



**Facultad de Ciencias
Licenciatura en Ciencias Mención Biología o Química**

**“Sistemas de polinización y especificidad
de polinizadores en cactáceas del
continente americano.”**

**Tesis para optar al grado de Licenciatura en Ciencias
Mención Biología**

Felipe Andrés Altamirano Gonzalez

Director de Tesis: Dra. Carmen Gloria Ossa Barrientos

Codirector de Tesis: Dra. Gisela Stotz Canales

07 / 2022



**Facultad de Ciencias
Licenciatura en Ciencias Mención Biología o Química**

**“Sistemas de polinización y especificidad
de polinizadores en cactáceas del
continente americano.”**

**Tesis para optar al grado de Licenciatura en Ciencias
Mención Biología**

Felipe Andrés Altamirano Gonzalez

**Director de Tesis: Dra. Carmen Gloria Ossa Barrientos
Codirector de Tesis: Dra. Gisela Stotz Canales**

FECHA: 07/2022



Facultad de Ciencias

Licenciatura en Ciencias Mención Biología o Química

“Sistemas de polinización y especificidad de polinizadores en cactáceas del continente americano.”

Felipe Andrés Altamirano Gonzalez

Este trabajo se realizó bajo la supervisión de la Dra. Carmen Gloria Ossa Barrientos en el Laboratorio de Ecología Evolutiva en Plantas de la Universidad de Valparaíso y ha sido aprobado por los miembros de la Comisión:

Pamela Herrera
Presidente Comisión
Universidad de Valparaíso

Sebastián Godoy
Profesor Informante
Universidad de Valparaíso

Carla Gacitúa
Profesor Informante
Universidad Federico de
Santa María

Carmen Ossa Barrientos
Directora de Tesis
Universidad de Valparaíso

Gisela Stotz Canales
Cotutora de Tesis
Universidad Andrés Bello

**Valparaíso, Chile
2022**

DEDICATORIA

Dedico esta tesis a Kirara, mi perrita. Llegó en uno de los momentos más difíciles de mi vida y fue quien me cuidó, acompañó y entregó mucho amor.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a la Dr. Carmen Gloria Ossa, porque esta tesis es gracias a sus ideas, también por su paciencia, buena onda y ánimos en todo momento. A la Dr. Gisela Stotz por su participación en los análisis, Sin ella no los podría haber obtenido, y también por su apoyo en este proceso tan complicado. Y, por último, a Camila Allendes por su ayuda, apoyo y ánimos en todo este trayecto de estudios universitarios.

INDICE

• Introducción	1
• Planteamiento del problema	4
• Hipótesis	4
• Objetivos generales	4
• Objetivos específicos	4
• Metodología	5
• Resultados	15
• Discusión	19
• Conclusión	22
• Bibliografía	23
• Anexos	30

INDICE DE TABLAS, FIGURAS Y ANEXOS

• Tabla 1	7
• Figura 1	16
• Figura 2	17
• Figura 3	18
• Anexo 1	30
• Anexo 2	31

ABSTRACT

Cacti are the most outstanding plants of America's arid and semi-arid environment , which are distributed from Canada to Patagonia. There are diverse pollinators highlighting bees, birds, and bats. However, Cacti have specificity degrees to pollinators throughout the American continent; some are specialized species in one kind of pollinator, and others can be visited by many. In this context, pollination syndromes should reflect latitudinal variation in the continent, so it could be possible to find specific pollinators in the tropic and general pollinators far from them. Additionally, their floral traits should reflect an evolutionary variation or change: generalized assemblages could have more erect and pendulous flowers with diurnal anthesis, while specialized syndrome should show erect, white or light-colored flowers, and nocturnal anthesis. This study investigates geographical patterns of the pollinator-cacti interaction in the American continent by evaluating different cacti growth. The results show that, in general, the number of pollinating taxa and the length of the flowers are not affected by the latitudinal distribution, which is not influenced by the phylogenetic relationships. The same occurred evaluating the relationship between the anthesis of species with latitude. However, if a pattern for corolla diameter is observed, corolla diameters increase towards higher latitudes. This pattern persists when considering phylogenetic relationships. The results showed that cacti generally do not respond to the very special patterns in pollinator assemblages observed at high latitudes in North American cacti.

Keywords: Cacti, pollinator specificity, floral traits, geographic patterns.

RESUMEN

Los cactus son las plantas más conspicuas de los sistemas áridos y semiáridos de América, distribuyéndose desde Canadá hasta la Patagonia. Los polinizadores son muy diversos, destacando a las abejas, aves y murciélagos. Las cactáceas tienen distintos grados de especificidad a polinizadores a lo largo y ancho de todo el continente americano, existiendo especies especializadas en un tipo de polinizador y otras generalistas que son visitadas por muchos tipos de polinizadores. Bajo este contexto, los síndromes de polinización deberían reflejar esta variación latitudinal en el continente, esperando que se corrobore la especificidad de polinizadores en los trópicos y el generalismo lejos de los trópicos. Por lo tanto, sus rasgos florales también deberían reflejar una variación o cambio evolutivo, como flores más erectas y pendulares con anthesis diurna en ensamblajes más generalizados y, por el contrario, en un síndrome especializado deberíamos encontrar flores erectas, blancas o de colores claros y anthesis nocturna. En este estudio se evaluaron los patrones geográficos de la interacción polinizador-cactácea en el continente americano en cactus con distintos modos de crecimiento. Los resultados muestran que el número de taxa polinizadoras y el largo de las flores no se ven afectadas por la distribución latitudinal en general. Este resultado no se vio afectado al considerar las relaciones filogenéticas, lo mismo ocurrió al evaluar la relación de la anthesis de las especies con la latitud. Sin embargo, si se observa un patrón para el diámetro de la corola, los diámetros de la corola aumentan hacia mayores latitudes, este patrón persiste al considerar las relaciones filogenéticas. Estos análisis nos muestran que las cactáceas en general no responden a los patrones de especialísimo en los ensamblajes de polinizadores que se observan a altas latitudes en las cactáceas de Norteamérica.

Palabras claves: Cactus, especificidad de polinizadores, rasgos florales, patrones geográficos.

INTRODUCCION

Las Cactáceas son una familia de plantas suculentas, que viven en ambientes áridos y semiáridos en el continente americano, cuenta con más de 100 géneros y cerca de 1600 especies, detectándose una mayor diversidad de géneros y especies en México y Perú (Ceroni Stuva y Castro Cepero, 2013). Esta familia se caracteriza por tener una serie de adaptaciones fisiológicas y morfológicas que evitan la pérdida de agua, como las espinas, fotosíntesis CAM, una gran acumulación de agua en los tejidos del tronco y estomas unidos. Además cuentan con raíces poco profundas, extensas y radiales que permiten capturar la humedad del suelo circundante, particularmente la que se da después de episodios de lluvia o por la condensación de vapor del agua atmosférica (Forero Cruz, 1990). Las cactáceas se diferencian de otras suculentas por la presencia de areolas, estructura donde se desarrollan y sitúan las espinas, flores y frutos (Ceroni Stuva y Castro Cepero, 2013).

La familia se subdivide en tres subfamilias: Pereskioideae, Opuntioideae y Cactoideae (Barthlott y Hunt, 1993) La subfamilia Pereskioideae se caracteriza por ser cactus con hojas planas y persistentes; Opuntioideae se caracteriza por ser cactus con hojas redondas y generalmente caducifolias, cuentan con un tallo articulado, redondo o cilíndrico; y, por último, la Cactoideae es la más numerosa ya que contiene más del 80% de todos los cactus, se caracterizan por carecer de hojas (Seremi MMA Aysen, 2015) y por presentar tallos suculentos y fotosintéticos (Vasquez-Sanchez et al., 2012). Esta última subfamilia cuenta con 8 tribus principales en donde destaca la tribu Cactácea, las cuales se caracterizan por presentar una morfología esférica, se producen de manera solitaria o agrupadas, y cuya variación de tamaño va desde cactus enanos de pocos centímetros de altura, a cactus de 5 metros y más (Vásquez-Sánchez et al., 2012).

Con respecto a la biología reproductiva de las cactáceas, la mayoría de las especies son hermafroditas, con algunas excepciones de plantas trioicas o androdicismo (Mandujano et al., 2010). La mayoría de las plantas son autoincompatibles, con excepción de la especie *Pachycereus pringlei* (Bustamante y Burquez, 2005). Las flores se originan en las areolas desarrollándose una sola flor, con excepción de los cactus más basales del género *Pereskia* en el cual se producen inflorescencias (Estrada-Castillo et al., 2019).

La morfología de las flores de cactáceas suele ser actinomorfa, de ovario ínfero (Rossi, 1996), con un pedúnculo disminuido y una diferenciación poco clara entre pétalos y sépalos, así mismo el cáliz es alargado por lo que se puede confundir con el pedúnculo (Ramirez Angulo, 2018). Los indumentos externos varían entre escamas, espinas o pelos (Bueno Y Plumed, 2017). La forma de las flores varía según el género, pudiendo ser campanuladas, como en el género *Stenocereus*; infundibuliforme, como en el género *Neolloydia*; o tubulares, como en la especie *Epiphyllum phyllanthus* (Bustamante y Burquez, 2005). Los colores también varían en los distintos grupos existiendo flores blancas, amarillas, naranja y rojas. La antesis floral puede ser diurna o nocturna, las diurnas se presentan generalmente de color rojo, amarillo o blanco, mientras que las nocturnas normalmente son blancas y, a menudo, fragantes (Quintanar, 2014). Algunas especies como, *Echinopsis ancistrophora*, varían el color y forma de sus flores a lo largo de un gradiente latitudinal, por ejemplo, las flores de las poblaciones del noroeste de Argentina se caracterizan por tener flores blancas con un tubo de longitud que varía entre 4.5-24 cm. (*E. ancistrophora ssp. ancistrophora*). En cambio, en el sur de Bolivia *E. ancistrophora ssp. cardenasiana* tiene flores de colores rosa y una longitud media de tubo de 10 cm. Finalmente, en el centro de Bolivia se encuentran *E. ancistrophora ssp. pojoensis* y *E. ancistrophora ssp. arachnacantha*, en donde la primera de estas tiene tubos de color rosa y rojo con una media de largos de 9 cm., mientras que la segunda posee flores amarillas, naranjas y rojas, con tubos cortos de 6 cm. (Schlumpberger y Raguso, 2008).

Los cactus son polinizados principalmente por murciélagos, aves, abejas y moscas. En cactus de evolución más reciente, se ha detectado que las presiones selectivas que han ejercido los polinizadores: colibrí, murciélago y polillas, han conducido hacia una formación del tubo floral más alargado y estrecho (i.e., hipantio) (Schlumpberger, 2012; Humaña et al., 2021). Además, las flores polinizadas por colibríes suelen ser erectas o péndulas, mayormente rojas, de antesis diurna (Schlumpberger, 2012). Por el contrario, las flores polinizadas por murciélagos y polillas suelen ser erectas, blancas o de colores claros y de antesis nocturna (Fleming et al., 2009, Schlumpberger, 2012) con síndrome de polinización especializado (Munguía-Rosas et al., 2009).

Algunas especies de cactus están especializadas en un solo tipo de polinizador, por el contrario, otras son muy generalistas (Schlumpberger y Badano, 2005). Esta variación

puede estar relacionada al gradiente latitudinal. En general, se espera que las plantas tengan síndromes de polinización más especializados en climas más estables como los trópicos (Valiente-Banuet et al., 2002; Mungia-Rosas et al., 2009, Ibarra-Cerdeña et al., 2005; Nassar et al., 1997), por lo que se espera que las cactáceas presenten cierto grado de especialización en estos, lo que ha sido evidenciado en el hemisferio norte (Mungía-Rosas et al., 2009 y Valiente-Banuet, 2004).

Valiente-Banuet et al. (2004) prueba que *Pachycereus pecten-aboriginum*, ubicada en la zona tropical al oeste de México, tiene un sistema de polinización especializado, al contrario de la población que se encuentra al norte, la cual presenta un sistema de polinización generalizado (Valiente-Banuet et al., 2004). Bajo este contexto, distintos estudios han evidenciado que la mayoría de los cactus columnares situados en los trópicos tienen un sistema de polinización especializado en murciélagos, en contraste con aquellas poblaciones de cactus que se encuentran más alejadas de los trópicos, que mostraban un sistema de polinización más generalizado (Ornelas et al., 2002; Estrella-Ruiz, 2005; Rivera-Marchand y Ackerman, 2006; Munguía-Rosas et al., 2009). Todo esto permite apoyar la teoría de que el grado de especificidad en los sistemas de polinización está fuertemente influenciado por factores ecológicos, además que su patrón geográfico es predecible (Munguía-Rosas et al. 2009), ya que se ha detectado que en los lugares climáticamente más estables hay una mayor especificidad de polinizadores (Waser et al., 1996).

Lamentablemente, estas tendencias han sido analizadas sólo en cactus columnares de Norte América, por lo que no sabemos si este patrón se repite en Sur América o si existe algún tipo de patrón biogeográfico en la relación polinización-cactus en otros tipos de cactáceas (globulares, geófitos, epifitos, etc.). En este proyecto buscamos identificar tendencias generales de los sistemas reproductivos de las cactáceas en todo el continente americano, diferenciando los distintos modos de crecimiento e identificando distintos grados de especificidad en el gradiente latitudinal.

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La información que se encuentra sobre los cactus no es muy abundante, a pesar de que son plantas que cuentan con un alto valor en distintas culturas, ya sea por su importancia alimenticia, ornamental, entre otros. En general, la información sobre las cactáceas no se encuentra sintetizada y ordenada de manera global, lo que dificulta la posibilidad de generar conexiones y encontrar patrones subyacentes sobre su biología reproductiva.

HIPOTESIS

Dado que las cactáceas se distribuyen en distintos ambientes, a nivel continental se deberían distinguir distintos patrones de morfología floral y especificidad a polinizadores, de acuerdo con su distribución latitudinal.

OBJETIVOS

1. OBJETIVO GENERAL

- Analizar las variaciones latitudinales del sistema reproductivo de las cactáceas en América.

2. OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Evaluar si la latitud determina la variación en los ensambles de polinizadores.
- Determinar patrones de variación en morfología floral y de antesis entre cactáceas de América.

METODOLOGIA

- RECOLECCION DE INFORMACION

Se realizó una búsqueda bibliográfica usando el buscador en ISI web of knowledge, usando las palabras claves: Cactus + breeding system + pollinator + flower morphology. De los trabajos seleccionados, se descartaron los artículos que no contenían información relevante para cumplir con los objetivos. Finalmente, se usaron 41 artículos (ver Tabla 1), de los que se extrajo la información de filogenia, morfología floral, floración, visitantes florales y coordenadas de los sitios de estudio. Se consultaron claves taxonómicas y descripciones de cada especie para complementar la información de morfología floral, floración y filogenética (como Arias et al., 2012, Señoret y Acosta 2013, Kiesling y Ferrari 2009, Mauseth et al., 2002).

La información obtenida se resume en una tabla de trabajo (base de datos) (Tabla 1), en la que se registró: autor, año, localidad, coordenada, especie, subespecie, genero, tribu, visitantes florales, largo de la flor, ancho del tubo floral, color de la flor, antesis y época de floración.

- ANALISIS DE DATOS

Para evaluar si la diversidad de polinizadores y la morfología floral varían a lo largo del gradiente latitudinal, se utilizaron modelos lineales mixtos usando el programa R (versión 3.6.3; R Core Team 2020). La diversidad de polinizadores se cuantificó como el número de grupos de visitantes florales. Se analizaron diferencias en dos características de la morfología floral: el diámetro de la corola y el largo total de la flor. En cada modelo se usó el valor absoluto de la latitud como el factor fijo, y especie como factor aleatorio dado que múltiples obtenidos para una misma especie no son independientes unos de otros, más bien, pseudo-réplicas. Dado que las especies no son filogenéticamente independientes, los análisis también se realizaron controlados por la filogenia, usando la

tribu/género/especie como factor aleatorio dentro del modelo (factor aleatorio anidado). Todos los modelos se corrieron utilizando la función *lme* del paquete *nlme* (Pinheiro et al., 2016) en R.

También se evaluaron las diferencias en el tiempo de apertura (antesis) de la flor, distinguiendo entre antesis nocturna, diurna o ambas. Para esto, se utilizó un modelo multinomial, utilizando la función *multinom* del paquete *nnet* (Venables y Ripley, 2002) en R, especificando especie como covariable.

Tabla 1: Información relevante de los artículos ocupados para los análisis de datos.

Autor - referencia	Localidad	Cordenadas	Especie	Subsp	Genero
M. A. Horner, Theodore H. Flemings & Catherine T. Sahley (1998)	Bahia kino, sonora, Mexico	28°49' N 111°48' W	<i>Carnegiea gigantea</i>		<i>Carnegiea</i>
Theodore H. Fleming, Merlin D. Tuttle & Margaret A. Horner (1996)	Bahia kino, sonora, Mexico	28°50' N 112°05' W	<i>Carnegiea gigantea</i>		<i>Carnegiea</i>
Taly Dawn Drezner (2014)	Sonora, mexico	29°19' N 110°19' W	<i>Carnegiea gigantea</i>		<i>Carnegiea</i>
Jafet M. Nassar, J. L. Hamrick & Theodore H. Fleming (2003)	Region peninsular de Venezuela	(11°56' N 69°56' W) (11°58' N 70°01' W)	<i>Cereus repandus</i>		<i>Cereus</i>
Julian ordones Rego, Edivani Villaroel Franceschinelli & Daniela Cristina Zappi (2012)	Santa barbara and catas altas, state of Minas gerais, Brazil	20°06' N 43°27' W	<i>Cipocereus laniflorus</i>		<i>Cipocereus</i>
Cristiane Martins, Reisle Oliveira, Carlos Victor Mendonça Filho, Liliane Teixeira Lopes, Rodrigo Assunção Silveira, Juliana Aparecida Pereira da Silva, Ludmilla M. S. Aguiar & Yasmine Antonini. (2015)	Diamantina, minasgerais, Brasil	18°11' S 43°34' W	<i>Cipocereus minensis</i>		<i>Cipocereus</i>
Cristiane Martins, Reisle Oliveira, Carlos Victor Mendonça Filho, Liliane Teixeira Lopes, Rodrigo Assunção Silveira, Juliana Aparecida Pereira da Silva, Ludmilla M. S. Aguiar & Yasmine Antonini. (2015)	Rio preto, minas gerais, Brasil	18°07' S 43°20' W	<i>Cipocereus minensis</i>		<i>Cipocereus</i>
P. Gorostiague & P. Ortega-Baes (2014)	La bodeguita, Salta, Argentina	25°17' S 65°16' W	<i>Cleistocactus smaragdiflorus</i>		<i>Cleistocactus</i>
P. Gorostiague & P. Ortega-Baes (2014)	La bodeguita, Salta, Argentina	25°17' S 65°16' W	<i>Cleistocactus smaragdiflorus</i>		<i>Cleistocactus</i>
Urs Egli & Mario Giorgetta (2015)	Valles Calchaquies, Salta, Argentina	25°59' S 65°59' W	<i>Denmoza rhodacantha</i>		<i>Denmoza</i>
Summer A. Scobell & Peter E. Scott (2002)	Mesa county Valley School District 51, Colorado, Estados unidos	39°00' N 109°00' W	<i>Echinocereus coccineus</i>		<i>Echinocereus</i>
Robert A. Jhonson (1992)	organ Pipe Cactus National Monument, Arizona, Estados unidos	32°1' N 112°49' W	<i>Echinocereus engelmannii</i>	<i>Echinocereus engelmannii</i> var. <i>Acicularis</i>	<i>Echinocereus</i>
Robert A. Jhonson (1992)	organ Pipe Cactus National Monument, Arizona, Estados unidos	32°1' N 112°49' W	<i>Echinomastus erectocentrus</i>	<i>Echinomastus erectocentrus</i> var. <i>Acunensis</i>	<i>Echinomastus</i>
M. L. de Viana, P. Ortega Baes, M. Saravia, E. I. Badano & B. Schlumberger (2005)	Parque nacional Los Cardones, Valle de Tin Tin, Argentina	25°11' S 65°58' W	<i>Echinopsis atacamensis</i>		<i>Echinopsis</i>

Tribu	Visitante	Largo de la flor (cm)	Diametro de la corola (cm)	Color de los petalos	Antesis floral	Floracion
Pachycereae	murcielago, aves, abejas	11,22 ± 0,31	2,49±0,09	blancos	nocturna	abril a mayo
Pachycereae	murcielagos, polillas, abejas, aves.	11,22 ± 0,31	2,49±0,09	blancos	nocturna y duro abierta hasta la mañana siguiente	abril a mayo
Pachycereae	aves, quiropteris, coleopteros, himenopteros, lepidopteros	11,22 ± 0,31	2,49±0,09	blancos	nocturna	abril a mayo
Cereae	murcielago	12,0-15,0		blancos	nocturna	Durante la estacion calida, produce varios brotes de flores
Cereae	colibries, abejas, murcielagos	6-7	3-4	blanco	diurna y duro abierta hasta la mañana siguiente	mayo a octubre
Cereae	murcielago, colibrie, abeja, escarabajo	4,61	3,28	crema	nocturna	julio a agosto y diciembre a enero
Cereae	murcielago, colibrie, abeja, escarabajo	4,9	3,06	crema	nocturna	julio a agosto y diciembre a enero
Trichocereae	colibri	5,02	0,7198	rojos	diurna y duro mas de 24 hrs	noviembre a marzo
Trichocereae	colibri, abeja	4,471	0,697	rojos - rosados	diurna y duro mas de 24 hrs	noviembre a marzo
Trichocereae	abeja	7,5		rojos	diurna	Febrero
Pachycereae	colibries, abejas, moscas, mariposas	6,84 ± 0,76	3	rojos	diurna y duro mas de 24 hrs	Diciembre a marzo
Pachycereae	abejas	5,0 -13,0	7	rojos - purpura (magenta lavanda)	diurna	Febrero a abril
Cactae	abejas, moscas	2,0 - 5,0	3,8 - 5,0	rojos - purpura	diurna	marzo
Trichocereae	colibries, abejas, polillas, avispas	12,4 ± 0,2	9.6 ± 0,3	blanco - rosado	diurna y duro mas de 24 hrs	septiembre a marzo

Autor - referencia	Localidad	Cordenadas	Especie	Subsp	Genero
Boris O. Schlumpberger & Ernesto I. Badano (2005)	Cachi, Salta, Argentina	25°05' S 66°11' W	<i>Echinopsis atacamensis</i> subsp. <i>pasacana</i> .	<i>Echinopsis atacamensis</i>	<i>Echinopsis</i>
Boris O. Schlumpberger & Ernesto I. Badano (2005)	los Andes, Salta, Argentina	25°10' S 66°58' W	<i>Echinopsis atacamensis</i> subsp. <i>pasacana</i> .	<i>Echinopsis atacamensis</i>	<i>Echinopsis</i>
Andrea B. Lemaitre & Carlos F. Pinto (2014)	Reserva nacional Rio Clarillo, San jose de Maipo, Region Metropolitana	33°41' S 70°24' W	<i>Echinopsis chiloensis</i>		<i>Echinopsis</i>
Carmen G. Ossa & Rodrigo Medel (2012)	Reserva nacional las Chinchillas, Illapel, Coquimbo, Chile	31°30' S 71°06' W	<i>Echinopsis chiloensis</i>		<i>Echinopsis</i>
Helmut E. Walter (2009)	Machali. O,Higgins, Chile	34°S 31W	<i>Echinopsis chiloensis</i>	<i>Echinopsis chiloensis</i> ssp. <i>chiloensis</i>	<i>Echinopsis</i>
Mariana Alonso-Pedano & Pablo Ortega-Baes (2012)	Quebrada el sunchal, Salta, Argentina	25°10' S 65° 49' W	<i>Echinopsis schickendantzii</i>		<i>Echinopsis</i>
Julissa Rojas-Sandoval & Elvia Meléndez-Ackerman (2009)	Isla de Mona, Mayaguez, Puerto Rico	18°05' N 67°54' W	<i>Harrisia portoricensis</i>		<i>Harrisia</i>
J. Nathaniel Holland & Theodore H. Fleming (1999)	Bahia kino, sonora, Mexico	28°53' N 111°56' W	<i>Lophocereus schottii</i>		<i>Lophocereus</i>
J. Nathaniel Holland & Theodore H. Fleming (1999)	Senita basin, Arizona, Estados unidos	31°56' N 112°53' W	<i>Lophocereus schottii</i>		<i>Lophocereus</i>
Theodore H. Fleming & J. Nathaniel Holland (1997)	Bahia kino, sonora, Mexico	28°53' N 111°56' W	<i>Lophocereus schottii</i>		<i>Lophocereus</i>
Saleem Dar, Ma. Del Coro Arizmendi & Alfonso Valente-Banuet (2006)	Zapotitlan Salinas, Puebla, Mexico	18°20' N 97°28' W	<i>Marginatocereus marginatus</i>		<i>Marginatocereus</i>
Jafet M. Nassar, Nelson Ramirez, Margarita Lampo, José Antonio Gonzalez, Roberto Casado & Francisco Nava (2007)	La Mesa, Trujillo, Venezuela	09°03' N 70°42' W	<i>Melocactus andinus</i>		<i>Melocactus</i>
J. M. Nassar & N. Ramirez (2004)	Juan de villegas, Lara, Venezuela	10°08' N 69°32' W	<i>Melocactus curvispinus</i>		<i>Melocactus</i>
J. M. Nassar & N. Ramirez (2004)	Maiquetia, Vargas, Venezuela	10°53' N 67°02' W	<i>Melocactus curvispinus</i>		<i>Melocactus</i>
Miguel A. S. Colaço, Roseneide B. S. Fonseca, Sabrina M. Lambert, Cristiana B. N. Costa, Caio G. Machado & Eduardo L. Borba(2006)	Morro do Chapeu, Bahia, Brazil	11°29' S 41°10' W	<i>Melocactus glaucescens</i>		<i>Melocactus</i>

Tribu	Visitante	Largo de la flor (cm)	Diametro de la corola (cm)	Color de los petalos	Antesis floral	Floracion
Trichocereae	Avispa, abeja, colibri	12,4 ± 0,2		blancos rosados	nocturna y diurna	octubre a enero
Trichocereae	Avispa, abeja, colibri	12,4 ± 0,2		blancos rosados	nocturna y diurna	octubre a enero
Trichocereae	Coleoptera, diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera	13,18		blancos	nocturna	noviembre a enero
Trichocereae	abeja, dipteros, escarabajos, lepidoptera	13,18	5,4	blancos	diurna	octubre a enero
Trichocereae	abeja, Esfingidos	14-16 (-20)		blancos	nocturna	noviembre a enero
Trichocereae	polilla, abeja	11,88±0,23	10,5 a 14 (varia entre esos datos)	blancos - rosa	nocturna y duro mas de 24 hrs	septiembre a marzo
Trichocereae	polilla	21,16±0,98	5,25±0,27	blancos	nocturna	Varias veces en un año
Pachycereae	polilla	4	3	blancos a rosa intenso	nocturna	abril a agosto
Pachycereae	polilla	4	3	blancos a rosa intenso	nocturna	abril a agosto
Pachycereae	polilla, abeja	4	3	blancos a rosa intenso	nocturna	abril a agosto
Pachycereae	colibries, murcielagos, pólillas	3,47 ± 0.065	1.57 ± 0.042	rojos	nocturna y duro abierta hasta la mañana siguiente	marzo a abril
Cereae	colibries, abejas, hormigas, escarabajos	1,29 ± 0.04	0,26 ± 0.01	magenta	diurna y duro mas de 24 hrs	julio a septiembre
Cereae	colibries, abejas	2,589	0,297	magenta rosado oscuro a claro	diurna	marzo a junio
Cereae	colibries, abejas	2,448	0,297	magenta	diurna	marzo a junio
Cereae	colibries, abejas, polillas	1,35 - 1,8	0,3 - 0,35	rosado - magenta	diurna	Julio a mayo

Autor - referencia	Localidad	Cordenadas	Especie	Subsp	Genero
J. Camilo Fagua & James D. Ackerman (2011)	Guanica Foresr Reserve, Yauco, Puerto Rico	17°57´N 66°49´W	<i>Melocactus intortus</i>		<i>Melocactus</i>
Miguel A. S. Colaço, Roseneide B. S. Fonseca, Sabrina M. Lambert, Cristiana B. N. Costa, Caio G. Machado & Eduardo L. Borba(2006)	Morro do Chapeu, Bahia, Brazil	11°33´S 41°10´W	<i>Melocactus paucispinus</i>		<i>Melocactus</i>
Jafet M. Nassar, Nelson Ramirez, Margarita Lampo, Josè Antonio Gonzalez, Roberto Casado & Francisco Nava (2007)	San Juan, Merida, Venezuela	08°30´N 71°21´W	<i>Melocactus schaltzii</i>		<i>Melocactus</i>
Evelise Locatelli & Isabel Cristina S. Machado (1999)	Alagoinha, pernambuco, Brazil	08°S 36°W	<i>Melocactus zehntneri</i>		<i>Melocactus</i>
Lidyenne Yuriko Saleme Aona, Marlon Machado, Emerson Ricardo Pandarin, Cibele Cardoso de castro, Daniela Zappi & Maria do Carmo E. do Amaral (2006)	Morro do Chapeu, Bahia, Brazil	(10°50´S 0°40´W) (12°00´S 41°30´W)	<i>Micranthocereus flaviflorus</i>		<i>Micranthocereus</i>
Lidyenne Yuriko Saleme Aona, Marlon Machado, Emerson Ricardo Pandarin, Cibele Cardoso de castro, Daniela Zappi & Maria do Carmo E. do Amaral (2006)	Seabra, Bahia, Brazil	12°25´S 41°59´W	<i>Micranthocereus purpureus</i>		<i>Micranthocereus</i>
Lidyenne Yuriko Saleme Aona, Marlon Machado, Emerson Ricardo Pandarin, Cibele Cardoso de castro, Daniela Zappi & Maria do Carmo E. do Amaral (2006)	Morro do Chapeu, Bahia, Brazil	11°36´S 41°09´W	<i>Micranthocereus streckeri</i>		<i>Micranthocereus</i>
Fernando Ortiz, Kathryn E. Stoner, Edgar Perez-Negron & Alejandro Casas (2010)	poblado de san luis Atolotitlan (5 km al suroeste), puebla, Mexico	18°10´N 97°27´W	<i>Myrtillocactus schenckii</i>		<i>Myrtillocactus</i>
Fernando Ortiz, Kathryn E. Stoner, Edgar Perez-Negron & Alejandro Casas (2010)	poblado de san luis Atolotitlan (6km al sureste), Puebla, Mexico	18°10´N 97°27´W	<i>Myrtillocactus schenckii</i>		<i>Myrtillocactus</i>
Alfonso Valiente-Banuet, Albergo Rojas-Martinez, Maria Del Coro Arizmendi & Patricia Davila (2006)	Zapotitlan Salinas, Puebla, Mexico	18°20´N 97°28´W	<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>		<i>Neobuxbaumia</i>
Alfonso Valiente-Banuet, Albergo Rojas-Martinez, Maria Del Coro Arizmendi & Patricia Davila (2006)	Zapotitlan Salinas, Puebla, Mexico	18°20´N 97°28´W	<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>		<i>Neobuxbaumia</i>
B.R. Grant & P. R. Grant (2001)	Isla Genovesa-Isla Daphne, Ecuador	(0°19´N 89°57´W)(0°25´S 90°22´W)	<i>Opuntia echios</i>		<i>Opuntia</i>
B.R. Grant & P. R. Grant (2001)	Isla Genovesa-Isla Daphne, Ecuador	(0°19´N 89°57´W) (0°25´S 90°22´W)	<i>Opuntia helleri</i>		<i>Opuntia</i>
Evelise Locatelli & Isabel Cristina S. Machado (1999)	Alagoinha, pernambuco, Brazil	08°S 36°W	<i>Opuntia palmadora</i>		<i>Opuntia</i>
L. Díaz & A. A. Cocucci (2003)	Cordoba, Argentina	31°20´S 64°11´W	<i>Opuntia quimilo</i>		<i>Opuntia</i>
Daniel M. Larrea-Alcazar & Ramiro p. Lopez (2011)	(prepuna argentina) Humahuaca, jujuj, Argentina	23°07´S 65°13´W	<i>Oreocereus celsianus</i>		<i>Oreocereus</i>
M. A. Horner, Theodore H. Flemings & Catherine T. Sahley (1998)	Bahia kino, sonora, Mexico	28°49´N 111°48´W	<i>Pachycereus pringlei</i>		<i>Pachycereus</i>
Theodore H. Fleming, Merlin D. Tuttle & Margaret A. Horner (1996)	Bahia kino, sonora, Mexico	28°50´N 112°05´W	<i>Pachycereus pringlei</i>		<i>Pachycereus</i>
Theodore H.Fleming, Sandrine Maurice & J.L. Hamrick (1998)	Sonora, mexico	29°19´N 110°19´W	<i>Pachycereus pringlei</i>		<i>Pachycereus</i>

Tribu	Visitante	Largo de la flor (cm)	Diametro de la corola (cm)	Color de los petalos	Antesis floral	Floracion
Cereaeae	colibries, abejas, hormigas	2 - 3	1,8	rosado - magenta	diurna	anual
Cereaeae	colibries, abejas, polillas	1,25 - 1,9	0,25 - 0,35	rosado - magenta	diurna	anual
Cereaeae	colibries, abejas, hormigas, escarabajos	1,78 ± 0,11	0,27 ± 0.01	magenta	diurna	julio a septiembre
Cereaeae	colibries, hormigas, mariposas	1,5 -2,5	0.03-0.05	rosado	diurna	septiembre a marzo
Cereaeae	colibries, abejas, otros	1,235 ± 0.099	0,176 ± 0.025	rojo - rosado	diurna y duro mas de 24 hrs	mayo a septiembre
Cereaeae	colibries, murcielagos, abejas, polillas	3,188 ± 0,187	1,635 ± 0,149	rosado - magenta	nocturna y duro abierta hasta la mañana siguiente	mayo a noviembre
Cereaeae	colibries, murcielagos,hormigas, escarabajos, mariposas	1,309 ± 0,123	0,185 ± 0.018	rosado	nocturna y duro mas de 24 hrs	mayo a septiembre
Cereaeae	abeja, diptero	4	2,5	blancos	diurna	noviembre a abril
Cereaeae	abeja, diptero	4	2,5	blancos	diurna	noviembre a abril
Pachycereaeae	colibries, murcielagos, abejas	5,061 ± 0,184	1,6 ± 0,343	blanco - rosado	nocturna y duro abierta hasta la mañana siguiente	abril a junio
Pachycereaeae	colibries, murcielagos, abejas	5,158 ± 0,438	2,291 ±0,317	blancos - rojos	nocturna y duro abierta hasta la mañana siguiente	abril a junio
Opuntieae	abejas, finches, escarabajos	8 - 10	5,0 - 7,0	amarillos	diurna y duro mas de 24 hrs	noviembre a febrero (daphne) noviembre a abril (Genovesa)
Opuntieae	polillas, finches, mockingbirds, palomas, moscas, hormigas, grillos	4 -8	3,0 - 5,5	amarillos	diurna y duro mas de 24 hrs	noviembre a febrero (daphne) noviembre a abril (Genovesa)
Opuntieae	colibries, abejas	3 -4	0,12-0,15	rojos	diurna y duro mas de 24 hrs	Julio a noviembre
Opuntieae	colibries, abejas	2,6	1,92	rojos	diurna y duro mas de 24 hrs	septiembre a marzo
Trichocereaeae	colibri, abeja, avispa, polillas	7,81 ± 1,06	6,0 ± 0,86	rosa violaceo palido	diurna y duro mas de 24 hrs	diciembre a febrero
Pachycereaeae	murcielago, aves, abejas	10,22±0,32	2,42±0,11	blancos	nocturna	abril a junio
Pachycereaeae	murcielagos, polillas, abejas, aves.	10,22±0,32	2,42±0,11	blancos	nocturna	abril a junio
Pachycereaeae	murcielago, abeja, ave nativa	10,22±0,32	2,42±0,11	blancos	nocturna	abril a junio

Autor - referencia	Localidad	Cordenadas	Especie	Subsp	Genero
Alfonso Valiente-Banuet, Alberto Rojas-Martínez, Alejandro Casas, María del Coro Arizmendi & Patricia D'ávila (1997)	Coxcatlan, Puebla, Mexico	18° 16' N 97°07' W	<i>Pachycereus weberi</i>		<i>Pachycereus</i>
Alfonso Valiente-Banuet, Alberto Rojas-Martínez, Alejandro Casas, María del Coro Arizmendi & Patricia D'ávila (1997)	Coxcatlan, Puebla, Mexico	18° 16' N 97°07' W	<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>		<i>Pilosocereus</i>
Sophie Petit (2000)	Isla de Curazao	12°10' N 68°59' W	<i>Pilosocereus lanuginosus</i>		<i>Pilosocereus</i>
Jafet M. Nassar, J. L. Hamrick & Theodore H. Fleming (2003)	Region peninsular de Venezuela	(11°56' N 69°56' W)(11°58' N 70°01' W)	<i>Pilosocereus lanuginosus</i>		<i>Pilosocereus</i>
M. A. munguia-Rosas, V. J. Sosa & M. E. jacome-Flores (2009)	San ignacio, Estado de Veracruz, Mexico	19°35' N 96°58' W	<i>Pilosocereus leucocephalus</i>		<i>Pilosocereus</i>
M. A. munguia-Rosas, V. J. Sosa & M. E. jacome-Flores (2009)	Tenampa, Estado de Veracruz, Mexico	19°36' N 95°51' W	<i>Pilosocereus leucocephalus</i>		<i>Pilosocereus</i>
M. A. munguia-Rosas, V. J. Sosa & M. E. jacome-Flores (2009)	Actopan, Estado de Veracruz, Mexico	19°30' N 96°35' W	<i>Pilosocereus leucocephalus</i>		<i>Pilosocereus</i>
M. A. Horner, Theodore H. Flemings & Catherine T. Sahley (1998)	Bahia kino, sonora, Mexico	28°49' N 111°48' W	<i>Stenocereus thurberi</i>		<i>Stenocereus</i>
R. Clark-Tapia & F. Molina-Freaner (2004)	Poza grande, Baja California, Mexico	25°46' N 112°1' W	<i>Stenocereus eruca</i>		<i>Stenocereus</i>
R. Clark-Tapia & F. Molina-Freaner (2004)	Santo Domingo, Baja California, Mexico	25°20' N 111°59' W	<i>Stenocereus eruca</i>		<i>Stenocereus</i>
R. Clark-Tapia & F. Molina-Freaner	San Carlos (km28), Baja California, Mexico	24°48' N 112°06' W	<i>Stenocereus eruca</i>		<i>Stenocereus</i>
R. Clark-Tapia & F. Molina-Freaner (2004)	Esteros Salinas, Baja California, Mexico	24°34' N 111°47' W	<i>Stenocereus eruca</i>		<i>Stenocereus</i>
Sophie Petit (2000)	Isla de Curazao	12°10' N 68°59' W	<i>Stenocereus griseus</i>		<i>Stenocereus</i>
Jafet M. Nassar, J. L. Hamrick & Theodore H. Fleming (2003)	Region continental de Venezuela	(9°49' N 69°28' W) (10°19' N 70°06' W)	<i>Stenocereus griseus</i>		<i>Stenocereus</i>
Carlos N. Ibarra-Cerdeña, Luis I. Iniguez-Davalos & Victor Sanchez-Cordero (2005)	Autlan de Navarro, Jalisco, Mexico	19°42' N 104°14' W	<i>Stenocereus queretaroensis</i>		<i>Stenocereus</i>
Ethel Arias-Coyotl, Kathryn E. Stoner & Alejandro Casas (2006)	Santa Catalina Chinango, Oaxaca, Mexico	18°06' N 97°45' W	<i>Stenocereus stellatus</i>		<i>Stenocereus</i>
Theodore H. Fleming, Merlin D. Tuttle & Margaret A. Horner (1996); Enriquena Bustamante, Alejandro Casas & Alberto Burquez (2010)	Bahia kino, sonora, Mexico	28°50' N 112°05' W	<i>Stenocereus thurberi</i>		<i>Stenocereus</i>
Sophie Petit (2000)	Isla de Curazao	12°10' N 68°59' W	<i>Subpilocereus repandus</i>		<i>Subpilocereus</i>
Catherine T. Sahley (1996)	Distrito de San Juan de Tarucani, Peru	16°16' S 71°18' W	<i>Weberbauerocereus weberbaueri</i>		<i>Weberbauerocereus</i>

Tribu	Visitante	Largo de la flor (cm)	Diametro de la corola (cm)	Color de los petalos	Antesis floral	Floracion
Pachycereae	murcielago, abeja, colibri	10,2		blancos	nocturna y diurna	noviembre a marzo
Cereae	murcielago, abeja, colibri	7,4		rosados	nocturna	enero a marzo
Cereae	murcielagos	6,0 - 7,5		blancos	nocturna	abril a julio
Cereae	murcielago	6,0 - 7,5		blancos	nocturna	abril a julio
Cereae	murcielago, colibríe, aves	6,093±0,144	5,53±0,086	rosado blanquesino	nocturna	junio a septiembre
Cereae	murcielago, colibríe, aves	6,415±0,111	5,192±0,118	rosado blanquesino	nocturna	junio a septiembre
Cereae	murcielago, colibríe, aves	6,195±0,199	5,706±0,117	rosado blanquesino	nocturna	junio a septiembre
Pachycereae	murcielago, aves, abejas	7,92 ± 0,15	1,87 ± 0.08	blancos	nocturna y duro abierta hasta la mañana siguiente	abril a julio
Pachycereae	abeja, esfingidos	15		blancos	nocturna	Agosto a octubre
Pachycereae	abeja, esfingidos	15		blancos	nocturna	Agosto a octubre
Pachycereae	abeja, esfingidos	15		blancos	nocturna	Agosto a octubre
Pachycereae	abeja, esfingidos	15		blancos	nocturna	Agosto a octubre
Pachycereae	murcielagos	10		blancos	diurna	la mayor parte del año
Pachycereae	murcielago	10		blancos	nocturna	la mayor parte del año
Pachycereae	colibríes, murcielagos, abejas, polillas	8,877 ± 0.061	4,8 ± 0,12	blanco - rosado	nocturna y duro abierta hasta la mañana siguiente	Febrero a abril
Pachycereae	murcielago, polilla	4,5 - 6		rosado claro	nocturna	Abril a Septiembre
Pachycereae	colibríes, murcielagos, abejas, polillas	7,92 ± 0,15	1,87 ± 0.08	blancos	nocturna y duro abierta hasta la mañana siguiente	abril a julio
Cereae	murcielagos, colibríes, polillas	12,0-15,0		blancos	nocturna	enero a septiembre
Trichocereae	colibríes, murcielagos	7,57 ± 0,11	2,2 ± 0.012	blancos- rojos, rosado rojos	diurna y duro abierta hasta la mañana siguiente	septiembre a noviembre

RESULTADOS

En la Tabla 1 se resume la información de 41 artículos, con información para 45 especies, pertenecientes a 23 géneros y 5 tribus distintas, ubicadas desde los -33° latitud sur y los 39° latitud norte. Las 45 especies analizadas se distribuyen en un total de 66 localidades, 42 especies se distribuyen en el hemisferio norte y 24 en el hemisferio sur. De estas especies, en la zona norte un 21,43% presentaron un síndrome de polinización especialista. Los visitantes más comunes del síndrome especialista resultaron ser murciélagos con 11,91%, seguido por los esfíngidos con un 7,14%, y, por último, por abejas con un 2,38%. Un 78,57% de las localidades del hemisferio norte presentaron un síndrome generalista. En contraste, en el hemisferio sur un 91,67% de las poblaciones presentaron un síndrome generalista. El 8,33% del hemisferio sur restante corresponden a dos especies de dos localidades distintas, en donde una de estas presenta una especialización a murciélagos, mientras que la otra a aves.

De las localidades analizadas (Anexos 1 y 2), se puede apreciar que un porcentaje mucho mayor de los datos corresponde a Norte América, y que su porcentaje de generalista es menor en comparación al del hemisferio sur que sobrepasa el 90%. Sin embargo, el porcentaje del síndrome de polinización especializado no supera el 25% en el hemisferio norte, por lo que, en un total de 9 localidades, 5 de estas (55,5%) presentó un síndrome de polinización especializado en quiropterofilia. Mientras tanto, en el hemisferio sur solo hay dos localidades con un síndrome especializado, una en murciélagos y otra en aves.

Los resultados de los análisis muestran que el número de taxa de especies polinizadoras no se ven afectadas por la distribución latitudinal ($F_{(1,20)} = 1,09$; $p = 0,31$), lo que se mantiene al considerar las relaciones filogenéticas ($F_{(1,20)} = 1,09$; $p = 0,31$) (Figura 1), indicando que no hay relación entre el grado de especialización y la latitud.

Con respecto al largo de la flor, los análisis mostraron que este rasgo no varía con la latitud en general ($F_{(1,20)} = 0,07$; $p = 0,79$), ni al considerar las relaciones filogenéticas ($F_{(1,20)} = 0,52$; $p = 0,48$) (Figura 2. A). En el caso de la antesis tampoco se encontró una relación entre las especies y la latitud ($X^2_{(88,67)} = 1,20$; $p = 0,55$) (Figura 3). Sin embargo, se observa que el diámetro de las flores aumenta hacia latitudes mayores

(relación general: $F_{(1,11)} = 8.88$; $p = 0,013$; considerando las relaciones filogenéticas: $F_{(1,11)} = 6,00$; $p = 0,032$) (Figura 2. B).

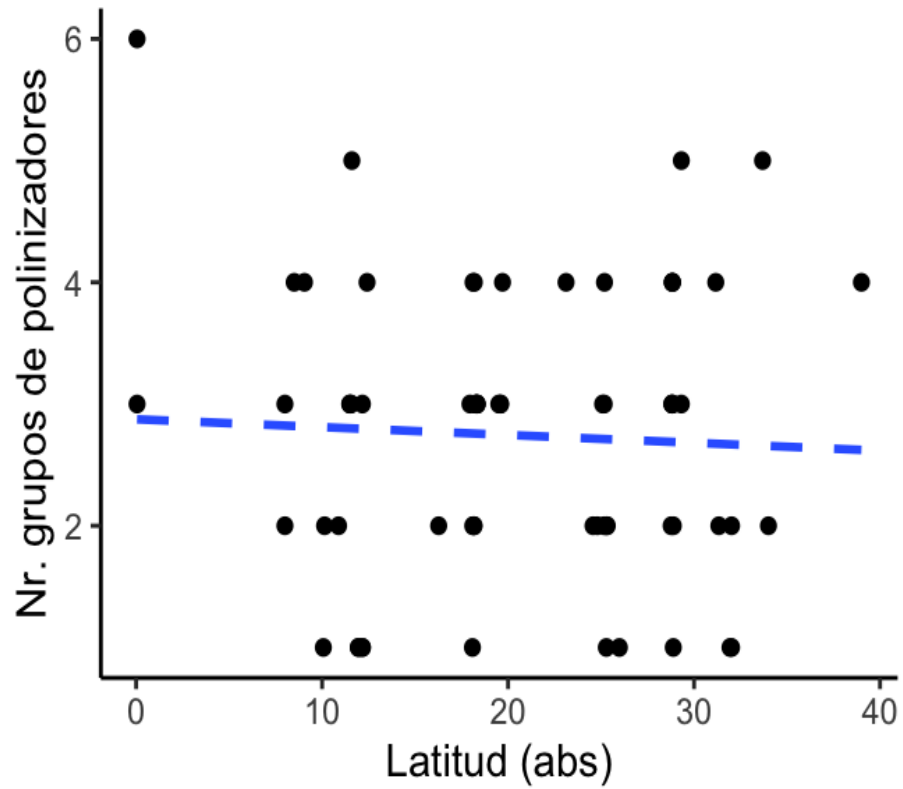


Figura 1: Relación lineal de la latitud y el número de grupos de polinizadores en las especies. Estos datos fueron corregidos por filogenia (Tribu/Genero/Especie).

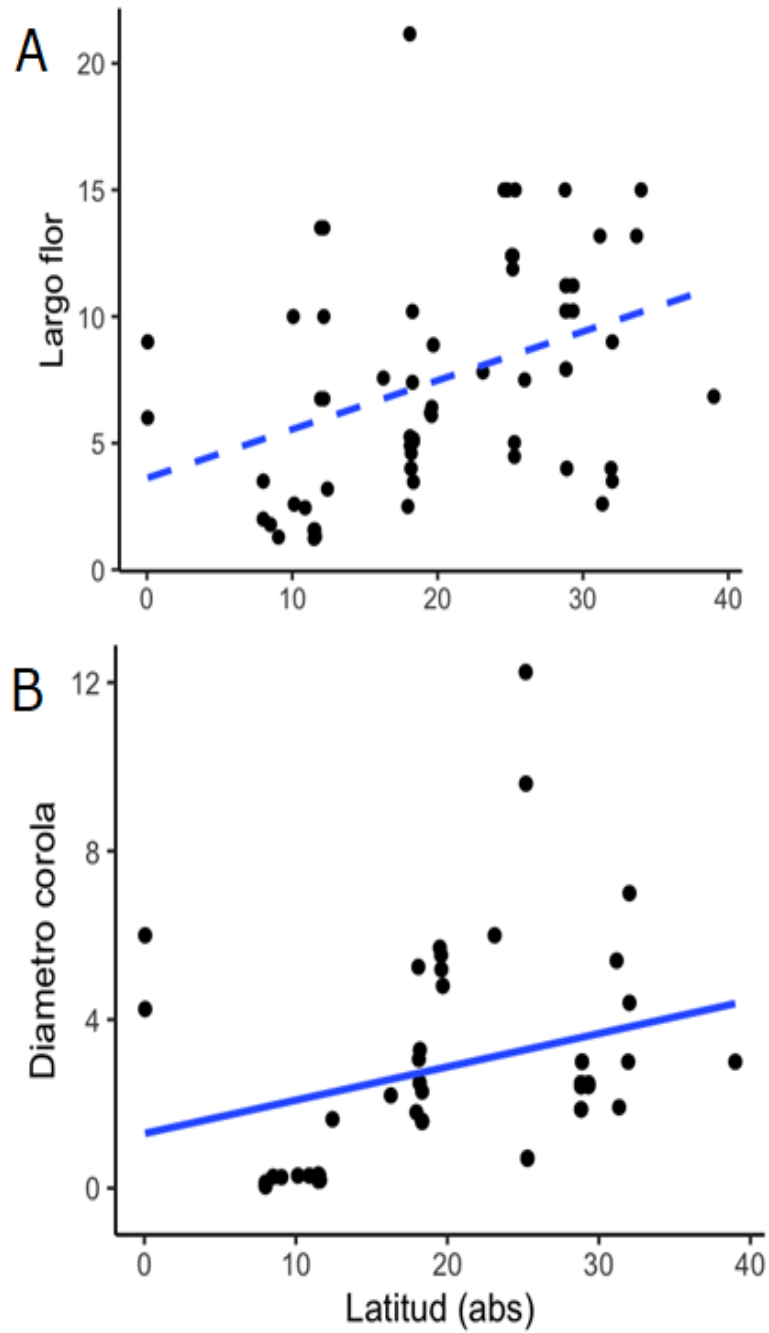


Figura 2: Relación lineal entre la latitud y la morfología floral de las especies (A) Largo de la flor, (B) Diámetro de la corola. Estos datos fueron corregidos por filogenia (Tribu/Genero/Especie).

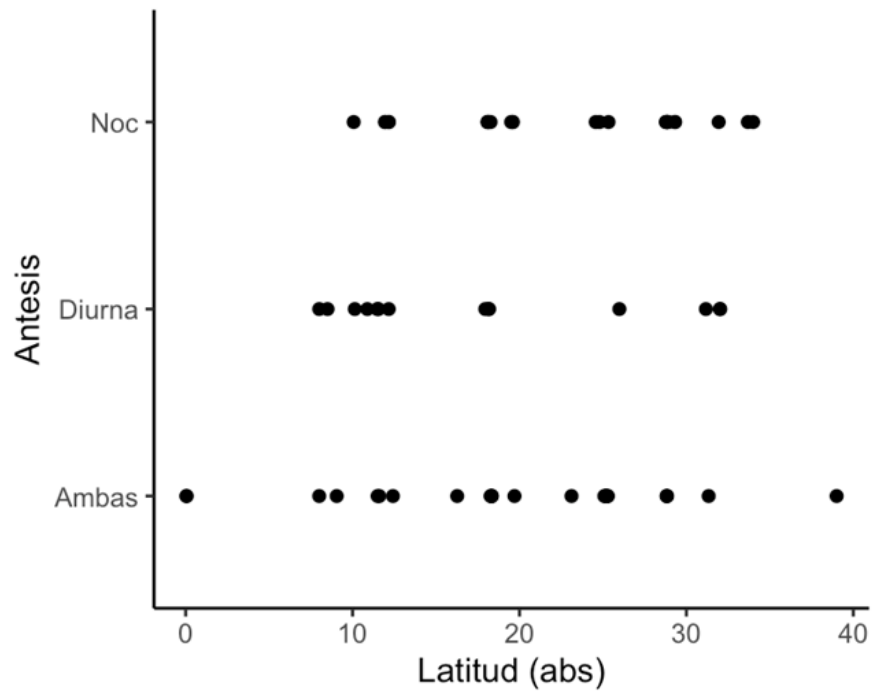


Figura 3: Relación entre la antesis de las especies y la latitud.

DISCUSION

En Norte América se ha identificado que hay una distribución diferencial de los ensambles de polinizadores de los cactus columnares (Mungia-Rosas et al., 2009), presentando un sistema de polinización especializado en murciélagos dentro de los trópicos (Valiente-Banuet et al., 2002; Mungia-Rosas et al., 2009, Ibarra-Cerdeña et al., 2005; Nassar et al., 1997), mientras que en las zonas extra tropicales presentarían un sistema de polinización generalizado, llevado a cabo principalmente por polinizadores diurnos (aves e insectos) y nocturnos (murciélagos y esfíngidos) (Fleming et al., 1996, 2001; Valiente-Banuet et al., 2004). Sin embargo, nuestros resultados indican que este patrón no se replica en toda la distribución de las cactáceas, y que su especialización por uno u otro polinizador no se ve afectada por la distribución latitudinal (Figura 1), indicando que no hay una relación entre la especialización y la latitud en esta familia. Es más, detectamos que la mayoría de las especies analizadas tienen un patrón de polinización generalista y sólo un pequeño porcentaje resultó tener un síndrome de polinización especialista, dominado principalmente por murciélagos y aves. Resulta interesante hacer notar que la mayoría de las especies especialistas se distribuyen en el hemisferio norte (Fleming et al., 1996, 2001; Valiente-Banuet et al., 2004; Munguía-Rosas et al., 2009), y que dentro de las especies polinizadoras de estas cactáceas más de la mitad corresponde a murciélagos, lo que podría estar dando cuenta de los resultados de Mungia-Rosas et al. (2009). En el hemisferio sur, en cambio, sólo dos especies presentaron síndromes de polinización especialistas, y la mayoría de las especies presentan un ensamble de polarizadores integrado por abejas, avispas, aves y murciélagos.

Si bien se esperaba que los cactus del norte de la distribución presentaran una mayor proporción de antesis nocturna dado a que son usualmente polinizados por murciélagos, nuestros resultados no mostraron una relación entre tiempos de antesis y la latitud (Figura 3), lo que podría ser explicado porque casi todas las flores de cactus que se encuentran adaptadas para un síndrome de polinización por murciélagos, con antesis nocturna, también permanecieron abierta durante la mañana siguiente, permitiendo que los visitantes diurnos accedieran a ellas (Gorostiague et al., 2022). Este mecanismo se puede interpretar como una forma de asegurar su reproducción, en caso de que los murciélagos no visiten las flores (Fleming et al., 2001; Ortega-Baes et al., 2011; Alonso-Pedano y Ortega-Baes, 2012; Gorostiague y Ortega-Baes, 2017).

Por otra parte, las plantas con antesis de corta duración suelen presentar síndrome de polinización generalista para asegurar la reproducción (Gorostiague et al. 2022). Más del 60% de las especies estudiadas presentan periodos de antesis que no superan las 12 horas de apertura floral, y ninguna especie supera las 24 horas de apertura floral, lo que podría estar explicando que la mayoría de las cactáceas estudiadas presenten síndromes de polinización generalista. Resultados similares son presentados por Gorostiague et al. (2022), indicando que, contrario a lo señalado por Munguía-Rosas et al. (2009), no existe un patrón global consistente para el gradiente de especialización latitudinal (Anstett et al., 2014; Moles y Ollerton, 2016; Dalsgaard et al., 2017; Gorostiague et al., 2022). Sin embargo, el diámetro de las flores presentó un aumento hacia latitudes mayores, lo que coincide con que en el hemisferio norte los cactus que se distribuyen a mayores latitudes suelen ser polinizados por murciélagos (Munguía-Rosas et al. 2009)

Respecto al largo de la flor, no se observó una asociación significativa respecto con la latitud (Figura 2, A), lo que podría estar explicado, porqué la mayoría de los cactus presentan ensambles de polarizadores generalistas, y por qué a pesar de que las cactáceas se desarrollan en sistemas áridos estas se ven menos afectadas por las sequías. Sin embargo, hemos evidenciado que *Echinopsis chiloensis* disminuye el tamaño de sus flores en situaciones de sequía y a lo largo de un gradiente de precipitaciones (comunicación personal Tamara Bernal, 2022).

En general, se observó que el patrón global de síndrome de polinización en cactáceas es generalista. Sin embargo, es posible detectar que en altas latitudes de Norte América los cactus muestran rasgos en fenología y apertura floral que se asocia a quiropterofilia. Por otro lado, resulta importante destacar que hay un menor número de trabajos en Sudamérica, y en particular, en el Sur de Sudamérica, como para concluir que el síndrome generalista es la norma dentro del grupo en este hemisferio.

CONCLUSION

Si bien se observó que el patrón a nivel global del síndrome de polinización en cactáceas es generalista, es posible detectar que en altas latitudes de Norte América los cactus muestran rasgos en fenología y apertura floral que se asocian a la quiropterofilia. Nos resulta importante destacar de igual manera, que hay un menor número de trabajos en Sudamérica, y en particular, en el sur de Sudamérica, esto nos dificulta la tarea de poder concluir que el síndrome generalista es la norma dentro del grupo en este hemisferio.

BIBLIOGRAFÍA

Alonso-Pedano M, Ortega-Baes P. Generalized and complementary pollination system in the Andean cactus *Echinopsis schickendantzii*. Plant systematics and evolution. 2012 Nov;298(9):1671-7.

Anderson EF. THE CACTUS FAMILY. Portland, Oregon, U.S.A.: Timber Press; 2001.

Angulo R, Yammil J. Morfología floral de cuatro especies de *Tiquilia* Persoon 1806 (Ehretiaceae: Boraginales) con relación a estrategias de polinización melitófila para las provincias de Islay y Arequipa en la primavera media del 2018.

Aona LY, Machado M, Pansarin ER, de Castro CC, Zappi D, Maria do Carmo E. Pollination biology of three Brazilian species of *Micranthocereus Backeb.* (Cereeae, Cactoideae) endemic to the "campos rupestres". *Bradleya*. 2006 Jun;2006(24):39-52.

Arias-Cóyotl E, Stoner KE, Casas A. Effectiveness of bats as pollinators of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in wild, managed in situ, and cultivated populations in La Mixteca Baja, central Mexico. *American Journal of Botany*. 2006 Nov;93(11):1675-83.

Barthlott W, Hunt DR. Cactaceae. In Flowering plants· Dicotyledons 1993 (pp. 161-197). Springer, Berlin, Heidelberg.

Bueno V, Plumed J. LOS CACTUS. MONOGRAFÍAS BOTÁNICAS. Av. de Blasco Ibáñez, 13, 46010 València, Valencia, España: Universidad de Valencia; 2017.

Bustamante E, Búrquez A. Fenología y biología reproductiva de las cactáceas columnares. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 2005;50(3):68-88.

Bustamante E, Casas A, Búrquez A. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): Effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany*. 2010 Dec;97(12):2020-30.

- Ceroni Stuva AH, Castro Cepero V. Manual de cactus: Identificación y origen.
- Clark-Tapia R, Molina-Freaner F. Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran desert. *Plant Systematics and Evolution*. 2004 Aug;247(3):155-64.
- Charles G. COPIAPOA. Southampton, Inglaterra: Cirio Publishing Services; 1998.
- Colaço MA, Fonseca R, Lambert SM, Costa CB, Machado CG, Borba EL. Biología reproductiva de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), na Chapada Diamantina, Nordeste do Brasil. *Brazilian Journal of Botany*. 2006;29:239-49.
- Dar S, Arizmendi MD, Valiente-Banuet A. Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereeae: Cactaceae) in Central Mexico. *Annals of Botany*. 2006 Mar 1;97(3):423-7.
- De Viana ML, Ortega Baes P, Saravia M, Badano EI, Schlumpberger B. Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina. *Revista de Biología Tropical*. 2001;49(1):279-85.
- Díaz L, Cocucci AA. Functional gynodioecy in *Opuntia quimilo* (Cactaceae), a tree cactus pollinated by bees and hummingbirds. *Plant Biology*. 2003 Sep;5(05):531-9.
- Drezner TD. The *keystone saguaro* (*Carnegiea gigantea*, Cactaceae): a review of its ecology, associations, reproduction, limits, and demographics. *Plant Ecology*. 2014 Jun;215(6):581-95.
- Eggl U, Giorgetta M. Flowering phenology and observations on the pollination biology of South American cacti. 1. *Denmoza rhodacantha*. *Haseltonia*. 2015 Feb;2015(20):3-12.
- Estrada-Castillo S, Negritto MA, Fernández-Alonso JL, Carbonó-Delahoiz E. The species of *Pereskia* (Pereskioideae, Cactaceae) from Colombia. *Caldasia*. 2019 Dec;41(2):289-300.
- Estrella-Ruiz JP. Biología de la polinización de *Agave salmiana* OTTO & SALM-DICK. en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México.

Fagua JC, Ackerman JD. Consequences of floral visits by ants and invasive honeybees to the hummingbird-pollinated, Caribbean cactus *Melocactus intortus*. *Plant Species Biology*. 2011 Sep;26(3):193-204.

Fleming TH, Geiselman C, Kress WJ. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of botany*. 2009 Nov 1;104(6):1017-43.

Fleming TH, Holland JN. The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia*. 1998 Apr;114(3):368-75.

Fleming TH, Maurice S, Hamrick JL. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology*. 1998 Mar;12(3):279-89.

Fleming TH, Tuttle MD, Horner MA. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist*. 1996 Sep 1:257-69.

Forero, G. Cactus. [Internet]. 1990. [citado: 2022, junio] Disponible en: <http://hdl.handle.net/20.500.12010/6206>

García-Mendoza AJ. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Agavaceae. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF Fascículo. 2011;88:1-95.

Gorostiague P, Ollerton J, Ortega-Baes P. Latitudinal gradients in biotic interactions: are cacti pollination systems more specialised in the tropics?. *Plant Biology*. 2022 Jun 25.

Gorostiague P, Ortega-Baes P. How specialised is bird pollination in the Cactaceae?. *Plant Biology*. 2016 Jan;18(1):63-72.

Grant BR, Grant PR. Exploitation of *Opuntia* cactus by birds on the Galápagos. *Oecologia*. 1981 May;49(2):179-87.

Holland JN, Fleming TH. Geographic and population variation in pollinating seed-consuming interactions between senita cacti (*Lophocereus schottii*) and senita moths (*Upiga virescens*). *Oecologia*. 1999 Nov;121(3):405-10.

Horner MA, Fleming TH, Sahey CT. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology*. 1998 Apr;244(4):575-86.

Humaña, Ana María, et al. "Browningia candelaris (Meyen) Britton & Rose, un cactus autoincompatible polinizado por colibríes e insectos en el Desierto de Atacama." *Gayana Botánica* 78.2 (2021): 131-140.

Ibarra-Cerdeña CN, Iñiguez-Dávalos LI, Sánchez-Cordero V. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany*. 2005 Mar;92(3):503-9.

Johnson RA. Pollination and reproductive ecology of acuna cactus, *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 1992 Sep 1;153(3, Part 1):400-8.

Larrea-Alcázar DM, López RP. Pollination biology of *Oreocereus celsianus* (Cactaceae), a columnar cactus inhabiting the high subtropical Andes. *Plant Systematics and Evolution*. 2011 Aug;295(1):129-37.

Lemaitre AB, Pinto CF, Niemeyer HM. Generalized pollination system: are floral traits adapted to different pollinators?. *Arthropod-plant interactions*. 2014 Aug;8(4):261-72.

Locatelli E, Machado IC. Comparative study of the floral biology in two ornithophilous species of Cactaceae: *Melocactus zehntneri* and *Opuntia palmadora*. *Bradleya*. 1999 Nov;1999(17):75-85.

Martins C, Oliveira R, Mendonca Filho CV, Lopes LT, Silveira RA, de Silva JA, Aguiar LM, Antonini Y. Reproductive biology of *Cipocereus minensis* (Cactaceae)—A columnar cactus

endemic to rupestrian fields of a Neotropical savannah. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2016 Feb 1;218:62-7.

Munguía-Rosas MA, Sosa VJ, Jácome-Flores ME. Pollination system of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus (tribe Cereeae) in eastern Mexico. *Plant Biology*. 2010 Jul;12(4):578-86.

Munguía-Rosas MA, Sosa VJ, Ojeda MM, De-Nova JA. Specialization clines in the pollination systems of agaves (Agavaceae) and columnar cacti (Cactaceae): A phylogenetically controlled meta-analysis. *American Journal of Botany*. 2009 Oct;96(10):1887-95.

Munguía-Rosas MA, Sosa VJ, Ojeda MM, De-Nova JA. Specialization clines in the pollination systems of agaves (Agavaceae) and columnar cacti (Cactaceae): A phylogenetically controlled meta-analysis. *American Journal of Botany*. 2009 Oct;96(10):1887-95.

Nassar JM, Hamrick JL, Fleming TH. Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of Botany*. 2003 Nov;90(11):1628-37.

Nassar JM, Ramírez N, Lampo M, González JA, Casado R, Nava F. Reproductive biology and mating system estimates of two Andean melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (Cactaceae). *Annals of Botany*. 2007 Jan 1;99(1):29-38.

Nassar JM, Ramírez N. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 2004 Sep;248(1):31-44.

Nassar JM, Ramírez N, Linares O. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*. 1997 Jul;84(7):918-27.

Mandujano MD, Carrillo-Angeles I, Martínez-Peralta C, Golubov J. Reproductive biology of Cactaceae. *Desert plants*. 2010:197-230.

Ornelas JF, Ordano M, Hernández A, López JC, Mendoza L, Perroni Y. Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roezl.(Agavaceae) lead to spatial and temporal segregation among nectarivores in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments*. 2002 Sep 1;52(1):37-51.

Ortíz F, Stoner KE, Perez-Negron E, Casas A. Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments*. 2010 Aug 1;74(8):897-904.

Ossa CG, Medel R. Notes on the floral biology and pollination syndrome of *Echinopsis chiloensis* (Colla) Friedrich & GD Rowley (Cactaceae) in a population of semiarid Chile. *Gayana Botánica*. 2011 Dec 30;68(2):213-9.

Perea MD, Ferrari O, Las Peñas ML, Kiesling R. Eine new, rot bluhende *Gymnocalycium*-Art aus Catamarca.

Petit S. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments*. 2001 Nov 1;49(3):521-31.

Pinheiro J, Bates D, Andersen S, Sarkar D, R Core Team. 2016. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-128. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.

Quintanar, A. (28 de 07 de 2014). BioCactus. Obtenido de <http://biocactuscr.blogspot.com/2014/07/las-cactaceas-y-sus-flores-un-mosaico.html>

R Core Team 2020. R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing.

Rego JO, Franceschinelli EV, Zappi DC. Reproductive biology of a highly endemic species: *Cipocereus laniflorus* NP Taylor & Zappi (Cactaceae). *Acta Botanica Brasilica*. 2012;26:243-50.

Ritter F. Kakteen in Südamerika: Ergebnisse meiner 20jährigen Feldforschungen. Bd. 1. Brasilien, Uruguay, Paraguay. Selbstverl.; 1979.

Ritter F. Kakteen in Südamerika: Ergebnisse meiner 20jährigen Feldforschungen. Bd. 2. Argentinien, Bolivien.; 1979.

Rivera-Marchand B, Ackerman JD. Bat Pollination Breakdown in the Caribbean Columnar Cactus *Pilosocereus royenii* 1. *Biotropica*. 2006 Sep;38(5):635-42.

Rojas-Sandoval J, Meléndez-Ackerman E. Pollination biology of *Harrisia portoricensis* (Cactaceae), an endangered Caribbean species. *American Journal of Botany*. 2009 Dec;96(12):2270-8.

Rossi MR. Cactáceas y suculentas del jardín botánico Lankester. EUNED; 1996.

Sahley CT. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany*. 1996 Oct;83(10):1329-36.

Scobell SA, Scott PE. Visitors and floral traits of a hummingbird-adapted cactus (*Echinocereus coccineus*) show only minor variation along an elevational gradient. *The American midland naturalist*. 2002 Jan;147(1):1-5.

Schlumpberger BO. A survey on pollination modes in cacti and a potential key innovation. *Evolution of plant-pollinator relationships*. 2012:301-21.

Schlumpberger BO, Badano EI. Diversity of floral visitors to *Echinopsis atacamensis* *subsp. pasacana* (Cactaceae). *Haseltonia*. 2005 Dec;2005(11):18-26.

Schlumpberger BO, Raguso RA. Geographic variation in floral scent of *Echinopsis ancistrophora* (Cactaceae); evidence for constraints on hawkmoth attraction. *Oikos*. 2008 Jun;117(6):801-14.

Seremi MMA Aysen . (2015). Cartilla de identificación de Cactáceas. Coyhaique: Ministerio del Medio Ambiente.

Valiente-Banuet A, Molina-Freaner F, Torres A, Arizmendi MD, Casas A. Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany*. 2004 Jun;91(6):850-5.

Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, Arizmendi MD, Dávila P. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany*. 1997 Apr;84(4):452-5.

Valiente-Banuet A, Rojas-Martinez A, Casas A, del Coro Arizmendi M, Dávila P. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments*. 1997 Oct 1;37(2):331-41.

Valiente-Banuet A. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista chilena de historia natural*. 2002 Mar;75(1):99-104.

Valiente-Banuet AL, Arizmendi MC, Rojas-Martínez AL, Casas AL, Godínez-Alvarez HÉ, Silva CA, Dávila P. Biotic interactions and population dynamics of columnar cacti. Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation. 2002:225-40.

Vázquez-Sánchez M, Terrazas T, Arias S. El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteeae (Cactaceae, Cactoideae). *Botanical Sciences*. 2012;90(2):97-108.

Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0.

Walter HE. Floral biology of *Echinopsis chiloensis ssp. chiloensis* (Cactaceae): evidence for a mixed pollination syndrome. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2010 Nov 1;205(11):757-63.

Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*. 1996 Jun;77(4):1043-60.

ANEXOS

Anexo 1: Localidades y tipos de síndromes por hemisferio.

	Localidades totales	% localidades totales	Localidades hemisferio norte	% localidades hemisferio norte	Localidades hemisferio sur	% localidades hemisferio sur
síndrome especialista	11	16,6666667	9	21,4285714	2	8,33333333
síndrome generalista	55	83,3333333	33	78,5714286	22	91,6666667
cantidades totales	66	100	42	100	24	100

Anexo 2: Porcentajes de tipos de visitantes por hemisferio.

categoria	visitantes florales	cantidades de visitantes por localidades	% cantidades de visitantes por localidades	Visitantes especialistas en el hemisferio norte	% Visitantes especialistas en el hemisferio norte	Visitantes especialistas en el hemisferio sur	% Visitantes especialistas en el hemisferio sur	Visitantes generalistas en el hemisferio norte	% Visitantes generalistas en el hemisferio norte	Visitantes generalistas en el hemisferio sur	% Visitantes generalistas en el hemisferio sur
1	murcielagos	31	46,969697	5	11,9047619	1	4,16666667	24	57,1428571	6	25
2	aves	44	66,6666667	0	0	1	4,16666667	24	57,1428571	19	79,1666667
3	abejas, avispas	45	68,1818182	1	2,38095238	0	0	26	61,9047619	18	75
4	lepidoptera	29	43,9393939	3	7,14285714	0	0	17	40,4761905	12	50
5	coleoptera	10	15,1515152	0	0	0	0	3	7,14285714	7	29,1666667
6	diptera	7	10,6060606	0	0	0	0	4	9,52380952	3	12,5
7	hemiptera	2	3,03030303	0	0	0	0	1	2,38095238	1	4,16666667
8	ortoptera	1	1,51515152	0	0	0	0	0	0	1	4,16666667
9	hormigas	6	9,09090909	0	0	0	0	3	7,14285714	3	12,5