

Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Centro de Estudios Jardín Botánico de Villa Clara



Tesis en opción al Título Académico de Máster en Conservación de la
Biodiversidad
Mención (*Flora y Vegetación*)

**Estructura poblacional y biología de la polinización de
Rhytidophyllum lomense (Gesneriaceae) en Topes de Collantes,
Cuba**

Autor: Lic. Lesly Díaz Suárez

Tutor: Dr. C. Michel Faife Cabrera

Santa Clara, 2017

Resumen

El éxito reproductivo de una especie depende de cómo la biología floral atrae a los polinizadores y cuan eficientes son estos en la remoción y deposición de polen. Cuando las visitas de polinizadores son escasas, las plantas desarrollan mecanismos reproductivos para asegurar la producción de semillas. El éxito reproductivo incide sobre la estructura de las poblaciones. *Rhytidophyllum lomense* tiene diseño floral tubular, que sugiere polinización por colibríes y alto nivel de autogamia y de limitación de polen. El objetivo de este trabajo fue determinar cómo la biología floral influye sobre el éxito reproductivo y la estructura poblacional de la especie en Topes de Collantes. Los estudios se realizaron en tres poblaciones. Para describir la morfología floral se tuvo en cuenta ocho variables. Para determinar la capacidad de autogamia se calculó el índice de auto-fertilización. Se realizaron observaciones directas a las flores para determinar los polinizadores. Se calcularon los índices de limitación polínica, frutos/flores, semillas/flores y semillas/óvulos como medidas de la eficiencia de los polinizadores. Las flores de *R. lomense* son protóginas con antesis y producción de néctar diurnos. Se demostró que es una especie auto-incompatible donde solo *Chlorostilbon ricordii* puede considerarse como polinizador. La baja tasa de visitas del colibrí y los valores de los índices calculados evidencian baja eficiencia del polinizador. En todas las poblaciones hay alta mortalidad temprana, lo que puede estar relacionado con una baja germinación de las semillas o problemas en el establecimiento de las plántulas. Teniendo en cuenta estos resultados y otros patrones como extensión de presencia y de ocupación, y riesgo de extinción se propone la categoría de Vulnerable para la especie estudiada.

Índice

I. Introducción	1
II. Revisión Bibliográfica	4
2.1. Biología floral	4
2.1.1. Morfología floral	5
2.1.2. Funcionamiento floral	7
2.2. Biología de la polinización	9
2.2. Sistemas reproductivos	9
2.2.1. Eficiencia de la polinización	11
2.2.2. Mecanismos de aseguramiento reproductivo	12
2.3. Estructura poblacional	13
2.3.1. Tablas de vida y curvas de supervivencia	14
2.4. La familia Gesneriaceae en Cuba	15
2.4.1. Características generales de <i>Rhytidophyllum lomense</i> (Urb.) C.V. Morton.....	16
III. Materiales y Métodos	19
3.1. Sistema de estudio	19
3.2. Biología floral	20
3.2.2. Funcionamiento floral	23
3.4. Ecología de la polinización en la población ubicada en el Sendero “Caburní”	25
3.5. Estructura poblacional	25
IV. Resultados	27
4.1. Biología floral	27
4.1.1. Morfología floral	27
4.1.2. Funcionamiento floral	28
4.2. Sistema reproductivo en la población ubicada en el Sendero “Caburní”	30
4.3. Ecología de la polinización en la población Sendero “Caburní”	31
4.4. Estructura poblacional de <i>Rhytidophyllum lomense</i>	33
V. Discusión	36
5.1. Influencia de la biología floral en el éxito reproductivo de <i>Rhytidophyllum lomense</i>	36
5.1.1. Sistema reproductivo de <i>Rhytidophyllum lomense</i>	36
5.1.2. Polinizadores y tasa de visitas de <i>Rhytidophyllum lomense</i>	37
5.1.3. Eficiencia de la polinización de <i>Rhytidophyllum lomense</i>	38

5.2. Estructura poblacional de <i>Rhytidophyllum lomense</i> en Topes de Collantes.....	40
5.2.1. Conservación de <i>Rhytidophyllum lomense</i>	41
VI. Conclusiones	43
VII. Recomendaciones.....	44
VIII. Referencias bibliográficas	45

I. Introducción

Las especies endémicas con distribución geográfica restringida se han convertido en la preocupación central de la conservación, teniendo en cuenta la necesidad de conservar estas especies amenazadas por la destrucción y fragmentación de hábitat (Navarro y Guitián, 2002). En tal sentido, el conocimiento de la biología de la polinización de una planta provee información útil para tomar decisiones de conservación, principalmente en miembros aislados de la flora cuyas poblaciones disminuyen (Jabis *et al.*, 2011; McMullen, 2012).

Para que los esfuerzos de conservación en especies raras sean exitosos son indispensables estudios de biología reproductiva. También es imprescindible el conocimiento del estado de su población y de los procesos dinámicos que afectan su tamaño y distribución. Tanto la estructura poblacional como la biología reproductiva dependen de la biología floral de la especie en cuestión (Primack *et al.*, 2001).

La biología floral estudia el conjunto de rasgos que definen morfológica y funcionalmente a las flores. Tiene gran importancia para el éxito reproductivo de las angiospermas, ya que los rasgos florales constituyen los atractivos para los polinizadores (Ashman y Morgan, 2004). Dichos rasgos pueden ser morfológicos como el color, tamaño y forma o funcionales como la antesis y la producción de néctar. La diversidad entre las angiospermas de rasgos florales y sus combinaciones determinan que las flores sean visitadas por determinados polinizadores específicos.

La especialización en grupos funcionales de polinizadores que se comportan y ejercen presiones selectivas similares en las flores, y de esta forma generan correlaciones entre los rasgos florales, es conocido como síndrome de polinización (Armbruster *et al.*, 2000; Fenster *et al.*, 2004; Kishore *et al.*, 2012). La especialización de una especie por un polinizador depende de su contribución relativa al éxito reproductivo de la planta. Dicha contribución se genera a partir de la transferencia de polen, y de la forma en que su tasa de visitas y eficiencia de polinización varía con la expresión de rasgos florales determinados (Schemske y Horvitz, 1984; Herrera, 1987; Wilson y Thomson, 1991). Sin embargo, cuando hay fluctuaciones en las visitas de los polinizadores efectivos, o ausencia de ellas, los rasgos florales evolucionan para propiciar la auto-fertilización.

En condiciones de escasez o ausencia de polinizadores, la auto-fertilización puede convertirse en una ventaja al producir mecanismos de aseguramiento reproductivo como la

autogamia (Charlesworth, 2006; Jorge *et al.*, 2015). Cuando la transferencia y recepción de polen no es efectiva por parte de los polinizadores, este mecanismo asegura el éxito reproductivo de especies con flores hermafroditas.

La estructura poblacional de las plantas depende del éxito reproductivo, a través su capacidad de producir semillas. Numerosos estudios enfocados en la estructura poblacional de plantas definen a las semillas como el primer estado de vida (Begon *et al.*, 2006). Los estados de vida o de edades, proporción de sexos y tasa de crecimiento, supervivencia y reproducción, definen la estructura que está presente a todas las poblaciones naturales (Monge *et al.*, 2008), y reflejan el estado real de las mismas (Xiao *et al.*, 2012).

La especie *Rhytidophyllum lomense* (Urban) C.V. Morton, perteneciente a la tribu *Gesnerieae* (Gesneriaceae), se encuentra formando poblaciones aisladas en un rango geográfico restringido. Dichas poblaciones se enfrentan a numerosas amenazas entre las que se encuentran la pérdida del hábitat y la disminución de la calidad del mismo debido a las invasiones biológicas, la tala selectiva y la fragmentación. Estas razones determinan que la especie tenga la categoría de Amenazada en la Lista Roja de la Flora Cubana (González-Torres *et al.*, 2016). No obstante, se carece de suficiente información que permita una adecuada evaluación del estado de conservación de la especie y precisar su categoría de amenaza.

La forma de la corola en esta especie se ajusta al diseño floral tubular presente en la tribu *Gesnerieae* (Freiberg, 2007; Martén-Rodríguez y Fenster, 2008). Este rasgo floral y otros, como color anaranjado brillante, permiten predecir el síndrome de polinización por colibríes. Las recompensas florales limitadas, una tasa de visitas baja, limitación polínica y altos niveles de auto-polinización potencial, son características descritas para este diseño en *Gesnerieae* (Martén-Rodríguez *et al.*, 2009). Según Caro y O'doherty (1999), estas limitantes generan problemas con el éxito reproductivo, lo que unido a la fragmentación de hábitat, podría ocasionar una disminución de las poblaciones y cambios en la estructura de las mismas.

Problema

La especie *Rhytidophyllum lomense* presenta un diseño floral que en la tribu *Gesnerieae*, a la que pertenece, indica bajo éxito reproductivo y problemas en la estructura de sus poblaciones.

Hipótesis

La biología floral de la especie *Rhytidophyllum lomense* determina el éxito reproductivo y la estructura poblacional de la misma con implicaciones para su conservación.

Objetivo General

Determinar el efecto de la biología floral sobre el éxito reproductivo y la estructura poblacional de la especie *Rhytidophyllum lomense* en Topes de Collantes.

Objetivos Específicos

- Caracterizar la biología floral de la especie *Rhytidophyllum lomense* en Topes de Collantes.
- Evaluar la capacidad de autogamia de *Rhytidophyllum lomense* en la población del Sendero “Caburní” de Topes de Collantes.
- Determinar la eficiencia de los polinizadores de *Rhytidophyllum lomense* en la población del Sendero “Caburní” de Topes de Collantes.
- Analizar la estructura poblacional de las poblaciones de *Rhytidophyllum lomense* en diferentes localidades de Topes de Collantes.

II. Revisión Bibliográfica

2.1. Biología floral

La flor es un órgano compuesto en el que todos los complementos estructurales y funcionales están presumiblemente adaptados a la reproducción sexual mediada por animales (Raven, 1972). La biología floral estudia el conjunto de rasgos que definen morfológica y funcionalmente a las flores y su importancia para el éxito reproductivo de las angiospermas, ya que constituyen atractivos para los polinizadores. Los atractivos comunes son los pétalos (su forma, tamaño y color), el néctar y el polen (Strasburger *et al.*, 1974; Charlesworth y Charlesworth, 1987; Ashman y Morgan, 2004).

Según Darwin (1862), los estudios de rasgos florales se determinan por caracteres independientes como el tamaño de las flores, la forma el color, la calidad y/o composición del néctar y el tamaño y profundidad de la corola (Nilsson, 1988; Hodges, 1995; Schemske y Bradshaw, 1999; Herrera, 2001). Estos rasgos determinan la morfología de las flores.

A los rasgos morfológicos se suman los caracteres funcionales como la antesis, longevidad floral, dinámica en producción de néctar y momentos de receptividad de estigmas y apertura de anteras. La evolución de estos rasgos florales y sus combinaciones juegan un importante papel en la dinámica de las poblaciones ya que determinan las interacciones entre plantas y polinizadores (Kudo y Harder, 2005; Willmer, 2011; Patiny, 2011).

Darwin (1862) describió una serie de caracteres morfológicos y funcionales de las flores de especies de orquídeas para demostrar la existencia de una clara asociación entre quienes son los principales polinizadores de una especie de planta. Determinó además, las combinaciones de rasgos florales funcionales o estructurales que permiten la polinización por determinados animales. De esta forma se iniciaba el estudio de lo que hoy se conoce como síndromes de polinización o síndrome floral (Proctor *et al.*, 1996).

Los síndromes de polinización están definidos como un conjunto de rasgos florales, e incluso recompensas florales, asociados con la atracción y utilización de un grupo específico de animales como polinizadores (Faegri y Van der Pijl, 2013; Wilson *et al.*, 2004; Rosas-Guerrero *et al.*, 2014). El concepto de síndrome de polinización implica la especialización en grupos funcionales de polinizadores. Dichos grupos se comportan de manera similar en las flores y ejercen presiones selectivas similares, que a su vez, generan correlaciones entre los rasgos florales (Armbruster *et al.*, 2000; Fenster *et al.*, 2004; Kishore *et al.*, 2012).

En la tribu *Gesnerieae* se presentan varios síndromes de polinización. Algunos de ellos son: i) flores diurnas con corolas tubulares de colores brillantes que son polinizadas por colibríes; ii) flores con dehiscencia nocturna de las anteras y corolas acampanadas de colores blancas o verdes que son polinizadas por murciélagos; iii) flores con dehiscencia nocturna de las anteras y corolas subacampanadas de variados colores que son visitadas por murciélagos, mariposas y colibríes. Otros fenotipos incluyen, iv) flores blancas tubulares como en *Gesneria humilis* donde aún el sistema de polinización es desconocido, y v) flores radiales del género *Bellonia* asociadas con polinización por abejas (Martén-Rodríguez y Fenster, 2010). Dichos síndromes están determinados por los caracteres morfológicos y funcionales de las flores.

2.1.1. Morfología floral

Diferentes características de las flores pueden ser seleccionadas por los polinizadores. En términos de morfología floral, los polinizadores responden a caracteres florales como forma, tamaño, simetría, olor y color, y estas señales usualmente actúan como indicadores de la calidad y cantidad de las recompensas florales (Herrera, 1993; Celedón-Neghme *et al.*, 2007; Gómez y Perfectti, 2010).

Las angiospermas muestran una asombrosa variedad de formas, tamaños y colores de flores. La forma y tamaño de las mismas evoluciona en respuesta a la fuerte selección ejercida por los polinizadores. Dicha selección favorece las formas con mayor atractivo (y/o recompensa) para los polinizadores, a través de un aumento de la eficiencia de la polinización (Moller y Sorci, 1998; Endress, 1999; Gómez y Perfectti, 2010). Dentro de la diversidad de formas se encuentran las flores acampanadas, tubulares, subacampanadas y radiales.

En flores de plantas neotropicales de la familia Gesneriaceae se han diversificado una notable variedad de formas. Así, corolas estrechas en *Drymonia* funcionan como una barrera, evitando o reduciendo las visitas de las abejas y otros insectos. Grant y Grant (1968) propusieron que las aberturas estrechas de las corolas en las flores polinizadas por colibríes funcionan para reducir las visitas de abejas. Clark *et al.* (2015) sugieren que la selección para reducir la pérdida de polen y néctar por los insectos fue el principal impulsor del estrechamiento evolutivo de las corolas en este género. Alternativamente, las corolas estrechas y el tamaño pueden haber evolucionado para aumentar la precisión y la consistencia de la colocación de polen por los colibríes.

El tamaño de las flores está determinado por la proboscis y la forma del cuerpo de los visitantes florales efectivos. Este rasgo floral se enfoca principalmente en función de un mejor alcance de los nectarios por los polinizadores efectivos en la deposición de polen (Muchhala y Thomson, 2009; Abrahamczyk y Renner, 2015).

El color puede estar determinado por la bioquímica o por las propiedades visuales de sus pigmentos (Schemske y Bradshaw, 1999; Schmidt *et al.*, 2004; Renoult *et al.*, 2013). En la interacción entre polinizador y planta, la selección natural está mediada fundamentalmente por el color de las flores y la habilidad limitada del polinizador de percibir y distinguir diferentes colores (Harder, 1986; Feinsinger, 1987; Faegri y Van der Pijl, 2013).

El rango de longitud de onda percibida por los animales es una de las mayores diferencias entre los taxones de polinizadores (Chittka *et al.*, 2001). Las aves diurnas, como los colibríes, perciben el color en el rango de 300 y 660 nm. Su visión está caracterizada por detectar longitudes de onda larga (rojo), media (amarilla) y corta (azul), además un pigmento sensible a la luz ultravioleta que los humanos no detectan (Hart *et al.*, 2000). Los insectos perciben el color en el rango de 300 y 550 nm, y detectan los pigmentos ultravioleta, azul y verde. Además, este grupo de polinizadores tiene falta de sensibilidad hacia el color rojo (Briscoe y Chittka, 2001). Por otro lado, los murciélagos tienen una visión en colores muy pobre, se basan en otras señales para encontrar y orientarse hacia las flores (Jacobs, 1993).

Otro carácter importante en la morfología floral, es la longitud de las estructuras reproductoras y la distancia entre ellas. En algunas flores los estambres y el pistilo no sobresalen de la flor, mientras que en otras son mucho mayores que la corola. Cada una de estas situaciones está determinada igualmente por la morfología y forma de forrajeo del polinizador (Stebbins, 1957; Lloyd y Shoen, 1992).

La distancia que separa las estructuras reproductoras se denomina hercogamia. Brys y Jacquemyn (2011), durante el estudio de tres especies del género *Centaureum*, demostraron que la disminución de la hercogamia es altamente responsable de una mayor eficiencia del mecanismo de autogamia. Estos autores refieren además, que incluso dentro de la misma especie el nivel de autogamia puede mostrar variación, lo que contribuye a variaciones en la cantidad de semillas producidas.

2.1.2. Funcionamiento floral

Las flores pueden ser seleccionadas por polinizadores a través de caracteres de índole funcional, como son: la antesis, la longevidad floral, la dinámica en la receptividad de estigmas, la apertura de anteras, y la dinámica en la producción de néctar. La caracterización de los mismos permite, al igual que los caracteres morfológicos, analizar la relación de las flores con sus polinizadores.

En el caso de la antesis, se refiere al momento en que abren las flores. Esta puede ser diurna, nocturna o ambas. Dicho carácter está determinado por el horario de visitas de los polinizadores eficientes. Así, por ejemplo, dentro de la diversidad en la tribu *Gesneriaese* pueden encontrar estos tipos de antesis (Martén-Rodríguez y Fenster, 2008). En especies de esta tribu con síndrome de polinización solo por colibríes la antesis generalmente es diurna, de acuerdo con el horario de forrajeo de estas aves. Otras con síndrome de polinización solo por murciélagos la antesis es considerada nocturna. Por último, especies donde ambos grupos de animales son considerados eficientes la antesis es tanto diurna como nocturna (Martén-Rodríguez *et al.*, 2009).

Las flores hermafroditas son protoginas o androginas en dependencia del momento de receptividad del estigma y la apertura de las anteras. En las flores protoginas el estigma está receptivo antes de que ocurra la apertura de las anteras. En las flores androginas pasa lo contrario, primero ocurre la apertura de las anteras y luego está receptivo el estigma. Pueden necesitarse uno o más días para que las flores, con estas particularidades, sean temporalmente hermafroditas o que cambien de sexo.

En muchas especies con flores cosexuales la fase de presentación de polen está temporalmente desplazada del período de receptividad del estigma. Esta condición es conocida como dicogamia (Lloyd y Webb, 1986). La dicogamia (al igual que la hercogamia) reduce la interferencia polen-estigma y actúa como un mecanismo que promueve la fertilización cruzada.

Para las especies auto-compatibles en general, la hercogamia y la dicogamia han sido considerados como los factores determinantes en sus sistemas de apareamiento (Lloyd y Webb, 1986; Bertin y Newman, 1993; Kalisz *et al.*, 2012). Una menor separación espacial (en el caso de la hercogamia) y/o temporal (dicogamia) de las funciones femenina y masculina entre flores de plantas auto-compatibles son los rasgos que influyen

mayoritariamente sobre el aumento de la auto-polinización y de la capacidad de autogamia (Herlihy y Eckert, 2004; Charlesworth, 2006; Karron *et al.*, 2009).

La cantidad y tiempo de producción de néctar afecta positivamente los sucesos de polinización y la eficiencia reproductiva en muchas plantas con flores. Las visitas de polinizadores se convierten en más largas y frecuentes cuando la producción de néctar aumenta (Mitchell y Waser, 1992; Meléndez-Ackerman *et al.*, 1997). En plantas con flores hermafroditas, la influencia de la cantidad de néctar es un factor importante en los sucesos reproductivos femeninos y masculinos (Mitchell y Waser, 1992). Específicamente, la función masculina se asocia más fuertemente con la tasa y producción de néctar y con la cantidad de visitas de polinizadores que la función femenina (Carlson, 2007).

La disponibilidad de néctar y el número de flores abiertas, son rasgos florales importantes para atraer polinizadores colectores de esta recompensa floral. Para algunos polinizadores los beneficios varían positivamente con la disponibilidad del néctar. El costo del forrajeo disminuye con un mayor número de flores por individuo, porque los vuelos entre plantas son menos frecuentes. Entonces, mayor número de polinizadores son atraídos a plantas individuales de especies con abundante néctar y muchas flores abiertas (Ohashi y Yahara, 2001).

La cantidad de néctar producido por una especie está en correspondencia con el polinizador de la misma y su conducta de forrajeo (Mitchell y Waser, 1992; Cresswell, 1999; Kudo y Harder, 2005). Por ejemplo, en especies polinizadas por colibríes se pueden observar grandes volúmenes de néctar (Sanmartín-Gajardo y Sazima, 2005). Esto se debe a que los colibríes tienen una buena memoria espacial y pueden recordar la localización de las plantas con altos recursos de néctar, visitándolas más frecuentemente (Gass y Garrison, 1999). Sin embargo, Martín-Rodríguez y Fenster (2008) y Martín-Rodríguez *et al.* (2010) encontraron que en las gesneriáceas antillanas se produce un promedio de solo 12,5 μ l en las especies polinizadas exclusivamente por colibríes.

La evolución de los rasgos florales tanto morfológicos como funcionales está determinada en gran medida por la selección mediada por polinizadores. Las variaciones entre dichos rasgos afectan el nivel de atracción de las flores hacia los polinizadores y consecuentemente influyen sobre la eficiencia reproductiva (Mothershead y Marquis, 2000; Fenster *et al.*, 2004; Faegri y Van der Pijl, 2013; Irwin *et al.*, 2015).

2.2. Biología de la polinización

El conocimiento de la biología de la polinización de una planta provee información útil para tomar decisiones relacionadas con su conservación, principalmente en miembros aislados de la flora cuyas poblaciones disminuyen (Jabis *et al.*, 2011; McMullen, 2012). Los estudios de biología de la polinización contribuyen al entendimiento de los sistemas que envuelven las interacciones planta-polinizador. Dichos estudios esclarecen preguntas ecológicas y evolutivas como el grado de interdependencia entre plantas y animales, la biología reproductiva de las comunidades de plantas, y la disponibilidad del recurso por los vectores de polen (Smith-Ramírez *et al.*, 2005).

La calidad de un polinizador depende de su abundancia y la frecuencia de visitas a la planta, su tendencia a remover y depositar grandes cantidades de polen, su fidelidad a la especie y su modelo de movimiento dentro y entre los individuos de la especie de planta (Herrera, 1987). Otros autores como Armbruster y Herzig (1984), señalan que la probabilidad del contacto con las anteras por visita, la probabilidad de contacto con el estigma por visita, y la frecuencia de visita son las mejores formas de determinar la importancia del polinizador. Estas características incorporan la remoción y deposición de polen como componentes del éxito reproductivo de la planta y son relativamente fáciles de medir en el campo.

La selección en cuanto a la transferencia y recepción de polen es considerada como la fuerza principal en la evolución de las flores de las angiospermas. Algunas especies han alcanzado una alta especialización y son polinizadas por un único visitante especialista mientras que otras especies tienen acceso a una gran variedad de polinizadores (Feinsinger, 1983; Faegri y Van der Pijl, 2013).

2.2. Sistemas reproductivos

La estrategia reproductiva de las plantas depende en parte de la forma y la función de las unidades sexuales (estambres, pistilos, flores y/o inflorescencias). Estas determinan los modelos de dispersión y recepción de polen (Charlesworth, 2006). En dependencia de esto y de la conducta y constancia del polinizador, las estrategias de apareamiento varían desde xenogamia obligada a autogamia.

Las plantas pueden ser auto-incompatibles o auto-compatibles. Las plantas auto-compatibles con producción espontánea de semillas no dependen de vectores de polen para la fertilización, lo que puede causar depresión por endogamia. Las auto-incompatibles

obligadas podrían estar limitadas en el crecimiento poblacional si la auto-incompatibilidad reduce el éxito reproductivo. No obstante, por lo general, estas plantas tienen una alta diversidad genética (Hamrick y Godt, 1996; Strong y Williamson, 2007).

La fertilización cruzada brinda la oportunidad del flujo de genes entre y/o inter poblaciones, lo que incrementa la diversidad genética y, potencialmente refuerza el potencial de la descendencia y su adaptación (Morran *et al.*, 2009). Sin embargo, la fertilización cruzada genera altos costos energéticos, por ejemplo al producir las características atractivas y las recompensas florales (Barrett, 1998; Knight *et al.*, 2005).

Teniendo en cuenta que las especies auto-compatibles muestran un alto potencial de auto-fertilización, los individuos pueden producir prole a través de la combinación de ambos sistemas de apareamiento: autogamia y xenogamia (Goodwillie y Ness, 2005). En condiciones de escasez o ausencia de polinizadores, la auto-fertilización puede convertirse en una ventaja al producir mecanismos de aseguramiento reproductivo, y preservar los genotipos mejor adaptados de la población (Lloyd y Schoen, 1992; Charlesworth, 2006; Jorge *et al.*, 2015). Sin embargo, esto genera un costo por reducción de la diversidad genética de la población, y potencialmente deriva en depresión por endogamia (Barrett, 1998; Navarro y Guitian, 2002; Charlesworth, 2006).

La depresión por endogamia está catalogada como el principal factor regulador de los sistemas de apareamiento y la de los cambios evolutivos de auto-fertilización a fertilización cruzada o viceversa. La transición desde fertilización cruzada a auto-fertilización se produce cuando la depresión es baja (Herlihy y Eckert, 2002). De esta forma, las poblaciones en que la depresión por endogamia está reducida por el rango de expansión son más susceptibles a las invasiones y aumentan las mutaciones que conduzcan a la auto-fertilización (Bataillon y Kirkpatrick, 2000). Estas poblaciones donde se presenta la auto-polinización realizan selección hacia mecanismos de aseguramiento reproductivo (Schoen *et al.*, 1996).

En la tribu *Gesnerieae*, altos niveles de auto-polinización potencial fueron encontrados únicamente en flores tubulares; sin embargo, se evidencia gran variación entre especies (4-90% de producción de frutos provenientes de polinización con visitantes excluidos). En otros diseños florales de la tribu los niveles de auto-polinización autónoma se encuentran en el rango de 0 a 9% (Martín-Rodríguez y Fenster, 2010). La auto-fertilización en esta tribu

ocurre al final de la vida de la flor lo que asegura la fertilización cruzada en caso de que los polinizadores están presentes.

Martén-Rodríguez y Fenster (2010) sostienen que en la tribu aproximadamente 60 de las 75 especies están restringidas a una isla, y algunas de ellas han limitado su distribución dentro de la isla. Esta situación genera una disminución de polinizadores potenciales en las especies. En conjunto los resultados de estos autores indican que el mecanismo reproductivo de autogamia salvaguarda las especies contra las fluctuaciones en la composición y abundancia de visitantes florales y reduce la limitación polínica.

2.2.1. Eficiencia de la polinización

La eficiencia de la polinización es definida como la cantidad de polen recogido por la cantidad de polen conspecífico dejado sobre un estigma por el polinizador. Algunos de los factores que determinan la eficiencia son dispersión, fertilización, deposición, procedencia y vector de polen (Inouye *et al.*, 1994).

En algunas poblaciones la eficiencia del polinizador es importante para determinar el éxito reproductivo, especialmente cuando la variación entre las tasas de visitas de los polinizadores es pequeña o cuando hay visitas de polinizadores completamente inefectivos (Schemske y Horvitz, 1989). Combinando los estimados de polen removido con la efectividad en la deposición de polen (o en la producción de semillas) provee una estimación de la eficiencia de un polinizador, definida como el número de granos de polen o producción de semillas por los granos de polen removidos (Harder y Thomson, 1989; Conner *et al.*, 1995).

Inouye *et al.* (1994) exponen varias formas de determinar la eficiencia de la polinización. Uno de los métodos, planteado anteriormente por Cruden (1977), son los índices de (polen en los estigmas, óvulos fertilizados, polen recibido o semillas)/número de óvulos. Cualquiera de estos índices son importantes componentes de la adaptabilidad femenina y son utilizados para determinar la limitación polínica de una población determinada.

Se supone que la limitación polínica promueva la evolución hacia la auto-compatibilidad y/o aumente la auto-polinización cuando esta contribuye al aseguramiento reproductivo. Según esta hipótesis, varios estudios han encontrado que especies auto-incompatibles presentan más limitación polínica que las especies auto-compatibles (Burd, 1994; Larson y Barrett, 2000; Vamosi *et al.*, 2013; Lázaro *et al.*, 2015). La limitación polínica, los rasgos

florales y el grado de dependencia del polinizador están positivamente relacionados (Merrett *et al.*, 2007; González y Pérez, 2010).

Se supone que algunos rasgos han evolucionado para reducir la limitación polínica, como los que refuerzan la atracción hacia el polinizador (Haig y Westoby, 1988), y los que reducen la fidelidad del polinizador (Burd, 1994), o la reproducción asexual (Eckert, 2002). Los autores Knight *et al.* (2005) y Burd *et al.* (2009), señalan que las especies de plantas con mayor número de óvulos por flores deben presentar menor limitación polínica que las especies con pocos óvulos por flor.

Autores como Martén-Rodríguez y Fenster (2010) concluyen que la limitación polínica podría ser una fuerte fuerza selectiva que promueve la evolución de la generalización y la evolución de mecanismos reproductivos que aseguran la reproducción bajo ambientes de polinización inconstantes. Los propios autores encontraron que, en los procesos reproductivos de gesneriáceas antillanas, solo muestran limitación polínica las especies especializadas por colibríes.

2.2.2. Mecanismos de aseguramiento reproductivo

El aseguramiento reproductivo es el resultado de la autogamia espontánea o de la autogamia facilitada por contacto inefectivo de los polinizadores (Lloyd y Schoen, 1992; Vaughton y Ramsey, 2010). Sin embargo, solo la autogamia espontánea (auto-fertilización) provee la seguridad de reproducción en ausencia de polinizadores efectivos (Lloyd, 1992). En ausencia de polinizadores los mecanismos de aseguramiento reproductivo evolucionan hacia la correlación de rasgos florales que permitan la auto-fertilización (Lloyd, 1979). La evolución de especies con auto-fertilización a partir de progenitores con fertilización cruzada ocurre repetidamente e independientemente en muchos linajes. En cada uno de ellos se pueden asociar diferentes contextos de selección natural (*vis-à-vis*) que son favorecidos por la auto-fertilización (Stebbins 1970; Runions y Geber, 2000).

El éxito reproductivo se determina como consecuencia del momento de la auto-fertilización. El tiempo o momento de la auto-fertilización está determinado por la hercogamia y dicogamia. Estos rasgos florales determinan la probabilidad de la flor de recibir polen a través del entrecruzamiento y la transición evolutiva hacia la autogamia (Lloyd y Schoen, 1992).

Lloyd (1992) define tres tipos de autogamia con respecto al grado de trasposición y a la posibilidad de recepción de polen a través del entrecruzamiento: adelantada, competitiva y retardada. En condiciones de escasez extrema de polinizadores se favorece la auto-fertilización adelantada, este momento genera un pequeño beneficio en estos ambientes con respecto al entrecruzamiento, particularmente si los alelos deletéreos que causan depresión por endogamia han sido eliminados. La disminución de hercogamia y dicogamia promueven la auto-polinización adelantada, y, como consecuencia, también se presenta una disminución del nivel de atracción de los rasgos florales (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Lloyd, 1987).

La auto-polinización retardada es favorecida en ambientes donde hay gran disponibilidad de compañeros pero los polinizadores son inestables (Kalisz y Vogler, 2003). En este tipo de auto-polinización se presentan altos niveles de hercogamia y/o dicogamia y la selección no actúa reduciendo el *display* y la longevidad floral (Armbruster *et al.*, 2002).

La auto-fertilización representa una ventaja adaptativa en asociación en aquellas plantas que tienen condiciones desfavorables para la polinización asegurando el éxito reproductivo de las mismas (Stebbins, 1970). Dicho éxito reproductivo se registra a través de la cantidad de semillas producida por una población determinada. Las semillas son el primer estado de vida definido por Gatzuk *et al.* (1980) para estudiar la estructura demográfica de una población.

2.3. Estructura poblacional

Una población es un conjunto de individuos de la misma especie que habitan en un lugar determinado, en un momento dado. A nivel poblacional, la ecología se encarga de la presencia o ausencia de especies particulares, la abundancia o rareza de las mismas y las tendencias y fluctuaciones del número de individuos. Tratando a la población como varios individuos similares, o como una biomasa diferenciada, se ignoran los aspectos de la población como tamaño o clases de edades, proporción de sexos y tasa de crecimiento, supervivencia y reproducción (Begon *et al.*, 2006). Estos aspectos definen la estructura que está presente a todas las poblaciones naturales (Monge *et al.*, 2008).

La estructura demográfica de una población es la distribución de individuos en edad o estados de vida (Elzinga *et al.*, 2009). Gatzuk *et al.* (1980), divide la ontogenia en las plantas en tres períodos de estado básicos denominados pre-reproductivo, reproductivo y post-reproductivo. Estos períodos están basados en la aparición y pérdida de la función

reproductiva y en ciertas características adultas y juveniles de los individuos. Estos autores delimitan 10 estados de vida: semilla (latente); plántula, juvenil, inmaduro y virgen (pre-reproductor); joven, maduro y viejo (reproductor); y subseñil y señil (post-reproductor).

El monitoreo de los cambios en la estructura poblacional es a menudo más sensible y fácilmente interpretado que los cambios en la densidad y abundancia de una población. Además, el conocimiento de dichos cambios es importante para tomar decisiones de conservación eficientes (Elzinga *et al.*, 2009). Por ejemplo, es conocido que la abundancia inicial total afecta el riesgo de extinción dependiendo de factores como los índices vitales, la densidad dependiente y la estocástica. Sin embargo, la distribución de la abundancia total inicial en las clases (es decir, la proporción inicial de individuos en cada edad o etapa) puede tener efectos importantes sobre la persistencia de una población (Burgman *et al.*, 1994).

Entre otros aspectos, las estrategias de conservación deben estar basadas en el conocimiento de demografía de las poblaciones estudiadas (Holderegger, 1996). Para ello, resulta muy útil el seguimiento de los cambios de los estados en las poblaciones con el uso de las tablas de vida y las curvas de supervivencia.

2.3.1. Tablas de vida y curvas de supervivencia

Las tablas de vida son presentaciones sistemáticas de supervivencia y mortalidad en una población. La expresión dinámica de una tabla de vida incorpora las probabilidades de supervivencia, crecimiento y reproducción específica para cada categoría o subgrupo reconocido al interior de la población. Se conocen dos tipos fundamentales de tablas de vida: de las cohortes y las estáticas (Pedigo y Zeiss, 1996).

Una tabla de vida de las cohortes se construye siguiendo a la cohorte de individuos a lo largo de su vida, desde el nacimiento del primer individuo hasta la muerte del último (Harcombe, 1987). Estas tablas de vida se utilizan fundamentalmente en organismos anuales y sésiles, debido a que es muy complicado monitorear todos los individuos de una población en especies perennes y móviles. Para las especies perennes, la población debe ser reconocida y seguida a veces por muchos años, ya que los individuos intermedios se encuentran coexistiendo con individuos de muchas otras cohortes, viejas y nuevas. Debido a esto se desencadena un problema práctico para los ecólogos que los detiene de construir este tipo de tablas de vida (Begon *et al.*, 2006).

La alternativa es la construcción de una tabla de vida estática basada en la estructura de edades. Para la construcción de este tipo de tabla se definen los estados de vida de la población en estudio y se realizan los conteos de cada uno de ellos. Para ello se define en un periodo de tiempo que dependerá de las características propias de la especie. Estas tablas de vida también son recomendadas cuando se poseen pocos datos o no se realizaron suficientes muestreos que permitan dar una idea completa de la población en cuestión (Begon *et al.*, 2006).

Sin embargo, se recomiendan las tablas de vida de cohorte incluso para especies perennes. Esto se debe a que en las tablas de vida estáticas la estructura de edad utilizada generalmente no ofrece una interpretación fácil de la dinámica de la población estudiada. La estructura de edad, tabla de vida, y curva de supervivencia de una población de plantas no sólo reflejan el estado real de la población, también exhiben la relación resistente entre la población de la planta, el ambiente y los procesos reproductivos (Xiao *et al.*, 2012).

2.4. La familia Gesneriaceae en Cuba

La familia Gesneriaceae Rich & Juss pertenece al orden Lamiales (Olmstead *et al.*, 1993). Esta familia se distingue de otros miembros de este orden por tener corolas con cinco lóbulos, placentación parietal y ovarios uniloculares bicarpelados. Además, presenta un número par de flores en la cima de la inflorescencia, y semillas pequeñas con presencia de endospermo en muchas de sus especies (Cronquist, 1981; Smith *et al.*, 1997). Esta familia posee 133 géneros y 3240 especies (Skog y Boggan, 2007).

La familia Gesneriaceae presenta una distribución pantropical, aunque algunas especies alcanzan regiones subtropicales y templadas en América, Europa y Asia (Weber, 2004). En el Neotrópico, se distribuyen desde México e islas del Caribe hasta Argentina. En esta región se encuentran dos subfamilias (*Gesneriodeae* y *Coronantheroideae*), cinco tribus (*Episcieae*, *Gesnerieae*, *Gloxinieae*, *Sinningieae* y *Sphaerorrhizeae*), 56 géneros y 1800 especies, con dominancia de los géneros *Columnea*, *Besleria* y *Drymonia* (Clark *et al.*, 2006; Perret *et al.*, 2013).

El centro de diversidad de las gesneriáceas neotropicales es en las elevaciones medias de la Cordillera de los Andes en Ecuador y Colombia. Probablemente, el primer polinizador de estas especies fueron las abejas y luego este síndrome fue envuelto por el de polinización por aves y murciélagos (Freiberg, 2007). La evolución hacia diferentes polinizadores ha provocado una significativa variación morfológica entre los géneros y especies de esta

subfamilia en el llamado Nuevo Mundo, particularmente en términos de apariencia de las flores (Wiehler, 1983).

La tribu *Gesnerieae* es un taxón monofilético de la familia Gesneriaceae (Zimmer *et al.*, 2002). Contiene aproximadamente 75 especies distribuidas por las islas antillanas con el centro de diversidad en Las Antillas Mayores y tres especies en el norte de Sur América. Están incluidas en esta tribu cuatro géneros: *Gesneria* con 53 especies de gran variación en la forma de crecimiento y morfología floral; *Rhytidophyllum* con 19 especies de arbustos con flores de corolas subcampanadas o tubulares; *Pheidonocarpa*, un género monotípico de arbustos pequeños con flores tubulares en Cuba y Jamaica; *Bellonia* con dos especies de flores radiales y flores blancas (Roalson *et al.*, 2005).

Lo referente a la familia Gesneriaceae en La Flora de Cuba (Alain, 1957) estuvo basado en el tratamiento de Morton (1957), y posteriores trabajos a lo largo del siglo pasado reportaron 20-30 especies nuevas (Skog, 1976, 2012). Muchas de las especies publicadas por Morton (1957) fueron revisadas por Skog (1976, 2012) y reducidas a subespecies, variedades o sinónimos.

Finalmente, Clark *et al.* (2013) realizaron la actualización de las especies de esta familia presentes en Cuba. Estos autores plantean que la presencia de tricomas en la base de los filamentos y la inserción de estos en el tubo de la corola son las características que permiten diferenciar a *Rhytidophyllum* de los restantes géneros de la tribu.

Los resultados de los estudios de Clark *et al.* (2013) concluyen que en la isla se presentan 22 especies del género *Gesneria* de ellas 18 endémicas; nueve especies del género *Rhytidophyllum*, todas endémicas; una subespecie endémica del género *Pheidonocarpa* y una especie nativa del género *Bellonia*. Ocho de las nueve especies del género *Rhytidophyllum* se encuentran dispersas por toda la isla, pero con distribución local, incluyendo a *R. lomense*.

2.4.1. Características generales de *Rhytidophyllum lomense* (Urb.) C.V. Morton

La especie fue nombrada inicialmente por Urban (1925) como *Gesneria lomense* a partir del material Ekman 13907 (S) colectado en 1922 en Lomas de Sigüanea, actual provincia de Cienfuegos. Posteriormente Morton (1957) diferencia los géneros *Gesneria* y *Rhytidophyllum*. Este último presenta filamentos adnatos al tubo de la corola por 2 mm o más en la base, barbados arriba de la inserción. Son arbustos con hojas pubescentes,

relativamente grandes y tienen inflorescencia pedunculada, pluriflora. Tomando estos patrones como referencia Morton (1957) realiza la combinación *Rhytidophyllum lomense*.

En el Tomo 4 de la Flora de Cuba (Morton, 1957), se describe a la especie *Rhytidophyllum lomense* como un arbusto pequeño, con tallos poco ramificados y hojas esparcidas. Las inflorescencias son plurifloras con las brácteas lanceoladas a lineales, de 5-10 mm, más anchas encima de la base. El tubo y los lóbulos del cáliz largos, los lóbulos oblongo-lanceolado y erguidos, de 6-8 mm. La corola anaranjada, tubular, de 2.5-3 cm, contraído en la garganta y el limbo estrecho con los lóbulos erguidos algo desiguales (Fig. 1).



Figura 1. *Rhytidophyllum lomense*. a) Individuo b) Vista lateral de la flor. Fotografías: Arnaldo Toledo.

En observaciones realizadas a la especie en Topes de Collantes, en 2011 y 2012, se determinó que en el mes de julio comienza la floración, y se extiende hasta el mes de septiembre. Además, se demostró que durante este último mes también comienza la fructificación, tardándose la especie aproximadamente dos meses desde la formación de las flores hasta la maduración de los frutos. En los meses de octubre y noviembre pueden encontrarse las plántulas provenientes de dicha fructificación.

Morton (1957) declara la especie como endémica de las Montañas de Trinidad. Clark *et al.* (2013) y García-Lahera (2017) reconocen a la especie como endémica estricta del Macizo Montañoso Guamuhaya, específicamente de las provincias de Cienfuegos y Sancti Spíritus. En Topes de Collantes se conocen tres poblaciones de esta especie ubicadas en Mogote “Mi Retiro”, Reparto “Jesús Menéndez” y Sendero “Caburní”. Otras dos poblaciones se localizan en San Blas y Carso de Buenos Aires en la provincia de Cienfuegos.

La especie presenta la categoría preliminar de amenazada en la Lista Roja de la Flora de Cuba (González-Torres *et al.*, 2016). Estos editores refieren dicha categoría para la especie

teniendo en cuenta el tamaño pequeño de sus poblaciones de menos de 10000 individuos maduros, y que presenta un área de distribución de menos de 20000 km².

III. Materiales y Métodos

3.1. Sistema de estudio

El estudio fue realizado en el Paisaje Natural Protegido Topes de Collantes de la provincia Sancti Spiritus, Cuba, entre los meses de julio-octubre de los años 2015 y 2016. Las poblaciones estudiadas de *Rhytidophyllum lomense* (Fig. 2) se encuentran localizadas específicamente en: i) Sendero “Caburní” (21°55'N, 80°0'O, 625 a msnm); ii) Reparto “Jesús Menéndez” (21°53'N, 80°0'O, a 582 msnm) y iii) Mogote “Mi Retiro” (21°53'N, 80°01'O, a 625 msnm). Los individuos se encuentran en grietas de paredones calizos con alta humedad y forman parte de la vegetación relictual de bosque siempreverde mesófilo (Fig. 3).

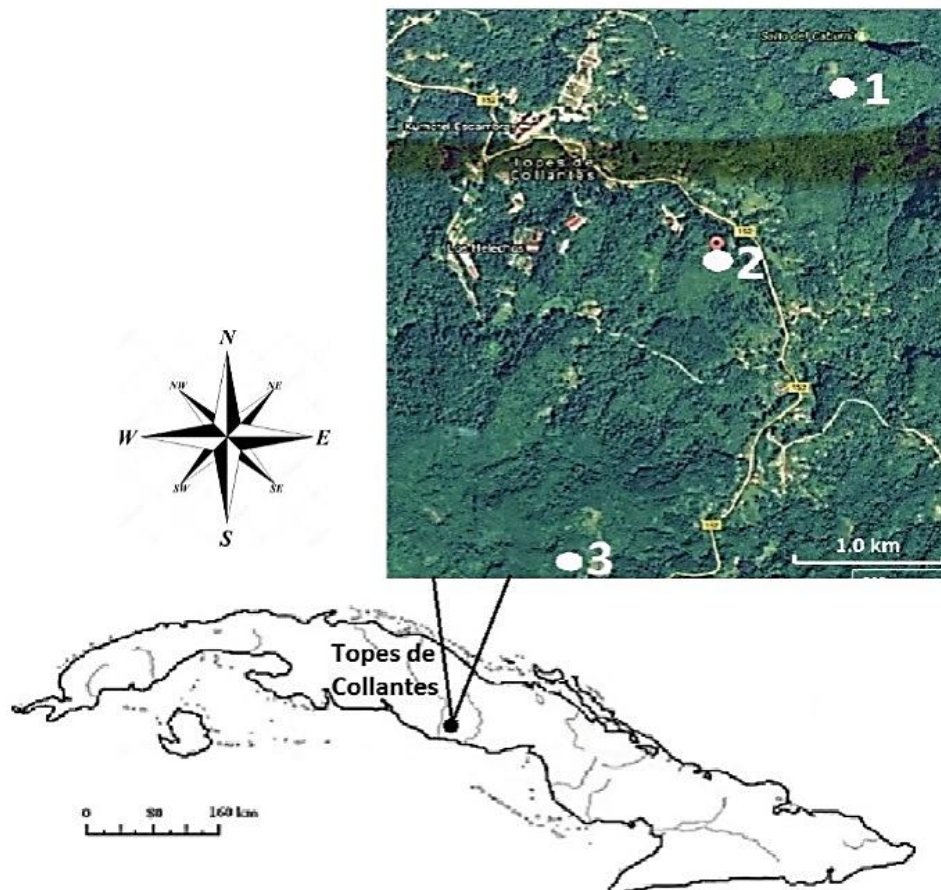


Figura 2. Distribución de las poblaciones de *Rhytidophyllum lomense* en Topes de Collantes (1: Sendero “Caburní”; 2: Reparto “Jesús Menéndez”; 3: Mogote “Mi Retiro”).



Figura 3. Segmento de la población ubicada en Mogote “Mi Retiro”. Foto: Lesly Díaz Suárez.

Los estudios de estructura poblacional y biología floral se realizaron en las tres poblaciones. Los estudios referentes a la biología reproductiva de la especie solo se realizaron en la población del Sendero “Caburní”, debido a que es la menos protegida y más fragmentada de las tres poblaciones muestreadas.

3.2. Biología floral

Se describieron caracteres morfológicos y funcionales de las flores en cada población. La descripción de los caracteres morfológicos incluyó la medición de un conjunto de variables relacionadas con el aclamo de los polinizadores y con la reproducción *per se*. Por su parte, los caracteres funcionales estudiados incluyen: longevidad floral, antesis, duración de las fases femenina y masculina, tiempo de producción de néctar y volumen de néctar.

3.2.1. Morfología floral

Para describir la morfología floral de la especie se realizó el análisis morfométrico de 150 flores de las tres poblaciones (1-2 flores por planta, 50 flores por población) de la especie en Topes de Collantes. Se consideraron 11 variables: 1) longitud de la corola, 2) elongación del pistilo, 3) diámetro de la apertura de la corola, 4) constricción de la corola,

5) longitud del pistilo, 6) longitud de los estambres, 7) hercogamia, 8) número de óvulos 9) simetría, 10) color y 11) presencia de manchas (Fig. 4).

Se compararon los valores de las variables independientes entre las tres poblaciones a través de la prueba estadística Kruskal-Wallis. Cuando se encontraron diferencias estadísticamente significativas se realizaron gráficos de caja y bigotes con una muesca en la mediana que permitieron ilustrar las diferencias. La relación existente entre las variables morfológicas se determinó a través de una prueba estadística de correlación de Pearson en cada población. Estas pruebas se ejecutaron en el programa Statgraphic Centurion 5.0, al igual que todos los análisis estadísticos de la investigación.

Las mediciones de las variables de la 1) a la 7) se realizaron con un pie de rey. La longitud de la corola se determinó desde el ovario hasta la apertura de la corola. La elongación del pistilo se determinó como la distancia entre la apertura de la corola y el estigma. La hercogamia se midió como la diferencia entre la distancia del estigma y de las anteras en cada flor. Para estimar la cantidad de óvulos producidos por la especie se utilizaron cinco flores de diferentes individuos en cada población. El conteo se realizó a través de un microscopio Novel 40 x 10.

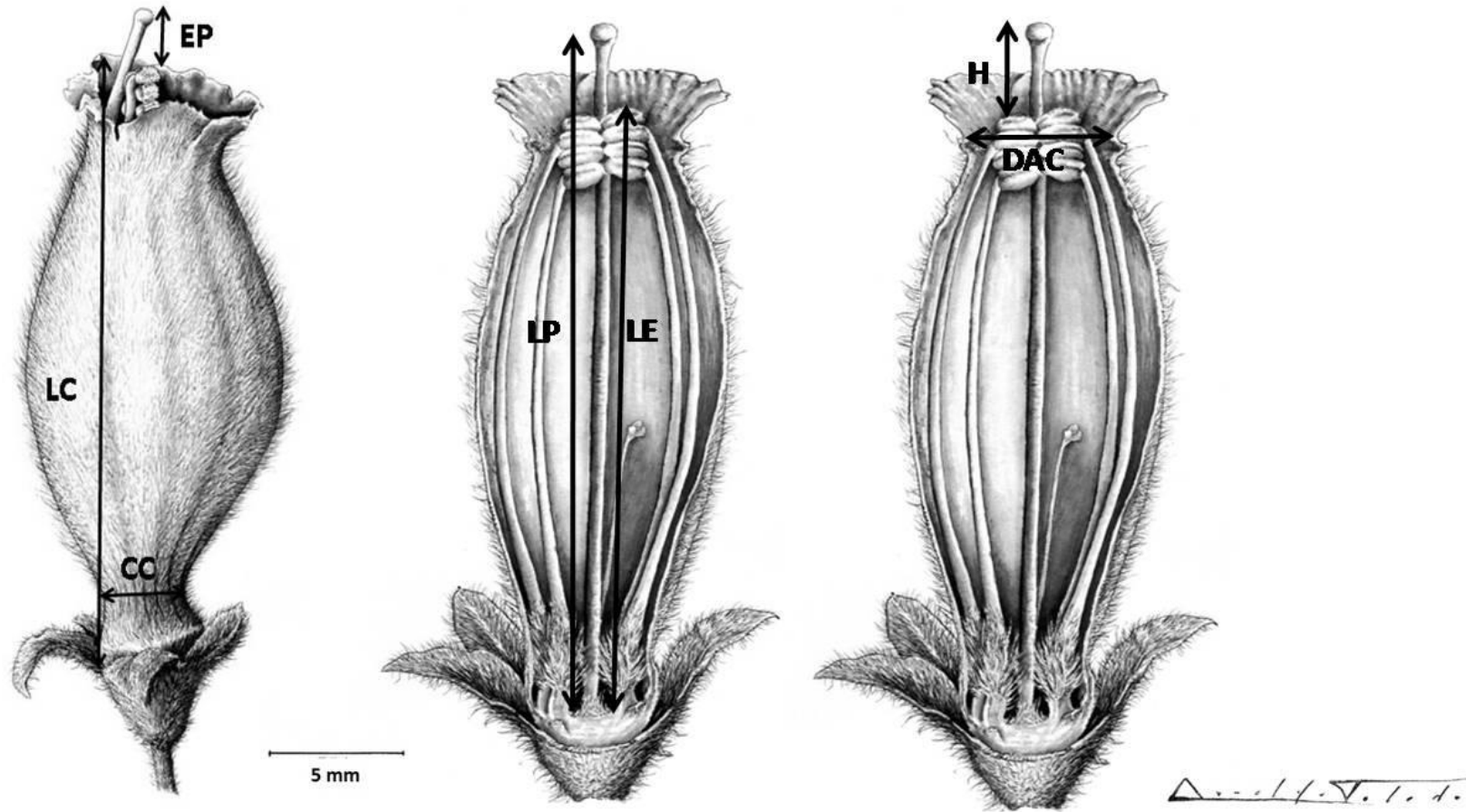


Figura 4. Mediciones realizadas a las flores de *Rhytidophyllum lomense*. Las variables analizadas fueron: longitud de la corola (LC), constricción de la corola (CC), elongación del pistilo (EP), longitud del pistilo (LP), longitud de los estambres (LE), diámetro de la apertura de la corola (DAC) y hercogamia (H).

3.2.2. Funcionamiento floral

La longevidad floral se determinó a partir de 30 botones (10 botones por población) marcados de diferentes individuos en cada población. Se determinó el momento de antesis floral como el momento de apertura de las flores. Se realizó el seguimiento a dichos botones hasta la senescencia de las flores para determinar la longevidad floral de la especie.

Para determinar la duración de las fases femenina y masculina se marcaron 10 botones de diferentes individuos en cada población. Después de la apertura de las flores en la mañana del segundo día se comprobó el tiempo en que está receptivo el estigma a partir de observaciones cada dos horas a cada flor muestreada. De la misma forma se observaron estas flores cada dos horas para determinar el momento de apertura (dehiscencia) de las anteras.

El tiempo de producción de néctar y el volumen de néctar se determinó a través de diez flores embolsadas con tul (Fig. 5), desde el estado de botones, para prevenir el acceso de visitantes florales en cada población. A cada una de las flores se les extrajo el néctar producido cada una hora utilizando tubos capilares de 5 μ l, según el método de Kearns y Inouye (1993). Para determinar si existían diferencias significativas entre cada población en cuanto a los caracteres independientes (tanto los caracteres de morfología como de funcionamiento floral) se realizó la prueba estadística Kruskal-Wallis. Cuando se encontraron diferencias estadísticamente significativas se construyeron gráficos de caja y bigotes con una muesca en la mediana que permitieron ilustrar las diferencias.



Figura 5. Botón de *R. lomense* embolsado con velo de novia para prevenir el acceso de visitantes florales. Foto: Lesly Díaz Suárez.

3.3. Niveles de autogamia en la población ubicada en el Sendero “Caburní”

Para cuantificar la capacidad de autogamia se utilizaron 30 flores en total, tres flores por planta. A cada flor por planta se les aplicó uno de tres tratamientos diferentes. Los tratamientos fueron exclusión de polinizadores (ExP), polinización artificial (PoA) o control (Co). El tratamiento de exclusión de polinizadores consistió en embolsar a las flores desde la fase de botones. Para el tratamiento de polinización artificial se emascularon las flores desde el estado de botones. Luego se aplicó polinización manual a las flores con polen proveniente de individuos diferentes para obtener un estimado de los frutos que la planta puede producir por xenogamia. Las flores a las que se les aplicó el tratamiento control, se marcaron y se dejaron visitar naturalmente.

Dos meses después de aplicar los tratamientos se determinó el porcentaje de frutos a través de la producción de ellos en las flores marcadas. Para cuantificar el potencial de autogamia, se determinó el índice de auto-fertilidad según la metodología planteada por Lloyd y Shoen (1992). Dicho índice se calculó dividiendo el número de frutos provenientes del tratamiento de exclusión de polinizadores entre el número de frutos derivados de flores polinizadas artificialmente en el tratamiento de polinización artificial. Para determinar si existen diferencias estadísticamente significativas se realizó una prueba Kruskal-Wallis entre la cantidad de semillas obtenidas de los tratamientos ExP, PoA y Co. En caso de encontrarse diferencias estadísticamente significativas se hicieron gráficos de caja y bigotes con una muesca en la mediana que permitieron ilustrar las diferencias.

Para calcular el índice de limitación polínica se marcaron 10 plantas de la población y se visitaron cada tres días durante un mes, de acuerdo al tiempo que demoran las flores desde la formación de los botones hasta el inicio de la fase femenina. Las plantas se seleccionaron por pares, las cuales tenían aproximadamente la misma cobertura. En una de las plantas del par se dejaron visitar libremente todas las flores producidas durante el mes de seguimiento. En la otra planta del par se aplicó polinización manual con polen de otras plantas de la población a todas las flores producidas durante el mes. Las flores muestreadas fueron marcadas y transcurridos dos meses se recolectaron los frutos y se contaron las semillas producidas. La producción de semillas total por planta fue calculada a través de la multiplicación del número de frutos producidos por la planta por la media de semillas

producidas en los frutos recolectados. Con estos datos, se calculó el índice de limitación polínica (ILP) como: $ILP=1-(\text{producción de semillas total de las plantas control} / \text{producción de semillas total de las plantas exocruzadas})$ según la metodología de Larson y Barrett (2000).

3.4. Ecología de la polinización en la población ubicada en el Sendero “Caburní”

Para determinar la frecuencia de visitas se observaron un total de 345 flores durante 105 horas, distribuidas en 23 días. Las observaciones oscilaron entre el horario de las 6.00 horas y hasta las 20.00 horas. Se anotó por cada visitante: hora de la visita, especie visitante, número de flores visitadas y si el visitante hizo contacto con las anteras y/o el estigma. Estas observaciones fueron realizadas solo de día teniendo en cuenta el horario en que están abiertas las flores.

Los visitantes que hicieron contacto con los órganos reproductivos de la flor se consideran polinizadores legítimos. Sin embargo, los visitantes que nunca o rara vez hicieron contacto (< 10% de las visitas) o aquellos que sólo contactaron las anteras y no los estigmas, no se consideraron como polinizadores. Se calculó la tasa de visitas para la población como el número total de visitas entre el número de flores observadas por horas de observación.

Para calcular la eficiencia de la polinización se siguieron 10 individuos reproductores de la población por un mes. En estos individuos se marcaron las flores producidas durante el mes de seguimiento. Dos meses después, se contaron los frutos producidos a partir de las flores marcadas. Además, se colectaron los frutos provenientes de las flores marcadas y se contaron las semillas provenientes de ellos para estimar el número de semillas por fruto en cada individuo. La eficiencia de la polinización se determinó a través de los índices: frutos producidos/flores producidas, semillas producidas/flores producidas y semillas producidas/número de óvulos en las plantas muestreadas según la metodología planteada por Inouye *et al.* (1994).

3.5. Estructura poblacional

Se realizó el censo de cada una de las poblaciones estudiadas. El mismo se hizo considerando cinco categorías o clases de estado (Tabla I), a lo cual se sumó luego la categoría “semillas” para la construcción de las tablas de vida. Para la construcción de las tablas de vida tiempo-específica de las poblaciones se siguieron los criterios de Gatsuk *et al.* (1980) (Tabla I). Para determinar si existen diferencias entre las poblaciones en cuanto a cantidad de individuos en cada clase de estado se realizó una prueba de Kruskal-Wallis.

Se construyó la curva de supervivencia de cada población muestreada a partir de los datos de la tasa de supervivencia (l_x) de las tablas de vida. Por último, para conocer la densidad de individuos de la especie en el área se calculó la densidad poblacional a partir de la fórmula propuesta por Berovides *et al.* (2005).

Tabla I. Criterios para la clasificación de los estados de vida de las poblaciones de *Rhytidophyllum lomense*.

Estados de vida	Características individuales
Semillas	Cantidad de semillas promedio producidas por la población
Plántula	Existencia de una única ramificación
Juvenil	Presencia de más de dos y hasta cinco ramificaciones
Adulto vegetativo	Individuos sin flores, con 6 - 20 ramificaciones, y con una cobertura individual menor de 1 m
Adulto reproductivo I	Individuos con flores y/o frutos; cobertura individual de 1 - 2 m ²
Adulto reproductivo II	Individuos con flores y/o frutos; cobertura individual mayor que 2 m ²

IV. Resultados

4.1. Biología floral

En las poblaciones estudiadas de *Rhytidophyllum lomense* en los años 2015 y 2016 la floración transcurrió en los meses de julio, agosto y septiembre con un pico de floración definido en las dos primeras semanas de agosto. Los primeros frutos fueron observados en la primera semana de septiembre para las tres poblaciones.

4.1.1. Morfología floral

Las flores de *R. lomense* son actinomorfas, completamente anaranjadas y tubulares en las tres poblaciones. En ellas se presentan seis anteras fusionadas y el estigma es redondeado (Fig. 1). La especie tiene 1506 ± 353 óvulos por flor. En la tabla II se muestran los restantes caracteres morfológicos evaluados en las poblaciones de estudio. Al comparar los resultados de cada una de las variables morfológicas entre las tres poblaciones, no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas para ninguna de ellas (Tabla II).

Tabla II. Caracteres florales de *Rhytidophyllum lomense* en las poblaciones Sendero “Caburní”, Reparto “Jesús Menéndez” y Mogote “Mi Retiro” en Topes de Collantes, Sancti Spiritus. Se muestran los valores de media \pm desviación estándar de los caracteres florales analizados, el estadígrafo *H* y el valor de significación *P* según prueba de Kruskal-Wallis.

	Sendero	Reparto	Mogote		
Rasgos florales	Media \pm D.E	Media \pm D.E	Media \pm D.E	<i>H</i>	<i>P</i>
Longitud de la corola	2,28 \pm 0,26	2,32 \pm 0,31	2,35 \pm 0,32	1,20	0,55
Elongación del pistilo	0,36 \pm 0,11	0,37 \pm 0,12	0,34 \pm 0,1	0,69	0,71
Diámetro de apertura de la corola	0,34 \pm 0,16	0,41 \pm 0,15	0,38 \pm 0,17	4,60	0,10
Constricción de la corola	0,34 \pm 0,08	0,35 \pm 0,08	0,36 \pm 0,09	0,23	0,89
Longitud de los estambres	2,21 \pm 0,31	2,26 \pm 0,34	2,18 \pm 0,38	1,16	0,56
Longitud del pistilo	2,68 \pm 0,32	3,78 \pm 0,33	2,61 \pm 0,32	4,42	0,11
Hercogamia	0,43 \pm 0,14	0,52 \pm 0,28	0,44 \pm 0,28	1,60	0,45

La correlación entre los rasgos florales de *R. lomense* (Tabla III) demostró que se establecen correlaciones positivas entre cada par de variables morfológicas, excepto para la hercogamia y la longitud de los estambres. Tampoco las longitudes de la corola y del pistilo están positivamente relacionadas entre ellas y con todas las variables excepto con la hercogamia (H) y con el diámetro de apertura de la corola (DAC). Por último, es importante resaltar como esta última variable (DAC) no se encuentra relacionada con ninguno de los restantes rasgos florales.

Tabla III. Coeficiente de correlación de Pearson entre los rasgos florales de *Rhytidophyllum lomense*. LC: longitud de la corola, CC: constricción de la corola, DAC: diámetro de apertura de la corola, EP: elongación del pistilo, LE: longitud de los estambres, LP: longitud del pistilo y H: hercogamia. Los números con asteriscos indican valores con correlaciones significativas ($P < 0,05$).

Rasgos florales	DAC	EP	H	LE	LP	LC
CC	0,15 (0,25)	0,47 ($<0,001$)*	-0,22 (0,10)	0,24 (0,07)	0,36 (0,01)*	0,53 ($<0,001$)*
DAC		0,13 (0,34)	0,09 (0,50)	0,00 (0,98)	0,20 (0,14)	0,14 (0,30)
EP			0,14 (0,31)	0,27 (0,04)	0,54 ($<0,001$)*	0,50 ($<0,001$)*
H				-0,38 (0,003)*	0,26 (0,06)	0,09 (0,52)
LE					0,54 ($<0,001$)*	0,36 (0,01)*
LP						0,62 ($<0,001$)*

4.1.2. Funcionamiento floral

La apertura de las flores de *R. lomense* ocurre dos días después de la formación de los botones. Se mantienen abiertas durante siete días (± 1 día), luego de los cuales ocurre la marchitez y caída de la corola.

En las flores de esta especie la antesis es diurna, abren a las 6.00 h y cierran a las 18.00 h ($\pm 1,3$ horas). Las flores son protóginas, las que se mantienen en fase femenina por 10 horas ($\pm 1,5$ horas) después de la antesis. En la mañana del segundo día ocurre la apertura de las anteras y las flores tienen un periodo como hermafroditas (Fig. 6) de seis horas (± 2 horas), luego de las cuales comienza la fase masculina que puede extenderse hasta cuatro días.



Figura 6. Flor en fase hermafrodita. La coloración blanca del estigma indica que está receptivo. Los estambres se encuentran abiertos y liberando polen. Foto: Lesly Díaz Suárez.

La tabla IV muestra el volumen de néctar producido por horas en la especie. Se encontró que no existen diferencias significativas en el volumen de néctar presente en cada hora de medición entre las poblaciones estudiadas ($P > 0,05$). En la figura 5 se muestran las similitudes de las curvas que describen la dinámica temporal de volumen de néctar en cada población.

Tabla IV. Volumen de néctar de *Rhytidophyllum lomense* entre las poblaciones ubicadas en Sendero, Reparto y Mogote en Topes de Collantes, Sancti Spíritus. Se muestran los valores de media \pm desviación estándar de la producción de néctar, el estadígrafo H y el valor de significación P según prueba de Kruskal-Wallis.

	Sendero	Reparto	Mogote		
Hora de medición	Media \pm D.E	Media \pm D.E	Media \pm D.E	H	P
7.00	0,55 \pm 0,25	1,00 \pm 0,09	0,49 \pm 0,03	0,92	0,34
8.00	0,96 \pm 0,52	1,78 \pm 0,45	0,84 \pm 0,35	0,11	0,95
9.00	1,31 \pm 0,56	2,39 \pm 1,01	1,95 \pm 0,47	1,54	0,46
10.00	2,25 \pm 0,25	2,54 \pm 1,20	2,14 \pm 0,72	1,09	0,58
11.00	2,86 \pm 0,67	3,40 \pm 0,67	4,32 \pm 0,22	1,95	0,38
12.00	5,23 \pm 1,56	6,57 \pm 2,60	5,77 \pm 1,58	0,43	0,81
13.00	8,33 \pm 1,68	8,88 \pm 2,30	7,05 \pm 1,65	1,90	0,39
14.00	7,73 \pm 2,60	8,98 \pm 0,60	7,30 \pm 0,74	1,34	0,80
15.00	7,13 \pm 2,43	9,08 \pm 2,07	7,55 \pm 2,09	1,07	0,59
16.00	7,64 \pm 1,90	9,93 \pm 0,74	7,83 \pm 2,86	2,67	0,76
17.00	8,15 \pm 2,01	10,80 \pm 1,49	8,10 \pm 1,42	3,43	0,18

4.2. Sistema reproductivo en la población ubicada en el Sendero “Caburní”

El índice de auto-fertilidad resultó ser de 0,077. La producción de semillas muestra diferencias significativas entre los tratamientos de exclusión de polinizadores, polinización artificial y control ($H = 29,893$; $P = 0,003$).

La producción de semillas de las flores polinizadas artificialmente, es superior a la producción de semillas provenientes de flores utilizadas como control y respecto a las flores del tratamiento exclusión de polinizadores (Fig.7). El índice de limitación de polen calculado resultó ser de 0,85.

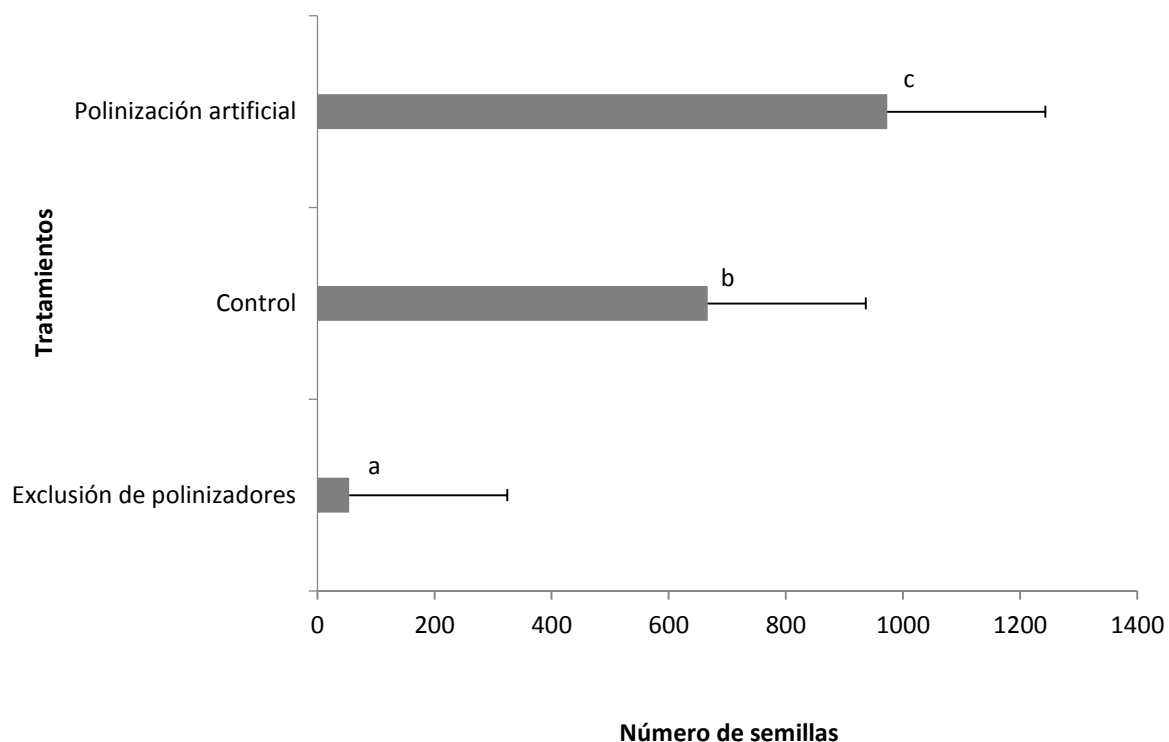


Figura 7. Número de semillas producidas en cada tratamiento de polinización aplicado a flores de la población de *Rhytidophyllum lomense* en Topes de Collantes, Sancti Spiritus. Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre los valores.

4.3. Ecología de la polinización en la población Sendero “Caburní”

Se observaron solo cuatro visitantes florales: *Chlorostilbon ricordii* (Gervais, 1835), *Hymenoptera* (Linnaeus), *Polistes major* (Pal. de Beauv.) y *Phoebis philea* (Linnaeus). La tasa de visitas total en la población objeto de estudio fue de solo 0,004 visitas por flor por día. Los picos de visitas fueron localizados entre las 7.00-8.00 h y entre las 17.00-18.00 h (Fig. 8). Los valores de tasas de visitas y volumen de néctar por horas no presentan correlación estadísticamente significativas ($R = 0,04$, $P = 0,91$).

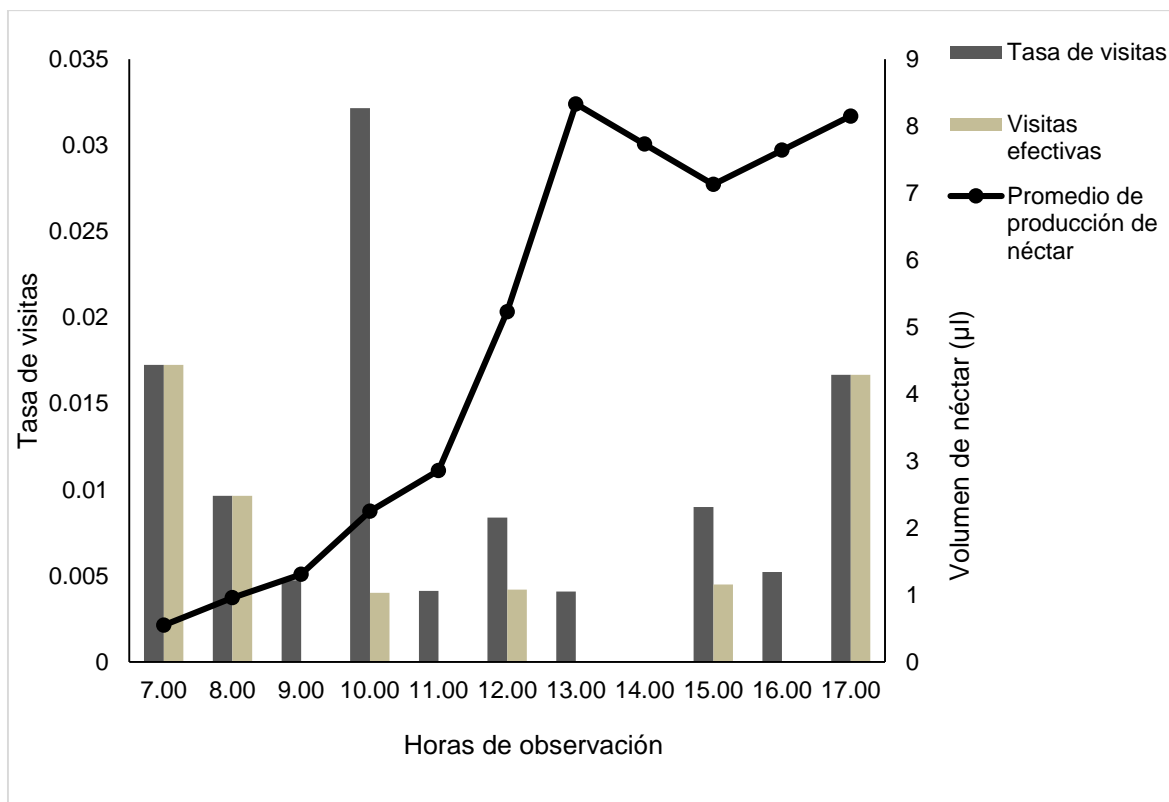


Figura 8. Relación entre tasa de visitas y volumen de néctar producido en la población de *Rhytidophyllum lomense* localizada en el Sendero “Caburni” en Topes de Collantes, Sancti Spíritus.

El único polinizador de la especie en la población estudiada es *C. ricordii*, ya que hizo contacto con ambos órganos reproductivos en el 100% de las visitas. La especie perteneciente a *Hymenoptera* realizó solo una visita efectiva en 105 horas de observación y no extrajo ninguna de las recompensas florales, por lo que puede ser considerado un visitante casual.

Las especies *Polistes major* y *Phoebis philea* no realizaron visitas efectivas. *P. major* realizó solo una visita donde no hizo contacto con los órganos reproductivos. En el caso de *P. philea* realizó tres vistas a la especie en el tiempo de observación, pero solo en una de ellas hizo contacto con las anteras de la flor (Tabla VIII).

La eficiencia calculada de la población a través de los índices de frutos producidos/ flores producidas, semillas producidas/ flores producidas y semillas producidas/ número de óvulos fue baja en todos los casos. Las medias de los índices de frutos/flores y semillas/flores de las plantas muestreadas en la población resultaron ser de 0,43 (\pm 0,21) y 0,71 (\pm 0,11) respectivamente. En cambio, el índice de semillas/óvulos arrojó un valor mucho menor, de 0,04 (\pm 0,01).

Tabla VIII. Visitantes florales y tasas de visitas de los polinizadores de *Rhytidophyllum lomense* en la población localizada en el Sendero “Caburní”, Topes de Collantes.

Visitante	Tasa de visitas
<i>Chlorostilbon ricordii</i>	0,003
<i>Hymenoptera</i>	0,0008
<i>Polistes major</i>	0,0004
<i>Phoebis philea</i>	0,0012

4.4. Estructura poblacional de *Rhytidophyllum lomense*

La densidad poblacional resultó ser de aproximadamente 162,2 individuos por km². En las tablas IX, X y XI se muestran los resultados obtenidos durante el estudio demográfico de las poblaciones de *Rhytidophyllum lomense*. Se resalta en cada una de ellas el valor más alto de mortalidad etario-específica, ubicado en cada caso en la categoría semillas.

Tabla IX. Tabla de vida de la población de *Rhytidophyllum lomense* localizada en el Sendero “Caburní” de Topes de Collantes. Se presenta la cantidad de individuos en cada clase de estado, así como la supervivencia (l_x), la mortalidad (d_x) y la mortalidad etario-específica (q_x).

Categoría	Cantidad de individuos	l_x	d_x	q_x
Semillas	53360	1	0,999	0,999
Plántula	52	0,001	-0,730	-748,9
Juvenil	38	0,731	0,154	0,211
Adulto vegetativo	30	0,577	0,019	0,033
Adulto reproductivo I	29	0,558	0,154	0,276
Adulto reproductivo II	21	0,404	0,404	1

Tabla X. Tabla de vida de la población de *Rhytidophyllum lomense* localizada en el Mogote “Mi Retiro” de Topes de Collantes. Se presenta la cantidad de individuos en cada clase de estado, así como la supervivencia (l_x), la mortalidad (d_x) y la mortalidad etario-específica (q_x).

Categoría	Cantidad de individuos	l_x	d_x	q_x
Semillas	32459	1	0,9978	0,997
Plántula	89	0,003	-0,739	-269,46
Juvenil	66	0,742	0,079	0,106
Adulto vegetativo	59	0,663	0,236	0,356
Adulto reproductivo I	38	0,427	0,270	0,632
Adulto reproductivo II	14	0,158	0,157	1

Tabla XI. Tabla de vida de la población de *Rhytidophyllum lomense* localizada en el Reparto “Jesús Menéndez” de Topes de Collantes. Se presenta la cantidad de individuos en cada clase de estado, así como la supervivencia (l_x), la mortalidad (d_x) y la mortalidad etario-específica (q_x).

Categoría	Cantidad de individuos	l_x	d_x	q_x
Semillas	72946	1	0,999	0,999
Plántula	78	0,0019	-0,8329	-778,34
Juvenil	65	0,833	0,026	0,031
Adulto vegetativo	63	0,808	0,128	0,159
Adulto reproductivo I	53	0,680	0,205	0,302
Adulto reproductivo II	37	0,474	0,474	1

La figura 9 muestra las curvas de supervivencia de las poblaciones estudiadas. La prueba Kruskal-Wallis mostró que no hay diferencias significativas entre las poblaciones en cuanto a la cantidad de individuos en cada clase de estado ($H = 4,243$; $P = 0,112$).

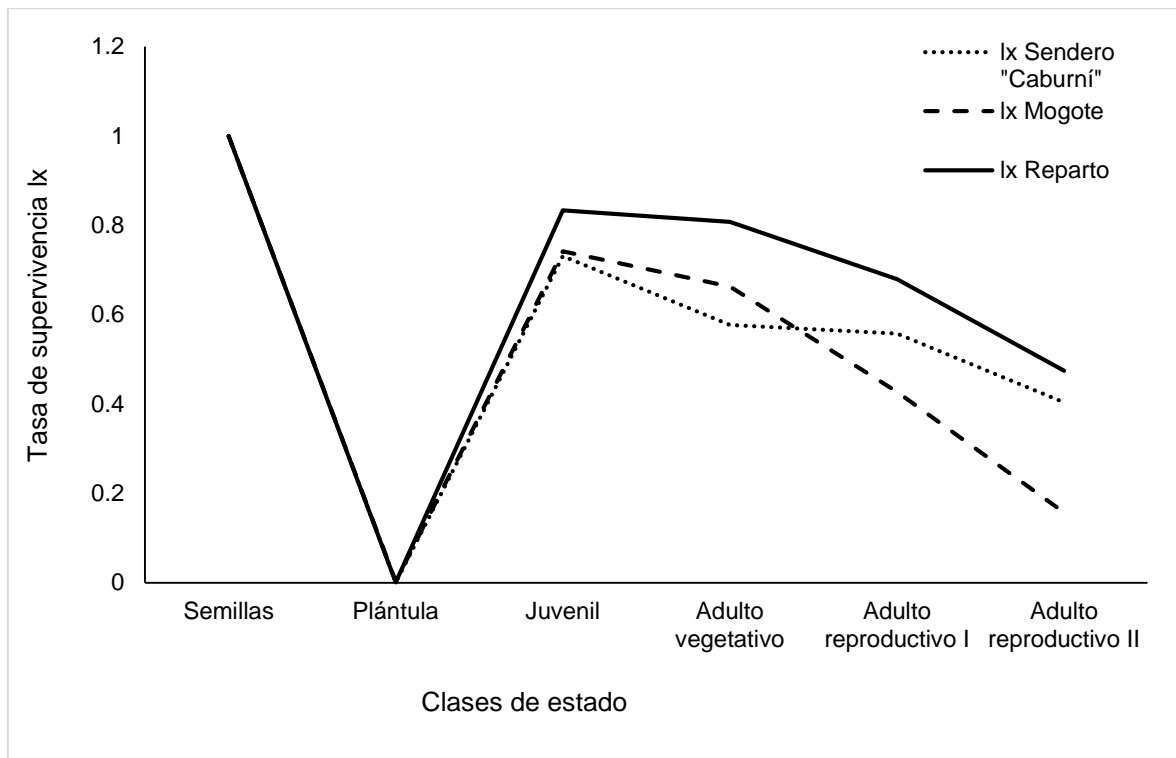


Figura 9. Curvas de supervivencia de la poblaciones de *Rhytidophyllum lomense* en las diferentes localidades de estudio en Topes de Collantes.

Las visitas a las diferentes localidades demostraron que las poblaciones localizadas en Topes de Collantes presentan otras amenazas, entre las que se encuentran la pérdida de hábitat como consecuencia de la producción cafetalera y el desarrollo de la actividad turística. Además, los efectos de especies introducidas como *Spathodea campanulata* Beauv. y *Hamelia patens* Jacq. que por sus síndromes de polinización compiten con el único polinizador de la especie, el colibrí.

V. Discusión

5.1. Influencia de la biología floral en el éxito reproductivo de *Rhytidophyllum lomense*

5.1.1. Sistema reproductivo de *Rhytidophyllum lomense*

Los rasgos florales de *Rhytidophyllum lomense* indican especialización por colibríes. Diferentes rasgos morfológicos y funcionales de esta especie corroboran lo planteado por varios autores (Fenster *et al.*, 2004; Whittall y Hodges, 2007; Faegri y Van der Pijl, 2013). Algunas de las características que tipifican a este síndrome, y encontradas en la especie estudiada, son: corola tubular anaranjada, anteras y estigma extendidos y antesis y producción de néctar diurnos. Resultados similares se han encontrado en otras especies de la tribu *Gesnerieae*, a la que pertenece la especie estudiada (Martén- Rodríguez *et al.*, 2009).

En la especie *R. lomense* el valor del índice de auto-fertilidad obtenido fue menor que 0,75. Esto indica que no hay auto-fertilización ni autogamia en la especie según criterios de Lloyd y Shoen (1992) en otras especies. Los resultados del presente estudio no concuerdan con Martén-Rodríguez y Fenster (2010), que refieren que en la tribu *Gesneriae* las especies con corola tubular de color anaranjado o rojo y antesis diurna, como *R. lomense*, producen semillas autónomamente. Estos resultados pueden estar influenciados por la alta separación en tiempo (dicogamia) y espacio (hercogamia) de las estructuras reproductoras en la fase hermafrodita de la especie objeto de estudio. Al respecto, Chen *et al.* (2009) registraron un comportamiento similar en *Gesneria citrina*, ya que la hercogamia en esta especie actúa como reductor de la interferencia entre las funciones femenina y masculina.

En el caso de *R. lomense*, debido a que es una especie auto-incompatible, los altos valores de hercogamia y dicogamia solo permiten evitar la interferencia entre las funciones masculina y femenina en el momento de la polinización. De esta forma se asegura la deposición de polen proveniente de otros individuos a través de los polinizadores. En la especie, las anteras y el estigma extendido también evitan el contacto con algún polinizador que podría no ser eficiente en la transferencia de polen. Además, ello permite aumentar el traslado de polen por las aves, mecanismo este común en las flores polinizadas por colibríes según los resultados de Thomson (2003) y Wilson *et al.* (2004). De acuerdo con el estudio realizado por Rosas-Guerrero *et al.* (2014), en las especies auto-incompatibles, como *R. lomense*, se hace fácil predecir el polinizador ya que la correlación entre rasgos florales es alta porque el cruzamiento es más dependiente de polinizadores.

5.1.2. Polinizadores y tasa de visitas de *Rhytidophyllum lomense*

En la especie estudiada se presenta un alto nivel de correlación entre los rasgos florales, específicamente los referidos a las dimensiones de la corola y del pistilo. Esta relación de caracteres predice que *R. lomense* es especialista por colibríes. Numerosos autores (Berg, 1960; Nilsson, 1988; Gómez, 2000; Ordano *et al.*, 2008; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011) plantean que es característico de las especies especialistas mostrar un alto nivel de covariación e integración fenotípica entre caracteres florales con diferentes funciones. Sin embargo, las flores de *R. lomense* son visitadas por cuatro especies de animales.

Las especies de insectos *Polistes major*, *Phoebis philea* e *Hymenoptera* no son polinizadores de la especie en la población estudiada. En estas especies la tasa de visitas es prácticamente insignificante y en el caso de *P. major* y *P. philea* no hubo contacto con las estructuras reproductoras de las flores en ninguna de las visitas. En cambio, *Chlorostilbon ricordii* hizo contacto con ambas estructuras reproductoras en cada visita observada, por lo que puede ser considerado como el único polinizador de *R. lomense*. Esta situación permite afirmar que la especie tiene un sistema de polinización especialista por colibrí, corroborando lo predicho por el síndrome de polinización.

La corola tubular presente en *R. lomense*, así como el pequeño diámetro de apertura de la corola y la constricción de la misma, son características que restringen la entrada de los insectos y/o la extracción de recompensas por los mismos. De la misma forma, estos caracteres favorecen a los colibríes, y aumentan la deposición de polen en el estigma en las visitas de estas aves. Similares resultados fueron encontrados por Castellanos *et al.* (2004) en flores del género *Penstemon*. Estos rasgos florales presentes en *R. lomense* fueron descritos por Martín-Rodríguez *et al.* (2015) para otras especies ornitófilas de gesneriáceas antillanas.

Otro rasgo floral presente en *R. lomense* que limita las visitas de insectos es el color anaranjado de la corola. Según Briscoe y Chittka (2001), esto se debe a que este grupo de animales tienen un sistema visual con falta de sensibilidad hacia este color. Sin embargo, Hart *et al.* (2000) exponen que en los colibríes la visión está caracterizada por detectar longitudes de onda larga (rojo), media (amarilla) y corta (azul). Resultados de numerosos estudios en la tribu *Gesnerieae* (Martín-Rodríguez y Fenster, 2008; Martín-Rodríguez *et al.*, 2009; Martín-Rodríguez y Fenster, 2010) señalan que las gesneriáceas de colores rojo y anaranjado son visitadas exclusivamente por colibríes. De esta forma, la especialización

de estas gesneriáceas, incluyendo a *R. lomense*, se presenta como resultado de que los rasgos florales restringen la entrada de insectos y favorecen las visitas de colibríes.

La especie *Rhytidophyllum lomense* presenta solo 0,004 visitas por flor por día. En otras especies de gesneriáceas antillanas, Martén-Rodríguez *et al.* (2009) refieren que la baja tasa de visitas se debe a que estas plantas exhiben cortos períodos de floración y distribución restringida, mientras que los polinizadores presentan rangos geográficos más grandes. Los propios autores encontraron que en la tribu las especies polinizadas exclusivamente por colibríes presentan un promedio de 1,0 ($\pm 1,5$) visita por flor por día, muy superior a *R. lomense*. La baja tasa de visitas en la especie estudiada podría estar influenciada por la dinámica de producción de néctar, teniendo en cuenta que esta es la recompensa buscada por los colibríes, como lo plantean autores como McDade y Weeks (2004).

La mayor producción de néctar en la especie *R. lomense* se obtuvo en el horario comprendido entre las 12.00 h y las 15.00 h. Este horario podría estar en función de propiciar una mayor tasa de visitas de colibríes a finales de la tarde como sucede en otras especies de gesneriáceas antillanas con este sistema de polinización (Martén-Rodríguez *et al.*, 2009). Sin embargo, la observación de polinizadores demostró que no hay correlación entre estas dos variables.

Otro factor limitante en cuanto a la tasa de visitas es la baja producción de néctar de la especie *R. lomense*, de solo 8 μ l. Este rasgo floral muestra resultados similares a otros estudios de Martén-Rodríguez y Fenster (2008) en especies de la tribu *Gesnerieae* distribuidas en Puerto Rico. Estos autores concluyen que las especies de la tribu polinizadas solo por colibríes producen un volumen de néctar de aproximadamente 12,5 μ l ($\pm 3,99$). Resultados de Gass y Garrison (1999) demuestran que los colibríes tienen una buena memoria espacial y pueden recordar la localización de las plantas que les proveen tanto altos como bajos recursos de néctar, visitándolas más o menos frecuente respectivamente. De esta forma, se puede afirmar que la dinámica y la producción de néctar en la especie determinan la baja tasa de visitas de los colibríes.

5.1.3. Eficiencia de la polinización de *Rhytidophyllum lomense*

El número de óvulos en las flores de *R. lomense* sugiere baja limitación polínica, según los estudios de varios autores (Knight *et al.*, 2005; Burd *et al.*, 2009) en otras especies. Sin embargo, la baja tasa de visitas y la auto-incompatibilidad de la especie determinan el alto

grado de limitación polínica obtenido en los resultados experimentales. Esta situación sugiere que *Chlorostilbon ricordii* es inefectivo en el mecanismo de remoción y deposición de polen. Este resultado no se ajusta a otros obtenidos en la tribu *Gesnerieae* por Martén-Rodríguez y Fenster (2010), donde los colibríes polinizadores de flores tubulares fueron eficientes, aun cuando la tasa de visitas fue baja.

Los resultados arrojaron que el 41% de las flores se convierten en frutos y que 70% de flores se corresponden con las semillas producidas. Sin embargo, solo el 4% de los óvulos se convierten en semillas. Estos resultados sugieren que el colibrí asegura la producción de frutos y de semillas, pero no es eficiente en la cantidad de polen depositado en relación con los óvulos producidos por la especie. Una posible explicación es que la morfología del cuerpo de *C. ricordii* no concuerda con la morfología de la flor. Podría ser también que *R. lomense* necesite más de una visita para satisfacer la cantidad de polen requerida para la fertilización de todos sus óvulos. Para comprobar cualquiera de estas hipótesis se necesitan más investigaciones de ecología de la polinización.

Los resultados de este estudio en cuanto a la eficiencia de la polinización concuerdan con Martén-Rodríguez y Fenster (2010), que sugieren que en especies de flores tubulares de gesneriáceas antillanas la eficiencia de los polinizadores es baja. En las especies estudiadas por estos autores (ejemplo: *Gesneria citrina*, *G. reticulata*, *G. cuneifolia*, y *Rhytidophyllum asperum*) la autogamia se presenta en respuesta a esta problemática.

La alta limitación polínica y la baja eficiencia de la polinización de *R. lomense* podrían sugerir que la especie se encuentra en un período de transición hacia la generalización o hacia mecanismos de aseguramiento, coincidiendo con las especies de este diseño floral en la tribu *Gesnerieae* estudiadas por Martén-Rodríguez y Fenster (2010). Sin embargo, teniendo en cuenta el índice de auto-fertilidad se puede concluir que no se evidencia que especie *Rhytidophyllum lomense* se encuentre en un período de transición hacia la auto-compatibilidad.

Todos los resultados expuestos sugieren que en *R. lomense* tiene bajo éxito reproductivo. Esto se debe a la ausencia de mecanismos de aseguramiento reproductivo como la autogamia, baja tasa de visitas y la ineficiencia del polinizador. Este bajo éxito reproductivo finalmente limita la producción de semillas y afecta la estructura poblacional de la especie.

5.2. Estructura poblacional de *Rhytidophyllum lomense* en Topes de Collantes

Al no presentarse diferencias entre los rasgos florales de las tres poblaciones estudiadas, se puede afirmar que la biología floral tiene el mismo efecto sobre cada una de ellas. Tampoco se presentan diferencias significativas entre la estructura demográfica de las poblaciones de *Rhytidophyllum lomense* ubicadas en el Sendero “Caburní”, el Mogote “Mi Retiro” y el Reparto “Jesús Menéndez” analizadas en el año 2016. Teniendo en cuenta estos resultados se puede decir que en cada una de ellas se presentan problemas con el éxito reproductivo y, por tanto, una insuficiente producción de semillas.

En las tablas de vida de cada población se observa que se producen un alto número de semillas pero que un mínimo porcentaje de estas pasan a la categoría de plántulas. Este resultado puede constatarse con la supervivencia (l_x), mortalidad (d_x) y la mortalidad etario-específica (q_x) de la categoría Plántulas. Esta última variable (q_x), presenta los mayores valores en la categoría de Semillas y los valores negativos en el estado Plántulas en las tres poblaciones estudiadas.

Según Begon *et al.* (2006), los valores negativos en las tablas de vida estáticas de organismos perennes se deben a que la supervivencia, la mortalidad (d_x) y la mortalidad etario-específica (q_x) se calculan a partir del falso supuesto de que no hubo variación desde años anteriores al año del estudio en cuanto al número total de “nacimientos” o a las proporciones de supervivencia de las edades. En el caso de las poblaciones estudiadas de *R. lomense*, se refiere a que las semillas fallaron en su paso hacia el siguiente estado, lo que podría deberse a problemas en la germinación de las mismas o el establecimiento de las plántulas (Xiao *et al.*, 2012).

Las curvas de supervivencia de las tres poblaciones son similares. Estas curvas asemejan al tipo III en los primeros estados de vida, que indica alta mortalidad temprana (de Semillas a Plántulas) con una proporción alta de supervivencia a continuación (de Plántulas a Juveniles). En los siguientes estados de vida las curvas asemejan a la de tipo I, donde la mortalidad se concentra en las etapas finales del ciclo de vida (Adultos reproductivos II).

Este tipo de comportamiento de la curva de supervivencia es típico de las especies de plantas que producen muchas semillas, pero que pocas de ellas germinan y llegan a establecerse como plantas adultas reproductivas. Esto puede estar asociado a la baja disponibilidad de microhábitats apropiados para la germinación, donde las plantas se

encuentran en grietas de paredones. Esto limita la germinación de las semillas por la limitación de sustrato y de condiciones ecológicas adecuadas.

5.2.1. Conservación de *Rhytidophyllum lomense*

Los resultados obtenidos permiten profundizar en el análisis de la categoría de amenazada (A) reconocida para la especie en la Lista Roja de la Flora de Cuba (González-Torres et al., 2016). Además de que sus poblaciones son >10000 individuos maduros y que presenta una extensión de presencia de menos de 20000 km², las poblaciones localizadas en Topes de Collantes presentan otras amenazas biológicas y de carácter antrópico que se relacionan a continuación:

- ✓ El bajo éxito reproductivo que muestra la especie, la insuficiente producción de semillas, y el análisis de la estructura poblacional que mostró que la mayoría de las plántulas no llegan a establecerse.
- ✓ Los efectos de especies introducidas como *Spathodea campanulata* Beauv. y *Hamelia patens* Jacq. que por sus síndromes de polinización compiten con la especie por el colibrí.
- ✓ La pérdida de hábitat como consecuencia de la producción cafetalera y el desarrollo de la actividad turística.

Las otras dos poblaciones de la especie que se tiene referencia corresponden a Carso de Buenos Aires y San Blas, también en el Macizo Montañoso Guamuhaya y a unos escasos 36,7 Km y 30,4 Km respectivamente de las poblaciones estudiadas de *R. lomense*, donde las condiciones ecológicas son semejantes a las estudiadas. Estas aseveraciones permiten declarar los criterios de amenaza de acuerdo con UICN (2012) y proponer para el taxón estudiado la categoría de Vulnerable:

- A3 (c,e): Se prevé una reducción del tamaño de las poblaciones basado en una reducción del área de ocupación, extensión de presencia y calidad del hábitat y por efecto de taxones introducidos y competencia.
- B2 (a, b): Un extensión de presencia <40 km² y un área de ocupación <10 km². Además la especie se encuentra en poblaciones fragmentadas y se infiere una disminución de la extensión de presencia, área de ocupación, área extensión y calidad del hábitat, número de subpoblaciones y número de individuos maduros.
- C2 (a): Se infiere una disminución del tamaño de las subpoblaciones basado en la disminución del número de individuos maduros (< 1000) en cada subpoblación.

- E: La probabilidad de extinción en estado silvestre es $> 10\%$ dentro de 100 años.

VI. Conclusiones

1. Las flores de *Rhytidophyllum lomense* presentan diseño floral tubular, estigma y anteras extendidos, alta hercogamia y antesis y producción de néctar diurnos.
2. La especie es auto-incompatible con bajos niveles de autogamia debido a la significativa hercogamia que se presenta entre sus estructuras reproductivas.
3. El único polinizador de *R. lomense*, *Chlorostilbon ricordii*, es ineficiente en la deposición de polen, lo que determina un bajo éxito reproductivo en la especie.
4. En las poblaciones de *R. lomense* en Topes de Collantes se presenta una alta mortalidad temprana, sin embargo, cuando los individuos alcanzan un tamaño crítico el riesgo de mortalidad es menor.

VII. Recomendaciones

- Realizar un estudio poblacional sustentado en varios años de muestreo que permita determinar la dinámica de las poblaciones de la especie.
- Ampliar este estudio a las poblaciones localizadas en San Blas y Carso de Buenos Aires en la provincia de Cienfuegos.
- Alertar a los tomadores de decisiones en el Paisaje Natural Protegido Topes de Collantes sobre la situación de la especie con vistas a su protección.

VIII. Referencias bibliográficas

Abrahamczyk, S. y S. S. Renner, (2015) “The temporal build-up of hummingbird/plant mutualisms in North America and temperate South America” en *BMC evolutionary biology*. 15(1). Junio 2015, pp. 104.

Alain, H., (1957) *Flora de Cuba*. Vol. IV. La Habana, Cuba. Contribuciones Ocasionales del Museo Historia Natural del Colegio “De La Salle”.

Armbruster, W. S. *et al.*, (2002) “Comparative analysis of late floral development y mating-system evolution in tribe *Collinsieae* (Scrophulariaceae sl.)” en *American Journal of Botany*, 89(1). Enero 2002, pp. 37-49.

Armbruster, W. S. y A. L. Herzig, (1984) “Partitioning y sharing of pollinators by four sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama” en *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 71(1). pp. 1-16.

Armbruster, W. S.; Fenster, C. B. y M. R. Dudash, (2000) “Pollination principles revisited: specialization, pollination syndromes, y the evolution of flowers” en *The Scandinavian Association for Pollination Ecology Honours Knut Faegri*. 39. pp. 179-200.

Ashman, T. L. y M. T. Morgan, (2004) “Explaining phenotypic selection on plant attractive characters: male function, gender balance or ecological context?” en *Proceedings of the Royal Society of London Series B. Biological Sciences*. 271. Marzo 2004, pp. 553-559.

Barrett, S. C. H., (1998) “The evolution of mating strategies in flowering plants” en *Trends in Plant Science*. 3(9). Septiembre 1998, pp. 335-341.

Bataillon, T. y M. Kirkpatrick, (2000) “Inbreeding depression due to mildly deleterious mutations in finite populations: size does matter” en *Genetic Research*. 75(1). Febrero 2000, pp. 75-81.

Begon, M.; Townsend, C. R. y J. L. Harper, (2006) *Ecology from individuals to ecosystems*. Cuarta edición. Blackwell Publishing.

Berg, R. L., (1960) “The ecological significance of correlation Pleiades” en *Evolution*. 14(2). Junio 1960, pp. 171-180.

- Berovides, V.; Cañizares, M. y A. González, (2005) *Métodos de Conteo de Animales y Plantas Terrestres*. Manual para la capacitación del personal técnico de las Áreas Protegidas de Cuba.
- Bertin, R. I. y C. M. Newman, (1993) "Dichogamy in Angiosperms" en *Botanical Review*. 59(2). Abril- Junio 1993, pp. 112-152.
- Briscoe, A. D. y L. Chittka, (2001) "The evolution of color vision in insects" en *Annual Review of Entomology*.46. Enero 2001, pp. 471-510.
- Brys, R. y H. Jacquemyn, (2011) "Variation in the functioning of autonomous self-pollination, pollinator services and floral traits in three *Centaureum* species" en *Annals of Botany*.107(6). Mayo 2011, pp. 917-925.
- Burd, M. *et al.*, (2009) "Ovule number per flower in a world of unpredictable pollination" en *American Journal of Botany*. 96(6). Junio 2009, pp. 1159-1167.
- Burd, M., (1994) "Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set" en *The Botanical Review*. 60(1). Enero-Marzo 1994, pp. 83-139.
- Burgman, M. A.; Ferson, S. y D. Lindenmayer, (1994) "The effect of the initial age-class distribution on extinction risks: implications for the reintroduction of Leadbeater's possum" en Serena, M. (ed.), *Reintroduction Biology of Australian and New Zealand Fauna*. Sydney, Surrey Beatty.
- Carlson, J. E., (2007) "Male-biased nectar production in a protyrous herb matches predictions of sexual selection theory in plants" en *American Journal of Botany*. 94(4). Abril 2007, pp. 674-682.
- Caro, T. M. y G. O'doherty, (1999) "On the use of surrogate species in conservation biology" en *Conservation biology*. 13(4). Agosto 1999, pp. 805-814.
- Castellanos, M. C.; Wilson, P. y J. D. Thomson, (2004) "Anti-bee and pro-bird changes during the evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers" en *Journal of Evolutionary Biology*.17(4). Abril 2004, pp. 876-885.
- Celedón-Neghme, C.; W. L. Gonzáles y E. Gianoli, (2007) "Cost and benefits of attractive floral traits in the annual species *Madia sativa* (Asteraceae)" en *Evolutionary ecology*. 21(2). Marzo 2007, pp. 247-257.

Charlesworth, D. y B. Charlesworth, (1987) "The effects of investment in attractive structures on allocation to male y female functions in plants" en *Evolution*. 41(5). Septiembre 1987, pp. 948-968.

Charlesworth, D., (2006) "Evolution of plant breeding systems" en *Current Biology*. 16(17). Septiembre 2006, pp. 726-735.

Chen, X. S. *et al.*, (2009) "Potential Autonomous Selfing in *Gesneriacitrina* (Gesneriaceae), a Specialized Hummingbird Pollinated Species with Variable Expression of Herkogamy" en *Journal of Integrative Plant Biology*. 51(10). Octubre 2009, pp. 973-978.

Chittka, L. *et al.*, (2001) "Adaptation, constraint, y chance in the evolution of flower color y pollinator color vision" en Chittka, L. y J. D. Thomson (eds.) *Cognitive ecology of pollination*. Cambridge University Press.

Clark, J. L. *et al.*, (2006) "Phylogenetic relationships and generic boundaries in the *Episcieae* (Gesneriaceae) inferred from nuclear, chloroplast, and morphological data" en *Taxon*. 55(2). Mayo 2006, pp. 313-336.

Clark, J. L. *et al.*, (2013) "An annotated species list for the Gesneriaceae of Cuba" en *Selbyana*. 31(2). pp. 186-227.

Clark, J. L.; Clavijo, L. y N. Muchhala, (2015) "Convergence of anti-bee pollination mechanisms in the Neotropical plant genus *Drymonia* (Gesneriaceae)" en *Evolutionary Ecology*. 29(3). Mayo 2015, pp. 355-377.

Conner, J. K.; Davis, R. y S. Rush, (1995) "The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators" en *Oecologia*. 104(2). Octubre 1995, pp. 234-245.

Cresswell, J. E., (1999) "The influence of nectar y pollen viability in pollen transfer by individual flowers of oil-seed rape (*Brassica napus*) when pollinated by bumblebees (*Bombus lapidarius*)" en *Journal of Ecology*. 87(4). Julio 1999, pp. 670-677.

Cronquist, A., (1981) *An integrated system of classification of flowering plants*. New York, USA. Columbia University Press.

Cruden, R. W., (1977) "Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants" en *Evolution*. 31(1). Marzo 1977, pp. 32-46.

- Darwin, C., (1862) "On the Two Forms, or Dimorphic Condition, in the Species of *Primula*, and on their remarkable Sexual Relations" en *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London B: Biological Sciences*. 6(22). Marzo 1862, pp. 77-96.
- Eckert, C. G., (2002) "The loss of sex in clonal plants" en Stuefer, J.F. *et al.*, (eds.) *Ecology and Evolutionary Biology of Clonal Plants*. Springer Netherlands.
- Elzinga, C. L. *et al.*, (2009) *Monitoring Plant and Animal Populations: A Handbook for Field Biologists*. John Wiley & Sons.
- Endress, P. K. (1999) "Symmetry in flowers: diversity and evolution" en *International Journal of Plant Sciences*. 160(56), 53-523.
- Faegri, K. y L. Van der Pijl, (2013) *The principles of pollination ecology*. Tercera Edición. New York, EE.UU. Elsevier.
- Feinsinger, P., (1987) "Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World" en *Revista Chilena de Historia Natural*. 60, pp. 285-319.
- Feinsinger, P., (1983) "Coevolution y pollination" en Futuyma, J.D. y M.Slatkin (eds.) *Coevolution*. Sinauer.
- Fenster, C. B. *et al.*, (2004) "Pollination syndromes y floral specialization" en *Annual Review of Ecology and Systematic*. 35. Diciembre 2004, pp. 375-403.
- Freiberg, M., (2007) "Evolutionary trends in pollination syndromes of Neotropical Gesneriaceae" en *Phyton*. 46(2). Marzo 2007, pp. 207-209.
- García-Lahera, J. P., (2017) "Flora vascular amenazada o casi amenazada de la provincia de Sancti Spíritus, Cuba" en *Acta Botánica Cubana*. 216(1). Abril 2017, pp. 3-16.
- Gass, C. L. y J. S. Garrison, (1999) "Energy regulation by traplining hummingbirds Functional" en *Ecology*. 13(4). Agosto 1999, pp. 483-492.
- Gatzuk, L. E. *et al.*, (1980) "Age stages of plants of various growth forms: a review" en *Journal of Ecology*. 68(2). Julio 1980, pp. 675-696.
- Gómez, J. M. y F. Perfectti, (2010) "Evolution of complex traits: the case of *Erysimum* corolla shape" en *International Journal of Plant Sciences*. 171(9). pp. 987-998.
- Gómez, J. M., (2000) "Phenotypic selection y response to selection in *Lobularia maritima*: importance of direct y correlational components of natural selection" en *Journal of Evolution Biology*. 13(4). Junio 2000, pp. 689-699.

- González, A.V. y F. Pérez, (2010) "Pollen limitation and reproductive assurance in the flora of the coastal Atacama desert" en *International Journal of Plant Sciences*. 171(6). pp. 607-614.
- González-Torres, L. R. *et al.*, (2016) "Lista roja de la flora de Cuba" en *Bissea* 10 (número especial 1), pp. 1-352.
- Goodwillie, C. y J. M. Ness, (2005) "Correlated evolution in floral morphology y the timing of self-compatibility in *Leptosiphon jepsonii* (Polemoniaceae)" en *International Journal Plant Science*. 166(5). Marzo 2005, pp. 741-751.
- Grant, K. A. y V. Grant, (1968) *Hummingbirds and their flowers*. Columbia University Press.
- Haig, D. y M. Westoby, (1988) "On limits to seed production" en *The American Naturalist*. 131(5). Mayo 1988, pp. 757-759.
- Hamrick, J. L. y M. J. W. Godt, (1996) "Effects of life history traits on genetic diversity in plant species" en *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 351(1345). Septiembre 1996, pp. 1291-1298.
- Harcombe, P. A., (1987) "Tree life tables" en *Bioscience*. 37(8). Septiembre 1987, pp. 557-568.
- Harder, D. W., (1986) "Effects of nectar concentration and flower depth on flower hyling efficiency of bumblebees" en *Oecologia*. 69(2). Mayo 1986, pp. 309-315.
- Harder, L. D. y J. D. Thomson, (1989) "Evolutionary options for maximizing pollen dispersal of animal-pollinated plants" en *American Naturalist*. 133(3). Marzo 1989, pp. 323-372.
- Hart, N. S. *et al.*, (2000) "Visual pigments, oil droplets, ocular media y cone photoreceptor distribution in two species of passerine bird: the Blue Tit (*Parus caeruleus* L.) y the Blackbird (*Turdus merula* L.)" en *Journal of Comparative Physiology A*. 186(4). pp. 375-387.
- Herlihy, C. R. y C. G. Eckert, (2002) "Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant" en *Nature*. 416(6878). Marzo 2002, pp. 320-323.

- Herlihy, C. R. y C. G. Eckert, (2004) "Experimental dissection of inbreeding and its adaptive significance in a flowering plant *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae)" en *Evolution*. 58(12). Julio 2004, pp. 2693-2703.
- Herrera, C. M., (1987) "Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage" en *Oikos*. 50(1). Septiembre 1987, pp. 79-90.
- Herrera, C. M., (1993) "Selection on complexity of corolla outline in hawkmoth-pollinated violet" en *Evolutionary trends in plants*. 7, pp. 9-13.
- Herrera, C. M., (2001) "Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*?" en *Journal of Evolutionary Biology*. 14(4). Julio 2001, pp. 574-584.
- Hodges, S. A., (1995) "The influence of nectar production on hawkmoth behavior, self-pollination, and seed production in *Mirabilis multiflora* (Nyctaginaceae)" en *American Journal of Botany*. 82(2). Febrero 1995, pp. 197-204.
- Holderegger, R., (1996) "Reproduction of the rare monocarpic species *Saxifraga mutata* L." en *Botanical Journal of the Linnean Society*. 122(4). Diciembre 1996, pp. 301-313.
- Inouye, D. W. *et al.*, (1994) "A model and lexicon for pollen fate" en *American Journal of Botany*. 81(12). Diciembre 1994, pp. 1517-1530.
- Irwin, R. E.; Howell, P. y C. Galen, (2015) "Quantifying direct vs. indirect effects of nectar robbers on male and female components of plant fitness" en *Journal of Ecology*. 103(6). Noviembre 2015, pp. 1487-1497.
- Jabis, M. D.; Ayers T. J. y G. J. Allan, (2011) "Pollinator-mediated gene flow fosters genetic variability in a narrow alpine endemic *Abronia alpine* (Nyctaginaceae)" en *American Journal of Botanic*. 98(10). Julio 2011, pp. 1583-1594.
- Jacobs, G. H., (1993) "The distribution y nature of color vision among the mammals" en *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 68(3). Agosto 1993, pp. 413-471.
- Jorge, A.; Loureiro J. y S. Castro, (2015) "Flower biology y breeding system of *Salvia sclareoides* Brot. (Lamiaceae)" en *Plant Systematics and Evolution*. 301(5). Mayo 2015, pp. 1485-1497.

- Kalisz, S. *et al.*, (2012) "Dichogamy correlates with outcrossing rate y defines the selfing syndrome in the mixed-mating genus *Collinsia*" en *Annals of Botany*. 109(3). Febrero 2012, pp. 571-582.
- Kalisz, S. y D. W. Vogler, (2003) "Benefits of autonomous selfing under unpredictable pollinator environments" en *Ecology*. 84(11). Noviembre 2003, pp. 2928-2942.
- Karron, J. D.*et al.*, (2009) "Pollinator visitation patterns strongly influence among-flower variation in selfing rate" en *Annals of Botany*. 103(9). Junio 2009, pp. 1379-1383.
- Kearns, C. A. y D. W. Inouye, (1993) *Techniques for pollination biologists*. Niwot, Colorado, EE.UU. University Press of Colorado Press.
- Kishore, K. *et al.*, (2012) "Polyembryony and seedling emergence traits in apomictic citrus" en *Scientia Horticulturae*.138. Mayo 2012, pp. 101-107.
- Knight, T. *et al.*, (2005) "Pollen limitations of plant reproduction: pattern y process" en *Annual Review of Ecology and Systematic*. 36. Diciembre 2005, pp. 467-497.
- Kudo, G. y L. D. Harder, (2005) "Floral y inflorescence effects on variation in pollen removal y seed production among six legume species" en *Functional Ecology*. 19(2). Abril 2005, pp. 245-254.
- Larson, B. M., S. C. Barrett, (2000) "A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants" en *Biological journal of the Linnean Society*. 69(4). Abril 2000, pp. 503-520.
- Lázaro, A.; Lundgren, R. y O. Totland, (2015) "Pollen limitation, species' floral traits and pollinator visitation: different relationships in contrasting communities" en *Oikos*. 124(2). Febrero 2015, pp. 174-186.
- Lloyd, D. G. y C. J. Webb, (1986) "The avoidance of interference between presentations of pollen y stigmas in angiosperms. I. Dichogamy" en *New Zealy Journal of Botany*. 24(1). Julio 1986, pp. 135-162.
- Lloyd, D. G. y D. J. Schoen, (1992) "Self and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions" en *International Journal of Plant Sciences*. 153(3). Septiembre 1992, pp. 358-369.
- Lloyd, D. G., (1979) "Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants" en *The American Naturalist*. 113(1). Enero 1979, pp. 67-79.

- Lloyd, D. G., (1987) "Allocation to pollen, seeds and pollination mechanisms in self-fertilizing plants" en *Functional Ecology*.1(2). pp. 83-89.
- Lloyd, D. G., (1992) "Self- y cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization" en *International Journal of Plant Sciences*. 153(3). Septiembre 1992, pp. 370-380.
- Martén-Rodríguez, S. *et al.*, (2010) "Evolutionary breakdown of pollination specialization in a Caribbean plant radiation" en *New Phytologist*. 188(2). Octubre 2010, pp. 403-417.
- Martén-Rodríguez, S. *et al.*, (2015) "A comparison of reproductive strategies between island and mainland Caribbean Gesneriaceae" en *Journal of Ecology*. 103(5). Septiembre 2015, pp. 1190-1204.
- Martén-Rodríguez, S. y C. B. Fenster, (2010) "Pollen limitation y reproductive assurance in Antillean *Gesnerieae*: a specialists vs. generalist comparison" en *Ecology*. 91(1). Enero 2010, pp. 155-165.
- Martén-Rodríguez, S. y C. B. Fenster, (2008) "Pollination ecology and breeding systems of five *Gesneria* species from Puerto Rico" en *Annals of botany*. 102(1). Julio 2008, pp. 23-30.
- Martén-Rodríguez, S.; Almarales-Castro, A. y C. B. Fenster, (2009) "Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird y generalized flowers" en *Journal of Ecology*. 97(2). Marzo 2009, pp. 348-359.
- McDade, L. A. y J. A. Weeks, (2004) "Nectar in hummingbird-pollinated Neotropical plants I: Patterns of production and variability in 12 species" en *Biotropica*. 36(2). pp. 196-21.
- McMullen, C. (2012) "Pollination of the heterostylous Galápagos native, *Cordialutea* (Boraginaceae)" en *Plant Systematic and Evolution*. 298(3). Marzo 2012, pp. 569-579.
- Meléndez-Ackerman, E.; Campbell, D. R. y N. M. Waser, (1997) "Hummingbird behavior and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*" en *Ecology*. 78(8). Diciembre 1997, pp. 2532-2541.
- Merrett, M. F.; Robertson, A. W. y P. G. Peterson, (2007) "Pollination performance and vulnerability to pollination breakdown of sixteen native shrub species from New Zealand" en *New Zealand journal of botany*. 45(4). Noviembre 2007, pp. 579-591.

- Mitchell, R. J. y N. M. Waser, (1992) "Adaptive significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: pollination success of single flowers" en *Ecology*. 73(2). Abril, 1992, pp. 633-638.
- Moller, A. P. y G. Sorci, (1998) "Insect preference for symmetrical artificial flowers" en *Oecologia*. 114(1). Marzo 1998, pp. 37-42.
- Monge, P., B. M. Heiss, D. B. Margolin, (2008) "Communication network evolution in organizational communities" en *Communication Theory*. 18(4). Noviembre 2008, pp. 449-477.
- Morran, L. T.; Parmenter, M. D. y P. C. Phillips, (2009) "Mutation load y rapid adaptation favor outcrossing over self-fertilization" en *Nature*. 462(7271). Noviembre 2009, pp. 350-352
- Morton, C. V. (1957). Some West Indian Gesneriaceae. *Brittonia*. 9(1). Abril 1957, 18-24.
- Mothershead, K. y R. J. Marquis, (2000) "Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*" en *Ecology*. 81(1). Enero 2000, pp. 30-40.
- Muchhala, N. y J. D. Thomson, (2009) "Going to great lengths: selection for long corolla tubes in an extremely specialized bat-flower mutualism" en *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 276. Marzo 2009, pp. 2147-2152.
- Navarro, N. y J. Guitian, (2002) "The role of floral biology y breeding system on the reproductive success of the narrow endemic *Petrocoptis viscosa* Rothm. (Caryophyllaceae)" en *Biological Conservation*. 103(2). Febrero 2002, pp. 125-132.
- Nilsson, L. A., (1988) "The evolution of flowers with corolla tubes" en *Nature*. 334(6178). Julio 1988, pp. 147-149.
- Ohashi, K. y T. Yahara, (2001) "Behavioral responses of pollinators to variation in floral display size y their influences on the evolution of floral traits" en L. Chittka y J. D. Thomson (eds.), *Cognitive ecology of pollination*. Cambridge University Press.
- Olmstead, R. G. *et al.*, (1993) "A parsimony analysis of the *Asteridae sensu lato* based on *rbcL* sequences" en *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 80(3). pp. 700-722.
- Ordano, M. *et al.*, (2008) "The adaptive value of phenotypic floral integration" en *New Phytologist*. 179(4). Septiembre 2008, pp. 1183-1192.

Patiny, S., (2011) "Evolution of Plant–Pollinator Relationships". Cambridge. Cambridge Press.

Pedigo, L. P. y M. R. Zeiss, (1996) "Effect of soybean planting date on bean leaf beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) abundance and pod injury" en *Journal of economic entomology*. 89(1). Febrero 1996, pp. 183-188.

Perret, M. *et al.*, (2013) "Temporal y spatial origin of Gesneriaceae in the New World inferred from plastid DNA sequences" en *Botanical Journal of the Linnean Society*. 171(1). Enero 2013, pp. 61-79.

Primack, R. *et al.*, (2001) *Fundamentos de conservación biológica, perspectivas latinoamericanas*. México. Fondo de Cultura Económica.

Proctor, M.; Yeo, P. y A. Lack, (1996) *The natural history of pollination*. Harper Collins Publishers.

Raven, P. H., (1972) "Why are bird-visited flowers predominantly red?" en *Evolution*. 26(4). Diciembre 1972, 674-674.

Renoult, J. P. *et al.*, (2013) "Adaptation of flower y fruit colours to multiple, distinct mutualists" en *New Phytologist*. 201(2). Enero 2013, pp. 678-686.

Roalson, E. H. *et al.*, (2005) "Untangling *Gloxinieae* (Gesneriaceae). I. Phylogenetic patterns and generic boundaries inferred from nuclear, chloroplast, and morphological cladistic datasets" en *Taxon*. 54(2). Mayo 2005, pp. 389-410.

Rosas-Guerrero, V. *et al.*, (2011) "Influence of pollination specialization y breeding system on floral integration y phenotypic variation in *Ipomoea*" en *Evolution*. 65(2). Febrero 2011, pp. 350-364.

Rosas-Guerrero, V. *et al.*, (2014) "A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators" en *Ecology Letters*. 17(3). Marzo 2013, pp. 388-400.

Runions, J. C. y M. A. Geber, (2000) "Evolution of the self-pollinating flower in *Clarkia xantiana* (Onagraceae). I. Size y development of floral organs" en *American Journal of Botany*. 87(10). Octubre 2000, pp. 1439-1451.

- Sanmartin-Gajardo, I. y M. Sazima, (2005) "Chiropterophily in *Sinningieae* (Gesneriaceae): *Sinningia brasiliensis* and *Paliavana prasinata* are bat-pollinated, but *P. sericiflora* is not. Not yet?" en *Annals of Botany*. 95(7). Junio 2005, pp. 1097-1103.
- Schemske, D. W. y C. C. Horvitz, (1989) "Temporal variation in selection on a floral character" en *Evolution*. 43(2). Marzo 1989, pp. 461-465.
- Schemske, D. W. y C. C. Horvitz, (1984) "Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization" en *Science*. 225(4661). Agosto 1984, pp. 519-521.
- Schemske, D. W. y H. D. Bradshaw, (1999) "Pollinator preferences y the evolution of floral traits in monkey flowers (*Mimulus*)" en *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96(21). Agosto 1999, pp. 11910-11915.
- Schmidt, V.; Schaefer, H. M. y H. Winkler, (2004) "Conspicuousness, not color as foraging cue in plant-animal signaling" en *Oikos*. 106(3). Septiembre 2004, pp. 551-557.
- Schoen, D. J.; Morgan, M. T. y T. Bataillon, (1996) "How does self-pollination evolve? Inferences from floral ecology y molecular genetic variation" en *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 351(1345). Septiembre 1996, pp. 1281-1290.
- Skog, L. E., (1976) "A study of the tribe *Gesnerieae*, with a revision of *Gesneria* (Gesneriaceae: Gesnerioideae)" en *Smithsonian Contribution Botanic*. 29. pp. 1-182.
- Skog, L. E., (2012) "Gesneriaceae" en Acevedo- Rodríguez, P. y M.T. Strong (eds.), *Catalogue of Seed Plants of the West Indies*. Smithsonian Contribution Botanic.
- Skog, L. E. y J. K. Boggan, (2007) "World Checklist of Gesneriaceae". Washington, DC: Dept. of Botany, Smithsonian Institution, disponible en: <http://botany.si.edu/Gesneriaceae/Checklist/>
- Smith, J. F. *et al.*, (1997) "Tribal relationships in the Gesneriaceae: evidence from DNA sequences of the chloroplast gene *ndhF*" en *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 84(1). pp. 50-66.
- Smith-Ramírez, C. *et al.*, (2005) "Diversity, flower visitation frequency y generalist of pollinators in temperate rain forests of Chiloé Isly, Chile" en *Botanical Journal of the Linnean Society*. 147(4). Abril 2005, pp. 399-416.

Stebbins, G. L., (1957) "Self-fertilization and population variability in the higher plants" en *The American Naturalist*. 91(861). pp. 337-354.

Stebbins, G. L., (1970) "Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms" en *Annual Review of Ecology and Systematic*. 1. pp. 307-326.

Strasburger, E. *et al.*, (1974) *Tratado de Botánica*. Editorial Pueblo y Educación. La Habana, Cuba (Tomado de la Sexta Edición Española).

Strong, A. y P. Williamson, (2007) "Breeding system of *Astrophytum asterias*: an endangered cactus" en *The Southwestern Naturalist*. 52(3). Septiembre 2007, pp. 341-346.

Thomson, J. D., (2003) "When is it mutualism?" en *American Naturalist*. 162(54). pp. 51-59.

UICN, (2012) *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN*. Versión 3.1. Segunda edición. Gland. Suiza y Cambridge, Reino Unido:

Vamosi, J. C.; Steets, J. A. y T. L. Ashman, (2013) "Drivers of pollen limitation: macroecological interactions between breeding system, rarity, and diversity" en *Plant Ecology and Diversity*. 6(2). Marzo 2013, pp. 171-180.

Vaughton, G. y M. Ramsey, (2010) "Pollinator-mediated selfing erodes the flexibility of the best-of-both-worlds mating strategy in *Bulbine vagans*" en *Functional Ecology*. 24(2). Abril 2010, pp. 374-382.

Weber, A., (2004) "Gesneriaceae" en Kubitzki, K. y J. W. Kadereit (eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants. Vol.VII. Flowering plants, dicotyledons: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae)*. Berlin & Heidelberg: Springer-Verlag.

Whittall, J. B. y S. A. Hodges, (2007) "Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers" en *Nature*. 447(7145). Junio 2007, pp. 706-709.

Wiehler, H., (1983) "A synopsis of the neotropical Gesneriaceae" en *Selbyana*. 6(1/4). Julio 1983, pp. 1-219.

Willmer, P., (2011) *Pollination and Floral Ecology*. Princeton, New Jersey, USA. Princeton University Press.

Wilson P. *et al.*, (2004) "A multivariate search for pollination syndromes among penstemons" en *Oikos*. 104(2). Febrero 2004, pp. 345-361.

Wilson, P. y J. D. Thomson, (1991) “Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen” en *Ecology*. 72(4). Agosto 1991, pp. 1503-1507.

Xiao X. J. *et al.*, (2012) “Predicted Disappearance of *Cephalantheropsis obcordata* in Luofu Mountain Due to Changes in Rainfall Patterns” doi:10.1371/journal.pone.0029718

Zimmer, E. A. *et al.*, (2002) “Phylogenetic relationships in the *Gesnerioideae* (Gesneriaceae) based on nrDNA ITS and cpDNA trnL-F and trnE-T spacer region sequences” en *American journal of Botany*. 89(2). Febrero 2002, pp. 296-311.