinizador poco frecuente en el área de estudio cuya tasa de visita fue menor de 0,1 en promedio para ambas especies. Solo en el caso de *T. atacamensis* se evidenció la participación de lepidópteros nocturnos en su polinización, pero la tasa de visita rondó los 0,1 y la eficiencia de la polinización nocturna fue baja teniendo en cuenta los resultados de los experimentos de sistemas reproductivos. Por lo que parece ser que la polinización de *T. atacamensis* y *T. tarijensis* depende en mayor medida de abejas.

### **Sistemas reproductivos**

Los resultados de los experimentos de sistemas reproductivos y los índices de autoincompatibilidad (IAI) y autogamia (IA) evidenciaron que *T. atacamensis* y *T. tarijensis* poseen un sistema reproductivo xenogámico. Un sistema xenogámico se caracteriza por la autoincompatibilidad y ha sido reportado en varias especies de cactus columnares como en *Pachycereus weberi* (Valiente-Banuet *et al.* 1997), *Stenocereus griseus*, *Pilosocereus horrispinus* y *Stenocereus repandus* (Nassar *et al.* 1997). En el caso de *T. atacamensis*, la

polinización diurna fue más exitosa que la nocturna (mayor producción de frutos y semillas). Esto puede atribuirse a la baja tasa de visita de lepidópteros nocturno. La polinización diurna fue eficiente también *T. tarijensis*, evidenciando que ciertas especies de cactus columnares dependen en mayor medida de polinizadores diurnos como *Harrisia tetraacantha*, *Neocardenasia herzogiana* (Arzabe *et al.* 2017) y *Trichocereus terscheckii* (Ortega-Baes *et al.* 2011) en el hemisferio sur. Algunas especies de cactus columnares del hemisferio sur, como *Oreocereus celsianus* y *O. fossulatus* poseen sistemas reproductivos mixtos (autogamia – xenogamia), algo que no se observó en *T. atacamensis* y *T. tarijensis*, por lo que podría ser una estrategia reproductiva que no es muy recurrente en otros géneros de cactáceas (Larrea-Alcázar & López 2011, Larrea-Alcázar *et al.* 2018). El sistema reproductivo xenogámico de *T. atacamensis* y *T. tarijensis* pone en evidencia la importancia de los animales polinizadores en su biología reproductiva, pues sin ellos no se formarían frutos ni semillas (Suarez *et al.* 2004).

### **Coexistencia**

Se encontraron diferencias en ciertos rasgos florales de *T. atacamensis* y *T. tarijensis*. Por lo que existe respaldo a la segunda hipótesis formulada en este trabajo, de que estas especies difieren en algunos aspectos de su biología reproductiva para poder coexistir. La fenología floral y la producción de néctar difirió, *T. atacamensis* posee una antesis más prolongada y sus flores permanecen abiertas en la mañana y en la noche. La producción de néctar tiene dos picos, uno en mañana y otro en la noche. Por lo que se evidencia una segregación parcial de nichos respecto a su biología de la polinización. En consecuencia, *T. atacamensis* dispone de polinizadores diurnos y nocturnos. Sin embargo, los polinizadores nocturnos parecen ser poco efectivos en relación con los diurnos, pues la proporción de frutos y cantidad de semillas fueron bajos para la polinización nocturna. *Trichocereus tarijensis* tiene una antesis diurna, sus flores se cierran en la noche, por lo que solo dispone de polinizadores diurnos. Además, solo produce néctar solo durante el día. En contraparte, comparten algunos rasgos florales relacionados con la morfología floral y concentración de azúcares del néctar. Se supondría que rasgos similares generen competencia por los polinizadores (MacArthur & Levins 1964, Waser 1983, Sargent & Ackerly 2008). Lo que se vería acentuado aún más por el hecho de que ambas especies coexisten en el mismo lugar, tienen un mismo polinizador principal (*C.*

*nigerrima*) y en su mayoría los mismos visitantes florales. Sin embargo, la presencia de ambas especies en una misma área (coexistencia) puede atribuirse a esa segregación parcial de nichos, por lo que las diferencias en fenología floral (duración de antesis, temporalidad de la antesis y hora de producción de néctar) podrían ser suficientes para evitar que las especies compitan por polinizadores (Webb *et al.* 2002). Asimismo, la densidad poblacional de polinizadores podría ser adecuada para mantener a *T. atacamensis* y *T. tarijensis* coexistiendo en una misma región (por lo menos durante el periodo de estudio). Este es un caso similar al encontrado en México, donde *Neobuxbaumia mezcalensis* y *N. macrocephala* con rasgos florales similares, coexisten gracias a la alta densidad de quirópteros, los cuales polinizan a ambas especies (Valiente-Banuet *et al.* 1997). Para corroborar esto, se deberá realizar un seguimiento de los polinizadores por varios años para determinar la estabilidad en sus abundancias entre años y periodos de floración de las especies de estudio.

## CONCLUSIONES

Los sistemas de polinización y el sistema de entrecruzamiento de *T. atacamensis* y *T. tarijensis* mostraron ser generalizados y autoincompatibles, respectivamente, es decir, su polinización está a cargo de al menos dos grupos animales (abejas y colibríes). La hipótesis de la dicotomía geográfica (HDG) que predice sistemas de polinización especializados en las cactáceas columnares de regiones intratropicales parece no cumplirse en el hemisferio sur. Estos resultados se suman a otros trabajos que reportan que las predicciones de la HDG no se correlacionan con cactáceas de los Andes tropicales. Esto sugiere la posibilidad de que las poblaciones de cactus columnares del hemisferio sur no se comportan igual que sus contrapartes del norte en relación con su polinización. La principal especie que actuó como polinizadora en ambas especies de cactus columnares es la abeja *Centris nigerrima*. En la polinización de *T. atacamensis* participaron también otras abejas, el colibrí gigante *Patagona gigas* y lepidópteros nocturnos, en *T. tarijensis*, otras abejas y el colibrí gigante. La formación de sus frutos ocurriría principalmente cuando recibe la visita de abejas en ambas especies. Rasgos florales morfológicos y de concentración de azúcar del néctar son compartidos por ambas especies. Sin embargo, se encontró una segregación de nichos parcial para la duración de la antesis, la temporalidad de la antesis y la temporalidad en la producción de néctar. Esto parece permitir la coexistencia de estas dos especies en una misma zona geográfica.

## Referencias

- Abrahamczyk, S., M. Kessler, D. Hanley, D. N. Karger, M. P. Müller, A. C. Knauer, F. Kellers, M. Schwerdtfeger & A. M. Humphreys. 2017. Pollinator adaptation and the evolution of floral nectar sugar composition. *Journal of Evolutionary Biology* 30(1): 112-127.
- Acosta, L., & C. Venegas. 2006. Algunas consideraciones taxonómicas de *Histiopus laeophotis* e *H. macrotus*, en Bolivia. *Kempffiana* 2(1): 109-115.
- Anderson, E. F., 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Portland, Oregon. 776 p.
- Arzabe, A., Aguirre, L. F. & M. Baldelomar. 2018. Pollination system of two endemic Bolivian cacti: *Harrisia tetraacantha* and *Neoraimondia herzogiana*. *Bradleya* 36: 178–188.
- Arzabe, A. A., L. F. Aguirre, M. P. Baldelomar & M. A. Molina-Montenegro. 2017. Assessing the geographic dichotomy hypothesis with cacti in South America. *Plant Biology Journal*. doi:10.1111/plb.12669.
- Bustamante, E., A. Casas & A. Búrquez. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (*Cactaceae*): Effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany* 97(12): 2020-2030.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. The Practical Approach series. Oxford University Press. 250 p.
- De Viana, M. L., P. Ortega Baes, M. Saravia, E. I. Badano, & B. Schlumpberger. 2001. Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (*Cactaceae*) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 49(1): 279-285.
- Escobar, M. 2013. Efectividad de la polinización diurna y nocturna en el cactus columnar *Echinopsis lageniformis* (Förster) H. Fiedrich & G.D. Rowley (*Cactaceae*) en un valle seco de La Paz. Tesis de licenciatura en biología. Universidad Mayor de San Andrés. La Paz. 59 p.



- Esterio, G., R. Cares-Suárez, C. González-Browne, P. Salinas, G. Carvallo & R. Medel, 2013. Assessing the impact of the invasive buff-tailed bumblebee (*Bombus terrestris*) on the pollination of the native Chilean herb *Mimulus luteus*. *Arthropod-Plant Interactions* 7(4): 467-474.
- Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash & J. D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 375-403.
- Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason, & J. L. Hamrick. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monographs* 71(4): 511-530.
- Gause, G. F. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79(2036), 16-17.
- Gibson, A. C., & P. S. Nobel. 1986. *The cactus primer* Harvard University Press. Cambridge, MA. 877 p.
- Godínez-Alvarez, H., M. Jiménez, M. Mendoza, F. Pérez, P. Roldán, L. Ríos-Casanova & R. Lira. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79(2): 393-403.
- González-Gómez, P. L., & C. E. Valdivia. 2005. Direct and Indirect Effects of Nectar Robbing on the Pollinating Behavior of *Patagona gigas* (Trochilidae). *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation* 37(4): 693-696.
- Herzog, S. K., R. S. Terril, A. E. Jahn, J. V. Remsen, O. Maillard, V. H. García-Soliz, R. MacLeod, A. Maccormick & J. Q. Vidoz. *Aves de Bolivia. Guía de Campo*. Asociación Civil Armonía, Santa Cruz. 501 p.
- Hunt, D.R. 2006. *The New Cactus Lexicon*. Tomo I. Royal Royal Botanic Gardens, Kew. 373 p.

- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. *The American Naturalist* 93(870): 145-159.
- Ibarra-Cerdeña, C. N., L. I. Iñiguez-Dávalos, & V. Sánchez-Cordero. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (*Cactaceae*), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92(3): 503-509.
- Ibisch, P. L., S. G. Beck, B. Gerkmann & A. Carretero. 2003. Ecoregiones y ecosistemas. Biodiversidad: la riqueza de Bolivia. Estado de conocimiento y conservación. Ministerio de Desarrollo Sostenible y Planificación, Editorial FAN, Santa Cruz. 537 p.
- INE (Instituto Nacional de Estadística) 2005. Atlas estadístico de municipios de Bolivia. INE/UNDP. La Paz-Bolivia. 697 p.
- Johnson, S. D., & K. E., Steiner. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution* 15(4): 140-143.
- Kearns, C. A., & D. W. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado. 583 p.
- Kiesling, R. & O. E. Ferrari. 2005. 100 cactus argentinos. O'Reilly Media, Inc. 287 p
- Larrea-Alcázar, D. M., R. P. López, J. P. Gutierrez & E. García. 2018. Reproductive biology of *Oreocereus fossulatus* (*Cactaceae*), a long-lived columnar cactus endemic to the tropical Andes. *Plant Species Biology*. doi: 10.1111/1442-1984.12210.
- Larrea-Alcázar, D. M., & R. P. López. 2011. Pollination biology of *Oreocereus celsianus* (*Cactaceae*), a columnar cactus inhabiting the high subtropical Andes. *Plant Systematics and Evolution* 295(4): 129-137.
- MacArthur, R., & R. Levins. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 51(6): 1207.

- Munguía-Rosas, M. A., J. Ollerton, V. Parra-Tabla & J. A. De-Nova. 2011. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. *Ecology Letters* 14(5): 511-521.
- Munguía-Rosas, M. A., V. J. Sosa, M. M. Ojeda, & J. A. De-Nova. 2009. Specialization clines in the pollination systems of agaves (*Agavaceae*) and columnar cacti (*Cactaceae*): A phylogenetically controlled meta-analysis. *American Journal of Botany* 96(10): 1887-1895.
- Nassar, J. M., & N. Ramírez. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (*Cactaceae*). *Plant Systematics and Evolution* 248(4): 31-44.
- Nassar, J. M., N. Ramírez, & O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84(7): 918-927.
- Navarro, G., S. Arrázola, M. Atahuachi, N. De la Barra, M. Mercado, W. Ferreira & M. Moraes. 2012. Libro rojo de la flora amenazada de Bolivia. Vol. I. Zona Andina, Ministerio de Medio Ambiente y Agua, La Paz. 583 p.
- Navarro, G. 2011. Clasificación de la vegetación de Bolivia, Centro de ecología difusión Simón I. Patiño, Santa Cruz. 713 p.
- Navarro, G., & M. Maldonado. 2002. Geografía ecológica de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Departamento de Difusión, Cochabamba. 719 p.
- Ngcamphalala, C. A., I. E. Bailey & S. W. Nicolson. 2018. Nectar intake and foraging efficiency: the responses of sunbirds to flower morphology. *Journal of Ornithology* 159(4): 1031-1041.
- Nicolson, S. W., & P. A. Fleming. 2003. Nectar as food for birds: the physiological consequences of drinking dilute sugar solutions. *Plant Systematics and Evolution* 238(1): 139-153.
- Ollerton, J. 1998. Sunbird surprise for syndromes. *Nature* 394: 726-727.

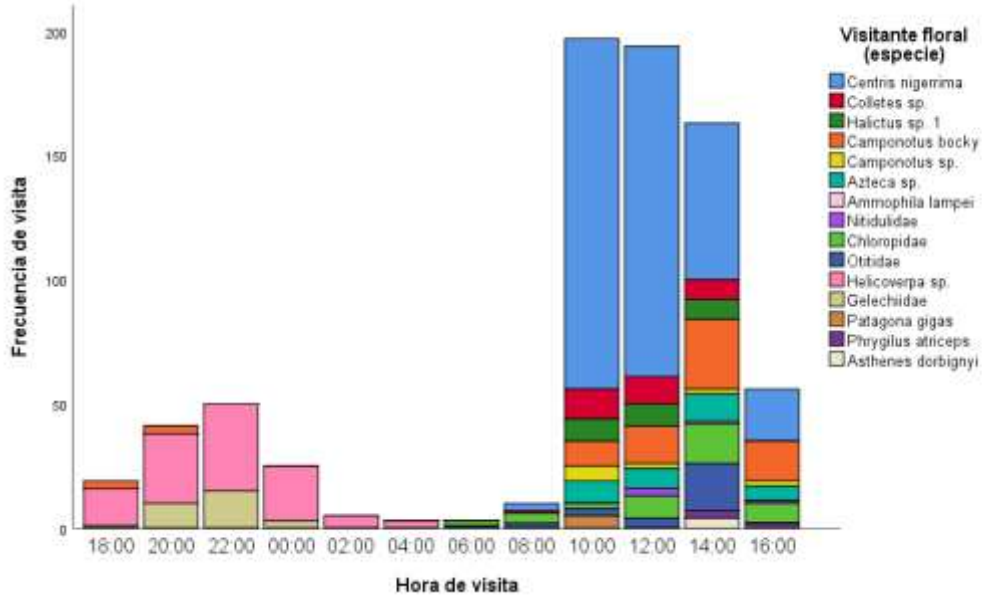
- Ortega-Baes, P., M. Saravia, S. Sühring, H. Godínez-Alvarez & M. Zamar. 2011. Reproductive biology of *Echinopsis terscheckii* (*Cactaceae*): the role of nocturnal and diurnal pollinators. *Plant Biology* 13: 33-40.
- Pyke, G. H., & N. M. Waser. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica* 13: 260-270.
- Pinto, R., & D. Moscoso. 2004. Estudio poblacional de *Echinopsis atacamensis* (*Cactaceae*) en la Región de Tarapacá (I): norte de Chile. *Chloris Chilensis* 7(2): 15-23.
- Pinto, B. 2002. *Lobivia ferox* Britton et Rose (*Cactaceae*): nuevo registro para la flora chilena. *Gayana. Botánica* 59(2): 65-72.
- Rojas-Sandoval, J., & E. Meléndez-Ackerman. 2009. Pollination biology of *Harrisia portoricensis* (*Cactaceae*), an endangered Caribbean species. *American Journal of Botany* 96(12): 2270-2278.
- Ribera, M. O., M. Libermann, S. Beck & M. Moraes. 1996. Vegetación de Bolivia. En: K. Mihotek, M. O. Ribera, A. D. Astete, J. Riester, D. P. Herrera & J. Albarracín-Jordán, J. Comunidades, territorios indígenas y biodiversidad en Bolivia. Centro de Investigación y Manejo de Recursos Naturales Renovables, Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz, Bolivia. pp. 169-222.
- SENAMHI (Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología). 2005. Oficina de Estadística e informática. Estación Meteorológica de Salinas de Garci Mendoza.
- Sahley, C. T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (*Cactaceae*). *American Journal of Botany* 83(10): 1329-1336.
- Sargent, R. D., & D. D. Ackerly. 2008. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution* 23(3): 123-130.
- Salazar-Bravo, J., T. Tarifa, L. F. Aguirre, E. Yensen & T. L. Yates. 2003. Revised Checklist of Bolivian Mammals. *Museum of Texas Tech University* 220: 1-27.

- Shi, L., S. W. Nicolson, Y. Yang, J. Wu, S. Yan & Z. Wu. 2020. Drinking made easier: honey bee tongues dip faster into warmer and/or less viscous artificial nectar. *Journal of Experimental Biology* 223(18): 229-799.
- Schlumpberger, B. O., A. A. Cocucci, M. Moré, A. N. Sérsic & R. A. Raguso. 2009. Extreme variation in floral characters and its consequences for pollinator attraction among populations of an Andean cactus. *Annals of Botany* 103: 1489-1500.
- Schlumpberger B. O. & E. I. Badano. 2005. Diversity of Floral Visitors to *Echinopsis atacamensis* subsp. *pasacana* (*Cactaceae*). *Haseltonia* 11(1):18-26.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1(1): 307-326.
- Toro, H. 1986. Lista preliminar de los Apidos chilenos:(Hymenoptera: *Apoidea*). *Acta Entomológica Chilena* 1(13): 121-132.
- Valdés, D. B., L. R. González-Torres & A. P. Bejerano. 2012. Biología de la polinización de *Leptocereus scopulophilus* (*Cactaceae*) en el Pan de Matanzas, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 20(3): 163-168.
- Valiente-Banuet, A., R. S. Gally, M. C. Arizmendi, & A. Casas. 2007. Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 68(1): 1-8.
- Valiente-Banuet, A., F. Molina-Freaner, A. Torres, M. D. C. Arizmendi & A. Casas. 2004. Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany* 91(6): 850-855.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martinez, M.C. Arizmendi & P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central México. *American Journal of Botany* 84(2): 452-455.
- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martinez & L. Dominguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12(1): 103-119.

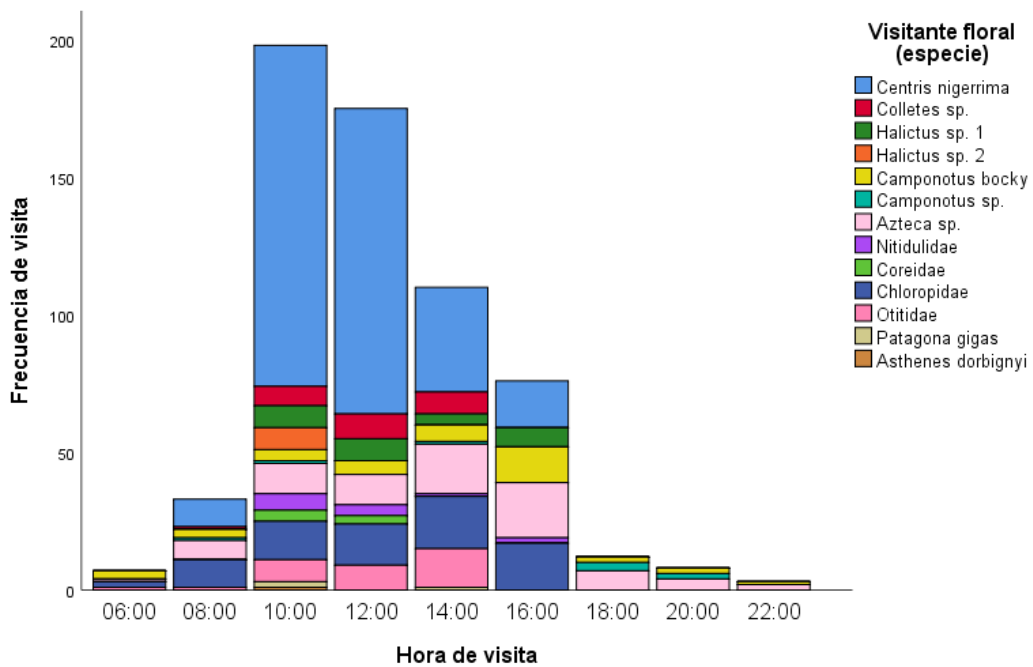
- Vivallo, F., Zanella, F. C., & H. Toro. 2003. Las especies chilenas de *Centris* (*Paracentris*) Cameron y *Centris* (*Penthemisia*) Moure (*Hymenoptera*, *Apidae*). *Neotropica* 90: 77-83.
- Von Wehrden, H. 2008. The Giant Hummingbird (*Patagona gigas*) in the mountains of central Argentina and a climatic envelope model for its distribution. *The Wilson Journal of Ornithology* 120(3): 648-651.
- Waser NM, L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams & J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77:1043–60.
- Waser, N. M. 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. *Pollination Biology* 9(1): 241-285.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck & M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33(1): 475-505.
- Wilson, P., M. C. Castellanos, J. N. Hogue, J. M. Thomson & W. S. Armbruster. 2004. A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. *Oikos* 104: 345-361.
- Zanella, F. C. V. 2002. Sistemática, filogenia e distribuição geográfica das espécies sul-americanas de *Centris* (*Paracentris*) Cameron, 1903 e de *Centris* (*Penthemisia*) Moure, 1950, incluindo uma análise filogenética do grupo *Centris*, sensu Ayala, 1998 (*Hymenoptera: Apoidea: Centridini*). *Revista Brasileira de Entomologia* 46(3): 435-488.
- Zapata, T. R. & M. T. K. Arroyo, 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 12(4): 221-230.

## ANEXOS

**Anexo 1. Frecuencia acumulada de 10 días de observación de visitas florales de *T. atacamensis* en las primeras 24 horas de antesis.**



**Anexo 2. Frecuencia acumulada de 10 días de observación de visitas florales de *T. tarijensis* en las primeras 24 horas de antesis.**



### Anexo 3. Carta de convenio con la comunidad de Ancoyo para la realización de este trabajo

La Paz, 04 de octubre de 2018



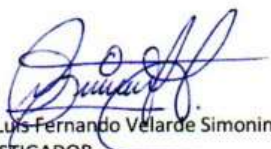
Señor  
Ciro Mamamani Veliz  
HONORABLE ALCALDE MUNICIPAL DE  
SALINAS DE GARCIA MENDOZA  
Oruro.-

Honorable Alcalde

Por la presente informo a su autoridad que, actualmente realizó una investigación en Cactáceas columnares bajo el tema. "**Biología de la polinización de las cactáceas columnares congenéricas: *Trichocereus atacamensis* y *Trichocereus tarijensis***" que se encuentran el Municipio a su cargo, esta investigación es contributiva desde dos líneas de acción la primera referida a catalogar y originar información de las especies ya mencionadas y la segunda que motive a la población al cuidado y la protección en el marco de las políticas medioambientales.

En este sentido pido su colaboración para la ejecución de esta tan importante investigación, así contribuir con datos de investigación científica al Municipio y al Departamento de Oruro.

A espera de su respuesta y seguro de establecer cualquier tipo de acuerdo, me despido de usted muy cordialmente.

  
Lic. Luis Fernando Velarde Simonini  
INVESTIGADOR

  
Adriana Rico Cermohorska Ph.D.  
DIRECTORA CARRERA DE BIOLOGIA  
F.C.P.N. - U.M.S.A.



## Anexo 4. Certificado de la Colección Boliviana de fauna sobre la identificación de los visitantes florales invertebrados.



COLECCIÓN BOLIVIANA DE FAUNA  
CONVENIO  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA – MUSEO NACIONAL DE HISTORIA NATURAL

La Paz, 20 de julio de 2019  
CITE CBF 20/2019

### CERTIFICADO

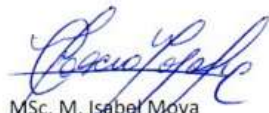
La suscrita Directora de la Colección Boliviana de Fauna (CBF), convenio entre el Museo Nacional de Historia Natural y el Instituto de Ecología de la Universidad Mayor de San Andrés.

#### CERTIFICA QUE:

El señor Lic. Miguel Limachi, investigador asociado de la Sección de Invertebrados de la CBF con cédula de identidad No. 4809587 LP., ha trabajado en la identificación de especímenes pertenecientes a la tesis del universitario Luis Fernando Velarde Simonini, con CI 685868 LP., de la Maestría en Ciencias Biológicas, de la Universidad Mayor de San Andrés. Dicha tesis titula: “**Biología de la polinización de dos cactáceas columnares, congénéricas: *Trichocereus atacamensis* (Phil.) W.T. Marshall & T.M. Bock y *Trichocereus tarijensis* (Vaupel) Werderm**”.

Los resultados de la identificación se presentan en la hoja adjunta.

En cuanto certifico para fines consiguientes.



MSc. M. Isabel Moya  
Directora a.i. Colección Boliviana de Fauna  
(MNHN-IE)

Cc. Dirección CBF



Tabla 1. Datos de identificación taxonómica

N°	Cod.	Orden	Familia	Tribu	Genero	Especie	Biología
1	H13	Hymenoptera	Formicidae	Leptomyrmechini	<i>Azteca</i>	<i>sp.</i>	visitante floral
2	H10	Hymenoptera	Formicidae	Camponotini	<i>Camponotus</i>	<i>C. bocky</i>	visitante floral
3	H11	Hymenoptera	Formicidae	Camponotini	<i>Camponotus</i>	<i>sp.</i>	visitante floral
4	H12	Hymenoptera	Formicidae	Camponotini	<i>Camponotus</i>	<i>C. bocky</i>	visitante floral
5	H07	Hymenoptera	Sphecidae	Ammophilini	<i>Ammophila</i>	<i>A. lampei</i>	visitante floral
6	H10	Hymenoptera	Formicidae	Camponotini	<i>Camponotus</i>	<i>C. bocky</i>	visitante floral
7	H09	Hymenoptera	Halictidae	Halictini	<i>Halictus</i>	<i>sp.1</i>	polinizador
8	H08	Hymenoptera	Halictidae	Halictini	<i>Halictus</i>	<i>sp.1</i>	polinizador
9	H04	Hymenoptera	Halictidae	Halictini	<i>Halictus</i>	<i>sp.2</i>	polinizador
10	D03	Diptera	Chloropidae				visitante floral
11	D04	Diptera	Chloropidae				visitante floral
12	H01	Hymenoptera	Apidae	Centridini	<i>Centris</i>	<i>nigerrima</i>	polinizador
13	H01	Hymenoptera	Apidae	Centridini	<i>Centris</i>	<i>nigerrima</i>	polinizador
14	H02	Hymenoptera	Colletidae	Colletini	<i>Colletes</i>		polinizador
15	H05	Hymenoptera	Colletidae	Colletini	<i>Colletes</i>		polinizador
16	H06	Hymenoptera	Colletidae	Colletini	<i>Colletes</i>		polinizador
17	H03	Hymenoptera	Colletidae	Colletini			polinizador
18	C01	Coleoptera	Nitidulidae				visitante floral
19	L01	Lepidoptera	Noctuidae				polinizador
20	L02	Lepidoptera	Gelechiidae				polinizador
21	D02	Diptera	Chloropidae				visitante floral
22	D01	Diptera	Otitidae				saprófagas
23	H.01	Heteroptera	Coreidae				succionador de fluidos vegetales

