

*Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas.
Facultad de Ciencias Agropecuarias.*



"TESIS DE DIPLOMA"

*Eficiencia de polinizadores y reciprocidad intermorfo
en especies del género *Melochia* (Malvaceae) en
Cuba.*

Autor: Denyer Sánchez Pérez



Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas.
Facultad de Ciencias Agropecuarias.
Departamento Biología.



“TESIS DE DIPLOMA”

Eficiencia de polinizadores y reciprocidad intermorfo en especies del género *Melochia* (Malvaceae) en Cuba.

Autor: Denyer Sánchez Pérez

Tutor: Msc. Michel Faife Cabrera

Jardín Botánico de Villa Clara, Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas

2013

RESUMEN

La heterostilia es un polimorfismo en el cual las plantas presentan, dentro de la misma población, dos o tres morfos florales. La evaluación del papel de los polinizadores en la ecología y evolución de las especies heterostilas, permitiría corroborar lo planteado en el modelo evolutivo de Lloyd y Webb. El género *Melochia*, con especies distilas y monomórficas, constituye un buen caso de estudio donde evaluarlo. Por ello, se planteó determinar la posible relación entre la reciprocidad de los verticilos florales y la eficiencia de los polinizadores en especies cubanas del género *Melochia*. Se realizó el estudio morfométrico de 10 poblaciones pertenecientes a cinco especies distilas de *Melochia*. Se calculó la reciprocidad por población. Se caracterizaron los polinizadores en cada población, y se evaluó su eficiencia, a nivel de morfoespecie y de población. Se analizó la relación entre la eficiencia de los polinizadores y el índice de reciprocidad obtenido por población. Se encontró una alta reciprocidad entre la altura de los estigmas y anteras, para todas las poblaciones. Las especies de *Melochia* tienen sistemas de polinización generalistas donde los polinizadores presentan baja eficiencia, tanto a nivel poblacional como específico. La ausencia de una relación significativa entre eficiencia de polinizadores y reciprocidad, entre la altura de estigmas y anteras, en las especies de *Melochia* en Cuba, podría estar relacionada con las particularidades de la morfología floral de las especies de *Melochia* y con la conducta de los polinizadores, lo que debe ser considerado en futuras evaluaciones con especies de características similares.

Palabras clave: heterostilia, distília, reciprocidad, *Melochia*, eficiencia de polinizadores

ABSTRACT

Heterostyly is a stilar polymorphism where the plants have two or three floral morphs, in the same population. The evaluation of the role of pollinators in the ecology and evolution of heterostylous species, will allow corroborate the statements of Lloyd and Webb's evolutive model. *Melochia* genus, with distylous and monomorphic species, is a good study case for the evaluation. Therefore, it was stated, to determinate the possible relationship between reciprocity of floral whorls and pollinators efficiency, in Cuban species of *Melochia* genus. It was made the morphometric study of 10 populations of five distylous species of *Melochia*. It was calculated the reciprocity in each population. It was characterized the pollinators in each population, and it was assessed their efficiency, at morphoespecies and population levels. It was found a high reciprocity between the height of stigmas and anthers, for all the populations. *Melochia* species have a generalist pollination system where pollinators have a low efficiency at specific and population levels. The absent of a significant relationship between pollinators efficiency and reciprocity, in the height of stigmas and anthers, for Cuban *Melochia* species, could be related with particularities of floral morphology of *Melochia* and with the behaviour of pollinators, that should be considered in future assessments with species of similar features.

Keywords: heterostyly, Distyly, reciprocity, *Melochia*, pollinators efficiency

INDICE

1. INTRODUCCION.....	1
2. REVISION BIBLIOGRAFICA.....	3
2.1. Principales polimorfismos. Heterostilia. Características generales.....	3
2.1.1. Significación Funcional.....	5
2.1.2. Principales modelos evolutivos.....	5
2.1.3. Reciprocidad.....	8
2.2. Polinización.....	8
2.2.1. Importancia.....	9
2.2.2. Papel de los polinizadores.....	10
2.2.3. Síndromes de polinización.....	11
2.2.4. Eficiencia de los polinizadores.....	12
2.3. Género <i>Melochia</i> (Malvaceae).....	12
2.3.1. Presencia de heterostilia en <i>Melochia</i>	14
2.3.2. Polinizadores del género <i>Melochia</i>	15
3. MATERIALES Y METODOS.....	16
3.1. Morfometría floral y reciprocidad.....	17
3.2. Ecología de la polinización.....	17
3.3. Eficiencia de polinizadores.....	18
3.4. Eficiencia de polinizadores y reciprocidad.....	18
4. RESULTADOS.....	19
4.1. Morfometría floral y reciprocidad.....	19
4.2. Ecología de la polinización.....	21
4.3. Eficiencia de polinizadores.....	23
4.4. Eficiencia de polinizadores y reciprocidad.....	26
5. DISCUSION.....	27

5.1. Morfometría floral y reciprocidad.....	27
5.2. Ecología de la polinización.....	27
5.3. Eficiencia de polinizadores.....	28
5.4. Eficiencia de polinizadores y reciprocidad.....	29
6. CONCLUSIONES.....	31
LITERATURA CITADA.....	32
ANEXOS.....	40

1. INTRODUCCION

La diversificación adaptativa de la forma y la función de las flores esta asociada con una impresionante variedad de estrategias reproductivas y sistemas sexuales (Richards 1997; Barrett 2002). Actualmente se interpreta la gran variedad de estructuras florales como la consecuencia histórica de la selección natural por la interacción de diversos vectores de polen, resultando en la adaptación floral (Barrett, 2010). Los polimorfismos florales han atraído a muchos naturalistas a su estudio. Sin embargo todavía no se alcanza un consenso completo en cuanto a los factores claves que determina su aparición (Arroyo, 2002).

La heterostilia es un polimorfismo en el sistema reproductor de las plantas que se presenta dentro de la misma población con dos (distilia) o tres (tristilia) morfos florales: L (del inglés *long-styled*) y S (del inglés *short-styled*) (Pérez, 2005), para el caso distilico. Los cuales tienen estigmas y anteras a alturas recíprocas entre sí. Esta reciprocidad es componente esencial en los modelos que explican la evolución y el mantenimiento de la heterostilia. (Faivre y McDade, 2001). Los dos modelos más influyentes son sin duda los de Charlesworth y Charlesworth (1979) y de Lloyd y Webb (1992a, 1992b), que plantean escenarios evolutivos contrapuestos. Richards (1998) propone un tercer modelo más complejo y exclusivamente genético.

Uno de los modelos anteriores, el planteado por Lloyd y Webb (1992a, 1992b), plantea que la fuerza selectiva que promueve la heterostilia es el aumento de la eficiencia en la transferencia legítima de polen (papel de los polinizadores). La ecología de la polinización, de hecho, ha sido ampliamente utilizada para apoyar el papel de la selección natural como motor evolutivo desde los primeros momentos de su formulación (Gomez, 2002). Actualmente, se considera que los sistemas de polinización evolucionan rápidamente en respuesta a presiones selectivas producidas por los polinizadores (Ollerton, 1996), conduciendo a una especialización adaptativa mediada por estos, donde la mayoría de las plantas deberían estar polinizadas por un grupo reducido de especies eficientes (Armbruster *et al.*, 2000). Sin embargo, los datos de campo muestran que los sistemas de polinización generalistas son más frecuentes ya que las flores de muchas especies vegetales son visitadas por un grupo numeroso y taxonómicamente diverso de insectos (Herrera 1988). Considerando lo anterior, la evaluación del papel de los polinizadores en

la ecología y evolución de las especies heterostilas, y de sus congéneres monomórficos, permitiría corroborar lo planteado en el modelo evolutivo de Lloyd y Webb (1992a; 1992b).

El género *Melochia* con especies distilas y monomórficas, distribuidas en toda Cuba y ocupando diversos hábitats (Rodríguez, 2000), constituye un buen caso de estudio donde evaluar los planteamientos de Lloyd y Webb (1992a; 1992b). De ahí, que sea necesario evaluar como influyen los polinizadores en la reciprocidad entre estigmas y anteras, en especies cubanas del género *Melochia*. Para ello, el presente trabajo se propone como objetivo general:

- Determinar la posible relación entre la reciprocidad, en la altura de los estigmas y anteras, y la eficiencia de los polinizadores en especies cubanas del género *Melochia*.

Para ello, se plantean como objetivos específicos:

- Caracterizar la morfología floral y reciprocidad, en la altura de estigmas y anteras, en poblaciones de especies cubanas del género *Melochia*,
- Caracterizar los diferentes grupos de polinizadores de poblaciones cubanas de *Melochia*,
- Determinar la eficiencia de los polinizadores en poblaciones de especies cubanas del género *Melochia*,
- Analizar la posible relación entre la reciprocidad y la eficiencia de los polinizadores en poblaciones del género *Melochia*.

2. REVISION BIBLIOGRAFICA

2.1. Principales polimorfismos. Heterostilia. Características generales

En las plantas, los caracteres relacionados con la reproducción tienen un significado evolutivo especial, tanto en procesos microevolutivos (en poblaciones) como macroevolutivos (asociados a especiación) (Arroyo, 2002). En las angiospermas las flores presentan la mayor variabilidad e información por lo que sus caracteres son de mayor peso en taxonomía (Stebbins, 1970). Desde hace unas décadas, los investigadores en biología floral empezaron a usar toda esta información para generar literatura científica plenamente inmersa en la más moderna metodología evolucionista y ecológica (Pérez, 2005). Darwin (1877) fue el primero en dar una detallada explicación de la función y el significado adaptativo de las variaciones florales que acontecen dentro de una misma población. Hoy en día se interpreta la gran variedad de estructuras florales como la consecuencia histórica de la selección natural por la interacción de diversos vectores de polen, resultando en la adaptación floral (Barrett, 2010). La diversificación adaptativa de la forma y función de las flores está relacionada con una gran variedad de estrategias reproductivas y los sistemas sexuales están directamente influenciados por su cantidad y calidad (Barrett, 2002).

La condición hermafrodita asegura una mayor oportunidad de fecundación cruzada y autofecundación, determinada por las características morfológicas y fisiológicas de las flores (Barrett, 2010). El mayor problema para las plantas hermafroditas es el despliegue de los órganos sexuales y de manera simultánea optimizar *fitness* masculinos y femeninos (Barrett *et al.*, 2000). Las plantas pueden tener conflictos de intereses por ser hermafroditas. Al aparecer, entre los dos sexos dentro de la misma estructura, la flor, se pueden producir interferencias reproductivas (entre el polen que se deposita y el que se recoge) entre los verticilos sexuales, cuando estos coinciden en el espacio y el tiempo (Barrett, 2002). Una manera de evitar este conflicto de sexos es el desarrollo de estrategias que separen espacialmente (hercogamia) (Webb y Lloyd, 1986) o temporalmente (dicogamia) (Webb y Lloyd, 1986) dichos verticilos.

Resolver el conflicto entre la transferencia legítima de polen y el costo reproductivo que provoca la interferencia de órganos sexuales es la causa de la gran variación de formas florales que existe entre las plantas. (Barrett *et al.*, 2000). Algunos de estos polimorfismos

usualmente van acompañados de un sistema de autoincompatibilidad dialéctica, control esporofítico y un grupo de caracteres morfológicos ancilares, particularmente del estigma y el polen (Barrett, 1992; Dulberger, 1992). Los cuatro principales polimorfismos estilares, enantostilia, dimorfismo estilar y heterostilia (distilia y tristilia) se han originado independientemente según las interacciones planta-polinizador ocurridas en las familias de angiospermas (Barrett *et al.*, 2000). Estos polimorfismos difieren en la posición relativa de los órganos sexuales y en el número de morfos presentes en las poblaciones (Barrett, 2002).

La Enantostilia, conocida como “reflejo opuesto”, aparece al menos en 10 familias angiospermas y existe en dos morfos con orientación del estilo hacia la derecha y hacia la izquierda (Barrett, 2002). El dimorfismo estilar incluye dos morfos de diferentes longitudes de pistilo pero la de estambres virtualmente no varía (Lloyd y Webb, 1992) señalando una pobre reciprocidad entre órganos sexuales de ambos morfos (Baker *et al.*, 2000; Arroyo *et al.*, 2002). Varios autores reconocen al dimorfismo estilar como una forma distinta a la heterostilia, pero ha se demostrado que un es proceso previo a esta (Pérez *et al.*, 2004).

Hildebrand (1866) usa, por vez primera, el término “Heterostilia” en un sentido estrictamente morfológico. Posteriormente, Darwin (1877) restringió su uso a los taxa en los cuales el polimorfismo estuviera acompañado del sistema de incompatibilidad.

La heterostilia es un polimorfismo floral discontinuo con base genética, que afecta la posición de los órganos sexuales (androceo y gineceo) en una flor hermafrodita (Barrett, 1992), se presenta dentro de la misma población con dos (distilia) o tres (tristilia) morfos (Casper y Charnov, 1982) que difieren en la longitud relativa tanto de la altura como del ángulo que forman las estructuras sexuales con el eje principal de la planta (Ruiz-Martín, 2011). La heterostilia generalmente incluye reciprocidad en la disposición de estigmas y anteras entre los morfos florales (hercogamia recíproca), (Lloyd y Webb, 1992a). La aparición de estos morfos está ligada a un sistema de incompatibilidad, es decir que no puede ser autofecundada con polen propio. Este sistema se denomina heteromórfico (dos morfos) y los únicos cruces legítimos (productores de progenie fértil) son aquellos que ocurren entre morfos distintos (Kohn y Barrett, 1992). En contraste, se ha comprobado que el sistema de incompatibilidad puede no existir o ser de naturaleza independiente (no ligado) a la heterostilia (Pérez-Barrales, 2011).

La condición genética heterostílica determina la presencia de morfos florales diferentes respecto a la longitud del estilo y las anteras. En las especies distílicas se encuentra un morfo longistilo (L) y un morfo brevistilo (B) (también nombrado morfo S, del inglés *short-styled*) (Pérez, 2005), que presentan, como se planteó anteriormente, sistemas de autoincompatibilidad genética. Entre los morfos pueden existir diferencias en la cantidad, ornamentación, presencia de almidón y tamaño del grano de polen. Difieren también en las papilas estigmáticas, así como, en el tamaño y la morfología de la corola (Ganders, 1979). De forma general la distilia se encuentra mucho más distribuida que la tristilia en la naturaleza (Barrett, 1977).

2.1.1. Significación Funcional

Darwin (1877) fue el primero en proveer una detallada descripción de la función de dos o más morfos de flores bisexuales que concurrían en una misma población. Darwin propuso la idea de que la última función de la heterostilia es promover la polinización entre diferentes morfos, lo que debe conducir a una reducción en la probabilidad de la auto interferencia (impedimento físico entre la función masculina y femenina en una flor). La consecuencia más común de la interferencia reproductiva es la autofecundación, que puede ocurrir de diferentes maneras, dependiendo de si la fecundación es intrafloral o entre flores (geitonogamia) de la misma planta. (Barrett *et al.*, 2000). Al evitar la autofecundación se favorece la calidad de la progenie. Aumenta significativamente la aptitud de la descendencia, se crea variabilidad genética. La fecundación cruzada ayuda en la difusión de caracteres ventajosos y elimina los genes perjudiciales. Crea nuevas combinaciones de genes que pueden ser más aptas que las ya existentes (Ruiz-Martín, 2011).

2.1.2. Principales modelos evolutivos

Los complejos mecanismos sexuales de los sistemas reproductivo en plantas heterostilas mantienen, aún hoy, interrogantes para la biología evolutiva, en cuanto a los factores que determinan la aparición de estos sistemas de apareamiento (Barrett, 1992). Algunos modelos proponen respuestas a estas cuestiones, (Baker, 1966; Charlesworth y Charlesworth, 1979; Ganders, 1979; Lloyd y Webb, 1992a y b; Richards, 1998). Los tres con mayor o menor apoyo, a partir de fuertes estudios realizados, según Ferrero *et al.* (2009), son:

Charlesworth & Charlesworth (1979): Niega los postulados básicos de Darwin y se basa en la información aportada por Baker (1966). Plantea como fuerza selectiva inicial: evitar la depresión por consanguinidad (autogamia), siendo el estadio morfológico inicial la homostilia (igual altura de anteras y estigmas), por tanto proponen un ancestro sin hercogamia y autocompatible (Tabla I). Asumen que el sistema de autoincompatibilidad evolucionó previo a las diferencias morfológicas. Primero, una mutación (recesiva) en el polen, que no puede autofecundarse ni fecundar a otro individuo, se expandirá al tener mayor *fitness* femenino, pero estará limitado hasta que no aparezca un segundo mutante (en el estigma) que lo hace incompatible con el polen original, pero compatible con el nuevo polen. Surgiría así un mecanismo incipiente de incompatibilidad dialéctica, que al no tener dimorfismo estilar-estaminal es muy ineficiente, pues sólo incluiría dos grupos de cruzamiento perdiéndose gran cantidad de polen en polinizaciones inviables. Por ello, se verían favorecidas mutaciones que provocaran alturas recíprocas de los órganos sexuales y dimorfismos ancilares (en el polen y los estigmas). Por otro lado, es el modelo genético que ha recibido mucho menos apoyo ya que hasta el presente sólo algunas plumbagináceas parecen encajar mejor en este modelo, pero las condiciones genéticas iniciales no se han probado (Ganders, 1979).

Lloyd & Webb (1992): Reformulan de forma cuantitativa el modelo de Darwin y, en parte, de Ganders (1979). Apoyándose en datos de historia natural y morfometría floral de un número de especies (Lloyd *et al.*, 1990), proponen que el estado inicial es autocompatible o no y con separación de anteras y estigma en hercogamia de aproximación (estigma a mayor altura que anteras). La fuerza selectiva para que aparezca y se mantenga la heterostilia es el aumento de eficacia en la transferencia de polen (papel de los polinizadores) y el siguiente paso la aparición de dimorfismo estilar (hay dos longitudes de estilo, pero la altura de las anteras virtualmente no varía). Este estadio debe ser inestable y, por tanto, raro en la naturaleza, debiendo conducir a la hercogamia recíproca o heterostilia por el incremento y disminución de la altura de los estambres. Luego, aparece el sistema de incompatibilidad dialéctica ligado a los morfos y los caracteres ancilares. El sistema genético de incompatibilidad y, por tanto, la posible depresión endogámica no influye en las condiciones iniciales, que sólo deben cumplir ser hercógamas de aproximación. (Tabla I). Sobre la premisa de la reducción en la probabilidad de la auto-

interferencia se basa este modelo ecológico. Una hipótesis derivada de lo anterior es que los caracteres florales pueden gobernar el efecto de la dispersión-deposición del polen, por lo que la morfología de la flor tendría un efecto en la adquisición del polimorfismo estilar.

Es de señalar que en estos dos modelos los autores proponen, de forma concordante, que el paso intermedio en la evolución de la heterostilia es el dimorfismo estilar (separación de sexos sin reciprocidad) y, finalmente el dimorfismo con reciprocidad estricta (distilia) (Santos, 2011).

Richards (1998): Es más complejo y exclusivamente genético. La carga genética y el ligamiento son los factores determinantes. El sistema de incompatibilidad dialélico (con dos grupos de cruzamiento) sería posterior y seleccionado para aumentar la eficacia en la transferencia legítima de polen (entre morfos); los ancestros deben ser o autocompatibles o incompatibles multialélicos (Tabla I).

De estos tres modelos cualitativamente diferentes, evidentemente el más sencillo y con menos asunciones es el de Lloyd y Webb (1992a; 1992b). Este modelo es el de mayor soporte actual por ser más reciente e incluir un planteamiento alternativo que pone más énfasis en la historia natural de las especies (particularmente en la biología de la polinización).

Tabla I. Modelos recientes para explicar la evolución de la heterostilia (Arroyo, 2002)

	Charlesworth y Charlesworth (1979)	Lloyd y Webb (1992)	Richards (1998)
Supuestos genéticos	Compatibilidad \geq incompatibilidad 2 alelos $\geq n$ alelos	No necesarios	Ligamiento génico
Evidencias	Staceae (Plumbaginaceae)	Anchusa, Lithodora, Narcissus, Nivenia, Villarsia	Primula sect. Sphondylia
Modelo cuantitativo	Sí	Sí	No
Caracteres definitorios	Hercogamia recíproca + Inc. dialélica + rasgos ancilares	Hercogamia recíproca	Dimorfismo estilar
Fuerza selectiva	Depresión consanguinidad por una polinización cruzada eficaz	Promoción "fitness" masculino mediante una polinización cruzada eficaz	Carga genética

Está claro que la heterostilia ha evolucionado independientemente y no de forma aleatoria en muchas familias de las angiospermas (Lloyd y Webb, 1992a); como viene indicado por su aparición en, al menos, 28 Familias pertenecientes a 15 órdenes (Ferrero *et al.*, 2009; Barrett *et al.*, 2000), pero en ninguna familia primitiva (Martin, 1967). Por esta razón es considerado un sistema avanzado (Crowe, 1964).

2.1.3. Reciprocidad

Tradicionalmente, la hercogamia recíproca ha sido considerada como la condición necesaria y suficiente para caracterizar a una planta como heterostila (Ganders, 1979; Lloyd Webb, 1992a; Barrett, 2002)

Según los modelos que han tenido éxito en la explicación de la evolución de la heterostilia la transición entre los diferentes grados de reciprocidad ha estado presente a lo largo del camino evolutivo de esta. Por ejemplo: el inicio de alguna situación de hercogamia (Lloyd y Webb, 1992) u homostilia (según Charlesworth y Charlesworth, 1979). De forma general, la hercogamia recíproca se incrementa en cualquier paso de la secuencia evolutiva que conduce a la heterostilia (Sánchez *et al.*, 2008).

La hercogamia recíproca perfecta se alcanza cuando las anteras de un morfo están posicionadas al mismo nivel que el estigma del otro morfo. Idealmente esto debería ser así, pero en las poblaciones naturales se encuentran diferentes grados de reciprocidad (Sánchez *et al.*, 2008). Como resultado de la hercogamia recíproca el polen es transportado en diferentes regiones del cuerpo del polinizador, promoviendo la fecundación intermórfica (Armbruster *et al.*, 2006). Evitar la autofecundación y promover la fertilización cruzada son las mayores fuerzas selectivas responsables de la posición recíproca de los órganos sexuales de las plantas (Lloyd y Webb, 1992b)

2.2. Polinización

La polinización puede definirse como la transferencia de células sexuales masculinas (polen) desde los órganos masculinos (anteras) de una flor, hasta la superficie receptora femenina (estigmas) de una segunda flor (Barrios, 2008). En plantas superiores la reproducción sexual se lleva a cabo gracias a la polinización. Este proceso se realiza por el cruce de los gametos o células reproductoras (reproducción sexual). Se trata del cruce

de un núcleo del grano de polen con un núcleo en el saco embrionario del óvulo de la planta (Raven *et al.*, 2005). Una vez transportado, el polen puede germinar y crecer, dando lugar a la fecundación de la célula sexual femenina (primordio seminal) y al posterior desarrollo de una semilla (Ollerton, 1999). La mayor ventaja que confiere la reproducción sexual es la variación genética, mejorando la adaptabilidad de la progenie para enfrentar nuevos escenarios (Harper, 1977; Proctor *et al.*, 1996).

La polinización puede llevarse a cabo tanto por agentes abióticos como bióticos (Aguar *et al.*, 2012). La polinización abiótica es un proceso derrochador, con pocas excepciones, ya que la transferencia ocurre de forma no-direccional (Faegri y van der Pijl, 1966). En muchas angiospermas existen pruebas de que la polinización por el viento (anemofilia) y el agua (hidrofilia) es un carácter adquirido, surgido a partir de la condición primitiva de polinización biótica por insectos (entomofilia) y otros animales (Cox, 1991). Las flores anemófilas no tienen néctar ni perfume ni partes del periantio coloreadas. En cambio en la inflorescencia en amento, cuando el conjunto de flores es agitado por el viento, la gran cantidad de polen (pequeño y liso) producido, es arrastrada por las corrientes de aire, desde las anteras que cuelgan de largos filamento, hasta ser interceptados por los estigmas que son plumosos o están ramificados (Scagel *et al.*, 1973). Los ejemplos del agua como agente polinizador son infrecuentes y ocurren de formas muy específicas en cada caso (Scagel *et al.*, 1973).

Existe cierta evidencia de que la polinización biótica por artrópodos precedió a la evolución de las angiospermas, pero dicha evidencia debe estudiarse mejor y complementarse con más datos (Ollerton, 1999). La polinización por insectos y otros artrópodos es un requisito indispensable para el 90% de las plantas con flores (Navarro, 2010), así como para una proporción mucho menor de plantas con semillas (Linder, 1998).

2.2.1 Importancia

La relación planta-polinizador es considerada un mutualismo porque la planta es fecundada por el polinizador y los beneficios para el polinizador por parte de la planta se resumen en la recompensa (néctar, polen, aceites, fragancias, resinas, color y olor). (Ollerton, 1999; Trejo, 2007).

En general las plantas con flores producen recompensas con el fin de atraer a los polinizadores, siendo el néctar y el polen las más habituales. La calidad y cantidad de la recompensa puede ejercer una enorme influencia en la visita de los polinizadores potenciales a las flores, afectando finalmente el éxito reproductivo de la planta (Barrios, 2008).

Las relaciones polinizador–planta son una clase extremadamente importante de interacción ecológica, que es no solo vital para el funcionamiento a largo plazo de los ecosistemas terrestres (naturales y agrícolas) sino también para la diversificación evolutiva de una gran variedad de organismos.

2.2.2. Papel de los polinizadores

Muchas angiospermas dependen de la polinización por animales, de estos, los insectos son los mayores vectores de polinización (Goulson, 1999).

A pesar de la evolución anterior, se ha sugerido que la diversificación de los cuatro órdenes principales de insectos polinizadores (Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera y Coleoptera) estuvo íntimamente ligada a la diversificación de las plantas con flores (Labandeira y Sepkoski, 1993). Según esta hipótesis, bastante simplista, existió una retroalimentación positiva entre la evolución de nuevas especies vegetales y la evolución de nuevas especies de polinizadores. Si este fue el caso se esperaría que la historia evolutiva de los principales órdenes de polinizadores siguiese al de las angiospermas, con una diversificación escalonada de insectos y plantas. A juzgar por el registro fósil, esto no ha ocurrido (Ollerton, 1999).

Las presiones de selección impuestas por los polinizadores se reflejan en las características florales, las cuales se consideran atributos adaptativos (Faegri y Van der Pijl, 1971; Proctor *et al.*, 1996). Stebbins (1970), postula que la selección natural favorecerá aquellos rasgos morfológicos, fisiológicos o ecológicos de las plantas que sirvan para atraer a aquellos visitantes florales que polinizan más eficientemente. Varios requisitos son necesarios para que ocurra un proceso de especialización hacia el polinizador más eficiente (Fig.1) (Gómez, 2002). Los sistemas de polinización especializados son aquellos que atraen a un limitado grupo de polinizadores y las flores reflejan el tamaño, morfología, y el comportamiento de los polinizadores (Baker, 1961; Faegri y Van der Pijl, 1971).

Muchos estudios han encontrado realmente que los polinizadores ejercen selección fenotípica sobre rasgos reproductivos de las plantas. Sin embargo, igual de evidente es el hecho de que muchas especies vegetales son polinizadas por conjuntos numerosos y taxonómicamente diversos de polinizadores (Gómez, 2002) y que los sistemas de polinización generalistas son más frecuente de lo que los criterios teóricos dictaminan (Thompson, 2001).

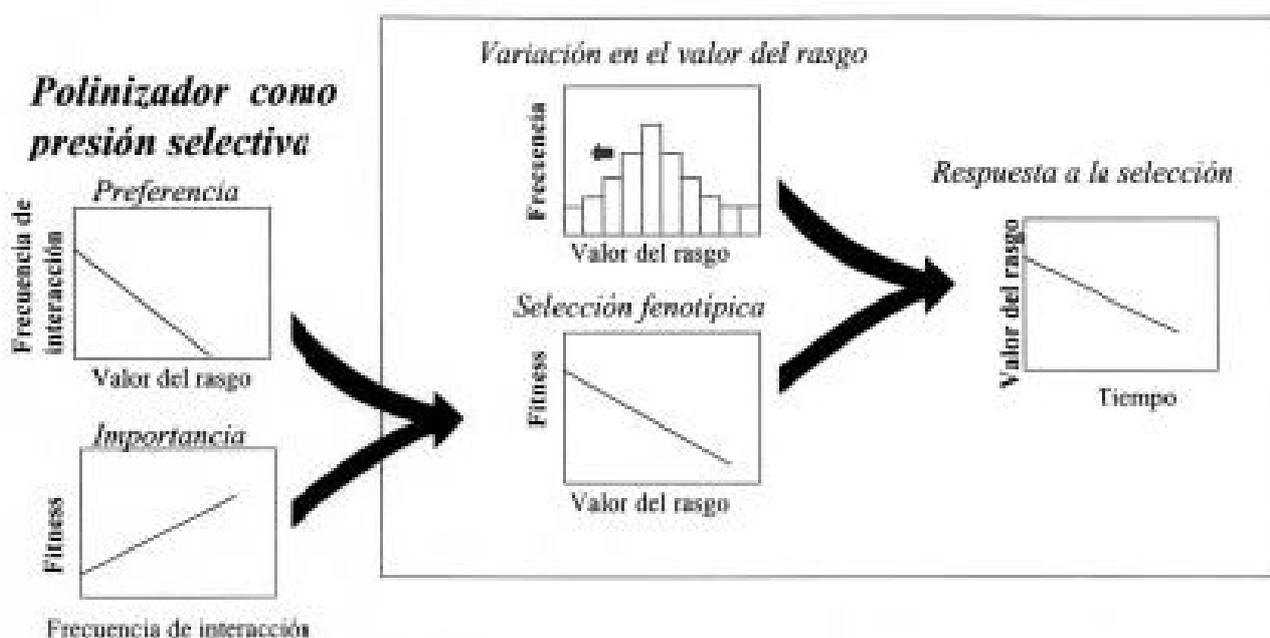


Figura 1. Representación esquemática del proceso de selección natural mediado por polinizadores. Se indican los dos pasos o requisitos necesarios para que ocurra adaptación a un determinado polinizador. Tomado de Gómez (2002).

2.2.3 Síndromes de polinización

La biología floral se refiere a las características mostradas por la morfología floral y las características de su polinización que en conjunto ayudan a inferir las formas más eficientes para la reproducción, así como las condiciones medioambientales que la controlan. Todas estas características, incluyendo la recompensa, que están asociados con la atracción y utilización de un grupo específico de animales como polinizadores, son conocidas como síndromes de polinización (Faegri y van der Pijl, 1979). Este conjunto de características presentadas por una flor se ha utilizado para ejemplificar el efecto de la evolución y particularmente de la selección natural. Las características florales

normalmente se consideran como atributos adaptativos que han sido el resultado de presiones de selección impuestas por los polinizadores (Trejo, 2007).

2.2.4 Eficiencia de los polinizadores

La eficiencia de la polinización ha sido determinada como la cantidad de polen recogido por la cantidad de polen conspecífico dejado sobre un estigma por el polinizador (Inouye *et al.*, 1994), es decir, el efecto de este sobre los *fitness* de la planta por cada visita que efectúa (Herrera, 1987). Sin embargo, la eficacia verdadera de un polinizador también está determinado por la proporción de granos de polen de cada flor (Rademaker *et al.*, 1997).

La contribución de la polinización a las plantas, eficiencia de la polinización, ha sido evaluada de múltiples maneras (Herrera, 1989). El enfoque básico para calcular las habilidades de transferencia de polen, de un polinizador en particular, supone largos periodos de observación de las visitas a las flores y considerar variables como frecuencia de visitas y duración de estas (Herrera, 1989). También se ha cuantificado el número de granos de polen en el cuerpo del polinizador (Primack y Silander, 1975; Mayfield *et al.*, 2001; Ivey *et al.*, 2003), cantidad de polen removido (Conner *et al.*, 1995), cantidad de polen depositado (Conner *et al.*, 1995), distancia del movimiento (Olesen y Warncke, 1989; Widen y Widen, 1990; Schulke y Waser, 2001) y tintura fluorescente análoga del polen para estimar el movimiento del polinizador (Murawski y Gilbert, 1986; Adler y Irwin, 2006).

Sin embargo, ninguna de estas técnicas de medición brinda información sobre la composición genética o la diversidad de los granos de polen (Matsuki *et al.*, 2008)

2.3. Género *Melochia* (Malvaceae)

El género *Melochia* pertenece a la tribu *Hermannieae*, subtribu *Melochinae* de la familia *Sterculiaceae* recientemente incluida en *Malvaceae* (Fryxell, P.A., 2004. *Sterculiaceae*. p.360-362). Son hierbas, sufrútices o arbustos, generalmente tomentosos de hojas simples y alternas, serruladas de flores actinomorfas e hipóginas, a veces con estaminodios, fruto en cápsula septicida o loculicida. El polen es liso, usualmente globular, de 34-49µm de diámetro (Golberg, 1967).

Melochia está extensamente distribuido en regiones tropicales y subtropicales y poco representado en zonas templadas (Martin, 1967). Comprende un total de 65 especies agrupadas en cinco secciones, (Machado y Sazima, 2008), de las cuales tres contienen representantes en Cuba, estas son, según Rodríguez (2000):

1. Sección *Pyramis* (Griseb. Fl. Brit. W. Ind.94.1859). Fruto piramidal, dehiscencia loculicida a lo largo de la sutura dorsal, a veces también dehiscente a lo largo de la sutura ventral y septicidas, inflorescencia usualmente opuesta a la hoja, axilar, terminal o ambas.

Melochia tomentosa (L.Syst. ed. 10, 2:1140. 1759). Arbusto o sufrútice, tomentuloso, hojas ovadas a lanceoladas, margen crenado, inflorescencia axilar, cáliz denso tomentuloso, pétalos morados o rosados, heterostilia presente, fruto piramidal, tomentoso. Distribución y hábitat: en bosques muy secos, bordes de caminos, matorrales, cauces de ríos, áreas perturbadas, arbustales, sabanas, cardonales espinares y zonas culturizadas. 5-1200 msnm. (Fernández y Grande, 2007). Es autoincompatible, por lo que solo puede ser fecundado por polinización intermorfica (Machado y Sazima, 2008)

Melochia parvifolia (H.B.K. Nov. Gen. & Sp. 5:325. 1823). Arbusto, tomentoso, hojas pequeñas, elípticas u obovadas, glabras a tomentuloso, margen crenulado serrado, inflorescencia generalmente opuesta a las hojas, cáliz hirsuto, pétalos blancos, heterostilia presente, fruto pentámero piramidal, hirsuto tomentuloso. Distribución y hábitat: en rastrojos y áreas perturbadas, orillas de caminos, sabanas áridas, médanos, pastizales, matorrales, vegetación inundable y campos cultivados. 10-850 msnm.

Melochia pyramidata (L. Sp. Pl. 674. 1753). Arbusto o sufrútice, hirsuto, hoja lanceoladas u ovadas, subglabras, margen crenulado serrado, inflorescencia opuesta a las hojas, cáliz hirsuto tomentuloso, pétalos morados hasta azulados, heterostilia presente fruto globular piramidal, hirsuto tomentuloso. Distribución y hábitat: en sabanas, zonas intervenidas, orillas de quebradas, potreros y lugares perturbados. 0-1200 msnm.

2. Sección *Mougeotia* (Griseb. Fl. Brit. W. Ind.94.1859). Fruto desvincijado, con dehiscencia totalmente septicida, usualmente 5 carpelos raramente 6, semillas sin alas, a veces pedúnculo ausente sin ramas de este, hierbas o arbustos, raramente arboles de 5 m de alto.

Melochia nodiflora (Sw. Prodr. Veg. Ind. Occ. 97. 1788). Arbusto o hierba, pubérulo, hojas ovadas, subglabradas, margen crenulado serrado, inflorescencia axilar, cáliz hirsuto, pétalos rosados, lila hasta blancos, fruto pentagonal, hirsuto. Distribución y hábitat: en orillas de caminos, bosques de galería, zonas alteradas, selvas siempreverdes y sabanas.

3. Sección *Melochia* (Griseb. Fl. Brit. W. Ind. 94. 1859). Primeramente dehiscencia loculicida a lo largo de la sutura dorsal, luego septicida, sinus between calyx teeth usually rounded to truncate, dorso de los carpelos del fruto redondeado, raramente acuminado.

Melochia arenosa (Benth. Journ. Bot. 4:127. 1841). Arbusto o sufrútice tomentuloso, con hojas oblongas o lanceoladas, serradas; inflorescencia axilar, pedunculada, cáliz no acrescente y tomentoso, pétalos rosados, rojizos o morados; heterostilia presente, fruto globoso pentagonal, hirsuto. Distribución y hábitat: en bordes de bosques de galería, morichales, sabanas inundables, lagunas .0-200 msnm. A veces maleza.

Melochia manducata (Wright Anal. Acad. Ci. Med. Habana 5:241. 1868). Hierba o sufrútice, generalmente glabro, hojas lanceoladas hasta ovadas, pubérulas, margen crenulado serrado, inflorescencia axilar, cáliz glabrescente, pétalos rosados hasta morados, fruto pentagonal globoso, con pocos pelos glandulares. Distribución y hábitat: en pantanos y sabanas inundables, orillas de caminos. 40-100 msnm.

Melochia savannarum (Britt. Mem. Torr. Bot. Cl. 16:81. 1920). Arbusto con varias ramas desde la base, de 0.2-0.6 m de largo; tallos jóvenes tomentulosos; estípulas de 2.2-3.6 mm; ápice generalmente redondeado; inflorescencia terminal, flores en racimos de 1-4 cm; fruto pentagonal globoso, hirsuto. Distribución y hábitat: húmedos o secos, en sabanas de arenas blancas, pinares arenosos.

Melochia villosa (L.)Fryxell, Syst. Bot. Monogr. 25:457). 1988. Sufrútice, viloso, hojas ovadas hasta oblongo ovadas, subglabras hasta vilosas, margen crenulado serrado, inflorescencia terminal, cáliz hirsuto, pétalos rosados a morados, heterostilia presente, fruto piramidal, hirsuto tomentuloso. Distribución y hábitat: en pastizales, sabanas húmedas, matorrales, orillas de ríos, morichales, chaparrales y áreas perturbadas, bosques xerófilos, espinares y playas arenosas de ríos. 50-1600 msnm.

2.3.1. Presencia de heterostilia en *Melochia*

Muchas especies del género presentan heterostilia, como una forma de forzar el cruce entre individuos distintos (Fernández y Grande, 2007), mayormente distilos (Machado y Sazima, 2008), de hecho, la distilia es el atributo más frecuente en el género *Melochia*, sin embargo, los morfos florales no siempre están representados en las especies, además en algunos casos el grado de autoincompatibilidad puede variar considerablemente, (Martin 1967; Ramírez y Brito, 1990).

Frecuentemente se encuentran diferencias morfométricas entre los morfos florales de los taxa distilos (Hernández y Ornelas, 2003) incluidas las especies de *Melochia* (Martin 1967; Machado y Sazima 2008). Estas y otras diferencias entre el morfo S y el morfo L son consideradas complementarias del dimorfismo floral (Hernández y Ornelas 2003), y contribuye a la funcionalidad de los sistemas distilicos (Ganders 1979).

2.3.2. Polinizadores del género *Melochia*

Las especies de *Melochia* son polinizadas por una gran diversidad de insectos (Ramírez y Navarro, 2010), que pueden tener un papel relevante en la transferencia selectiva de polen (Pérez-Barrales, 2011), lo que permite su clasificación como sistemas de polinización generalista. Sin embargo, la abundancia relativa de cada grupo o clase de insectos varía según las especies de plantas (Ramírez y Navarro, 2010).

La polinización más generalizada se correlaciona con la morfología y el color de las flores, así, flores abiertas y con tubos florales cortos permiten visitas no especializadas de insectos con piezas bucales cortas; el color blanco en las flores, refleja todas las longitudes de onda en la misma proporción y por lo tanto, puede ser visto por un gran espectro de visitantes (Kevan, 1978), en cambio, los colores rosado o púrpura (predominantes en el género) son muy atractivo para los himenópteros (Goldberg, 1967).

Los cuatro órdenes principales de insectos polinizadores (*Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Diptera* y *Coleoptera*), son *grosso modo*, los mayores vectores de polinización en el género, destacándose *Hymenoptera* como el más frecuente. (Machado y Sazima, 2008), mientras, *Lepidoptera* puede ser relativamente importante. *Diptera* y *Coleoptera* son escasos o ausentes (Ramírez y Navarro, 2010).

3. MATERIALES Y METODOS

Especies y áreas estudiadas

Melochia pertenece a la tribu *Hermannieae*, subtribu *Melochinae* de la familia *Sterculiaceae* recientemente incluida en *Malvaceae*. Son hierbas, sufrútices o arbustos, generalmente tomentosos de hojas simples y alternas, serruladas, de flores actinomorfas e hipóginas, a veces con estaminodios, fruto en cápsula septicida o loculicida (Fernández y Grande, 2007). El género comprende unas 60 especies completamente distribuidas en el trópico y de menos distribución en zonas templadas (Martin, 1967). En Cuba se han registrado nueve especies pero tres de ellas solo se conocen a partir de un único registro (Rodríguez, 2000).

Por tanto, del género, se trabajó con cinco especies distilas (dos morfos florales) (*Melochia parvifolia*, *M. pyramidata*, *M. savannarum*, *M. Tormentosa* y *M. villosa*) y una especie monomórfica (*M. nodiflora*). Se trabajaron dos poblaciones por especie, para un total de 12 poblaciones.

Los muestreos se realizaron en cinco provincias: Pinar del Río, Villa Clara, Cienfuegos, Camagüey, Santiago de Cuba y el municipio especial: Isla de la Juventud (Tabla II).

Tabla II. Localidades de las 12 poblaciones muestreadas de seis especies del género *Melochia*.

Especie	Localidad	Coordenadas
<i>Melochia savannarum</i>	San Ubaldo, Pinar del Río	22°07'00"N 84°00'22"O
<i>Melochia savannarum</i>	Siguanea, Isla de la Juventud	21°37'56"N 82°57'45"O
<i>Melochia parvifolia</i>	Cumanayagua, Cienfuegos	22° 7'11"N, 80°12'59"O
<i>Melochia parvifolia</i>	Ciudad Camagüey, Camagüey	21°23'38"N, 77°53'4"O
<i>Melochia pyramidata</i>	Jardín Botánico de Villa Clara, Villa Clara	22°20'90"N, 80°00'15"O
<i>Melochia pyramidata</i>	Ciudad Camagüey, Camagüey	21°23'38"N, 77°53'4"O
<i>Melochia villosa</i>	Aguada de Pasajeros, Cienfuegos	22°25'6"N, 80°49'1"O
<i>Melochia villosa</i>	Florida, Camagüey	21°28'58"N, 78°18'5"O
<i>Melochia tomentosa</i>	Playa Verraco, Santiago de Cuba	19°53'35"N, 75°34'8"O
<i>Melochia tomentosa</i>	Santa Lucia, Camagüey	21°40'95"N, 77°00'15"O
<i>Melochia nodiflora</i>	Jardín Botánico de Villa Clara, Villa Clara	22°20'90"N, 80°00'15"O
<i>Melochia nodiflora</i>	Ciudad Camagüey, Camagüey	21°23'38"N, 77°53'4"O

3.2. Morfometría floral y reciprocidad

En cada población de las especies distilicas, se colectaron hasta 100 flores para el estudio morfométrico. En el laboratorio se diseccionaron las flores y se tomaron fotografías de cada muestra. Mediante el programa estadístico ImageJ (Rasband, 1997- 2004), se midió el largo de un pétalo, longitud del estilo, longitud del estigma y longitud de los cinco estambres (Figura 2). Los datos se promediaron, por morfo, en cada población. Además, se introdujeron en el programa: RECIPRO versión 2.0 (Sánchez *et al.*, 2013), con el cual se calculó la reciprocidad para cada población.

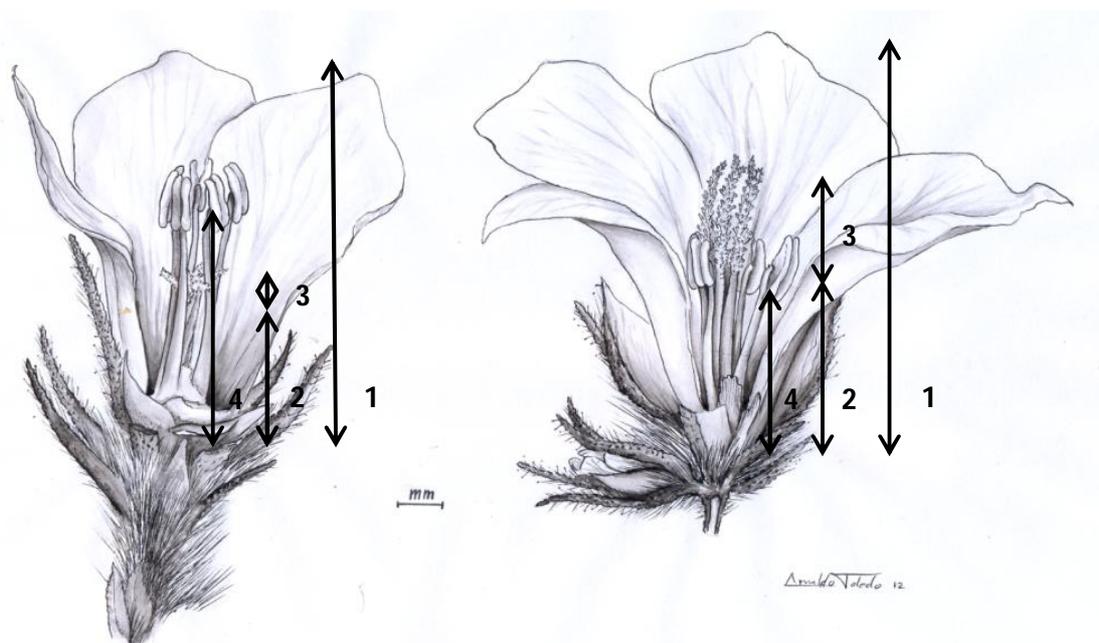


Figura 2. Variables medidas para la caracterización de la morfometría floral de las poblaciones y especies de *Melochia*: 1) Longitud del pétalo; 2) longitud del estilo; 3) longitud del estilo y 4) longitud de los estambres (hasta el punto de inserción de la antera. A) flor brevistila (morfo S); B) flor longistila (morfo L). Ilustración: Arnaldo Toledo; a partir de flores de *Melochia savannarum*.

3.3. Ecología de la polinización

La caracterización de los polinizadores se realizó, en cada población, mediante 20 horas de observación desde la apertura floral (en las primeras horas de la mañana) hasta la senescencia (en horas de la tarde). En las observaciones se registró: especie polinizadora, hora de visita del polinizador, total de flores visitadas, morfo floral previo y morfo floral posterior que visita y estructuras del polinizador que hacen contacto con los órganos reproductivos en la flor. Se calcularon las tasas de visita del conjunto de polinizadores para cada hora del día, mediante la siguiente ecuación: Tasa de visita = No.

de visitas/ No. de flores observadas en ese período/ No de veces que se realizaron observaciones en ese intervalo de tiempo. Se determinó además que porcentaje, del total de visitas recibidas por las plantas, corresponden a cada especie de polinizador mediante la ecuación: Porcentaje de visitas = No. de visitas del polinizador / No. total de visitas recibidas por la planta. Para la identificación de las especies polinizadoras del género **Melochia** se colectaron hasta cinco individuos por especies. Estos fueron identificados hasta el mínimo nivel taxonómico posible con ayuda de especialistas de la Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas, Universidad de la Habana y BIOECO.

3.4. Eficiencia de polinizadores

Para determinar la eficiencia de los polinizadores se realizaron preparaciones fijas, de estigmas y anteras de 25 flores polinizadas tras una única visita del polinizador. De esta forma, se estimó la cantidad de granos de polen que recolecta el polinizador y se cuantificó la cantidad de granos que deposita en los estigmas. Por otra parte, se realizaron y cuantificaron cinco preparaciones de flores embolsadas, pero no visitadas, como control de la manipulación realizada a las flores. También se realizaron conteos de la producción de granos de polen, a partir de 20 botones florales, 10 por morfo floral. En el caso de la especie monomórfica se realizaron preparaciones, solo, de 10 botones florales. En cada población se calculó la eficiencia general de los polinizadores (E_g) a partir de la estimación de la eficiencia en acometer las funciones femenina (E_f) y masculina (E_m) de las flores, además de la relativa importancia de cada polinizador atendiendo a su porcentaje de visitas (V): $E_g = \sum [(E_m * E_f) * V]$

Además, se cuantificó la producción de flores, frutos y semillas en ocho ramas (10 en la especie monomórfica), de cada morfo, como medida general del éxito reproductivo de la población. Se determinó si existían diferencias significativas, o no, entre las plantas longistilas (morfo L) y brevistilas (morfo S) a través de la *t* de student.

3.5 Eficiencia de polinizadores y reciprocidad

Se analizó la posible relación entre la eficiencia de los polinizadores y el índice de reciprocidad obtenido en cada población, a través de una regresión lineal simple (Zar, 1999), con el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001).

4. RESULTADOS

4.1. Morfometría floral y reciprocidad

En la tabla III se muestran los promedios de las longitudes del pistilo, un pétalo y cinco estambres de flores de ambos morfos florales y la desviación estándar. La morfometría de las flores, en promedio, mostró que no existen diferencias en la longitud de la corola entre morfos florales (S y L). Las longitudes de los órganos sexuales (pistilo y estambres) resultaron diferentes entre morfos, como era de esperar entre los morfos florales. Esto evidencia la existencia de una separación espacial (hercogamia) entre anteras y estigmas de cada morfo.

En la comparación de las cinco especies distilas de *Melochia* se encontró que el mayor índice de reciprocidad, intrapoblacional, lo tiene *M. tomentosa* en playa Santa Lucía, Camagüey, y el menor, *M. villosa*, en Florida, Camagüey. Mientras que la especie con menor y mayor diferencia de índice de reciprocidad entre las poblaciones son *M. parvifolia* y *M. villosa*, respectivamente (Figura 3).

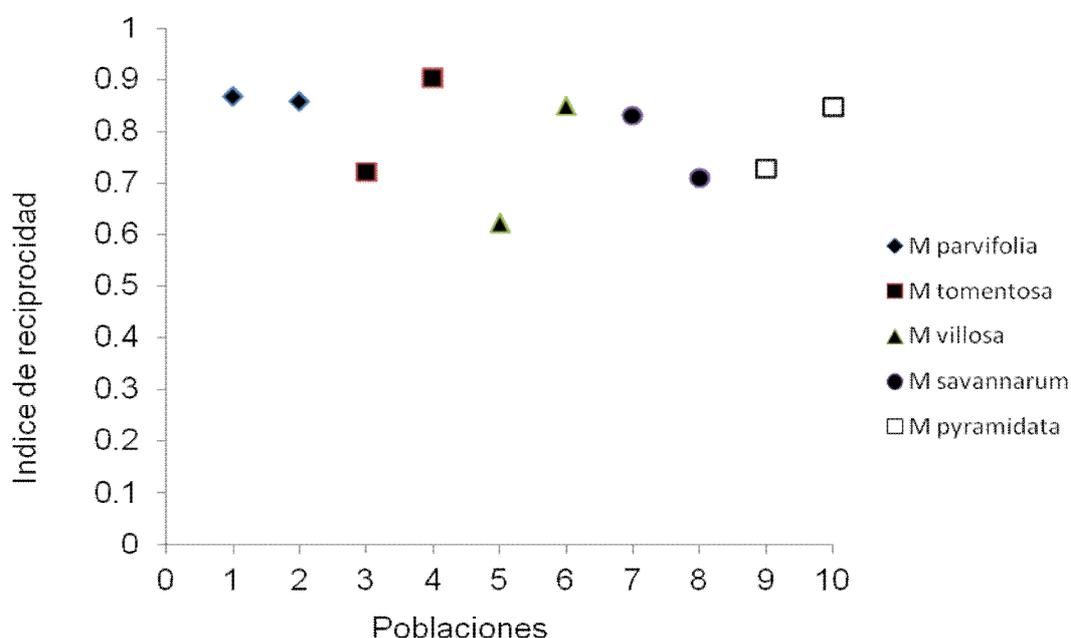


Figura 3. Índice de reciprocidad, según Sánchez *et al.* (2013) de 10 poblaciones pertenecientes a cinco especies distilas de *Melochia*. 1: *M. parvifolia*, Cumanayagua, Cienfuegos; 2: *M. parvifolia*, Camagüey; 3: *M. tomentosa*, playa Verraco, Santiago de Cuba; 4: *M. tomentosa*, playa Santa Lucía, Camagüey; 5: *M. villosa*, Florida, Camagüey; 6: *M. villosa*, Aguada de Pasajeros, Cienfuegos; 7: *M. savannarum*, San Ubaldo, Pinar del Río; 8: *M. savannarum*, Isla de la Juventud; 9: *M. pyramidata*, Ciudad de Camagüey, Camagüey; 10: *M. pyramidata*, Universidad Central de Las Villas, Villa Clara.

Tabla III. Promedio de la longitud del pistilo, un pétalo y los estambres de flores de cinco especies distilas del género *Melochia*. En cursivas se muestran los valores de las desviaciones estándar, para cada variable.

No.	Especie	Localidad	No. total de flores		Longitud de la Corola		Longitud del Pistilo		Longitud de Estambres	
			L	S	L	S	L	S	L	S
1	<i>Melochia parvifolia</i>	Cumanayagua, Cienfuegos	43	41	12,36	12,45	9,00	5,04	4,68	7,99
					1,29	1,16	0,95	0,42	0,42	0,75
2	<i>Melochia parvifolia</i>	Ciudad Camagüey, Camagüey	27	11	11,00	9,38	7,59	4,00	3,00	7,57
					2,00	0,97	1,07	1,00	1,00	0,86
3	<i>Melochia pyramidata</i>	Ciudad Camagüey, Camagüey	24	30	5,19	5,98	3,01	1,84	2,07	3,35
					0,57	0,55	0,51	0,28	0,36	0,60
4	<i>Melochia pyramidata</i>	Jardín Botánico Santa Clara, Villa Clara	11	15	7,07	7,54	5,40	3,98	2,75	4,82
					0,66	0,71	0,82	0,69	0,58	0,50
5	<i>Melochia tomentosa</i>	Playa Verraco, Santiago de Cuba	39	23	9,37	8,32	7,58	4,22	4,38	6,52
					1,44	0,93	1,32	0,58	0,69	1,05
6	<i>Melochia tomentosa</i>	Playa Santa Lucía, Camagüey	29	31	9,76	9,46	7,50	3,25	3,28	7,36
					1,27	0,84	0,83	0,55	0,57	0,69
7	<i>Melochia villosa</i>	San Jerónimo, Florida, Camagüey	14	21	10,32	9,72	7,35	4,45	4,02	5,43
					1,34	1,62	0,82	0,57	0,53	0,81
8	<i>Melochia villosa</i>	Aguada de Pasajeros, Cienfuegos	18	24	10,82	11,01	7,46	5,18	4,16	6,27
					0,67	1,22	0,59	0,47	0,36	0,67
9	<i>Melochia savannarum</i>	San Ubaldo, Pinar del Río	25	24	5,77	6,07	3,78	2,82	1,87	3,35
					0,72	0,60	0,54	0,33	0,36	0,40
10	<i>Melochia savannarum</i>	Isla de la Juventud	30	32	7,38	7,79	4,98	3,32	2,68	4,26
					1,04	1,34	0,80	0,75	0,31	0,79

4.2. Ecología de la polinización

En la caracterización de los polinizadores se observó que las poblaciones de *Melochia*, en Cuba, tienen sistemas de polinización generalistas (Anexo 1). Se identificó el orden *Hymenoptera* como el más frecuente en todas las poblaciones (Tabla IV).

Tabla IV. Morfoespecies de polinizadores más frecuente en cada población de *Melochia*.

Especies de <i>Melochia</i>	Poblaciones	Polinizador más frecuente
<i>M. nodiflora</i>	Ciudad de Camagüey, Camagüey.	<i>Exomalopsis pulchella</i>
	Universidad central de Las Villas (UCLV).	<i>Exomalopsis pulchella</i>
<i>M. parvifolia</i>	Ciudad de Camagüey, Camagüey.	<i>Apis mellifera</i>
	Cumanayagua, Cienfuegos.	<i>Apis mellifera</i>
<i>M. pyramidata</i>	Ciudad de Camagüey, Camagüey.	<i>Exomalopsis pulchella</i>
	Universidad central de Las Villas (UCLV).	<i>Lasioglossum parvum</i>
<i>M. savannarum</i>	Isla de la Juventud.	<i>Lasioglossum parvum</i>
	San Ubaldo, Pinar del Río.	<i>Lasioglossum parvum</i>
<i>M. tomentosa</i>	Playa Santa Lucía, Camagüey.	<i>Xylocopa cubaecola</i> Lucas
	Playa verraco, Santiago de Cuba.	<i>Apis mellifera</i>
<i>M. villosa</i>	Florida, Camagüey.	<i>Capsomeris atrata</i>
	Aguada de Pasajeros, Cienfuegos.	Apidae spp. 1

Tasas de visitas

Se encontró que, de forma general, la hora de mayor actividad de polinizadores del género *Melochia*, es en horas de la mañana, entre las 9:00 y las 11:00 y, en la tarde, entre las 15:00 y las 16:00. La menor actividad se reportó entre las 12:00 y 13:00 horas (Figura 4).

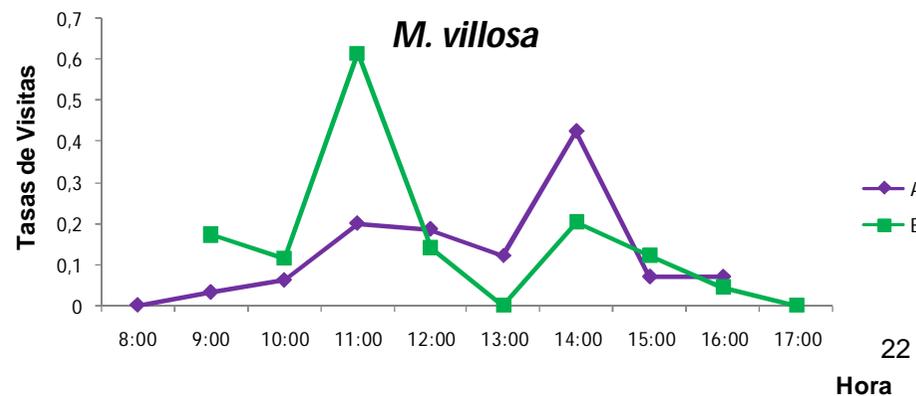
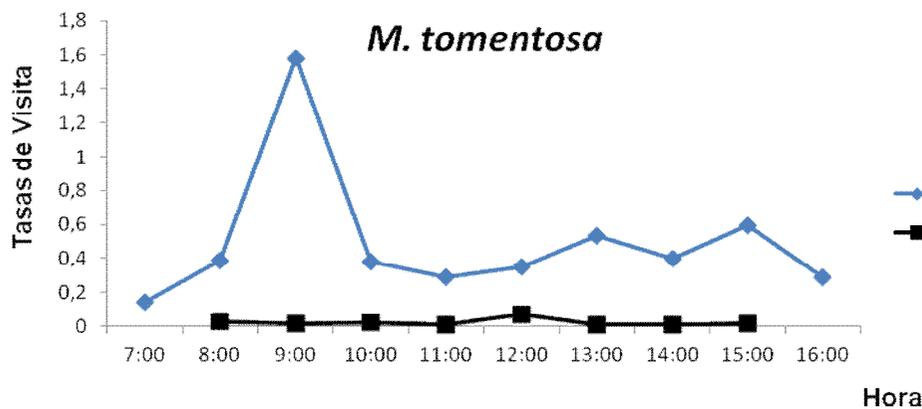
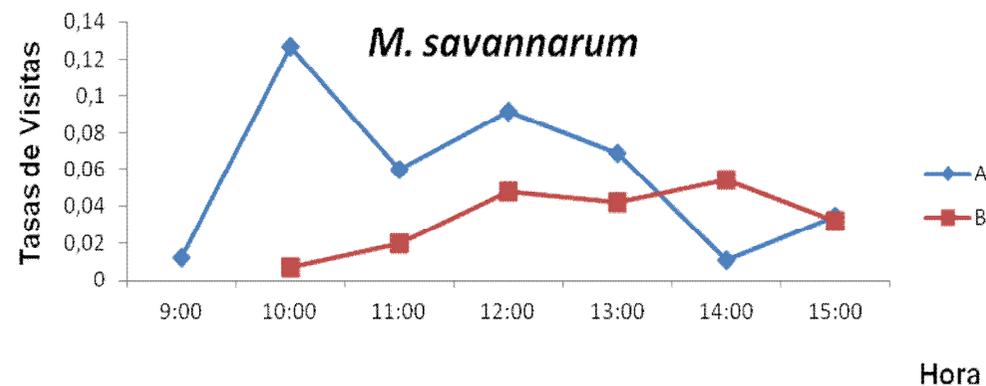
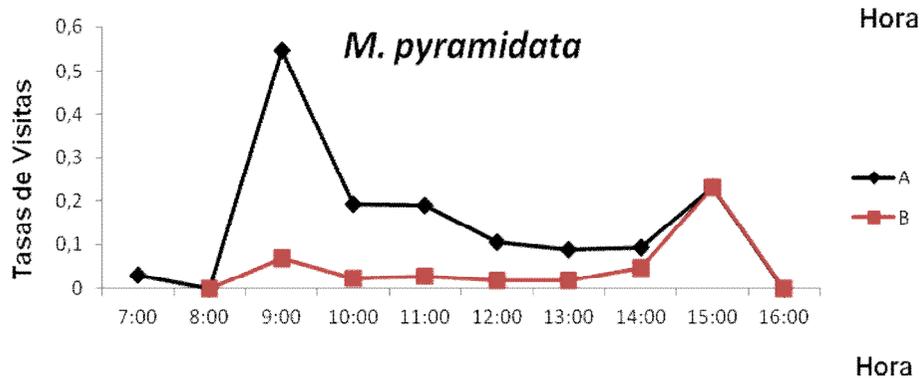
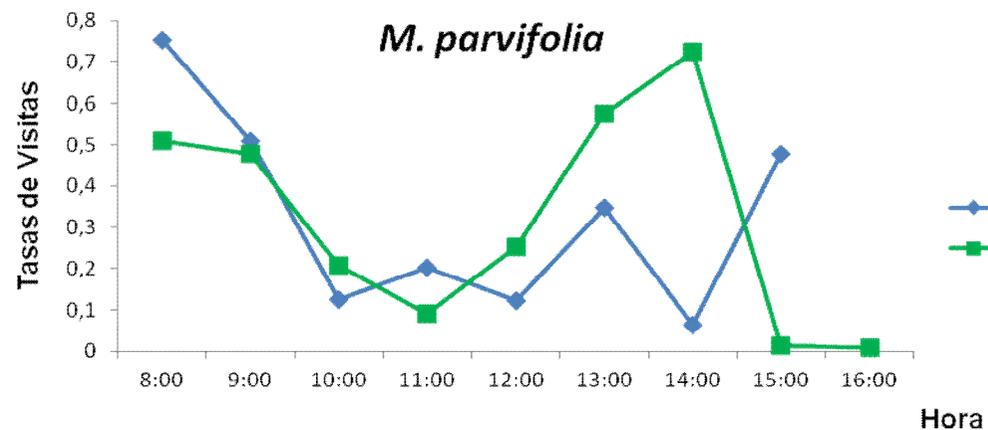
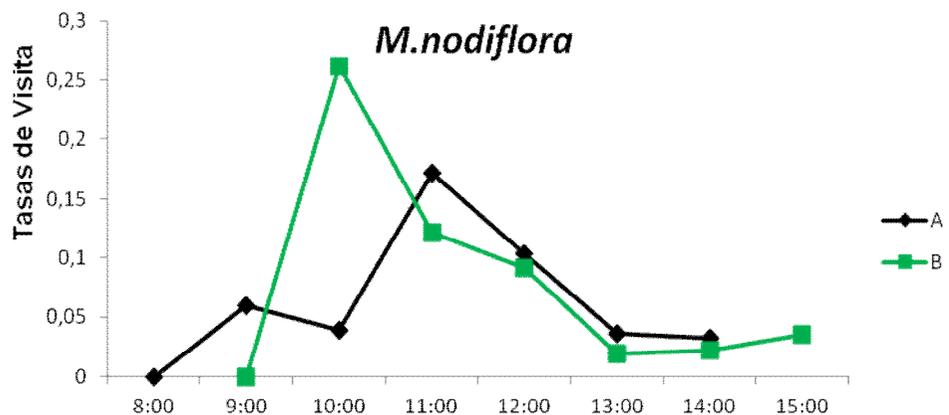


Figura 4. Tasas de visitas de los polinizadores, en 12 poblaciones de *Melochia*.

M. nodiflora (A: Universidad Central de Las Villas; B: ciudad de Camagüey), *M. parvifolia* (A: Cumanayagua, Cienfuegos; B: ciudad de Camagüey), *M. pyramidata* (A: Universidad Central de Las Villas; B: ciudad de Camagüey), *M. savannarum* (A: Isla de la Juventud; B: San Ubaldo, Pinar del Río), *M. tomentosa* (A: Playa Santa Lucía, Camagüey; B: Playa Verraco, Santiago de Cuba), *M. villosa* (A: Florida, Camagüey; B: Aguada de Pasajeros, Cienfuegos).

4.3. Eficiencia de polinizadores

Los valores de eficiencia de la polinización para cada morfo-especie de polinizador, de forma general, resultaron bajos (Tabla V). En las poblaciones, el valor general en acometer las funciones femenina y masculina, también, resultaron bajos (Tabla V).

La producción de flores fue significativamente diferente en la especie *M. parvifolia* (población de Cumanayagua, Cienfuegos), *M. villosa* (población de Florida, Camagüey) y *M. pyramidata* (población de ciudad de Camagüey, Camagüey). En el resto de las especies no se encontraron diferencias (Anexo 2; Anexo 5). Se encontró que la producción intermórfica de frutos y semillas, no presentó diferencias significativas, aclarando que, en la especie *M. villosa* de la localidad de Florida (Camagüey), no se encontró fructificación en los morfos (Anexo 2; Anexo 3; Anexo 4; Anexo 5).

En la comparación entre pares de poblaciones, para cada especie, se encontró que la producción de flores, en promedio, fue mayor para *M. nodiflora*, en la población de la Universidad Central de Las Villas (UCLV), Villa Clara. Para *M. pyramidata*, la mayor producción se encontró en la población de la UCLV. Para *M. tomentosa* el mayor promedio de producción de flores se encontró en Playa Santa Lucía, Camagüey. En el caso de *M. parvifolia* la mayor floración ocurrió en la población de Cumanayagua, Cienfuegos. *M. savannarum*, en Isla de la Juventud, resultó en promedio, más productiva que la población de San Ubaldo, Pinar del Río. Entre las poblaciones de *M. villosa*, la población de Aguada de pasajeros resultó la de mayor floración (Anexo 2).

Entre las poblaciones de *M. nodiflora*, el mayor promedio de producción de frutos, se encontró en la UCLV. La mayor fructificación de *M. pyramidata* se encontró en la población de la ciudad de Camagüey. La población de Playa Santa Lucía, fue la más productiva, para la especie *M. tomentosa*. Para *M. parvifolia*, la población con mayor producción de frutos resultó la de la ciudad de Camagüey. En la especie *M. savannarum* resultó mayor la población de San Ubaldo, Pinar del Río. La población, de *M. villosa* en

Aguada de Pasajeros, Cienfuegos, tuvo mayor fructificación, ya que, en el muestreo realizado en la población de Florida, Camagüey, la producción fue nula (Anexo 3).

La mayor producción de semillas de cada especie, se corresponde con la mayor producción de frutos en casi todas las poblaciones, excepto para *M. savannarum*, donde el mayor promedio de producción se encontró en Isla de la Juventud (Anexo 4).

Tabla V. Valores de eficiencia de algunas morfoespecies de polinizadores en 12 poblaciones, pertenecientes a seis especies, del género *Melochia*. *M. savannarum*: A) San Ubaldo, Pinar del Río; B) Isla de la Juventud; *M. parvifolia*: A) ciudad de Camagüey, Camagüey, B) Cumanayagua, Cienfuegos; *M. pyramidata*: A) UCLV, Villa Clara, B) ciudad de Camagüey; *M. tomentosa*: A) Playa Verraco, Santiago de Cuba, B) Playa Santa Lucía, Camagüey; *M. villosa*: A) Florida, Camagüey, B) Aguada de Pasajeros, Cienfuegos; *M. nodiflora*: UCLV, Villa Clara, B) ciudad de Camagüey, Camagüey.

No.	Especies	<i>M. savannarum</i>		<i>M. parvifolia</i>		<i>M. pyramidata</i>		<i>M. tomentosa</i>		<i>M. villosa</i>		<i>M. nodiflora</i>	
		A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
1	<i>Agraulis vanillae insularis</i>							0.0416			0.0214		
2	<i>Anartia jatrophae guantanamo</i>												0.7951
3	Apidae spp. 1										0.0980		
4	Apidae spp. 3										0.0101		
5	<i>Apis mellifera</i>			0.0739	0.1493			0.1066		0.1498			
6	<i>Ascia monuste</i>							0.0136	0.0050	0.0209			
7	<i>Calisto herophile herophile</i>												0.6530
8	<i>Capsomeris atrata</i>				0.1018								
9	<i>Capsomeris trifasciata</i>		0.1891							0.2480			
10	<i>Centris poecila</i>				0.0359			0.0225					
11	<i>Choranthus radians</i>									0.0891	0.0848		
12	<i>Cymaenes tripunctus</i>							0.0838					
13	Diptera spp. 4							0.0728					
14	Diptero spp. 3										0.0064		
15	<i>Exomalopsis pulchella</i>					0.0841	0.1495				0.1283	1.0707	0.2854
16	Formidae spp. 1					0.0042							
17	<i>Geron</i> sp.	0.0169											
18	<i>Heliconius chautonia ramsdeni</i>												0.3046
19	<i>Hemiargus hanno filenus</i>	0.0697	0.0017			0.0014		0.0109					
20	<i>Lassioglossum parvum</i>	0.5170	0.1205			0.1450	0.2268		0.1285				0.3911
21	Lepidoptera spp. 1				0.0547			0.0455					
22	<i>Megachile poeyi</i>				0.0128			0.2030					
23	<i>Nomada cubensis</i>									0.3304			0.1586
24	<i>Oarisma nanus</i>	0.0290											
25	<i>Ocyrtamus</i> sp2.									0.0114			
26	<i>Pachodynerus nasidens</i>											1.1910	0.3310
27	<i>Pyrgus oileus oileus</i>						0.0221						
28	<i>Pyrisitia दौरα</i>							0.0208					
29	<i>Synapte malitiosa</i>		0.0135										
30	<i>Xylocopa cubaecola</i>				0.0571				0.1877				

4.4. Eficiencia de polinizadores y reciprocidad

En el análisis de la relación entre la eficiencia de polinizadores y reciprocidad no se encontraron diferencias significativas (figura 5). El estadístico R-Cuadrada indica que el modelo ajustado explica solo un 3,0272% de la variabilidad en eficiencia de los polinizadores. Esto indica una relación relativamente débil entre la reciprocidad y la eficiencia de los polinizadores.

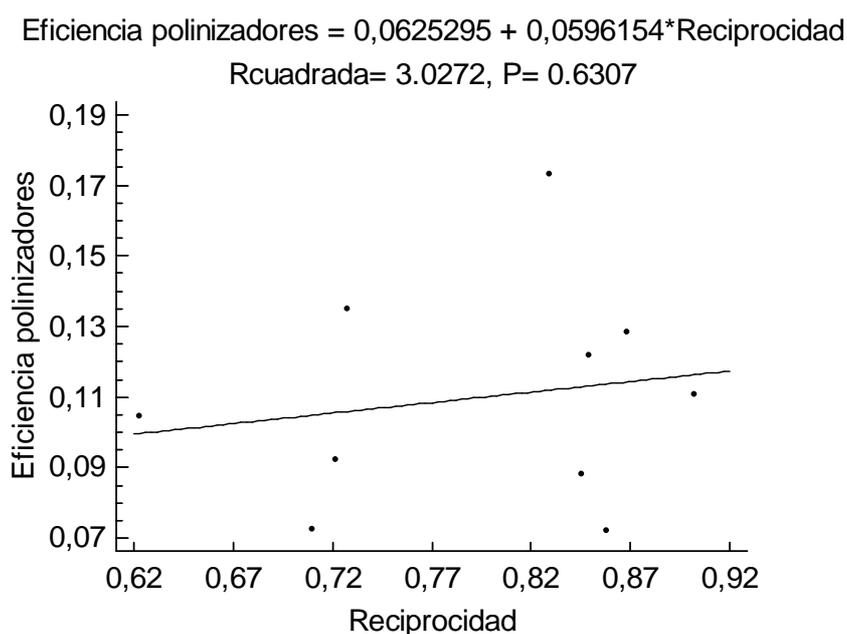


Figura 5. Relación entre la eficiencia de los polinizadores y la reciprocidad de la altura de estigmas y anteras en el género *Melochia*.

5. DISCUSIÓN

5.1. Morfometría floral y reciprocidad

De acuerdo con las mediciones morfométricas, la longitud de la corola en el género *Melochia* no presenta diferencias entre morfos (L y S) (Tabla III). Sin embargo, varios autores afirman que las diferencias en el tamaño y la morfología de la corola es una característica común, entre los morfos florales de especies heterostilas (Ganders, 1979). Posiblemente, en el caso de *Melochia*, la ausencia de diferencias en el despliegue floral entre los morfos, venga compensada con una mayor producción de flores por parte de uno de los morfos (ver Anexo 2; Anexo 5).

Las poblaciones de especies de *Melochia*, en Cuba, presentan altos índices de reciprocidad (mayores que 0.5) en la altura de estigmas y anteras de morfos contrarios (Sánchez *et al.*, 2013), donde el máximo valor es 1. Este resultado contrasta con lo planteado por Faivre y McDade (2001), quienes señalan la pobre reciprocidad que existe en muchos *taxa* distilos. En las poblaciones muestreadas, el mayor índice de reciprocidad lo presenta *Melochia tomentosa* (0.90) en Playa Santa Lucía, y el menor valor pertenece a *Melochia villosa* (0.62) en la población de Florida, Camagüey (Figura 3). Estos valores demuestran que, probablemente los granos de polen, de las especies del *Melochia* estudiadas (se excluye la especie monomórfica), deben ser transportados sobre regiones específicas en el cuerpo del polinizador, lo que favorecerá la fecundación intermórfica, como ha planteado anteriormente Massinga *et al.* (2005). De acuerdo con la condición hercógama que se observó en las flores de *Melochia* y la alta reciprocidad que presenta el género se puede pensar que la estabilidad de la heterostilia en el género está asegurada, ya que, según Sánchez *et al.* (2008), la proporción de polen legítimo depositado sobre estigmas apropiados de flores hercogamas sería mayor cuando son más recíprocas. Sin embargo, en la naturaleza, no es frecuente la hercogamia recíproca perfecta (Sánchez *et al.*, 2008).

5.2. Ecología de la polinización

Durante la investigación se encontró que las poblaciones de especies del género *Melochia* en Cuba son polinizadas por sistemas generalistas, que incluyen cuatro ordenes de insectos polinizadores, estos son, *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Diptera* y *Coleoptera* (Anexo 1), como se ha reportado por varios autores (Lemus-Jiménez y Ramírez, 2003;

Ramírez y Navarro, 2010). En el caso de las especies de *Melochia* esto puede deberse a las inflorescencias axilares, los colores rosados intensos, violáceos y blancos de las flores y a la disponibilidad de recompensas de polinización, tales como, polen y néctar. Además esto se corresponde, y pudiera explicar, el predominio del orden *Hymenoptera*, como polinizadores más frecuentes en todas las poblaciones muestreadas, si se atiende al síndrome de polinización por abejas (Van der Pijl y Donson, 1966).

Las mayores tasas de visitas de polinizadores, se reportan entre las 9:00 y las 11:00 y entre las 15:00 y las 16:00. El horario de menor actividad resultó de 12:00 a 13:00 (Figura 4). Esto debe estar dado por la conducta de forrajeo de especies de Himenópteros, las cuales, tienen gran actividad en horas de la mañana, poca actividad en horas del mediodía y nuevamente un aumento de la actividad de polinización en horas de la tarde (Van der Pijl y Donson, 1966). Las bajas tasas de visitas que se observaron en algunas especie, tales como, *M. savannarum* (en San Ubaldo, Pinar del Rio), *M. tomentosa* (en Playa Verraco, Santiago de Cuba) y *M. villosa* (Florida, Camagüey) (Figura 4), posiblemente se deba a factores climáticos, ambientales, geográficos e intrínsecas a cada localidad donde se realizaron los muestreos. Algunas poblaciones como las de *M. tomentosa* (en Playa Verraco, Santiago de Cuba) y *M. villosa* (Florida, Camagüey) han sufrido los efecto de disturbios antrópicos, tales como incendios y manejos diversos en el uso de la tierra, respectivamente. Además, la composición y abundancia del conjunto de polinizadores puede variar incluso de forma estacional, dentro de un único periodo reproductivo de la planta. (Gómez 2000a, 2000b)

5.3. Eficiencia de polinizadores

A pesar de los bajos valores obtenidos en la eficiencia de la polinización, se pudiera pensar que, en *Melochia* la dispersión – deposición legítima de polen (función femenina masculina), es suficiente para promover la fertilización cruzada (entre morfos) atendiendo a los valores de producción de frutos y semillas encontrados (Anexo 3; Anexo 4). Estos resultados también se corresponden con los planteamientos de Inouye *et al.* (1994), en relación a la eficiencia de la polinización, los cuales plantean que la polinización también esta dada por la producción total de polen en *taxa* distilos. Sistemas más eficientes, en la transferencia de polen, requerirán de una menor producción de polen para garantizar el éxito de la polinización. Por lo tanto, a partir de los valores de producción total de polen, que se observó en las especies de *Melochia* y la producción de frutos y semillas

encontrada, se puede decir que la eficiencia de la polinización es suficiente para garantizar el éxito reproductivo de las poblaciones. Sin embargo, se ha demostrado que pueden ser factores intrínsecos a la eficiencia femenina o masculina de los morfos, y no las diferencias en actividad de los polinizadores, los que determinan las diferencias encontradas en la eficiencia reproductiva (Domínguez *et al.*, 1997).

El análisis de eficiencia de polinizadores se determinó, principalmente, en los órdenes *Hymenoptera* y *Lepidoptera* (los más representados). Los resultados mostraron al orden *Hymenoptera* como el de mayor eficiencia en la mayoría de las poblaciones, en contraste a resultados obtenidos por Ferrero *et al.* (2011), donde el orden *Lepidoptera* fue el de mayor eficiencia. Esto podría responder a las particularidades de la morfología floral y al síndrome de polinización de *Melochia*, como se planteó anteriormente.

Los bajos valores de la eficiencia del conjunto de polinizadores, a nivel poblacional, podrían estar influenciados, también, por las bajas frecuencias de visitas encontradas en muchos casos (Anexo 1). En las poblaciones de *M. nodiflora* se observan los mayores valores, los cuales, posiblemente, representan un sesgo, ya que la menor hercogamia que se observa en la especie, facilita la autofecundación en esta especie autocompatible (Ramírez y Navarro, 2010).

5.4. Eficiencia de polinizadores y reciprocidad

La ausencia de una relación significativa entre la eficiencia de los polinizadores y la reciprocidad, esperada al seguir las predicciones de Darwin (1877), se contrapone a los resultados de Ferrero *et al.* (2011). Estos autores si encontraron relación significativa, y positiva, entre estas variables en las poblaciones de *Lithodora* y *Glandora* (Boraginaceae) estudiadas, excepto para *Glandora diffusa*. La relación relativamente débil en el género *Melochia* (figura 5), posiblemente se deba a la variabilidad observada en la conducta de los polinizadores en el forrajeo, como por ejemplo, *Lassioglossum parvum*. Esta es una especie recolectora de polen y néctar pero cuya conducta evidencia una exhaustiva recolección del primero según se pudo apreciar en las observaciones de campo. Por otra parte, la morfología floral de *Melochia*, caracterizada por la ausencia de tubo floral, a diferencia de la mayoría de las flores de *taxa* heterostilos (Lloyd Y Webb, 1992a) podría afectar la relación con los polinizadores y por tanto la eficiencia de los mismos durante la búsqueda de la recompensa floral. También la densa disposición de las flores en la

inflorescencia, podría atentar contra la eficiente función de especies de polinizadores de gran talla, como es el caso de *Xylocopa cubaecola*. Esta especie recolecta polen en las regiones posteriores del cuerpo cuando, en ocasiones, hace contacto de forma accidental con otras flores de la misma inflorescencia, pero distintas a las que explota como recurso trófico.

6. CONCLUSIONES

1. Las especies del género *Melochia*, en Cuba, no poseen diferencias morfológicas, entre morfos florales, en cuanto al tamaño de la corola y presentan un alto índice de reciprocidad, ya que, en todas las poblaciones estudiadas el valor es mayor que 0.5.
2. Las especies de *Melochia* tienen sistemas de polinización generalistas, donde el orden Hymenoptera es el más frecuente y Lepidoptera el más diverso.
3. Los polinizadores de las especies cubanas de *Melochia*, presentan baja eficiencia en acometer las funciones femenina y masculina de las flores, tanto a nivel poblacional como a nivel específico (para cada morfoespecie de polinizador).
4. La ausencia de una relación significativa entre la eficiencia de polinizadores y la reciprocidad entre la altura de estigmas y anteras, en las especies de *Melochia* en Cuba, podría apuntar a que los polinizadores no juegan el papel esperado de las predicciones de Darwin y del modelo evolutivo de Lloyd y Webb, pero este resultado parece estar relacionado con las particularidades de la morfología floral de las especies de *Melochia*.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

1. Adler, L. S., y R.E. Irwin (2006): Comparison of pollen transfer dynamics by multiple floral visitors: Experiments with pollen and fluorescent dye. **Annals of Botany**. 97: 141–150.
2. Aguiar, J.M.R.B.V., L.M. Pansarin, J.D. Ackerman y E.R. Pansarin (2012): Biotic versus abiotic pollination in *Oeceoclades maculata* (Lindl.) Lindl. (Orchidaceae). **Plant Species Biology**. 27:86-95.
3. Armbruster, W. S., R. Pérez-Barrales, J. Arroyo, M.E. Edwards y P. Vargas (2006): Three-dimensional reciprocity of floral morphs in wild flax (*Linum suffruticosum*): a new twist on heterostyly.
4. Arroyo, J. (2002): *Narcissus* (Amaryllidaceae), la evolución de los polimorfismos florales y la conservación más allá de las “listas rojas”. **Revista Chilena de Historia Natural**. 75: 39-55.
5. Arroyo, J., S.C.H. Barrett, R. Hidalgo y W.W. Cole (2002): Evolutionary maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). **American Journal of Botany**. 89(8): 1242–1249.
6. Baker, A.M., J.D. Thompson y S.C.H. Barrett (2000): Evolution and maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus*. II. Fitness comparisons between style morphs. **Heredity**, 84: 514-524.
7. Baker, H.G. (1966): The Evolution, Functioning and Breakdown of Heteromorphic Incompatibility Systems. I. The Plumbaginaceae. **Evolution**. 20(3): 349-368.
8. Baker, H.G. (1961): Heterostyly and homostyly in *Lithospermum canescens* (Boraginaceae). **Rhodora**. 63:229-235.
9. Barrios, D. (2008): Biología de la polinización de *Leptocereus scopulophilus* (Cactaceae) en el Pan de Matanzas, Cuba. Tesis de Diploma, Facultad de Biología, Universidad de La Habana.
10. Barrett, S.C.H. (2010): Darwin’s legacy: the forms, function and sexual diversity of flowers. **Phil. Trans. R. Soc. B**. 365: 351–368.

11. Barrett, S. C. H. (2002): The evolution of plant sexual diversity. *Nat. Rev. Genet.* 3: 274–284. (doi:10.1038/nrg776).
12. Barrett, S.C.H., L.K. Jesson y A.M. Baker (2000): The Evolution and Function of Styler Polymorphisms in Flowering Plants. *Annals of Botany* 85 (Supplement A): 253-265.
13. Barrett, S.C.H. (1992): Evolution and function of heterostyly. *Monographs on Theoretical and Applied Genetics* 15. Springer-Verlag. Berlin.
14. Barrett, S.C.H. (1977): The breeding system of *Pontederia rotundifolia* L., a tristylous species. *New Phytol.* 78:209-220.
15. Casper, B.B. y E.L. Charnow (1982): Sex Allocation in Heterostylous Plants. *J. theor. Biol.* 96:143-149.
16. Charlesworth, D. & B. Charlesworth (1979): The maintenance of distyly. *American Naturalist.* 114: 499-513.
17. Conner, J.K., R. Davis y S. Rush (1995): The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators. *Oecologia* 104: 234-245.
18. Cox, P.A. (1991): Abiotic pollination: an evolutionary escape for animal-pollinated angiosperms. *Phil. Trans. R.Soc, Lond. B.* 333:217-224.
19. Crowe, L.K. (1964): The evolution of outbreeding in plants. I. The angiosperms. *Heredity* 19: 435-457.
20. Darwin, C. (1877): The different forms of flowers on plants of the same species. London, UK: John Murray.
21. Domínguez, C.A., G. Ávila-Sakar, S. Vásquez-Santana y J. Márquez-Guzmán (1997): Morphobased male sterility in the tropical distylous shrub *Erythroxylum havanense* (Erythroxylaceae). *Am. J. Bot.* 84: 626-632.
22. Dulberger, R. (1992): Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome. In: Barrett SCH (ed): Evolution and function of heterostyly, *Monographs on theoretical and applied genetics*. Springer-Verlag, Berlin, pp 41–77.

23. Faegri, K. y L. van der Pijl (1979): *The Principles of pollination ecology*. Oxford Pergamon Press.
24. Fægri, K. y L. van der Pijl (1966): *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press. Oxford.
25. Faegri, K., y L. van der Pijl (1971): *The principles of pollination ecology*. Second edition. Pergamon Press, New York and London.
26. Faivre, A.E. y L.A. McDade (2001): Population-level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? **American Journal of Botany**. 88: 841–853.
27. Fernández, A. y J. Grande (2007): Contribución al estudio del género *Melochia* L. (Sterculiaceae) en Venezuela. **Rev. Fav. Agron.** (LUZ). 24 Supl. 1:444-449.
28. Ferrero, V., I. Chapela, J. Arroyo, y L. Navarro (2011): Reciprocal style polymorphisms are not easily categorised: the case of heterostyly in *Lithodora* and *Glandora* (Boraginaceae). **Plant Biology**. (Suppl. 1), 7-18.
29. Ferrero, V., J. Arroyo, P. Vargas, J.D. Thompson y L. Navarro (2009): Evolutionary transitions of style polymorphisms in *Lithodora* (Boraginaceae). **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics**. 11: 111-125.
30. Ganders, F.R. (1979): The Biology of Heterostyly. **New Zealand Journal of Botany**, 17: 607-635.
31. Gómez, J. (2002): Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. **Revista Chilena de Historia Natural**. 75: 105-116.
32. Gómez, J.M. (2000a): Effectiveness of ants as pollinators of *Lobularia maritima*: effects on main sequential fitness components of the host plant. **Oecologia**. 122: 90-97.
33. Gómez, J.M. (2000b): Phenotypic selection and response to selection in *Lobularia maritima*: importance of direct and correlational components of natural selection. **Journal of Evolutionary Biology**. 13: 689-699.

34. Goldberg, A. (1967): The genus *Melochia* L. (Sterculiaceae). Contributions from the United States National Herbarium 34: 191–363.
35. Goulson, D. (1999): Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 185 – 209.
36. Hammer, Ø., D.A.T. Harper y P.D. Ryan (2001): PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):9 pp.
37. Hildebrand, F. (1866): Über den Trimorphismus in der Gattung *Oxalis*. *Monatsber. Akad. Wiss. Berlin* 356.
38. Herrera, C.M. (1989): Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the “quantity” component in a plant-pollinator system. **Oecologia**. 80: 241-248.
39. Hernández, A. y J.F. Ornelas (2003): Correlación morfo-específica en flores de *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). *Bol Soc Bot México*. 73:35–41.
40. Herrera C.M. (1987): Components of pollinator «quality»: comparative analysis of a diverse insect assemblage. **Oikos**. 50: 79-90.
41. Ivey, C.T., P. Martinez y R. Wyatt (2003): Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae). **American Journal of Botany**. 90: 214–225.
42. Inouye, D.W., D.E. Gill, M.R. Dudash y C.B. Fenster (1994): A model and lexicon for pollen fate. **Am J Bot**. 81:1517–1530
43. Kevan PG (1978) Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. In: Richards AJ (ed) *The pollination of flowers by insects*. Linnean Society of London, vol 6, Academic Press, London, pp 51–78.
44. Kohn, J.R. y S.C.H. Barret (1992): Experimental studies on the functional significance of heterostyly. *Evolution*

45. Labandeira, C.C. y J.J. Sepkoski (1993): Insect diversity in the fossil record. **Science**. 261: 310-315.
46. Lemus-Jiménez, L.J., N. Ramírez (2003): Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. **Acta Cient Venez**. 54:97–114.
47. Linder, H.P. (1998): Morphology and the evolution of wind pollination. En: Owens S.J. y P.J. Rudall (eds.) *Reproductive Biology in Systematics, Conservation and Economic Botany*. Royal Botanic Gardens, Kew: 123-135.
48. Lloyd, D. G. y C. J. Webb (1992a): The evolution of heterostyly. En: *Evolution and function of heterostyly* (ed. S. C. H. Barrett), pp. 151-178. *Monographs on Theoretical and Applied Genetics* 15. Springer-Verlag. Berlin.
49. Lloyd, D. G. y C. J. Webb (1992b): The selection of heterostyly. En: *Evolution and function of heterostyly* (ed. S. C. H. Barrett), pp. 179-207. *Monographs on Theoretical and Applied Genetics* 15. Springer-Verlag. Berlin.
50. Lloyd, D.G., C.J. Webb y R. Dulberger (1990): Heterostyly in species of *Narcissus* (Amarillydaceae) and *Hugonia* (Linaceae) and other disputed cases. **Plant Systematic and Evolution**. 172: 215-227.
51. Machado, I.C. y M. Sazima (2008): Pollination and breeding system of *Melochia tomentosa* L. (Malvaceae), a keystone floral resource in the Brazilian Caatinga. *Flora* 203: 484–490.
52. Martin, F.W. (1967): Distyly, self-incompatibility, and evolution in *Melochia*. **Evolution**. 21: 493–499.
53. Massinga, P.H., S.D. Johnson y L.D. Harder (2005): Heteromorphic Incompatibility and Efficiency of Pollination in Two Distylous *Pentanisia* Species (Rubiaceae). **Annals of Botany** 95: 389–399.
54. Matsuki, Y., R. Tateno, M. Shibata y Y. Isagi (2008): Pollination efficiencies of flower-visiting insects as determined by direct genetic analysis of pollen origin. **American Journal of Botany**. 95(8): 925–930.

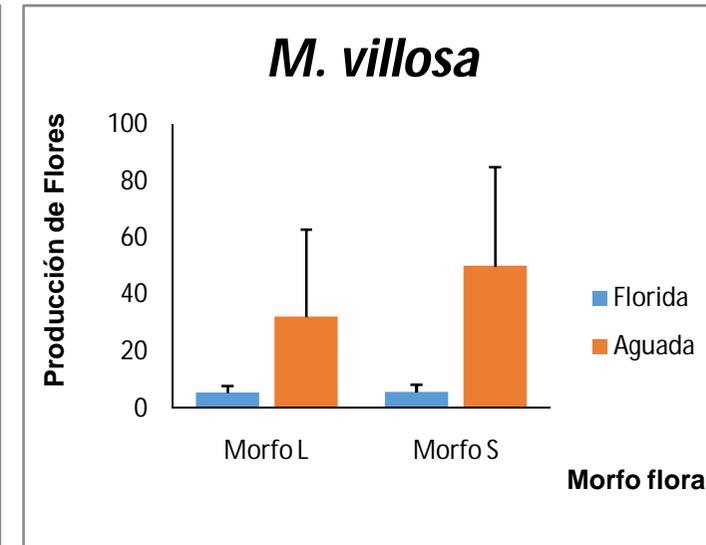
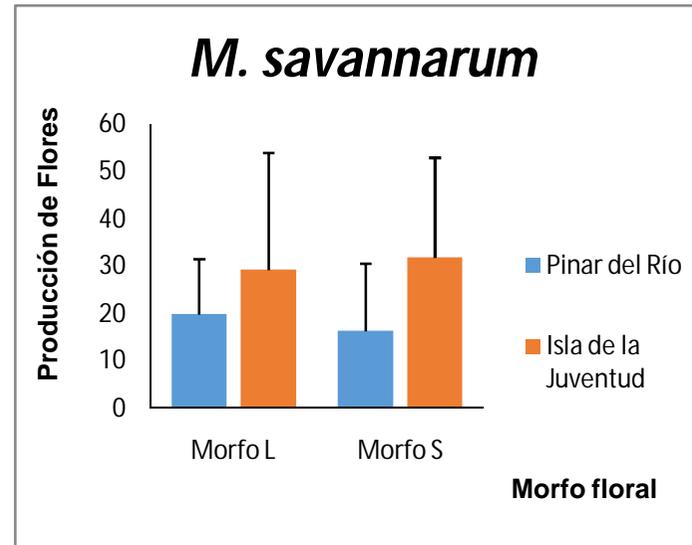
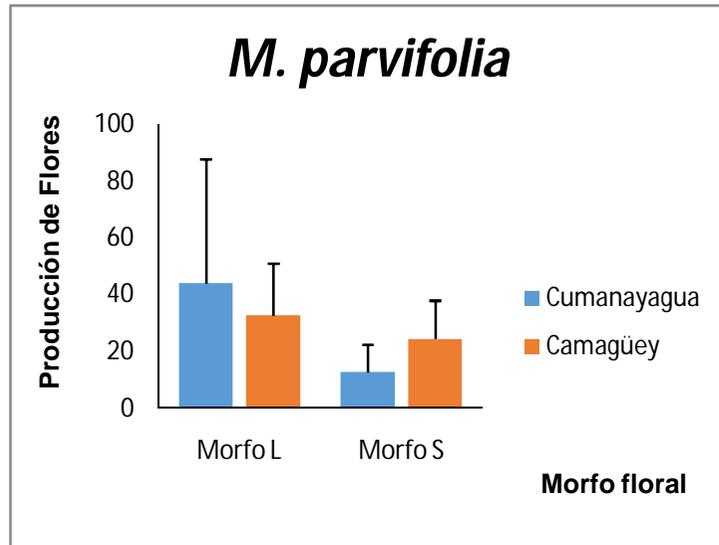
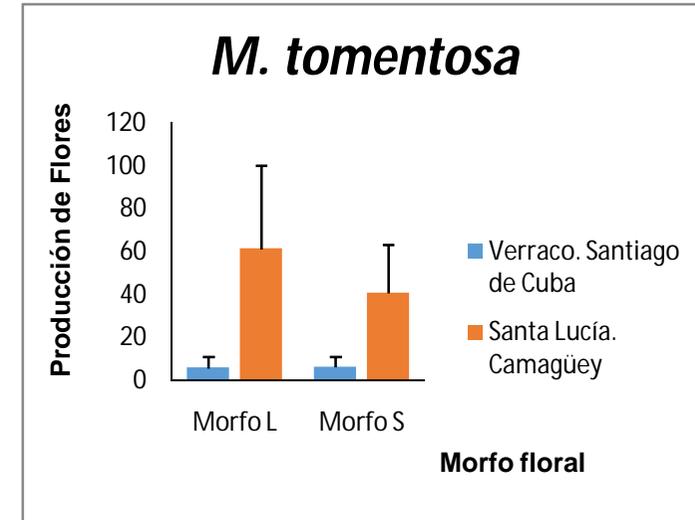
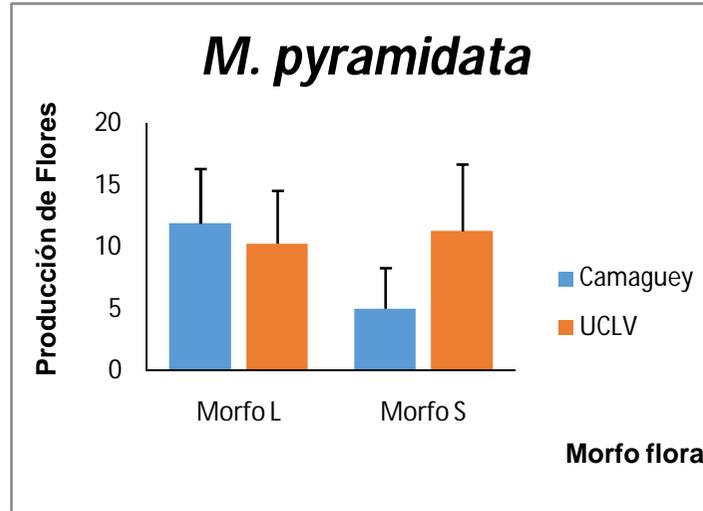
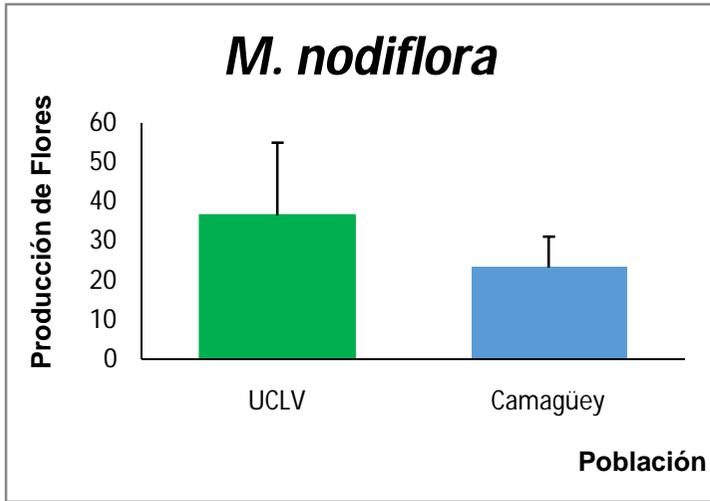
55. Mayfield, M.M., N.M. Waser y M.V. Price (2001): Exploring the 'most effective pollinator principle' with complex flowers: Bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. **Annals of Botany**. 88: 591–596.
56. Murawski, D.A. y L. E. Gilbert (1986): Pollen flow in *Psiguria warscewiczii*: A comparison of Heliconius butterflies and hummingbirds. **Oecologia** 68: 161–167.
57. Olesen, J.M. y E. Warncke (1989): Flowering and seasonal changes in flower sex-ratio and frequency of flower visitors in a population of *Saxifraga hirculus*. **Holarctic Ecology**. 12: 21–30.
58. Ollerton, J. (1999): La evolución de las relaciones polinizador-planta en los Artrópodos. **Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa** (España) 26: 741-758.
59. Ollerton, J. (1996): Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology*. 84: 767-769. Pérez-Barrales,
60. Pérez, R. (2005): La evolución de la heterostilia en *Narcissus*: análisis macro y microevolutivo. Tesis para optar al título de Doctora en Biología por la Universidad de Sevilla, España.
61. Primack, R.B. y J.A. Silander (1975): Measuring the relative importance of different pollinators to plants. **Nature**. 255: 143–144.
62. Proctor, M., P. Yeo y A. Lack (1996): Breeding Systems: How Important is Cross-pollination? *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Oregon.
63. Rademaker, M.C.J., T.J. de Jong y P.G.L. Klinkhamer (1997): Pollen dynamics of bumble-bee visitation on *Echium vulgare*. **Functional Ecology**. 11: 554 – 563.
64. Ramírez, N. y Y. Brito (1990): Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan Llanos. **Am J Bot.** 77:1261–1271
65. Ramírez, N. y L. Navarro (2010): Trends in the reproductive biology of Venezuelan *Melochia* (Malvaceae) species. **Plant Syst Evol.** 289:147-163.

66. Rasband, W.S., ImageJ, National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>, 1997- 2004
67. Raven, P.H., R.F. Evert y S.E. Eichhorn (2005): *Biology of plants*. New York : W.H. Freeman.
68. Richards, A.J. (1998): Lethal linkage and its role in the evolution of plant breeding systems. En: *Reproductive biology* (ed. S. J. Owens & P. J. Rudall), pp. 71-83. Royal Botanic Gardens. Kew.
69. Ruiz-Martín, J. (2011): Algo que fascinó a Darwin: La evolución del polimorfismo floral en el género *Linum* (Linaceae). **Chronica naturae**, 1: 46-54.
70. Sánchez, J.M., V. Ferrero y L. Navarro (2013): Quantifying reciprocity in distylous and tristylous plant populations. *German Botanical Society and The Royal Botanical Society of the Netherlands*. 15(3): 616-620.
71. Sánchez, J.M., V. Ferrero y L. Navarro (2008): A New Approach to the Quantification of Degree of Reciprocity in Distylous (sensu lato) Plant Populations. **Annals of Botany**. 102: 463–472.
72. Santos, R. (2011): La evolución del polimorfismo estilar a diferentes escalas: una evaluación de la hipótesis Darwiniana. Tesis para optar al título de Doctora en Biología por la Universidad de Sevilla. Facultad de Biología. Universidad de Sevilla.
73. Schulke, B., y N.M. Waser (2001): Long-distance pollinator flights and pollen dispersal between populations of *Delphinium nuttallianum*. **Oecologia**. 127: 239–245.
74. Scagel, R.F., R.J. Bandoni, G.E. Rouse, W.B. Schofield y J.R. Stein (1973): El reino vegetal. Los grupos de plantas y sus relaciones evolutivas. The University of British Columbia, Canadá. Ediciones Omega, S.A.-Barcelona-11. 570-582 pp.
75. Stebbins, G. L. (1970): Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 1: 307-326.

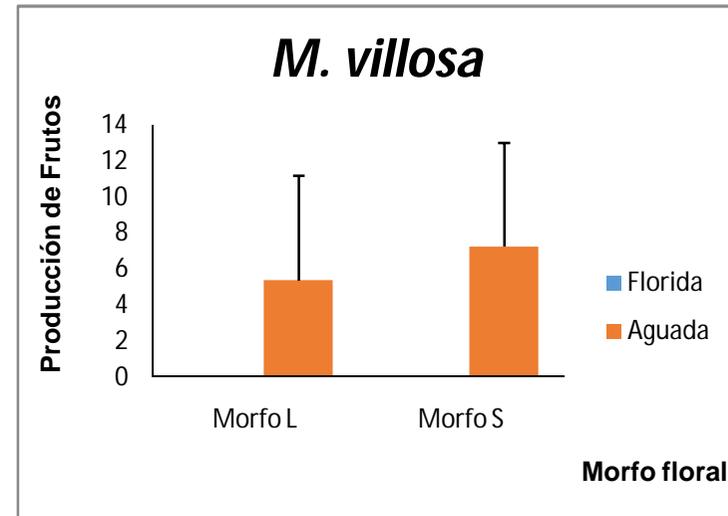
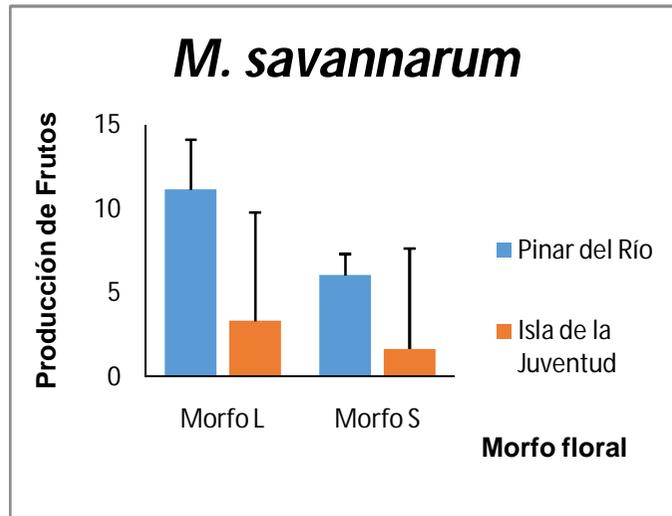
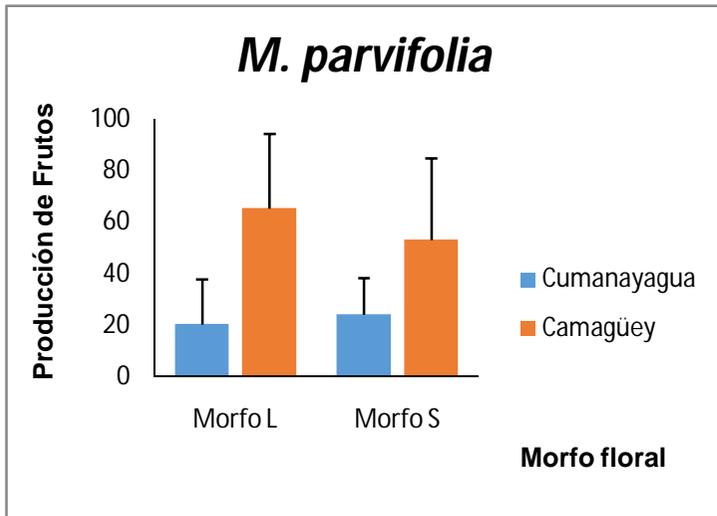
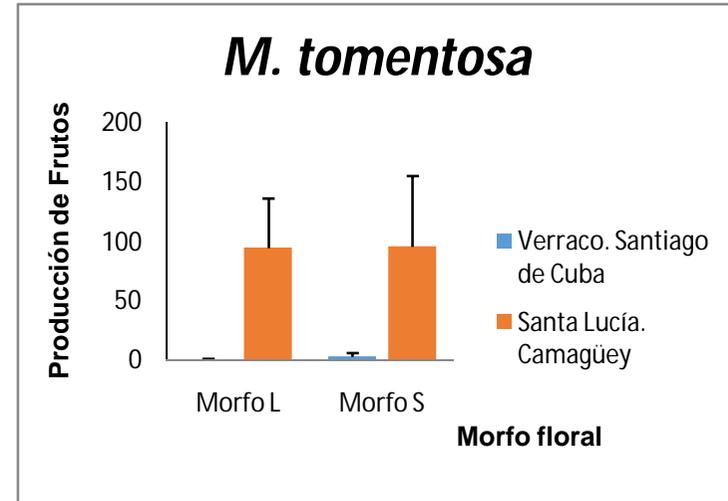
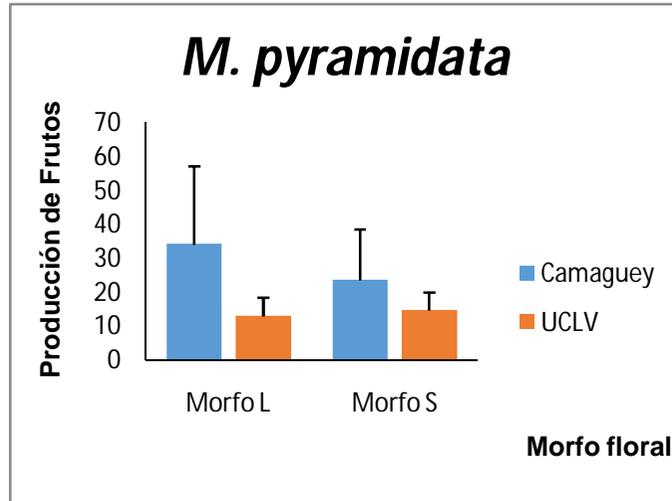
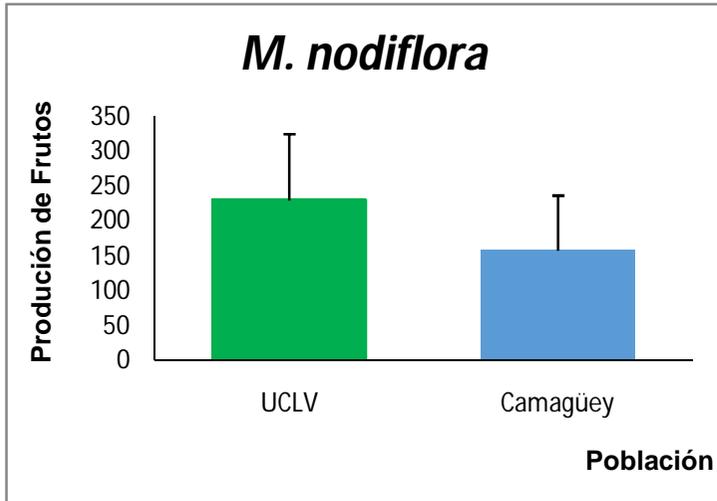
76. Thompson J.D. (2001): How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? **Oecologia**. 126: 386-394.
77. Trejo, R.E. (2007): Dinámica de la polinización de *Agave difformis*, *A. garciae-mendozae* y *A. striata* (Agavaceae) en la Barranca de Metztitlán, Hidalgo. Tesis de Diploma, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
78. Van der Pijl, L. y C.H. Dodson (1966): Orchid flower: Their Pollination and Evolution. Univ. Miami Press, Coral Gables, Florida, E.U.
79. Web, C.J. y D.G. Lloyd (1986): The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. NZ J Bot. 24: 163-178.
80. Widén, B. y M. Widén (1990): Pollen limitation and distance-dependent fecundity in females of the clonal gynodioecious herb *Glechoma hederacea* (Lamiaceae). **Oecologia**. 83: 191–196.
81. Zar, J.H. (1999): Biostatistical Analysis. Interactive Composition Corporation, New Jersey, EE. UU, 663 pp.

32	<i>Mesopliaazurea</i>	0.0563				
33	<i>GlyptegeraeuspunctatissimusBoheman</i>		0.0012			
34	<i>Cryptocephalusmarginicollis</i>		0.0003			
35	<i>Hylephilaphylaeus</i>			0.0155		
36	<i>Nomia (Acunomia) robinsoni</i>			0.0036		
37	<i>Augochlora (Augochlora) elegans</i>			0.0009		
38	<i>Pyrisitia dina</i>			0.0082		
39	<i>Heraclidesandraemonandraemon</i>				0.0128	
40	<i>Heliconiuschautoniaramsdeni</i>					0.0351
41	<i>Pachodynerusnasidens</i>					0.0185 0.0398
42	<i>Capsomerisatrata</i>					0.0012
43	<i>Geronsp.</i>	0.0795				
44	<i>Ocyptamussp.</i>				0.1174	
45	<i>Ocyptamussp2.</i>				0.0704	
46	<i>Sphecidae spp1.</i>	0.0070				
47	<i>Formidaespp. 1</i>			0.0009		
48	<i>Apidae spp2.</i>			0.0018		
49	<i>Diptera spp. 1</i>	0.0070				
50	<i>Diptera spp. 5</i>					0.0030
51	<i>Dipterospp. 6</i>				0.0094	

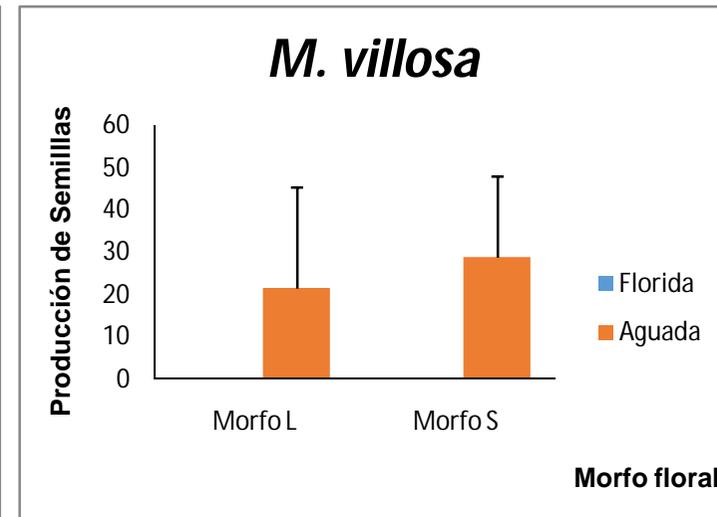
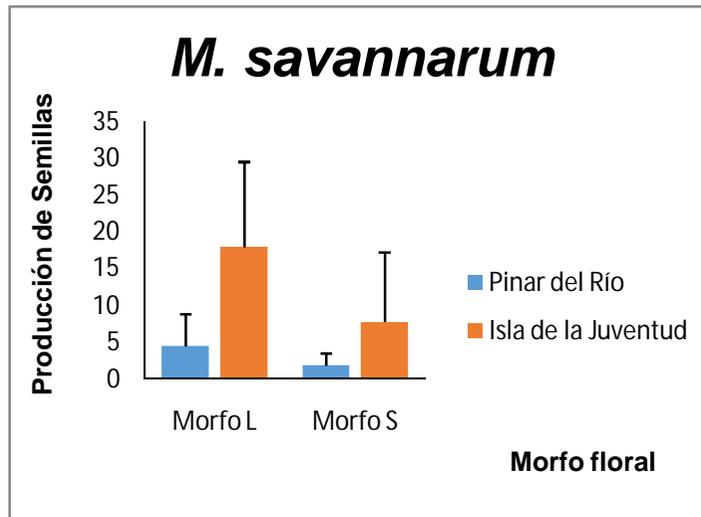
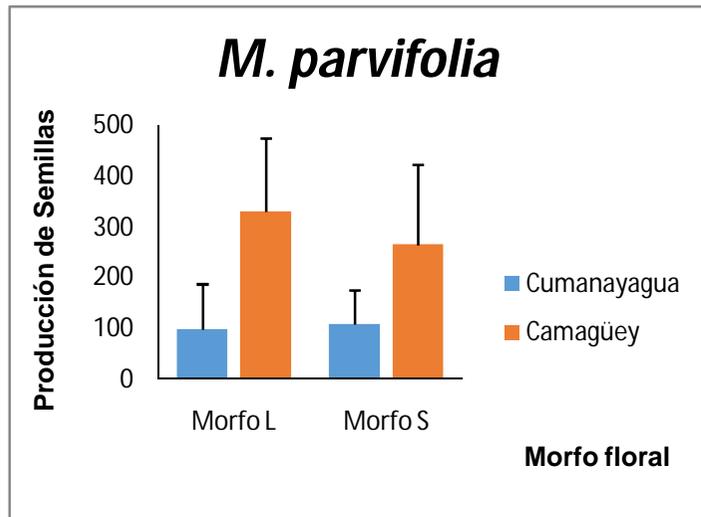
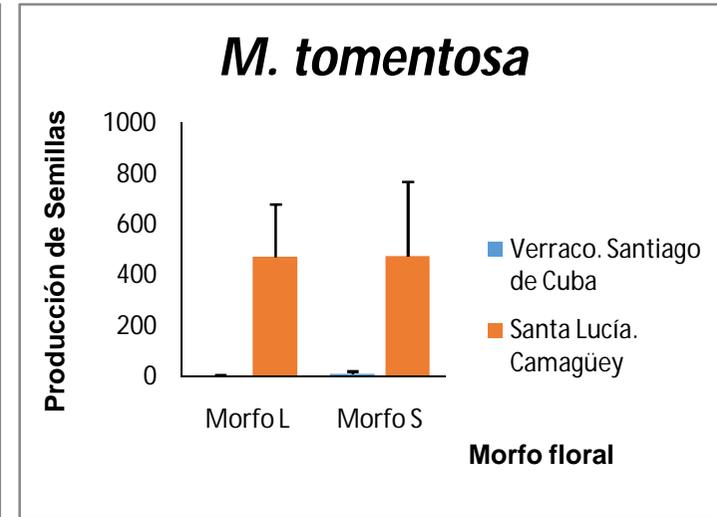
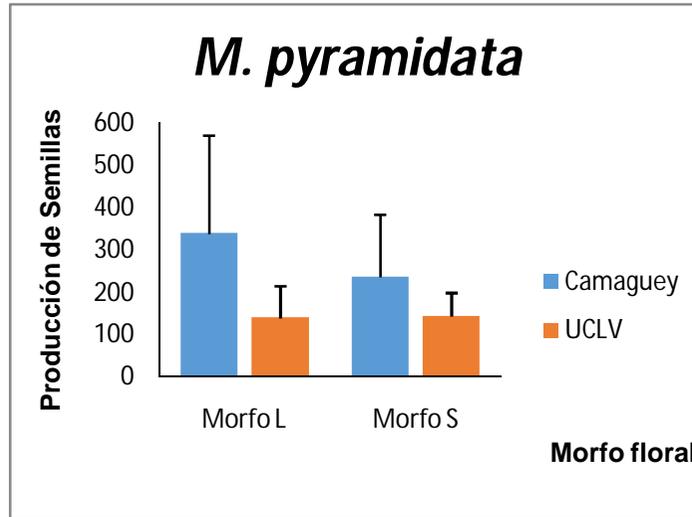
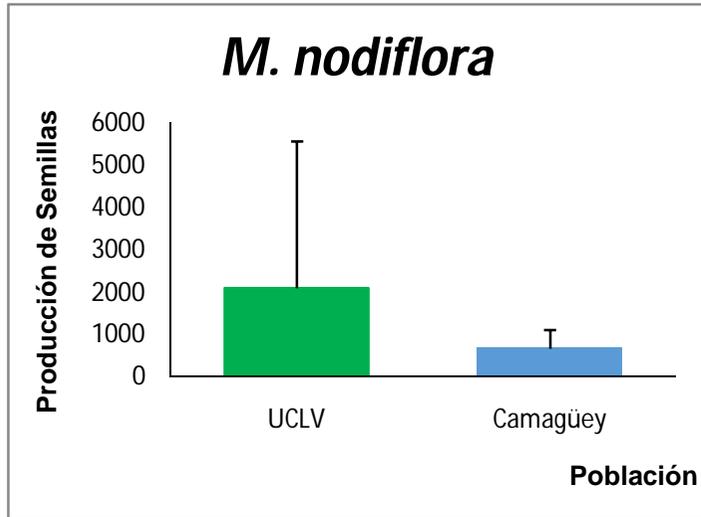
ANEXO2. Promedio de la producción de flores en las dos poblaciones de seis especies del género *Melochia*.



ANEXO 3. Promedio de la producción de frutos en las dos poblaciones de seis especies del género *Melochia*.



ANEXO 4. Promedio de la producción de semillas en las dos poblaciones de seis especies del género *Melochia*.



ANEXO 5. Valores de t student y p según la producción de flores frutos y semillas en 10 poblaciones distilas del género *Melochia*.

Especie	Población	Flores		Frutos		Semillas	
		t student	Valor de p	t student	Valor de p	t student	Valor de p
<i>M. savannarum</i>	San Ubaldo, Pinar del Río	1,668	0,117	1,128	0,278	1,361	0,194
	Isla de la Juventud	1,380	0,189	0,458	0,653	0,611	0,550
<i>M. tomentosa</i>	Playa Santa Lucía, Camagüey	1,299	0,214	-0,038	0,969	-0,022	0,982
	Playa Verraco, Santiago de Cuba	-0,197	0,846	-1,902	0,077	-1,866	0,083
<i>M. parvifolia</i>	Cumanayagua, Cienfuegos	-2,247	0,041*	-1,411	0,179	1,436	0,172
	Ciudad Camagüey, Camagüey	1,017	0,326	0,800	0,436	0,868	0,399
<i>M. villosa</i>	Aguada de Pasajeros, Cienfuegos	-1,081	0,297	-0,646	0,528	-0,667	0,51528
	San Jerónimo, Florida, Camagüey	-2,597	0,014*	-	-	-	-
<i>M. pyramidata</i>	Jardín Botánico Santa Clara, Villa Clara	-0,410	0,687	-0,653	0,524	-0,105	0,917
	Ciudad Camagüey, Camagüey	3,526	0,003*	1,074	0,300	1,059	0,307

(*): Valores de $p < 0,05$