

Browningia candelaris (Meyen) Britton & Rose, un cactus autoincompatible polinizado por colibríes e insectos en el Desierto de Atacama

Browningia candelaris (Meyen) Britton & Rose, a self-incompatible cactus pollinated by hummingbirds and insects in the Atacama Desert

Ana María Humaña¹, Carlos E. Valdivia^{1*}, Alberto Jiménez¹ & Rodrigo M. Barahona-Segovia^{2,3}

¹Laboratorio de Vida Silvestre, Departamento de Ciencias Biológicas y Biodiversidad, Universidad de Los Lagos, Casilla 933, Osorno, Chile.

²Laboratorio de Restauración Ecológica, Departamento de Ciencias Biológicas y Biodiversidad, Universidad de Los Lagos, Casilla 933, Osorno, Chile.

³Moscas Florícolas de Chile citizen science program, Patricio Lynch 940, Valdivia, Chile.

*E-mail: carlos.valdivia@ulagos.cl

RESUMEN

Browningia candelaris es un cactus del desierto de Atacama con síndrome de polinización por murciélagos. En Perú, el murciélago *Platalina genovensium* parece ser su principal polinizador. Sin embargo, en Chile, este murciélago sólo habita en el Valle de Azapa, desconociéndose los polinizadores y el sistema reproductivo de *B. candelaris* en el sur de su distribución (e.g., Tarapacá). Mediante ensayos de polinización manual, en 2017 y 2019, evaluamos la capacidad de *B. candelaris* para producir frutos y semillas con polen propio, pero sin polinizadores (i.e., autogamia), con polen propio y polinizadores (i.e., geitonogamia), y con polen exógeno y polinizadores (i.e., xenogamia). Además, evaluamos la polinización natural y la identidad de los polinizadores. Las flores de autogamia no fructificaron, indicando que *B. candelaris* no es capaz de producir semillas en ausencia de polinizadores. Mediante geitonogamia hubo sólo un 20% de fructificación, aunque sólo en un año, indicando una baja capacidad de autopolinización mediada por polinizadores. Cerca del 75% de las flores fructificaron por xenogamia indicando que la polinización cruzada es el principal mecanismo reproductivo. Sin embargo, la fructificación por xenogamia fue un 10% mayor que la natural, y el número de semillas por fruto un 34,3% mayor, lo que indica limitación por polen y baja efectividad de los polinizadores. Los potenciales polinizadores de *B. candelaris* son el colibrí del norte (*Rhodops vesper vesper*) y siete especies de insectos (3 dípteros, 3 himenópteros, 1 lepidóptero). Estudios adicionales sobre la polinización y reproducción de plantas amenazadas del Desierto de Atacama parecen ser mandatorios para plantear estrategias de conservación adecuadas.

Palabras clave: cactus candelabro, quiropterofilia, *Platalina genovensium*, *Rhodops vesper*, Apidae, Syrphidae.

ABSTRACT

Browningia candelaris is a cactus from the Atacama Desert with bat pollination syndrome (i.e., chiropterophilia). In Peru, the bat *Platalina genovensium* appears to be its main pollinator. However, in Chile, this bat only inhabits the Azapa Valley, being the pollinators and the reproductive system of *B. candelaris* unknown in the south of its distribution (e.g., Tarapacá). Through manual pollination trials, in 2017 and 2019, we evaluated the ability of *B. candelaris* to produce fruits and seeds with its own pollen, but without pollinators (i.e., autogamy), with its own pollen and pollinators (i.e., geitonogamy), and with

exogenous pollen and pollinators (i.e., xenogamy). In addition, we evaluated natural pollination and the identity of pollinators. The autogamy flowers did not bear fruits, indicating that *B. candelaris* is unable to produce seeds in the absence of pollinators. Through geitonogamy there was only 20% fruiting, although only in one year, indicating a low capacity for self-pollination mediated by pollinators. About 75% of the flowers fructified by xenogamy indicating that cross pollination is the main reproductive mechanism. However, the xenogamy fruiting was 10% higher than the natural one, and the number of seeds per fruit 34.3% higher, which indicates a low effectiveness of the pollinators. The potential pollinators are the northern hummingbird (*Rhodopis vesper vesper*) and seven species of insects (3 Diptera, 3 Hymenoptera, 1 Lepidopteran). Additional studies on the pollination and reproduction of threatened desert plants seem to be mandatory to propose appropriate conservation strategies.

Keywords: cactus candelabro, chiropterophily, *Platalina genovensium*, *Rhodopis vesper*, Apidae, Syrphidae.

INTRODUCCIÓN

Los cactus (Cactaceae) son una familia diversa de plantas americanas que comprende más de 130 géneros y 1.800 especies (Hernández-Ledesma *et al.* 2015). Éstos habitan la mayoría del rango latitudinal del continente americano, desde los 56°N (Canadá) hasta los 50°S (Argentina), y desde el nivel del mar hasta los 4.500 m s.n.m. (Anderson 2001). La mayoría de los cactus son hermafroditas, aunque algunos son dioicos (Mandujano *et al.* 2010). En los cactus hermafroditas la hercogamia (i.e., separación espacial de los verticilos fértiles) y la dicogamia (i.e., separación temporal de los verticilos fértiles) son rasgos frecuentes (Mandujano *et al.* 2010). Estas características se combinan con la autoincompatibilidad como mecanismos para evitar la autofecundación, ya sea por autogamia (i.e., polinización no asistida por polinizadores) o geitonogamia (i.e., autopolinización mediada por polinizadores) (Mandujano *et al.* 2010). De hecho, el conjunto de estas características ha sido importante para guiar la evolución de los sistemas reproductivos desde sistemas mixtos (i.e., autogamia más geitonogamia más xenogamia) y ancestrales, a sistemas principalmente cruzados (i.e., xenogamia) de evolución más reciente (Mandujano *et al.* 2010, Schlumpberger 2012).

Los cactus presentan adaptaciones florales para la polinización por cuatro grandes grupos de polinizadores, o combinaciones de éstos: abejas (i.e., melitofilia), colibríes (i.e., ornitofilia), murciélagos (i.e., quiropterofilia) y polillas (i.e., esfingofilia) (Schlumpberger 2012). En los linajes de cactus ancestrales, la polinización por abejas es la que prevalece, siendo más frecuente en las zonas templadas del continente (Schlumpberger 2012). Los cactus con este modo

de polinización suelen ser pequeños, con flores aplanadas y amarillas (Schlumpberger 2012). En los linajes de cactus de evolución más reciente, las presiones selectivas ejercidas por colibríes, murciélagos y polillas han conducido hacia la formación de un tubo floral alargado y estrecho (i.e., hipantio) en cuya base se produce abundante néctar (Schlumpberger 2012). Además, las flores polinizadas por colibríes suelen ser erectas o péndulas, mayormente rojas, de antesis diurna y sin aromas (Schlumpberger 2012). Por el contrario, las flores polinizadas por murciélagos y polillas suelen ser erectas, blancas o de colores claros, de antesis nocturna y muy aromáticas (Fleming *et al.* 2009, Schlumpberger 2012).

El cactus candelabro, *Browningia candelaris* (Meyen) Britton & Rose, es una especie de cactus columnar, en riesgo de extinción, que habita en el desierto de Atacama, en el piedemonte de la cordillera de Los Andes, en el sur de Perú y norte de Chile, entre los 2000 y los 2800 m s.n.m. aprox. (Rodríguez *et al.* 2018). Los individuos juveniles y adultos alcanzan hasta 8 m de altura, con un diámetro a la altura del pecho (DAP) de 40 cm aprox. (Rosello & Belmonte 1999). Los botones florales son sésiles, globosos en los primeros estados de desarrollo, con pequeñas escamas imbricadas de color oliváceo, que una vez que maduran se elongan y adquieren una forma ovoide hasta la floración (Rosello & Belmonte 1999). Las flores son solitarias, grandes, conspicuas, fragantes, tubulares, hermafroditas, actinomorfas a levemente zigomorfas, con el cuello floral angosto (Rosello & Belmonte 1999). Los tépalos son numerosos, dispuestos en espiral, los externos son gruesos de color oliváceo y los internos delgados de color rosado pálido a color café claro o blanco (Rosello & Belmonte 1999). El gineceo es tricarpelar con ovario ínfero, unilocular, con numerosos óvulos; el estilo es tubular y delgado

de unos 11 cm de longitud; el estigma posee 11 lóbulos de 0,6 cm de longitud aproximadamente. (Rosello & Belmonte 1999). El androceo está compuesto por numerosos estambres de inserción perigina-epigina con relación al ovario, de más de 6 cm de longitud (Rosello & Belmonte 1999). La floración ocurre entre mayo y septiembre, durante el invierno austral, y con posterioridad a las lluvias altiplánicas de verano (Rosello & Belmonte 1999). El fruto es una baya de consistencia blanda, ovoide, de unos 9 cm de largo, con numerosas semillas de 1,8 a 2 mm de longitud (Rosello & Belmonte 1999).

Observaciones que hemos realizado en una población de *B. candelaris* creciendo en el límite sur de su distribución (i.e., Región de Tarapacá, Chile, 20°17'00"S 69°20'00"O), indican que la especie posee flores grandes y alargadas que producen abundante néctar, su antesis, que dura menos de 24 horas, ocurre previo al crepúsculo, permaneciendo las flores abiertas, fragantes y receptivas durante toda la noche y hasta la mañana del día siguiente (A.M. Humaña & A. Jimenez, obs. pers.). Estas características florales sugieren un síndrome de polinización por murciélagos (i.e., quiropterofilia) y, por lo tanto, de reciente evolución (Fleming *et al.* 2009, Schlumpberger 2012). De hecho, en Perú, las flores de este cactus son forrajeadas, y probablemente polinizadas, por el murciélago nectarívoro *Platylina genovensium* (Phyllostomidae; Sahley & Baraybar 1996). Sin embargo, en Chile, este murciélago sólo ha sido avistado al norte de la región de Tarapacá, en el Valle de Azapa (18°31'2"S 70°11'31"O), siendo el único murciélago nectarívoro presente en el país (Galaz *et al.* 1999, Ossa *et al.* 2016). En Tarapacá hemos observado que las flores de *B. candelaris* son forrajeadas por algunas especies de moscas, abejas y el colibrí *Rhodops vesper vesper* (Lesson, 1829) (Trochilidae) (A.M. Humaña & A. Jimenez, obs. pers.). Hipotetizamos que, en el sur de su distribución (i.e., Tarapacá), las poblaciones de *B. candelaris* son autoincompatibles y, por lo tanto, dependen de polinizadores para producir semillas. Sin embargo, los visitantes florales (i.e., colibríes e insectos) serían poco efectivos, debido a que actuarían como reemplazantes de los murciélagos, haciendo que las flores sufran limitación por polen, produciendo frutos con menos semillas que la cantidad máxima que potencialmente pueden generar. El objetivo general de este trabajo fue evaluar el sistema reproductivo de *B. candelaris*, estimando su capacidad de producir semillas con polen propio (i.e., autogamia y geitonogamia) y exógeno (i.e., xenogamia), en presencia y ausencia de polinizadores. Los objetivos de este estudio son: i) evaluar el sistema reproductivo de *B. candelaris*, mediante ensayos de polinización manual, y ii) establecer la identidad de sus visitantes florales, mediante observaciones de campo.

MÉTODOS

SITIO DE ESTUDIO

Realizamos el trabajo de campo entre finales de mayo y finales de julio de 2017 y 2019 en la Quebrada de Panoya, Mamiña, en la precordillera de la Región de Tarapacá, Chile (20°01' S - 69°12' O, 2800 ms.n.m.). El sitio de estudio se encuentra localizado en el Desierto de Atacama, en un área donde el suelo es de tipo desértico esquelético, por lo cual presenta escasa acumulación de materia orgánica sobre un sustrato que casi no exhibe evolución pedogénica, es decir, sólo es posible distinguir el horizonte A (Leighton 2010). El clima es supratropical inferior hiperárido hiperoceánico (Luebert & Pliscoff 2006). La vegetación corresponde al piso de vegetación bosque espinoso tropical andino de las cactáceas *B. candelaris* y *Corryocactus brevistylus* (K. Schum. ex Vaupel) Britton & Rose, el cual se desarrolla desde Arequipa en Perú hasta Tarapacá en Chile, entre los 2000 y los 2800 m s.n.m. (Luebert & Pliscoff 2006). En este piso de vegetación crecen también los cactus *Haageocereus fascicularis* (Meyen) F. Ritter, *Cumulopuntia sphaerica* (C.F. Först.) E.F. Anderson, *Oreocereus hempelianus* (Gürke) D.R. Hunt, y *O. leucotrichus* (Phil.) Wagenkn. ex F. Ritter, así como los arbustos *Ephedra chilensis* C. Presl (Ephedraceae), *Ambrosia artemisioides* Meyen & Walp. ex Meyen (Asteraceae) y *Atriplex imbricata* (Moq.) D. Dietr. (Chenopodiaceae), entre otros (Luebert & Pliscoff 2006).

SISTEMA REPRODUCTIVO Y POLINIZACIÓN NATURAL

Para evaluar si *B. candelaris* depende de polinizadores para producir semillas, así como las posibles vías de producción de éstas, realizamos tres ensayos de polinización manual, autogamia, geitonogamia y xenogamia, más un control por polinización natural (Kearns & Inouye 1993). Cada tratamiento lo realizamos en dos años no consecutivos, 2017 y 2019, debido a que en estos años hubo abundantes precipitaciones que se tradujeron en una profusa floración de *B. candelaris*. Además, cada tratamiento los realizamos en un número variable de flores e individuos por cada año. De hecho, utilizamos entre 10 y 24 flores (10 - 17 individuos), en 2017, y entre 62 y 96 flores (24 - 29 individuos), en 2019.

Para evaluar si *B. candelaris* puede producir semillas después de recibir polen de la misma flor, pero sin polinizadores que medien esta transferencia (i.e., autogamia), realizamos dos pruebas de autopolinización automática embolsando con mallas de tul, 24 y 69 botones florales no emasculados, correspondientes a 17 (año 2017) y 29 individuos (año 2019). Estos botones fueron mantenidos embolsados durante todo el periodo de floración y fructificación, prestando especial

cuidado en que las mallas de tul no hicieran contacto con los verticilos fértiles de las flores evitando que pudiesen actuar como vectores de polen.

Para determinar si *B. candelaris* puede producir semillas con polen del mismo individuo, pero transportado por polinizadores (i.e., geitonogamia) realizamos dos pruebas de autopolinización manual, seleccionando 10 y 62 botones florales, correspondientes a 10 y 26 individuos distintos, en 2017 y 2019, respectivamente. Los botones florales fueron emasculados y embolsados durante la floración hasta que los estigmas mostraron signos de estar maduros y receptivos (i.e., desplegados y pegajosos). Estas flores sexualmente maduras fueron desembolsadas y luego polinizadas manualmente, *ad libitum*, con polen extraído de otras flores del mismo individuo, justo en el momento en que el polen de las flores emisoras fue liberado por las anteras (i.e., cuando las anteras estuvieron dehiscentes). Una vez que las flores fueron polinizadas manualmente, éstas fueron embolsadas nuevamente y mantenidas así durante todo el tiempo restante de floración y fructificación.

Para evaluar si *B. candelaris* puede producir semillas con polen de otros individuos (i.e., xenogamia), pero transportado por polinizadores, realizamos dos pruebas de polinización cruzada manual, seleccionando 12 y 67 botones florales, correspondientes a 11 y 28 individuos distintos, en 2017 y 2019, respectivamente. Los botones florales fueron emasculados y embolsados con mallas de tul durante su desarrollo y floración hasta que los estigmas mostraron signos de estar maduros y receptivos. Estas flores maduras fueron desembolsadas y luego polinizadas manualmente con polen extraído de flores de otros individuos, ubicados a una distancia aprox. de 1 km, justo en el momento en que el polen de las flores emisoras fue liberado por las anteras. Una vez que las flores fueron polinizadas manualmente, éstas fueron embolsadas y mantenidas así durante el tiempo restante de floración y durante la fructificación.

Para evaluar la producción de semillas de *B. candelaris* por polinización natural seleccionamos 15 y 96 flores, correspondientes a 11 y 24 individuos, en 2017 y 2019, respectivamente. Las flores fueron escogidas previo a la anthesis, marcadas de manera inconspicua con hebras de lana de color blanco, y dejadas expuestas a la acción de los polinizadores durante todo el periodo de floración y posterior fructificación. Para determinar la identidad de los posibles polinizadores realizamos dos tipos de observaciones, una para visitantes florales nocturnos y otra para visitantes diurnos. De este modo, para determinar la identidad de los visitantes florales nocturnos utilizamos tres cámaras trampa (Marca Bushnell, modelo 119938C, Tailandia), las que fueron dispuestas en tres cactus distintos en dirección

a tres flores maduras por cada cactus individual. Las cámaras fueron dispuestas a una distancia promedio de 5 m aproximadamente de cada flor en cada uno de los individuos. Este procedimiento se repitió durante tres días, dando un total de 27 flores observadas, correspondientes a nueve cactus individuales. Las cámaras trampa estuvieron activas desde las 17:00 h hasta las 12:00 h de la mañana siguiente, dando un total de 19 horas de observación distribuidas entre el crepúsculo, la noche y la mañana. Para determinar la identidad de los visitantes florales diurnos, mediante simple inspección visual en caminata libre por el sitio de estudio, entre las 9:00 y las 12:00 h de cada uno de los 5 días de observación, observamos un total de cinco flores por cactus individual, en cinco individuos distintos, los que fueron observados, dando un total de 25 flores observadas. Las observaciones se realizaron durante media hora cada día, a una distancia promedio de 3 m, dando un total de 2,5 horas de observación diurna. Debido al bajo número de flores, individuos y tiempo de observación, no se cuantificaron las tasas de visitas por cada especie de visitante floral, siendo sólo categorizadas como infrecuentes, frecuentes o muy frecuentes. Consideramos como infrecuentes a las especies cuando, en los 5 días de observación, sólo observamos entre 1 y 3 individuos visitando las flores, frecuentes cuando observamos entre 4 y 10 individuos, y muy frecuentes cuando observamos 11 o más individuos. Consideramos como visitantes florales a las especies que consumieron néctar, polen, o ambos recursos florales, y que al momento de la visita entraron en contacto con las anteras, los estigmas o ambas estructuras reproductivas. No hubo colecta de material para la identificación de las especies de dípteros e himenópteros. Los insectos fueron identificados comparando las fotografías obtenidas en el presente estudio con material colectado previamente y depositado en la colección entomológica de la Universidad de Tarapacá (Valle de Azapa). Además, para la identificación de Syrphidae se utilizaron las claves de Barahona-Segovia *et al.* (2021a y b). Finalmente, para estimar la calidad del néctar producido extrajimos una alícuota de ca. 70 µl por flor sexualmente activa ($n = 10$ flores provenientes de 8 individuos), usando tubos capilares, en las cuales medimos la concentración de azúcares usando un refractómetro electrónico portátil con compensación automática para la temperatura (Atago, model Pal-1). Cabe señalar que aun cuando no medimos el volumen de néctar por flor, este usualmente estuvo alrededor de 0,5 ml, similar a lo observado en otras especies de cactus polinizados por murciélagos (e.g., Sahley 1996, Nassar *et al.* 1997, Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005).

Cuando los frutos de los cuatro tratamientos experimentales se encontraron maduros, entre diciembre

y enero del siguiente año (cerca de 6 meses después de la polinización), fueron recolectados y almacenados en bolsas de papel y puestos a refrigerar a 4°C aprox. Durante todo el desarrollo del experimento se tuvo especial cuidado en que ninguno de los frutos fuese depredado por animales frugívoros. Para ello, mantuvimos los frutos embolsados, en mallas de tul, hasta su recolección una vez maduros. Posteriormente, y bajo condiciones de laboratorio, los frutos aún frescos fueron diseccionados para realizar el recuento de semillas en su interior. De este modo, los resultados de los tratamientos experimentales se registraron contando el número de frutos obtenidos por cada uno de los tratamientos y el número de semillas de cada uno de ellos. La producción de semillas de las pruebas de xenogamia y polinización natural se comparó mediante una prueba no paramétrica de Mann-Whitney, usando el paquete estadístico Statistica 11.0 (StatSoft Inc., Tulsa, Oklahoma, USA).

RESULTADOS

Las flores de los ensayos de autogamia no fructificaron en ninguno de los años evaluados, lo que indica que *B. candelaris* no es capaz de producir semillas en ausencia de polinizadores (Tabla 1). Las flores de los ensayos de geitonogamia dieron un 20% de fructificación en 2017, pero no fructificaron en

2019 (Tabla 1). Cerca del 75% de las flores de los ensayos de xenogamia fructificaron exitosamente, aunque menos en 2017 que en 2019 (Tabla 1). Alrededor del 66% de las flores expuestas a polinizadores fructificó exitosamente (Tabla 1). La producción de semillas por fruto fue un 34,3% mayor en la polinización por xenogamia que en la polinización natural ($U = 30,0$; $P = 0,05$; Fig. 1). La concentración de azúcares en el néctar fue de $23,1\% w/w \pm 0,3$.

Los potenciales polinizadores de *B. candelaris* fueron el colibrí *R. vesper vesper*, y siete especies de insectos (tres dípteros, tres himenópteros, un lepidóptero) (Tabla 2, Fig. 2). Todas las especies, mientras se alimentaron, entraron en contacto con las anteras y/o estigma; además, ninguna de ellas ocasionó daños a los tejidos florales. Las siete especies visitaron las flores para consumir néctar, pero los himenópteros también lo hicieron para coleccionar polen (Tabla 2). Sólo una especie de polilla presentó actividad nocturna en las flores, siendo las otras siete restantes diurnas (Tabla 2). Los polinizadores más frecuentes fueron dos especies de himenópteros (*Caenohalictus* sp. y *Lasioglossum* aff. *aricensis* (Schrottky, 1910)), seguidos por el colibrí, la abeja *Megachile* aff. *aricensis* Friese, 1904, y la mosca *Sarcophaga* aff. *haemorrhoidalis* Fallén, 1817 (Tabla 2). Los polinizadores menos frecuentes fueron los dípteros *Copestylum cockerelli* (Curran, 1925) y *Meromacrus cactorum* Ricarte et al. 2020, junto con la polilla no identificada (Tabla 2).

TABLA 1. Fructificación de *B. candelaris* bajo cuatro tratamientos de polinización, Región de Tarapacá, Desierto de Atacama, Chile. / Pollination trials and fruting of *B. candelaris* in Tarapacá region, Atacama Desert, Chile.

Año / Tratamientos de polinización	N		Fructificación	
	Individuos	Flores	N	%
a) 2017				
Autogamia	17	24	0	0
Geitonogamia	10	10	2	20
Xenogamia	11	12	7	58,3
Polinización natural	11	15	10	66,7
b) 2019				
Autogamia	29	69	0	0
Geitonogamia	26	62	0	0
Xenogamia	28	67	51	76,1
Polinización natural	24	96	64	66,7
c) Ambos años juntos				
Autogamia	46	93	0	0
Geitonogamia	36	72	2	2,8
Xenogamia	39	79	58	73,4
Polinización natural	35	111	74	66,7

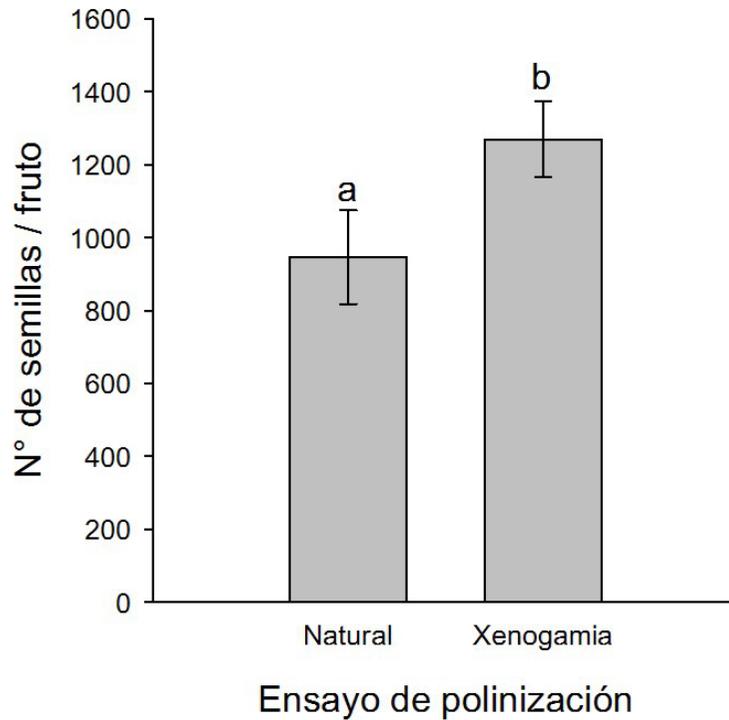


FIGURA 1. Número de semillas por fruto ($\pm 1EE$) en ensayos de polinización natural y manual en la Región de Tarapacá, desierto de Atacama, Chile. / Seed number per fruit ($\pm 1SE$) of natural pollination and hand-held pollination in Tarapacá region, Atacama desert, Chile.

TABLA 2. Polinizadores putativos de *B. candelaris* en la Región de Tarapacá, Desierto de Atacama, Chile. / Putative pollinators of *B. candelaris* in Tarapacá region, Atacama Desert, Chile.

Visitantes florales	Familia	Orden	Actividad	Recurso floral	Frecuencia
a) Aves					
<i>Rhodopis vesper vesper</i>	Trochilidae	Trochiliforme	Diurno	Néctar	Frecuente
b) Insectos					
<i>Caenohalictus</i> sp.	Halictidae	Hymenoptera	Diurno	Néctar/Polen	Muy frecuente
<i>Copestylum cockerelli</i>	Syrphidae	Diptera	Diurno	Néctar	Infrecuente
<i>Lasioglossum</i> aff. <i>aricensis</i>	Halictidae	Hymenoptera	Diurno	Néctar/Polen	Muy frecuente
<i>Megachile</i> aff. <i>aricensis</i>	Megachilidae	Hymenoptera	Diurno	Néctar/Polen	Frecuente
<i>Meromacrus cactorum</i>	Syrphidae	Diptera	Diurno	Néctar	Infrecuente
<i>Sarcophaga</i> aff. <i>haemorrhoidalis</i>	Sarcophagidae	Diptera	Diurno	Néctar	Frecuente
Polilla no identificada	Sphingidae	Lepidoptera	Nocturno	Néctar	Infrecuente

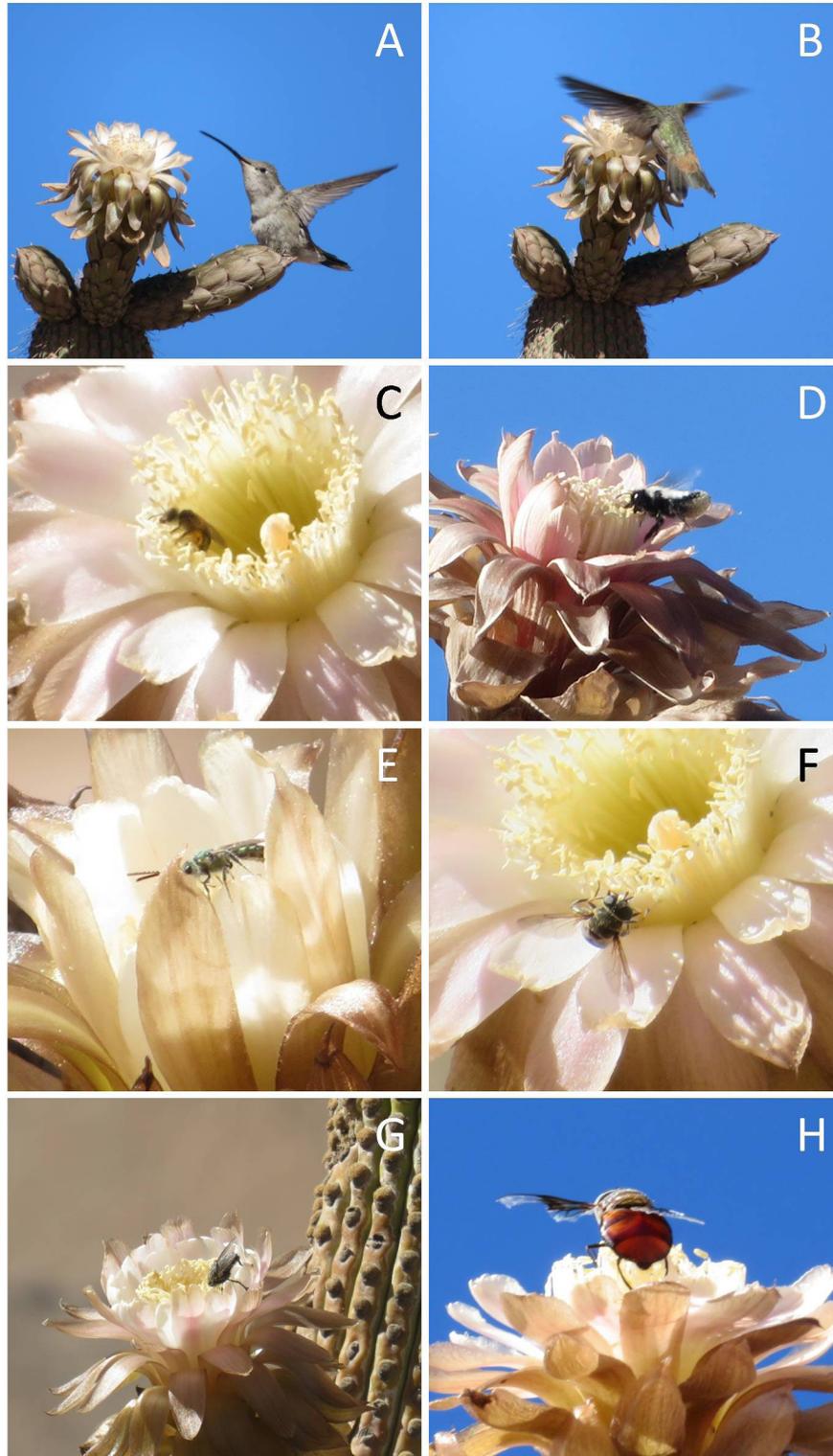


FIGURA 2. Polinizadores putativos de *B. candelaris* en la Región de Tarapacá, desierto de Atacama, Chile: *Rhodapis vesper vesper* (A, B), *Lasioglossum* aff. *aricensis* (C), *Megachile* aff. *aricensis* (D), *Caenohalictus* sp. (E), *Meromacrus cactorum* (F), *Sarcophaga* aff. *haemorhoidalis* (G) y *Copestylum cockerelli* (H). / Putative pollinators of *B. candelaris* in Tarapacá region, Atacama desert, Chile: *Rhodapis vesper vesper* (A, B), *Lasioglossum* aff. *aricensis* (C), *Megachile* aff. *aricensis* (D), *Caenohalictus* sp. (E), *Meromacrus cactorum* (F), *Sarcophaga* aff. *haemorhoidalis* (G), and *Copestylum cockerelli* (H).

DISCUSIÓN

Browningia candelaris es un cactus amenazado del Desierto de Atacama que, en el sur de su distribución, depende de polinizadores para producir frutos y semillas. Los principales polinizadores fueron el colibrí del norte *R. vesper vesper*, tres especies de himenópteros, tres dípteros y un lepidóptero nocturno. El ensamble de polinizadores identificado no se ajusta a la morfología que presenta *B. candelaris*, lo que sugiere que este cactus es polinado mayormente por murciélagos, como parece ocurrir en Perú, donde el cactus es visitado por el murciélago *P. genovensium* (Sahley & Baraybar 1996).

Los ensayos de polinización manual indican que *B. candelaris* es un cactus casi completamente dependiente de polen exógeno para reproducirse, el que debe ser transportado por polinizadores, por lo que se puede concluir que es un cactus genéticamente autoincompatible. Esta característica reproductiva es más común dentro de las cactáceas de origen más reciente, así como en plantas leñosas y longevas en general (Mandujano *et al.* 2010, Schlumpberger 2012).

La polinización de cactus columnares por murciélagos es un fenómeno común en el trópico americano (Schlumpberger 2012). Por ejemplo, en México, el cactus *Stenocereus queretaroensis* (F.A.C.Weber ex Mathes.) Buxb. es polinado por el murciélago *Leptonycteris curasoae* Miller, 1900 (Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005). En Venezuela, las cactáceas *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb., *Pilosocereus moritzianus* (Otto) Byles & G.D. Rowley (ahora llamado *P. lanuginosus* (L.) Byles & G.D. Rowley), *Subpilocereus repandus* (L.) Backeb. y *S. horrispinus* (Backeb.) Backeb. son polinizados por los murciélagos *Leptonycteris curasoae* Miller, 1900 y *Glossophaga longirostris* Miller, 1898 (Nassar *et al.* 1997). Sin embargo, los murciélagos no son siempre los únicos polinizadores de las cactáceas, ya que éstos también pueden ser polinizados por colibríes e insectos (Alonso-Pedano & Ortega-Baes 2012, Schlumpberger 2012). Por ejemplo, en la región de Arequipa en Perú, el cactus *Weberbauerocereus weberbaueri* (K. Schum.) Backeb. es polinado por el murciélago *P. genovensium*, pero también por los colibríes *Patagona gigas* (Vieillot, 1824) y *R. vesper* (Sahley 1996). Sin embargo, las variaciones temporales en las precipitaciones parecen ser un factor clave en determinar la magnitud de las interacciones entre este cactus y sus polinizadores. Así, en los años con abundantes precipitaciones, debido al Fenómeno del Niño, *W. weberbaueri* florece profusamente, siendo polinado mayormente por el murciélago *P. genovensium*, pero en años menos lluviosos los cactus producen menos flores, siendo colibríes e insectos los principales polinizadores (Sahley 1996). Esta variación temporal en las interacciones podría deberse, entre otros factores, a los requerimientos energéticos,

distintos de murciélagos y colibríes, siendo *P. genovensium* más demandante de néctar que *R. vesper* debido a su mayor tamaño (19 y 4,5 g, respectivamente; Sahley 1996).

Algunos cactus columnares como *Echinopsis chiloensis* (Colla) Friedrich & G.D. Rowley, también presentan un ensamble similar de especies del orden Hymenoptera, siendo miembros de los géneros *Lasioglossum*, *Caenohalictus* y *Megachile* sus principales visitantes florales (Ossa & Medel 2011). Estas abejas no poseen lenguas largas que permitan llegar a los nectarios de la flor y, por lo tanto, para succionar el néctar, las abejas deben ingresar por completo hasta la base de la flor, y luego para salir de la flor deben trepar usando los estambres. Por otro lado, *E. chiloensis* y *E. atacamensis* (Philippi) H. Friedrich and G.D. Rowley subsp. *pasacana* (F.A.C. Weber ex Rümpler) G. Navarro, presentaron síndrome de polinización mixta con polinizadores nocturnos como esfíngidos, y diurnos principalmente abejas y colibríes (Schlumpberger & Badano 2005, Walter 2010). Por lo tanto, es posible que *B. candelaris* posea un sistema híbrido de polinización basado en insectos, tanto diurnos como nocturnos, y colibríes, para maximizar su éxito reproductivo en ausencia de su principal polinizador *P. genovensium*.

La concentración de azúcares en el néctar de *B. candelaris* se asemejó bastante a las reportadas en otros cactus polinizados por murciélagos. Por ejemplo, el cactus mexicano *S. queretaroensis* produce néctar cuyas concentraciones van desde los 13 hasta los 25% w/w, mientras que las concentraciones de azúcares en los cactus venezolanos *S. griseus*, *P. moritzianus*, *P. lanuginosus*, *S. repandus* y *S. horrispinus* varían entre un 18 y 21 %w/w (Nassar *et al.* 1997, Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005). Estas concentraciones de azúcares en el néctar, y sus respectivas variaciones, son casi idénticas a las observadas en plantas polinizadas por colibríes (Schlumpberger 2012). De hecho, esta semejanza en el néctar podría explicar la existencia de sistemas de polinización mixtos en algunos cactus, que incluyen murciélagos y colibríes, además de insectos, como sus principales polinizadores (Sahley 1996, Schlumpberger 2012).

Los cambios en las condiciones de aridez no sólo ocurren en términos temporales, sino también en términos espaciales, pudiendo dar cuenta de las variaciones geográficas en las interacciones (Chalcoff *et al.* 2012). Por este motivo, sugerimos que las poblaciones de *B. candelaris* de Tarapacá, al estar en un entorno más árido que las poblaciones de Perú, sólo podrían contribuir a mantener poblaciones viables de insectos y colibríes, pero no del murciélago *P. genovensium*, motivo por el cual *R. vesper vesper* sería su principal polinizador en el límite sur de la distribución del cactus. Sin embargo, un reciente modelamiento de nicho extiende la presencia de *P. genovensium* hasta la región de Antofagasta (Ruelas &

Pacheco 2018). A pesar de que estos autores de ese estudio creen que esta distribución puede ser un falso positivo, la presencia de estos murciélagos en el Desierto de Atacama (incluyendo Mamiña) no debe ser descartada totalmente, debido a la presencia de *B. candelaris* y *C. brevistylus*, entre otros cactus columnares que pueden ser recurso de forrajeo para el murciélago (Ruelas & Pacheco 2018).

La cantidad de frutos y semillas producidos debido a la acción del colibrí y los insectos polinizadores, es menor que el máximo fisiológico del que es capaz *B. candelaris*, revelado por la prueba de xenogamia. Esto sugiere limitación por polen y, probablemente, una potencial baja efectividad de los polinizadores, lo cual podría estar dado por un desajuste morfológico entre los rasgos florales (i.e., adaptaciones para la polinización por murciélagos) y los rasgos de colibríes e insectos. La erosión del mutualismo que parecen experimentar las poblaciones de *B. candelaris*, que habitan en el sur de su distribución, debido a la ausencia de los murciélagos, podría estar conduciendo a los cactus a evolucionar desde un sistema de polinización, dado mayormente por este mamífero, hacia un sistema de polinización, dado mayormente por insectos y colibríes (Pellissier *et al.* 2012, Schlumpberger 2012). De hecho, esta situación ha ocurrido varias veces en la evolución de las cactáceas de los géneros *Echinopsis*, *Pachycereus* y *Carnegiea*, razón por la cual su ocurrencia en el género *Browningia* parece plausible (Schlumpberger 2012).

La aridez puede provocar la erosión en los mutualismos de polinización (Chalcoff *et al.* 2012, Pellissier *et al.* 2012). Por lo tanto, si las plantas dependen totalmente de polinizadores para reproducirse aumenta la incertidumbre sobre la viabilidad de las poblaciones, tanto de animales como vegetales (Chalcoff *et al.* 2012, Pellissier *et al.* 2012). Este es el caso de *B. candelaris* cuyas poblaciones, en el límite sur de su distribución, parecen depender totalmente de polinizadores para su reproducción. Sin embargo, este también parece ser el escenario que enfrentan otras especies de cactus del Desierto de Atacama, como *C. brevistylus*, entre otros. Por este motivo, la realización de estudios adicionales, sobre la ecología y reproducción de las plantas amenazadas del desierto (e.g., González & Pérez 2010, Humaña *et al.* 2019), parece una tarea imprescindible en el contexto de escenarios ecológicos cambiantes, como el calentamiento global.

AGRADECIMIENTOS

Realizado con la colaboración y financiamiento de Compañía Minera Cerro Colorado, en el marco del cumplimiento de los compromisos ambientales incorporados en la Resolución de Calificación Ambiental N°069/2015, particularmente del Plan

de Seguimiento Ambiental en su considerando 8, tabla 8.1.2. Agradecemos también a Golder Associates (Coordinación Técnica). C.E.V. agradece al Concurso Interno 2018, Fomento de la Productividad del Magister en Ciencias, Universidad de Los Lagos, Chile.

REFERENCIAS

- Alonso-Pedano, M., Ortega-Baes, P. 2012. Generalized and complementary pollination system in the Andean cactus *Echinopsis schickendantzii*. *Plant Systematics and Evolution* 298: 1671-1677.
- Anderson, E.F. 2001. The cactus family. Portland, Oregon, USA. 776 pp.
- Barahona-Segovia, R.M., Ricarte, A., Pañinao-Monsálvez, L., Humaña, A.M., Valdivia, C.E. 2021a. First records of *Meromacrus cactorum* Ricarte *et al.*, 2020 (Diptera: Syrphidae) from Chile, with new biological data. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 80(3): 37-40.
- Barahona-Segovia, R.M., Riera, P., Pañinao-Monsálvez, L., Valdés Guzmán, V., Henríquez-Piskulich, P. 2021b. Updating the knowledge of the flower flies (Diptera: Syrphidae) from Chile: Illustrated catalog, extinction risk and biological notes. *Zootaxa* 4959: 1-178.
- Chalcoff, V.R., Aizen, M.A., Ezcurra, C. 2012. Erosion of a pollination mutualism along an environmental gradient in a south Andean treelet, *Embothrium coccineum* (Proteaceae). *Oikos* 121: 471-480.
- Fleming, T.H., Geiselman, C., Kress, W.J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany* 104: 1017-1043.
- Galaz, J.L., Torres-Mura, J.C., Yáñez, J. 1999. *Platalina genovensium* (Thomas, 1928), un quiróptero nuevo para la fauna de Chile (Phyllostomatidae: Glossophaginae). *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 337: 6-12.
- González, A.V., Pérez, F. 2010. Pollen limitation and reproductive assurance in the flora of the coastal Atacama Desert. *International Journal of Plant Science* 171: 607-614.
- Hernández-Ledesma, P., Berendsohn, W.G., Borsch, T., Von Mering, S., Akhani, H., Arias, S., Castañeda-Noa, I., Eggl, U., Eriksson, R., Flores-Olvera, H.F., Fuentes-Bazn, S., Kadereit, G., Klak, C., Korotkova, N., Nyffeler, R., Ocampo, G., Ochoterena, H., Oxelman, B., Rabeler, R.K., Sanchez, A., Schlumpberger, B.O., Uotila, P. 2015. A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order Caryophyllales. *Willdenowia* 45: 281-383.
- Humaña, A.M., Jiménez, A., Valdivia, C.E. 2019. *Nolana balsamiflua*

- (Gaudich.) Mesa (Solanaceae), un arbusto vulnerable del desierto de Atacama dependiente de polinizadores para producir semillas. *Gayana Botánica* 76: 123-125.
- Ibarra-Cerdeña, C.N., Iñiguez-Dávalos, L.I., Sánchez-Cordero, V. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92: 503-509.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Colorado. i-xviii + 583 pp.
- Leighton, W.L. 2010. Suelos de Chile. Impresos Maval, Santiago, Chile. 363 pp.
- Luebert, F., Pliscoff, P. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 316 pp.
- Mandujano, M.C., Carrillo-Angeles, I., Martínez-Peralta, C., Golubov, J. 2010. Reproductive Biology of Cactaceae. En: Ramawat, K. (Eds.) *Desert Plants*: 197-230. Springer, Berlin, Heidelberg, Germany.
- Nassar, J.M., Ramírez, N., Linares, O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-927.
- Ossa, C.G., Medel, R. 2011. Notes on the floral biology and pollination syndrome of *Echinopsis chiloensis* (Colla) Friedrich & GD Rowley (Cactaceae) in a population of semiarid Chile. *Gayana Botánica* 68: 213-2019.
- Ossa, G., Vilchez, K., Valladares, P. 2016. New record of the rare Long-snouted Bat, *Platalina genovensium* Thomas, 1928 (Chiroptera, Phyllostomidae), in the Azapa valley, northern Chile. *Check List* 12: 1850.
- Pellissier, L., Alvarez, N., Guisan, A. 2012. Pollinators as drivers of plant distribution and assemblage into communities. En: Patiny, S. (Ed.) *Evolution of Plant-Pollinator Relationships*: 392-413. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Rodríguez, R., Marticorena, C., Alarcón, D., Baeza, C., Cavieres, L., Finot, V.L., Fuentes, N., Kiessling, A., Mihoc, M., Pauchard, A., Ruiz, E., Sanchez, P., Marticorena, A. 2018. Catálogo de las plantas vasculares de Chile. *Gayana Botánica* 75: 1-430.
- Rosello, E., Belmonte, E. 1999. Fenología de *Browningia candelaris* (Meyen) Britton & Rose en la quebrada de Cardones, norte de Chile. *Idesia* 17: 47-55.
- Ruelas, D., Pacheco, V. 2018. Noteworthy records and distribution of Peruvian long-tongued bat, *Platalina genovensium* Thomas, 1928 (Chiroptera, phyllostomidae). *Check List* 14: 937-944.
- Sahley, C.T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 83: 1329-1336.
- Sahley, C.T., Baraybar, L. 1996. Natural history of the long-snouted bat, *Platalina genovensium* (Phyllostomidae: Glossophaginae) in southwestern Peru. *Vida Silvestre Neotropical* 5: 101-109.
- Schlumpberger, B.O. 2012. A survey on pollination modes in cacti and a potential key innovation. In: Patiny, S. (Ed.) *Evolution of Plant-Pollinator Relationships*: 301-319. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Schlumpberger, B.O., Badano, E.I. 2005. Diversity of floral visitors to *Echinopsis atacamensis* subsp. *pasacana* (Cactaceae). *Haseltonia* 11: 18-26.
- Walter, H.E. 2010. Floral biology of *Echinopsis chiloensis* ssp. *chiloensis* (Cactaceae): evidence for a mixed pollination syndrome. *Flora* 205: 757-763.

Received: 30.12.2020

Accepted: 01.10.2021