

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 *Agave grisea* Trel. (Asparagaceae)**

**Autor:** Lic. Amanda Lucía Vitloch Ramos

**Tutores:** Dr. C. Alfredo Noa Monzón

Dr. C. Michel Faife Cabrera

Santa Clara, 2020

*La conservación de la vida, no es ninguna acción romántica o de compasión por una especie cualquiera que se encuentre en peligro de extinción. La conservación es reconocer que cada especie tiene un valor intrínseco superior a cualquier valoración o estimación humana. Cada organismo tiene (...) un derecho a la vida que ningún ser humano puede regatearle y mucho menos arrebatárselo.*

*Eleuterio Martínez, 1997*

## Agradecimientos

*A mi esposo José Manuel (a quien dedico esta tesis) por su paciencia, complicidad y apoyo incondicional en todo momento, por ser mi motor y mejor amigo. Por hacer suyo este trabajo y alentarme a seguir adelante, por motivarme y exigirme más. Gracias por creer en mí, por seguirme en cada jornada aunque fuera fatigosa, por tus ideas brillantes. Por tu ayuda en el procesamiento estadístico, en las observaciones, en el montaje de los tratamientos y en especial en la toma de fotografías. Gracias por aligerar mis cargas y por tanto y tanto amor.*

*A mi mamá por ser inspiración para conseguir mi sueño, por su ejemplo de mujer luchadora y perseverante, por hacerse parte de horas de desvelo para este estudio, por su corazón amoroso, humilde y enorme a la vez.*

*A mis tutores Alfredo Noa Monzón y Michel Faife Cabrera por entregarse a esta causa con simpatía y sabiduría, por su guianza y supervisión para el éxito de este trabajo, por confiar en mí y moldearme como científica.*

*Al Comité Académico de la Maestría en Conservación de la Biodiversidad, en especial a Idelfonso Castañeda Noa por sus oportunos comentarios y revisión crítica de este manuscrito, a Cristóbal Ríos por estar atento a cada detalle y ser paradigma de rigor científico.*

*A mis compañeros del Jardín Botánico de Cienfuegos por su apoyo incondicional para el desarrollo de esta investigación. Agradezco con especial cariño y respeto a Julio León Cabrera por enamorarme del Caletón de Don Bruno y mostrarme el camino para el estudio de esta especie tan extraordinaria; a Rosalina Montes Espín por sus sugerencias y conocimientos sobre ecología, por facilitarme bibliografía especializada. Agradezco profundamente a Niurka Medina Bárzaga, Ileana Fernández Santana, Amarilis González, Reinier Breffe, por secundarme en la toma de datos, fuera de día o de noche, por compartir el hambre, el cansancio, cada uno de ellos le puso dedicación a este estudio. A Leosveli Vasallo por alentarme en mi crecimiento profesional.*

*A Laura Castellano del Centro de Estudios Ambientales de Cienfuegos por su ayuda en el trabajo con el Software Argis, lo cual permitió definir la extensión de presencia y distribución de la especie. A Aslan Castellón y Arnaldo Toledo por su ayuda en la identificación de las aves.*

*A Mohamed Bind Zayed Foundation por el apoyo otorgado para la realización de esta investigación y las acciones de conservación de *A. grisea**

*A mi hermana Ariadna por su amor constante y por saber cómo levantarme el ánimo.*

*A mi abuela Irma por su alegría, por estar pendiente de todo y a mi abuelo Román que aunque ya no está conmigo físicamente, encendió en mí las ansias por conservar la naturaleza y entenderla.*

*A Aurora, Jose B., Rosa Mary por acogerme con tanto cariño y por estar pendientes de la evolución de esta investigación. Al pequeño Luis Manuel por arrancarme una sonrisa cuando las horas de trabajo eran extenuantes.*

## **Resumen**

*Agave grisea* es una especie endémica y En Peligro Crítico restringida a una población en la costa oeste de la Bahía de Cienfuegos. Estudios preliminares abordan reducción en su área de ocupación, extensión de presencia y cantidad de individuos maduros, lo cual puede tener relación con el ambiente y los procesos reproductivos. Con el objetivo de determinar el efecto de la estructura poblacional y la biología de la polinización sobre su estado de conservación, se realizaron tablas de vida y curvas de supervivencia, se describió la biología floral, la ecología de la polinización, se determinó el sistema reproductivo y eficiencia de la polinización mediante la tasa fruto/flor. El censo registró bajo tamaño poblacional debido a la poca contribución demográfica de la semelparidad, al no aportar continuamente frutos y semillas y por su relación con altas tasas de mortalidad. Las plántulas y juveniles mostraron mayor supervivencia, debido a su establecimiento en sitios favorables que pueden reducirse por la baja calidad del hábitat disminuyendo el área de ocupación de la especie. La morfología floral, antesis y producción de néctar coinciden con un sistema de polinización generalista. Sin embargo, abejas y bijiritas, identificadas como principales polinizadores, mostraron baja eficiencia. Además el éxito reproductivo es bajo por las visitas ilegítimas y porque la especie posee un sistema reproductivo mixto dependiente de polinizadores. Estos aspectos influyen en su estado crítico de conservación por la baja eficiencia de la polinización y porque la autocompatibilidad reduce la diversidad genética y adaptación de sus individuos.

## ***Abstract***

*Agave grisea* is an endemic and Critically Endangered species restricted to a population on the west coast of the Bay of Cienfuegos. Preliminary studies address reduction in its area of occupation, extension of presence and number of mature individuals, which may be related to the environment and reproductive processes. In objective to determine the effect of the population structure and pollination biology on its state of conservation, life tables and survival curves were made, floral biology and pollination ecology were described, the reproductive system was determined and pollination efficiency through the fruit/flower ratio. The census recorded a low population size due to the low demographic contribution of semelparity, as it did not continuously provide fruits and seeds and because of its relationship with high mortality rates. The seedlings and juveniles showed greater survival, due to their establishment in favorable sites that can be reduced due to the low quality of the habitat, reducing the area of occupation of the species. The floral morphology, anthesis and nectar production coincide with a generalist pollination system. However, bees and bijiritas, identified as main pollinators, showed low efficiency. Furthermore, reproductive success is low due to illegitimate visits and because the species has a mixed reproductive system dependent on pollinators. These aspects influence their critical state of conservation due to the low efficiency of pollination and because self-compatibility reduces the genetic diversity and adaptation of their individuals.

<b>I. Introducción .....</b>	<b>1</b>
<b>II. Revisión Bibliográfica .....</b>	<b>5</b>
2.1 <i>Agave grisea</i> : morfología, distribución y taxonomía.....	5
2.2 Estructura poblacional.....	8
2.2.1 Tablas de vida y curvas de supervivencia.....	9
2.3 Extensión de presencia, área de ocupación, distribución y calidad del hábitat de una especie .....	11
2.4 Biología de la polinización: importancia para la conservación .....	12
2.4.1 Biología floral en el género <i>Agave</i> .....	14
2.4.2 Ecología de la polinización.....	16
2.5 Sistemas reproductivos.....	18
2.6 Método de Análisis Jerárquico de Procesos (AHP) .....	21
<b>III. Materiales y métodos .....</b>	<b>23</b>
3.1 Localidad de estudio .....	23
3.2 Estructura poblacional.....	23
3.3 Extensión de presencia, área de ocupación, distribución y calidad de hábitat de <i>Agave grisea</i> .....	24
3.4 Biología floral de <i>Agave grisea</i> .....	25
3.4.1 Morfología Floral.....	25
3.4.2 Antesis, longevidad floral y producción de néctar .....	25
3.4 Ecología de la polinización.....	26
3.5.1 Aplicación del AHP en la ecología de la polinización .....	27
3.6 Sistemas reproductivos.....	27
<b>IV. Resultados .....</b>	<b>29</b>
4.1 Estructura poblacional de <i>Agave grisea</i> .....	29

4.2 Extensión de presencia, área de ocupación, distribución y calidad de hábitat de <i>Agave grisea</i> .....	30
4.3 Biología floral.....	33
4.3.1 Morfología Floral de <i>Agave grisea</i> .....	33
4.3.2 Antesis, longevidad floral y producción de néctar .....	34
4.3.3 Concentración y volumen de néctar.....	35
4.4 Ecología de la polinización.....	36
4.4.1 Visitantes florales: comportamiento y frecuencia de visitas .....	36
4.4.2 Eficiencia de la Polinización.....	40
4.5 Sistemas reproductivos.....	42
<b>V. Discusión.....</b>	<b>43</b>
5.1 Estructura poblacional de <i>Agave grisea</i> .....	43
5.2 Extensión de presencia, área de ocupación, distribución y calidad de hábitat de <i>Agave grisea</i> .....	46
5.3 Biología floral de <i>Agave grisea</i> .....	48
5.4 Ecología de la polinización de <i>Agave grisea</i> .....	52
5.5 Sistemas reproductivos de <i>Agave grisea</i> .....	60
5.6 Estado de conservación de <i>Agave grisea</i> .....	62
<b>VI. Conclusiones .....</b>	<b>65</b>
<b>VII.Recomendaciones .....</b>	<b>66</b>
<b>Referencias bibliográficas.....</b>	<b>67</b>

## I. Introducción

*Agave* L. es uno de los géneros de plantas suculentas más amenazados por la utilización de sus hojas en la producción de fibras textiles, bebidas alcohólicas, mieles, celulosa, medicamentos y productos fitosanitarios (Amarilla *et al.*, 2000; Otero, 2005). A nivel mundial la sobreexplotación de sus especies con fines comerciales incide en la degradación de sus hábitats. La conservación de las especies de *Agave* es necesaria en la dinámica de los ecosistemas que habitan, donde se consideran especies claves que ofrecen abundantes recursos florales a una alta diversidad de polinizadores (Rocha *et al.*, 2005).

La importancia económica y ecológica de los agaves ha contribuido al estudio de sus poblaciones. Destacan los trabajos de ecología poblacional con énfasis en la estructura y distribución de las poblaciones (Silva-Montellano y Eguiarte, 2003; Loera *et al.*, 2012; Torres, 2013). Estos trabajos han demostrado que la estructura poblacional en estas especies depende del éxito reproductivo a través de la producción de semillas, que generalmente es baja teniendo en cuenta la gran cantidad de flores que producen las plantas. Consecuentemente el reclutamiento en las poblaciones silvestres de agaves dependen de la germinación de la semilla en sitios con condiciones favorables debajo de especies nodrizas (Ramírez-Tobías *et al.*, 2014).

Un elemento importante en la conservación y uso sostenible de los agaves es el estudio de su estrategia reproductiva basada en la semelparidad (Howell y Roth, 1981; Arizaga *et al.*, 2000). Debido a que estas especies presentan ciclos de vida largos y un único evento de floración, el estudio de su morfología floral y biología de la polinización son fundamentales para comprender los procesos ecológicos y evolutivos relacionados con el éxito reproductivo de sus poblaciones (Rocha *et al.*, 2005, García-Mendoza 2002).

En estas especies, el éxito reproductivo depende de las características y conducta de forrajeo de los visitantes y de la biología floral de las especies que visitan (Fenster *et al.*, 2004, González, 2004; Rocha *et al.*, 2006). Por tanto el género ha evolucionado a formas generalistas de polinización (Molina-Freaner y Eguiarte,

2003) mediada por murciélagos, himenópteros, lepidópteros y aves (Arizaga *et al.*, 2000; Ornelas *et al.*, 2002; Rocha *et al.*, 2005, Gómez-Aiza y Zuria, 2010). Esta tendencia aumenta las probabilidades de cruzamientos y garantizan a largo plazo el funcionamiento y mantenimiento de las poblaciones (Trejo *et al.*, 2015), siempre que los polinizadores sean eficientes.

En Cuba el género *Agave* está compuesto por 24 especies (Greuter y Rankin, 2016) de ellas 13 se encuentran amenazadas (González-Torres *et al.*, 2016). A pesar de los esfuerzos por mitigar la alta vulnerabilidad de las especies de plantas en la isla, existe poca información sobre la capacidad adaptativa de estas, en particular sobre las bases ecológicas de la biología de la polinización que conduce a la formación de frutos y semillas y que por tanto influye en la estructura y tamaño de las poblaciones. El conocimiento de estos aspectos es fundamental en la conservación de especies endémicas con distribución geográfica restringida (Navarro y Guitián, 2002).

Una de estas especies con necesidades de conservación es *Agave grisea* Trel., especie endémica del sector costero Perche-Caletón de Don Bruno, Cienfuegos. Desde su descripción en 1913, por Willian Trelease, ha sido poco estudiada al estar restringida a matorrales xeromorfos costeros de esta zona. Los estudios sobre la población de *A. grisea* han sido escasos, ya que sólo han abarcado su descripción morfológica y caracterización del tamaño poblacional y extensión de presencia (Álvarez, 1996). Estos estudios indican que la especie sufre reducción del área de ocupación y extensión de presencia, baja calidad del hábitat y disminución continua del número de individuos maduros. Atendiendo a estos criterios se encuentra categorizada En Peligro Crítico (CR) según la Lista Roja de la Flora de Cuba (González-Torres *et al.*, 2016). Sin embargo, se desconocen las particularidades de su estructura poblacional y biología de la polinización y las implicaciones reales de estos aspectos en su estado de conservación.

Por tanto, con el estudio de la estructura poblacional se podrá estimar el estado real de la población y su relación con el ambiente y los procesos reproductivos de acuerdo con Xiao *et al.* (2012). El conocimiento de la biología de la polinización

aportaría información valiosa sobre la interacción de la especie con sus polinizadores, esencial en el éxito reproductivo de cualquier especie vegetal (Trejo, 2007). Igualmente, conocer el funcionamiento de su sistema reproductivo aportaría elementos sobre el flujo de genes dentro de la población que influyen en la variabilidad genética, supervivencia y adaptación al ambiente (Morran *et al.*, 2009).

Teniendo en cuenta las razones anteriores este trabajo aportará elementos ecológicos desconocidos hasta la fecha sobre la población de *Agave grisea*. Se ofrecerán datos actualizados de su área de ocupación, extensión de presencia, distribución y calidad de su hábitat; útiles para comprender los aspectos que condicionan el estado actual de la población. Esta información se empleará en la evaluación del taxón, lo que contribuye al cumplimiento de una las metas del Programa Nacional sobre Diversidad Biológica 2015-2020 vinculada a la Meta 12 del Plan Estratégico Mundial para la Biodiversidad 2011-2020 (Metas de Aichi) contenida en el Convenio de Diversidad Biológica. Adicionalmente se utilizará por actores y decisores para establecer estrategias eficientes de manejo sobre la población, lo que tiene una mayor connotación al tratarse de una especie categorizada En Peligro Crítico fuera del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP).

A partir de estos aspectos, en este trabajo se ha identificado como problema científico la siguiente interrogante. “¿Cómo la estructura poblacional y la biología de la polinización de *Agave grisea* influyen en el estado de conservación evaluado para la especie?

Hipótesis:

“El estudio de la estructura poblacional y la biología de la polinización de *Agave grisea* permitirá estimar el estado de conservación y aportará información valiosa sobre cómo ha evolucionado su capacidad adaptativa para lograr éxito reproductivo”.

Objetivo General:

Determinar el efecto de la estructura poblacional y la biología de la polinización sobre el estado de conservación de *Agave grisea*.

Objetivos específicos:

1. Caracterizar la estructura poblacional de *Agave grisea*, y su relación con la distribución espacial, área de ocupación, extensión de presencia y calidad su hábitat.
2. Describir la biología floral de *Agave grisea* y su influencia en el éxito reproductivo.
3. Caracterizar la ecología de la polinización de *Agave grisea* en su hábitat natural.
4. Caracterizar el sistema reproductivo de *Agave grisea*.

## II.Revisión Bibliográfica

### 2.1 *Agave grisea*: morfología, distribución y taxonomía

Los agaves también conocidos con los nombres de pita, maguey, cabuya, mezcal y fique, son plantas xerófilas y acaulescentes cuyas raíces fibrosas y ramificadas parten de un rizoma. Presentan hojas suculentas, lanceoladas, con márgenes espinosos y un mucrón terminal (Gentry, 1982). Las flores son hermafroditas, actinomorfas, trímeras y aparecen en un tallo semileñoso denominado “escapo floral” que se origina en el centro de la roseta de hojas (Alanís-Flores y González-Álvarez, 2011), agrupándose así en inflorescencias que pueden ser paniculadas (subgénero *Agave*) o espigadas (subgénero *Littaea*) (Arizaga *et al.*, 2000; Eguiarte *et al.*, 2000; Rocha *et al.*, 2005).

Sus hojas almacenadoras de agua, cubiertas por una cutícula cerosa que impide la transpiración y dispuestas en rosetas son adaptaciones que les permiten sobrevivir en tierras áridas (Gentry, 1982). En estos ambientes, los agaves, son especies importantes en la dinámica del ecosistema por constituir plantas con ruta fotosintética CAM (Gentry, 1982; Trejo, 2007), refugio a invertebrados y vertebrados y fuente de abundantes recursos a los visitantes florales (Rocha *et al.*, 2006).

El género *Agave* L. se encuentra distribuido por zonas áridas y semiáridas del mundo (Dahlgren, 1985), siendo su centro de origen México, por el alto endemismo, amplia distribución y diversidad de especies (Gentry, 1982; Álvarez, 1989; García-Mendoza, 2002). Flores-Abreu (2007) plantea que el género *Agave sensu lato* es producto de una radiación ocurrida en México hace aproximadamente 11 millones de años. Esto implica que las especies conocidas surgieron en un periodo de tiempo muy corto, probablemente mediante la polinización por murciélagos capaces de viajar largas distancias, lo que incrementó el flujo génico y la dispersión, hipótesis que se ve apoyada por la coincidencia en las fechas de origen de *Agave sensu lato* y de dos géneros de murciélagos nectarívoros *Leptonycteris* y *Glossophaga* (Howell y Roth, 1981; Proctor *et al.*, 1996; Rocha *et al.*, 2005).

De acuerdo a Angiosperm Phylogeny Group (APG IV, 2017) el género *Agave* se encuentra circunscripto a la familia *Asparagaceae*, al igual que el resto de los géneros antiguamente anidados en la familia *Agavaceae*, ahora subfamilia *Agavoidea*. A nivel mundial se han reportado 273 especies (Govaerts, 2018). En Cuba el género está representado por 24 especies, de las cuales 17 son endémicas (Greuter y Rankin, 2016) y 13 presentan categorías de amenaza, incluida *Agave grisea* Trel. (González-Torres *et al.*, 2016)

*Agave grisea* fue descrita por Trelease (1913) a partir de las colectas realizadas por Grey en 1908 en los márgenes de la Bahía de Cienfuegos. Según Trelease esta especie se describe como una planta acaulescente, con hojas de color verde-glaucoso o gris cortamente ovado-lanceoladas, planas, con márgenes ondulados a profundamente crenados, con los dientes y el mucrón terminal de color rojocastaño (Fig.1). Los dientes son ligeramente cóncavos hacia la mitad (10-20 mm) decurrentes en toda la longitud de la hoja. El mucrón es ligeramente curvado, de 15 a 25 mm de longitud. La inflorescencia oblongo-paniculada puede alcanzar 6 a 8 m de altura y está compuesta por flores doradas, indiferenciadas, con pedicelos de 5-10 mm de longitud. Las cápsulas son oblongas, de 20-40 mm, cortamente estipitadas y contienen semillas de 6-7 mm de longitud.



**Figura 1:** *Agave grisea* en el sector costero Perché- Caletón de Don Bruno, Cienfuegos. Foto: Amanda L. Vitloch Ramos

Esta descripción fue respaldada por Álvarez (1996) quien aportó detalles sobre las inflorescencias paniculadas a partir de los dos tercios superiores, con ramas laterales de 45-50 cm, tripartidas a partir de los 35-40 cm de la base; ramas secundarias de 20 cm; brácteas triangulares; pedicelos fuertes de 5-10 mm. Las flores pueden medir de 42-47(50) mm, segmentos de 14-16(19) x 4-5 mm; tubo de 4-8 x 7-9 mm; filamentos de 30-36(40) mm, insertos cerca de la garganta del tubo; anteras de 14-18 mm; ovario de 25-30 mm, triangular y fusiforme. Cápsula de 35-40 x 14-17(20) mm, cilíndricas, a veces subpiriformes, basalmente estipitadas y apicalmente rostradas. Semillas subtriangulares de 5-6 x 6-7 mm.

Trelease (1913) reconoció en *A. grisea* variabilidad en cuanto a sus flores e inflorescencias señalando dos variedades *A. grisea* var. *cienfuegosana* y *A. grisea* var. *obesispina*. Este criterio fue analizado por Álvarez (1996) quien refirió que la segregación de variedades en esta especie tenía poco valor práctico por estar limitada solo a materiales de herbario y que la heterogeneidad fenotípica *in situ* estaba influenciada por perturbaciones en la vegetación. Trelease (1913) consideró a *A. grisea* como un endémico local de la bahía de Cienfuegos, criterio sostenido por León (1946) quien ubica su única población conocida en matorrales xeromorfos costeros en el extremo oeste de la costa sur de Las Villas, actual provincia de Cienfuegos.

Álvarez (1996) plantea que la especie, conocida popularmente como maguey azul, crece en las escarpas calcáreas del litoral occidental de la bahía de Cienfuegos, desde las cercanías del Castillo de Jagua hasta más al norte y que esta distribución presumiblemente fue mucho mayor a principios del siglo XX, pero la antropización de los cayuelos y márgenes de la bahía y el uso de la especie en el lavado de ropas y vajilla, han reducido su población, al punto de constituir una especie endémica y amenazada sobre la cual se hace necesario reforzar las labores de conservación. Según estos autores la especie presenta un ciclo de vida largo y es semélpara, florece de enero a marzo y fructifica de febrero a marzo (Trelease, 1913; Álvarez, 1996).

## 2.2 Estructura poblacional

Una población es el conjunto de individuos de la misma especie que interactúan entre sí en un área y momento determinado (Morlans, 2004). La estructura poblacional o demográfica es la distribución de individuos en clases o categorías de edad o estados de vida (Elzinga *et al.*, 2009), proporción de sexos y tasa de crecimiento en función de aspectos como tamaño, supervivencia y reproducción. Según Monge *et al.* (2008) una de las formas más útiles para el estudio del desarrollo de las poblaciones naturales es conocer los aportes que hacen los individuos de cada clase de estado a la supervivencia, el reclutamiento y la reproducción (Gatzuk *et al.*, 1980; Morris y Doak, 2002). La variación en tiempo y

espacio de la estructura de la población provee información esencial sobre los estados cruciales del ciclo de vida, la influencia de las estrategias de vida en la supervivencia y la efectividad de planes de manejo (Oostermeijer *et al.*, 2003). Adicionalmente se pueden estimar poblaciones en declive por la ausencia o escasez de individuos en cualquier categoría, especialmente de pre-reproductores (Primack *et al.*, 2001).

La determinación de las clases de estado en el caso de las plantas se basa principalmente en su ontogenia (Menges y Quintana-Ascencio, 2004). Según Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet (2000); Esparza-Olguín *et al.* (2005) y Jiménez-Sierra (2007) la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad se relacionan directamente con la talla del individuo y su capacidad de reproducirse. Gatsuk *et al.*, (1980) establecieron para el estudio de las poblaciones de plantas tres períodos principales basados en la función reproductiva: pre-reproductivo, reproductivo y post-reproductivo. Otros autores (Menges y Quintana-Ascencio, 2004; Kolehmainen y Mutikainen, 2007) establecieron diez estados de vida: semilla (latente), plántula, juvenil, inmaduro y virgen (pre-reproductor), joven, maduro y viejo (reproductor) y subsenil y senil (post-reproductor).

En la determinación de las clases de estado para el género *Agave* se han utilizado criterios como la cantidad de hojas basales y presencia de inflorescencia para indicar la madurez de las plantas (Torres, 2013). Badano y Pugnaire (2004) clasificaron los agaves en cinco categorías en función del tamaño: brotes (menores de 20 cm), plántulas establecidas (entre 20 y 50 cm), juveniles (individuos entre 50 y 100 cm de altura), preadultos (individuos no reproductivos con altura superior a 100 cm) y maduros (individuos vivos con tallo floral). No obstante este autor plantea que estos valores pueden ajustarse a cada especie.

### 2.2.1 Tablas de vida y curvas de supervivencia

Las tablas de vida son la representación gráfica en formato de filas y columnas del patrón de mortalidad y fecundidad de una cohorte de individuos (Pedigo y Zeiss, 1996). Se consideran resúmenes de la estructura interna de una población (número de integrantes por edades) ya que evidencian las tasas de natalidad y

mortalidad de los organismos en las diferentes etapas de sus vidas, así como las probabilidades de supervivencia, crecimiento y reproducción específica para cada categoría, relevantes para la comprensión de la variación de la población en el tiempo.

Siguiendo los criterios de Smith y Smith (2012) una tabla de vida consta de ocho columnas: fase o categoría etaria ( $X$ ), cantidad de individuos vivos del total de la cohorte en una categoría  $X$  ( $n(x)$ ), tasa de supervivencia etario-específica ( $l(x)$ ), tasa de mortalidad ( $d(x)$ ), tasa de mortalidad etario-específica ( $q(x)$ ), promedio de individuos vivos durante una categoría ( $L(x)$ ), tiempo medio por vivir ( $T(x)$ ) y esperanza de vida ( $e(x)$ ).

Las tablas de vida pueden ser de dos tipos: horizontales (de las cohortes o dinámicas) y las verticales (estáticas). Las tablas de vida horizontales se construyen siguiendo el proceso de mortalidad que experimenta una cohorte, donde una cohorte es un grupo de individuos de la misma edad, de ahí que estas tablas también se conocen como tablas de vida etario-específica por basarse en el seguimiento de los individuos de igual edad desde que nacen hasta que mueren (Harcombe, 1987). Por su parte las tablas de vida verticales son aquellas que se construyen a partir del registro de la estructura de edades de una población en un momento determinado (Begon *et al.*, 2006), o sea, se definen los estados de vida de la población en estudio y se realizan los conteos de cada uno de ellos teniendo en cuenta la historia natural de la especie. En ambos casos la tabla se construye a partir de las mismas columnas y el cálculo de los indicadores es igual.

Con la información contenida en las tablas de vida se construyen gráficas llamadas curvas de supervivencia, que describen la evolución de los supervivientes de la población en el tiempo (Smith y Smith, 2012). De acuerdo con Morlans (2004) existen tres tipos de curvas de supervivencia: la Tipo I que se caracteriza por alta supervivencia de los individuos en las primeras etapas del ciclo de vida, la Tipo II que implica igual cantidad de muertes en iguales períodos de tiempo y la Tipo III que se caracteriza por una alta mortalidad infantil.

### 2.3 Extensión de presencia, área de ocupación, distribución y calidad del hábitat de una especie

Para comprender como funciona una población es necesario conocer sus requerimientos para germinar, la distribución espacial de los individuos, los mecanismos de dispersión, la densidad poblacional y el área de ocupación. Estos elementos aportan información valiosa sobre su adaptación y supervivencia y por tanto de su estado de conservación.

La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza define la extensión de presencia como el área contenida dentro de los límites imaginarios continuos más cortos que incluyen todos los sitios en los que un taxón se encuentra presente (UICN, 2012). Puede ser medida por un polígono convexo mínimo que contenga todos los lugares de presencia. No obstante, un taxón por lo general no aparece en toda el área de su extensión de presencia, ya que puede contener hábitats no ocupados o inadecuados. En este sentido se define el área de ocupación de un taxón como el área dentro de la “extensión de presencia” que es ocupada por este y esencial para la supervivencia de la población (UICN, 2012). El área ocupada se determina en función de los aspectos biológicos relevantes del taxón, de su hábitat y la naturaleza de las amenazas.

En el caso del género *Agave* el área que puede ocupar una población depende de las características edafoclimáticas del hábitat (altitud, pendiente, exposición, textura, pedregosidad, características de la vegetación, temperatura, precipitación e iluminación), siendo determinantes en su desarrollo y/o distribución espacial (Nobel, 1988; Nobel *et al.*, 1998). Por tanto es importante determinar la calidad de hábitats naturales y de las interacciones ecológicas que en él se desarrollan (Shi *et al.*, 2005). Esto incluye conocer las amenazas reales y potenciales del ecosistema en estudio. La pérdida y modificación de hábitat y la presencia de especies invasoras se consideran las principales amenazas que afectan la conservación de la flora cubana según González-Torres *et al.* (2016). Se debe tener en cuenta que en ecosistemas pequeños impactados por la actividad humana, estas amenazas han conducido a extinciones locales (Bennett y

Saunders, 2010).

Aunque los agaves tienen una gran capacidad adaptativa a diferentes ecosistemas, la mayoría de las especies presentan áreas de distribución restringidas y se encuentran únicamente ocupando unos pocos hábitats y rangos montañosos con abundante penetración de luz solar la mayor parte del año (Gentry, 1982). En los ecosistemas donde viven existen especies vegetales que proveen de abrigo y nutrientes al agave, además de evitar pérdidas de suelo por erosión (García-Mendoza, 2002).

En general se han registrado bajas tasas de germinación y crecimiento de agaves de los primeros estados de vida, en lugares soleados (Padilla-Ruiz y Pugnaire, 2006), lo que sugiere que la incorporación de nuevos individuos a partir de semillas (reclutamiento) depende de la protección por otras plantas que generen sombra (proceso conocido como efecto nodriza). El fenómeno del nodrizaje es común en las plántulas de especies suculentas que aún no han desarrollado mecanismos fisiológicos para la fotosíntesis CAM, sino que funcionan como plantas C3, mucho más sensibles a la desecación (Ramírez-Tobías *et al*, 2014)

#### 2.4 Biología de la polinización: importancia para la conservación

La biología reproductiva en las plantas incluye todos los eventos relacionados con el esquema reproductivo que condicionan su historia de vida. Estos eventos son la fenología, la biología floral, la polinización, la dispersión de frutos y semillas y la germinación.

El esquema reproductivo en el género *Agave* se basa en la semelparidad, que es la estrategia de un organismo de reproducirse una sola vez a lo largo de su vida (Howell y Roth, 1981; Arizaga *et al.*, 2000). La semelparidad es propia de especies longevas, como los agaves, que tienen un crecimiento lento durante varios años, hasta que alcanzan la madurez sexual, florecen, fructifican y mueren (Eguiarte *et al.*, 2000; Rocha *et al.*, 2005).

Las características reproductivas de los agaves como especies semélparas (también llamadas monocárpicas), se evidencian con la emisión del escapo floral que origina una inflorescencia a partir de la cual se desarrollan los frutos en forma

de cápsulas, estableciendo un ciclo de vida único dentro de las especies vegetales (Park, 1998). La gran mayoría de los agaves presentan ciclos de vida largos que van de los cuatro o cinco años en las especies pequeñas hasta diez o 20 años para las especies grandes (Rocha *et al.*, 2005, García-Mendoza 2002). Debido a que estas especies presentan largos ciclos de vida y un único evento de floración, el estudio de su biología floral y mecanismos de polinización son cruciales para comprender los procesos morfológicos y funcionales que influyen en el éxito reproductivo de estas especies, de ahí que se preste especial atención a estos procesos en el estudio de *Agave grisea*.

La polinización se define como la transferencia de polen desde la antera de una flor hasta el estigma receptivo de la misma u otra flor (Howe y Westley, 1988). Las flores desarrollan formas, colores y recompensas como néctar, polen, aceites y fragancias para atraer a los visitantes florales y asegurar la polinización (Faegri y Van der Pijl, 2013). Por tanto, la forma en que se efectúe este proceso tiene implicaciones en el mantenimiento y conservación de las poblaciones (Bjerknes *et al.*, 2007). Por ejemplo, la polinización cruzada permite el intercambio de material genético entre diferentes individuos, lo que aporta nuevas combinaciones de resistencia y adaptación ante los cambios ambientales (Morran *et al.*, 2009). En cambio, cuando la planta desarrolla mecanismos de autopolinización, se limita la diversidad genética en la población y la capacidad de responder y sobreponerse a determinados disturbios (Navarro y Guitián, 2002).

La polinización puede ser especialista si depende de un polinizador exclusivo para la remoción del grano de polen (Faegri y Van der Pijl, 2013). Esta condición facilita la vulnerabilidad de especies endémicas y amenazadas ya que la pérdida de este polinizador podría reducir el éxito reproductivo de las mismas (Ayasse y Arroyo, 2011). Por otra parte, la utilización de varios polinizadores ofrece mayores posibilidades de éxito reproductivo y supervivencia en los ecosistemas (Faegri y Van der Pijl, 2013).

## 2.4.1 Biología floral en el género *Agave*

### 2.4.1.1 Morfología floral del género *Agave*

El conjunto de características morfológicas (color, forma, tamaño) de las flores determina su biología floral (Herrera, 1993), incluyendo las recompensas para la atracción y utilización de polinizadores (Fenster *et al.*, 2004). Estas características permiten inferir los síndromes de polinización (Proctor *et al.*, 1996) que son correspondencias entre los aspectos morfológicos y funcionales de las flores y la actividad de los polinizadores (Silva-Montellano y Eguiarte, 2003).

La evolución de estas características brinda a las plantas mayores posibilidades de reproducirse y se ha utilizado para interpretar la biología floral como una adaptación sujeta a la selección natural (Darwin, 1859). Por ejemplo, *Agave* se caracteriza por sus espectaculares inflorescencias, una por planta, que miden desde algunos decímetros hasta varios metros de altura (Gentry, 1982). Según Eguiarte *et al.*, (2000) cada inflorescencia desarrolla cientos de flores perfectas, trímeras, generalmente de color blanquecino o amarillo de seis tépalos, con abundante polen y néctar principalmente de noche.

Según Trejo (2007) estos aspectos de la biología floral de los agaves sugieren un síndrome de polinización nocturno mediado por murciélagos y esfíngidos. Incluso (Proctor *et al.*, 1996) consideran que la polinización en el género *Agave* es ejemplo de coevolución entre las plantas y los quirópteros ya que estas características se consideran atributos adaptativos resultantes de presiones impuestas por estos polinizadores (Maloof y Inouye, 2000; Gómez, 2002; Sampson *et al.*, 2004).

Sin embargo, la emisión de los enormes escapos florales, el color y fragancia de sus flores y producción de abundantes recursos permiten que la planta pueda ser visitada por una gran diversidad de polinizadores (Gentry 1982, García-Mendoza, 2007, Gómez-Aiza y Zuria, 2010). Por lo tanto, el éxito reproductivo de las especies estará influenciado por la expresión de estas características (Fenster *et al.*, 2004) y cualquier variación entre dichos rasgos podrían afectar el nivel de atracción de las flores hacia los polinizadores (Faegri y Van der Pijl, 2013).

#### 2.4.1.2 Antesis, longevidad floral y producción de néctar

En las flores existen características funcionales que en interacción con los rasgos morfológicos condicionan la actividad de polinizadores. Estas características son la antesis, la longevidad floral, la receptividad de estigmas, la apertura de anteras, y la producción de néctar. La antesis se refiere al momento en que abren las flores y puede ser diurna, nocturna o ambas de acuerdo al horario de visitas de los polinizadores eficientes (Fenster *et al.*, 2004). La longevidad floral es el tiempo que dura una flor desde que abre hasta que se marchita (Lloyd y Webb, 1986). Según este autor en flores hermafroditas el estudio de estos aspectos es determinante para analizar el funcionamiento de la flor y las interacciones con los polinizadores.

En el género *Agave* las flores son protándricas ya que los estigmas alcanzan su pleno desarrollo posterior a la marcescencia de los estambres (Gentry, 1982; Álvarez, 1988). De esta forma se puede encontrar heterogeneidad en el estado de desarrollo o fase en el que se encuentra la flor desde su antesis. La fase predehiscente se relaciona con la apertura y expansión de los tépalos y para algunas especies con el elongamiento de los estambres. En la fase estaminada los estambres alcanzan su máxima longitud y ocurre la dehiscencia de las anteras, liberando los gránulos de polen. Posteriormente en la fase pistilada, el estilo crece y se abre el tubo estaminal secretando exudados, de esta forma los estigmas se hacen receptivos mientras los estambres se marchitan gradualmente (Eguiarte *et al.*, 2000; Slauson, 2000).

En el género *Agave* las flores ofrecen recursos (néctar y polen) aproximadamente durante una semana (Trejo-Salazar *et al.*, 2015). La antesis floral difiere en cuanto a velocidad y horario entre las diferentes especies (Erizaga *et al.*, 2000; González, 2004; Rocha *et al.*, 2005). El néctar y el polen se producen generalmente en la noche (Trejo 2007) pero se han documentado especies que presentan volúmenes considerables durante el día (Schaffer y Schaffer, 1977; Ornelas *et al.*, 2002; Rocha *et al.*, 2005).

#### 2.4.2 Ecología de la polinización

La ecología de la polinización esclarece las interacciones que se establecen entre una planta y sus posibles polinizadores. La relación planta-polinizador se considera una interacción mutualista, donde la planta asegura su fecundación generando recursos que constituyen recompensas para los visitantes florales (Trejo-Salazar *et al.*, 2015). La diversidad y riqueza de estos pueden ser muy altas, sin embargo, se debe tener en cuenta que no todos los organismos que visiten una flor actúan como polinizadores (Maloof e Inouye, 2000; Navarro, 2000; Gómez, 2002).

Los distintos papeles que desempeñan los visitantes florales dependen tanto de sus características y conductas de forrajeo relacionadas con el proceso de visita, como de la biología floral de la planta (Rocha *et al.*, 2006). De ahí que puedan actuar como polinizadores (legítimos y eficientes), ladrones (Fenster *et al.*, 2004, Gómez, 2002, Rocha *et al.*, 2005) o robadores de néctar y/o polen (que acceden a la recompensa mediante perforaciones en el perianto) según Inouye (1983).

Si el visitante es un polinizador legítimo esta interacción brinda ganancias para las dos partes: la planta asegura la transferencia de polen mientras el visitante obtiene su recompensa (Proctor *et al.*, 1996). Los ladrones de néctar se pueden considerar polinizadores potenciales al hacer contacto con anteras abiertas y estigmas receptivos (Navarro, 2000). En cambio los robadores rompen con el mutualismo (Inouye, 1983). Para determinar el rol de los visitantes es necesaria en primer lugar la observación directa que aporte datos como la cantidad de visitas por especie (Dafni, 1992), el horario de actividad de los visitantes y si este se solapa con el horario de actividad de las flores (Trejo, 2007), de forma tal que la sincronía entre planta-polinizador favorezca el éxito en este proceso.

Otro factor importante en el análisis del éxito reproductivo de la planta es el síndrome de polinización que presente, sea especialista o generalista. Se conoce que la especialización está dada por la utilización de un grupo específico de polinizadores (Faegri y Van der Pijl, 2013), pero en los ecosistemas los síndromes de polinización pueden ser tan amplios como permitan la actividad de las flores y

las características de los visitantes para obtener las recompensas (Johnson y Steiner, 2000; Fenster *et al.*, 2004). Proctor *et al.*, (1996) explicó que los síndromes de polinización en *Agave* no son tan específicos, sino que tienden a la generalización, debido a que las características florales se consideran atributos adaptativos resultantes de presiones de selección impuestas por los polinizadores. De esta forma las plantas pueden mostrar características asociadas a ciertos síndromes de polinización y desarrollar la polinización por otros agentes.

En el género *Agave* la polinización quiropterofílica y mediada por esfíngidos se ha confirmado para varias especies (Howell y Roth 1981; Silva-Montellano y Eguiarte 2003; Rocha *et al.*, 2005). Sin embargo, algunas especies han evolucionado a formas generalistas aun cuando muestran características asociadas a este síndrome de polinización (Johnson y Steiner, 2000; Ornelas *et al.*, 2002; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003). En los agaves con sistemas generalistas se desarrolla y/o refuerza la polinización mediante himenópteros (abejas sociales y solitarias, abejorros y avispas), lepidópteros y aves (colibríes y aves percheras) (Rocha *et al.*, 2005, García-Mendoza, 2007, Gómez-Aíza y Zuria, 2010) aunque en algunos de ellos no se ha determinado el papel real como polinizador. Actualmente se defiende la generalización de los sistemas de polinización en agaves que demuestran la diversidad de polinizadores como resultado de la intensa actividad fisiológica de las inflorescencias y evidencian que estas representan una fuente importante de recursos durante su época de floración para todo aquel que presente las características para tomarlos (Rocha *et al.*, 2006)

#### 2.4.2.1 Eficiencia de la polinización

La eficiencia de la polinización se define como la contribución de un polinizador al éxito reproductivo de la planta (Medel *et al.*, 2009). Para que la polinización sea eficiente el visitante debe tener la capacidad de generar, con su conducta y tiempo de forrajeo, éxito en la transferencia de los granos de polen hasta un estigma receptivo (Irwin y Brody, 1999; Gómez, 2002; Fenster *et al.*, 2004).

Teniendo en cuenta estos aspectos Trejo (2007) explica que ante la diversidad de visitas que puede observarse en las flores de agaves, la eficiencia de la

polinización está relacionada con la cantidad y calidad de las visitas. La cantidad hace referencia al número de visitas y frecuencia con que ocurren. La calidad está dada por el contacto con las estructuras sexuales, la movilidad dentro de las flores, la persistencia, fidelidad y territorialidad de los polinizadores asociada a su abundancia en las flores y la sincronía temporal entre la actividad de la planta y los horarios de forrajeo de los visitantes. Otro aspecto importante es la existencia de poblaciones abundantes y establecidas de los polinizadores en la localidad donde habitan las plantas (Proctor *et al.*, 1996; Trejo, 2007). La combinación de estos elementos asegura la dispersión de polen, al mismo tiempo que limitaciones o modificaciones en alguno de ellos pueden comprometer a largo plazo la supervivencia y variabilidad genética de la población.

La eficiencia de la polinización se puede medir utilizando tasas de remoción de polen, tasas de deposición de polen o tasas fruto/flor y semillas/óvulos (Inouye *et al.*, 1994). Estas últimas razones son las más utilizadas porque la producción de frutos y semillas son el resultado de la fecundación exitosa de los óvulos.

## 2.5 Sistemas reproductivos

En las angiospermas las flores son los órganos relacionados con la función reproductora (Schooley, 1997) ya que contienen las estructuras femeninas y/o masculinas que interactúan para transmitir las características genéticas. El funcionamiento de los sistemas reproductivos en las plantas influye en la diversidad genética ya que determina como ocurre el flujo de genes dentro y entre poblaciones (Barrett, 2003; Pandey *et al.*, 2016). Según Cruden (1977) los sistemas reproductivos presentes en plantas son autogamia obligada, autogamia facultativa, xenogamia, xenogamia facultativa y cleistogamia. Los trabajos de Nassar y Ramírez (2004) y Götzenberger (2008) agregaron el sistema mixto para explicar cómo ocurría la reproducción en especies capaces de fecundarse tanto con polen propio como con polen de otros individuos.

En las plantas superiores la reproducción sexual se lleva a cabo gracias a la polinización y posterior formación de semillas (Proctor *et al.*, 1996), por tanto, el éxito reproductivo de muchas especies es expresión de la estrecha relación entre

sistemas reproductivos y polinizadores. Al respecto se han desarrollado diferentes métodos para medir este éxito. Entre ellos se destacan los índices de autoincompatibilidad (ISI) y autopolinización automática (IAS) desarrollados por Zapata y Arroyo (1978) que utilizan las razones fruto/flor y semilla/óvulo para clasificar a las especies según su sistema reproductivo.

Según estos autores el ISI se calcula dividiendo las razones fruto/flor o semilla/óvulo obtenidas mediante autogamia asistida entre las razones fruto/flor o semilla/óvulo obtenidas mediante xenogamia. Por su parte el IAS se calcula dividiendo las razones fruto/flor o semilla/óvulo obtenidas por autogamia autónoma entre las razones resultantes de la autogamia asistida. Otros autores también utilizan un Índice de Autogamia (IA) que se calcula sobre la base de las mismas razones antes mencionadas, pero en este caso dividiendo las obtenidas a partir de polinización autónoma entre las obtenidas mediante los cruzamientos por xenogamia (Nassar y Ramírez, 2004; Nassar *et al.*, 2007).

Los resultados de estos índices se utilizan para interpretar el funcionamiento de los sistemas reproductivos. En todos los casos deben oscilar entre cero y uno. Si una especie posee un ISI igual o menor a 0,2 la especie se considera autoincompatible, si el ISI es igual a uno se considera una especie autocompatible y si posee un valor intermedio será considerada de autocompatibilidad incompleta. Por otra parte, si una especie vegetal posee un IAS igual a uno será considerada completamente autógena, si el IAS se encuentra entre cero y uno esta se considerará parcialmente autógena (Zapata y Arroyo, 1978). En el caso de IA, las especies se considerarán autógenas siempre que este índice sea superior a 0,2 (Nassar *et al.*, 2007).

Al aplicar estos índices y conocer las interacciones ecológicas que los ocasionan se puede comprender la importancia del estudio de los sistemas reproductivos en las plantas para entender aspectos ecológicos como la dependencia de animales para la polinización (Navarro y Guitián, 2002) o desarrollo de estrategias ante deficiencias en este proceso (Rodríguez-Riaño *et al.*, 2004). Además, el análisis de esta información aporta elementos sobre mecanismos genéticos de

autoincompatibilidad que han evolucionado para asegurar la diversidad genética en las poblaciones.

Por ejemplo, la autopolinización en especies hermafroditas puede ser ventajosa para aquellas que poseen deficiencias en las tasas de visitas de los polinizadores o ausencia de estos (Lobo *et al.*, 2005). Sin embargo, la autopolinización reduce la calidad genética de los descendientes mediante depresión por endogamia (Brunet y Eckert, 1998). Por otro lado, existen especies autoincompatibles donde la polinización cruzada garantiza la formación de genotipos heterocigóticos más resistentes y mejor adaptados al ambiente (Proctor *et al.*, 1996; Eguiarte *et al.*, 1999). La xenogamia estricta se basa en la autoincompatibilidad de los sistemas reproductivos, no obstante, existen especies que pueden ser xenógamas facultativas ya que bajo ciertas condiciones pueden autofecundarse (Navarro *et al.*, 1993).

Como los agaves poseen flores hermafroditas el estudio de los sistemas reproductivos se ha centrado en la dicogamia, que se define como una separación temporal en la maduración de ambos sexos dentro de una misma flor (Gentry, 1972, Lloyd y Webb, 1986). La dicogamia protándrica característica de *Agave* favorece la alogamia en estas especies ayudando a evitar la autofertilización junto con mecanismos genéticos de auto-incompatibilidad (Proctor *et al.*, 1996; Eguiarte *et al.*, 1999). Sin embargo, la autofertilización de los sistemas reproductivos se ha reportado para algunas especies del género con dicogamia intrafloral (Rocha *et al.*, 2005) Esto se debe a que flores de la misma rama floreciente con diferentes fases de desarrollo pueden intercambiar material genético entre sí. Al tratarse de genes de la misma planta la variabilidad genética a nivel poblacional a largo plazo se reduce.

En los agaves se han reportado especies alogamas y/o autogamas. El funcionamiento combinado de ambas condiciones se debe a que las especies semélparas “tratan” fundamentalmente de tener éxito en su única floración (Rocha *et al.*, 2006). Para lograrlo sus sistemas reproductivos evolucionan en función de la actividad de los polinizadores. Por lo tanto, el cruce entre individuos diferentes

genéticamente ocurrirá si hay abundancia y eficiencia de estos y si en ese año hay suficientes adultos en floración (Trejo, 2007).

Es importante señalar que, si bien los sistemas reproductivos desempeñan un rol importante en la supervivencia y capacidad adaptativa de los agaves, las especies pueden lograr descendencia por otras formas de reproducción. Cervantes-Mendivil *et al.* (2007) y Sánchez-Teyer *et al.* (2009) plantean en sus trabajos que las poblaciones de agaves, ya sean silvestres o cultivadas, muestran mecanismos de reproducción contrastantes, algunos se pueden reproducir sexualmente (mediante semillas) y/o asexualmente (mediante bulbilos y o rizomas). Arizaga y Escurra (2002) explican que los bulbilos son rosetas pequeñas que se desarrollan a partir de los meristemos florales de la mayoría de los agaves, estos al caer al suelo, se establecen como nuevos individuos clonales de la planta que les dio origen.

La reproducción sexual y asexual no se contraponen, sino que pueden complementarse. En el caso de los agaves la reproducción asexual puede actuar cuando hay fallas en la polinización (Arizaga *et al.*, 2000; Arizaga y Escurra, 2002).

## 2.6 Método de Análisis Jerárquico de Procesos (AHP)

Aunque su uso no tiene precedentes en ecología, el Método de Análisis Jerárquico de Procesos (por sus siglas en inglés AHP: Analytic Hierarchy Process) fue desarrollado por Thomas Saaty en 1980 y tradicionalmente se clasifica como una técnica multiatributos para conocer el nivel de importancia de los factores a tener en cuenta en un proceso ya sea natural, social, económico, político (García *et al.*, 2006). Para Gass y Rapcsak (2004), AHP descompone un proceso complejo en jerarquías, donde el elemento que más aporta según su importancia se coloca en el primer nivel.

Los niveles de importancia según la ponderación de los criterios se estiman por medio de comparaciones pareadas entre estos. Esta comparación se lleva a cabo usando una escala basada en la dominancia (igual, débil, fuerte, demostrada y absoluta) de un factor respecto a otro. Para que las iteraciones no se contrapongan entre sí en la matriz de datos, AHP incorpora en el análisis un Índice de Consistencia (IC), Índice Aleatorio (IA) y una Relación de Consistencia (RC),

para medir la calidad de los juicios emitidos por el evaluador. El IC se determina en función del *eigenvector* para dicha matriz. Los valores de IA son constantes establecidas según el tamaño de la matriz. El RC es el resultado de IC/IA y es una medida de la relación del error cometido por el evaluador y el error aleatorio, este debe ser menor al 0,1 ó 10% para que se considere correcto el análisis (García *et al.*, 2006). Según Beynon (2002) el método AHP es ventajoso ya que permite el análisis cuantitativo de factores cualitativos, incluso integrarlos, además asigna pesos o niveles de importancia (por orden jerárquico de estos pesos) a cada factor, para mostrar su contribución en un fenómeno determinado.

En el caso de la polinización sería interesante demostrar matemáticamente mediante el empleo de esta herramienta la contribución real de los visitantes florales a una especie de agave donde confluyen varios animales y condiciones para que se efectúe la polinización. Este método además puede utilizarse para medir las observaciones del evaluador y por tanto la obtención de resultados.

### III. Materiales y métodos

#### 3.1 Localidad de estudio

El estudio se realizó entre noviembre 2017 y mayo de 2019 en el sector costero Perché-Caletón de Don Bruno ubicado en el extremo sur oeste de la bahía de Cienfuegos donde se localiza la localidad tipo de *A. grisea* (22°04'N, -80°27'O) en un rango altitudinal de 1,4 a 28 msnm. Desde el punto de vista fitogeográfico, corresponde al distrito “Güinense” según Borhidi (1991) y al extremo este de las Llanuras centro-occidentales de acuerdo a López (2005). En el área se presenta un clima tropical seco, registrando una temperatura promedio anual de 25,2°C y un índice de pluviosidad medio anual de 924 mm. El período de lluvias ocurre de junio a octubre (Barcia y Castillo, 2015).

#### 3.2 Estructura poblacional

Se realizó el censo de la población estudiada mediante el conteo y marcaje de los individuos. Se consideraron seis clases de estado basadas en el diámetro de los individuos y en algunas características morfológicas de los mismos como el número de hojas basales y presencia de escapos florales, atendiendo a Badano y Pugnaire (2004) (Tabla I). Con estos datos se construyó una tabla de vida tiempo-específica de acuerdo a los criterios de Gatsuk *et al.* (1980) y se graficaron los datos de supervivencia *versus* clases de estado siguiendo la metodología referida por Smith y Smith (2012).

**Tabla I:** Criterios para la determinación de las clases de estado en la población de *Agave grisea* en el sector costero Perché-Caletón de Don Bruno, Cienfuegos.

<b>Estados de vida</b>	<b>Características</b>
Plántulas	2-6 hojas basales, diámetro $\leq$ 0,30 m
Juveniles	7-15 hojas basales, diámetro entre 0,31 m y 1 m
Adultos vegetativo I	16-40 hojas basales, diámetro entre 1,1 m y 2 m
Adultos vegetativo II	41-60 hojas basales, diámetro $\geq$ 2,1 m; sin escapo floral
Adultos reproductivo	61 (o más) hojas basales diámetro $\geq$ 2,1 m, con escapo

	floral
Adulto post reproductivo	Individuo senil con escape floral seco

### 3.3 Extensión de presencia, área de ocupación, distribución y calidad de hábitat de *Agave grisea*

La determinación de la extensión de presencia y área de ocupación de los individuos se realizó de acuerdo a los criterios propuestos por UICN (2012). Se tuvo en cuenta la ubicación geográfica y altura sobre el nivel del mar de cada individuo, utilizando un GPS GARMIN eTrex (Garmin, Lenexa, EUA). Se anotó además la terraza donde crecía cada individuo y si lo hacía bajo otra especie o en espacio abierto. Los resultados de la distribución por terrazas se graficaron para comprender la implicación de este aspecto en la supervivencia de los individuos pertenecientes a las clases de estado.

La extensión de presencia se calculó como el área del polígono delimitado por los individuos ubicados en los puntos extremos de la población, utilizando el Software ArcGIS 10.5 con el Sistema de coordenadas World Geodetic System 84 (Datum D\_1984 y Elipsoide WGS\_1984) a escala 1:25 000. El área de ocupación se determinó como la sumatoria de la cobertura que ocupa cada individuo, considerando que la base de la roseta en los agaves es una circunferencia y la fórmula para calcular su área es  $A = \pi r^2$ . El radio se midió a partir de la longitud de la lámina media, en cada roseta.

La descripción del hábitat de *A. grisea* se realizó mediante la caracterización de la vegetación y las formaciones vegetales presentes en el área de acuerdo al criterio de Capote y Berzaín (1984). Se identificó la flora del lugar mediante inventarios basados en 20 transectos paralelos a las terrazas marinas y cuatro transectos descendentes desde la máxima altitud hasta el nivel del mar. El listado de especies de la flora se elaboró a partir de las observaciones y colectas hechas por los autores (2 m a cada lado de estos transectos). La identificación se realizó mediante claves dicotómicas, materiales de herbario y bibliografía especializada. El endemismo y los nombres de los taxones fueron revisados de acuerdo a Greuter y Rankin (2016), la categoría de amenaza y familia botánica de cada

especie se estableció según González-Torres *et al.* (2016). Se identificaron las especies con potencial invasor de acuerdo a Oviedo *et al.* (2012). Además se describieron las terrazas marinas e identificaron las principales amenazas.

### 3.4 Biología floral de *Agave grisea*

Para estudiar la biología floral el trabajo se enfocó en tres elementos: (1) la morfología de las inflorescencias y las flores, (2) la antesis y longevidad de las flores, y (3) el volumen y concentración del néctar producido.

#### 3.4.1 Morfología Floral

El estudio de la morfología floral comenzó con la medición mensual del crecimiento del escapo floral desde su aparición hasta que la inflorescencia alcanzó su altura máxima. La altura de la inflorescencia se midió en todos los individuos florecidos (en metros) con un clinómetro Suunto PM-5/1520. Posteriormente se describió la inflorescencia resultante.

Para describir la morfología floral se recolectaron 160 flores de seis inflorescencias. A partir de estas se describió la forma y color del perianto de la flor. Las flores fueron transportadas en una bolsa de polietileno hasta el Jardín Botánico de Cienfuegos. Cada flor fue fotografiada en vista longitudinal y transversal. Las imágenes fueron tomadas con una cámara Nikon D3000. Se practicó la disección de las flores y se midieron con un pie de rey los caracteres florales en agaves sugeridos en Avendaño-Arrazate *et al.* (2015): longitud y ancho de la flor (cm), número de tépalos, longitud del estambre (cm), longitud y grosor de la antera (cm), longitud y grosor del pistilo (cm) y longitud y diámetro del ovario (cm).

#### 3.4.2 Antesis, longevidad floral y producción de néctar.

La antesis y longevidad floral se determinó a partir de la observación de 100 flores de diferentes inflorescencias. La observación de las flores se realizó desde antes de la antesis hasta la marchitez y caída de las mismas. En cada caso se anotó la hora de apertura de la flor y de la caída para conocer la longevidad de las flores. Se realizaron observaciones diarias de las diferentes fases de desarrollo en las

flores para registrar la maduración y dehiscencia de las anteras, crecimiento del estilo y receptividad del estigma.

En cuanto a la producción de néctar las flores fueron embolsadas y se les midió el volumen del néctar producido utilizando capilares de vidrio de 5 a 10  $\mu\text{L}$ , cada una hora hasta su senescencia. En cada caso las mediciones se iniciaron a las 14:00 horas hasta las 14:00 horas del día siguiente. La concentración de néctar se midió con un refractómetro manual durante 24 horas, cada una hora. La concentración de néctar se midió en % equivalente de sacarosa, también conocidos como grados Brix.

### 3.4 Ecología de la polinización

Los estudios de la ecología de la polinización se basaron en observaciones directas de los visitantes florales, grabaciones auxiliares y el posterior análisis de la eficiencia de la polinización. Para ello se observaron cuatro inflorescencias durante 24 horas debido a la posibilidad de polinización por visitantes florales nocturnos. Las observaciones se realizaron de 1 a 2 metros de las plantas para no afectar la actividad de los visitantes.

En cada caso se anotó: la hora de visita, la identidad de la especie visitante, la cantidad de flores visitadas, si realizaba o no contacto con las estructuras reproductoras, el tipo de recompensa que buscaba y hacia donde se dirigía luego de interactuar con la flor, cuando fue posible. A partir de la información recopilada se calculó la tasa de visitas total como el promedio de visitas por inflorescencia y la tasa de visitas por especie por hora (como el promedio de visitas por inflorescencia realizada por una especie a una hora dada). Las tasas de visitas por especie se graficaron *versus* horario. No se tuvieron en cuenta visitas esporádicas o accidentales que no hicieran contacto con la parte florida de la inflorescencia.

Para determinar la eficiencia de la polinización se seleccionaron cuatro individuos florecidos que no estuvieran cercanos a los caminos para evitar la interferencia de los pobladores en el desarrollo de los experimentos. Se aplicaron tres tratamientos, en tres ramas florecientes distintas dentro de una misma inflorescencia: Polinización diurna: la rama floreciente se cubrió con una malla de

gasa amarilla durante cada noche, de 19:00 a 06:00 horas, hasta que terminó la floración; Polinización nocturna: donde una segunda rama se cubrió con una malla de gasa amarilla durante cada día, de 06:00 a 19:00 horas, hasta que terminó la floración; Control: en el cual se marcó una tercera rama, pero no se cubrió en todo el tiempo de la floración para que ocurrieran las visitas a las flores de forma natural.

En las tres ramas de cada una de las cuatro inflorescencias, se contaron el número de flores, el número de cápsulas producidas y el número de semillas fértiles e infértiles en cada cápsula, teniendo en cuenta que son de color negro oscuro y de color gris claro, respectivamente según Arizaga *et al.* (2000). Se calcularon las tasas fruto/flor y porcentaje de semillas fértiles para cada tratamiento.

### 3.5.1 Aplicación del AHP en la ecología de la polinización

Adicionalmente se aplicó la herramienta AHP de acuerdo a la metodología referida por García *et al.* (2006), para esclarecer matemáticamente el nivel de importancia y el papel de cada visitante en las flores teniendo en cuenta la calidad de la visita realizada. Las matrices se elaboraron teniendo en cuenta los criterios de Trejo (2007) y las observaciones de campo realizadas a *A. grisea*. La jerarquización de la contribución a la polinización de cada visitante identificado se cuantificó en nivel de importancia (%). En el Anexo 2 se muestran los niveles y objetivos específicos para establecer la contribución de cada visitante a la polinización de *A. grisea*.

### 3.6 Sistemas reproductivos

Se seleccionaron al azar cuatro individuos y se aplicaron cuatro tratamientos en ramas florecientes distintas dentro de la misma inflorescencia: geitonogamia, polinización cruzada, exclusión de polinizadores y control. Para la Geitonogamia (G) los estigmas de las flores se aislaron con un fragmento de malla cerrada en un extremo antes de la dehiscencia de las anteras. Cuando los estigmas comenzaron a producir exudados se consideraron receptivos y fueron fertilizados con polen de la misma inflorescencia, pero no de la misma flor, ya que las flores son protándricas. El depósito del polen se realizó frotando las anteras contra los

estigmas. Las anteras seleccionadas para la fertilización poseían abundante polen amarillo. En la polinización cruzada (PC) las flores se cubrieron con fragmentos de malla y fueron fertilizadas con polen de anteras de otros individuos. Para la exclusión de los polinizadores (EP), en una tercera rama, se cubrieron las flores con una malla de gasa amarilla durante todo el período de floración. Por último para el control (C) se marcó un cuarto grupo de flores y se dejaron sin cubrir para que ocurrieran visitas de forma natural.

Se trató que cada tratamiento tuviera semejante cantidad de flores, pero esta cantidad estaba limitada por la dificultad en el procedimiento dada la altura y posición de las inflorescencias en el centro de rosetas bien equipadas con espinas y mucrones.

Se contó el número de cápsulas producidas bajo los diferentes tratamientos y el número de semillas fértiles e infértiles en cada cápsula, teniendo en cuenta su coloración según Arizaga *et al.* (2000). Se calcularon adicionalmente los Índice de autoincompatibilidad (ISI) y el Índice de autopolinización automática (IAS) atendiendo a Zapata y Arroyo (1978).

## IV. Resultados

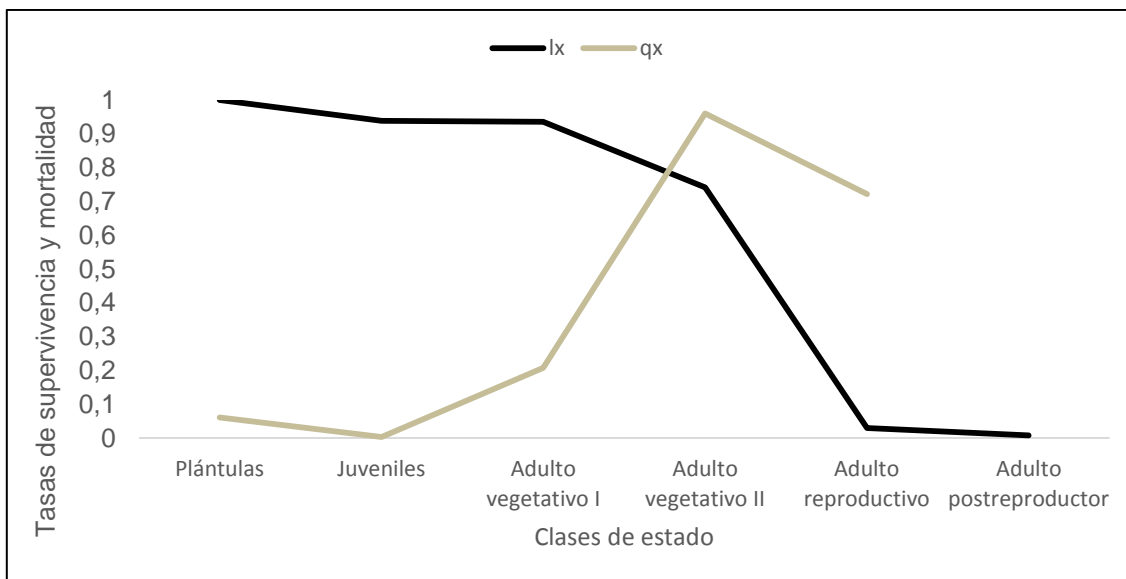
### 4.1 Estructura poblacional de *Agave grisea*

El censo de la población de *Agave grisea* registra 2222 individuos, repartidos entre las clases de estado predeterminadas como se muestra en la Tabla II. La clase de estado de Plántulas y Juveniles mostraron mayor cantidad de individuos, en cambio se registraron pocos individuos maduros en edad reproductiva. En la tabla de vida tiempo-específica para esta población los mayores valores de mortalidad etario-específica se registran en los Adultos vegetativos II y en los Adultos reproductores, mientras el menor valor para este indicador se concentra en la categoría Juveniles (Tabla II).

**Tabla II.** Tabla de vida tiempo-específica de la población de *Agave grisea*. Se presentan la cantidad de individuos en cada clase de estado ( $N_x$ ), así como los valores correspondientes de Tasa de supervivencia ( $l_x$ ), Tasa de mortalidad ( $d_x$ ), Tasa de mortalidad etario-específica ( $q_x$ ), Tiempo de vida por categoría ( $L_x$ ), Tiempo medio por vivir ( $T_x$ ) y Esperanza de vida ( $e_x$ ).

<b>Clase de estado</b>	<b><math>N_x</math></b>	<b><math>l_x</math></b>	<b><math>D_x</math></b>	<b><math>q_x</math></b>	<b><math>L_x</math></b>	<b><math>T_x</math></b>	<b><math>e_x</math></b>
<i>Plántulas</i>	608	1	0,0608	0,0608	0,9695	3,150	3,15
<i>Juveniles</i>	571	0,9391	0,0032	0,0035	0,9375	2,181	2,332
<i>Adulto vegetativo I</i>	569	0,9358	0,1940	0,2073	0,8388	1,243	1,329
<i>Adulto vegetativo II</i>	451	0,7417	0,7121	0,9600	0,3856	0,404	0,545
<i>Adulto reproductivo</i>	18	0,0296	0,0213	0,7222	0,0189	0,018	0,639
<i>Adulto post-reproductor</i>	5	0,0082					

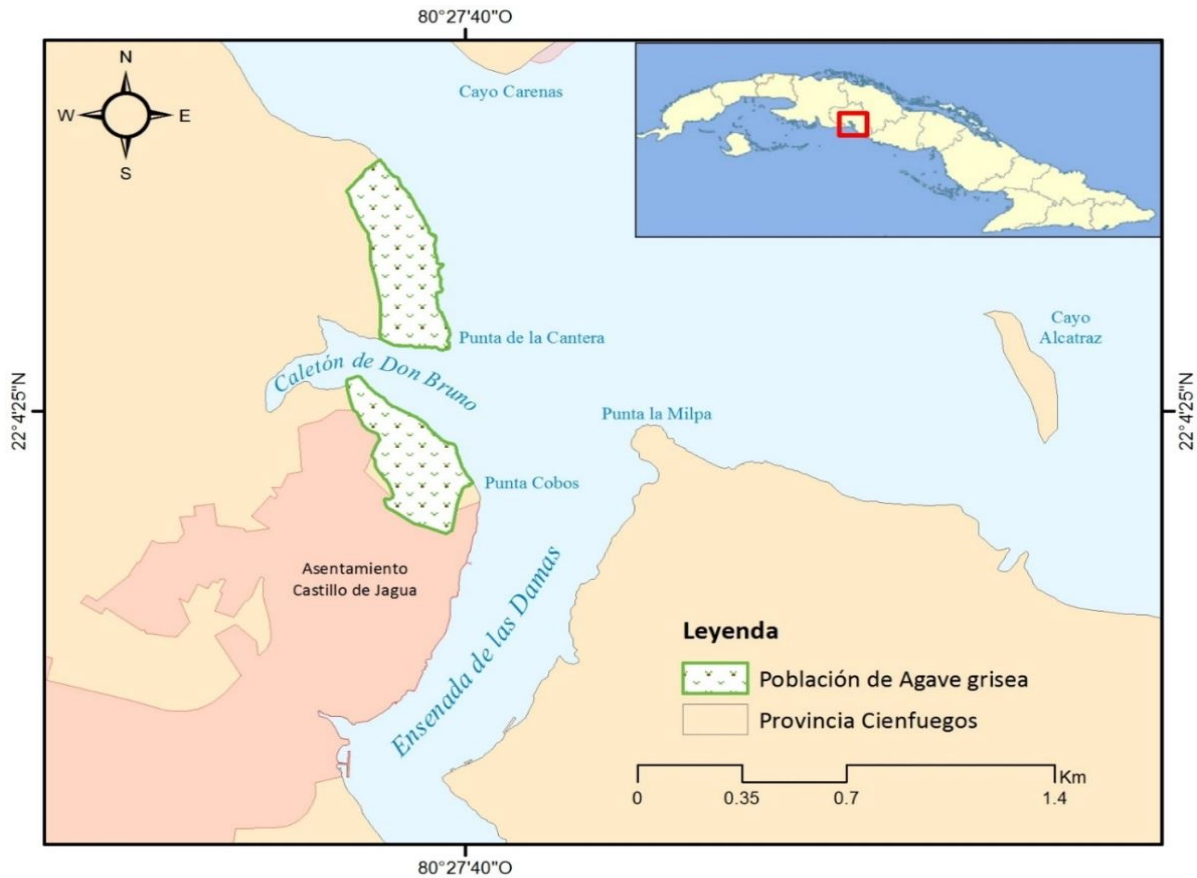
La tasa de supervivencia se mantiene constante en las primeras clases de estado, luego cae abruptamente hasta valores cercanos a 0 en los individuos de mayor talla relacionados con la función reproductora (Adulto reproductor), donde el número de sobrevivientes se reduce al 2 % (Fig. 2).



**Figura 2.** Curva de supervivencia (lx) y mortalidad etario-específica (qx) de la población de *Agave grisea* en el sector costero Perché-Caletón de Don Bruno, Cienfuegos.

#### 4.2 Extensión de presencia, área de ocupación, distribución y calidad de hábitat de *Agave grisea*

La población de *A. grisea* posee en un área de ocupación de 0.008 km<sup>2</sup> y una extensión de presencia de 0.22 km<sup>2</sup> (Fig.3) en un hábitat con una vegetación de árboles y arbustos esclerófilos y espinescentes distribuidos en zonas de pendientes pronunciadas que determinan la existencia de tres terrazas marinas. En la parte más alta del área (Tercer Nivel de terraza) se observa una vegetación más densa correspondiendo con el bosque siempreverde micrófilo donde existen árboles medianos de 7-8 m y bajo el dosel se aprecia un estrato arbustivo con una altura de 2-4 m. En esta zona los taxones más frecuentes son: *Bursera simaruba* L., *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth., *Bucida buceras* L., *Metopium toxiferum* Krug & Urb., *Cordia sebestena* L., *Cordia sulcata* DC., *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, *Trichilia hirta* L. y especies de los géneros *Eugenia* y *Erythroxylum*.



**Figura 3.** Mapa de la Bahía de Cienfuegos donde se muestra la distribución de *Agave grisea* en el sector Costero Perché-Caletón de Don Bruno, Cienfuegos.

En el segundo nivel de terraza se observan zonas de aclareo con gran exposición al sol donde predominan especies herbáceas y arbustivas tales como *Dichrostachys cinerea* (L.) Wight & Arn, *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth., *Corchorus hirsutus* L., *Sida ulmifolia* Mill., *Melochia nodiflora* Sw., *Urena lobata* L., *Comocladia dentata* Jacq., *Lantana camara* L., *Caesalpinia vesicaria* L. y adultos vegetativos de *A. grisea*.

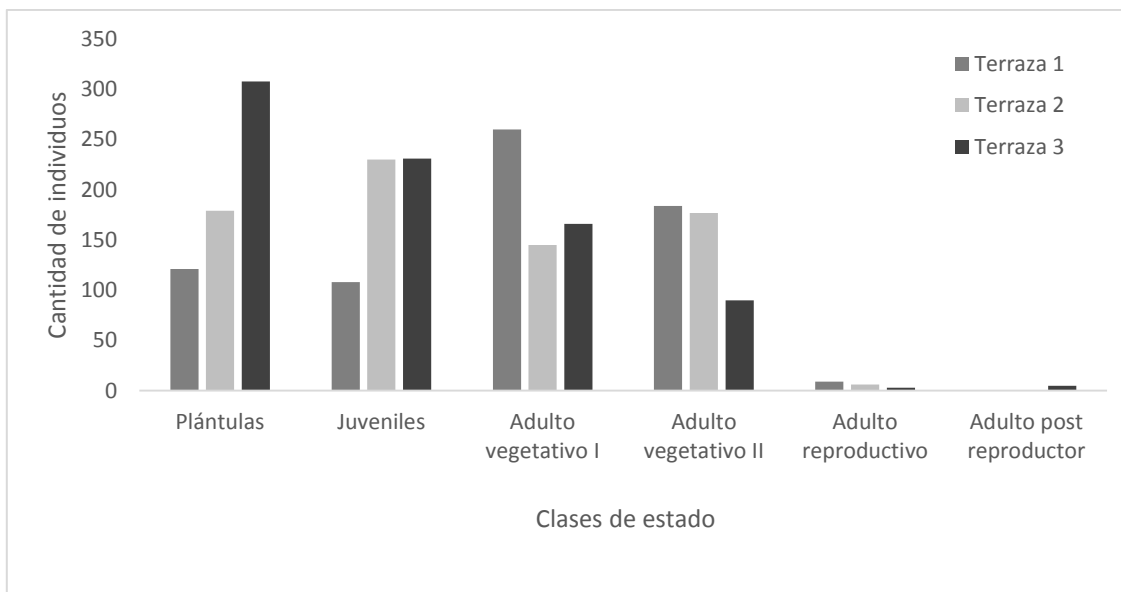
El primer nivel de terraza se caracteriza por una vegetación variada donde las especies más representadas son *Hypericum fasciculatum* Lam., *Hippomane mancinella* L., *Caesalpinia vesicaria* L., *Thespesia populnea* (L.) Sol. ex Corrêa, *Calyptanthes decandra* Griseb., *Coccoloba uvifera* (L.) L., *Coccothrinax cupularis* (León) O. Muñiz & Borhidi y epífitas del género *Tillandsia* y *Broughtonia lindenii*

(Lindl.) Dressler. Se distingue la presencia de especies de mangles que ocupan la primera línea de costa en algunas zonas permanentemente inundadas.

La flora del Caletón de Don Bruno está compuesta por 164 especies fanerógamas pertenecientes a 55 familias botánicas, con un 14.63% de endemismo. De ellas 124 son autóctonas o nativas, 12 exóticas y 14 son potencialmente invasoras. El inventario florístico de esta localidad se muestra en el Anexo 1.

Las amenazas identificadas en el hábitat son la existencia de especies exóticas invasoras y los incendios forestales frecuentes por uso indebido de hornos de carbón, que se fabrican a partir de la tala ilegal dentro del área estudiada. Particularmente sobre la población de *A. grisea* se observaron individuos quemados y podas totales o parciales de hojas en individuos cercanos a los caminos, que según los pobladores “molestaban” para acceder al mar. El hábitat de *A. grisea* está rodeado por asentamientos urbanos que han reducido su área y ocasionado cambios de uso de suelo en los límites del mismo. El crecimiento poblacional urbano en esta localidad ha desplazado este ecosistema a los márgenes costeros, lo que supone otra amenaza por el aumento del nivel del mar estimado para la zona y el impacto de huracanes. Además el depósito de desechos sólidos de esta comunidad se localiza dentro del hábitat del maguey azul.

Al analizar la distribución de los individuos de las diferentes clases de estado de *A. grisea* en los tres niveles de terrazas marinas del Caletón de Don Bruno se encontró que existe mayor cantidad de individuos (798) en el tercer nivel de terraza, respecto a la cantidad de individuos (682 y 737) en el primer y segundo niveles de terraza respectivamente (Fig. 4).



**Figura 4.** Distribución de los individuos de las clases de estado en la población de *Agave grisea* en función de la altitud en tres niveles de terrazas marinas evidentes en el Caletón de Don Bruno, Cienfuegos

La mayor cantidad de plántulas (308) y juveniles (231) se encuentra en el tercer nivel de terraza donde también se registró el mayor número de adultos post reproductores. El segundo nivel de terraza posee una composición semejante en cuanto a la estructura de las clases de estado, siendo Adulto Vegetativo I la más representada. De los 18 Adultos reproductores registrados, nueve se localizan en el primer nivel de terraza.

#### 4.3 Biología floral

##### 4.3.1 Morfología Floral de *Agave grisea*

La altura de la inflorescencia de *Agave grisea* fue de  $7,2 \pm 0,71$  m (C.V.=0,098, N=18). Las inflorescencias mantuvieron su estructura monopodial en su eje principal, mientras que las ramas laterales fueron tripartidas y cimosas con aspecto umbeliforme en los ejes secundarios. Se observó dehiscencia de las anteras por fisura longitudinal, permitiendo la exposición de gránulos de polen amarillo, dispuestos en filas. El estilo resultó ser más largo después de la marcescencia de los estambres. Los estigmas fueron capitados, dividido en tres lóbulos con abundantes pelos papilosos. Los nectarios se localizaron en la base del estilo.

Los resultados de las mediciones de las variables florales en *A. grisea* están contenidas en la Tabla III.

**Tabla III:** Caracteres florales de *Agave grisea* en el sector costero Perché- Caletón de Don Bruno, Cienfuegos. Se muestran los valores de Media  $\pm$  Desviación estándar (DE) y Coeficiente de variación (CV) de los caracteres florales analizados (N=160).

<b>Variable floral</b>	<b>Media <math>\pm</math> DE</b>	<b>CV</b>
<i>Longitud de la flor (cm)</i>	7,63 $\pm$ 0,51	0,06
<i>Ancho de la flor (cm)</i>	1,90 $\pm$ 0,42	0,22
<i>Longitud del estambre (cm)</i>	3,76 $\pm$ 0,44	0,12
<i>Longitud de la antera (cm)</i>	1,63 $\pm$ 0,24	0,15
<i>Ancho de la antera (cm)</i>	0,19 $\pm$ 0,02	0,10
<i>Longitud del pistilo (cm)</i>	3,64 $\pm$ 0,44	0,11
<i>Diámetro del pistilo (cm)</i>	0,19 $\pm$ 0,03	0,17
<i>Longitud del ovario (cm)</i>	3,12 $\pm$ 0,13	0,04
<i>Diámetro del ovario (cm)</i>	0,63 $\pm$ 0,09	0,15

#### 4.3.2 Antesis, longevidad floral y producción de néctar

Las inflorescencias observadas tuvieron un promedio de 1560 flores ( $\pm$  32,68 CV=0,02 N=18), de ellas 150 aproximadamente se detectaron produciendo polen o néctar en un día. La antesis floral es vespertina, registrándose la apertura floral en todos los casos alrededor de las 16:00h ( $\pm$  1,17 CV=0,29 N=60). La longevidad floral fue de siete días.

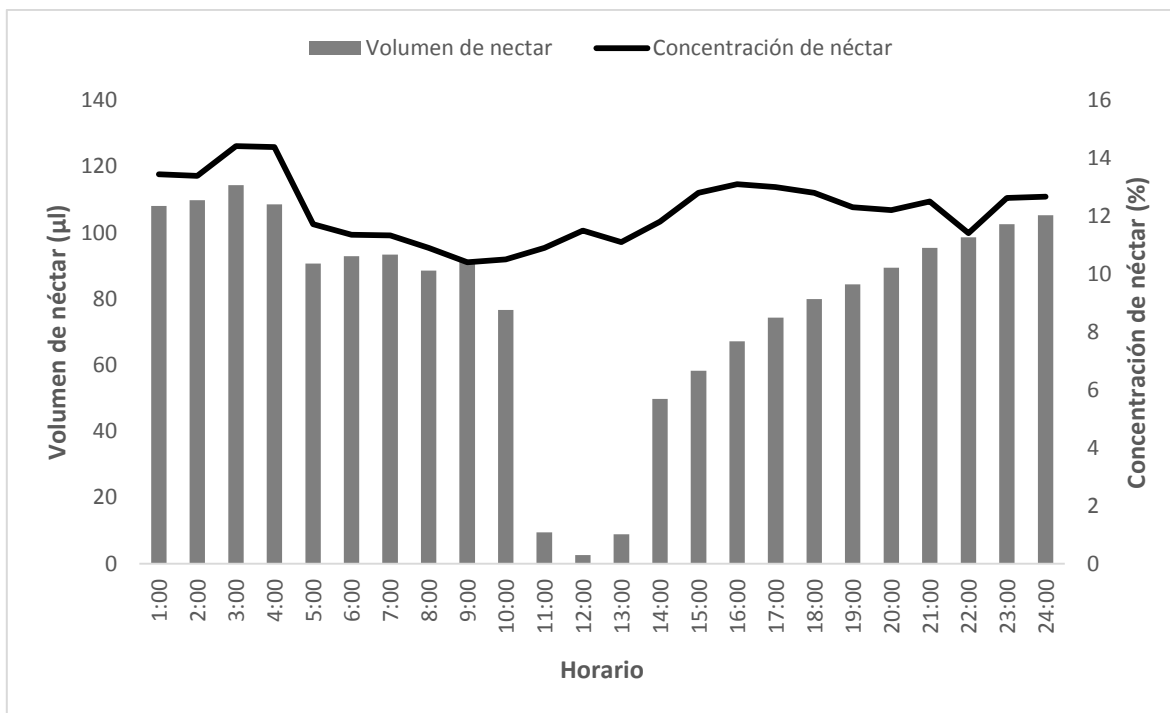
En el primer día de la floración los tépalos comenzaron a abrir. En el segundo día los estambres comenzaron a elongarse y el perianto quedó abierto totalmente. En la fase estaminada (días tres y cuatro), los estambres alcanzaron su máxima longitud (4,8 cm) y las anteras se abrieron liberando el polen amarillo durante la tarde del tercer día. Al final del cuarto día ya comenzó a evidenciarse elongamiento del pistilo. En la fase pistilada (quinto día) el estigma creció y alcanzó su máxima longitud (4,2 cm), mientras que al atardecer se registró la

receptividad de este caracterizado por la apertura del tubo estaminal y secreción de exudados. Dada la protandria en la especie, en una misma flor no se observó solapamiento entre la exposición del polen y la receptividad del estigma, ya que mientras el estigma se abrió, las anteras se marchitaron. El séptimo día, el perianto y el estigma se marchitaron totalmente. Durante el octavo día se registró un ligero engrosamiento del ovario. A partir de los cuatro días de haberse marchitado las flores totalmente se observó el aborto de aquellas que no fueron polinizadas.

#### 4.3.3 Concentración y volumen de néctar.

La producción de néctar en las flores de *A. grisea* se evidenció desde la antesis floral, hasta el quinto día cuando el recurso comenzó a escasear. El promedio del volumen total de néctar producido por flor/ por día fue de 79,15  $\mu\text{L}$  (con un máximo de 114,3  $\mu\text{L}$  y un mínimo de 2,6  $\mu\text{L}$ ).

El patrón diario de producción de néctar mostró un aumento en el volumen de néctar a partir de las 15:00 horas hasta alcanzar un máximo de producción entre las 02:00 y 04:00 horas del día siguiente y luego experimentó un decrecimiento hasta el amanecer. A partir de este momento el volumen de néctar fue poco variable en horarios de la mañana, con un notable decrecimiento de 11:00-14:00 horas, rango de tiempo en el que el recurso apenas se pudo cosechar. La concentración promedio de néctar por flor fue 12,19 %, los mayores valores en la concentración de néctar se registraron entre las 03:00-4:00 horas, coincidiendo con los mayores volúmenes obtenidos. En el horario de la mañana (05:00-10:00 horas) las concentraciones decrecen en la medida que avanza la mañana, hasta alcanzarse los valores mínimos para la concentración entre 09:00-10:00 horas (Fig. 5).



**Figura 5:** Patrón diario de producción de néctar (µl) y su concentración (%) en flores de *Agave grisea* en el sector costero Perch -Calet n de Don Bruno, Cienfuegos.

#### 4.4 Ecolog a de la polinizaci n

##### 4.4.1 Visitantes florales: comportamiento y frecuencia de visitas

En las inflorescencias de *A. grisea* observadas se registraron 466 visitas en 24 horas, con una tasa de 116 visitas/inflorescencia. Los visitantes florales diurnos identificados fueron el colibr  (*Chlorostilbon ricordii* Gervais), la abeja europea (*Apis mellifera* L.), bijiritas (*Setophaga discolor*, Vieillot; *Setophaga tigrina*, Gmelin y *Setophaga americana* L.), y el Aparecido de San Diego (*Cyanerpes cyaneus* L.). En el horario nocturno se registraron cinco visitas de murci lago (no identificado) y dos visitas de rata negra (*Rattus rattus* L.) (Fig. 6).



**Figura 6:** Visitantes florales de *A. grisea* en el Caletón de Don Bruno, Cienfuegos. A: *Apis mellifera*, B: *Setophaga discolor*, C: *Setophaga americana*, D: *Chlorostilbon ricordii*, E: *Setophaga tigrina*, F: *Rattus rattus*. Foto: José Manuel Bermúdez García.

Las flores de *A. grisea* fueron más visitadas por el día que por la noche, con valores de 459 y siete visitas respectivamente. En la Tabla IV se muestran el número de visitas (porcentaje de visitas) de las especies observadas como visitantes florales de *A. grisea*.

**Tabla IV:** Número de visitas (porcentaje de visitas respecto al total de visitas) de las especies registradas en las inflorescencias de *A. grisea*, en Perché-Caletón de Don Bruno, Cienfuegos

<b>Visitante floral</b>	<b>Número de visitas</b>	<b>Porcentaje de visita (%)</b>
<i>Apis mellifera</i>	287	61,59
<i>Setophaga discolor</i>	20	4,29
<i>Setophaga tigrina</i>	54	11,59
<i>Setophaga americana</i>	8	1,72
<i>Chlorostilbon ricordii</i>	87	18,67
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	3	0,64
Murciélago	5	1,07
<i>Rattus rattus</i>	2	0,43
<b>TOTAL</b>	466	100

Durante el día, las abejas representaron 62,53% de las visitas diurnas, seguido de los zunzunes (18,95%), las bijiritas (17,87%) y el Aparecido de San Diego (0,65%). La duración promedio de las visitas de abejas fue de tres minutos y el promedio de flores visitadas/visita igual a tres. Su conducta de forrajeo se caracterizó por un vuelo sostenido sobre y entre las flores, hasta posarse sobre las anteras en las cuales realizaron un ligero balanceo, acarreado gránulos de polen sobre sus patas traseras. Luego de hacer contacto con las estructuras masculinas de la flor, sobrevolaron a otras flores, generalmente para cosechar más polen. Al moverse dentro del conjunto de flores hicieron contacto con los estigmas de otras flores en la fase pistilada.

La conducta de forrajeo de las bijiritas se caracterizó por perchas y movimientos entre las flores. Al observarse bijiritas perchadas en ramas cercanas a *A. grisea*, se detectaron sus vientres espolvoreados por polen amarillo. Las bijiritas introdujeron los picos en las flores, consumiendo néctar y pequeños insectos en suspensión en el recurso contenido en el perianto y luego se “restregaban” en las umbelas. La duración promedio de las visitas de las bijiritas fue de cuatro minutos y el promedio de flores visitadas por visita fue de 3,5 flores. El Aparecido de San

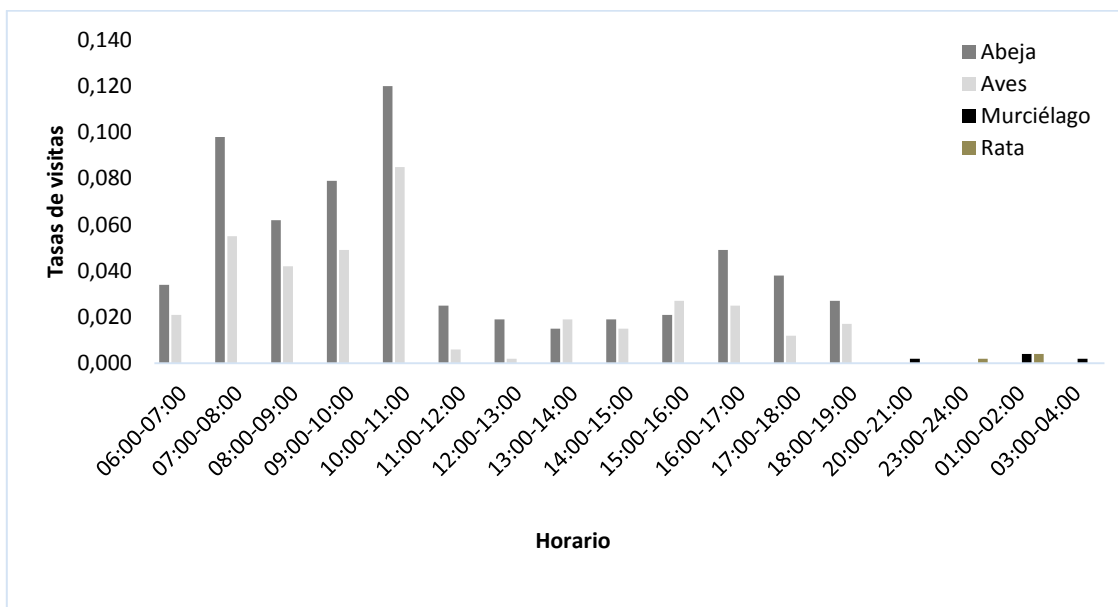
Diego solo se observó en tres visitas a una misma inflorescencia, en la cual perchó sobre flores durante pocos segundos, realizando intermitente contacto con las estructuras reproductoras. No se pudo determinar que recurso cosechaba.

Los zunzunes (*Chlorostilbon ricordii*) forrajearon principalmente en las flores periféricas de las umbelas, en un vuelo cernido, zig-zageando entre los diferentes estratos de la inflorescencia, pero libando lateralmente por el espacio entre los segmentos del perianto, rara vez hicieron contacto con las estructuras reproductoras. Las visitas de los zunzunes se repitieron a intervalos de 15 o 20 minutos, la duración promedio de estas fue de tres segundos con el promedio de tres flores visitadas/visita. Durante la actividad diurna de los visitantes florales también se observaron interacciones interespecíficas entre ellos, *Setophaga tigrina* mostró alta territorialidad y defensa de las recompensas florales respecto a *Chlorostilbon ricordii*.

En la noche, se registraron pocas visitas respecto al día, cinco de estas realizadas por un murciélago que libó de las flores de *A. grisea*, representando el 71,43 % de las visitas nocturnas y apenas el 1,07 % de las visitas totales. El murciélago hizo un corto vuelo estacionario sobre las flores. La duración promedio de su visita fue de 2,5 segundos, a pesar del goteo de néctar. Simultáneamente se observó una rata negra consumiendo algún elemento dentro de las flores que no se pudo identificar. Las visitas del roedor duraron ocho minutos y representaron el 0,43% del total de visitas.

El análisis temporal de las tasas de visitas/inflorescencia/hora por cada tipo de polinizador mostró que las mayores tasas se observaron durante las primeras horas de la mañana, por abejas, seguidas por las aves (Fig.5). La actividad de los visitantes florales diurnos mostró un pico en el horario de 10:00-11:00 horas. De 11:00 a 16:00 horas disminuyeron las tasas de visitas, en todos los grupos de visitantes florales, excepto en las abejas que continuaron su acarreo de polen, pero a intervalos de tiempo más espaciados y con visitas de menor duración. Las menores tasas de visitas diurnas se registraron para las aves en el mediodía. En la tarde todos los polinizadores diurnos volvieron a frecuentar las inflorescencias,

siendo las abejas las que aportaron las mayores tasas de visitas. Las tasas de visitas en los polinizadores nocturnos fueron muy bajas, registrando valores cercanos a cero, con un pico de las visitas nocturnas de 01:00-02:00 horas, coincidiendo con el incremento de producción de néctar (Fig. 5 y 7).



**Figura 7:** Tasas de visitas a *A. grisea* según cuatro grupos funcionales de visitantes florales en la población Perché-Coletón de Don Bruno, Cienfuegos.

#### 4.4.2 Eficiencia de la Polinización

En el tratamiento de polinización diurna (PD), de las 186 flores empleadas se obtuvieron 14 cápsulas, lo que representa una tasa fruto/flor igual a 0,075. Esta tasa fue mayor respecto a la obtenida por Polinización nocturna (PN) igual a 0,006, razón derivada de un fruto de 173 flores y la tasa fruto/flor para las visitas ocurridas de forma natural (C) fue 0,092. Los frutos obtenidos por polinización diurna contenían el 57% de las semillas fértiles, por polinización nocturna se obtuvo el 59% de las semillas viables.

Con la aplicación del Análisis Jerárquico de Procesos (AHP) se establecieron los niveles de importancia de cada uno de los criterios que determinan la eficiencia de la polinización, mediante una matriz con 21 iteraciones y RC= 8,4% (Tabla V).

**Tabla V:** Nivel de importancia de criterios para la evaluación de la eficiencia de la polinización en *Agave grisea*, basado en criterios de Trejo (2007) para polinización en agaves.

<b>Criterios para eficiencia en la visita (Trejo; 2007)</b>	<b>Prioridad (%)</b>	<b>Ranking</b>
1 Contacto con estructuras reproductoras (CER)	38,6%	1
2 Cantidad de visitas (CV)	15,7%	3
3 Movilidad por las flores (MF)	8,9%	4
4 Persistencia (P)	6,1%	5
5 Duración de la visita (DV)	2,6%	7
6 Abundancia del visitante en la zona (AV)	3,9%	6
7 Sincronía visitante-inflorescencia (SVI)	24,1%	2

Esta herramienta demuestra matemáticamente que el contacto con las estructuras reproductoras y la sincronía entre la actividad del visitante y la actividad de la inflorescencia, son los criterios más importantes para que un visitante realice una visita eficiente en *A. grisea*. La cantidad de visitas y movilidad por las flores son los siguientes criterios que contribuyen con la polinización de este agave de acuerdo a los niveles de importancia. La duración de la visita es el criterio que menos pesa en la calidad de la visita por su bajo valor de ponderación (0,026).

Al realizar la ponderación de los criterios en matrices para cada uno de los visitantes florales de la especie, se determinó que los polinizadores diurnos realizaron más visitas y con más calidad en las flores de *A. grisea*. Los niveles de importancia o de contribución de estos en la polinización están contenidos en la Tabla VI. Las abejas y bijirritas resultaron ser mejores como polinizadores a las flores, con niveles de importancia de 39,94 y 21,94% respectivamente.

**Tabla VI:** Nivel de importancia de visitantes florales para la evaluación de la eficiencia de la polinización en *Agave grisea*.

	<i>Abejas</i>	<i>Bijirritas</i>	<i>Colibrí</i>	<i>Aparecido S. Diego</i>	<i>Murciélago</i>	<i>Rata</i>
Contacto con estructuras reproductoras (CER)	0,15015	0,121204	0,01351	0,0193	0,051724	0,030108

<i>Cantidad de visitas (CV)</i>	0,0785	0,024178	0,034697	0,005652	0,008792	0,005338
<i>Movilidad por las flores (MF)</i>	0,036757	0,020559	0,014952	0,003293	0,008188	0,005251
<i>Persistencia (P)</i>	0,030561	0,008479	0,011651	0,002623	0,005978	0,001708
<i>Duración de la visita (DV)</i>	0,005954	0,009386	0,00104	0,002834	0,00078	0,005954
<i>Abundancia del visitante en la zona (AV)</i>	0,018408	0,009048	0,005109	0,003549	0,001248	0,001677
<i>Sincronía visitante-inflorescencia (SVI)</i>	0,079048	0,02651	0,034222	0,01446	0,007953	0,079048
<b><i>Nivel de importancia</i></b>	<b>0,399382</b>	<b>0,219364</b>	<b>0,115181</b>	<b>0,051711</b>	<b>0,084663</b>	<b>0,129084</b>

#### 4.5 Sistemas reproductivos

Con los tratamientos para dilucidar el funcionamiento de los sistemas reproductivos se obtuvieron mayor número de frutos (15) y semillas viables por polinización cruzada (alogamia), con tasa fruto/flor igual a 0,081. También fue posible la formación de frutos (13) y semillas viables mediante los cruces realizados manualmente entre flores de la misma planta (geitonogamia) con tasa fruto/flor igual a 0,063. De las 1248 semillas formadas a partir de autopolinizaciones (G), el 53% fueron viables. A partir de las polinizaciones cruzadas (PC) se formaron 1410 semillas y de estas 1023 fueron viables para un 72% de viabilidad. Con la exclusión de polinizadores (EP) no se formaron frutos. El Índice de Autoincompatibilidad fue igual a 0,77, mientras que el Índice de Autopolinización automática resultó ser cero.

## v. Discusión

### 5.1 Estructura poblacional de *Agave grisea*

La tabla de vida construida para la población de *A. grisea* sugiere que el establecimiento de las plántulas y juveniles es la etapa de menor mortalidad en el ciclo de vida de la especie. En cambio, cuando los individuos alcanzan las tallas mayores, las tasas de supervivencia disminuyen hasta decaer en la categoría de Adulto reproductivo. Se considera que la baja mortalidad etario-específica en las primeras etapas de vida en la especie se debe al establecimiento de plántulas y juveniles en sitios de condiciones favorables.

En este estudio se observó que el 72 % de las plántulas y juveniles de *A. grisea* crecen bajo la cobertura vegetal y el posible efecto nodriza de alguna de las especies arbustivas y arbóreas identificadas en el hábitat. Las plantas que ofrecen sombra a individuos de *A. grisea* toleran mejor las condiciones locales y generan debajo de ellas un microclima ideal para los nuevos individuos del maguey que aún no han desarrollado adaptaciones al ambiente en que viven, coincidiendo con Padilla-Ruiz (2008). De acuerdo a Jordan y Nobel (1979) y Franco y Nobel (1988) las primeras clases de estado en las plantas suculentas requieren condiciones particulares de humedad, suelo e insolación. Además la reducción de la exposición directa al sol disminuye la evaporación rápida del agua según Gentry (1982), lo que le permite al maguey azul mejor aprovechamiento del recurso en sus primeros estados de vida.

En *A. grisea* el nodrizaje parece influir en el reclutamiento de nuevos individuos y por tanto en la estructura de la población, concordando con observaciones de Fragoso (2011) en *Agave angustifolia* y Torres *et al.* (2013) en *Agave potatorum*. En estas especies se determinó que la supervivencia y distribución de las poblaciones estuvieron fuertemente asociadas con plantas arbustivas y arbóreas que favorecieron el establecimiento de las clases de estado inferiores. Debido a ello, las acciones de manejo a nivel de ecosistema deben comenzar por la preservación de aquellas especies que “abrigan” al agave.

Los resultados de la tabla de vida sugieren que los juveniles que logran establecerse se favorecen por el desarrollo de adaptaciones como el engrosamiento de su cutícula cerosa y por su metabolismo de fotosíntesis CAM. Esto les permite pasar a la siguiente categoría, de modo que se adaptan y sobreviven mejor, coincidiendo con los trabajos de García-Mendoza (2002).

Por otro lado, la alta tasa de mortalidad etario-específica en los individuos reproductores de la especie se considera un aspecto normal del ciclo de vida de las especies semélparas, donde la madurez sexual se relaciona con la muerte del individuo, coincidiendo con el criterio de Park (1998). De acuerdo a su curva de supervivencia, *A. grisea* presenta baja tasa de mortalidad en las primeras categorías, alta proporción de individuos que sobreviven las etapas de establecimiento y alcanzan edades avanzadas como adultos vegetativos y aumento de la mortalidad en la medida que estos llegan a las categorías reproductivas. Estas características se corresponden con un estrategia K.

La semelparidad justifica este tipo de estrategia en especies longevas, que poseen gran tamaño y tiempo generacional largo, coincidiendo con Pianka (1970). La reproducción entonces se relaciona con la muerte del individuo según criterios de Moreno (1993) porque los costes fisiológicos suelen derivarse directamente de la inversión de energía y nutrientes en los procesos reproductivos, comprometiendo otras funciones necesarias para el mantenimiento del organismo.

El tamaño de los adultos reproductivos en *A. grisea* indica que es una especie longeva que tarda para alcanzar la madurez reproductiva, tal y como refieren en sus trabajos Trelease (1913) y Álvarez (1996). La longevidad por si sola puede afectar la estructura poblacional de la especie que vive en un ecosistema costero vulnerable. En hábitats como este la ocurrencia de una perturbación (incendio forestal o huracán) podría afectar el número de individuos próximos a alcanzar la madurez reproductiva, lo que limitaría el aporte de individuos a la generación siguiente. Se considera que el riesgo de perder un adulto con capacidad reproductiva antes que pueda dejar descendencia es muy costoso para las

especies semélparas, coincidiendo con González (2004). Estas razones permiten reforzar las acciones de monitoreo de los adultos aptos para la reproducción.

En el presente censo, los individuos florecidos de *A. grisea* representan el 0,2% de la población. Estos resultados son similares a los obtenidos por Loera *et al.*, (2012) quienes registraron menor cantidad de individuos florecidos de *Agave duranguensis* (6,89%) respecto a los individuos en estado de desarrollo vegetativo. Se considera que este fenómeno se debe a la variación anual que tipifica la biología floral en los agaves, descrita por González (2004).

De acuerdo al criterio de este autor hay ciertos años en los que hay más plantas de agaves en floración que otros ya que el reclutamiento en plantas suculentas no sucede cada año, sino que depende de condiciones óptimas para que se recluten juveniles que van a formar la siguiente generación de adultos. Así, cuando se hace un censo en una población de agaves, es común que haya gran cantidad de individuos de algunos tamaños (que representan los años de reclutamiento) y escasez de otros.

Los eventos masivos de reclutamiento, seguido de años con poco reclutamiento generan consecuencias para especies amenazadas como *A. grisea*. Esto se debe a que no existe un aumento continuo de individuos a la estructura poblacional y no todos los individuos adultos alcanzan la madurez sexual en el mismo año, afectando la producción de frutos y semillas, coincidiendo con González (2004). La variación interanual de individuos florecidos o la posible pérdida de estos antes de dejar descendencia reduce la disponibilidad de individuos para efectuar los cruzamientos. Por tanto, estas particularidades asociadas a la reproducción sexual pueden influir en la diversidad genética de la población, coincidiendo con criterios de Arizaga y Ezcurra (2002).

Debido a ello, estos autores plantean que en la mayoría de las especies del género la contribución demográfica de la reproducción sexual es prácticamente nula y el mantenimiento de la estructura poblacional ocurre principalmente por reproducción asexual. En el caso de *A. grisea* desde que comienza la madurez de los escapos se observaron bulbilos creciendo a partir de los meristemos florales,

por lo que las nuevas generaciones también pueden ser producto de la propagación vegetativa, fenómeno que no fue registrado por Trelease (1913).

Las tasas de mortalidad resumidas en la tabla de vida de *A. grisea* apoyan las observaciones de campo que sugieren aumento de mortalidad denso-dependiente en los individuos de mayor talla. Este resultado puede estar relacionado con el patrón de espaciamiento gregario que muestran los agaves y que provoca competencia intraespecífica por el espacio, semejante a lo reportado por Ramírez-Tobías *et al* (2014). En *A. grisea* la mayoría de los individuos de la categoría de Adultos Vegetativos II con distribución espacial gregaria muestran poco desarrollo de sus hojas basales o exposición de sus raíces por el espacio reducido. Sin embargo en las plántulas no se evidencia posible competencia entre ellas a pesar de su proximidad. La mortalidad que pudiera presentarse en esta etapa es denso-independiente, semejante a lo reportado por Torres (2013) en el henequén (*Agave fourcroydes*) y en el sisal (*Agave sisalana*).

## 5.2 Extensión de presencia, área de ocupación, distribución y calidad de hábitat de *Agave grisea*

La estructura poblacional de *A. grisea* y las tasas de supervivencia de cada clase de estado pueden estar relacionadas además con la distribución de los individuos en las zonas dentro del ecosistema. Se debe tener en cuenta que la dispersión y establecimiento en los agaves depende de la interacción con otras especies y la calidad de su hábitat, tal y como refiere Cervera *et al.* (2018) en sus trabajos.

En este sentido en el tercer nivel de terrazas el predominio de una vegetación más densa y espinescente que puede proveerle efecto nodriza a *A. grisea* justifica la mayor concentración de individuos, con una mayor representación de plántulas. El estado de conservación que presenta el hábitat a este nivel permite predecir que el acceso humano es menor, así como los efectos que trae consigo la antropización.

No obstante se debe tener en cuenta que la supervivencia de plántulas y juveniles registrada en este estudio, se considera resultado de procesos pasados de reclutamiento, coincidiendo con el criterio de Krebs (2009) por tanto no es

suficiente para mantener la población estable o en crecimiento ante la actual pérdida y modificación del hábitat.

A pesar de la diversidad florística identificada en el Caletón de Don Bruno, las amenazas presentes en esta localidad ponen en riesgo la flora nativa. La tala ilegal y los incendios forestales provocan disminución del número de plantas nodrizas y por tanto generan sitios de mayor exposición donde no podrían establecerse nuevas plántulas de *A. grisea*, semejante a lo referido por varios autores (Eguiarte *et al.*, 2000; García-Mendoza, 2007; Ramírez-Tobías *et al.*, 2014), en otras especies del género.

En términos de conservación, la pérdida de vegetación afectaría los sitios de reclutamiento y las generaciones siguientes de *A. grisea* no tendrían un hábitat adecuado para su establecimiento, lo que contribuiría a reducir el área de ocupación de la especie, teniendo en cuenta los criterios de UICN (2012). En poblaciones de agaves con situaciones similares se ha discutido que a mediano plazo la fragmentación en la vegetación puede aumentar el aislamiento entre individuos (Aguilar *et al.*, 2008) y a largo plazo puede inducir cambios demográficos que aumenten el riesgo de extinción (Barret y Kohn, 1991). Según Oostermeijer *et al.* (2003) y Padilla-Ruiz (2008) las consecuencias de estas amenazas son más negativas en especies con algún grado de amenaza y que requieren de otras para establecerse.

Existen evidencias de esta situación en el segundo nivel de terraza donde predominan las zonas herbáceas como resultado de la tala ilegal y los incendios forestales. Estas prácticas generan condiciones favorables para el establecimiento de especies oportunistas con potencial invasor, de acuerdo a Oviedo *et al.* (2012) con el consecuente desplazamiento de la flora nativa (Castell *et al.*, 2013). Sin embargo, el desarrollo de mecanismos adaptativos para sobrevivir con mayor exposición al sol justificaría la prevalencia de adultos de *A. grisea* en este nivel, semejante a lo observado por González *et al.* (2017) en *Agave affoyana* en la Reserva Ecológica Caletones. Además, en los trabajos de campo se observaron que las frecuentes quemadas realizadas en esta zona eliminaban completamente a

las plántulas de *A. grisea* justificando la prevalencia de individuos de mayor talla.

La mayor cantidad de Adultos reproductores cercanos a la costa sugiere otra limitación a la reposición continua de individuos en la población. La inclinación de los escapos y consecuente caída de semillas y bulbilos hacia el mar no aportaría al mantenimiento de la estructura y tamaño poblacional. Algunas acciones de conservación que se han realizado son el embolsamiento de las cápsulas para coleccionar semillas una vez ocurrida la dehiscencia capsular y la siembra de los nuevos individuos en zonas más altas donde hay menores amenazas y una vegetación más preservada.

### 5.3 Biología floral de *Agave grisea*

Las inflorescencias de *A. grisea* alcanzaron hasta tres veces la altura de la roseta. Estos resultados confirman lo planteado por Álvarez (1986) de que los agaves desarrollan inflorescencias cuyo tamaño, siempre muestra desproporción con la talla de los individuos que las producen. El gran tamaño de las inflorescencias puede deberse a que, en la etapa reproductiva, los recursos y reservas de las especies se ponen en función de la floración, tal y como refiere Rocha *et al.* (2005). El hecho de que la floración sea el proceso más importante al final del ciclo de la vida de los agaves les permite la emisión de sus enormes escapos florales, de modo que sus flores sobrepasan el dosel y son fácilmente distinguibles por una gran diversidad de polinizadores, de acuerdo a Gentry (1982) y García-Mendoza (2007).

La inflorescencia en *A. grisea* es del tipo paniculada, con abundantes flores dispuestas en agregados umbelados, como describiera Arizaga *et al.* (2002) para el subgénero *Agave*. Como consecuencia, poseen abundantes hojas bracteales que según el criterio de Tomlinson y Zimmerman (1969) anteceden los procesos laterales.

La estructura racemosa de las inflorescencias de *A. grisea* y su crecimiento monopodial concuerda con la organización general de las inflorescencias descritas por Álvarez (1986) para el género, donde las ramas laterales presentan una estructura simpodial, debido a atrofia de los ápices de crecimiento y compactación

de los entrenudos. Se considera que estos patrones de organización determinan la presentación floral de la especie, haciendo a las inflorescencias estructuras conspicuas para el aclamo de polinizadores, coincidiendo con observaciones de Faegri y Van der Pijl (1979). Además, la alta producción de flores puede incrementar la probabilidades de visitas que reciben las plantas, de acuerdo con Rocha et al. (2005).

Las características generales de las flores de *A. grisea* coinciden con la morfología floral descrita por Álvarez (1986). Las flores mostraron ser fuertes y erectas, probablemente para soportar la actividad de los visitantes florales como plantearon Faegri y Van der Pijl (2013) en otros estudios y para evitar la pérdida de néctar por goteo, fenómeno que ha sido observado en flores colgantes por Proctor *et al.* (1996).

Por otro lado, la coloración de las flores es importante para atraer mayor diversidad de visitantes, tal como plantearon Restrepo-Chica y Bonilla-Gómez (2017). El color amarillo justificaría la atracción de aves que perciben las longitudes de onda a largas distancias y asocian estos colores con la recompensa que pueda ofrecer la planta. Así mismo el polen amarillo hace a las flores más visibles para abejas que se acercan a la planta para cosechar el recurso de acuerdo al criterio de Fernández (2003). El color amarillo de las flores de *A. grisea* puede ser atractivo y útil para murciélagos que según Faegri y Van der Pijl (1979) se favorecen con colores claros de las flores para ubicar las recompensas dentro de una vegetación verde y/o un entorno oscuro.

Otra observación importante de la biología floral de *A. grisea* fue la fragancia de sus flores, considerada otro mecanismo de aclamo para insectos y murciélagos que asocian la intensidad de los olores con la cercanía a las flores, coincidiendo con Faegri y Van der Pijl (1979).

Los resultados de las mediciones de la longitud de los estambres y pistilos indican que la especie desarrolla sus estructuras reproductoras para aumentar la interacción de estas con sus polinizadores, semejante a lo referido por Proctor *et al.* (1996) al plantear que estambres exertos en el género *Agave* aumentan la

remoción de polen. En consecuencia, grandes cantidades de polen pueden ser removidas a partir de muchas flores abiertas al mismo tiempo, con exposición de los estambres y anteras alargadas, de acuerdo con Martínez-Harms *et al.* (2010). El desarrollo desigual en la maduración de estructuras femeninas y masculinas permitió comprobar la dicogamia en las flores, descrita para el género por Gentry (1982).

Desde la antesis floral observada en horarios de la tarde se evidencian interacciones planta-animal en la vecindad de las flores, probablemente debido a las recompensas que ofrece la especie y que se van haciendo más abundantes en la medida que las flores alcanzan la fase estaminada. La dehiscencia de las anteras se inicia en las primeras horas nocturnas del tercer día, en concordancia a lo observado en otros agaves paniculados como *A. angustifolia*, *A. chrysantha*, *A. macroacantha*, *A. palmeri*, *A. salmiana* y *A. subsimplex*, estudiados por Slauson (2000), Arizaga *et al.* (2000) y Molina-Freaner y Eguiarte (2003). No obstante, la exposición del polen se amplía a horarios diurnos, similar a lo registrado en otras especies por Eguiarte *et al.* (2000), González (2004) y Rocha *et al.* (2005), lo cual se relaciona con la abundancia de visitantes florales diurnos y su mejor rol como polinizadores.

Los resultados obtenidos sobre la longevidad floral de *A. grisea* concuerda con los referidos para el género por Rocha *et al.* (2005), Trejo (2007) y Trejo *et al.* (2013) en el que cada flor tiene una duración de hasta siete días aproximadamente. Las fases estaminadas y pistiladas en el maguey azul son muy cortas y tardías respecto a otras especies según lo reportado por Rocha *et al.* (2005). Es probable que la brevedad de las fases reproductivas en *A. grisea* acorte el tiempo de polinización y por tanto la especie depende de intensa actividad en las flores en menor tiempo para que la transferencia de polen sea exitosa.

Los resultados referidos al volumen y concentración de néctar producidos por *A. grisea* muestra una producción de néctar abundante y diluido, correspondiendo con valores reportados para otras especies del género por Arizaga *et al.* (2000), Molina-Freaner y Eguiarte (2003) y Trejo (2007). Sin embargo, esta producción se

considera baja al compararse con otros agaves que solo en una noche producen lo que *A. grisea* produce en un día. Entre estas especies están *Agave angustifolia* con 180  $\mu\text{L}$ /flor por noche; *A. striata* con 219  $\mu\text{L}$ /flor por noche, *A. chrysantha* con 470  $\mu\text{L}$ /flor por noche y *Agave palmeri* con 713  $\mu\text{L}$ /flor por noche; según los trabajos de Slauson (2000), Molina-Freaner y Eguiarte (2003), Rocha *et al.* (2005).

El néctar diluido en *A. grisea* se debe a que la especie hace resíntesis del recurso, de acuerdo a lo planteado por Rocha *et al.* (2006) en otras especies del género, donde la cantidad de sacarosa está en pequeña proporción dentro de un volumen que se produce constantemente. Esta relación es evidente al analizar valores de concentraciones de néctar reportados por Eguiarte *et al.* (2000) para *A. parviflora* y por Schaffer y Schaffer (1977) para *A. toumeyana*, especies que no hacen resíntesis del recurso y por tanto su néctar es más concentrado.

El néctar diluido de *A. grisea* justifica la atracción de las aves identificadas en las flores ya que garantiza el aporte de agua. Esta característica puede además relacionarse con estrategias de aclamo a aves generalistas que, si bien tienen otros hábitos alimentarios, utilizan el néctar diluido para mejorar sus procesos digestivos, semejante a lo descrito por Johnson y Nicolson (2008) y Mancina *et al.* (2015). Las abejas pueden ser atraídas también por flores con néctar diluido según Nicholson *et al.* (2013). Por otra parte, el néctar diluido es más asimilable por los murciélagos nectarívoros, que han desarrollado lenguas largas para succionarlo, de acuerdo al criterio de Faegri y Van der Pijl (1979) y Tschapka *et al.* (2015)

En cuanto al patrón de producción diario de néctar, *A. grisea* parece ser una de las especies del género que extienden su producción durante el día, semejante a lo registrado en otros agaves por Ornelas *et al.* (2002) y Rocha *et al.* (2005). En el maguey azul el pico de producción registrado en los horarios de la madrugada, sugirieren la conservación de un carácter ancestral para el género asociado al síndrome de polinización por murciélagos, reportado por Silva-Montellano y Eguiarte (2003), Fenster *et al.* (2004) y Trejo (2007). Sin embargo, la producción de néctar diurna indica ampliación en los mecanismos de producción del recurso

para visitantes diurnos, lo que concuerda desde el punto de vista funcional con una especie generalista, coincidiendo con el criterio de Eguiarte *et al.* (1984). Mientras que la producción de néctar totalmente nocturna, se manifiesta en las especies del género polinizadas exclusivamente por murciélagos, tal es el caso de *Agave garciae-mendozae* y *A. xylonacantha* de acuerdo a los estudios de González (2004) y Rocha *et al.* (2005) respectivamente.

Por otro lado, se registró una estrecha relación entre la recesión de la actividad de los polinizadores con la escasa producción de néctar en horarios del mediodía. Esta sincronía muestra una evidente adaptación planta-polinizador y se corresponde con observaciones de Trejo (2007) y González (2004) sobre la actividad de *Apis mellifera* en *A. difformis* y *A. garciae-mendozae* y de colibríes en otras especies del género presumiblemente por el gasto energético que genera su vuelo durante las temperaturas más altas del día, coincidiendo con Johnsgard, (1983), Grant (1968) y Trejo (2007). Para *A. grisea*, la escasa producción de néctar en el mediodía indica una respuesta adaptativa de ahorro en el horario en que los polinizadores visitan menos las flores, semejante a lo reportado por Galen (2005). De este modo la energía ahorrada se puede reasignar a otros procesos como la formación de frutos y semillas, sin afectar la polinización, en concordancia con Aigner (2001).

#### 5.4 Ecología de la polinización de *Agave grisea*

La morfología floral de *A. grisea* sugiere un síndrome de polinización nocturno, debido a sus fuertes y fragantes flores de color amarillo, estambres exsertos y mayor producción de néctar en la noche, tal como señala Fenster *et al.* (2004) y Slauson (2000) para el género *Agave*. Sin embargo, los resultados sobre la ecología de la polinización muestran sincronía funcional entre la especie y otros visitantes florales, indicando que *A. grisea* posee sistema de polinización generalista. En este sentido la especie se sumaría a otras del género con sistema generalista estudiadas por Johnson y Steiner (2000), Molina-Freaner y Eguiarte (2003) y Rocha *et al.* (2006), lo cual se considera ventajoso si se tiene en cuenta que no restringir su polinización a una solo polinizador le ofrece mayores

posibilidades de éxito reproductivo y supervivencia, semejante a lo reportado por Ayasse y Arroyo (2011) y Faegri y Van der Pijl (2013).

La diversidad y cantidad de visitantes florales en *A. grisea*, se puede considerar una consecuencia de la disponibilidad de recursos que ofrece la especie durante su floración, ya señalada para otras especies del género por Arizaga *et al.* (2000). Se corroboraron los grupos de visitantes reportados para el género por Ornelas *et al.* (2002), Molina-Freaner y Eguiarte (2003), Rocha *et al.* (2005) y Trejo (2007), a excepción de los esfíngidos que no fueron encontrados en este estudio e incluyendo una rata (*R. rattus*) que realizó dos visitas a distintos individuos. Las evidentes diferencias en formas, tamaños y conductas de forrajeo de los grupos identificados indican que la especie ha moldeado la actividad de sus flores probablemente como atributo adaptativo resultante de presiones impuestas por los polinizadores locales, coincidiendo con Proctor *et al.* (1996).

La generalización de la polinización de *A. grisea* puede influir positivamente sobre el éxito reproductivo de la especie ya que favorece otras interacciones en los sucesos de polinización que genera mayor número de visitantes, visitas más largas y más frecuentes y mayor cantidad de frutos y semillas viables, coincidiendo con el criterio de Aigner (2001) y Tschapka y Dressler (2002). Esta estrategia puede ser muy beneficiosa en plantas semélparas y longevas porque permite mejor aprovechamiento de la floración, como planteó Rocha *et al.*, (2005). Además, es de esperar que este tipo de plantas adopten síndromes de polinización más generalizado cuando viajar es costoso para polinizadores y la vida útil de estos es más larga que la longevidad floral, analizado por Waser *et al.* (1996).

En las flores de *A. grisea* los murciélagos no aportaron las mayores tasas de visitas, a pesar de que su actividad de forrajeo coincidió con los mayores volúmenes de néctar. La baja producción de frutos y semillas viables resultante de las visitas nocturnas indica baja actividad y eficiencia de estos visitantes en las flores. Sin embargo es probable que la máxima producción de néctar por la

madrugada sea un vestigio de lo importante que fueron los quirópteros en el pasado para esta planta.

La escasa contribución de las visitas de los quirópteros al éxito reproductivo de *A. grisea* puede deberse a la existencia de poblaciones poco densas de estos en el hábitat de la planta, coincidiendo con Trejo (2007) quien planteó que poblaciones densas de murciélagos cercanas a los agaves justifican las altas tasas de visitas y la eficiencia de estos como polinizadores. Un ejemplo se evidencia en los trabajos de Molina-Freaner y Eguiarte (2003) quienes plantearon que la cercanía de *A. angustifolia* a poblaciones de *Leptonycteris currosoae*, está directamente relacionado con la importancia de estos murciélagos en la reproducción sexual de la planta.

En la provincia Cienfuegos se han reportado por Silva (1979), 15 especies de la quiropterofauna, de estas, solo *Tadarida brasiliensis* Gundlach y *Natalus lepidus* Gervais se han confirmado en la zona donde habita la población de *A. grisea* según estudios de Sánchez-Losada *et al.* (2018). Estas especies son consumidores aéreos en la vegetación (insectívoros) con horario de actividad vespertina según Silva (1979) por lo que su conducta de forrajeo no coincide con las visitas observadas en *A. grisea* y por tanto se descartan como quiropterofauna visitante al maguey azul.

Las especies de murciélagos polinívoros y frugívoros reportados por Silva (1979) para Cienfuegos son *Monophyllus redmani* Miller, *Macrotus waterhousei minor* Gundlach y *Artibeus jamaicensis* Leach pero sus poblaciones conocidas son más distantes de la población de *A. grisea*. Aun así, se podría especular que, si existiera alguna de estas especies en la zona, los bajos tamaños poblacionales de estas justificarían las bajas tasas de visitas y la escasa producción de frutos en *A. grisea*, lo que significaría un papel como polinizador ocasional del maguey.

La poca abundancia de murciélagos nectarívoros en la zona puede estar relacionada a la poca sucesión de flores con abundante néctar en el ecosistema donde vive *A. grisea*, coincidiendo con el criterio de Proctor *et al.*, (1996) al plantear que el establecimiento de poblaciones numerosas de murciélagos

depende de la cercanía a áreas con flores suficientes para poder proveer sus necesidades de néctar todo el año, aspecto que no ocurre en el Caletón de Don Bruno. Teniendo en cuenta el reducido número y la variación interanual de individuos florecidos de *A. grisea* es probable que las poblaciones de murciélagos nectarívoros abundan en otras zonas con más estabilidad en la disponibilidad de recursos, erosionando así su papel como polinizador.

Al respecto, la ausencia o poca distribución de los quirópteros en la zona podría justificar la plasticidad de *A. grisea* como especie generalista ante inestabilidad en la polinización quiropterofílica, semejante a lo descrito por Kearns *et al.* (1998) para otras especies amenazadas. Similares estrategias han sido adoptadas por otras especies del género según los trabajos de Silva-Montellano y Eguiarte (2003), Fenster *et al.* (2004) y González (2004). Por ejemplo, agaves paniculados del desierto de Sonora, tales como *A. subsimplex*, que ocupan áreas donde *L. curosoae* es escaso y estacional, exhiben sistemas de polinización generalistas que involucran insectos (Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

Otros elementos que justificarían las bajas tasas de visitas nocturnas por murciélagos en *A. grisea* pudieran relacionarse con la actividad intermitente de estos como consumidores estacionarios en la vegetación ya reportado por Silva (1979), ya que limitan su forrajeo a unas pocas visitas durante toda su jornada alimentaria porque su vuelo sostenido es costoso en términos de inversión energética. A esto podemos añadirle que en todas las especies de murciélagos reportadas para la provincia y específicamente para la zona, la época de gestación se extiende de enero a mayo, con picos gestacionales en enero y febrero según Silva (1979) coincidiendo con la floración de *A. grisea*. Es posible que durante este período las hembras experimenten reposo prereproductivo en los sitios de refugio y letargo ante las noches frías, lo que puede reducir o suspender sustancialmente la actividad en la vegetación, de acuerdo al criterio de Silva (1979).

A pesar de las bajas tasas de los visitantes nocturnos en *A. grisea*, el horario de actividad de estos coincidió con los resultados de Trejo (2007) en *A. striata*, *A. difformis* y *A. garciae-mendozae* y de Rocha *et al.* (2005) en *A. xylonacantha* y *A.*

*albicans*. Sin embargo, como consecuencia de su escasa actividad en *A. grisea* es probable que el servicio de polinización brindado por estos sea abierto a la explotación y uso por parte de otros visitantes, tal como señala Proctor *et al.*, (1996), al definir este servicio con “fugas”. Entonces, no es un suceso raro que otros mamíferos oportunistas como *Rattus rattus* visiten las inflorescencias para consumir estructuras florales, polen y néctar, semejante a lo observado por Aguiar *et al.* (2014) en *Tillandsia macropetala*.

Es probable que la interacción de *R. rattus* con flores en diferentes fases de desarrollo y su gran tamaño respecto a las estructuras florales, fundamentalmente polen abundante y expuesto, pueda facilitar la polinización de *A. grisea*. Conductas de forrajeo semejantes fueron realizadas por roedores en *Blakea austin-smithii* Standl. y *B. penduliflora* Almeda (Melastomataceae), así como *Tillandsia deppeana* Steud (Bromelaceae), con resultados positivos en la polinización y formación de frutos, según Lumer y Schoer (1986) y García-Franco y Rico-Grau (1991) respectivamente.

No obstante, es importante destacar que *Rattus rattus* es un roedor invasor relacionado con el decrecimiento de poblaciones silvestres de plantas endémicas y nativas de algunas islas, tal como sostienen Godley (1989) y Jean-Yves y Jean-Francois (2009). Ello se debe a que afecta los procesos de polinización, por consumo o deterioro de estructuras florales. Además, su forrajeo continuo sobre la flora con distribución restringida podía acelerar la extinción de plantas, de acuerdo al criterio de Hunt (2007).

En Cuba, *R. rattus* ha impactado en la dinámica poblacional de taxones de la flora y la fauna, fundamentalmente por su interferencia en el éxito reproductivo de las especies según Borroto-Paéz (2009). De acuerdo a Traveset y Richardson (2006), para una planta endémica, amenazada, con distribución restringida, baja actividad de polinizadores nativos y período de floración corto, la inclusión de una especie invasora y generalista en el proceso de polinización genera efectos negativos. De este modo, en *A. grisea*, *R. rattus* podría remover el polen previamente depositado en estigmas o constituir un consumidor oportunista de recursos florales, que

interfiere en los mecanismos de aclamo-recompensa dirigidos a polinizadores nativos más eficientes, tales como los murciélagos. Al respecto, Mancina *et al.* (2007) y Mancina (2012) consideran que los quirópteros limitan su actividad polinizadora por la presencia de mamíferos invasores que compiten por los mismos recursos, por lo que la presencia de este roedor en las inflorescencias de agave podría afectar gravemente el éxito reproductivo de estas plantas.

El análisis anterior de la polinización nocturna indica que los servicios de polinización nocturna son inestables e insuficientes. Ante estas deficiencias es de esperar que dicha especie haya ampliado su sistema de polinización para obtener mayor éxito reproductivo en correspondencia con lo planteado por Aigner (2001). Sin embargo, es importante señalar que las bajas tasas fruto/flor tanto en la polinización diurna como nocturna en *A. grisea*, (incluso en el tratamiento control) sugirieren poca eficiencia de los polinizadores. Resultados semejantes fueron obtenidos en *A. striata*, *A. albicans* *A. xylonacantha* por Rocha *et al.* (2005) y en *A. garciae-mendozae* por González (2004) donde la mayoría de las flores abortaron. Las bajas tasas fruto/flor pueden estar influenciadas por la reducida cantidad de frutos formados respecto a un elevado número de flores en la inflorescencia, de acuerdo con Rocha *et al.* (2005) quien explica que esto deriva en bajos por cientos de fecundidad. De esta forma, aunque los polinizadores no parecen ser tan eficientes, el éxito reproductivo de la especie dependerá de aquellos que puedan desempeñar mejor rol en la polinización.

En este sentido la aplicación del AHP en la eficiencia de la polinización corroboró las observaciones de campo sobre la cantidad y calidad de las visitas de otros animales, demostrando que los visitantes diurnos (abejas y bijiritas) han asumido mejor papel como polinizadores, en concordancia con mayor cantidad de frutos y semillas fértiles producto de la polinización diurna. Estos resultados pueden ser consecuencia de que la actividad diurna fue más intensa que la nocturna, lo que permitió más posibilidades de efectuar la polinización.

La utilización de este método demostró que el contacto con ambas estructuras reproductoras es el criterio más importante en el éxito de la polinización,

coincidiendo con Trejo (2007). De los visitantes florales de la especie sólo se pudo comprobar que hicieron contacto con las estructuras reproductoras las abejas y las bijirritas, por lo que ambas especies se pueden considerar especies polinizadoras de *A. grisea*. El resto de las visitas diurnas se consideraron ilegítimas porque explotaban los recursos florales sin hacer contacto con anteras y estigmas.

Dentro de la polinización diurna las abejas mostraron mayor calidad como polinizadores por las elevadas tasas de visitas. Otro elemento que puede corroborar la importancia de las abejas como polinizadoras de *A. grisea* es la sincronía de las visitas con la dehiscencia de las anteras. Similares resultados fueron reportados por Molina-Freaner y Eguiarte (2003), Silva-Montellano y Eguiarte (2003) y Rocha *et al.* (2005) quienes demostraron los efectos positivos de estos insectos en la polinización diurna en el género *Agave*. Además, el tamaño y movilidad de las abejas entre las flores favorecen la dispersión del polen en otros agaves paniculados, de acuerdo a lo descrito por Trejo (2007). Este comportamiento en otras especies de *Agave* ha explicado la contribución al éxito reproductivo de estos organismos que anteriormente solo se consideraban ladrones de polen por Maloof y Inouye (2000), Gómez, (2002) y Sampson *et al.* (2004).

Las bijirritas por su parte resultaron ser el otro grupo de visitantes diurnos más abundante en el maguey azul. La conducta de forrajeo observada en *Setophaga tigrina* y *S. discolor* permitió corroborar que son insectívoros de follaje por espiguelo, coincidiendo con los criterios de Kirkconnell *et al.* (1992). Sin embargo, se reconoce que estas aves explotaron también los recursos florales de la especie, concordando con los trabajos de Acosta y Mujica (1990) y Sánchez *et al.* (2000).

El patrón de forrajeo de estas aves en *A. grisea* generó movimientos y perchas sostenidas que permitieron el contacto con anteras y estigmas, coincidiendo con observaciones realizadas por Ornelas *et al.* (2002) en orioles que tocaban las estructuras reproductoras en flores del género *Agave* con la consecuente formación de cápsulas. Estos autores habían explicado que la conducta de

forrajeo de estas aves sobre las flores y su tamaño aumentaban las probabilidades de remover polen hacia una superficie estigmática reducida, criterio que también había sido planteado por Proctor *et al.* (1996). La aplicación del AHP demostró que hay otros elementos que refuerzan su papel como polinizadores: la frecuencia de visitas y la duración de estas, así como su actividad continua durante toda la jornada diurna.

A pesar de que este estudio no discriminó la eficiencia de la polinización por especies, se consideran poco relevantes las visitas de *C. ricordii* para la polinización diurna y resultante formación de frutos y semillas. Este criterio se sustenta en que la forma de vuelo del zunzún frente a las flores y la brevedad de las visitas permite especular sobre su posible papel como ladrón de néctar. Esta conducta reduce las probabilidades de remover polen, coincidiendo con lo planteado por Proctor *et al.*, (1996) sobre la capacidad de estas especies de absorber el néctar por capilaridad, sin interactuar físicamente como la flor. Sin embargo, no se puede descartar que en ocasiones pudieran promover la polinización, pues el aleteo constante frente a las flores puede generar movimiento de polen a alguna flor con estigma receptivo, de acuerdo a lo planteado por Arizmendi *et al.* (1996) y Navarro (2000).

Las observaciones sobre la actividad de *C. ricordii* en este trabajo sugieren que es poco probable que esto ocurra en las visitas a *A. grisea*. El carácter ilegítimo de la visita de los zunzunes puede afectar la polinización en esta especie, semejante a lo referido para otras especies por Maloof e Inouye (2000), Fenster *et al.* (2004) y Varela (2009), pues si el recurso no se encuentra en las flores, podrían comprometerse los mecanismos de aclamo dirigidos a los polinizadores legítimos.

Las bajas tasas de visitas de *Cyanerpes cyaneus* se consideran de poca contribución en la polinización, por ser escasas, muy cortas y de poco contacto con las estructuras reproductoras. Es probable que esta especie visite las flores dada su preferencia por néctares diluidos, de acuerdo a Mancina *et al.* (2015), pero su hábito alimenticio se basa en otros recursos de mayor disponibilidad en el ecosistema, como insectos, según Snow y Snow (1971).

Del análisis de la eficiencia de la polinización se puede deducir que, si bien la polinización diurna contribuye más a la dispersión de polen dentro de la población de *A. grisea*, esta contribución es insuficiente. Los resultados de este trabajo sugieren que no todas las visitas son efectivas y es posible que las tasas fruto/flor sean bajas porque los visitantes solo depositan una parte del polen que cosechan, el otro se pierde o lo consumen. Además la actividad de los polinizadores diurnos puede tener implicaciones en la diversidad genética a largo plazo. Esto se debe a que estos disponen de pocos individuos florecidos para efectuar heterocruces, por lo que forrajean en la vecindad del mismo individuo, mostrando territorialidad que favorece la endogamia, como también se registró en otras especies por Martínez y Eguiarte (1987), Rocha *et al.* (2005) y Juárez (2013). Si la polinización nocturna quiropterofílica fuera más activa se garantizaría mayor variabilidad genética en la población porque favorecería los cruzamientos entre individuos más separados espacialmente gracias a las largas distancias de vuelo de los murciélagos. Estos aspectos se deben tener en cuenta en las proyecciones de conservación para la especie.

#### 5.5 Sistemas reproductivos de *Agave grisea*

Los resultados sobre el funcionamiento de los sistemas durante la reproducción sugieren que *A. grisea* posee un sistema reproductivo mixto, de acuerdo a los trabajos de Nassar y Ramírez (2004) y Götzenberger (2008). La formación de frutos y semillas viables no solo ocurre por polinización cruzada sino también mediante Geitonogamia. Esto indica que la autoincompatibilidad solo ocurre mediada por la dicogamia intrafloral que genera una barrera temporal a la autofecundación de una misma flor. En cambio, flores de una misma rama floreciente en diferentes fases de desarrollo pueden intercambiar material genético entre sí, tal como se evidenció en otras especies estudiadas por González (2004) y Rocha *et al.* (2006). Consecuentemente la geitonogamia tendría el mismo efecto que la autogamia, contribuyendo poco a la heterocigosis, lo que reduce la diversidad genética y adaptabilidad de la población, coincidiendo con Zapata y Arroyo (1978) y Eguiarte *et al.* (1999).

Los resultados de la exclusión de polinizadores sugieren que la especie en ausencia de polinizadores no puede autofertilizarse, lo que supone una limitación al éxito reproductivo, debido a que los polinizadores mostraron ser poco eficientes. En polinizaciones controladas en *A. grisea* se encontró que se produce menor cantidad de frutos si se utiliza polen de la misma planta respecto a la polinización cruzada, coincidiendo con González (2004) y Rocha *et al.* (2005). Estos autores explicaron en sus trabajos que los heterocruces (cuando la flor de una planta se poliniza con polen de otras plantas), son más exitosos en la producción de frutos que los autocruces, indicando depresión por endogamia que persiste en las poblaciones de *Agave*. Estos resultados se sustentan con los valores de ISI y IAS que permiten clasificar a la especie como parcialmente autógena, de acuerdo a Zapata y Arroyo (1978). La autocompatibilidad de la especie puede clasificarse como incompleta, teniendo en cuenta el valor de ISI obtenido, según los criterios de Zapata y Arroyo (1978) y Nassar *et al.* (2007).

De esta forma, la alogamia podría ser la condición reproductiva principal en la especie y la geitonogamia ocurriría complementariamente para asegurar la fecundación ante limitaciones en la polinización, de acuerdo a lo planteado por Navarro y Guitián (2002) y Jorge *et al.* (2015). En la población de *A. grisea* las limitaciones que facilitarían la geitonogamia facultativa son la poca abundancia y territorialidad de los polinizadores, el reducido tamaño poblacional, así como pocos individuos florecidos para intercambiar genes o amplia separación espacial entre ellos. En *A. cupreta* se observó una situación similar que favoreció la geitonogamia afectando el éxito reproductivo en correspondencia con lo planteado por Scheinvar (2008). Es de esperar que la combinación de estos mecanismos se exprese en especies con distribución restringida o fragmentada, semejante a lo reportado por Juárez (2013), lo que incrementa la homocigosis.

Estas observaciones coinciden con *Agave palmeri*, *Manfreda barchystachya* y *Yucca elata* (Asparagaceae) que se comportan preferentemente como alógamas pero pueden ser autofertilizadas ante perturbaciones en la actividad de los polinizadores o la distribución de las poblaciones según estudios de Howell y Roth

(1981), Eguiarte y Burquez (1988) y Craig (1993). En este sentido los murciélagos serían los vectores que más aportarían a la calidad genética de la población, como describiera González (2004) en el sistema de fertilización cruzada llevada a cabo por estos mamíferos en *Agave garciae-mendozae* en relación con altos niveles de heterocigosis. Sin embargo en el hábitat de *A. grisea* estos animales no parecen aportar las mayores tasas de visitas. No obstante, se debe considerar que ya sea de una forma u otra, la polinización en la especie depende de polinizadores que no transfieren el polen al estigma con eficiencia. Como resultado se puede afectar la producción de frutos y semillas y el estado de conservación de la población a largo plazo, semejante a lo referido por Traveset (2000), Navarro y Guitián (2002) y Lobo *et al.*, (2005).

Por último, se debe resaltar el posible papel de la reproducción asexual como vía complementaria para asegurar la reproducción de *A. grisea* ante las limitaciones ya mencionadas, en concordancia con lo planteado por Proctor *et al.* (1996) Eguiarte *et al.*, 1999; Arizaga y Ezcurra, 2002). La formación de bulbilos en *A. grisea* puede constituir una respuesta adaptativa ante deficiencias de los polinizadores, semejante a lo planteado por Arizaga y Escurra (1995). Sin embargo, la reproducción asexual también puede afectar la diversidad genética de la población, en correspondencia con Infante *et al.* (2003).

#### 5.6 Estado de conservación de *Agave grisea*

Los resultados obtenidos en este trabajo confirman la categoría En Peligro Crítico reconocida para la especie en la Lista Roja de la Flora de Cuba, de acuerdo a González-Torres *et al.* (2016). Al analizar la hoja de taxón de *Agave grisea* reportada por González-Oliva *et al.* (2015), se respaldan los criterios asumidos por estos autores. De acuerdo a este análisis la categorización de la especie es:

*Agave grisea* Trel. CR (E) A3c;B1ab(iii,v)+2ab(iii,v);D teniendo en cuenta que;

**A3.** Reducción del tamaño de la población que se proyecta, se infiere o se sospecha será alcanzada en el futuro (hasta un máximo de 100 años); basado en **(c)** una reducción del área de ocupación, extensión de presencia y/o calidad del hábitat.

**B1.** Extensión de presencia (EP) < 100 km<sup>2</sup>

**B2.** Área de ocupación (AO) < 10 km<sup>2</sup> y por 2 condiciones: **(a)** Severamente fragmentada o número de localidades = 1; **(b)** Disminución continua observada, estimada, inferida o proyectada en: **(iii)** área, extensión y/o calidad del hábitat; **(v)** número de individuos maduros.

**D.** Número de individuos maduros < 50

Adicionalmente, *Agave grisea* posee una serie de amenazas biológicas y de origen antrópico, además de factores de estrés que se consideran negativos para su supervivencia contenidos en la Tabla VII, de acuerdo a Salafsky *et al.* (2008).

**Tabla VII:** Amenazas y estreses actuales sobre la población de *Agave grisea* en su hábitat.

<b>Amenazas</b>	<b>Estrés</b>
<b>Desarrollo residencial</b> Viviendas y zonas urbanas.	<b>Degradación del ecosistema</b> Remoción selectiva de especies (tala).
<b>Modificaciones del sistema natural</b> Incendios frecuentes e intensos.	<b>Disturbios en la especie</b> Afectaciones en estados del ciclo de vida.
<b>Especies, genes y enfermedades invasivas y otras problemáticas</b> Especies exóticas invasoras.	<b>Efectos indirectos de la especie</b> Posible competencia intraespecífica Bajo éxito reproductivo ✓ Poca eficiencia de los polinizadores ✓ Pocos individuos maduros disponibles para la polinización cruzada. Pérdida de mutualismo (ladrón de néctar) Endogamia (Autocompatibilidad)
<b>Basura y desechos sólidos en el hábitat</b>	

Existen aspectos normales de la especie que influyen en el reclutamiento y mantenimiento de la población, tales como establecimiento en sitios con condiciones particulares, longevidad, variación interanual en la floración y semelparidad. La calidad del hábitat disminuyó por las causas expuestas en la Tabla IV, respecto al reporte presentado por González-Oliva *et al.* (2015). Estos

autores recomendaron el manejo de la población mediante monitoreo, educación ambiental y estudios de historia natural, aspectos que se han desarrollado desde 2016 con el Proyecto Flora endémica y amenazada de Cienfuegos, ejecutado por el Jardín Botánico de Cienfuegos. No obstante, el taxón sigue enfrentando un riesgo de extinción extremadamente alto en estado de vida silvestre.

## VI. Conclusiones

1. La población de *Agave grisea* posee bajo tamaño poblacional, área de ocupación y extensión de presencia muy reducidas. La supervivencia de plántulas y juveniles se debe a la existencia de sitios de reclutamiento, que se pueden afectar por la baja calidad de hábitat.
2. La alta mortalidad de adultos reproductores está mediada por la semelparidad y la denso-dependencia. La longevidad y la variación interanual de individuos reproductivos no asegura un flujo continuo de genes en la población, afectando la producción de frutos y semillas y por tanto la estructura y crecimiento de la población.
3. *Agave grisea* es una especie con sistema de polinización generalista, en la cual se presenta poca eficiencia de los polinizadores a pesar de la diversidad de visitantes florales. Las abejas y las bijiritas parecen ser los polinizadores locales más importantes a pesar de las bajas tasas fruto/flor.
4. La especie posee un sistema reproductivo mixto, donde la alogamia asegura la reproducción en la población cuando hay suficientes individuos maduros, fenómeno que no ocurre cada año porque el reclutamiento de adultos no es continuo. Complementariamente la especie puede ser autocompatible mediante geitonogamia.
5. La geitonogamia y la reproducción clonal mediante bulbilos tienen implicaciones negativas en la diversidad genética y capacidad adaptativa de la especie ante cambios ambientales o perturbaciones en su hábitat. Estos aspectos influyen en el estado de conservación crítico otorgada para la especie.

## VII. Recomendaciones

1. Realizar monitoreos de varios años para llevar a cabo un estudio sobre la dinámica poblacional, estableciendo fundamentalmente un Análisis de Viabilidad de la Población (PVA).
2. Realizar investigaciones de germinación y dispersión de semillas para complementar los estudios de biología reproductiva.
3. Divulgar y debatir con decisores y autoridades ambientales locales sobre la situación de la especie con vistas a su protección, de modo que se fortalezcan las acciones de educación ambiental con la participación de la comunidad Perché- Caletón de Don Bruno.

## Referencias bibliográficas

Acosta, M. y L. Mugica (1990) "Introducción al estudio del espacio morfológico en trece especies de bijiritas (Aves: Parulidae)" en *Ciencias Biológicas*. 23, pp.92- 99

Aguiar, P. *et al.*, (2014) "Pollen consumption by free –living mice" en *Acta Theriologica*. 59(2) pp. 361-365.

Aguiar, R. *et al.*, (2008) "Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations susceptible signals in plant traits and methodological approaches" en *Molecular Ecology*. 17, pp. 5177-5188.

Aigner, P. A. (2001) "Optimality modeling and fitness trade-offs when should plants become pollinator specialists?" en *Oikos*. 95, pp. 177-184.

Alanís-Flores, G. y M. González–Álvarez (2011) "Formas de uso de los magueyes (Agave spp.) en Nuevo León México" en *Revista Salud Pública y Nutrición*. Edición Especial No. 5, pp. 287-299.

Álvarez, A. (1988) "Morfología y anatomía floral de las agaváceas" en *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 9(3) pp. 37-57.

Álvarez, A. (1989) "Distribución geográfica y posible origen de las agaváceas" en *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 10(1) pp. 25-36.

Álvarez, A. (1996) "Los agaves de Cuba central" en *Fontqueria*. 44, pp. 127-128.

Amarilla, A.; Herrera, A. y M. L. Robert. (2000) *La Biotecnología aplicada al henequén: Alternativas para el futuro*. CICY, 106 pp

APG IV (2017) *Angiosperm Phylogeny Website* [en línea]. (APG IV) Versión 14, University of Missouri and Missouri Botanical Garden. [citado febrero 3, 2018]. Disponible en Internet: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>

Arizaga, S. y E. Ezcurra (2002) "Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette" en *American Journal of Botany*. 89, pp. 632-641.

Arizaga, S. *et al.*, (2000) "Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert.I. Floral biology and pollination mechanisms" en *American Journal of Botany*. 87, pp. 1004-1010.

Arizmendi, M. C.; Domínguez, C. y R. Dirzo. (1996) "The avian nectar robber and of Hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species" en *Functional Ecology*. 10, pp. 119-127.

Avendano-Arrazate, CH. *et al.*, (2015) "Caracterización morfológica de *Agave cupreata*, especie endémica de México" en *Phyton*. 84, pp. 148-162.

Ayasse, M. y J. Arroyo (2011) "Pollination and plant reproductive biology" en *Plant Biology*. 13(1), pp 1-6.

Badano, E. y F. Pugnaire (2004) "Invasions of *Agave* species (Agavaceae) in south-east Spain: invader demographic parameters and impacts on native species" en *Diversity and Distributions*. 10, pp 493-500.

Barcia S. y C. Castillo (2015) *Atlas Climático de la Provincia Cienfuegos. Cienfuegos: Centro Meteorológico Provincial de Cienfuegos.*

Barrett, S. (2003) "Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond" en *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 358, pp 991-1004.

Barrett, S. y J.R. Kohn (1991) *Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation*. Falk, D.A. and Holsinger.

Begon, M.; Townsend, C. y J. L. Harper, (2006) *Ecology from Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, Victoria, Australia.

Bennett, A. y D. Saunders. (2010) "Habitat fragmentation and landscape change". Pp. 88-106 en Sodhi, N. y P. Ehrlich (eds.). *Conservation Biology for All*. Oxford University Press.

Bjerknes, A.; Totland, L. y S. Hegland, (2007) "Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species?" en *Biological Conservation*. 138, pp. 1-12.

- Beynon M. (2002) "DS/AHP method: A mathematical analysis, including an understanding of uncertainty" en *European Journal of Operational Research*.140, pp. 148-164.
- Borhidi, A. (1991) *Phytogeography and Vegetation Ecology of Cuba*. Budapest. Akadémiai Kiado. 923 pp.
- Borroto-Páez, R. (2009) "Invasive mammals in Cuba: an overview" en *Biological Invasions*. 11, pp 2279–2290.
- Brunet, J. y C. Eckert. (1998) "Effects of floral morphology and display on outcrossing in Blue Columbine, *Aquilegia caerulea* (Ranunculaceae)" en *Functional Ecology*. 12(4), pp 596-606.
- Capote, R. y R. Berazaín (1984) "Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba" en *Revista del Jardín Botánico Nacional de Cuba*. 5 (2), pp 27-75.
- Castell, M.; Figueredo, L. y A. Almarales (2013) "Objetos de conservación de la flora y la vegetación del Paisaje Natural Protegido Estrella-Aguadores, Santiago de Cuba, Cuba" en *Foresta Veracruzana*. 15 (2), pp 7-14.
- Cervantes-Mendívil, T.; Armenta-Calderón, A. y J. G. Sánchez-Arellano (2007) *El cultivo del maguey bacanora (Agave angustifolia Haw.) en la sierra de Sonora*. Publicación Técnica No. 1. Centro de Investigación Regional del Noroeste. Campo Experimental Costa de Hermosillo. INIFAP, Fundación Produce Sonora A.C. y Unisierra, Hermosillo, Sonora, México.
- Cervera J. C.; Navarro, J. y J. Leirana-Alcocer (2018) "Factores ambientales relacionados con la cobertura de *Agave angustifolia* (Asparagaceae) en el matorral costero de Yucatán, México" en *Acta Botánica Mexicana*. 124
- Craig, D. *et al.*, (1993) "Pollination ecology of *Yucca elata*" en *Oecología*. 93, pp 12–17.
- Cruden, R. W. (1977) "Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants" en *Evolution*. 31, pp 32-46.

Dafni, A. (1992) *Pollination biology: a practical approach*. Oxford University Press, Oxford, U.K. 250 pp.

Dahlgren, R. (1985) *The families of the Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy*. Springer – Verlag. Berlin Heidelberg. Germany.

Darwin, Ch. (1859) *El origen de las especies*. Editorial Porrúa 7ª edición, 2000. México, D.F. 759 pp.

Eguiarte L. y E. Burquez (1987) “Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, an iteroparous *Agavaceae*” en *The Southwestern Naturalist*. 32, pp 169–178.

Eguiarte, L. et al., (1999) “Biología evolutiva de la reproducción en plantas” en Núñez Farfán, J. y L. E. Eguiarte (eds.) *La Evolución Biológica*. México, D.F., UNAM, CONABIO. 151pp

Eguiarte, L.; Martínez del Río, C. y H. Arita (1984) “El néctar y el polen como recursos: El papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand” en *Biotropica* .19, pp. 74-82.

Eguiarte, L.; Souza, V. y A. Silva-Montellano (2000) “Evolución de la familia *Agavaceae*: Filogenia. Biología reproductiva y genética de poblaciones” en *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 166, pp. 131-150.

Elzinga, C.; Salzer, D. y J. W. Willoughby (2009) *Monitoring Plant and Animal Populations: A Handbook for Field Biologists*. John Wiley & Sons.

Esparza-Olguín, L.; Valverde, T. y M. C. Mandujano (2005) “Comparative demographic analysis of three (*Cactaceae*) with differing degree of rarity” en *Population Ecology*. 47, pp. 229-245.

Faegri, K. y L. Van der Pijl (1979) *The principles of pollination ecology*. Primera edición. Pergamon Press., Toronto.

Faegri, K. y L. Van der Pijl (2013) *The principles of pollination ecology*. Tercera Edición. New York, EE.UU.

Fenster, C. *et al.*, (2004) "Pollination Syndromes and Floral Specialization" en *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 35. pp. 375-403.

Fernández, P. (2003) *La recolección de néctar en la abeja Apis mellifera: Actividad recolectora y mecanismo de reclutamiento*. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad de Buenos Aires

Flores-Abreu. (2007) *Coevolución entre género Agave sensu lato y sus murciélagos polinizadores (Phyllostomidae)*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM, México.

Fragoso, T. (2011) *Factores bióticos y abióticos implicados en la distribución de poblaciones silvestres y contenido de azúcares de Agave angustifolia Haw.* Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación en alimentación y desarrollo Hermosillo, Sonora.

Franco, A. y P. Nobel (1988) "Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the Nurse Plant *Hilaria rigida*" en *Ecology*. 69(6), pp. 1731-1740.

Galen, C. (2005) "It never rains but then it pours: the diverse effects of water on flower integrity and function" en Reekie, E. y F. Bazzaz (eds.) en *Reproductive Allocation in Plants*. San Diego, US: Elsevier Academic Press.

García, J. *et al.*, (2006) "Aplicación del proceso de jerarquía analítica en la selección de tecnología agrícola" en *Agronomía Costarricense*. 30(1), pp. 107-114.

García-Franco, J. y V. Rico-Gray (1991) "Biología reproductiva de *Tillandsia depeana* Steudel (Bromeliaceae) en Veracruz, México" en *Brenesia* 35, pp.61-79

García-Mendoza, A. (2002) "*Distribution of Agave (Agavaceae) in Mexico*" en *Cactus and Succulent Journal*. 74(4), pp. 177-187

García-Mendoza, A. (2007). "*Los agaves de México*" en *Ciencia*. 87, pp. 14-23.

Gatsuk, L. *et al.*, (1980) "Age states of plants of various growth forms: A review" en *Journal of Ecology*. 68, pp. 675-696.

Gass, S. y T. Rapcsak (2004) "Singular value decomposition in AHP" en *European Journal of Operational Research*. 154, pp. 573-584.

Gentry, H. (1972) *The agave family in Sonora*. U.S. Department of Agriculture Handbook Number 399, Washington, D.C., USA.

Gentry, H. (1982) *Agaves of Continental North America*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.

Godínez-Álvarez, H. y A. Valiente-Banuet (2000) "Fruit-Feeding behavior of the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds" en *Biotropica*. 32(3), pp. 552-556.

Godley, E. (1989) "The flora of Antipodes Island. New Zeal" en *Journal Botany* 27(4), pp. 531-564.

Gómez, J. (2002) "Generalizations in the interactions between plants and pollinators" en *Revista Chilena de Historia Natural*. 75, pp. 105–116.

Gómez-Aíza, L. y I. Zuria (2010) "Aves visitantes a las flores del maguey (*Agave salmiana*) en una zona urbana del Centro de México" en *Ornitología Neotropical*. 21, pp. 17–30

González, A. (2004) *Biología Reproductiva y Genética de Poblaciones de Agave garciae-mendozae*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

González, P. et al., (2017) "Flora y vegetación de la Reserva Ecológica Caletones, Gibara, Holguín, Cuba" en *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 38, pp.15-40.

González-Oliva, L. et al. (eds.). (2015) "Categorización de taxones de la flora de Cuba" en *Bissea* 9 (Número especial 4), pp. 3-707.

González-Torres, L. R. et al., (eds.) (2016) "Lista roja de la Flora de Cuba" en *Bissea*: 10 (número especial) pp.1-337.

Götzenberger, L. (2008) *Comparative biology of the Pollen-Ovule ratio*. Tesis doctoral en Biociencias, Facultad de Ciencias Naturales y Biociencias de la Universidad Martin Luther Halle-Wittenberg, Alemania. 144pp.

Govaerts, R.(ed) (2018) *WCSP: World Checklist of Selected Plant Families* [en línea]. Royal Botanic Gardens, Kew. Versión Agosto 2017. [citado octubre 22, 2018]. Disponible en Internet: <http://apps.kew.org/wcsp/compilers>

Grant, K. (1968) *Hummingbirds and their flowers*. Columbia university press.

Greuter, W. y R. Rankin (2016) *Espermatófitos de Cuba Inventario preliminar. Parte II: Inventario*. Botanischer Garten & Botanisches Museum Berlin-Dahlem Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana pp 368

Harcombe, P. (1987) "Tree life tables" en *Bioscience*. 37(8) Septiembre 1987, pp. 557-568.

Herrera, C. (1993) "Selection on complexity of corolla outline in hawkmoth-pollinated violet" en *Evolutionary trends in plants*. 7, pp. 9-13.

Howe, H. y L. Westley (1988) *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York. 273pp.

Howell, D. y B. Roth (1981) "Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats, the cost of semelparous advertising" en *Ecology*. 62, pp. 1-7.

Hunt, T. (2007) "Rethinking Easter Island's ecological catastrophe" en *Journal Archaeology Science*. 34(3), pp. 485-502.

Infante, D. *et al.*, (2003) "Asexual genetic variability in *Agave fourcroydes*" en *Plant Science*. 164, pp. 223-230.

Inouye, D. (1983) "The ecology of nectar robbing" en Bentley B. y T. Elias (eds.) *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York. pp.153-174.

Inouye, D. *et al.*, (1994) "A model and lexicon for pollen fate" en *American Journal of Botany*. 81(12), pp.1517-1530.

Irwin, R. y A Brody (1999). "Nectar-robbing bumble bees reduce the fitness of *Ipomisis aggregate* (Polemoniaceae)" en *Ecology* 80 (5) pp. 1703-1712.

Jean-Yves, M. y B. Jean-Francois (2009) "The impacts of rats on the endangered native flora of French Polynesia (Pacific Islands): drivers of plant extinction or coup de grace species?" en *Biological Invasions*. 11, pp. 1569-1585.

Jiménez-Sierra, C. (2007) *Estudios sobre la Biología y demografía de Echinocactus platyacanthus Link et Otto, en Zapotitlán Salinas, Puebla*. Tesis de Doctorado en Ciencias. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México

Johnsgard, P. (1983) *The hummingbirds of North America*. Washington, USA: Smithsonian Institution.

Johnson, S. y S. Nicolson (2008) "Evolutionary associations between nectar properties and specificity in bird pollination systems" en *Biology Letters* 4, pp. 49-52.

Jhonson, S. y K. Steiner. (2000) "Generalization versus specialization in plant pollinization systems" en *Tree* 15(4), pp.140-143.

Jordan, P. y P. Nobel (1979) "Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the northwestern Sonoran Desert" en *American Journal of Botany*. 66(9), pp. 1079-1084.

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.

Juárez, L. (2013) *Demografía y genética de poblaciones de la orquidea terrestre Cyclopogon luteo-albus (A. Rich y Galeotti) Schltr. en fragmento de bosque de niebla del centro de Veracruz*. Tesis de doctorado en Ecología y Manejo de recursos naturales. Instituto de Ecología (INECOL).

Kearns, C.; Inouye, D. y N. Waser (1998) "Endangered mutualisms: The conservation of Plant-pollinator interactions" en *Annual Review of Ecology and Systematics*. 29, pp. 83-112.

Kirkconnell, et al., (1992) "Los grupos tróficos en la avifauna cubana" en *Poeyana*. 415, 21 pp.

Kolehmainen, J. y P. Mutikainen (2007) "Population stage structure, survival and recruitment in the endangered East African forest herb *Saintpaulia*" en *Plant Ecology*. 192, pp. 85-95

Krebs, C. (2009) *Ecology, the experimental analysis of distribution and abundance*. Pearson. New York, USA. 655 pp.

León (1946) *Flora de Cuba. Gimnospermas-Monocotiledóneas*. Cultura S. A. La Habana.

Lloyd, D. y C. 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.

Lobo, J.; Quesada. M. y K. Stoner (2005) "Effects of pollination by bats on the mating system of *Ceiba petandra* (Bombacaceae) populations in two tropical life zones in Costa Rica" en *American Journal of Botany*. 92 (2), pp. 370-376.

Loera, H. *et al.*, (2012) "Factores ecológicos de una comunidad de *Agave duranguensis* en la sierra de Registrillo Durango, México" en *Recursos forestales-Agrofaz*. 12(1), pp. 81-88.

López, A. (2005) "Nueva perspectiva para la regionalización fitogeográfica de Cuba: Definición de los sectores" en Llorente, J. y J. Morrone (eds.). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED)*. Ed. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México. pp. 417-428.

Lumer, C. y R. Schoer (1986) "Pollination of *Blakea austin-smithii* and *B. penduliflora* (Melastomataceae) by small rodents in Costa Rica" en *Biotropica* 18, pp.363-364.

Maloof, J. y D. Inouye (2000) "The nectar robbers cheaters or mutualists?" en *Ecology*. 81 (10).

Mancina, C. (2012) "Mamíferos" en González et al., (eds.) *Libro Rojo de los Vertebrados de Cuba*. Editorial Academia, La Habana. pp. 269-291

Mancina, C. *et al.*, (2015) "Preferencias de azúcar en un nectarívoro generalista, *Cyanerpes cyaneus* (Aves: Thraupidae): evaluación del efecto de la concentración del néctar" en *Revista Cubana de Ciencias Biológicas*. 4 (2), pp. 101-106.

Mancina, C. *et al.*, (2007) "Endemics under threat: An assessment of the conservation status of Cuban bats" en *Hystrix Italian Journal of Mammology*. 18, pp. 3-15.

Martínez del Río, C. y L. Eguiarte, (1987) "Bird Visitation to *Agave Salmiana*: Comparisons among hummingbirds and perching birds" en *The Condor*. 89, pp. 357-363

Martínez-Harms, J. *et al.*, (2010) "Can red flowers be conspicuous to bees? *Bombus dahlbomii* and South American temperate forest flowers as a case in point" en *The Journal of Experimental Biology*. 213, pp. 564-571.

Medel, R.; Aizen, M. y R. Zamora (eds.) (2009) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Santiago de Chile: Editorial Universitaria.

Menges, E. y P. Quintana-Ascencio (2004) "Population viability with fire in *Eryngium cuneifolium*: Deciphering a decade of demographic data" en *Ecological Monographs*. 74, pp. 79-99.

Molina-Freaner, F. y L. Eguiarte (2003) "The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from northwestern Mexico: contrasting roles of bats as pollinators" en *American Journal of Botany*. 90, pp. 1016-1024.

Monge, P.; Heiss, B. y D. Margolin (2008) "Communication network evolution in organizational communities" en *Communication Theory*. 18(4), Noviembre 2008, pp. 449-477.

Moreno, J. (1993) "Physiological mechanisms underlying reproductive trade-offs" en *Etología* 3: 41-56.

Morlans, M. (2004) *Introducción a la Ecología de las poblaciones*. Editorial Científica Universitaria. Universidad Nacional de Catamarca.

Morran, L.; Parmenter, M. y P. Phillips (2009) "Mutation load y rapid adaptation favor outcrossing over self-fertilization" en *Nature*. 462(7271), Noviembre 2009, pp. 350-352

- Morris, W. y D. Doak (2002) *Quantitative Conservation Biology: Theory and practice for population viability analysis*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Nassar, J. y N. Ramírez (2004) "Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae)" en *Plant Systematics and Evolution*. 248, pp.31–44.
- Nassar, J. *et al.*, (2007) "Reproductive Biology and Mating System Estimates of Two Andean Melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (Cactaceae)" en *Annals of Botany* 99, pp. 29-38.
- Navarro, L. (2000) "Pollination ecology of *Anthyllis vulneraria* subsp. *Vulgaris* (Fabaceae): nectar robbers as pollinators" en *American Journal of Botany*. 87 (7), pp. 980-985.
- Navarro, L., Guitián, J. y P. Guitián (1993) "Reproductive biology of *Petrocoptis grandiflora* Rothm. (Caryophyllaceae), a species endemic to Northwest Iberian Peninsula" en *Flora*. 188, pp. 253-261.
- Navarro, N. y J. Guitián (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.
- Nicholson, S. *et al.*, (2013) *Honeybees prefer warmer nectar and less viscous nectar, regardless of sugar concentration*. Proceedings of The Royal Society.
- Nobel, P. S. (1988) *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 284 pp
- Nobel, P. *et al.*, (1998) "Temperatures influences on leaf CO<sub>2</sub> exchanges, cell viability and cultivation range for *Agave tequilana*" en *Journal Arid Environment*. 39, pp.1-19.
- Oostermeijer, J.; Luijten, S. y J. Nijs, (2003) "Integrating demographic and genetic approaches in plant conservation" en *Biological Conservation*. 113, pp. 389-398.

Ornelas, J. *et al.*, (2002) "Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roetzl. (Agavaceae) lead to spatial and temporal segregation among nectarivores in the Tehuacan Valley, Mexico" en *Journal Arid Environment*. 52, pp. 37–51.

Otero, R. (2005) *El cultivo del henequén (Agave fourcroydes, Lem) como planta textil y su aprovechamiento integral* [en línea]. [citado mayo 30, 2018]. Disponible en Internet: <http://www.mixteca.utm.mx/temas-docs/e0923.pdf>.

Oviedo, R. *et al.*, (2012) "Lista nacional de especies de plantas invasoras y potencialmente invasoras en la República de Cuba" en L. González-Torres, R. Rankin y A. Palmarola (eds.). *Plantas invasoras en Cuba. Bissea* 6 (1), pp. 22-96.

Padilla-Ruiz, F. (2008) "Factores limitantes y estrategias de establecimiento de plantas leñosas en ambientes semiáridos. Implicaciones para la restauración" en *Ecosistemas*. 17, pp. 155-159.

Padilla-Ruiz, F. y F. Pugnaire (2006) "The role of nurse plants in the restoration of degraded environments Frontiers" en *Ecology and the Environment*. 4, pp.196-202.

Pandey, A.; Dwivedi, M. y A. Gholami (2016) "Reproductive biology data in plant systematics-An overview" en *The International Journal of Plant Reproductive Biology*. 8, pp. 65-74.

Park, S. (1998) *Los incomparables agaves y cactus*. Edición Trillas México, pp. 4-17.

Pedigo, L. y M. 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.

Pianka, E. (1970). "On *r*- and *K*-selection" en *The American Naturalist*. 104, pp. 592-597.

Primack, R. *et al.*, (2001) *Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas*, Fondo de Cultura Económica, México, DF

Proctor, M.; Yeo, P. y A. Lack (1996) *The Natural History of Pollination*, Timber Press, Portland USA.

Ramírez-Tobías, H.; Peña-Valdivia, C. y R. Aguirre (2014) “Respuestas bioquímico-fisiológicas de especies de Agave a la restricción de humedad” en *Botanical Sciences*. 92(1), pp. 131-139.

Restrepo-Chica, M. y M. Bonilla-Gómez (2017) “Dinámica de la fenología y los visitantes florales de dos bromelias terrestres de un páramo de Colombia” en *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 88, pp. 636–645.

Rocha, M.; Valera, A. y L. Eguiarte (2005) “Reproductive ecology of five sympatric Agave Littea (Agavaceae) species in central Mexico” en *American Journal of Botany*. 92, pp. 1330-1341.

Rocha, M. *et al.*, (2006) “Pollination biology and adaptative radiaton of Agavaceae, with special emphasis on the genus Agave” en *Aliso*. 22, pp. 329–344.

Rodríguez-Riaño, T.; Ortega-Olivencia, A. y J. Devesa (2004) “Reproductive biology in Cytisus multiflorus (Fabaceae)” en *Annals Botanici Fennici*. 41, pp. 179-188.

Rojas-Martínez, A. *et al.*, (1999) “Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: Does a generalized migration pattern really exist?” en *Journal of Biogeography*. 26 (5), pp. 1065-1077.

Saaty, T. (1980) *The Analytical Hierchy Process*. USA, Mc Graw Hill.

Salafsky, N. *et al.*, (2008) “A Satandard lexicon for Biodiversity Conservation: Unified classifications of threats and actions” en *Conservation Biology*. 2(1), pp. 1-15.

Sampson, B.; Danka, G. y S. Stringer (2004) “Nectar Robbery by bees *Xylocopa virginica* and *Apis mellifera* Contributes to the pollination of Rabbiteye Blueberry” en *Journal of Economyc Entomological*. 97 (3), pp. 735-740.

Sánchez-Lozada, M. *et al.*, (2018) “Datos de distribución de murciélagos de Cuba, un acercamiento a través de inventarios biológicos rápidos” en *Poeyana* 507, pp. 76-81

Sánchez-Teyer, L. *et al.*, (2009) "Genetic variability of wild *Agave angustifolia* populations based on AFLP: A basic study for conservation" en *Journal of Arid Environments*. 73, pp. 611-616.

Schaffer, W. y V. Schaffer (1977) "The reproductive biology of Agavaceae: I. Pollen and Nectar production in four Arizona agaves" en *The Southwestern Naturalist*. 22(2), pp. 157-168.

Scheinvar, G. (2008) *Genética de poblaciones silvestres y cultivadas de dos especies mezcaleras: Agave cupreata y Agave potatorum*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, UNAM. 109 pp.

Schooley, J. (1997) *Introduction to Botany*, Delmar Publishers. 406 pp.

Shi, H., *et al.*, (2005) "Integrating habitat status, human population pressure, and protection status into biodiversity conservation priority setting" en *Conservation Biology* 19, pp. 1273-1285.

Silva Taboada, G. (1979) *Murciélagos de Cuba*. Editorial Academia, La Habana, 423 pp.

Silva-Montellano, A. y L. Eguiarte, (2003) "Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitors, and fecundity" en *American Journal of Botany*. 90, pp. 377-387.

Slauson, L. A. (2000) "Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona" en *American Journal of Botany*. 87, pp. 825-836.

Smith, T. y R. Smith (2012) *Elements of Ecology*, Pearson, EE.UU., 612 pp

Snow, B. y D. Snow (1971) "The feeding ecology of Tanagers and Honeycreepers in Trinidad" en *The Auk* 88, pp. 291-322.

Tomlinson P. y M. Zimmerman (1969) "Vascular Anatomy of Monocotyledons with Secondary Growth, an Introduction". en *Journal Ann. Arbor*. 50 (2), pp. 160-179.

Torres, M. T. (2013) *Análisis de los patrones de distribución espacial de las poblaciones de agaves invasoras en la llanura costera eólica del Parque Natural*

de Cabo de Gata-Níjar. Tesis de grado en Ciencias Ambientales. Universidad de Almería, Escuela Politécnica Superior y Facultad de Ciencias Ambientales, España.

Torres, I. *et al.*, (2013) “Aprovechamiento, demografía y establecimiento de *Agave potatorum* en el Valle de Tehuacán, México: Aportes ecológicos y etnobiológicos para su manejo sustentable” en *Zonas Áridas*. (15)1, pp. 92-109.

Traveset, A. (2000) “*Ecología reproductiva de plantas en condiciones de insularidad: Consecuencias ecológicas y evolutivas del aislamiento geográfico*” en Zamora, R. y Pugnaire, F. (eds.) *Ecosistemas Mediterráneos*. España: CSICAEET.

Traveset, A. y D. Richardson. (2006) “Biological invasion as disruptors of plant reproductive mutualism” en *Trends in Ecology and Evolution*. 21(4), pp. 208-216.

Trelease, W. (1913) *Agave in the West Indies*. In Mem. Natl. Acad. Sc, 298 pp.

Trejo, R. E. (2007) *Dinámica de la polinización de Agave difformis, A.garcia-mendozae y A. striata (Agavaceae) en la Barranca de Metztlán, Hidalgo*. Tesis de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.

Trejo-Salazar, R.; Scheinvar, E y L. Eguiarte (2015) ¿Quién poliniza realmente los agaves? Diversidad de visitantes florales en 3 especies de *Agave* (Agavoideae: Asparagaceae) en *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 86, pp. 358–369.

Tschapka, M. y S. Dressler (2002) “Chiropterophily: On bat-flowers and flower bats” en *Curtis's Botanical Magazine*, Kew. 19, pp. 114- 125.

Tschapka, M.; Gonzalez-Terrazas T. y M. Knörnschild (2015) "Nectar uptake in bats using a pumping-tongue mechanism" en *Science Advances*. 1, pp. 1-5.

UICN (2012) *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN*. Versión 3.1 Segunda edición. Gland. Suiza y Cambridge. Reino Unido: 34 pp.

Varela, C. (2009) “Effect of nectar guides on pollination efficiency in *Alstroemeria aurea* (Alstroemeriaceae)” en *Darwiniana* 47(2), pp. 271-277.

Waser, N. *et al.*, (1996.) “Generalization in pollination systems, and why it matters” en *Ecology*. 77, pp. 1043–1060.

Xiao, X. *et al.*, (2012) "Predicted Disappearance of *Cephalantheropsis obcordata* in Luofu Mountain Due to Changes in Rainfall Patterns" en *PLOS ONE*. [en línea] 7 (1), pp. 1-9. [citado noviembre 15, 2019]. Disponible en Internet: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal>.

Zapata, T. y M. Arroyo (1978) "Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela" en *Biotropica*. 10, pp. 221-230.

Anexo 1

Inventario florístico del Caletón de Don Bruno, Cienfuegos (**Legenda:** End=Endémica, Aut=Autóctona, Exót=Exótica, CR=En Peligro Crítico, EN: En Peligro, A= Amenazada, NT= Casi amenazado, LC= con preocupación Menor, NE= No Evaluadas, DD=Datos Insuficientes)

Familia	Nombre Científico	End	Aut	Exot	Cat. Amenaza
Avicennaceae	<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.		X		LC
Acanthaceae	<i>Barleriola saturejoides</i> (Griseb.) M. Gómez	X			NE
Amaranthaceae	<i>Alternanthera sessilis</i> (L.) R. Br. ex DC.		X		NE
	<i>Salicornia bigelovii</i> Torr.		X		NE
Amaryllidaceae	<i>Crinum erubescens</i> Kunth		X		
Anacardiaceae	<i>Comocladia dentata</i> Jacq.		X		LC
	<i>Metopium toxiferum</i> (L.) Krug & Urb.		X		LC
	<i>Spondias purpurea</i> L.			X	
Apocynaceae	<i>Anechites nerium</i> (Aubl.) Urb.		X		NE
	<i>Cameraria retusa</i> Griseb.	X			NE
	<i>Cryptostegia grandiflora</i> R. Br.		X		
	<i>Echites umbellatus</i> Jacq. subsp. <i>crassipes</i> (A. Rich.) Borhidi & O. Muñiz		X		NE
	<i>Plumeria obtusa</i> L.		X		NE
Aquifoliaceae	<i>Ilex cassine</i> L.		X		
Arecaceae	<i>Coccothrinax cupularis</i> (León) O. Muñiz & Borhidi	X			CR
	<i>Copernicia curtissii</i> Becc.	X			LC
Asparagaceae	<i>Agave offoyana</i> Jacobi	X			LC
	<i>Agave grisea</i> Trel.	X			CR
Asteraceae	<i>Borrchia arborescens</i> (L.) DC.		X		LC
	<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M. King & H.Rob.		X		
	<i>Mikania cordifolia</i> (L. f.) Willd.		X		LC
	<i>Pectis ritlandii</i> R.A. Howard & W.R. Briggs	X			DD
Bignoniaceae	<i>Amphilophium lactiflorum</i> (Vahl) L.G. Lohman		X		A
	<i>Crescentia cujete</i> L.		X		
Boraginaceae	<i>Bouyeria divaricata</i> (DC.) G. Don		X		LC
	<i>Bouyeria radula</i> (Poir.) G. Don		X		LC
	<i>Cordia sebestena</i> L.		X		LC
	<i>Cordia sulcata</i> DC.	X			NT
	<i>Tournefortia gnaphalodes</i> (L.) R. Br. ex Roem. & Schult.		X		LC
Bromeliaceae	<i>Tillandsia balbisiana</i> J.A. & J.H. Schult.		X		LC
	<i>Tillandsia fasciculata</i> Sw. var. <i>fasciculata</i>		X		NE
	<i>Tillandsia flexuosa</i> Sw.		X		LC
	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.		X		LC
	<i>Tillandsia variabilis</i> Schltld.		X		LC
Burseraceae	<i>Bursera angustata</i> C. Wright ex Griseb.	X			NE
	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.		X		NE

Buxaceae	<i>Buxus glomerata</i> (Griseb.) Müll. Arg.		X		NT
Cactaceae	<i>Harrisia cubensis</i> (Seitz) Greuter & R. Rankin	X			EN
Capparaceae	<i>Capparis frondosa</i> Jacq.		X		LC
	<i>Capparis flexuosa</i> (L.) L.		X		LC
Cleomaceae	<i>Cleome viscosa</i> L.			X	
Combretaceae	<i>Bucida buceras</i> L.		X		NE
	<i>Bucida palustris</i> Borhidi & O. Muñiz	X			NE
	<i>Conocarpus erectus</i> L. var. <i>erectus</i>		X		NE
	<i>Laguncularia racemosa</i> (L.) Gaertn. f.		X		NE
	<i>Terminalia chicharronia</i> Wright		X		NE
Convolvulaceae	<i>Ipomoea alba</i> L.		X		
	<i>Ipomoea tiliacea</i> (Willd.) Choisy in A.L.P.P. de Candolle		X		NE
	<i>Jacquemontia havanensis</i> (Jacq.) Urb.		X		NE
	<i>Merremia aegyptia</i> (L.) Urb.		X		
Cyperaceae	<i>Cladium jamaicense</i> Crantz		X		LC
	<i>Rhynchospora colorata</i> (L.) H. Pfeiff.		X		LC
Ebenaceae	<i>Diospyros crassinervis</i> (Krug & Urb.) Standl. subsp. <i>crassinervis</i>		X		LC
	<i>Diospyros grisebachii</i> (Hiern) Standl.	X			A
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum areolatum</i> L.		X		LC
	<i>Erythroxylum confusum</i> Britton		X		LC
	<i>Erythroxylum havanense</i> Jacq.		X		NE
	<i>Erythroxylum minutifolium</i> Griseb. var. <i>cubense</i> O.E. Schulz	X			NE
	<i>Erythroxylum rotundifolium</i> Lunan		X		NE
Euphorbiaceae	<i>Adelia ricinella</i> L.		X		LC
	<i>Bonania cubana</i> A. Rich. subsp. <i>cubana</i>	X			DD
	<i>Croton corylifolius</i> Lam.		X		LC
	<i>Croton glabellus</i> L. subsp. <i>glabellus</i>		X		LC
	<i>Euphorbia lactea</i> Haw.			X	
	<i>Euphorbia tirucalli</i> L.			X	
	<i>Euphorbia tithymaloides</i> L. subsp. <i>tithymaloides</i>		X		
	<i>Grimmeodendron eglandulosum</i> (A. Rich)Urb.		X		DD
	<i>Gymnanthes lucida</i> Sw.		X		LC
Phyllantaceae	<i>Heterosavia bahamensis</i> (Britton) Petra Hoffm.		X		LC
	<i>Hippomane mancinella</i> L.		X		LC
	<i>Jatropha gossypifolia</i> L.				LC
Fabaceae	<i>Abrus precatorius</i> L.			X	
	<i>Brya ebenus</i> (L.) DC.	X			NE
	<i>Caesalpinia bahamensis</i> Lam. subsp. <i>bahamensis</i>		X		LC
	<i>Caesalpinia vesicaria</i> L.		X		LC
	<i>Chamaecrista lineata</i> (Sw.) Greene		X		LC
	<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & Rose var. <i>lentiscifolium</i> (A. Rich.) Barneby & J.W. Grimes		X		LC
	<i>Clitoria ternatea</i> L.			X	

	<i>Dichrostachys cinerea</i> (L.) Wight & Arn.			X	
	<i>Caesalpinia glaucophylla</i> (Urb.) Britton & Rose	X			
	<i>Haematoxylum campechianum</i> L.		X		
	<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit			X	
	<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth.		X		LC
	<i>Pictetia spinosa</i> (A. Rich.) Beyra & Lavin	X			A
	<i>Pithecellobium keyense</i> Britton		X		LC
Hypericaceae	<i>Hypericum nitidum</i> subsp. <i>cubense</i> (Turcz.) N. Robson		X		LC
Lamiaceae	<i>Petitia domingensis</i> Jacq.		X		NE
Malpighiaceae	<i>Malpighia jaguensis</i> F.K. Mey.	X			A
	<i>Stigmaphyllon sagraum</i> A. Juss.		X		LC
Malvaceae	<i>Corchorus hirtus</i> L.		X		
	<i>Helicteres semitriloba</i> Bertero ex DC.		X		LC
	<i>Melochia nodiflora</i> Sw.		X		LC
	<i>Pavonia spinifex</i> (L.) Cav.		X		LC
	<i>Sida ulmifolia</i> Mill. .		X		
	<i>Sida rhombifolia</i> L.		X		LC
	<i>Thespesia populnea</i> (L.) Sol. ex Corrêa		X		
	<i>Urena lobata</i> L.		X		
	<i>Waltheria indica</i> L.		X		LC
Meliaceae	<i>Trichilia hirta</i> L.		X		LC
Myrsinaceae	<i>Wallenia laurifolia</i> (Jacq.) Sw.		X		LC
Myrtaceae	<i>Calyptanthus decandra</i> Griseb.	X			NE
	<i>Eugenia axillaris</i> (Sw.) Willd.		X		LC
	<i>Eugenia farameoides</i> A. Rich.		X		LC
	<i>Eugenia monticola</i> (Sw.) DC.		X		
	<i>Eugenia rhombea</i> (O. Berg) Krug & Urb.		X		NE
Nyctaginaceae	<i>Pisonia aculeata</i> L.		X		NE
Ochnaceae	<i>Ouratea elliptica</i> (A. Rich.) M. Gómez	X			NE
Orchidaceae	<i>Broughtonia lindenbergii</i> (Lindl.) Dressler		X		NE
	<i>Encyclia phoenicea</i> (Lindl.) Newmann		X		
	<i>Encyclia plicata</i> (Lindl.) Schltr.		X		LC
	<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl.			X	
	<i>Vanilla phaeantha</i> Rchb. f.		X		DD
	<i>Vanilla poitaei</i> Rchb. f.		X		NE
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus angustifolius</i> (Sw.) Sw.		X		
	<i>Phyllanthus epiphyllanthus</i> L. subsp. <i>epiphyllanthus</i>		X		LC
Picrodendraceae	<i>Picrodendron baccatum</i> (L.) Krug & Urb.		X		NE
Poaceae	<i>Andropogon bicornis</i> L.		X		NE
	<i>Chloris ciliata</i> Sw.		X		
	<i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene		X		NE
	<i>Lasiacis divaricata</i> (L.) Hitchc.		X		NE
	<i>Panicum maximum</i> Jacq.			X	
	<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.		X		NE
	<i>Tragus berteronianus</i> Schult.			X	
Polygonaceae	<i>Coccoloba uvifera</i> (L.) L.		X		LC
Primulaceae	<i>Bonellia stenophylla</i> (Urb.) B. Ståhl & Källersjö subsp. <i>stenophylla</i>		X		
	<i>Jacquinia aculeata</i> (L.) Mez		X		NE
Rhamnaceae	<i>Colubrina elliptica</i> (Sw.) Brizicky		X		NE

	<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urb.		X		NE
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora mangle</i> L.		X		NE
Rubiaceae	<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.		X		LC
	<i>Exostema caribaeum</i> (Jacq.) Roem. & Schult.		X		LC
	<i>Guettarda calyptrata</i> A. Rich.	X			LC
	<i>Guettarda scabra</i> (L.) Lam.		X		LC
	<i>Machaonia havanensis</i> (Jacq. ex J.F. Gmel.) Alain subsp. <i>havanensis</i>	X			DD
	<i>Morinda ferruginea</i> A. Rich.		X		LC
	<i>Psychotria nervosa</i> Sw.				LC
	<i>Psychotria revoluta</i> DC.		X		LC
	<i>Rondeletia combsii</i> Greenm.	X			LC
	Salicaceae	<i>Casearia spinescens</i> (Sw.) Griseb.		X	
<i>Casearia sylvestris</i> Sw. subsp. <i>sylvestris</i>			X		LC
Sapindaceae	<i>Cupania glabra</i> Sw.		X		NE
	<i>Hypelate trifoliata</i> Sw.		X		NE
	<i>Matayba domingensis</i> (DC.) Radlk.		X		NE
	<i>Serjania diversifolia</i> (Jacq.) Radlk.			X	
	<i>Serjania subdentata</i> Juss. ex Radlk.		X		DD
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum oliviforme</i> L. subsp. <i>oliviforme</i>		X		LC
	<i>Manilkara jaimiqui</i> subsp. <i>wrightiana</i> (Pierre). Cronquist	X			EN
	<i>Manilkara jaimiqui</i> (Griseb.) Dubard subsp. <i>jaimiqui</i>		X		
	<i>Pouteria dominigensis</i> (C.F. Gaertn.) Baehni subsp. <i>dominigensis</i>		X		LC
	<i>Sideroxylon foetidissimum</i> Jacq. subsp. <i>foetidissimum</i>		X		LC
	<i>Sideroxylon salicifolium</i> (L.) Lam.		X		LC
Scrophulariaceae	<i>Capraria biflora</i> L.		X		NE
Simaroubaceae	<i>Simarouba glauca</i> DC.		X		NE
Smilacaceae	<i>Smilax cuprea</i> Ferrufino & Greuter		X		LC
Solanaceae	<i>Espadaea amoena</i> A. Rich.		X		LC
	<i>Solanum erianthum</i> D. Don		X		
Turneraceae	<i>Turnera ulmifolia</i> L.		X		NE
Urticaceae	<i>Laportea cuneata</i> (A. Rich.) Chew		X		LC
Verbenaceae	<i>Stachytarpheta jamaicensis</i> (L.) Vahl		X		NE
	<i>Lantana involucrata</i> L.		X		NE
	<i>Lantana camara</i> L.		X		NE
Zygophyllaceae	<i>Kallstroemia maxima</i> (L.) Hook. & Arn.		X		LC

## Anexo 2

Niveles de jerarquía establecida a partir de AHP, con el objetivo de determinar nivel de importancia de los diferentes visitantes florales a *Agave grisea*.

