

SISTEMA DE CRUZAMIENTO Y ESTIMACIONES EN LA EFICIENCIA DE
POLINIZACIÓN SOBRE *TRICHOCEREUS PASACANA* (CACTACEAE) EN
DOS POBLACIONES DEL NOROESTE ARGENTINO

BREEDING SYSTEM AND ESTIMATION OF THE POLLINATION
EFFICIENCY ON *TRICHOCEREUS PASACANA* (CACTACEAE) IN TWO
POPULATIONS FROM NORTHWEST ARGENTINA

Ernesto I. Badano¹ & Boris O. Schlumpberger²

Resumen

Los objetivos de este estudio fueron analizar el sistema de cruzamiento y la eficiencia de la polinización en *Trichocereus pasacana* y sus efectos sobre la reproducción. Se trabajó sobre dos poblaciones del noroeste Argentino, una dentro de un área protegida (Valle de Tin Tin) y otra en un sitio con marcada actividad humana de agricultura y apicultura (Cachi Adentro). El sistema de cruzamiento se analizó mediante un experimento donde se evaluó autopolinización manual, polinización cruzada manual, polinización natural y autopolinización automática. Las variables de respuesta fueron producción de frutos, producción de semillas y capacidad germinativa. La producción de frutos permite sugerir que el sistema de cruzamiento de *T. pasacana* es xenogámico y que la eficiencia de polinización es mayor en el área protegida. Sin embargo, las semillas provenientes de la población con actividad humana presentaron mayores tasas de germinación. Estos resultados permiten sugerir que aunque en Cachi Adentro hubo una menor producción de frutos, esta población presentó una mayor asignación de recursos para las semillas. En cambio, la población de Tin Tin produjo un mayor número de frutos pero con semillas de menor calidad.

PALABRAS CLAVE: polinización, sistema de cruzamiento, cactaceae, cactus columnares, Argentina

Abstract

The objectives of this study were to analyse the breeding system and the pollination efficiency in *Trichocereus pasacana* and their effects on the reproductive fitness in two populations from Northwest Argentina. The first population is in a protected area (Tin Tin Valley), and the other is in a site with high human activity in agriculture and apiculture (Cachi Adentro). The breeding system was analysed by a pollination experiment considering hand self-pollination, hand cross-pollination, natural pollination and automatic self-pollination. The response variables were fruit production, seed production and seed germination. The fruit production permit suggests that the breeding system of *T. pasacana* is xenogamic and the pollination efficiency is greater in the protected area. However, the seeds from the population with human activity presented higher germination rates. These results permit the suggestion that the Cachi Adentro population presented lower fruit production, but with a higher resource allocation for the seeds. Instead, the Tin Tin population produced a higher number of fruits, but seeds of lower quality.

KEYWORDS: pollination, breeding system, cactaceae, columnar cacti, Argentina

INTRODUCCION

En plantas, las características genéticas y fisiológicas del esporofito materno pueden afectar la fecundación de los óvulos dependiendo del origen del polen que llega al estigma, dando lugar al sistema de cruzamiento de cada especie (Holsinger 1996; Baker *et al.* 1997). Los sistemas de cruzamiento generales para plantas con flores hermafroditas son la autogamia y la xenogamia. Los sistemas autógamos permiten que los óvulos

¹ Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Chile.

² Institut fuer Landwirtschaftliche Zoologie und Bienenkunde, Universitaet Bonn, Melbweg 42, 53127 Bonn, Germany.

sean fecundados por polen de la misma flor, mientras que en sistemas xenógamos los óvulos solo pueden ser fecundados por polen proveniente de otras plantas (Font Quer 1985).

La xenogamia atribuye a la población la ventaja de evitar los efectos deletéreos de la endogamia (Winsor *et al.* 1987; Podolsky 1992; Nasrallah & Nasrallah 1993), pero estas plantas dependen totalmente de agentes externos que actúen como vectores de polen entre los individuos (Darwin 1876; Taylor 1954; Fægri & van der Pijl 1971; Howe & Westley 1988). Cuando la polinización es mediada por animales, parte de la eficiencia en este proceso depende de la capacidad de los organismos para transportar polen entre flores coespecíficas (Lemke 1985; Batra 1993,1995). El efecto de los polinizadores se acentúa en plantas con frutos multiseminados, donde un incremento en la cantidad de granos de polen depositados sobre el estigma suele producir un aumento en el número de semillas en el fruto (Lee 1984; Winsor *et al.* 1987; Parker 1997).

En cactaceas columnares gigantes, el sistema de cruzamiento más comúnmente registrado es la xenogamia. Este grupo de plantas se caracteriza además por poseer frutos multiseminados y una polinización fuertemente asociada con animales tales como polillas, abejas, avispas, aves y mamíferos (Porsch 1938,1939; Grant & Grant 1979; Gibson & Nobel 1986; Valiente-Banuet *et al.* 1996).

Trichocereus pasacana (Web) Britt. *et* Rose. es una cactacea columnar gigante característica de los ambientes áridos de altura del sur de Bolivia y el noroeste Argentino, donde llega a ser el elemento más conspicuo de la flora (Kiesling 1978). de Viana (1995) indicó que en el Parque Nacional "Los Cardones" (Salta) la tasa de reclutamiento de *T. pasacana* ha sido nula en los últimos 10-15 años y que el establecimiento de las plántulas estaría asociado solamente a años excepcionalmente húmedos. Otros estudios sobre la reproducción y establecimiento de este cactus revelaron una alta variabilidad en la producción, peso y capacidad germinativa de las semillas (de Viana 1996-7; Galíndez 1997). Estas evidencias llevan a hipotetizar que la variabilidad en la reproducción de esta especie podría estar vinculada a su sistema de cruzamiento y/o la

eficiencia de los polinizadores que visitan sus flores.

Los objetivos de este trabajo fueron analizar el sistema de cruzamiento y la eficiencia de la polinización de *T. pasacana* con el fin de verificar si estos procesos poseen implicancias sobre las características reproductivas de la especie. También se comparan estos efectos entre dos poblaciones, una ubicada dentro de un área protegida y otra en una zona que presenta impacto de agricultura y apicultura.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio: El estudio se realizó en dos sitios. Uno fue el Valle de Tin Tin (Salta, Argentina, 25°11`S, 65°58`W, 2.600 msnm), donde una población de *T. pasacana* se halla dentro del Parque Nacional "Los Cardones". Esta población se halla alejada de zonas donde se practique agricultura o apicultura. El otro sitio fue Cachi Adentro (Salta, Argentina, 25°05`S, 66°11`W, 2.350 msnm) donde una población de *T. pasacana* se ubica directamente frente a zonas de cultivos extensivos y en cuyas proximidades se hallan 2 colmenares de apicultores, uno 2 km hacia el Este y otro a 1 km hacia el Oeste. En ambos sitios el clima es árido y más del 90% de las precipitaciones tienen lugar entre diciembre y marzo. La precipitación anual promedio en Cachi Adentro es de 146 mm (información suministrada por la Dirección Nacional Agropecuaria, Salta), mientras que en Tin Tin no llega a superar los 90 mm anuales (información suministrada por la Dirección de Parques Nacionales, Salta).

Especie vegetal: *T. pasacana* es una cactacea columnar que llega a alcanzar 8 m de altura. Presenta raíces superficiales, ampliamente ramificadas, y raíces en profundidad. Los tallos, suculentos y hasta de 50 cm de diámetro, presentan numerosas costillas y rara vez ramificaciones de primer orden. En los bordes de las costillas se encuentran las areolas de donde surgen las espinas y las flores. Sus flores son hermafroditas, solitarias, de hasta 15 cm de largo y se disponen lateralmente. Presentan un hipanto prolongado, cubierto de pelos, que se inserta sobre el ovario. Las piezas periánticas externas son de color verde y las internas son amarillentas a

blancas, ambas con disposición espiralada. Los estambres se disponen en dos series, un anillo superior que se inserta en la base interior de los pétalos y una serie inferior ubicada en el tercio central del hipanto. El gineceo está compuesto por un estilo cilíndrico y largo que termina en un estigma multilobulado. El ovario es ínfero, con varios carpelos y un solo lóculo con numerosos

óvulos de placentación parietal (Fig. 1A). El fruto es carnoso, abayado, de color verde, con pulpa blanca y dulce (Fig. 1B). Las semillas son pequeñas (1,4mm x 1mm x 0,8mm) y en forma de urna, presentan doble tegumento de color negro y carecen de endosperma (Cabrera 1976; Kiesling 1978).

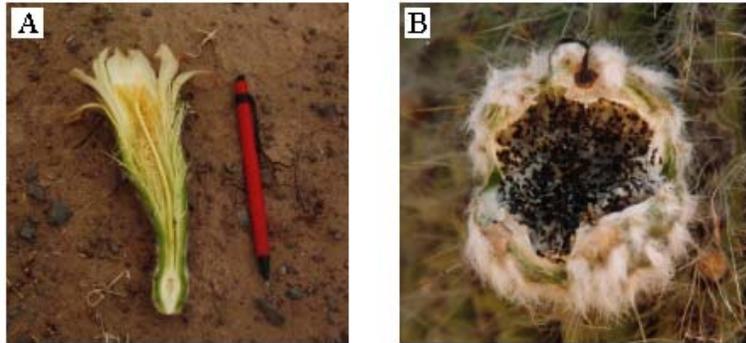


FIG. 1 A: Corte longitudinal de una flor de *T. Pasacana*. FIG. 1 B: Fruto de *T. Pasacana*.

La duración de la antesis floral puede prolongarse más de 36 horas, iniciándose durante la noche o al amanecer. Sin embargo todos los polinizadores registrados en los sitios de estudio son diurnos. El estigma está receptivo desde antes de iniciarse la antesis, pero la dehiscencia de las anteras no ocurre hasta la apertura de la flor (de Viana *et al.* 2001). Su floración comienza a principios de Noviembre y se extiende hasta enero, con un pico a mediados de Diciembre. La fructificación comienza a fines de Noviembre y se extiende hasta Mayo (Galíndez 1997).

Sistema de cruzamiento: El análisis del sistema de cruzamiento y la eficiencia de los polinizadores en la reproducción se realizó mediante un experimento de polinización en terreno siguiendo un diseño completamente al azar. Sobre las flores de *T. pasacana* se asignaron cuatro tratamientos: (1) autopolinización manual; (2) polinización cruzada manual; (3) polinización natural; y (4) autopolinización automática.

La experiencia se llevó a cabo en noviembre de 1998, con 12 repeticiones por tratamiento en Cachi Adentro y 8 repeticiones en el Valle de Tin Tin. En este último sitio el número de repeticiones por tratamiento fue menor debido a la escasez de flores con apertura sincrónica. Los

botones florales para el experimento fueron seleccionadas antes de su apertura y ningún tratamiento se repitió más de una vez en cada individuo.

En autopolinización manual el estigma fue saturado con polen endógamo y posteriormente la flor tratada fue cubierta para evitar la visita de polinizadores. La polinización cruzada manual se aplicó saturando el estigma con polen de flores pertenecientes a otras plantas; posteriormente el estigma de estas flores se envolvía en papel de aluminio para evitar su contacto con polen endógamo y/o con visitantes florales. Las flores asignadas a la polinización natural quedaron expuestas a la actividad de los visitantes florales durante toda su antesis y este tratamiento fue utilizado para evaluar la eficiencia de los polinizadores. Como algunas plantas son agamospérmicas o se autopolinizan sin la intervención de animales (Lee 1984; Keans & Inouye 1993), un cuarto grupo de pimpollos fue cubierto con las bolsas antes de su apertura y sin que sus estigmas fueran manipulados (autopolinización automática).

En diciembre de 1998 se realizó un control de la iniciación de flores en frutos y en enero de 1999 los frutos maduros fueron cosechados. Las variables consideradas para evaluar el efecto de los tratamientos fueron la proporción de frutos iniciados (tasa de iniciación), la proporción de frutos que maduraron (tasa de maduración), la masa seminal por fruto y el número de semillas por fruto.

La masa seminal fue considerada como el peso de la totalidad de las semillas de cada fruto. Para esta medición, los frutos fueron abiertos y puestos a desecar a temperatura ambiente durante 24 hs. Posteriormente, todas las semillas de cada fruto fueron separadas del endocarpo y pesadas en una balanza electrónica SIGMA con error de 1mg. Para estimar el número de semillas por fruto se pesaron 10 muestras de 10 semillas de cada uno de los frutos obtenidos en los distintos tratamientos. Estos valores fueron promediados y se estimó un peso promedio de 10 semillas para cada fruto. Estos promedios fueron relacionados directamente con la masa seminal del fruto correspondiente a fin de obtener una aproximación de su número total de semillas (Galíndez 1997).

Germinación: Para evaluar la capacidad germinativa, se tomaron al azar 10 diez muestras de 50 semillas por tratamiento. Cada muestra se colocó a germinar en bandejas plásticas usando como sustrato papel de filtro y se regaron cada tres días. La experiencia de germinación se llevó a cabo en condición de temperatura estándar (25°C) dentro de un germinador con luz constante siguiendo un diseño completamente aleatorizado. Al cabo de 30 días se contabilizó el número de semillas germinadas en cada bandeja tomando como criterio de germinación la emergencia del brote aéreo. Las semillas que no germinaron en este período se consideraron inviables.

Análisis estadístico: La masa seminal por fruto y el número de semillas por fruto obtenidos en los distintos tratamientos fueron comparados dentro de cada sitio y entre sitios mediante pruebas t de comparación de medias. Para evaluar si existían diferencias en la germinación para los distintos tratamientos se realizó una prueba ANDEVA y posteriormente el respectivo análisis de Tukey. Tanto al número de semillas por fruto del experimento de polinización como al número de semillas germinadas por bandeja del experimento de germinación se les aplicó la transformación

TABLA I. Estadísticos descriptivos para la masas seminal por fruto y el número de semillas por fruto de *T. pasacana*. Referencias: Polinización cruzada manual (PCM); Polinización natural (PN).

	Cachi Adentro				Tin Tin			
	PCM		PN		PCM		PN	
	Masa seminal	Nº de semillas	Masa seminal	Nº de semillas	Masa seminal	Nº de semillas	Masa seminal	Nº de semillas
Nº de frutos	12	12	6	6	8	8	8	8
Media	3396,97	6157	1984,33	3209	3335,60	6312	2250,11	4051
Error estándar	227,60	560	200,36	939	322,86	629	369,17	686
CV	23%	31%	25%	30%	27%	28%	46%	48%

raíz cuadrada a fin de poder realizar los análisis estadísticos mencionados. En todos los análisis se utilizó un nivel de confianza del 95%.

RESULTADOS

Tasas de iniciación y maduración de frutos: En ambos sitios de estudio se observó que el 100% de las flores sobre las que se aplicó polinización cruzada manual iniciaron el fruto. En

cambio, ninguna de las flores de la autopolinización manual y autopolinización automática iniciaron el fruto. La tasa de iniciación por polinización natural fue del 100% en Tin Tin, mientras que la tasa de iniciación en Cachi Adentro fue del 70%.

La proporción de frutos iniciados por polinización cruzada manual se mantuvo hasta la maduración en ambos sitios, arrojando un valor del 100% en las tasas de maduración. En Tin Tin,

todos los frutos iniciados en la polinización natural maduraron (100% de maduración); en Cachi Adentro el 25% de estos frutos fueron abortados, arrojando una tasa final de maduración del 50% para la polinización natural en este sitio.

Producción de semillas: Los promedios de masa seminal por fruto para la polinización cruzada manual fueron muy similares entre Cachi Adentro y Tin Tin (Tabla I), sin encontrarse diferencias significativas entre los dos sitios ($t=0,160$; $GL=18$; $p=0,874$). Tampoco se observaron diferencias entre sitios para la masa seminal de los frutos provenientes de la polinización natural ($t=0,574$; $GL=12$; $p=0,577$).

Al comparar las masas seminales entre los tratamientos se observó que, en ambos sitios, los frutos de la polinización cruzada manual poseían masas seminales significativamente mayores que los provenientes de polinización natural (Cachi Adentro: $t= 3,985$; $GL=16$; $p<0,01$; Tin Tin: $t=2,403$; $GL=14$; $p<0,05$) (Tabla I).

Con respecto al número de semillas por fruto, esta variable no difirió entre sitios para la polinización cruzada manual ($t=0,196$; $GL=18$; $p=0,847$) ni para la polinización natural ($t=0,833$; $GL=12$; $p=0,421$). Sin embargo, la diferencia entre los promedios del número de semillas por fruto de ambos sitios mostró que en Tin Tin se

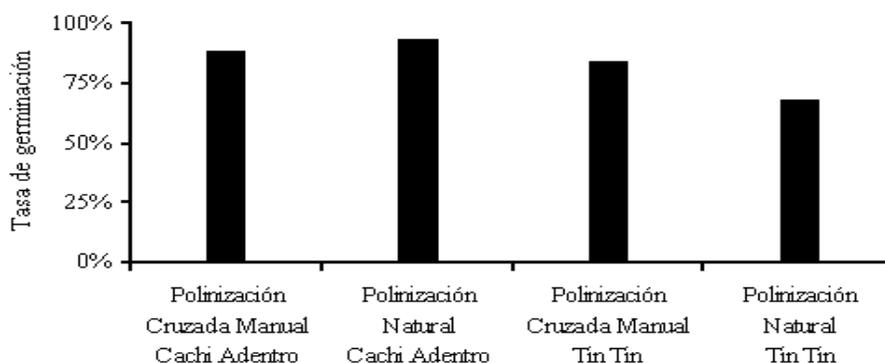


FIG. 2. Tasas de germinación de las semillas obtenidas en los distintos tratamientos de polinización aplicados sobre las flores de *T. pasacana*. Solamente las semillas provenientes de la polinización natural de Tin Tin mostraron una tasa de germinación estadísticamente inferior a los demás tratamientos.

producen casi 800 semillas más por fruto que en Cachi Adentro (Tabla I).

De igual manera que las masas seminales, el número de semillas por fruto en la polinización cruzada manual fue significativamente mayor que para la polinización natural tanto en Cachi Adentro ($t=6,610$; $GL=16$; $p<0,01$) como en Tin Tin ($t=2,376$; $GL=14$; $p<0,05$). En Cachi Adentro, la relación entre el número de semillas producidas por polinización natural con respecto a las producidas por polinización cruzada manual fue de $1/2$, lo que indica que en este sitio se estaría produciendo la mitad del número potencial de semillas por flor. En Tin Tin, en cambio, esta relación fue de $1/3$, indicando un proceso de polinización más eficiente que en Cachi adentro (Tabla I).

Aunque no se hayan detectado diferencias entre los valores de la producción de

semillas por polinización natural entre los dos sitios, cabe destacar que en la polinización natural de Tin Tin se observó una gran amplitud entre los valores de la masa seminal y del número de semillas por fruto. Allí se observó que los coeficientes de variación para esas dos variables alcanzaron valores superiores al 40% (Tabla I) y esto podría estar influyendo en los análisis estadísticos por más que se hayan cumplido con los supuestos establecidos para las pruebas utilizadas.

Germinación: La mayor tasa de germinación se observó para las semillas provenientes de la polinización natural de Cachi Adentro y siguieron las semillas obtenidas por polinización cruzada manual del mismo sitio. La menor tasa de germinación se obtuvo para las semillas de la polinización natural de Tin Tin (Fig. 2).

El análisis estadístico reveló la existencia

TABLA II. Diferencias de medias en la germinación de los distintos tratamientos de polinización aplicados sobre las flores de *T. pasacana*, de cada sitio de estudio. Los resultados de la prueba de Tukey se indican como * $p < 0,05$ y ** $p < 0,01$. Referencias: Polinización cruzada manual (PCM); Polinización natural (PN).

	PCM Cachi Adentro	PCM Tin Tin	PN Cachi Adentro
PN Tin Tin	10,300**	7,800*	12,700**
PN Cachi Adentro	- 2,400	-4,900	
PCM Tin Tin	2,500		

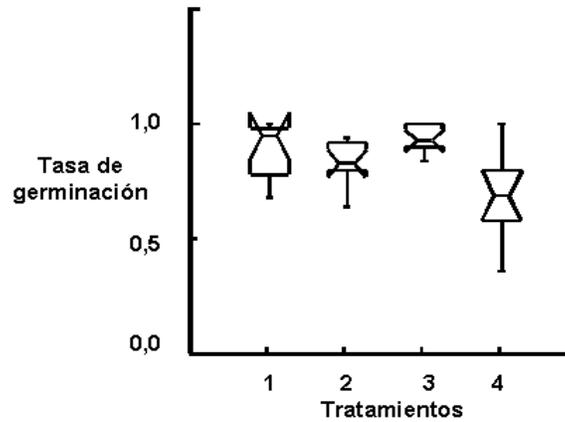


FIG. 3. Amplitudes en la dispersión de los valores datos de las tasas de germinación de *T. pasacana* por tratamiento y sitio de estudio.. Referencias: (1) Polinización cruzada manual en Cachi Adentro; (2) Polinización cruzada manual en Tin Tin; (3) Polinización natural en Cachi Adentro; (4) Polinización natural en Tin Tin

de diferencias altamente significativas en el número de semillas germinadas provenientes de los distintos tratamientos ($F=7,481$; $GL=36$; $p < 0,01$), pero el único tratamiento que difirió del resto fue la polinización natural de Tin Tin, el cual que presentó un número de semillas germinadas inferior con respecto a los demás tratamientos (Tabla II). Sin embargo, para la germinación de las semillas de la polinización natural de Tin Tin también se observó una amplitud muy elevada en sus valores (Fig. 3).

DISCUSIÓN

Aunque otras cactáceas columnares presentan sistemas de cruzamiento parcialmente alogámicos o agamospermos, las frecuencias de maduración de frutos y la producción de semillas por estas vías tienden a ser muy inferiores a las registradas para su polinización cruzada, tanto manual como natural (Nassar et al. 1997; Fleming 1998). En este estudio, la falta de iniciación del fruto en las flores autopolinizadas y aquellas a las

que solo podía llegar polen endógamo al estigma indica que la iniciación del fruto en *T. pasacana* depende de la fecundación inicial de los óvulos por polen exógamo. Por otra parte, los resultados de la polinización cruzada manual mostraron que, en ambas poblaciones, toda flor que reciba una carga suficiente de polen exógamo sobre el estigma desarrollará el fruto.

La elevada frecuencia de iniciación y maduración de frutos registrada para la polinización cruzada manual en ambos sitios permite proponer que el sistema de cruzamiento de esta especie es xenogámico, el cual es el sistema de cruzamiento más común entre cactáceas columnares con flores hermafroditas (Alcorn & Olin 1962; McGregor et al. 1962; Shaley 1996; Valiente-Banuet et al. 1996). Pero este sistema de cruzamiento implica una fuerte dependencia de agentes externos que actúen como vectores de polen entre flores, por tanto la eficiencia reproductiva de una especie dependerá en gran parte de la disponibilidad de polinizadores

(Porsch 1939, 1938; Grant & Grant 1979; Gibson & Nobel 1986; Valiente-Banuet et al. 1997).

Si la eficiencia en la polinización se analiza a partir de la flor como unidad de polinización (Dafni et al. 1997), una parte del efecto de los visitantes florales sobre la reproducción de plantas se reflejaría en la producción de semillas por fruto (masa seminal y número de semillas viables), donde esta variable podría depender de la cantidad de granos de polen depositados en el estigma. Bajo esta perspectiva, puede asumirse que no existirían diferencias intrínsecas en potencialidad reproductiva de las dos poblaciones, ya que si los estigmas son saturados con polen coespecífico el número de semillas por fruto es similar entre las poblaciones de los dos sitios estudiados.

Los resultados también indicaron que la eficiencia de los vectores de polen es similar entre las dos poblaciones, aunque en ambos sitios la producción de semillas por esta vía fue inferior a la observada para la polinización cruzada manual. Esto muestra que la eficiencia en la polinización por parte de los polinizadores de ambas poblaciones es inferior a la máxima esperada.

La baja eficiencia por parte de los polinizadores puede ser explicada por dos motivos. Primero, es posible que las cargas de polen que transportan los visitantes florales sean suficientes para que las flores inicien los frutos, pero no llegan a saturar los estigmas para que se produzca el máximo número de semillas (Bawa et al. 1989; Dieringer 1992). En segundo lugar, los polinizadores observados para esta especie por de Viana et al. (2001) fueron en su mayoría abejas con comportamientos de forrajeo generalista, lo que podría resultar en que sobre los estigmas de *T. pasacana* se deposite polen de otras especies provocando una competencia por la superficie de contacto polen-estigma, la cual es determinante para el reconocimiento del polen por parte del esporofito materno para permitir su germinación y posterior desarrollo del tubo polínico (Stanton et al. 1986; Charlesworth 1993).

En este punto puede concluirse que, a nivel de la flor y el fruto, la polinización es igual de ineficiente en ambos sitios estudiados. Pero si la eficiencia de la polinización se analiza a nivel poblacional (Begon & Mortimer 1986), es indudable que en Cachi Adentro la producción de

semillas mediante los vectores de polen es aún más ineficiente ya que se produce un menor número de frutos.

La falta de iniciación del fruto en una parte de las flores de la polinización natural de Cachi Adentro sugiere que estas flores fueron ignoradas por los visitantes florales o bien fueron no fueron visitadas por polinizadores eficientes. A esto se suma que en este sitio parte de los frutos son abortados, posiblemente a causa de que el número de semillas iniciadas no haya sido suficiente. En Tin Tin, en cambio, todas las flores de este tratamiento iniciaron el fruto, indicando que los visitantes florales realizaron una polinización substancial sobre todas las unidades experimentales de este grupo. Además, en este sitio no se registró aborción de frutos, lo que permite sugerir que en este sitio la polinización de las flores podría ser substancialmente más eficiente. Sin embrago, y pese al efecto negativo que reportaría la limitación en el flujo de polen para el desarrollo de frutos en la población de Cachi Adentro, el ensayo de germinación mostró que en este sitio la polinización natural produciría un mayor número de semillas viables que en Tin Tin, lo que podría estar compensando la disminución en el número de semillas producidas en este sitio.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. Lohengrin Cavieres por sus valiosos comentarios durante la redacción de manuscrito. Ernesto I. Badano agradece al programa MeceSup UCO 9906, del Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Chile.

REFERENCIAS

- ALCORN, S.M. & G. OLIN. 1962. Pollination requirements of the organ pipe cactus. *Cactus and Succulent J.* 34 (1): 134-139.
- BAKER, R.P., K.H. HASENSTEIN, & M.S. ZAVADA. 1997. Hormonal changes after compatible and incompatible pollination in *Theobroma cacao* L. *HortScience* 32 (7): 1231-1234.
- BATRA, S.W.T. 1993. How to keep pollen bees for better yields. Communication of Bee Research Laboratory, Belville, U.S.A., 3 pp.

- BATRA, S.W.T. 1995. Bees and pollination in our changing environment. *Apidologie* 26 (2): 361-370.
- BAWA, K.S., P.S. ASHTON, R.B. PRIMACK, J. TERBORGH, S.M. NOR, F.S.P. NG, & M. HADLEY. 1989. Reproductive ecology of tropical forest plants. *Biol. Internat. Special Issue* 21, 57 pp.
- BEGON, M. & M. MORTIMER. 1986. *Population Ecology. A unified study of animals and plants.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. 220pp.
- CABRERA, A.L. 1976. Las regiones fitogeográficas de la Argentina. *Acme*, Buenos Aires, Argentina. 85 pp.
- CHARLESWORTH, D. 1993. Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators? *Amer. Natur.* 141 (3): 481-492.
- DAFNI, A., M. LEHRER & P.G. KEVAN. 1997. Spatial flower parameters and insect spatial vision. *Biol. Rev.* 72 (1): 239-282.
- DARWIN, C. 1876. *The effects of cross and self fertilization in the vegetable Kingdom.* Murrall Press, London, UK. 305 pp.
- DE VIANA, M.L. 1995. Distribución del cardón (*Trichocereus pasacana*): ¿Asociación positiva o dispersión? (Tesis Doctoral) Universidad Nacional de Cordoba, Argentina. 94 pp.
- DE VIANA, M.L. 1996-7. Distribución del cardón en relación al espacio disponible y al banco de semillas. *J. Trop. Biol.* 45 (1): 95-103.
- DE VIANA, M.L., P. ORTEGA BAES, M. SARAVIA, E.I. BADANO Y B. SCHLUMBERGER. 2001. Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae). *Journal of Tropical Biology* 49 (1): 277-283
- DIERINGER, G. 1992. Pollinator effectiveness and seed set in populations of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *J. Amer. Bot.* 19 (9): 1018-1023.
- FÆGRI, K. & L. VAN DER PIJL. 1971. *The principles of pollination ecology.* Pergamon Press, Oxford, UK. 291 pp.
- 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 (2): 279-289.
- FONT QUER, P. 1985. *Diccionario de Botánica.* Labor, Barcelona, España. 1244 pp.
- GALÁNDEZ, G. 1997. Estrategias reproductivas de *Trichocereus pasacana*: Producción, tamaño y capacidad germinativa de semillas y supervivencia de plántulas. (Tesis de grado) Universidad Nacional de Salta, Argentina. 48 pp.
- GIBSON, A.C. & P.S. NOBEL. 1986. *The cactus primer.* Harvard University Press, Cambridge, USA. 180 pp.
- GRANT, V. & K.A. GRANT. 1979. The pollination spectrum in the southwestern America cactus flora. *Plant Syst. and Evol.* 133 (1): 29-37.
- HOLSINGER, K.E. 1996. Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants. *Evolut. Biol.* 29 (1): 107-149.
- HOWE, H.F. & L.C. WESTLEY. 1988. *Ecological relationships of plants and animals.* Oxford University Press, Oxford, UK. 273 pp.
- KEANS, C.A. & D.W. INOUE. 1993. *Techniques for pollination Biologists.* University press of Colorado, Boulder, USA. 583 pp.
- KIESLING, R. 1978. El género *Trichocereus* (Cactaceae): I. Las especies de la República Argentina. *Darwiniana* 21 (2): 263-330.
- LEE, T.D. 1984. Patterns of fruit maturation: a gametophyte competition hypothesis. *Amer. Natur.* 123 (3): 427-432.
- LEMKE, T. O. 1985. Pollen carrying by the nectar feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. *Biotropica* 17 (2): 107-111.
- MCGREGOR, S.E., S.M. ALCORN, & G. OLIN. 1962. Pollination and pollinating agents of the Saguaro. *Ecology* 43 (2): 259-267.
- NASRALLAH, J.B. & M.E. NASRALLAH. 1993. Pollen-stigma signalling in the sporophytic self-incompatibility response. *Plant Cell* 5 (10): 1325-1335.
- 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 (7): 918-927.
- PARKER, I.M. 1997. Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology* 78 (5): 1457-1470.
- PODOLSKY, R.D. 1992. Strange floral attractors: Pollinator attraction and evolution of plant sexual systems. *Science* 258 (2): 791-793.
- PORSCH, O. 1938. Das Bestäubungsleben der Kakteenblüte. I. Cactaceae. *Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft* 1938 (1): 1-80.
- PORSCH, O. 1939. Das Bestäubungsleben der Kakteenblüte. II. Cactaceae. *Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft* 1939 (1): 81-142.
- SHALEY, C.T. 1996. Bat and Humminbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *Amer. J. Bot.* 83 (10): 1329-1336.
- STANTON, M.L., A.A. SNOW, & S.N. HANDEL. 1986. Floral evolution: Attractiveness to pollinators increase male fitness. *Science* 232 (3): 1625-1627.
- TAYLOR, G. R. 1954. *The sex in history.* Ballantine Press, New York, USA. 230 pp.
- VALIENTE-BANUET, A., M. DEL CORRO ARIZMENDI, A. ROJAS-MARTINEZ, & L. DOMINGEZ-CANSECO. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 12(1): 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 (4): 452-455.
- WINSOR, J.A., L.E. DAVIS, & A.G. STEPHENSON. 1987. The relationships between pollen load and fruit maturation and the effect of pollen load on offspring vigor in *Cucurbita pepo*. *Amer. Natur.* 129 (5): 643-656.