

# Biología de la polinización de *Leptocereus scopulophilus* (Cactaceae) en el Pan de Matanzas, Cuba

Duniel Barrios Valdés, Luis R. González-Torres y Alejandro Palmarola Bejerano

Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana, Cuba.

## RESUMEN

El género *Leptocereus* comprende una docena de especies endémicas del Caribe, la mayoría de las cuales son cubanas y todas se encuentran amenazadas de extinción. En el presente trabajo se caracterizan las flores de *L. scopulophilus* atendiendo al diámetro interno del perianto, la profundidad de la cámara de néctar y la longitud del tubo floral; se describe el desarrollo floral considerando la antesis y la producción y concentración del néctar; se determina el sistema de cruzamiento de la especie; se identifican los visitantes florales y los polinizadores. El diámetro interno del perianto de las flores de *L. scopulophilus* es de  $1,84 \pm 0,20$  cm, la longitud del tubo floral es de  $2,16 \pm 0,18$  cm y la profundidad de la cámara de néctar es de  $0,62 \pm 0,15$  cm. La antesis es sincrónica, crepuscular y nocturna; la producción de néctar comienza entre las 21:00 y las 22:00 y se extiende hasta las 10:00, mientras que la concentración del néctar varía entre 19,4 % y 16,2 % de sacarosa. *L. scopulophilus* es una especie hermafrodita alógama autoincompatible. Las flores de *L. scopulophilus* presentan un síndrome de polinización quiropterófilo, sin embargo, se identifican 14 especies de visitantes. Solo la polinización nocturna por el murciélago *Monophyllus redmani* resulta exitosa.

**Palabras clave:** *Leptocereus scopulophilus*, Cactaceae, Pan de Matanzas, polinización, quiropterofilia, *Monophyllus redmani*

## ABSTRACT

The genus *Leptocereus* comprises about a dozen species endemic to the Caribbean. The majority of these species are endemic to Cuba and all of them are threatened by extinction. In this paper, the flowers of *L. scopulophilus* are characterized considering the inner diameter of the perianth, the deep of the nectar chamber and the length of the floral tube. Flower development is described taking into account the anthesis, and the production and concentration of nectar. The mating system of this species is determined and flower visitors and pollinators are identified. The diameter inner of perianth is 1,84 cm, the length of floral tube is 2,16 cm and the deep of nectar chamber is 0,62 cm. The anthesis occurs in the afternoon around 18:30, the production of nectar begin among 21:00 and 22:00 and it extend until 10:00 of the next day, while the nectar concentration vary among 19,4 % and 16,2 % of saccharose. *L. scopulophilus* is exclusively out crossing and self-incompatible species. The flowers have a syndrome of chiropterophilous pollination, however, 14 visiting species have been identified. Only the nocturnal pollination by *Monophyllus redmani* bat is successful.

**Key words:** *Leptocereus scopulophilus*, Pan de Matanzas, Cactaceae, pollination, chiropterophily, *Monophyllus redmani*

## INTRODUCCIÓN

La conservación de plantas se dificulta por la dependencia que tienen, la mayoría de estas, de animales que fungen como vectores de polen o semillas y hacen posible la polinización, dispersión y el establecimiento exitoso de las mismas en las comunidades (Aizen & al., 2002, Arteaga & al., 2006, Bawa, 1990). Por tanto, el conocimiento de la biología reproductiva de una especie es de suma importancia para entender los mecanismos por los cuales logra establecerse y perpetuar sus poblaciones en el tiempo, y con esto, establecer una metodología que permita la conservación de la misma a largo plazo.

En la actualidad como consecuencia de la fragmentación, pérdida de hábitats y la colecta desmedida muchas especies de plantas se encuentran amenazadas. Tanto la disminución de sus poblaciones como la desaparición de aquellas especies de animales que le sirven como vectores de polen o semillas, contribuyen con esta amenaza (Aizen & al. 2002, Arteaga & al. 2006, Bawa 1990, Aizen & Feisinger 1994, Kearns & al. 1998). Actualmente algunos autores hablan de una crisis en los sistemas de polinización (Kearns & al. 1998) por lo que el estudio de los mismos es indispensable en la conservación de las especies vegetales.

El género *Leptocereus* comprende una docena de especies de cactus columnares, endémicos del Caribe, la mayoría de las cuales son cubanas (Areces-Mallea 1993). Todas las especies de *Leptocereus* de Cuba se encuentran amenazadas (Areces-Mallea 1996, Berazaín & al. 2005) producto de procesos antrópicos que ocasionan la fragmentación y reducción de sus hábitats. Las especies de este género son particularmente vulnerables a estas alteraciones del hábitat pues, según Areces-Mallea (1993) solo forman poblaciones pequeñas en hábitats geográficamente muy restringidos y distribuidas de manera aislada a lo largo de la isla. Estas características poblacionales de las especies de *Leptocereus* hacen apremiante la necesidad de medidas para proteger sus hábitats y poblaciones pero a su vez, dificultan los estudios ecológicos necesarios para el diseño de acciones de conservación científicamente sustentados.

El presente trabajo sienta las bases para la identificación de los mecanismos y las interacciones relacionadas con el proceso de polinización del género *Leptocereus*. En este se toma como modelo la población de *L. scopulophilus* del Pan de Matanzas, por ser la más grande y mejor conservada que se conoce del género (González-

Torres & al. 2007). En el estudio se caracteriza la morfología y el desarrollo floral. En este último aspecto se incluye la apertura y cierre de la flor, y producción y concentración del néctar. Además se identifican los visitantes florales y polinizadores, y se determina el sistema de cruzamiento de la especie, aspecto básico para los trabajos que se acometen encaminados a la conservación *ex situ* de la especie.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio se realizó en el Pan de Matanzas, elevación cársica de 381 m de altura ubicada a 11 km al oeste de la ciudad de Matanzas a los 23°02' lat. N y 81°42' long. O (CNNG 2000), sobre la cual se desarrolla un bosque semidecíduo mesófilo (González-Torres & al. 2007). El estudio se realizó entre los meses de febrero y mayo de 2007, 2008 y 2009, en la ladera sureste donde se localiza la población de *L. scopulophilus*.

### La especie

*Leptocereus scopulophilus* es un cactus columnar endémico de Cuba, considerado En Peligro Crítico de extinción por Berazaín & al. (2005). Presenta un tronco cilíndrico de hasta 30 cm de diámetro y puede llegar a alcanzar los 3 m de altura. Las ramas principales son erectas, mientras que las más altas son muy ramificadas y tienen un crecimiento plagiótropo oblicuo. Esta especie presenta de 4-5 costillas aplastadas y crenadas, con espinas de 8-10 cm agrupadas en las depresiones de las costillas. Las flores son nocturnas, hermafroditas y terminales, con una longitud entre 4,5-5,5 cm y un ancho entre 3-3,5 cm, además presentan el estigma y los estambres exertos, mientras que el receptáculo es verde, espinoso y casi tubuloso. Los tépalos externos de las flores son de color vino pálido y los internos son de rosa claro a blanco. Los frutos son elíptico-globosos de 6,5 cm de largo por 5,5 cm de ancho, con aréolas espinosas persistentes en el fruto maduro (Areces-Mallea 1993).

### Morfología y desarrollo floral

Se midió el diámetro interno del perianto, la longitud del tubo floral y la profundidad de la cámara de néctar en 39 flores de 22 plantas, con un pie de rey de precisión 0,05 mm. Se contaron los primordios seminales y las semillas de una flor y un fruto en 22 plantas. La apertura y desarrollo floral se describió en 37 botones de 18 plantas, los cuales fueron muestreados cada 1 hora, a partir de las 18:30, hora de verano. Tanto las flores como los botones se seleccionaron al azar entre los que estaban accesibles a los investigadores.

El volumen y concentración de néctar fue cuantificado en 16 flores de 9 plantas. Las flores fueron cubiertas con bolsas en la tarde y permanecieron así durante todo el experimento. La extracción del néctar se realizó cada una hora con una jeringuilla de precisión 0,01 ml y la concentración de azúcar se midió con un refractómetro de mano de precisión 0,5 %. Se seleccionaron al azar flores accesibles con el perianto orientado hacia arriba para evitar la pérdida de néctar por escurrimiento.

### Sistema de cruzamiento

El sistema de cruzamiento y la importancia de la polinización nocturna y diurna de la especie se determinaron mediante un experimento de polinización con seis tratamientos (Tabla I), en el cual se utilizaron 160 flores de 70 plantas. Para impedir la accesibilidad a los visitantes, tanto botones como flores se cubrieron con bolsas de malla. La polinización manual de las flores se realizó con un pincel. El desarrollo o aborto de los frutos se determinó en todos los casos diez días posteriores a la apertura floral. Las flores se seleccionaron al azar teniendo en cuenta su accesibilidad al investigador.

### Visitantes florales

Los visitantes florales diurnos fueron identificados por observación directa o capturados y posteriormente identificados. Las flores se monitorearon durante 30

**TABLA I**

Tratamientos empleados para determinar el sistema de cruzamiento y la importancia de la polinización nocturna y diurna en *Leptocereus scopulophilus*.

Tratamientos	N	n	Accesibilidad a visitantes	Manipulación
Polinización autónoma	17	27	Nunca	Ninguna
Autopolinización manual	15	21	Nunca	Polinización a las 23:00 con polen de la misma flor
Polinización cruzada manual	14	22	Nunca	Polinización a las 23:00 con polen de otra planta
Geitonogamia	5	10	Nunca	Polinización a las 23:00 con polen de una flor de la misma planta
Polinización diurna	19	26	17:00 – 20:00 y 06:30 – 20:00	Ninguna
Polinización nocturna	18	26	20:00 – 6:30	Ninguna
Control	20	28	Todo el tiempo	Ninguna

**N:** número de plantas; **n:** número de flores.

minutos a intervalos de igual duración a lo largo del día. Se muestrearon 30 flores en 10 días entre febrero y abril del 2007.

Los visitantes florales nocturnos fueron capturados con redes de niebla o con jamos entomológicos. Se colocaron 2 redes de 4 m<sup>2</sup> próximas a plantas florecidas y fueron revisadas cada 15 minutos. Las redes permanecieron abiertas desde las 22:00 hasta las 07:00 horas durante cuatro noches en abril del 2008 y dos noches en marzo del 2009. La actividad nocturna fue registrada además, usando una cámara colocada a 2 m de 4 flores durante 4 horas una noche.

Tanto en visitantes diurnos como nocturnos se anotó el recurso del cual se alimentaban. A cada visitante capturado con red se le tomaron muestras de polen con un pincel y una solución de gelatina glicerizada de Kaiser (Montenegro & Gómez 1997) con 0,5 ml de fucsina básica (colorante). Con las muestras se hicieron preparaciones temporales, las cuales se montaron en el campo usando portaobjeto, cubreobjeto y sellaje de parafina. El polen de cada preparación se comparó con polen de *L. scopulophilus*.

#### Análisis de los datos

El volumen de néctar se analizó con un ANOVA Kruskal - Wallis no paramétrica. Mientras que la concentración de néctar se analizó con un ANOVA paramétrico de clasificación simple y una prueba SNK de comparación múltiple de medias. El número de primordios y semillas se analizó con una prueba t<sup>2</sup> de comparación de muestras pareadas. Las curvas de volumen y concentración de néctar se construyeron tomando la media y el error estándar en todos los intervalos de tiempo. El análisis estadístico se realizó en el programa STATISTICA versión 6.1.

## RESULTADOS

### Morfología y desarrollo floral

Las flores de *Leptocereus scopulophilus* en la población del Pan de Matanzas tienen el diámetro interno del perianto de 1,84 ± 0,20 cm, la longitud del tubo floral de 2,16 ± 0,18 cm y la profundidad de la cámara de néctar de 0,62 ± 0,15 cm. El número de primordios seminales por flor (1130 ± 310; n = 22) fue 1,5 veces mayor (t = -4,63; p < 0,001) que el número de semillas por frutos (743 ± 297; n = 22).

La apertura floral se inició a partir de las 18:30, aunque 43 % de los botones proyecta el estigma antes de esta hora. Todas las flores abrieron completamente a partir de las 22:30 y presentan olor. Las flores comenzaron a producir néctar entre las 21:00 y las 22:00. El 100 % de ellas producen néctar de manera sostenida hasta las 04:00 y solamente 18,8 % continúan produciéndolo hasta las 10:00 del día siguiente. Las flores se mantuvieron abiertas después de cesar la producción de néctar, aunque las anteras y el estilo perdieron turgencia posterior a las 10:00.

Las flores producen como promedio en una noche 0,54 ± 0,14 ml. La producción de néctar en las primeras 8 horas fue de 0,05 ± 0,006 ml/h, durante este periodo no existen diferencias significativas entre intervalos (Figura 1). La concentración del néctar varió entre 19,4 % y 16,2 % de sacarosa (Figura 2), alcanzando valores máximos de 21,5 % y mínimos de 13,5 %. La concentración se mantuvo constante durante la noche, aunque disminuyó posterior a las 04:00.

### Sistema de cruzamiento

Las flores autopolinizadas manualmente y las flores que se excluyeron de los polinizadores y no se manipularon

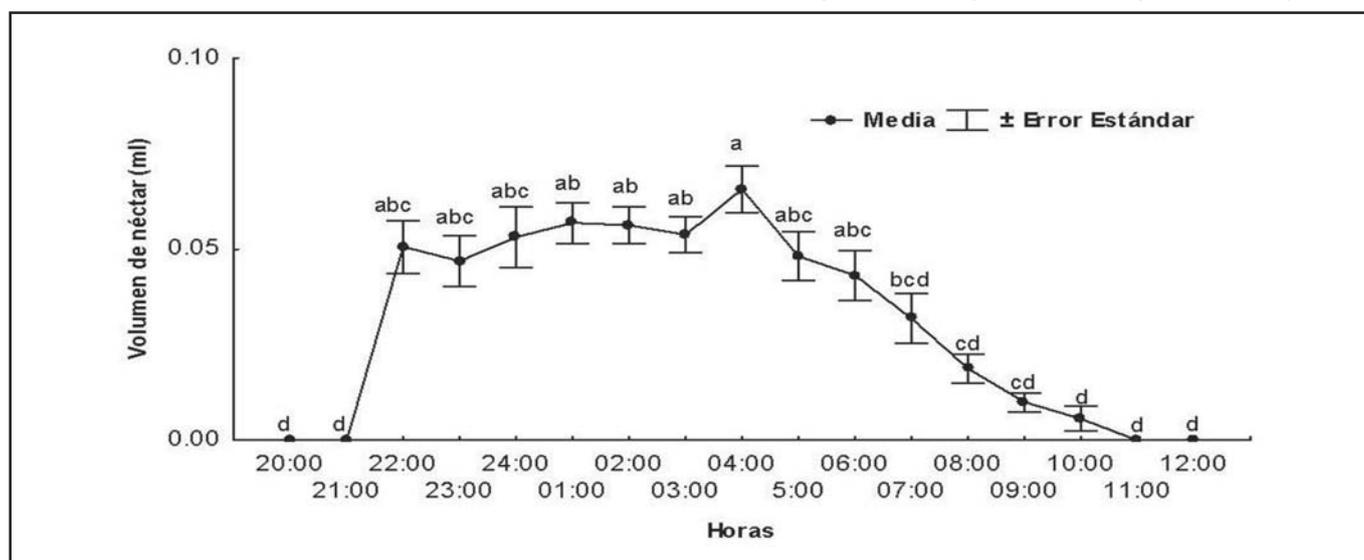


Fig. 1. Producción de néctar en flores de *Leptocereus scopulophilus* (n = 16). Letras diferentes indican diferencias significativas entre volúmenes (H = 175,35; p < 0,05).

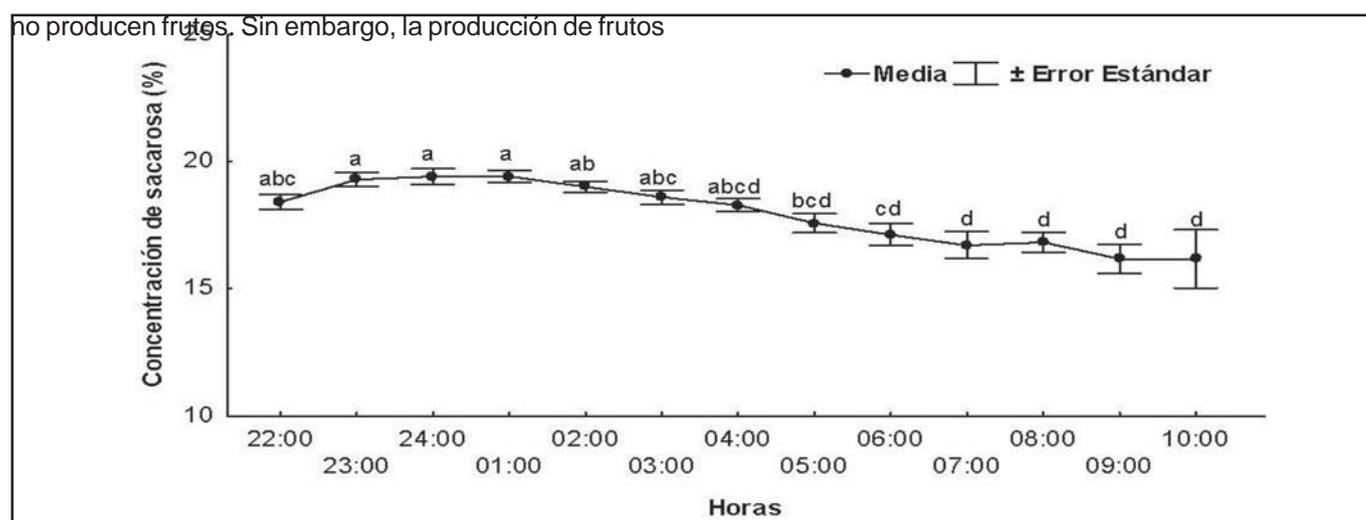


Fig. 2. Concentración de sacarosa en el néctar de las flores de *Leptocereus scopulophilus* (n = 16). Letras diferentes indican diferencias significativas entre las concentraciones (F = 9,24; p < 0,05).

a partir de flores con polinización cruzada manual es de 63,6 % (Tabla II). Solo las flores expuestas a visitantes nocturnos producen frutos (Tabla II).

TABLA II

Cantidad de frutos producidos por flores bajo diferentes tratamientos de polinización en *Leptocereus scopulophilus*.

Tratamientos	N	n	% de fructificación
Polinización autónoma	17	27	0
Autopolinización manual	15	21	0
Polinización cruzada manual	14	22	63,6
Geitonogamia	5	10	0
Polinización diurna	19	26	0
Polinización nocturna	18	26	53,8
Control	20	28	28,6

N: número de plantas; n: número de flores.

### Visitantes florales

Las flores de *Leptocereus scopulophilus* fueron visitadas por 14 especies de animales, de ellas siete son de hábito diurno (Tabla III). Se capturaron dos polillas nocturnas y ninguna tenía cargas de polen. Se registraron 48 visitas de polillas a las flores, durante las cuales solamente introdujeron la probocis. Se capturaron 3 murciélagos, dos estaban cubiertos de polen de *L. scopulophilus* en la cabeza, además se observaron 4 visitas durante las cuales estos animales introducían la cabeza en el tubo floral.

### DISCUSIÓN

La antesis crepuscular - nocturna de las flores de *L. scopulophilus*, su abundante producción de néctar durante la noche y la presencia de olor, constituyen rasgos a favor de la quiropterofilia como síndrome de polinización de esta especie según los criterios de Van der Pijl (1961). Otros aspectos que sugieren quiropterofilia en las flores de este cactus son la forma

casi tubulosa del receptáculo y el color pálido de los tépalos referidos por Areces-Mallea (1993).

En concordancia con la quiropterofilia de las flores de *L. scopulophilus* el murciélago *Monophyllus redmanii* actúa como polinizador. Este hecho se corroboró por la captura de dos individuos con abundante polen de *L. scopulophilus* en la cabeza y por sus visitas observadas durante el estudio. Además, la correspondencia entre la morfología de las flores de *L. scopulophilus* y las dimensiones referidas por Silva (1979) para la cabeza de *M. redmanii*, como también la superposición de los períodos de producción de néctar de la planta (22:00 - 6:00 horas) y de la actividad nocturna de *M. redmani* según Silva (1979) (19:50 - 4:59 horas) constituyen pruebas indirectas que apoyan esta idea.

La quiropterofilia de las flores de *L. scopulophilus* concuerda con los estudios de Sosa y Soriano (1992) y Valiente - Banuet & al. (1996) que refieren los murciélagos como los agentes más importantes para la polinización de los cactus columnares en los trópicos. Entre los grupos de murciélagos más importantes en este sentido están los de la subfamilia *Glossophaginae*, que comprende un gran número de murciélagos nectarívoros, dentro de los cuales está *M. redmani* y los principales polinizadores de cactáceas columnares (*Leptonycteris curasoae*, *Choeronycteris mexicana*, *Leptonycteris nivalis* y *Glossophaga soricina*) según Valiente - Banuet & al. (1996, 1997b) y Méndez & al. (2005). Por ejemplo, en el caso particular de la flora mexicana, Valiente - Banuet & al. (2002) refieren que más del 70 % de los cactus columnares tienen un síndrome de polinización quiropterófilo.

De los otros visitantes nocturnos solo las polillas *Pholus vitis vitis* y *Phegethontius sextus jamaicensis* podrían polinizar a *L. scopulophilus* ya que el resto presentan

TABLA II

Visitantes de las flores de *Leptocereus scopulophilus*. (tép: Tépalos, estam: estambres y estig: estigma).

Grupo taxonómico	Especie (Familia)	Recurso floral utilizado	Hábito
Insectos	<i>Apis mellifera</i> Linn. ( <i>Apidae</i> )	néctar y polen	diurno
	<i>Xylocopa cubaecola</i> Lucas ( <i>Apidae</i> )	néctar y polen	diurno
	<i>Atta insularis</i> Guérin ( <i>Formicidae</i> )	tép., estam. y estig.	diurno y nocturno
	<i>Camponotus planatus</i> Roger ( <i>Formicidae</i> )	néctar	diurno
	<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger) ( <i>Formicidae</i> )	néctar	diurno
	<i>Cariblatta</i> sp. ( <i>Blattellidae</i> )	tép., estam. y estig.	nocturno
	<i>Eurycotis opaca</i> (Brunner) ( <i>Blattidae</i> )	tép., estam. y estig.	nocturno
	<i>Tafalisca lurida</i> Sauss. ( <i>Gryllidae</i> )	tép., estam. y estig.	nocturno
	<i>Phegethontius sextus jamaicensis</i> Butler ( <i>Sphingidae</i> )	néctar	nocturno
	<i>Pholus vitis vitis</i> (Linn.) ( <i>Sphingidae</i> )	néctar	nocturno
Aves	<i>Chlorostilbon ricordii ricordii</i> (Gervais) ( <i>Trochilidae</i> )	néctar y polen	diurno
	<i>Mellisuga helenae</i> (Gundlach) ( <i>Trochilidae</i> )	néctar y polen	diurno
Mamíferos	<i>Monophyllus redmani</i> Leach ( <i>Phyllostomatidae</i> )	néctar y polen	nocturno
Reptiles	<i>Anolis lucius</i> Dumeril & Bibron ( <i>Polychrotidae</i> )	polen e insectos	diurno

cuerpos lisos, sin estructuras especializadas en transportar polen y se observaron siempre depredando las flores. Sin embargo, es posible que las polillas sean solo ladrones de néctar pues durante las visitas a las flores únicamente introducían la probocis y ningún individuo capturado presentó cargas de polen. Esto coincide con los estudios de Casas & al. (1999), Ibarra-Cerdeña & al. (2005) y Dar & al. (2006) que observaron, en cactus columnares con flores de dimensiones similares a las de *L. scopulophilus*, que las polillas no tocaban las anteras y el estigma y como resultado el polen encontrado en sus cuerpos era escaso o nulo. Por tanto, *M. redmani* es el principal polinizador de *L. scopulophilus*.

Aunque en las islas predominan las especies de plantas autocompatibles (Grand 1998) y *Leptocereus* es endémico de las islas caribeñas, *L. scopulophilus* es una especie xenógama que necesita de polinizadores para la formación de frutos. Esta autoincompatibilidad coincide con los resultados obtenidos por Valiente - Banuet & al. (1997a, 1997b, 2004) y Molina-Freaner & al. (2004) para otras especies de cactus columnares oriundas de México.

La ausencia de éxito en la polinización diurna puede estar vinculada con la falta de receptividad del estigma en este periodo o con la pérdida de la viabilidad del polen, pues tanto zunzunes como abejas pueden transportar el polen de una flor a otra durante sus visitas. Por tanto, la especialización de *L. scopulophilus* a la polinización por el murciélago *M. redmani*, puede ser además de morfológica, funcional. La polinización exclusivamente nocturna en *L. scopulophilus*, es un rasgo que se ha reportado en otras especie de cactus columnares como *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet & al. 1996), *Pachycereus weberi*, *Pilosocereus chrysacanthus* (Valiente-Banuet & al. 1997b), *Stenocereus stellatus* (Casas & al. 1999) y *Pterocereus gaumeri* (Mendez & al.

El total de frutos desarrollados a partir de flores que estuvieron todo el tiempo accesibles a los visitantes florales (28,6%, ver Tabla II) se encuentra dentro del rango de efectividad reportado (26 % al 98 %) para cactus columnares estudiados por Molina-Freaner & al. (2004) y Valiente-Banuet & al. (1996). Sin embargo, esta cantidad resulta baja al compararla con las especies de cactus columnares estudiadas por Valiente-Banuet & al. (1997a, 1997b) y Valiente-Banuet (2002) que presentan más del 85 % de efectividad. La formación de frutos puede estar afectada por la depredación de flores por insectos como *Eurycotis opaca*, *Cariblatta* sp., *Atta insularis* y *Tafalisca lurida* que se observaron alimentándose de anteras, tépalos y estigmas, por lo que se consideraron depredadores florales, estas observaciones coinciden con las reportadas por Schuster (1974) y Zorrilla (1988) para otras plantas y con Mendez & al. (2005), los cuales encontraron una alta tasa de depredación en botones, flores y frutos de *Pterocereus gaumeri*.

## CONCLUSIONES

*L. scopulophilus* es una especie xenógama, de floración nocturna y quiropterófila, polinizada por *Monophyllus redmani*. Las interacciones de la especie con ladrones de néctar y depredadores solo quedan esbozadas aquí pero es necesario dilucidarlas en aras de comprender los factores limitantes de la reproducción de esta especie y por aproximación de otras más raras del género. Por lo pronto, la conservación *L. scopulophilus* requiere de la preservación del ecosistema y en particular de las poblaciones de *M. redmani*.

## AGRACEDICMIENTOS

Agradecemos a Yuniel Echemendía, Ainel González, Yusleibys Rodríguez, Alenna Vázquez, Yarelis Pérez, Gunnarys León, Elier Fonseca, Yusnabiel, Carlos, Onel, Norberto, Ibraín y Yuneisy por su valiosa ayuda en el trabajo de campo, además agradecemos a Esteban Gutierrez, Rainer Núñez, Alejandro Barro, Jans Morfe y Jorge Fontenla

por su ayuda en las identificaciones taxonómicas. También agradecemos el apoyo del Programa de Liderazgo de la Conservación, la Sociedad Británica de Cactus y Suculentas, y de IdeaWild.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aizen, M. A., Vázquez, D. P. & Smith-Ramírez, C. 2002. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 79-97.
- Aizen, M. A. & Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. *Ecology* 75 (2): 330-351.
- Areces-Mallea, A. 1993. *Leptocereus scopulophilus* (Cactaceae), a new species from western Cuba. *Brittonia* 45 (3): 226-230.
- Areces-Mallea, A. 1996. The West Indies. – En: Oldfield, S. (Comp.). *Status Survey and Conservation Action Plan. Cactus and Succulent Plants*. p. 99 – 110. IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge (UK).
- Arteaga, L. L., Aguirre, L. F. & Moya, M. I. 2006. Seed Rain Produced by Bats and Birds in Forest Islands in a Neotropical Savanna. *Biotropica* 38 (6): 718-724.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in Tropical Rain Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.
- Berazaín, R., Areces, F., Lascano, L. & González-Torres, L. 2005. Lista roja de la flora vascular cubana. *Documentos del Jardín Botánico Atlántico (Gijón)* 4: 1 – 86.
- Casas, A., Valiente - Banuet, A., Rojas – Martínez, A. & Dávila P. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86 (4): 534 – 542.
- CNNG. 2000. *Diccionario geográfico de Cuba*. Oficina Nacional de Hidrografía y Geodesia. La Habana.
- Dar S., Coro A. & Valiente - Banuet. 2006. Diurnal and Nocturnal Pollination of *Marginocereus marginatus* (Cactaceae) in Central México. *Annals of Botany* 97 (3): 423-427.
- González-Torres, L., Palmarola, A., Echemendía, Y & Barrios, D. 2007. Conservation of *Leptocereus scopulophilus* and *L. wrightii*, two endemic cacti from Cuba. *Cactus World* 25 (supplement): 15 – 20.
- Grant, P.R. 1998. *Evolution on island*. Oxford University Press. Oxford – New York – Tokyo.
- Ibarra-Cerdeña, C., Iñiguez-Davalos, L. & Sánchez-Cordero V. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilus columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92(3): 503 – 509.
- Kearns, C. A., Inouye, D. W. & Waser, N. M. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of Plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- Mendez, M., Durán, R., Dorantes, A., Dzib, G., Simá, L., Simá, P. & Orellana, R. 2005. Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *Journal of Arid Environments* 62: 363-376.
- Molina-Freaner, F., Rojas-Martínez, A., Fleming, T. & Valiente-Banuet, A. 2004. Pollination biology of the cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *Journal of Arid Environments* 56: 117-127.
- Montenegro, G. & Gómez, M. 1997. Manual de trabajos prácticos del curso anatomía y evolución del cuerpo vegetativo de las plantas vasculares. Red Latinoamericana de Botánica.
- Schuster, J. 1974. Saltatorial Orthoptera as common visitors to tropical flower. *Biotropica* 6 (2): 138 – 140.
- Silva, T. 1979. *Los murciélagos de Cuba*. Ed. Academia. La Habana 2, Cuba.
- Sosa, M. & Soriano, P. 1992. los murciélagos y los cactus: una relación muy estrecha. *Carta ecológica* 61: 7 – 10.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, C., Rojas-Martínez, A. & Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M. & Dávila, P. 1997a. Pollination Biology of Two Columnar Cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 84 (4): 452 – 455.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Arizmendi, C. & Dávila, P. 1997 b. Pollination biology of two winter – blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central México. *Journal of Arid Environments* 37: 331 – 341.
- Valiente-Banuet, A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares en México. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 99-104.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M., Rojas – Martínez, A., Godínez – Alvarez, H., Silva, C. & Dávila – Aranda, 2002. Biotic interactions and population dynamics of columnar cacti: 225 – 240. En: Fleming, T. & Valiente - Banuet, A. (Ed.). *Columnar cacti and their mutualist: evolution, ecology, and conservation*. University of Arizona Press.
- Valiente-Banuet, A., Molina – Freaner, F., Torres, A., Arizmendi, M. & Casas, A. 2004. Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten - aboriginum*. *American Journal of Botany* 91 (6): 850 – 855.
- Van der Pijl, 1961. Ecological aspects of flower evolution.II. Zoophilus Flower Classes. *Evolution* 15 (1): 44-59.
- Zorrilla M.A., 1988. Acerca del papel ecológico de *Atta insularis*. En: Herrera, R., Menendez, L., Rodríguez, M. & García, E. (Ed.) *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario, Cuba*. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la Unesco para América Latina y el Caribe, Montevideo, Uruguay.

**Recibido:** 12 de enero de 2011.

**Direcc. de los autores:** Jardín Botánico Nacional, Carretera “El Roció” km 3 ½, Calabazar, Boyeros. CP. 19230, Ciudad de La Habana, Cuba. E-mail: dbarrios@fbio.uh.cu