

00322  
27



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

BIOLOGIA DE LA POLINIZACIÓN DE  
*stenocereus queretaroensis* (WEBER) BUXBAUM,  
UNA CACTACEA CON FLORACIÓN  
BIESTACIONAL

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
**B I O L O G O**  
P R E S E N T A  
**JUAN PABLO CASTILLO LANDERO**

DIRECTOR DE TESIS:  
DR. ALFONSO VALIENTE BANUET



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

2003

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

A



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

# **PAGINACION DISCONTINUA**



**DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA**  
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: **BIOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN DE Stenocereus queretaroensis (WEBER) BUXBAUM UNA CACTÁCEA CON FLORACIÓN BIESTACIONAL** realizado por Castillo Landero Juan Pablo

con número de cuenta 09039349-7 , quien cubrió los créditos de la carrera de:  
**BIOLOGÍA**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

**A t e n t a m e n t e**

Director de Tesis

Propietario Dr. Alfonso Valiente Banuet

*Alfonso Valiente Banuet*

Propietario Dr. Alejandro Casas Fernández

*[Signature]*

Propietario Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga

*María del Coro Arizmendi*

Suplente Dra. Kathryn Elizabeth Stoner

*Kathy E. Stoner*

Suplente M. en C. Livia Socorro León Paniagua

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM.

Consejo Departamental de Biología.

M. en C. *Juan Manuel Rodríguez Chávez*



DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGÍA

B

**Dedico el presente trabajo a mis padres y a mis hermanos.**

**A Daniel Landero (†) y Luis Julián Tovar (†).**

## AGRADECIMIENTOS

Primeramente quiero agradecer a mi director de tesis Dr. Alfonso Valiente Banuet por todas sus enseñanzas, apoyo y paciencia.

A mis sinodales: Dr. Alejandro Casas Fernández, Dra. Maria del Coro Arizmedi Arriaga, Dra. Kathryn Elizabeth Stoner y M. En C. Livia Socorro León Paniagua por sus comentarios que me ayudaron por mucho a mejorar el presente trabajo.

A las autoridades de Santa Catarina Guanajuato, y en especial al comisariado de Cruz de Diego y a su familia, por todas las facilidades, y ayuda que nos brindaron durante la realización del presente estudio

A mis compañeros del laboratorio de Ecología de Comunidades y personas que me ayudaron en el campo: Adolfo, Amelia, Alfonso, Jacinto, Javier, José Luis Peña, José Luis Castillo, Leticia, Lugi, Mónica, Miguel, Noe, Rocío, Tamara y por último a Inés y Armando de la UAM.

A toda mi familia y amigos de aquí y de E. U. por su apoyo y paciencia. Ah y al Morgan también Uagh!.

Por último quiero agradecer el apoyo económico recibido por parte de DGAPA proyecto IN-208301 para el trabajo de campo.

## ÍNDICE

- I.- Resumen, 1
- II.- Introducción, 2
- III.- Objetivos, 6
- IV.- Materiales y Métodos, 7
  - 1.- Especie bajo estudio, 7
  - 2.- Zona de estudio, 7
  - 3.- Biología floral, 8
  - 4.- Producción de néctar, 9
  - 4.- Intensidad de floración, 10
  - 5.- Sistemas de cruzamiento, 10
  - 6.- Visitantes florales, 12
  - 7.- Eficiencia de los polinizadores, 13
- V.- Resultados, 15
  - 1.- Biología floral, 15
  - 3.- Producción de néctar, 16
  - 2.- Intensidad de floración, 17
  - 3.- Sistemas de cruzamiento, 19
  - 4.- Visitantes florales, 20
  - 5.- Eficiencia de los polinizadores, 24
- VI.- Discusión, 26
- VII.- Literatura, 31

## RESUMEN

Se estudió la biología de la polinización de *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum, una especie con síndrome de polinización quiropterófilo que presenta dos periodos reproductivos, uno de finales de invierno y primavera, y el otro en verano y otoño en la región árida Queretana. Se hipotetizó que tal patrón fenológico amplía el periodo reproductivo de la especie y que como respuesta a una limitación de polinizadores sería posible encontrar sistemas de polinización desde generalistas hasta especialistas. Se efectuaron conteos de flores por noche y se tomaron datos morfométricos de las flores en cada periodo. Se hicieron experimentos de exclusión para evaluar el papel de los polinizadores diurnos y nocturnos en la producción de frutos, y se incluyeron tratamientos experimentales para probar polinización cruzada, autopolinización manual y autopolinización no manipulada.

Los resultados indicaron que *S. queretaroensis* es una planta auto incompatible. Durante el invierno y la primavera (enero a mayo) es polinizada de manera generalista por aves como colibríes y carpinteros así como por murciélagos nectarívoros. Este escenario contrastó notablemente con el sistema especializado de polinización durante el verano y el otoño (julio a octubre), en donde los murciélagos nectarívoros *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga soricina* son los únicos polinizadores. En este último periodo la producción de frutos producidos fue mayor que la del primer periodo, lo cual coincidió con el aumento considerable de las poblaciones de *Leptonycteris curasoae* dentro de la zona de estudio.

*S. queretaroensis* es la única planta quiropterófila que florece durante el verano-otoño en la región, constituyéndose así un importante recurso durante la mayor parte del año, para los murciélagos, aves e insectos, los cuales consumen néctar, polen y frutos de esta planta.



## INTRODUCCIÓN

Por más de dos siglos, el estudio de las relaciones que se establecen entre plantas y los animales que visitan sus flores ha llamado la atención de un gran número de naturalistas, quienes han utilizado a la ecología de la polinización como uno de los ejemplos más importantes para fundamentar el papel de la selección natural en la evolución de caracteres de las plantas y de los animales. Desde los trabajos pioneros de Darwin hasta el presente, los estudios de la polinización han estado enfocados a buscar evidencias de complejas adaptaciones (Faegri y van der Pijl, 1979). Dentro de este enfoque, uno de los trabajos seminales más importantes fue el de Stebins (1970), quien argumentó que por selección natural los sistemas de polinización tienden a la especialización (Waser *et al.*, 1996), llegándose a relacionar el concepto de síndrome de polinización con la adaptación a diferentes tipos de polinizadores (Waser *et al.*, 1996). Recientemente, esta "tendencia natural" hacia la especialización ha sido criticada, ya que los sistemas de polinización son frecuentemente más generalizados y dinámicos de lo que se ha sugerido (Waser *et al.*, 1996). Los sistemas de polinización generalizada son aquellos en los que una planta emplea una variedad de agentes polinizadores (Waser *et al.*, 1996) y puede ocurrir cuando las recompensas florales son similares en varias especies de plantas y el ciclo de vida de los polinizadores es mayor al período de floración de las especies de plantas (Waser *et al.*, 1996). Así, cuando la predecibilidad de los polinizadores cambia temporalmente, la presión de selección ejercida por los polinizadores se vuelve inconsistente, por lo que es poco probable que haya una selección de características fisiológicas y morfológicas de la planta como respuesta a la demanda de sus visitantes (Gómez y Zamora., 1999). Por el contrario, la polinización especializada puede aparecer en poblaciones de plantas, entre las que no hay

un flujo genético, o éste es muy limitado, por lo tanto son polinizadas por diferentes especies de polinizadores en cada población, dando como resultado que la misma planta sea localmente especializada a uno o pocos polinizadores (Gómez y Zamora, 1999; Thompson 1994). Esta especialización se puede predecir en especies de plantas de vida larga, con varios episodios reproductivos y que las poblaciones de sus polinizadores fluctúen poco, de tal forma que el “mejor polinizador” tiende a permanecer constante a través de los años (Waser *et al.*, 1996).

En los desiertos intertropicales como los del centro de México (en el Valle de Tehuacán y La Mixteca Baja), en donde las cactáceas columnares de la tribu Pachycereeae alcanzan su centro de diversificación más importante (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, Valiente-Banuet *et al.*, 1997b, Casas *et al.*, 1999), así como en los enclaves áridos de Venezuela (Soriano *et al.*, 1991; Sosa & Soriano, 1992), se ha visto que hay una estrecha relación de la reproducción de cactáceas columnares con los murciélagos nectarívoros, los cuales son sus polinizadores más importantes. Al ser los sistemas reproductivos de las cactáceas columnares mayoritariamente autoincompatibles (Nobel, 1988) es necesario un agente externo para llevar a cabo su polinización. Los murciélagos de la subfamilia *Glossophaginae* juegan un papel muy importante en la reproducción de las cactáceas, no solo al influir en la producción de frutos y semillas sino también en el establecimiento de nuevas plantas ya que suelen ser también efectivos dispersores de semillas (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Godínez-Álvarez *et al.*, 2002). Este patrón contrasta con el reportado para los desiertos extratropicales que marcan el límite norte de las cactáceas columnares, y en donde estas plantas presentan sistemas de polinización generalistas, siendo polinizadas por aves, insectos y murciélagos, lo cual podría estar relacionado con la baja predecibilidad del recurso polinizador (murciélagos). Este patrón es análogo al que determina la baja presencia

de murciélagos durante la primavera en latitudes entre los 21° N y 29° N , las cuales son consideradas como un área transicional (Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

*Stenocereus queretaroensis*, el Pitayo de Querétaro, es una especie que presenta una amplia distribución en la región del Bajío en los estados de Colima, Guanajuato, Jalisco, Michoacán y Querétaro (Bravo-Hollis, 1978). Produce frutos comestibles muy atractivos por su color y sabor, aspectos que lo han hecho de interés doméstico desde épocas prehispánicas (Bravo-Hollis, 1978, Bravo-Hollis y Scheinvar 1995; Sánchez-Mejorada; 1982, Pimienta-Barrios, 1999), llegando incluso a cultivar variedades de pitayas según las características deseadas de color y forma del fruto (Salcedo y Arreola, 1991).

El desarrollo de flores y frutos de *S. queretaroensis* comienza a finales de enero, presentándose un proceso reproductivo asincrónico (Lomeli-Mijes, y Pimienta-Barrios, 1993), caracterizado por la presencia de flores y frutos durante casi todo el periodo reproductivo, el cual termina en el mes de Julio (Pimienta-Barrios y Nobel, 1995; Pimienta-Barrios, 1999). Posteriormente el crecimiento vegetativo inicia a finales de verano y continúa durante el otoño (Pimienta-Barrios, 1999). De esta forma el crecimiento vegetativo y reproductivo no se traslapan y ambos ocurren durante el periodo de sequía (Pimienta-Barrios, 1999).

En la región de Querétaro y Guanajuato *S. queretaroensis* presenta dos periodos reproductivos: uno entre los meses de enero y mayo y otro entre julio y noviembre, patrón que ha sido reportado también para *Stenocereus griseus* (Piña-Lujan, 1977; Pimienta-Barrios y Nobel, 1994). Aunque *S. queretaroensis* es una planta ampliamente cultivada y estudiada, poco se sabe sobre su biología de polinización, pero por sus características florales se ha hipotetizado que es polinizada por murciélagos. Sus flores son grandes, de color claro, de antesis nocturna, y producen grandes cantidades de néctar (Pimienta-Barrios,

1999), características que corresponden al síndrome de polinización quiropterófilo descrito por Faegri & Van de Pijl (1979) y que se presenta en el 60% de las 70 especies de cactus columnares que se encuentran en México (Valiente-Banuet *et al.*, 1996).

Observaciones preliminares durante la primavera indican una sensible escasez de murciélagos nectarívoros en esta parte del país, por lo que la ocurrencia de dos periodos reproductivos al año en *S. queretaroensis*, que se extienden durante la mayor parte del año, le permitirían asegurar la formación de frutos. Consecuentemente, se esperaría que durante el invierno y primavera se presente un amplio espectro de polinizadores, de manera similar a como se ha reportado para *Carnegia gigantea*, *Pachycereus pringlei* y *Stenocerus thurberi*, cactáceas columnares del Desierto Sonorense (Fleming *et al.*, 1996). El segundo periodo de floración durante el verano y el otoño podría estar relacionado con la llegada de murciélagos nectarívoros, por lo que se esperaría que hubiera una mayor relación entre *S. queretaroensis* y los polinizadores tendiendo hacia un sistema de polinización especialista. En este trabajo se ponen a prueba las hipótesis señaladas analizando los dos escenarios para la reproducción esperándose que los diferentes vectores de polen difieran en su efectividad.

## **OBJETIVOS**

- Caracterizar la biología de la polinización del cactus columnar *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum, en el límite sur del desierto Chihuahuense (en la región árida Queretana), para cada uno de sus dos periodos reproductivos.
- Analizar la variación temporal en la biología de la polinización entre los dos periodos reproductivos.
- Describir la biología floral, de *Stenocereus queretaroensis*, durante cada periodo.
- Determinar el papel de los visitantes florales, en la polinización de *Stenocereus queretaroensis*, así como, sus contribuciones a la producción de frutos y semillas, para cada uno de los periodos reproductivos.

## MATERIALES Y METODOS

### *La especie bajo estudio*

*S. queretaroensis* es una especie candelabroforme que alcanza los 6 m de altura con un tronco bien definido y numerosas ramas (Bravo-Hollis, 1978). Presenta de 6 a 8 costillas prominentes, con una distancia entre areolas de 1 cm, las cuales presentan fieltro café (casi negro) y glándulas (Bravo-Hollis, 1978); las espinas son radiales (de 6 a 9), gruesas aciculares y desiguales (Bravo, 1978). Las flores crecen en los lados de las ramas hacia la parte apical de la planta, son infundibuliformes de 10 a 12 cm de largo. Los segmentos exteriores del perianto son rojizos con interiores blancos con un leve tinte rosa (Bravo-Hollis, 1978; Pimienta-Barrios & Nobel, 1994). Los frutos varían de globosos a ovoides, de aproximadamente 6 cm de largo, con lana amarillenta y numerosas espinas, las cuales se desprenden cuando el fruto ha madurado, de finales de abril a junio (Bravo, 1978; Salcedo & Arreola, 1991). Las semillas son numerosas, pequeñas (de 1.5 mm aprox.), negras y frágiles (Bravo, 1978).

### *Zona de estudio*

La zona de estudio se encuentra en el poblado Cruz de Diego, municipio de Santa Catarina, Guanajuato (21° 07'0 .806" N, 100° 00'0 .079" W) a una altitud de 1500 a 1700 m s n m. Presenta una precipitación media anual que fluctúa entre los 450 y 630 mm y una temperatura media anual de 19° C (INEGI, 1986). En esta zona se desarrolla un matorral crasicaule donde sobresale la baja disponibilidad de plantas con síndrome de polinización quiropterófilo, siendo las únicas *Stenocereus dumortieri* y en menor cantidad *Stenocereus*

*queretaroensis* y *Agave* spp. El estrato arbustivo está formado por *Acacia constricta* (vara prieta), *Ambrosia cordifolia* (vara de cuete), *Bursera fagaroides* (xixote), *Celtis pallida* (granjeno), *Echinocereus berlandieri*, *E. stramineus* (agrito) y *Mimosa depauperata* (uña de gato) (Zamudio et al., 1992).

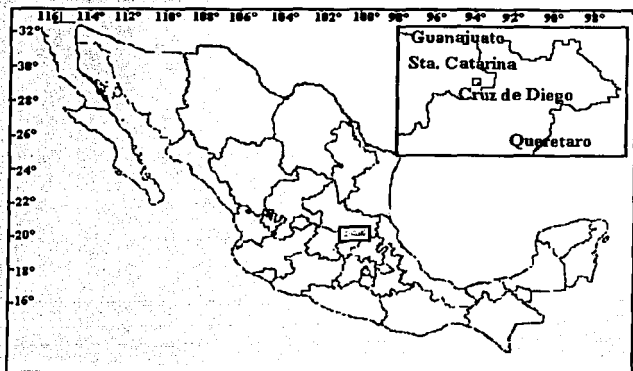


Figura 1. Localización geográfica de la zona de estudio.

### **Biología floral**

Para describir la biología floral de los dos periodos reproductivos, y determinar posibles variaciones morfométricas entre periodos, se seleccionaron 20 flores de 20 individuos, por periodo, a las cuales se les tomaron las siguientes medidas: longitud del ápice de los pétalos a la base de la flor, diámetro externo de la corola y diámetro interno del tubo floral (Figura 2). Para determinar el número de óvulos se tomaron 7 flores por periodo a las cuales se les contó el número de óvulos. El tiempo de los siguientes eventos fue monitoreado: apertura y

cierre de las flores, los cambios en la turgidez de anteras y estigma, se hizo en 20 flores, revisándolas cada 2 horas desde la apertura hasta el cierre.

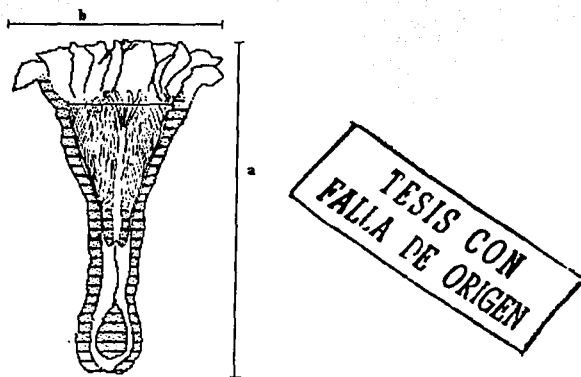


Figura 2. Esquema de los datos morfológicos de la flor: (a) = longitud total, (b) = diámetro externo y (c) = diámetro interno (tomado de Valiente-Banuet *et al.*, 1997a).

### ***Producción de néctar***

Para determinar la producción de néctar de *S. queretaroensis* en los 2 periodos reproductivos, se emplearon 10 flores tomadas al azar de 7 individuos, en el primer periodo y 6 flores tomadas de 6 individuos, para el segundo periodo. Las flores fueron aisladas antes de la antésis con bolsas de organza para evitar el consumo de néctar por los visitantes florales. El volumen de néctar se midió cada 2 horas, a partir de la apertura y hasta que las flores dejaron de producir néctar. La extracción y medición del néctar, se hizo con jeringas de insulina de 1 ml graduadas cada 0.1 ml, y la concentración de azúcares se midió con un refractómetro manual (Erma Brix/ ATC 113 Mo.).



### ***Intensidad de la floración***

Con el fin de determinar la intensidad de floración y estimar los recursos disponibles para los polinizadores de *S. queretaroensis*, se contaron el número de flores de 20 individuos reproductivos durante cada uno de los periodos, contando las flores a cada individuo por noche, durante 12 noches en cuatro salidas distribuidas 2 en febrero, 8 en marzo y 2 en abril para el periodo de invierno-primavera. Para el segundo periodo se colectaron los datos durante 9 noches 1 en agosto, 6 en septiembre y 2 en octubre del 2001.

### ***Sistemas de cruzamiento***

Para caracterizar el sistema reproductivo y diferenciar la efectividad de los visitantes florales como polinizadores en cada periodo reproductivo, se establecieron 7 tratamientos de polinización utilizando un total de 422 botones florales, 275 en el primer periodo y 147 botones para el segundo (Cuadro 1) en 20 individuos de *S. queretaroensis* (Se emplearon los mismos individuos en ambos periodos). Los botones florales fueron marcados según el tratamiento de exclusión y cubiertos con bolsas de organza. Los tratamientos fueron los siguientes:

1. Autopolinización no manipulada: Los botones florales fueron embolsados, y se dejaron hasta que abortaron o produjeron frutos.
2. Autopolinización manual: Los botones florales fueron embolsados, y una vez que las flores abrieron se polinizaron manualmente frotando las anteras tomadas de flores de la misma planta con el estigma.

3. Polinización manual cruzada: Los botones florales fueron embolsados, y una vez que las flores abrieron se polinizaron manualmente, frotando las anteras tomadas de flores de otras plantas (N=10), con el estigma.

4. Polinización diurna: Los botones florales fueron embolsados previo a la antésis, y las flores fueron desembolsadas al amanecer para que únicamente las visitaran animales diurnos. Las bolsas fueron colocadas de nuevo cuando las flores cerraron.

5. Polinización nocturna: Los botones florales fueron embolsados, y una vez que las flores abrieron se expusieron a los visitantes nocturnos, poniendo las bolsas de nuevo al amanecer.

6. Exclusión de vertebrados diurnos: Las flores fueron embolsadas hasta el amanecer y fueron cubiertas con una jaula hecha de tela de alambre hexagonal de 2 cm permitiendo con esto, solo la visita de insectos. Este tratamiento de polinización solo se aplicó en el periodo de primavera.

7. Control: Los botones florales fueron marcados únicamente hasta que la flor cerró para posteriormente ser embolsadas.

Todas las flores embolsadas fueron monitoreadas hasta que abortaron o produjeron frutos (tasa de fructificación), en cada uno de los dos periodos reproductivos.

Cuadro 1. Número de flores asignadas a cada tratamiento de exclusión para el primer y segundo periodos reproductivos.

Tratamiento	Número de flores	
	Primer periodo	Segundo periodo
Autopolinización no manipulada	20	18
Autopolinización manual	21	15
Polinización manual cruzada	47	18
Polinización diurna	50	32
Polinización nocturna	60	38
Exclusión de vertebrados diurnos	21	No se aplicó
Control	56	26

### *Visitantes florales*

Para identificar a los visitantes diurnos y nocturnos (aves y murciélagos) durante los dos periodos reproductivos, se utilizaron seis redes de niebla (12 m de largo y 3 m de alto) distribuidas en el área de estudio. Los muestreos se realizaron a través de los dos periodos reproductivos de *S. queretaroensis*. Para el primer periodo las redes permanecieron abiertas desde el atardecer, a partir de las 1900 h, y hasta las 11 h del día siguiente, con el fin de capturar tanto visitantes diurnos como nocturnos. Los muestreos se llevaron a cabo durante 10 noches los días 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 29, 30, 31 de marzo y 1 de abril haciendo un total de 928 h red, de las cuales 638 h fueron durante la noche y 290 h durante el día. En el segundo periodo las redes permanecieron abiertas desde el atardecer a las 1900 h y hasta las 12 h del día siguiente, una hora más que en el primer periodo. Los muestreos fueron durante 6 noches (1, 2, 21, 22, 23 y 24 de septiembre) para un total de 510 h red distribuidas 330 h en la noche y 180 h durante el día. Las redes fueron examinadas cada media hora. Asimismo, se capturaron todos los insectos que se encontraron en las flores y durante 2 noches se puso una trampa de luz para capturar insectos nocturnos. Todos los insectos fueron capturados con la ayuda de pinzas y redes entomológicas.

Para comparar las abundancia de aves y murciélagos entre los dos periodos, para los organismos capturados se utilizó la relación: para aves  $(ave / (h * día-red) * 100)$ , y para murciélagos  $(murciélago / (h * noche-red) * 100)$  según Rojas-Martínez *et al.* (1999). Asimismo cada organismo capturado fue identificado y se hicieron preparaciones de polen, las que consistieron en frotar un cubo de gel de fuchsina sobre el cuerpo de los animales (Beattie, 1971). El cubo se montó en un portaobjetos, el cual fue examinado en un microscopio óptico (Olympus BX40), y se compararon con preparaciones hechas previamente con polen tomado de flores dentro del área de estudio. Así, la presencia del polen de *S. queretaroensis*, en el cuerpo de cada animal capturado se tomó como evidencia de la visita de éste a las flores.

### *Eficiencia de los polinizadores*

Para medir la eficiencia de la polinización de los diferentes gremios animales (diurnos y nocturnos) en los tratamientos de polinización que tuvieron algún éxito, en cada uno de los periodos reproductivos se calculó el seed-set, el cual es el número promedio de semillas producidas por frutos de cada tratamiento, en relación al número promedio de óvulos por flor. Tomando en cuenta que por cada grano de polen depositado en el estigma se produce una semilla, se consideró como polinizador más eficiente a aquel que deposita una mayor cantidad de polen en el estigma, dando como resultado un alto número de semillas, y por lo tanto un seed-set mayor. Así el polinizador más eficiente es aquel que contribuye con el seed-set más alto (Ornduff, 1970).

### ***Análisis estadístico***

Los datos de morfología floral, número de óvulos, así como la producción de néctar y la concentración de azúcares por flor en cada periodo reproductivo, fueron comparados mediante pruebas de t. Los datos obtenidos de los experimentos de polinización para ambos periodos se analizaron utilizando ANOVA de dos vías con dos factores: tratamiento y periodo, con el fin de determinar si existen diferencias significativas entre el "seed set" entre cada tratamiento y entre periodos (Zar, 1984). Todas las pruebas estadísticas se realizaron con el programa SPSS (19XX)

Con este análisis se pusieron a prueba las siguientes hipótesis:

Ho i: No hay diferencias en la eficiencia de los polinizadores, ni entre tratamientos, ni entre periodos.

Ho ii: En ambos periodos el seed-set del tratamiento de polinización nocturna es menor al de los tratamientos restantes.

## RESULTADOS

### *Biología floral*

*Stenocereus queretaroensis* presenta flores nocturnas de un solo día en ambos periodos. En el periodo de primavera las flores comienzan a abrir a las 1900 h, encontrándose totalmente abiertas a las 2030 h y cerrando a las 1500 h del día siguiente. Las flores presentaron una longitud total de 7.6 cm (N=20 EE=0.18) (cuadro 2). Las anteras y el estigma permanecieron turgentes durante toda la noche, y parte del día, y en algunas flores el estigma ya estaba turgente aun antes de que la flor abriera por completo, sobresaliendo este del botón floral.

En el periodo de otoño las flores de *S. queretaroensis* presentaron dos tiempos de apertura: las primeras flores comenzaron a abrir a las 1900 h, y se hallaron totalmente abiertas a las 2030 h, las flores restantes comenzaron a abrir a las 2200 h y estaban totalmente abiertas a las 2400 h. Las anteras y estigmas de ambos tipos de flores permanecieron turgentes, durante la noche y ambos tipos de flores cerraron a las 1500 h del día siguiente.

Se encontraron diferencias significativas entre periodos únicamente en el diámetro interno, no así en el número de óvulos, la longitud total y diámetro externo de las flores (Cuadro 2)

Cuadro 2. Características morfométricas de las flores de *S. queretaroensis* (medias  $\pm$  error estándar N=20), y número de óvulos (medias  $\pm$  error estándar N=7) en los dos periodos reproductivos

Datos morfométricos	Primavera	Otoño	GL	F	P
Longitud total	7.6 $\pm$ 0.18	8.5 $\pm$ 1.74	39	0.81	0.81
Diámetro interno	2.4 $\pm$ 0.082	2.8 $\pm$ 1.54	39	0.668	0.0001
Diámetro externo	6.2 $\pm$ 0.15	6.6 $\pm$ 1.54	39	0.131	0.111
No de óvulos	1605.86 $\pm$ 140.78	1546.14 $\pm$ 166.02	12	0.243	0.788

### ***Producción de néctar***

La producción de néctar en ambos periodos fue durante la noche. En primavera comenzó a las 2100 h y concluyó entre las 0700 y las 0900 h (Cuadro 3). La producción de néctar fue constante y acumulativa, durante toda la noche y al no ser reabsorbido por las flores, permanece disponible para los visitantes diurnos. El volumen promedio de néctar producido por flor fue 1.049  $\pm$  0.1885 ml N=10 (Cuadro 3). En el otoño la producción de néctar comenzó a las 2100 h y concluyó entre las 0500 h y las 0700 h, también fue constante y acumulativa, y tampoco se encontró evidencia de reabsorción al no ser consumido por los visitantes. El volumen promedio de néctar producido por flor fue 1.06  $\pm$  0.13 ml N=6.

No se encontraron diferencias significativas en el volumen de néctar producido por flor, así como tampoco en la concentración de azúcares en el néctar por flor entre los dos periodos reproductivos.

Cuadro 3. Producción de néctar por flor por noche y concentración de azúcares por flor, en los dos periodos reproductivos. (media  $\pm$  error estandar, grados de libertad, F y P).

Producción de néctar	Primavera	Otoño	GL	F	P
Volumen producido	1.05 ml $\pm$ 0.19	1.06 ml $\pm$ 0.13	14	2,121	0.918
Concentración de azúcares	20.73 % $\pm$ 2.01	18.11 % $\pm$ 2.10	14	3,967	0.144

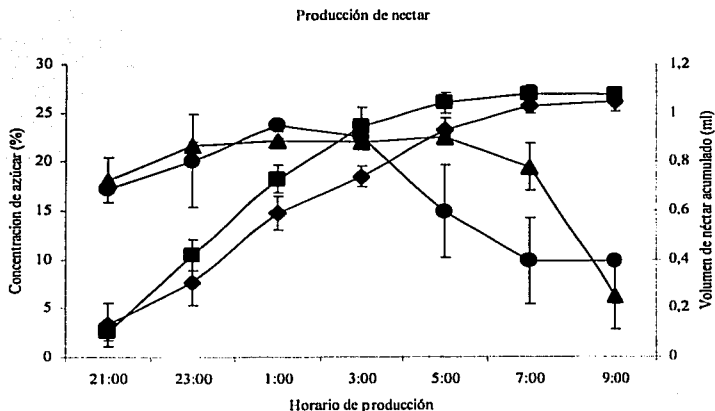


Figura 3. Comparación de la producción de néctar, y de la concentración de azúcares en los 2 periodos reproductivos del *S. queretaroensis*: Volumen acumulado primer periodo (◆) y volumen acumulado durante el segundo periodo (■). Concentración azúcares en el primer periodo (▲) y en el segundo periodo (●)

### Intensidad de floración

El primer periodo de floración de *Stenocereus queretaroensis* ocurre de enero a mayo, con una floración máxima en marzo (Figura 4), llegándose a encontrar en algunos individuos hasta 40 flores por noche. El número de flores producidas por individuo por cada noche en febrero fue de  $1.2 \pm 1.4$ , en marzo de  $6.9 \pm 4.5$ , esta producción comienza a disminuir en



abril con  $2.6 \pm 3.3$  flores por planta, y es en este mes cuando la producción de frutos comienza, la cual alcanza su punto máximo en mayo y junio. El segundo periodo de floración es de julio a noviembre, el número de flores producidas fue menor a la registrada durante el primer periodo, y que solo el 75 % de los individuos que se emplearon en el periodo de primavera (N=20) produjeron flores. La producción máxima de flores se presentó en agosto con  $2.5 \pm 0.76$ , la cual fue disminuyendo y hacia noviembre, casi no hay flores. La producción de frutos comienza a mediados de octubre y alcanza su punto más alto en noviembre.

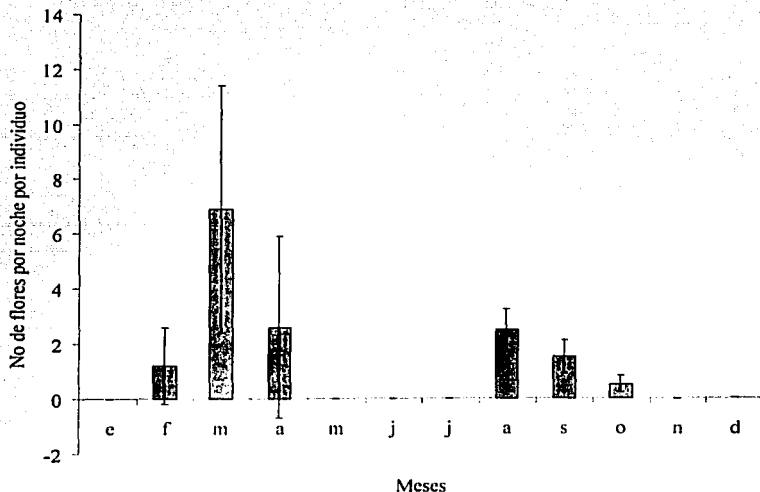


Figura 4. Producción promedio de flores por noche por individuo de *S. queretaroensis* en los meses de febrero, marzo, abril correspondientes al periodo primavera y agosto, septiembre y octubre del periodo de otoño durante el año 2001, en el estado de Guanajuato (promedios  $\pm$  EE; N=20 plantas).

### *Sistemas de cruzamiento*

*S. queretaroensis* es una planta autoincompatible, ya que tanto los tratamientos de auto polinización no manipulada como los de autopolinización manual abortaron en un 100% en ambos periodos reproductivos. A diferencia de la producción de frutos por polinización manual cruzada, la cual en primavera fue del 45% y en otoño del 33%. En la primavera los visitantes diurnos y nocturnos contribuyeron a la producción de frutos, a excepción de los insectos diurnos, ya que en el tratamiento de exclusión para vertebrados diurnos, las flores abortaron en un 100%.

Cuadro 4. Producción de frutos y tasa de fructificación (Fruit-set) en *S. queretaroensis* para los siete tratamientos de polinización durante los meses de marzo y abril del 2001 (primavera) y los seis en septiembre y octubre de 2001 (otoño).

Tratamiento	Primavera			Otoño		
	No	Frutos producidos	Tasa de fructificación	No	Frutos producidos	Tasa de fructificación
Autopolinización no manipulada	20	0	0	18	0	0
Autopolinización manual	21	0	0	15	0	0
Polinización manual cruzada	47	21	45%	18	6	33%
Polinización diurna	50	4	8%	32	0	0
Polinización nocturna	60	9	15%	38	10	26%
Exclusión de vertebrados diurnos	21	0	0	-	-	-
Controles	56	6	11%	26	11	42%

En este periodo el tratamiento que produjo el mayor número de frutos, fue el de polinización manual cruzada, sobre la polinización diurna, polinización nocturna e incluso fue mayor a los controles (Cuadro 4). En cambio, durante el otoño los visitantes nocturnos fueron los únicos organismos que contribuyeron a la producción de frutos, y su tasa de fructificación (fruit-set) fue mayor a la registrada en el primer periodo. Además en este periodo el tratamiento que produjo el mayor número de frutos, incluso sobre la polinización manual cruzada fue el control.

### *Visitantes florales*

Las flores de *S. queretaroensis* son visitadas por animales diurnos y nocturnos en ambos periodos, y aun previo a la antésis, en el botón floral se pueden ver hormigas y avispas, las cuales son atraídas por las gotas de azúcar que secretan los botones. Dentro de los visitantes nocturnos se observaron murciélagos, de los cuales se capturaron 3 especies de la subfamilia Glossophaginae: *Glossophaga soricina*, *Leptonycteris curasoae* y *Leptonycteris nivalis* (Figura 5). En el periodo de primavera se capturaron un total de 6 murciélagos (0.94 murciélagos/ (h\* noche-red)\*100). No se observaron insectos nocturnos visitando la flor. Dentro de los visitantes diurnos de *S. queretaroensis* se identificaron aves e insectos, los cuales fueron más abundantes que los visitantes nocturnos. Las aves que se observaron visitando a *S. queretaroensis* fueron: *Cyananthus latirostris*, *Amazilia violiceps*, *Melanerpes aurifrons* y *Archilocus alexandri* se capturaron un total de 19 aves (6.6 aves/ (h\* día-red)\*100). Los insectos que se observaron visitando las flores fueron: abejas (*Apis mellifera*), Avispas (*Vespidae -Polistes*), coleópteros (Nitidulidae) y hormigas. Estos organismos aportaron el mayor número de visitas a las flores, pero las observaciones

efectuadas indican que durante el forrajeo, éstos no tocan el estigma, ya que enfocaban su actividad en los estambres y casi siempre sus visitas se restringían a flores del mismo individuo, por lo que se pueden considerar como ladrones de polen y néctar, ya que aprovechan el recurso sin aportar beneficios en la reproducción de la planta.

En el otoño, las flores de *S. queretaroensis* fueron visitadas por murciélagos y esfíngidos, se capturaron 26 murciélagos de las especies *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga soricina* (Cuadro 8), obteniéndose (7.88 murciélagos/ (h\* noche-red) \*100), lo cual indica una mayor abundancia de murciélagos nectarívoros a la registrada durante la primavera. En el caso de los esfíngidos no se puede descartar que sean capaces de polinizar las flores de *S. queretaroensis*, pero debido a su tamaño, estos no son tan efectivos en la polinización como los murciélagos (Baker, 1961), además que no se observó una correspondencia de la anatomía floral con la de los esfíngidos. Dentro de los visitantes diurnos que se observaron visitando las flores, de igual forma que en primavera, los insectos fueron los visitantes más frecuentes y abundantes, observándose, abejas (*Apis mellifera*), avispas (*Vespidae* y *Vespidae-polistes*), moscas (*Syrphidae*), coleópteros (*Nitidulidae*) y chinches (*Reduvidae*). Las aves que se observaron visitando a *S. queretaroensis* fueron: *Amazilia violiceps*, *Melanerpes aurifrons*, capturándose 13 en total, (8.33 aves/ (h\* día-red)\*100). (Figura 5)

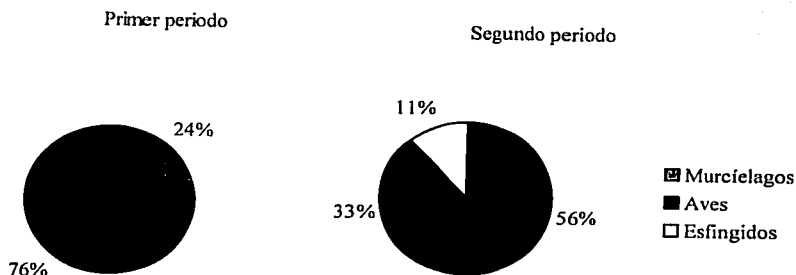


Figura 5. Abundancia relativa de organismos visitantes de *S. queretaroensis*, durante los dos periodos reproductivos

### *Muestras de polen*

Se revisaron un total de 101 muestras tomadas a los organismos capturados durante los dos periodos reproductivos, 40 en el primer periodo y 61 en el segundo periodo respectivamente (Cuadro 5).

Cuadro 5. Análisis de las muestras tomadas a los organismos visitantes de *S. queretaroensis* capturados en los meses de marzo, abril (primer periodo) y septiembre (segundo periodo)

Especie	Primavera		Otoño	
	Capturados	Con polen	Capturados	Con polen
<b>Aves</b>				
<i>Amazilia violiceps</i>	1	0	2	2
<i>Auriparus flaviceps</i>	1	0	-	-
<i>Calothorax lucifer</i>	1	0	-	-
<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	1	1	1	1
<i>Campylorhynchus gularis</i>	1	0	-	-
<i>Carduellis psaltria</i>	-	-	1	1
<i>Melanerpes aurifrons</i>	-	-	5	5
<i>Contopus sordidulus</i>	-	-	2	0
<i>Cynantus sordidus</i>	1	0	-	-
<i>Dendroica coronata</i>	1	0	-	-
<i>Dendroica kirtandii</i>	1	0	-	-
<i>Empidonax fulvifrons</i>	1	0	-	-
<i>Myiarchus cinerascens</i>	1	0	-	-
<i>Picoides scalaris</i>	1	0	1	1
<i>Spizella atrogularis</i>	1	1	-	-
<i>Troglodites aedon</i>	-	-	1	0
<i>Toxostoma curvirostre</i>	1	0	-	-
<i>Thryomanes bewickii</i>	1	0	-	-
<i>Vermivora celata</i>	5	1	-	-
<b>Murciélagos</b>				
<i>Glossophaga soricina</i>	3	2	1	1
<i>Leptonycteris curasoae</i>	2	1	25	25
<i>Leptonycteris nivalis</i>	1	1	-	-
<b>Insectos</b>				
Apidae-Bombinae	3	1	2	2
<i>Apis mellifera</i>	5	5	3	3
Blatidae	-	-	1	0
Bupestriidae -Psiloptera	-	-	1	0
Esfingidos	-	-	3	1
Nitidulidae	-	-	1	1
Reduvidae	-	-	1	0
Sphecidae-Sceliphrinae	-	-	1	1
Tabanidae	4	1	1	1
Tiphiidae	-	-	1	0
Vespidae	2	2	2	2
<i>Vespidae Polistes</i>	3	2	2	2

### ***Eficiencia de los polinizadores***

Durante la primavera, las flores de *S. queretaroensis* visitadas por polinizadores nocturnos produjeron un mayor número de semillas (seed-set del 47%) que las flores expuestas a los polinizadores diurnos (seed-set del 19%). En cambio en el otoño las flores visitadas por polinizadores nocturnos, aparte de ser las únicas que produjeron semillas (seed-set del 63%), en este tratamiento se produjeron, incluso más semillas que las registradas en el tratamiento de polinización manual cruzada (Cuadro 6).

#### **Cuadro 6.**

Producción de semillas por tratamiento (promedio  $\pm$  error estándar) y "seed set" por periodo para los experimentos de exclusión que produjeron frutos. El número de óvulos fue: En primavera de  $1605.86 \pm 140.78$  y de  $1546.14 \pm 166.02$  para el otoño respectivamente.

Tratamientos	Invierno-Primavera		Verano-Otoño	
	Producción de Semillas	Semillas/óvulos (Seed-set)	Producción de semillas	Semillas/óvulos (Seed-set)
Polinización manual cruzada	848.14 $\pm$ 83.1	53%	935 $\pm$ 144.4	60%
Polinización diurna	305.50 $\pm$ 110.3	19%	0	0
Polinización nocturna	762.11 $\pm$ 180.5	47%	972.56 $\pm$ 139.4	63%
Control	534.17 $\pm$ 136.9	33%	894.46 $\pm$ 136.7	58%

Los análisis de varianza realizados para ambos periodos indicaron que no hubo diferencias significativas en el seed-set entre tratamiento (Cuadro 7). Por otro lado el análisis de varianza de dos vías realizado con los cuatro tratamientos que produjeron frutos durante la primavera, más los tres tratamientos del otoño, demostró que tampoco hay diferencias significativas en el seed-set, ni entre tratamiento por periodo, ni entre tratamientos. Debido a la alta varianza en el número de semillas registradas en cada tratamiento, solamente se

encontraron diferencias significativas en el seed-set entre periodos, siendo mayor en el periodo de otoño (Cuadro 8). Prueba de Tukey (Cuadro 9).

Cuadro 7. Análisis de varianza de una vía aplicado a los 4 tratamientos que produjeron frutos en la primavera y a los 3 tratamientos que produjeron frutos en el otoño.

Periodo	Fuente de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	F	P
Primavera	Entre grupos	0,453	3	2,350	0,089
	Dentro de los grupos	2,331	36	6,475E-02	
Otoño	Entre grupos	1,188E-02	2	0,080	0,923
	Dentro de los grupos	1,701	23		

Cuadro 8. Análisis de varianza de dos vías aplicado a los 4 tratamientos que produjeron frutos durante el periodo (invierno-primavera), y los 3 del periodo (verano-otoño) Polinización nocturna, controles, polinización manual cruzada, polinización diurna.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	F	P
Modelo	0.816 <sup>a</sup>	6	1.990	0.081
Tratamiento	0.38	3	1.745	0.168
Periodo	0.330	1	4.829	0.032
Tratamiento/ periodo	5.857E-02	2	0.428	0.654

Cuadro 9. Comparación múltiple de Tukey, variable dependiente: Seed-set. El numero 1 se refiere al periodo de primavera, y el numero 2 al periodo de otoño.

Tratamiento	Polinización nocturna 1	Controles 1	Polinización manual cruzada 1	Polinización diurna 1
Polinización nocturna 2		0.910	1.000	0.086
Controles 2	0.910		0.916	0.201
Polinización manual cruzada 2	1.000	0.916		0.080



## DISCUSIÓN

La hipótesis central de este trabajo planteó que los dos periodos discretos de floración de *S. queretaroensis* al ocurrir bajo diferentes condiciones de abundancia y predecibilidad de polinizadores, así como de diferencias en la biología floral, propiciarían cambios en el sistema de polinización, pudiendo ser polinizado en un periodo por visitantes diurnos y nocturnos, para posteriormente, en el siguiente periodo, ser polinizado solamente por visitantes nocturnos. Pasando así de un sistema de polinización generalista a uno especializado.

El comportamiento fenológico de *S. queretaroensis* en la zona árida queretana, contrasta con lo reportado para las poblaciones del estado de Jalisco, donde la planta solo cuenta con un periodo reproductivo anual y los crecimientos reproductivo y vegetativo se encuentran separados (Pimienta-Barrios y Nobel, 1998; Pimienta-Barrios, 1999). En el periodo de invierno y primavera, ambas poblaciones de *S. queretaroensis* coinciden en su periodo reproductivo, el cual es igual, en contraste durante el periodo de verano y otoño (agosto, septiembre, octubre y noviembre), las poblaciones de *S. queretaroensis* de Jalisco tienen su crecimiento vegetativo (Pimienta-Barrios y Nobel, 1998; Pimienta-Barrios, 1999), mientras que, en Guanajuato y Querétaro se lleva a cabo el segundo periodo reproductivo. Teniendo los crecimientos vegetativo y reproductivo traslapados. Estas diferencias en la fenología podrían estar relacionadas con el manejo (Casas *et al.*, 1999; Otero-Arnaiz *et al.*, en preparación), ya que en el estado de Guanajuato *S. queretaroensis* se encuentra principalmente asociado a asentamientos humanos, y en huertos.

La presencia del segundo periodo reproductivo de *S. queretaroensis*, podría darse como respuesta a la baja abundancia de polinizadores presentada en el primer periodo y a la

coexistencia con *Stenocereus dumortieri*, la cual alcanza densidades de hasta 400 individuos por hectárea (Torres., en preparación) y que al florecer sincrónicamente podrían determinar una posible competencia por polinizadores entre ambas especies, ocasionando así una baja tasa de fructificación en *S. queretaroensis*. De esta manera, el alargamiento del periodo reproductivo aseguraría la producción de semillas. Según Gleeson (1981) la coexistencia entre especies que comparten polinizadores puede ser posible cuando ciertos mecanismos previenen la competencia como podrían ser las divergencias en las fenologías dando como consecuencia una extensión del periodo reproductivo, o la presencia de un segundo periodo. Así por ejemplo, se ha citado que especies como *S. griseus* y *Subpilocereus repandus* en Curaçao, presentan periodos reproductivos muy largos que se extienden durante la mayor parte del año (Petit & Pors, 1995; Petit, 2001), lo cual ha sido interpretado como una forma de asegurar la producción de frutos en condiciones de baja abundancia de polinizadores.

Se observaron diferencias en la producción de flores, siendo mayor durante el invierno y la primavera. Esta mayor cantidad de flores producidas por *S. queretaroensis*, podría ser una respuesta a las variaciones en la cantidad de recursos disponibles para la maduración de los frutos, a la competencia por recursos maternos (Pimienta-Barrios, 1999) o a las variaciones en el éxito de polinización (Sutherland, 1986). De esta forma al haber más producción de flores, se tiene mayor cantidad de néctar y polen para los visitantes. En ambos periodos la mayor producción de néctar, así como la mayor concentración de azúcares ocurrió en las primeras horas después de la antésis, tiempo en el que los murciélagos nectarívoros tienen las mayores demandas energéticas (Nassar *et al.*, 1997), y

que coincide con el periodo de mayor actividad de los murciélagos dentro del área de estudio.

Las diferencias en la producción de néctar, se registraron únicamente, en el tiempo de secreción, el cual es mayor durante la primavera, permitiendo así, que hubiera néctar disponible durante parte del día para los animales diurnos (aves), los cuales al visitar las flores pueden actuar como polinizadores. Esta situación cambia en el periodo de otoño, donde la producción de néctar concluye entre las 0500h y las 0700h restringiendo el néctar casi exclusivamente a los visitantes nocturnos (murciélagos y esfingidos), propiciando así, diferencias en las interacciones entre *S. queretaroensis* y sus polinizadores en ambos periodos reproductivos.

Así en el periodo invierno-primavera *S. queretaroensis* puede ser polinizado tanto por murciélagos como por aves, tal como sucede con *Carnegia gigantea*, *Pachycereus pringlei* y *Stenocerus thurberi* algunas de las cactáceas del Desierto Sonorense, las cuales a pesar de presentar flores quiropterófilas son polinizadas exitosamente por visitantes diurnos como insectos y aves (Fleming *et al.*, 1996). En este periodo, la mayor producción de frutos registrada por el tratamiento de polinización manual cruzada nos indica que hay una limitación de polinizadores efectivos (Sutherland, 1986; Zimmerman, 1990). En contraste en el periodo verano-otoño, los visitantes nocturnos fueron los únicos organismos que contribuyeron a la producción de frutos. Así mismo, en este periodo los tratamientos de control fueron los que contribuyeron con la mayor producción de frutos, aun sobre la polinización manual cruzada por lo que a diferencia del periodo de invierno-primavera en éste no hay limitación de polinizadores (Sutherland, 1986; Zimmerman, 1990), y que coincide con el considerable aumento en la densidad de murciélagos, la cual fue mayor a la del periodo invierno-primavera con  $(7.88 \text{ murciélagos}/(\text{h} \cdot \text{noche-red}) \cdot 100)$ .

Los resultados obtenidos nos indican que los visitantes nocturnos, en este caso los murciélagos, son los polinizadores mas eficientes, y que hay variaciones en la eficiencia de éstos como polinizadores entre periodos. Así, el aumento en el fruit-set por polinizadores nocturnos, y las diferencias entre periodos en el seed-set, podrían estar relacionados con la condición de flores solitarias descrito por (Ramírez & Berry, 1995), aspecto que coincide con la disminución en la producción de flores que se presentó en otoño y directamente relacionados con el aumento en la abundancia de los murciélagos nectarívoros dentro del área de estudio. De esta forma al haber menor número de flores permite que tengan mayor número de visitas, depositándose así grandes cantidades de polen en el estigma. Esta situación coincide con lo observado por Rojas-Martínez *et al.*, (1999), quienes indican que en el verano hay un aumento en las poblaciones de murciélagos nectarívoros entre los 21° y los 29° de latitud N en México.

Considerando los resultados de ambos periodos en conjunto, *S. queretaroensis* durante el invierno-primavera el sistema de polinización puede considerarse como generalista, ya que es polinizado exitosamente por aves como colibríes (Trochilidae) y carpinteros (Picidae), así como por murciélagos, lo cual podría deberse a la alta variación en la distribución y abundancia, y por lo tanto la impredecibilidad en la disponibilidad de los polinizadores nocturnos dentro de la zona árida queretana (Waser *et al.*, 1996; Gómez y Zamora, 1999). En tanto que durante el verano-otoño al ser *S. queretaroensis* la única planta quiropterófila dentro de la región, en estado reproductivo, ésta se constituye como un importante recurso (polen, néctar y frutos) para los murciélagos nectarívoros. De esta manera, *S. queretaroensis* muestra un sistema mixto de polinización similar a lo reportado para *Weberbauerocereus weberbaueri* en Perú, cactácea que exhibe características florales relacionadas con la polinización por murciélagos y colibríes (Sahley, 1996), y cuyo sistema

mixto se ve afectado por los eventos del Niño, los cuales influyen la biología de polinización a causa de la sequía y la reducción en la abundancia de los polinizadores (murciélagos nectarívoros).

En conclusión, *S. queretaroensis* es una especie auto incompatible que muestra dos periodos reproductivos en los cuales se encontraron diferencias marcadas en la eficiencia de los polinizadores. Durante el periodo invierno-primavera la especie muestra un sistema generalista de polinización en donde aves, principalmente los colibríes (*Amazilia violiceps* y *Calothorax lucifer*) y el pájaro carpintero (*Centurus aurifrons* y *Picoides scalaris*) son los principales polinizadores. Durante el periodo verano-otoño la especie es exclusivamente polinizada durante la noche, siendo *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga soricina* las especies que contribuyen al éxito reproductivo. El patrón generalista en el primer periodo podría ser explicado hipotéticamente por la escasez e impredecibilidad en la disponibilidad de polinizadores, propiciado o dado no solo por una disminución real del número de murciélagos en la zona de estudio durante esta época del año, sino también por la posible competencia por los mismos entre *S. queretaroensis* y *S. dumortieri*, hecho que podría tener un impacto importante. Estudios posteriores habrán de abordar estos aspectos con detalle.

## LITERATURA

- Baker, H.G. (1961). The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *The Quarterly review of biology* 36: 64-73.
- Beattie, A. J. (1971). A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan Pacific Entomologist* 47: 82.
- Bravo-Hollis, H. (1978). *Las cactáceas de México*. 2ª. Ed. Instituto de Biología. UNAM. México.
- Bravo-Hollis, H., Scheinvar, L. (1995). *El interesante mundo de las cactáceas*. Fondo de Cultura Económica. México D. F.
- 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
- Faegri, K & Van der Pijil, L. (1979). *The principles of pollination ecology*. 3<sup>rd</sup> revised edition. Pergamon Press, Oxford and New York.
- Fleming, T., Tuttle, M. & Horner, M. (1996). Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal, pollinators in three species of Sonoran desert columnar cacti. *The southwestern Naturalist* 41: 257-269.
- Gleeson, S. (1981) Character Displacement in Flowering Phenologies. *Oecologia* 51:294-295.

- Godinez-Alvarez, H., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martinez, A. (2002). The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617-2629.
- Gómez, J. & Zamora, R. (1999). Generalization vs specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* 80:796-805.
- INEGI. (1986). *Síntesis Geográfica, Nomenclátor y Anexo Cartográfico del Estado de Querétaro*. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. México D. F.
- Lomelí-Mijes, E. Y Pimienta-Barrios, E. (1993). Demografía reproductiva del pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (weber) Buxbaum). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 38: 13-20
- Nassar, M., Ramírez, N., & Linares, O. (1997). Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-927.
- Nobel, S. P.(1988). *Environmental biology of agaves and cacti.*, Cambridge University Press. New York, U.S.
- Ornduff, R. (1970). Incompatibility and the pollen economy of *Jepsonia parryi*. *American journal of Botany* 57: 1036-1041
- Petit, S. & Pors, L., (1995). Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar-feeding bats on Curaçao. *Conservation Biology* 10: 769-775.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Bartolo, C., Pérez-Negrón, E., & Valiente-Banuet, A. (2003). Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central México: reproductive biology. *American Journal of Botany*.
- En preparación

- Petit, S. (2001). The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of arid environments* 49: 521-531.
- Pimienta-Barrios, & Nobel, P. S., (1994). Pitaya *Stenocereus* spp. cactaceae an ancient and modern fruit crop of Mexico. *Economic Botany* 48: 76-83.
- Pimienta-Barrios, E. & Nobel, P., S. (1995). Reproductive characteristics of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) and their relationships with soluble sugars and irrigation. *Journal of American Society of Horticulture Science* 120: 1082-1086.
- Pimienta-Barrios, E. & Nobel, P., S. (1998). Vegetative, reproductive and physiological adaptations to aridity of pitayo (*Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum). *Economic botany* 52: 391-401.
- Pimienta-Barrios, E., (1999). *El Pitayo en Jalisco y especies afines en México*. Universidad De Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.
- Piña-Lujan, (1977). Pitayas y otras cactáceas afines del estado de Oaxaca. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 22: 3-14.
- Ramírez, & P. E. Berry., (1995) Producción y Costo de Frutos y Semillas Relacionados a las Características de las Inflorescencias. *Biotropica* 27(2): 190-205.
- Rojas-Martinez, A. y Valiente-Banuet, A. (1996). Análisis comparativo de la quiróptero fauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlan, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana (n. s.)* 67: 1-23.



- Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M., Alcantara-Eguren, A., Arita, H. (1999). Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curazonae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography* 26: 1605-1077.
- Sahley, C., (1996). Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 83: 1329-1336.
- Salcedo, P. E. y Arreola, H., (1991). El cultivo del pitayo en Techalutla, Jalisco. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 36: 84-91.
- Sánchez-Mejorada, R. (1982). *Algunos usos prehispánicos de las cactáceas entre los indígenas de México*. Secretaria de Desarrollo Agropecuario. Gobierno del Estado de México. Toluca, México.
- Soriano, P. J., M. Sosa, & O. Rossel. (1991). Feeding habits of *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *Revista de Biología tropical* 39: 263-268.
- Sosa, M. Y Soriano, P. (1992) Los murciélagos y los cactus: Una relación muy estrecha. *Carta Ecológica*. 61: 7-10.
- Stebins, L. G. (1970). Adaptive 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.
- Thompson, J. N. (1994). *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

- Torres, A. *Biología de la polinización de Stenocereus dumortieri*. Tesis de Maestría en Ciencias. UNAM. México. En preparación.
- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. (1996). Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:103-119.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Arizmendi, M., y Davila, P. (1997)a. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331-341.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M., Davila, P. (1997)b. Pollination Biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* & *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452-455.
- Waser, N., Chittka, L., Price, M., Williams, N., Ollerton, J., (1996). Generalization in Pollination Systems, and why it Matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Zamudio, R., Rzedowski, J., Carranza, E. y Calderón, G. (1992). *Tipos de vegetación del Estado de Querétaro*. Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío. México D. F. pp 22.
- Zar, J. (1984). *Biostatistical Analysis*. Second Edition. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 718 pp
- Zimmerman, M. (1990). Nectar production, flowering phenology and strategies for pollination. In: Lovett Doust J & L (Eds), *Plant Reproductive Ecology: patterns and strategies*. Oxford: University press. 158 pp