



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

BIOLOGIA DE LA POLINIZACION DE *Ceiba  
parvifolia* ROSE. (BOMBACACEAE) EN EL  
VALLE DE TEHUACAN, PUEBLA.

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
**B I O L O G O**  
P R E S E N T A  
TAMARA GUADALUPE OSORNO SANCHEZ



DIRECTOR DE TESIS: ALFONSO VALIENTE BANUET



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA**  
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Biología de la polinización de Ceiba parvifolia Rose (Bombacaceae) en el Valle de Tehuacán, Puebla.

realizado por Tamara Guadalupe Osorno Sánchez

con número de cuenta 8923007-5 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario Dr. Alfonso Valiente Banuet

*Alfonso Valiente Banuet*

Propietario Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga

*María del Coro Arizmendi*

Propietario Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo

*Luis Gerardo Herrera Montalvo*

Suplente M. en C. Livia Socorro León Paniagua

*Livia Socorro León Paniagua*

Suplente M. en C. Alberto Enrique Rojas Martínez

*Alberto Enrique Rojas Martínez*

FACULTAD DE CIENCIAS  
U N A M.

Consejo Departamental de Biología

*Patricia Ramos Morales*



Dra. Patricia Ramos Morales

DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGÍA

## AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento a mi director de tesis. Dr. Alfonso Valiente Banuet quien me apoyo para concluir este trabajo y a quien considero una persona muy importante en mi formación como profesional.

A mis sinodales: Dr. Dr. Alfonso Valiente Banuet, Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo, M. en C. Livia Socorro León Paniagua y M. en C. Alberto Enrique Rojas Martínez por sus comentario que me permitieron mejorar este trabajo.

A mis compañeros de laboratorio de Ecología de Comunidades y personas que me ayudaron en el trabajo de campo y en el laboratorio: Alberto, Adolfo, Ariel, Amelia, Alfonso, Hector, Javier, Juan Pablo, Leticia, Lugui, Mónica, Miguel, Noé, Olga, Pablo, Rocío, Soriano, Miguel Amín, Alejandro Chélen, Cesar Flores y Enrique.

A mamá Micaela, a mi mamá Sandra del Carmen y mi Papá Marco Antonio por todo su amor y cuidados. A mis hermanas María de la Concepción, Anaveli y Belén, a mis tías: Sara, Silvia, Sonia y mi tío Dante Carlos, a Miguel Angel y en general a toda mi familia por confiar en mi.

A mis amigas y amigos, por todo su cariño: Rosalba, Dania, Patricia, Gigi, Chepina, Guadalupe, Alejandra. Saúl Segura, Miguel Amín y Enrique Alzúa, Guillermo Gandara, Gerardo Gúzman y todos mis amigos de montañismo.

A Alejandro Ríos Chélen por su compañía y apoyo.

Finalmente quiero agradecer el apoyo económico recibido de PAPIIT (DGAPA) Proyecto IN-207798 para realizar el trabajo de campo. La beca que me otorgó por 6 meses la Coordinación de Programas Académicos UNAM, a través de PROBETEL y la beca que me otorgó durante 1 año la Fundación Lorena Alejandra Gallardo (FLAG) Además de el valioso apoyo moral de Julie Gallardo, Mónica Borquez y todos mis compañeros de la Fundación (FLAG).

## ÍNDICE

I.- Resumen	1
II.- Introducción	2
III.- Objetivos	5
IV.- Material y Método	6
1.- Zona de estudio	6
2.- Especie estudiada	8
3.- Abundancia e intensidad de la floración	8
4.- Biología floral	9
5.- Análisis químico y energético del néctar	9
6.- Sistema de polinización	10
7.- Visitantes	11
V.- Resultados	12
1.- Abundancia e intensidad de la floración	12
2.- Biología floral	13
3.- Sistema de polinización	17
4.- Visitantes	17
VI.- Discusión	19
VII.- Literatura	22
VIII. Fotografía de <i>Ceiba parvifolia</i>	26

## RESUMEN

Se estudió la biología de la polinización y se determinó la energía que proporciona el néctar de las flores del árbol *Ceiba parvifolia*, especie de gran importancia estructural en las Selvas Bajas Caducifolias del sur del Valle de Tehuacán y que presenta floración de invierno. Se realizaron experimentos de exclusión para evaluar el papel de los polinizadores diurnos y nocturnos así como también experimentos de polinización cruzada, autofecundación manual, autofecundación no manipulada y control. Estos indicaron que *C. parvifolia* es autoincompatible y que presenta un patrón generalista de polinización. Los murciélagos (*Leptonycteris curasoae*) y colibríes actúan como polinizadores de esta especie. En los dos años de estudio, hubo baja formación de frutos (fruto/flor) con alrededor de 0.02. La producción de néctar por noche/ha fue de 108.16 ml y cada una de sus flores produjo 2.86 kJ de energía.

*C. parvifolia* juega un papel importante en el mantenimiento de especies residentes como *Leptonycteris curasoae* ya que, su fenología floral de invierno ofrece una capacidad de carga de hasta 7 murciélagos no reproductivos por noche/ha (con un requerimiento energético de 40.9 kJ por murciélago diariamente) ó 3 murciélagos preñados, lactando o con un requerimiento energético mayor al basal (109 kJ) por noche/ ha.

## INTRODUCCIÓN

El mutualismo es una interacción que ocurre entre dos especies y que deriva en beneficios para ambas como nutrición, protección contra variaciones ambientales o depredadores; eliminación de parásitos y el transporte hacia ambientes apropiados de los gametos o propágulos (Boucher *et al.*, 1982; Diamond y Case, 1986; Begon *et al.*, 1998).

La relación planta-polinizador es considerada mutualista porque los animales usan los recursos proporcionados por las plantas (partes florales, fragancias, aceites, energía y aminoácidos del néctar y el polen, etc.) para su nutrición, crecimiento y reproducción y a su vez son ellos los principales agentes de transporte de los gametos masculinos durante la polinización de la flor (Heinrich, 1981; Jordano, 1987; Maloof e Inouye, 2000). Como resultado de esta interacción existe un conflicto de intereses, en el que los polinizadores tratan de obtener la mayor cantidad de alimento posible, mientras que las plantas proveen el mínimo necesario de recompensa para promover la movilización de sus polinizadores de una planta a otra fomentando la polinización cruzada (Heinrich, 1981).

Tradicionalmente la biología de la polinización ha estado influida fuertemente bajo la hipótesis del polinizador más eficiente y la especialización, idea que proviene de los trabajos pioneros de Darwin en 1862, quien señaló que las especies podrían desarrollar por selección natural, interacciones especializadas cuyas últimas consecuencias podrían derivar en procesos de evolución recíproca (Stebbins, 1970). De hecho, la especialización está implícita en el concepto de “síndromes de polinización”, que tradicionalmente ha sido considerado como un conjunto de verdaderas adaptaciones de las plantas hacia algún tipo de polinizador (Stebbins, 1970). Sin embargo, trabajos recientes han evidenciado que los sistemas generalizados son tan comunes como los especializados (Herrera, 1996; Gómez y Zamora, 1999), por lo que se ha sugerido que el síndrome de polinización no necesariamente refleja una adaptación (Gómez y Zamora, 1999).

Se ha propuesto que las plantas que presentan un síndrome quiropterófilo, caracterizado por la presencia de flores en forma de taza o campana ó con pétalos fuertes, en algunos casos con las anteras y el pistilo completamente expuestos y de antésis nocturna que producen grandes cantidades de néctar y polen (Faegri y Pijl, 1971; Kunz, 1982), son fecundadas estrictamente por murciélagos. Este modo de polinización se ha considerado reciente en la evolución y restringido a los trópicos (Stebbins, 1970). En ambientes cálido húmedos las plantas polinizadas por

murciélagos son en su mayoría árboles o enredaderas que producen flores fuera del follaje, mientras que en las zonas áridas son las cactáceas columnares y los agaves que producen flores en la punta de sus ramas (Faegri y Pijl, 1971; Heithaus, 1974; Kunz, 1982).

En el trópico, por lo menos 500 especies dependen total o parcialmente de los murciélagos nectarívoros para su polinización (Heithaus, 1974), destacando entre otras especies, las de la familia Bombacaceae (Heithaus, 1975) tales como *Ceiba pentandra*, distribuida en el este de África, sudeste de Asia, en la Amazonia central brasileña y peruana, y en las zonas tropicales de México (Petit, 1997; Gribel, 1999); *Pseudobombax ellipticum* distribuida ampliamente en las zonas tropicales de México (Eguiarte *et al.*, 1987) y *Ceiba acuminata* distribuida en el matorral espinoso del este de México (Baker *et al.*, 1971). Estas especies son polinizadas principalmente por el murciélago nectarívoro *Leptonycteris curasoae*. Sin embargo, hasta el momento no existe ningún reporte que haga referencia a la biología de la polinización de *C. parvifolia*, una Bombacacea que habita ambientes secos como los matorrales xerófilos y las selvas bajas caducifolias de México.

*Ceiba parvifolia* (Bombacaceae) es una especie que estructural y fisiológicamente domina las selvas bajas caducifolias de la parte oriental de la depresión del Río Balsas, en los cañones que forman el Río Tehuantepec y sus afluentes, en el sudeste de Oaxaca y en la cuenca alta del Papaloapan al sur del Valle de Tehuacán (Rzedowski, 1978). Esta especie presenta síndrome quiropterófilo, su floración ocurre durante el invierno entre noviembre y diciembre cuando las temperaturas promedio son bajas y la densidad de murciélagos disminuye considerablemente (Rojas-Martínez *et al.*, 1999). En esta región, cuatro especies de murciélagos nectarívoros: *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis*, *Choeronycteris mexicana* y *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae: Glossophaginae), considerados altamente especializados en el consumo de polen y de néctar (Cockrum, 1991; Fleming, 1993; Valiente-Banuet, 1996; Nassar *et al.*, 1997; Petit, 1997; Horner *et al.*, 1998; Rojas-Martínez *et al.*, 1999), han sido señalados como los principales polinizadores de plantas quiropterófilas (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Casas *et al.*, 1999).

De estos murciélagos, *L. curasoae* además de ser la especie más abundante y la que con mayor frecuencia poliniza a diferentes especies de plantas, ha sido tradicionalmente considerado como migratorio (Cockrum, 1991; Fleming, 1993). En el centro de México su presencia había sido considerada estacional, considerando que realizaba una migración latitudinal a través de todo

su rango de distribución en Norte América, siguiendo un corredor de recursos florales por la costa del pacífico, en busca de alimento, reproduciéndose durante la primavera y el verano en el SO de los Estados Unidos y el Nordeste de México, para después regresar a las regiones tropicales del sur durante el otoño e invierno (Cockrum, 1991; Fleming, 1993). Sin embargo, Rojas-Martínez *et al.* (1999) señalan que sólo en la región extra-tropical mayor a los 29° N, debido a la estacionalidad de los recursos y a las bajas temperaturas invernales, esta especie presenta una conducta migratoria. En contraste en la región intratropical por debajo de los 21° N existe una disponibilidad de recursos que producen diferentes unidades de vegetación permitiendo la presencia continua de esta especie.

Según Rojas-Martínez *et al.* (1999), la principal condición para la residencia de poblaciones de *L. curasoe* en la parte centro-sur de México, que comprende la cuenca del Río Balsas y el Valle de Tehuacán, es la presencia contigua de selvas bajas caducifolias (con una altitud menor a los 1000 msnm) y matorrales xerófilos (con una altitud mayor a los 1500 msnm), que en conjunto producen recursos florales abundantes a través de todo el año (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, en preparación). En primavera y parte del verano la presencia de *L. curasoe* se concentra en los matorrales xerófilos donde la floración de varias especies de cactáceas columnares y de agaves le proporcionan sustento, en tanto que durante el otoño-invierno su abundancia relativa disminuye en las áreas de matorrales y aumenta en las selvas bajas, en donde diferentes especies de árboles tropicales y algunas cactáceas columnares florecen (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, en preparación). Se esperaría que por la fenología de floración invernal y el síndrome de polinización, *Ceiba parvifolia* sea polinizada por murciélagos nectarívoros y que a su vez ésta planta les proporcione recursos energéticos a los murciélagos durante esta época del año.

En este trabajo por lo tanto se pone a prueba primeramente la hipótesis de la polinización quiropterófila de *C. parvifolia*. Considerando la baja densidad de murciélagos nectarívoros que ha sido reportada durante el invierno en la zona específica de estudio (Rojas-Martínez *et al.* 1999), se podría asumir que la polinización de *C. parvifolia* no dependa solo de los murciélagos. Diversos estudios (Waser *et al.*, 1996; Gómez y Zamora, 1999; Johnson y Steiner, 2000), sugieren que una alta variación en la distribución y abundancia de los polinizadores efectivos son factores que pueden restringir una relación especializada propiciando un sistema generalista.

Asimismo, en este trabajo se analiza la importancia de las flores de *C. parvifolia* desde el punto de vista energético para los murciélagos nectarívoros. Rojas-Martínez y Valiente-Banuet infieren que *C. parvifolia* es un recurso utilizado por *L. curasoae* durante el invierno. Esta hipótesis se pondrá a prueba en este estudio. Se presenta la producción de néctar y polen por planta y por unidad de área y un análisis químico del néctar, con el objetivo de determinar la capacidad de carga del sistema.

## OBJETIVOS

### General

Estudiar la biología de la polinización de *Ceiba parvifolia* en Coxcatlán, Puebla.

### Particulares

- Determinar si esta especie presenta un patrón generalista de polinización.
- Conocer si los murciélagos son polinizadores efectivos de esta especie.
- Analizar si *C. parvifolia*, representa un recurso alimenticio de invierno para especies de murciélagos consideradas residentes en el centro de México como *Leptonycteris curasoae*.

Asimismo, en este trabajo se analiza la importancia de las flores de *C. parvifolia* desde el punto de vista energético para los murciélagos nectarívoros. Rojas-Martínez y Valiente-Banuet infieren que *C. parvifolia* es un recurso utilizado por *L. curasoae* durante el invierno. Esta hipótesis se pondrá a prueba en este estudio. Se presenta la producción de néctar y polen por planta y por unidad de área y un análisis químico del néctar, con el objetivo de determinar la capacidad de carga del sistema.

## OBJETIVOS

### General

Estudiar la biología de la polinización de *Ceiba parvifolia* en Coxcatlán, Puebla.

### Particulares

- Determinar si esta especie presenta un patrón generalista de polinización.
- Conocer si los murciélagos son polinizadores efectivos de esta especie.
- Analizar si *C. parvifolia*, representa un recurso alimenticio de invierno para especies de murciélagos consideradas residentes en el centro de México como *Leptonycteris curasoae*.

## MATERIAL Y MÉTODO

### Zona de estudio

La zona de estudio se encuentra en San Rafael, municipio de Coxcatlán, Puebla, en la porción sudeste del Valle de Tehuacán (18° 12' y 18° 14' N; 97° 07' y 97° 09' O), dentro de la reserva de la biosfera de Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 1). El clima es  $Bs_1(h')w''(w)eg$  y corresponde a seco árido cálido con lluvia en verano y temperatura media de 24.78° (Fernández, 1999), con una altura de 1000 msnm (Rojas-Martínez *et al.*, 1999) y una precipitación total anual de 394.6 mm (Valiente, 1991).

Según la descripción de Fernández (1999), la vegetación en la localidad corresponde a una Selva Baja Caducifolia con 57 especies de angiospermas. Entre estas especies destaca la familia Cactaceae ya que el número de especies de este grupo es particularmente alto (14 especies). Entre los árboles, se presentan especies dominantes como: *Bursera aptera*, *B. morelensis*, *Mimosa polyantha*, *Ceiba parvifolia*, *Senna wisliseni*, *Cercidium praecox* y *Fouquieria formosa*. La característica más sobresaliente de esta formación vegetal la constituye la pérdida de sus hojas durante un periodo de 5 a 8 meses.

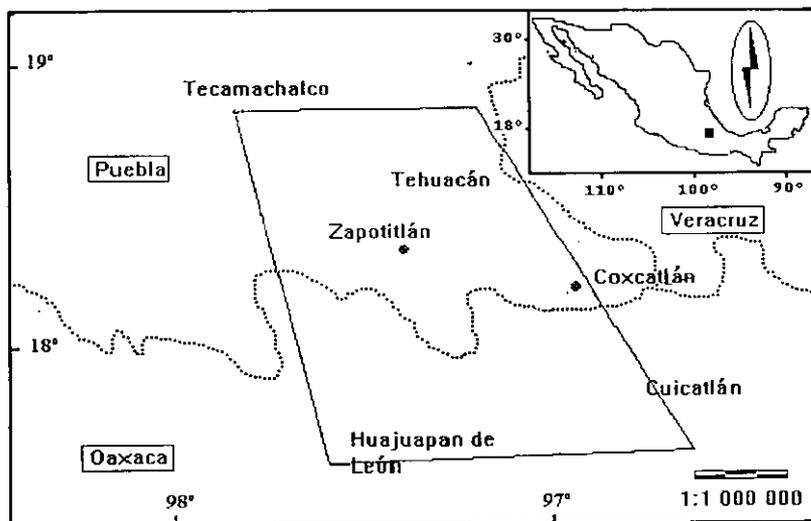


Figura 1. Localización geográfica de la zona de estudio.

### **Especie estudiada**

*Ceiba parvifolia* fue colectada por primera vez el 26 de junio de 1899 por Rose, cerca de la ciudad de Matamoros, Puebla. En esa ocasión Rose (1903) reporta que no pudo coleccionar sus flores y describe a esta especie como un árbol con una altura de 6 metros, de amplio dosel, armados con aguijones, con ramas jóvenes algo rojizas y pubescentes, mientras que las ramas viejas son también rojizas pero lisas. Sus hojas son compuestas de 5 folíolos de 3 a 5 cm de largo, obovadas, ligeramente cuneadas en la base y se encuentran dentro de un peciolo esbelto. Las hojas están redondeadas en el ápice, excepto por una punta abrupta; y cuentan con algunos tricomas en ambos lados pero pronto la parte de abajo llega a ser glabrada y ligeramente pálida. El polen es triculado, semitecado, con ápices intercalados, per-reticulado, subesferoidal suboblato, de 58.04 (89.90) 99.63  $\mu$  de longitud en el eje ecuatorial, por (78.10)  $\mu$  de altura en el polar. En vista polar es intersemiangular; y en vista ecuatorial es apiculado. Los ápices son lobados, prominentes debido a una constricción en su base y ligeramente invaginados. El grosor de la exina es de 1.96 (2.71) 3.30  $\mu$  y presenta tres colpos con costa (Monte, 1972).

### **Abundancia e intensidad de la floración**

Para determinar la densidad de *C. parvifolia* en 1 ha fueron establecidos 4 transectos de 100 x 20 m, localizados aleatoriamente en el área de estudio. En cada uno de ellos, se registró el número total de individuos y el número de individuos reproductivos. Estos datos se extrapolaron a 1 ha. También se obtuvo el promedio del número de flores disponibles por árbol por noche.

## Biología floral

Para describir la biología floral se colectaron al azar 47 flores de diferentes plantas las cuales fueron medidas considerando la longitud total de la flor; longitud y diámetro del cáliz; longitud de los pétalos, así como su ancho superior e inferior y su área foliar; longitud de los estambres y la producción de polen. Para determinar la producción de polen por flor, se lavaron 3 anteras de cada flor por separado en 1.5 ml de alcohol al 70%. De cada solución se tomó 0.1 ml para contar los granos de polen en una cámara de Neubauer. Con estos datos se obtuvo el promedio de polen por antera, que se multiplicó por el número de anteras por flor y se extrapoló al volumen de la disolución. Se midió también la longitud del gineceo y se obtuvo el promedio de óvulos producido por flor usando un microscopio estereoscópico (Leica GZ6). El volumen de néctar producido fue medido cada 2 horas, con jeringas de 1 ml para insulina, durante una noche y el siguiente día. La concentración de azúcares se midió en el campo cada dos horas usando un refractómetro de mano (Erma modelo SZJ-A. SZJ-B). Se hicieron observaciones del ciclo floral de *C. parvifolia*. En el momento de la antesis se observó la disponibilidad de polen y la turgencia del estilo.

## Análisis químico y energético del néctar

Se transportaron muestras de néctar al laboratorio de Biogeoquímica (UBIPRO-ENEP, Iztacala) en donde se midió la concentración del néctar obtenido en los dos años de muestreo usando un refractómetro (Milton Roy Company). Posteriormente se realizó un análisis quimiométrico para determinar los g/100ml de fructuosa, glucosa y sacarosa en porcentaje total de azúcar en el néctar con el uso de los programas Spectrum y Cuant + (César Flores, *comunicación personal*). Para calcular el valor energético del néctar se hizo una conversión de el % de azúcar en el néctar (g de equivalentes de sacarosa/100 g de solución) a g de equivalentes de sacarosa/l litro de solución (Kearns e Inouye, 1993). El valor fue multiplicado por el volumen de néctar y la energía en kJ por flor (1 mg de sacarosa = 16.48 joules) (Kearns e Inouye, 1993). La capacidad de carga se calculó en base a la productividad energética del área de estudio dividida

entre las estimaciones del costo energético diario de las diferentes actividades de un individuo no reproductivo de *Leptonycteris curasoae* hecha por Horner (1998).

Según Horner *et al.* (1998) el balance diario de la energía de un *L. curasoae* de 23 g con un gasto de alrededor de 4.9 horas de vuelo cada noche, volando alrededor de 98.5 Km es de alrededor de 40.2 kJ. Estos mismos autores consideran que cada vez que un murciélago visita una flor de cactácea en el desierto Sonorense, obtiene 0.1 ml de néctar por lo que debe visitar entre 19 y 25 flores por noche, visitando 4 veces la misma flor, para obtener esta energía. Sabiendo la tasa de consumo promedio de un *L. curasoae*, de 40.2 kJ y a la ecuación para los mamíferos euterianos de 42.9 kJ y los pájaros paserinos de 109 kJ establecida de acuerdo a su masa corporal hecha por Nagy (1987) y que Petit (1995) toma como estimación dentro de un rango de requerimiento energético en campo que va desde bajo (42.9 kJ) hasta el más alto (109 kJ).

### Sistema de polinización

Para determinar los sistemas de compatibilidad, cruzamiento y polinización de *C. parvifolia*, se aplicaron 6 tratamientos en dos periodos de floración durante los años 2000 y 2001 utilizando un total de 54 botones por cada tratamiento, excepto en los botones usados para autofecundación no manipulada (27) y autofecundación manual (22). Los botones fueron cubiertos con bolsas de tela de organza, de distintos colores según el tratamiento. El primer tratamiento consistió en cubrir flores cuya antésis se completó durante los periodos de trabajo y los cuales fueron considerados como testigos. En el segundo, autofecundación no manipulada, se embolsaron los botones florales sin realizar ningún tipo de manipulación, esperando que las flores abrieran y se polinizaran ellas mismas. El tercero, autofecundación manual, consistió en esperar a que los botones florales, previamente embolsados abrieran y cuando esto sucedió las flores se polinizaron manualmente con su mismo polen y se reembolsaron. El cuarto tratamiento se realizó para determinar si existe polinización cruzada; las flores recién abiertas y previamente embolsadas se polinizaron con polen fresco obtenido de las anteras de otros individuos e inmediatamente después se reembolsaron. En el quinto tratamiento se probó el efecto de la polinización diurna, los botones florales se embolsaron y una vez que las flores abrieron se dejaron expuestas durante todo el día a los polinizadores diurnos hasta las 1700 horas, para

después volver a embolsarlas. En el sexto tratamiento, polinización nocturna, se esperó a que las flores abrieran para retirar las bolsas y exponerlas a los visitantes nocturnos, a las 0500 horas del día siguiente se volvieron a embolsar. Los tratamientos, se revisaron hasta que las flores abortaron o produjeron frutos, en los frutos producidos se registró el número de semillas producidas. Los resultados del experimento de exclusión se analizaron mediante una T de student (Kreyszig, 1989) ya que sólo se pudieron comparar 2 tratamientos.

Para evaluar el éxito reproductivo de la planta se marcaron 176 botones botones florales para determinar cuantos de ellos se transformaron en frutos (fruit-set). La producción de semillas (seed-set) se calculó con el número promedio de óvulos ( $n = 21$ ). dividido por el promedio de semillas producidas por tratamiento.

### Visitantes

Para identificar a los visitantes diurnos y nocturnos se instalaron durante todo el periodo de estudio 20 redes de niebla de 9 m de largo por 3 m de alto, en diferentes etapas del ciclo lunar, por periodos de 06:30 hrs a 11:00 hrs y de 18:00 hrs hasta las 03:00 hrs en distintos puntos del área de estudio y fueron revisadas durante el día y la noche cada 10 ó 30 minutos aproximadamente. En total el esfuerzo de muestreo fue de 4 redes por noche durante 18 días (957.6 hrs). Para cada animal capturado se preparó una muestra de polen, tomada de su pelaje o cuerpo la cual se fijo en agar-fuccina para identificarlo posteriormente en el laboratorio con el uso de un microscopio óptico (Olympus BX40). También se tomó un registro fotográfico del organismo.

## RESULTADOS

### Abundancia e intensidad de la floración

La densidad de *C. parvifolia* en la zona de estudio fue de 125 individuos/ha, el 32 % de ellos fueron individuos reproductivos, presentando una disposición de 104 flores por noche/ha. con un promedio de  $2.6 \pm 0.53$  E.E. flores por individuo por noche (Tabla 1). El volumen total de néctar secretado por una flor por noche fue  $1.04 \text{ ml} \pm 0.19$  ( $n = 5$ ) con un valor energético promedio de 2.86 kJ por flor y una producción de 108.16 ml de néctar por noche/ha.

Tabla 1. Producción diaria de las flores de *Ceiba parvifolia* ( $\bar{X} \pm$  error estándar)

Noche	Número promedio de flores por noche por individuo	N
1	$2.4 \pm 0.63$	19
2	$2.3 \pm 0.09$	19
3	$3.2 \pm 0.93$	19
Producción de flores en el área muestreada		
8476.4 m <sup>2</sup>		88.4 flores
Conversion a 1 ha		
10000 m <sup>2</sup>		104 flores

## Biología floral

La flor de *C. parvifolia* es tetracíclica, actinomorfa, monoclina, de prefloración valvar, con sépalos fusionados que forman un cáliz gamosépalo, con cinco pétalos libres entre sí y fusionados con los filamentos de los estambres en la base, presentan pubescencia de color pardo en la parte abaxial y son lizos y de color blanco en la parte adaxial. Tiene cinco estambres, libres entre sí, oposipétalos, las anteras son versátiles con dos tecas. El gineceo es pentacarpelar gamocarpelar, el ovario es supero con placentación axial (Figura 2).

La longitud total de la flor es de  $12.6 \pm 0.219$  cm ( $n = 47$ ) y el diámetro de la corola durante la anthesis es de  $5.4 \pm 0.194$  cm ( $n = 10$ ) (Tabla 2). Con una anthesis crepuscular que, inició entre 18:30 hrs y las 19:15 hrs, con las anteras y el estigma expuestos y el estilo turgente; con una producción promedio de polen por flor de 19988 ( $\pm 3215$  EE) granos de polen ( $n = 28$ ). La flor permaneció abierta un día; justo después la corola y el androceo se cayeron y el estilo perdió la turgencia.

La producción pico de néctar de las flores fue  $0.097 \pm 0.027$  ml ( $N = 5$ ) a las 1900 h en el cáliz de la flor; la tasa de producción fue disminuyendo hasta que cesó a las 1500 h del día siguiente. El volumen acumulado de néctar por una flor por noche fue de  $1.04$  ml  $\pm 0.19$  ( $N = 5$ ). (Figura 3). La concentración más alta de azúcar en el néctar fue de  $14.45 \pm 0.34$  equivalentes de sacarosa a las 1900 h y ésta se fue diluyendo hasta la última muestra al siguiente día a las 1700 h (Figura 3).

El porcentaje total de azúcar del néctar de *C. parvifolia* fue de  $18.99 \% \pm 0.99$  ( $n = 13$ ) con las siguientes concentraciones: de fructosa  $4.81$  g/100 ml  $\pm 0.66$ , de glucosa  $2.19$  g/100 ml  $\pm 0.89$  y de sacarosa  $11.9$  g/100 ml  $\pm 0.47$ .

Tabla 2. Características morfométricas de la flor de *Ceiba parvifolia*, ( $\bar{X}$ ;  $\pm$  error estándar)

Características morfológicas	Promedio (cm)	N
Longitud total de la flor	12.6 $\pm$ 0.219	47
Longitud total de los pétalos	11.7 $\pm$ 0.159	104
Ancho superior de los pétalos	1.4 $\pm$ 0.025	65
Ancho inferior de los pétalos	0.6 $\pm$ 0.021	41
Longitud del cáliz	1.7 $\pm$ 0.027	47
Diámetro del cáliz	1.5 $\pm$ 0.041	39
Longitud del gineceo	11 $\pm$ 0.26	26
Longitud de los estambres	8.4 $\pm$ 0.084	89
Longitud del ovario	0.6 $\pm$ 0.056	17
Ancho del ovario	0.6 $\pm$ 0.024	21
Longitud del nectáριο	1.2 $\pm$ 0.034	20
Ancho del nectáριο	0.7 $\pm$ 0.029	13
Diámetro de la corola	5.4 $\pm$ 0.194	10
Area foliar	8.461 $\pm$ 0.29	65

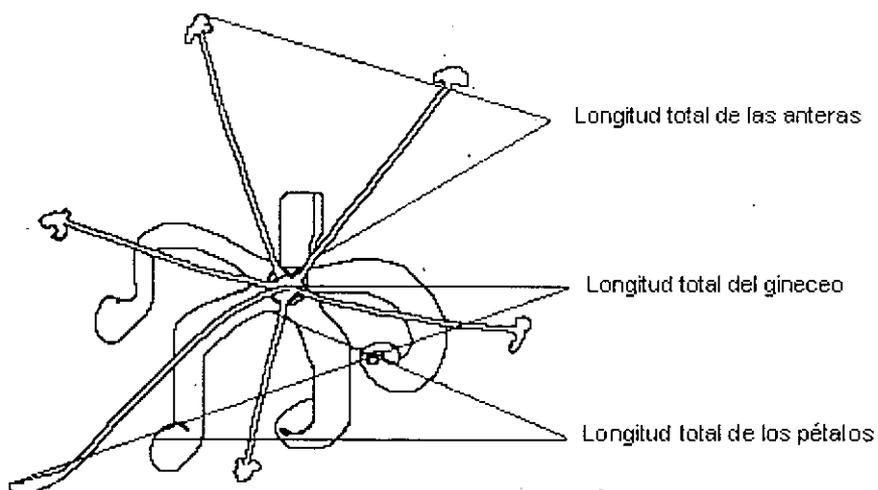


Figura 2. Esquema de las características morfológicas medidas en la flor de *C. parvifolia*.

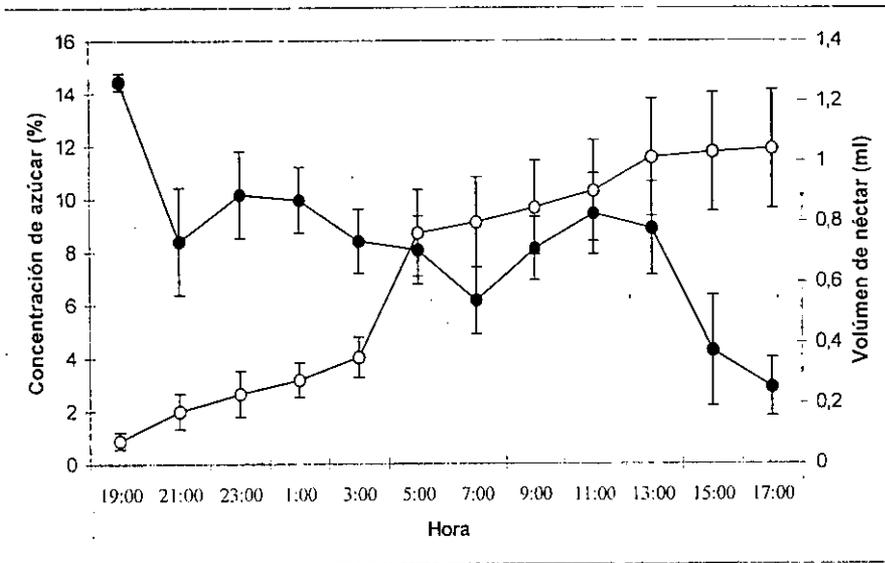


Figura 3. Producción acumulada del néctar en ml (○) (n = 5 para cada registro ± error estándar) y porcentaje total de concentración de azúcares (●) (n = 5 para cada registro ± error estándar).

### Sistemas de polinización

*C. parvifolia* es una especie autoincompatible. La producción de frutos (fruit-set) en la población fue de 0.02 por individuo. Es decir, de 176 flores solo 4 pasaron a la etapa de fruto. El tratamiento de polinización cruzada produjo mayor cantidad de frutos que el tratamiento control ( $t_{107} = -2.591$ ,  $P = 0.01$ ). Los tratamientos diurno y nocturno sólo produjeron un fruto cada uno por lo que no se aplicó la prueba estadística (Tabla 3). El ovario de la flor presentó en promedio 160 óvulos ( $n = 21$ ). El tratamiento control produjo un mayor número de semillas que el de polinización cruzada ( $t_{107} = -2.16$ ,  $P = 0.03$ ).

**Tabla 3.** Número de frutos y semillas producidos por *Ceiba parvifolia* ( $\bar{X}$ ).

Tratamiento	# de flores	# de Frutos	Producción		Producción de
			de frutos (fruto/flor)	# de semillas	semillas ( $\bar{X}$ óvulos/ $\bar{X}$ semillas)
Testigo	54	4	0.07	116	0.72
Autofecundación no manipulada	27	0	0	0	0
Autofecundación manual	22	0	0	0	0
Polinización Diurna	54	1	0.01	54	0.34
Polinización Cruzada	54	13	0.24	104	0.65
Polinización Nocturna	54	1	0.01	124	0.77

### Visitantes

La tabla 4 muestra el total de especies de aves, murciélagos, esfingidos e insectos capturados en las redes de niebla, colocadas cerca de árboles de *C. parvifolia*. Los colibríes (Trochilidae) visitaron las flores para conseguir el néctar, sin tocar aparentemente el estigma y los

estambres. Sin embargo, en las preparaciones de polen tomado de su plumaje algunos presentaron una importante cantidad de polen de *C. parvifolia*. *Carpodacus mexicanus* es una especie de ave que se alimenta de partes florales como anteras y el estilo. La actividad de las abejas se concentró básicamente en las anteras de la flor, aunque también se alimentaron del néctar disponible.

Durante la noche se observó que los murciélagos visitaban una o dos flores del mismo árbol de *C. parvifolia*. Solo una especie de murciélago nectarívoro fue capturada en las redes de niebla: *L. curasoae* (N = 2). Estos animales llevaban en el rostro y cuerpo una fuerte carga de polen de *C. parvifolia*.

**Tabla 4.** Visitantes de las flores de *Ceiba parvifolia*.

Grupo	Especie	Hábito	N	N con polen de <i>C. parvifolia</i>	Observaciones
Aves	<i>Calothorax lucifer</i>	Diurno	2	2	La mayoría del polen es de <i>Fouquieria</i> , presentó también polen de <i>Ipomoea</i> y <i>C. parvifolia</i>
	<i>Cynanthus sordidus</i>	Diurno	5	5	Abundante cantidad de polen de <i>C. parvifolia</i>
	<i>Amazilia violiceps</i>	Diurno	10	2	Dos individuos presentaron polen de <i>C. parvifolia</i>
	<i>Cynanthus latirostris</i>	Diurno	2	2	Presentó polen de <i>Fouquieria formosa</i> , <i>Ipomoea sp</i> y <i>C. parvifolia</i>
	<i>Icterus pustulatus</i>	Diurno	1	1	Solo presenta polen de <i>C. parvifolia</i>
	<i>Myiarchus crinitus</i>	Diurno	2	2	Presenta polen de <i>C. parvifolia</i> ,
	<i>Pheucticus chrysopeplus</i>	Diurno	1	1	Presentó polen de <i>C. parvifolia</i> y <i>Fouquieria formosa</i>
	<i>Polioptila albiloris</i>	Diurno	3	3	Presentó muy poco polen de <i>C. parvifolia</i>
	<i>Empidonax affinis</i>	Diurno	4	3	Presentaron polen de <i>C. Parvifolia</i>
Murciélagos	<i>Leptonycteris curasoae</i>	Nocturno	2	2	<i>C. parvifolia</i> y de <i>Ipomoea sp</i>
	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Nocturno	4	1	Presentó granos de <i>C. parvifolia</i>
Insectos	<i>Apis mellifera</i>	Diurno	2	2	Presentó polen de <i>C. parvifolia</i>
	<i>Esfungido</i>	Nocturno	1	0	No presenta ningún tipo de polen

## DISCUSIÓN

El conjunto de características florales de *C. parvifolia* tales como: forma y color de la flor, antesis crepuscular, máxima de producción de néctar y máxima concentración nocturnas concuerdan con el síndrome de polinización por murciélagos (quiropterofilia), que también ha sido reportado y corroborado para otras especies de la familia Bombacaceae, como *C. pentandra* (Gribel, 1999), *P. ellipticum* (Eguiarte y Martínez, 1987) y *C. acumiata* (Baker *et al.*, 1971). Sin embargo, la producción de néctar de *C. parvifolia* continua hasta el día siguiente después de la antesis abriendo la posibilidad de que los animales diurnos aprovechen este recurso, pero asimismo que actúen como polinizadores. Esta situación ha sido observada en *P. ellipticum* (Eguiarte y Martínez, 1987), pues también continua produciendo néctar un día después de la antesis hasta las 1300 h, y en este caso los visitantes diurnos como las calandrias (*Icterus*) actúan como polinizadores secundarios. Las flores de *C. parvifolia* son visitadas por 17 especies de animales que incluyen aves, murciélagos e insectos que aprovechan distintas partes florales. En el caso de las abejas se observó que concentran su actividad en las anteras sin tener contacto con el estigma de la flor y visitan flores de la misma planta. También se observó que *Carpodacus mexicanus* se alimenta del pistilo y los estambres una vez que la flor ha perdido turgencia y que *Poliophtila albiloris* y *Vermivora virginiae* llegan a consumir néctar sin tocar las anteras y el estigma por lo que se pueden considerar como robadores de néctar, pues aprovechan este recurso sin aportar beneficios en la reproducción de la planta.

Los polinizadores de *C. parvifolia* son los murciélagos (Phyllostomidae) y colibríes (Trochilidae). Con el mismo esfuerzo de redeo para los dos grupos se observó que en el área de estudio los colibríes son más diversos y abundantes (4 especies y 19 capturas) que los murciélagos nectarívoros (1 especie y 2 capturas). La producción de frutos debida a la polinización de animales con hábitos diurnos y nocturnos fue la misma, sin embargo el "seed-set" fue mayor en el fruto producido por murciélagos y este último muy similar al del tratamiento control (Tabla 3). Debido a la baja producción de frutos en nuestros tratamientos no es aplicable ninguna prueba estadística y lo anterior debe comprobarse con nuevos experimentos.

En el Valle de Tehuacán *C. parvifolia* presentó un patrón generalista de polinización lo cual posiblemente podría ser ocasionado por la alta variación en la distribución y abundancia de los polinizadores efectivos, en esta parte del Valle (Waser *et al.*, 1996; Gómez y Zamora, 1999;

**ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA**

Johnson y Steiner, 2000). La alta concentración de sacarosa que presenta el néctar de *C. parvifolia* puede ser un factor que influya en su polinización por colibríes ya que, distintos trabajos muestran que estas aves tienen preferencia por el néctar con una proporción relativamente alta de sacarosa (Baker y Beker, 1982 y Herrera, 1999). Se sugiere desarrollar trabajos que permitan conocer si el patrón de polinización que muestra *C. parvifolia* en esta zona es constante a través de su rango de distribución o varía dependiendo de las condiciones de abundancia y predecibilidad de sus polinizadores.

Estudios de polinización que se han realizado previamente en el Valle de Tehuacán con cactáceas columnares de floración invernal como *Pachycereus weberi* y *Pilosocereus chrysacanthus* indican que estas especies dependen completamente de la visita de murciélagos para su polinización durante los meses invernales (Valiente-Banuet et al., 1997). De hecho estos resultados indican que aunque en invierno hay una disminución en la densidad relativa de los murciélagos nectarívoros, la producción de frutos es del 100 %. *P. weberi* es una especie codominante en el área de estudio con una abundancia de 150 individuos por ha con un promedio de 720 flores por noche/ha y con una producción de néctar de 3 ml por flor, por lo que representa junto con *C. parvifolia* e *Ipomoea arborescens* un importante recurso de invierno (Valiente-Banuet et al., 1997). Sin embargo, durante los dos años en los que se llevó a cabo este estudio *P. weberi* no floreció y puesto que la abundancia local de *L. curasoae* en el Valle de Tehuacán está directamente relacionada con la productividad de la vegetación (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet en preparación). Posiblemente en temporadas invernales en las que disminuyen en la zona de estudio los recursos florales los murciélagos se desplazan a otras regiones más al sur en donde encuentran mayor disponibilidad y variedad de alimento Rojas (en preparación).

La baja producción natural de frutos que se reporta en el presente estudio coincide con los datos reportados para plantas autoincompatibles por Sutherland (1986). Una de las principales variables que pueden influir en el resultado es el sistema de compatibilidad, ya que según Sutherland (1986) las plantas autocompatibles presentan un fruit-set significativamente más alto (0.691) que las autoincompatibles (0.332). En el área de estudio probablemente influyeron también otros factores como: la limitación de polen por la baja densidad de polinizadores efectivos, y al considerar la baja producción de frutos obtenido en el tratamiento de polinización cruzada 0.2 se advierte la existencia de un factor relacionado con una limitación de recursos

como nutrientes y fotosintatos ó baja disponibilidad de agua generando estrés hídrico que afecte la formación de frutos (Sutherland 1986; Doust y Doust, 1999; Pereyra, en prensa).

*C. parvifolia* es una especie que produce una cantidad importante de recursos como néctar y polen. El promedio de flores producidas por adulto/noche/ha fue de 2.6, cantidad intermedia entre dos especie de cactáceas que florecen en invierno, *Pachycereus weberi* con un promedio de 4.8 flores por adulto por noche/ha y *Pilosocereus chrysacanthus* con un promedio de 2.3 flores por planta por noche/ha (Valiente-Banuet., et al. 1997). De acuerdo con esta información se calculó que la capacidad de carga en el área de estudio, solo tomando en cuenta la energía que proporciona *C. parvifolia*, es de 7 murciélagos no reproductivos por ha (con un requerimiento energético de 40.9 kJ por murciélago diariamente) ó 3 murciélagos preñados, lactando o con un requerimiento energético mayor al basal por ha (109 kJ). Lo anterior en una época en la que los recursos de este tipo son limitados y la floración de algunas especies es inconstante, representa una clara posibilidad de mantener la presencia de especies que se alimentan de los recursos florales como es el caso de murciélagos nectarívoros (*L. curasoae*) en el centro de México.

Es importante indicar que hasta el momento en el centro de México la mayoría de la información sólo se había limitado a identificar el número de especies de plantas que les proporcionan alimento a los murciélagos. Este trabajo es un apoyo a la propuesta de del análisis energético que ofrecen los recursos quiropterófilos en el Valle de Tehuacán (Valiente, 1996 y Rojas- Martínez y Valiente-Banuet, en preparación). De evaluar energéticamente los recursos quiropterófilos que existen en el Valle de Tehuacán. Además representa una aproximación a las interacciones que se desarrollan entre *C. parvifolia* y los animales que la polinizan en el área de estudio y marca la importancia que desempeña esta planta como recurso alimenticio de invierno para los murciélagos considerados como residentes en el centro de México.

## LITERATURA

- Alvarez, T. y González, Q. L. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18: 137-167.
- Arizmendi, C., Rojas-Martínez, A. y Dominguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- Baker, H. G., y Baker, I. 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. p. 131-171, en *Biochemical aspects of evolutionary biology*. University of Chicago Press. Chicago. IX 259 p.
- Baker, G. H., Cruden, W. R., and Baker, I. 1971. Minor parasitism in pollination biology and its community function: the case of *Ceiba acuminata*. *BioScience* 21: 1127-1129.
- Begon, M., Harper, L. J., Townsend, R. C. 1988. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega. Barcelona. 886 p.
- Boucher, H. B. 1982. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 315-347.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Dávila, P. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 534-542.
- Cockrum, L. E. 1991. Seasonal distribution of northwestern population of the long-nosed bats, *Leptonycteris sanborni* family phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología Universidad Autónoma de México* 62: 181-202.
- Dávila, A.P., Villaseñor, J.L., Medina, L.R., Ramirez, R.A., Salinas T. A., Sánchez-Ken, J & Tenorio, L. P. 1993. *Listados florísticos de México X*. Instituto de Biología, UNAM.
- Diamond, J. y Case, J.T. 1986. *Community ecology*. Harper & Row, publishers, New York. 665 p.
- Doust, L. J. y Doust, L.L. 1990. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford University press, New York. 334 p.
- Eguiarte, L., Martínez del Río, C. y Arita, H. 1987. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes de las flores de *Pseudobombax ellipticum*. *Biotropica* 19: 74-82.

- Faegri, K, and Pijl, V. L., 1971. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press. New York. 291 p.
- Fernández, N. 1999. *Análisis de la dinámica de comunidades vegetales con relación a la evolución del paisaje en la zona semiárida de Coxcatlán, Puebla*. Tesis de maestría. Instituto de Ecología. UNAM, México. 109 p.
- Fleming, H. T., Nuñez, A. R., Sternberg, S. L. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94: 72-25.
- Gibel, R., Gibbs, E.P. y Queiróz, L.A. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15: 247-263.
- Gómez, J. M y Zamora . 1999. Generalización vs. Especialización in the pollination system of *hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* 80: 796-805.
- Heinrich, B. 1981. The energetics of pollination. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 370-378.
- Heithaus, R. E., Fleming H. T. y Opler, A.P. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal-tropical forest. *Ecology* 56: 841-851.
- Heithaus, R. E., Opler, A.P. y Baker, G. H. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: planta-pollinator coevolution. *Ecology* 55: 412-419.
- Herrera, M. L.G., 1999. Sugar composition of fruit and nectar and preferences of bats: Causes and consequences. *Acta Chiropterologica*. 1(2): 201-208.
- Horner, M.A., Fleming, T.H., and Sahley, C.T., 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *The Journal of Zoology of London* 244: 575-568.
- Jordano, P. 1987. Patters of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist* 129: 657-677.
- Kearns, C.A. e Inouye, D.W. 1993. *Techniques for pollination Biologist*. University press of Colorado. 583 p.
- Kreyszig, E. 1989. *Introducción a la estadística matemática principios y métodos*. Editorial Limusa. México. 505 p.
- Kunz, T. H. 1982. *Ecology of bats*. Editorial Plenum. New York. 425 p.
- Maloof, E. J y Inouye, W. D. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists?. *Ecology* 81: 2651-2661.

- Monte de la Vega, R. 1972. *Morfología de los granos de polen de Bombacaceae de México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM, México 72 p.
- Nagy, K. A. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57: 111-128.
- Nassar, J., Ramírez N., Linares, O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuela columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-927.
- Pereyra, C. S., Valiente-Banuet, A y Medina S. J. Comparison of soil-plant water relations along a late holocene soil chronosequence: the role of soil age. En preparación.
- Petit, S. y Pors. L. 1995 *Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar-feeding bats Cuaracao*. *Conservation Biology* 10: 769-775.
- Rojas-Martínez, A y Valiente-Banuet, A. 1996. Analisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana* 67: 1-23.
- Rojas-Martínez, A y Valiente-Banuet, A. Movimientos altitudinales de tres murciélagos nectarívoros en el centro de México. En preparación.
- Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M del C., Alcántara-Eguren, A. y Arita, H. 1999 Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography*. 26: 1065-1077.
- Rose J. N. 1903. *Studies of Mexican and central American*. Plants No. 3 Contribution from the U.S. National Herbarium 8: 320-321.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, 432 p.
- Stebbins, L. G. 1970. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1: 307-326.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants?. *Evolution* 40:117-128.
- Valiente, B. L. 1991. *Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM, México, 65 p.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi M. del C. y Dávila, P. 1997a. Pollination Biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia*

*macrocephala*) in de Tehuacán Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452-455.

Valiente-Banuet, A., Rojas-Martinez, A., Casas, A., Arizmendi, C y Dávila, P. 1997b. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Enviroments* 37: 331-341.

Waser, M. N., Chittka, L., Price, V. M., Williams, M. N. y Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems. and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.

