

## Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina

M. L. de Viana<sup>1</sup>, P. Ortega Baes<sup>1,2</sup>, M. Saravia<sup>1,2</sup>, E. I. Badano<sup>1</sup> y B. Schlumpberger<sup>3</sup>

- 1 INEAH (Instituto de Ecología y Ambiente Humano), Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Buenos Aires 177, Salta (4400), Argentina; deviana@unsa.edu.ar
- 2 LABIBO (Laboratorio de Investigaciones Botánicas), Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Buenos Aires 177, Salta (4400), Argentina.
- 3 Institut für Landwirtschaftliche Zoologie und Bienenlinde, Melbweg 42, Bonn (53127), Alemania.

Recibido 27-IX-1999. Corregido 26-VI-2000. Aceptado 31-VII-2000.

**Abstract:** Many columnar cacti are bat pollinated. It has been suggested that this kind of pollination would be more important in tropical than in temperate regions where flowers are open only one night. *Trichocereus pasacana* produces big and resistant white flowers. We analyzed flower characteristics, floral cycle, stigmatic receptivity, nectar production, pollen presence and floral visitors in a *T. pasacana* population at National Park Los Cardones (Salta, Argentina) in November 1997. Flower features were constant between individuals of the population. Flowers start opening at evening and anthesis time is from 18 to 40 hs. The stigma was receptive throughout the floral cycle. Anther dehiscence occurs with flower opening. Nectar production was highest between 18 to 24hs. Although *T. pasacana* are open during the night, floral visitors are diurnal. The most frequent was *Xylocopa* sp. In the study area, nectarivorous bats were not detected. The morphological features of *T. pasacana* flowers were similar but bigger compared to other columnar cacti. Anthesis time was also longer while nectar production was lower. *T. pasacana* pollination at National Park Los Cardones is done by bees.

**Key words:** *Trichocereus*, Cactaceae, columnar cacti, floral biology, pollination, bees.

Las cactáceas son reconocidas como un grupo asociado a la polinización por animales como polillas, abejas, avispas, aves y murciélagos (Porsch 1938, 1939, Grant & Grant 1979, Gibson & Nobel 1986, Valiente-Banuet *et al.* 1996). En desiertos tropicales se han indicado relaciones dependientes entre las cactáceas columnares y los murciélagos nectarívoros y, si bien esta relación existe en los desiertos subtropicales, sería menos dependiente (Fleming *et al.* 1993).

Las flores de cactáceas polinizadas por murciélagos presentan corola de color blanco amarillento o verde pálido, con pétalos resistentes y muchas anteras con grandes cantida-

des de polen. La apertura floral es nocturna, la flor permanece abierta sólo por una noche y en algunos casos, por unas cuantas horas de la mañana (Fægri & van der Pijl 1971, Grant & Grant 1979, Gibson & Nobel 1986, Howe & Westley 1988). La producción de néctar es elevada, se inicia poco antes de la apertura de la flor, se va incrementando a medida que avanza la noche y desciende al amanecer (Fægri & van der Pijl 1971, Howe & Westley 1988, Valiente-Banuet *et al.* 1996, Petit & Freeman 1997).

El objetivo del presente trabajo es analizar la biología floral y los visitantes florales de *Trichocereus pasacana*, constituyendo el primer aporte en el tema para esta especie sudamericana.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio:** El trabajo se realizó en noviembre, en el Parque Nacional "Los Cardones", Valle de Tin Tin (25°11'02"S, 65°58'48"W, 2800 msnm.), en una zona de 3 ha donde todos los cardones se encuentran identificados para estudios de crecimiento (de Viana *et al.* 1990, de Viana 1999). El clima es árido, la precipitación anual promedio en Cachi (40 km al Norte del área de estudio) es de  $140 \pm 67$  mm (media de 46 años de registro). Más del 90% de las precipitaciones tienen lugar entre diciembre y marzo. La temperatura máxima y mínima en enero es de 30.7°C y 7.8°C y en julio 27.4°C y -7.1°C respectivamente. Durante todo el año existe una gran amplitud térmica diaria superior a los 20°C (de Viana 1995).

**Especie vegetal:** *Trichocereus pasacana* (Web, Britton et Rose) crece en regiones áridas de elevada altitud de Bolivia y del Noroeste Argentino. Llega a medir 8 metros de altura, presenta raíces superficiales, ampliamente ramificadas y en profundidad. Los tallos son suculentos, alcanzan 50 cm de diámetro, presentan numerosas costillas y a veces ramificaciones de primer orden. En los bordes de las costillas se encuentran las areolas de donde surgen las espinas y las flores. Las flores son solitarias y se disponen lateralmente, presentan un hipanto cubierto de pelos que se inserta sobre el ovario. Las piezas periánticas tienen disposición espiralada, las externas son de color verde y las internas blanco-amarillentas. Los estambres están dispuestos en dos series, un anillo superior que se inserta en la base interior de los pétalos y una serie inferior con disposición espiralada ubicada en el tercio central del hipanto. El gineceo presenta ovario ínfero, con varios carpelos y un solo lóculo con numerosos óvulos de placentación parietal. El estilo es cilíndrico, largo y con estigma multilobulado (Kiesling 1978).

Las flores de *T. pasacana* son auto-incompatibles. El período de floración comienza a

principios de noviembre y se extiende hasta enero con un pico a mediados de diciembre (Galíndez 1997, de Viana 1999). En el área de estudio, la densidad de los cardones asciende a 45/ha, y crecen bajo la copa de otras especies vegetales (plantas nodrizas) como *Larrea divaricata*, *Prosopis ferox*, y *Aphylocladus spartioides* (de Viana 1996-7, 1999).

**Morfología floral:** Se recolectaron 13 flores abiertas de 10 individuos y se conservaron en etanol 70%. El análisis morfométrico se realizó en laboratorio tomándose los siguientes parámetros florales: longitud externa e interna de la flor, diámetro de la corola, diámetro interno del perianto, profundidad al nectario, altura del estigma y altura de las dos series de estambres (Fig. 1). El estudio de estas variables estuvo destinado a comparar las características florales de *T. pasacana* con las de otros cactus columnares de características quiproterofilicas.

**Ciclo floral y receptividad estigmática:** La duración de la antesis y el ciclo floral de las flores de *T. pasacana* fue estudiado a partir de 12 pimpollos de 9 individuos. Los pimpollos fueron seleccionados y marcados a las 12 hs y el estado de la flor se registró cada 6 hs por un período total de 40 hs.

Los estados de la flor a lo largo de su ciclo se definieron como: pimpollo, flor semi-abierta, abierta, semi-cerrada, y cerrada. En estas flores también se registró la presencia de polen a fin de determinar en qué momento ocurría la dehiscencia de las anteras.

La receptividad estigmática se evaluó introduciendo un lóbulo del estigma en un tubo capilar con agua oxigenada 30 vol (Keans & Inouye 1993). Este ensayo se realizó en 27 pimpollos de 12 individuos cada 6 hs durante la antesis.

**Producción de néctar y concentración de azúcar:** Se estimó en 12 pimpollos de 12 individuos que fueron tapados con bolsas de tela para evitar que los visitantes florales tuvieran acceso al néctar.

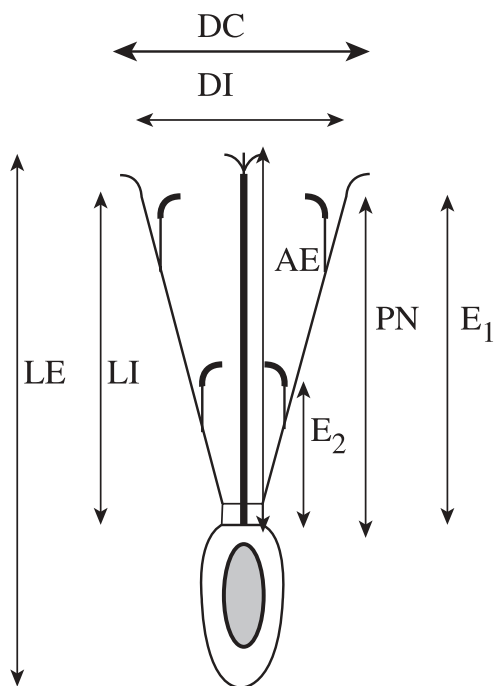


Fig. 1. Diagrama floral de *T. pasacana* y parámetros tomados para el estudio de la morfología floral. Longitud externa (LE), longitud interna (LI), diámetro de la corola (DC), diámetro interno del perianto (DI), profundidad al nectario (PN), altura del estigma (AE), altura de las dos series de estambres ( $E_1$  y  $E_2$ ).

Fig. 1. Floral diagram of *T. pasacana* and parameters used in the study of floral morphology. External length (LE), internal length (LI), corola width (DC), periant internal width (DI), deep to nectary (PN), stigma height (AE), height of two anters series ( $E_1$  y  $E_2$ ).

La producción de néctar se midió introduciendo tubos capilares de 80  $\mu$ l en el nectario de la flor hasta extraer todo el néctar. Estas mediciones se realizaron cada 6 hs durante todo el período que la flor permaneció abierta.

La concentración de azúcar en el néctar se determinó mediante un espectrómetro de mano a partir de 15 muestras de néctar tomadas en flores no incluidas en el estudio de producción. La concentración de azúcar se expresó como el porcentaje masa en volumen.

**Visitantes florales:** Los visitantes florales de *T. pasacana* fueron estudiados mediante

observaciones directas sobre dos flores (Jennersten 1988, Proença 1992) por un período de una hora (a las 7, 9, 12 y 16 hs) entre los días 19 y 21 de noviembre de 1998. En este período se capturaron con redes de mano los insectos que visitaban las flores para ser determinados hasta el mínimo nivel taxonómico posible utilizando las claves propuestas por Ceballos (1941) y Borror & White (1970).

No se consideró necesario colocar redes o trampas para murciélagos debido a que estudios anteriores revelaron que la abundancia de quirópteros en este sitio es extremadamente baja (de Viana 1995). Por otra parte, los rangos de distribución de los murciélagos nectarívoros no coincide con el área de estudio (Barquez *et al.* 1993).

## RESULTADOS

**Morfología floral:** Con respecto a los parámetros morfométricos tomados de las flores de *T. pasacana*, se observó que la variación entre las flores de los distintos individuos fue pequeña (Cuadro 1), lo que permite suponer que las características florales de esta población serían homogéneas.

**Ciclo floral y receptividad estigmática:** Las flores de *T. pasacana* destinadas al estudio del ciclo floral comenzaron a abrirse aproximadamente a las 18 hs, encontrándose a todas abiertas o semi-abiertas alrededor de las 00 hs (Fig. 2). La duración de la antesis fue muy variada, donde el mínimo período de apertura registrado fue de 18 hs y el máximo de 40 hs.

La presencia de polen se detectó a partir del momento en que las flores se abrían, sin registrarse la presencia de polen en pimpollos, de manera que la dehiscencia de las anteras coincidiría con el momento de apertura de las flores.

El estigma de las flores permaneció receptivo durante toda la antesis. Adicionalmente al ensayo de receptividad se aplicó a un grupo de pimpollos y a un grupo de flores ya cerradas, detectándose que el estigma está receptivo antes de la apertura de la flor y permanece receptivo hasta después de la antesis.

CUADRO 1

*Características morfológicas de las flores de T. pasacana*

TABLE 1

*Morphological features of T. pasacana flowers*

Característica	N	Promedio ( $\pm$ SE)
Longitud externa	13	129.39 $\pm$ 2.59
Longitud interna	19	82.31 $\pm$ 1.17
Altura del estigma	13	106.35 $\pm$ 2.16
Altura de los estambres de la serie superior	20	109.63 $\pm$ 2.48
Altura de los estambres de la serie inferior	15	53.47 $\pm$ 2.16
Profundidad al nectario	19	58.63 $\pm$ 1.08
Diámetro interno	16	27.29 $\pm$ 0.63
Diámetro de la corola	12	102.42 $\pm$ 4.33

Promedio (mm)  $\pm$  error estándar (SE), N= número de flores.Mean (mm)  $\pm$  standard error (SE), N = number of flowers.

CUADRO 2

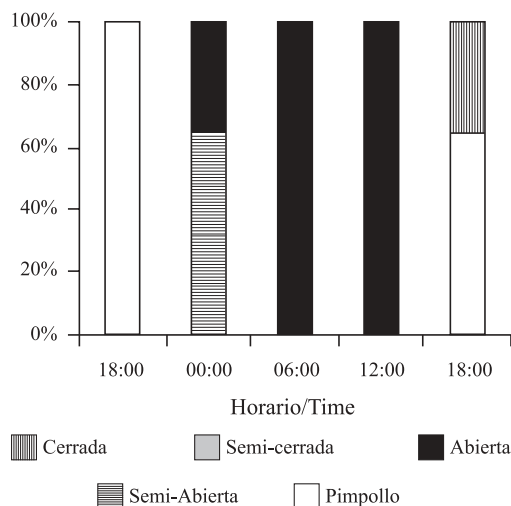
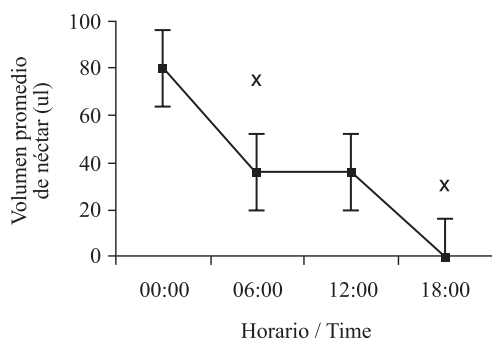
*Visitantes y frecuencias de visita de las flores de T. pasacana por hora y día de observación*

TABLE 2

*Visitors and visitation frequencies on T. pasacana flowers per observation hour and date*

Día y horario de observación		<i>Xylocopa sp.</i>	<i>Osmia sp.</i>
- 19/11/98	12 hs	4	2
- 20/11/98	7 hs	0	0
	9 hs	3	1
	12 hs	0	0
	16 hs	0	0
	12 hs	0	0
- 21/11/98	12 hs	0	0

de Viana, Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) Cuadro 2.

Fig. 2. Ciclo floral de *T. pasacana*.Fig. 2. Floral cycle of *T. pasacana*.Fig. 3. Volumen promedio de néctar removido de doce flores de *T. pasacana* ( $\pm$  SE).Fig. 3. Mean nectar volume extracted from twelve *T. pasacana* flowers ( $\pm$  SE).

**Producción de néctar y concentración de azúcar:** La producción promedio de néctar por flor durante la antesis fue de 128.53 ml (SE  $\pm$  23.42). El máximo volumen promedio de néctar se detectó alrededor de las 00 hs, coincidiendo con el momento de apertura de la mayoría de las flores utilizadas para medir este parámetro. Posteriormente la producción de néctar fue decreciendo hasta hacerse nula 18 hs después del primer registro y continuó así hasta que las flores se cerraron (Fig. 3).

La máxima concentración de néctar registrada fue de 33.5%, la mínima de 29% y el promedio de las 15 muestras fue de 30.9%.

**Visitantes florales:** Las flores de *T. pasacana* bajo observación fueron visitadas por dos especies de abejas pertenecientes a los géneros *Xylocopa* (Apidae) y *Osmia* (Megachilidae). La actividad de ambas especies se concentró a la mañana, donde las primeras visitas se registraron a partir de las 9 hs y continuaron hasta aproximadamente las 12 hs (Cuadro 2). En el horario de control de la tarde no se registró ninguna visita, lo que podría atribuirse al viento, que superó los 50 km/hs.

## DISCUSIÓN

El ciclo floral de este cactus es más largo que el de cactáceas columnares de México, como *Neobuxbaumia mezcalaensis*, *N. tetezo* y *N. macrocephala*, cuyas flores permanecen abiertas por la noche durante periodos que varían entre 13 y 15 hs (Valiente-Banuet *et al.* 1997, 1996). El ciclo floral de *T. pasacana* se aproxima más al de *Carnegiea gigantea* del desierto de Sonora, donde se registraron periodos de antesis de hasta 72 hs (McGregor *et al.* 1962).

La sincronía entre la apertura de la flor y la dehiscencia de las anteras también fue observada en cactáceas columnares venezolanas como *Stenocereus griceus*, *Pilosocereus moritzianus*, *Subpilocereus repandus* y *Subpilocereus horripinis* (Nassar *et al.* 1997). La permanente receptividad estigmática de *T. pasacana* coincide con los resultados de Valiente-Banuet *et al.* (1997), aunque ellos utilizaron el método de turgencia del estigma para estudiar el período de receptividad en cactáceas mexicanas.

La producción promedio de néctar en las flores de *T. pasacana* (128.53 ml) fue inferior a la observada en *S. griceus* (150 ml) y *S. Repandus* (240 ml) de Venezuela (Nassar *et al.* 1997) y *N. mezcalaensis* (510 ml) de México (Valiente-Banuet *et al.* 1997). Sin embargo, la concentración de azúcar en el néctar es superior a la de estas cactáceas.

En los desiertos del hemisferio norte los cactus que presentan este tipo de flores son visitados por murciélagos nectarívoros durante la noche, aunque la relevancia de estos quirópteros como polinizadores decrece a mayores latitudes (Fleming *et al.* 1993). Un ejemplo de estas relaciones es la polinización de *N. mezcalaensis*, *N. macrocephala* y *N. tetetzo* en México, que dependen casi exclusivamente de murciélagos (Valiente-Banuet *et al.* 1996, 1997), mientras que en la polinización de *Pachycereus pringlei* y *C. gigantea* en el sur de EE.UU. también participan polinizadores diurnos como aves y abejas (Fleming *et al.* 1998, McGregor *et al.* 1962).

Los parámetros morfométricos indican que las flores de *T. pasacana* poseen un mayor tamaño que las cactáceas quiropterofilicas de Venezuela (Nassar *et al.* 1997). Esto no representaría un obstáculo para los murciélagos nectarívoros, debido a que las dimensiones de sus hocicos y lenguas les permitiría acceder al nectario de estas flores (Fægri & Van der Pijl 1971). Sin embargo, debido a la auto-incompatibilidad de las flores de *T. pasacana* y a la ausencia de murciélagos nectarívoros en el Valle de Tin Tin, se puede sugerir que en este sitio su polinización depende exclusivamente de las abejas que visitan sus flores.

**Resumen:** Numerosas cactáceas columnares son polinizadas por murciélagos y se ha sugerido que este tipo de polinización sería de mayor importancia en regiones tropicales donde las flores permanecen abiertas sólo una noche, que en las templadas. *Trichocereus pasacana* (Web, Britton *et Rose*) produce flores grandes, resistentes y blancas. En el trabajo se analizan la morfología y el ciclo floral, la receptividad estigmática, la producción de néctar, presencia de polen y los visitantes florales en una población de *T. pasacana* del Parque Nacional Los Cardones (Salta, Argentina) en noviembre de 1997. Las dimensiones florales presentan una variación pequeña entre los individuos de la población estudiada. La apertura de las flores es principalmente al atardecer y la antesis dura entre 18 y 40 hs. El estigma está receptivo durante todo el ciclo floral y la dehiscencia de las anteras ocurre con la apertura

de la flor. La producción de néctar presenta un pico entre las 18 y 24 hs. A pesar de que las flores están abiertas durante la noche, los visitantes florales son exclusivamente diurnos, el más frecuentemente registrado fue *Xylocopa sp.* No se detectaron murciélagos nectarívoros en el área de estudio. El patrón morfológico de las flores de *T. pasacana* coincide con el de otras cactáceas columnares, aunque sus flores son más grandes. La duración de la antesis es mayor que en los cactus columnares de desiertos tropicales, pero la producción de néctar en *T. pasacana* es inferior. La ausencia de murciélagos nectarívoros en el área de estudio permite sugerir que la polinización de *T. pasacana* en este sitio la realizan exclusivamente las abejas que visitan sus flores.

## RESUMEN

Se estudió la floración y polinización de *Trichocereus pasacana* en Los Cardones (Salta, Argentina). La mayor producción de néctar es de las 18 a las 24hs y las abejas *Xylocopa sp.* actúan como polinizadores.

## REFERENCIAS

- Barquez, R.M., N.P. Giannini & M.A. Mares. 1993. Guide to the bats of Argentina. Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma, 119 p.
- Borror, D.J. & R.E. White. 1970. Peterson field guides: Insects. Houghton Mifflin, Boston, Washington, 404 p.
- Ceballos, G. 1941. Las tribus de los himenópteros de España. Instituto Español de Entomología, Madrid, 423 p.
- de Viana, M.L. 1995. Distribución del cardón (*Trichocereus pasacana*): ¿Asociación positiva o dispersión? Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- de Viana, M.L. 1999. Fruit and seed production in *Trichocereus pasacana* in Northwestern Argentina. Trop. Ecol., en prensa.
- Fægri, K. & L. van der Pijl. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamon, Londres. 291 p.
- Fleming, T.H., R.A. Nuñez & L.S.L. da Silveira. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant

- nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94: 72-75.
- Fleming, T.H., S. Maurice & J.L. Hamrick. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evol. Ecol.* 12: 279-289.
- Galindez, G. 1997. Estrategias reproductivas de *Trichocereus pasacana*: Producción, tamaño y capacidad germinativa de semillas y supervivencia de plantulas. Tesis de grado. Universidad Nacional de Salta, Salta.
- Gibson, A.C. & P. S. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard University, Boston, 180 p.
- Grant, V. & K.A. Grant. 1979. The pollination spectrum in the southwestern America cactus flora. *Plant Syst. Evol.* 133: 29-37.
- Howe, H.F. & L.C. Westley. 1988. Ecological relationships of plant and animals. Oxford University, Oxford, 273 p.
- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conserv. Biol.* 2: 359-366.
- Keans, C.A. & D.W. Inouye. 1993. Techniques for pollination Biologist. University of Colorado, Colorado, 583 p.
- Kiesling, R. 1978. El género *Trichocereus* (Cactaceae): I. Las especies de la República Argentina. *Darwiniana* 21: 263-330.
- McGregor, S.E., S.M. Alcorn & G. Olin. 1962. Pollination and pollinating agents of the Saguaro. *Ecology* 43: 259-267.
- Nassar, J.M., N. Ramirez & O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *Amer. J. Bot.* 84: 918-927.
- Petit, S. & C. E. Freeman. 1997. Nectar production of two sympatric species of columnar cacti. *Biotropica* 29: 175-183.
- Porsch, O. 1938. Das bestäubungsleben der kakeenblüte. I. Cactaceae. *Jahrbuch Deutsch. Kacteen-Gesellschaft*: 1-80.
- Porsch, O. 1939. Das bestäubungsleben der kakeenblüte. II. Cactaceae. *Jahrbuch Deutsch. Kacteen-Gesellschaft*: 81-142.
- Proença, C.R.B. 1992. Buzz pollination-older and more widespread that we think? *J. Trop. Ecol.* 8: 115-120.
- Valiente-Banuet, A., M. del Corro Arizmendi, A. Rojas-Martinez & L. Dominguez-Canseco. 1996. Ecological relationships Between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martinez, M. del Corro Arizmendi & P. Dávila. 1997. Pollination biology Of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *Amer. J. Bot.* 84: 452-455.