324132

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

"BIOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN DE *Stenocereus dumortieri* (Cactaceae : Pachycereeae) EN EL VALLE DE TEHUACÁN Y EL LÍMITE SUR DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE"

BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

Biól. ALFONSO TORRES RUIZ

DIRECTOR DE TESIS: Dr. ALFONSO VALIENTE BANUET

México D. F. Octubre de 2003

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

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.

VNIVERSIDAD NACIONAL
AVTONOMA DE
MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 8 de septiembre de 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno(a) **Torres Ruíz Alfonso**, con número de cuenta 501004185, con la tesis titulada: **"Biología de la polinización de Stenocereus dumortieri (Cactaceae: Pachycereae) en el Valle de Tehuacán y el límite sur del desierto Chihuahuense."**, bajo la dirección del(a) **Dr. Alfonso Valiente Banuet.**

Presidente:	Dr. Alejandro Casas Fernández
Vocal:	Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez
Secretario:	Dr. Alfonso Valiente Banuet
Suplente:	Dra. Kathryn Elizabeth Stoner
Suplente:	Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez

Sin otro particular, quedo de usted.

A t e n t a m e n t e
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 9 de octubre de 2003.

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

A mis padres, con mucho cariño y admiración

A mi incondicional familia (Vero, Chucho, Josué, David, Juan, la Dra. Ivonne, Lotty, Jesús, la cala y magi)

A todos los que me han brindado su confianza y amistad

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis es el resultado del trabajo acumulado de mucha gente que colaboró tanto en trabajo de campo como en análisis y discusión, sin embargo si hay que señalar a alguien por algún error u omisión en este trabajo, ese soy yo.

Agradezco primeramente a mi director de tesis el Dr. Alfonso Valiente Banuet, por brindarme la oportunidad de participar en su equipo de trabajo y apoyarme en la realización de la tesis. Gracias también a los miembros de mi comité tortural: Dr. Alejandro Casas, Dra. Katherin Stoner, y el Vali por su tiempo, estimulo y paciencia.

Quiero agradecer a las personas que leyeron la tesis y me compartieron sus comentarios y correcciones, a los miembros del Jurado el Dr. Francisco Ornelas, Dr. Héctor Godínez, Dr. A. Casas, Dra. K. Stoner y Dr. A. Valiente. El Dr. Ken Oyama, Dr. Alberto Rojas y varios (quasi) doctores del laboratorio de comunidades leyeron el trabajo e hicieron valiosas aportaciones al mismo.

A mi familia por su apoyo en esta etapa de mi vida, particularmente a mis papas que siempre creyeron en mí.

A Tamara por su ayuda, y apoyo en todos los aspectos y por compartir su alegría

A mis cuatas y cuates de la UAQ, por su apoyo y amistad.
A mis cuates de toda la vida, Abundio y Juan.

A mis compañeros de laboratorio de ecología de comunidades y demás personas quienes me ayudaron en diversas etapas de este trabajo de campo y laboratorio, sin ellos este trabajo no hubiera llegado a su fin: Dra. Lugui, Javier, Juan Pablo, Jacinto, Adolfo, Tamara, Rocío, Pablo (el Che), Leti, Mónica, Damián, Amelia, Noe, el tio Alberto, Miguel, Carmen, Quena, Marta, José Luis Peña (Greñas), Chava, Aslam, Barba, Oscar, Abundio, José Luis Castillo (Mamut), Inés y Armando de la UAM. Gracias a todos ellos también por su amistad y los buenos momentos que pasamos. A Jesús Luna Cozar (UAQ) por la determinación de los insectos

A las comunidades de San Sebastián Frontera, Oaxaca y Cruz de Diego, Guanajuato; por permitirnos llevar a cabo el trabajo en sus terrenos y por brindarnos su ayuda desinteresada. Al comisariado ejidal de Cruz de Diego y su familia por su ayuda, también a la ardilla.

Finalmente agradezco el apoyo económico recibido del proyecto IN-DGAPA 208301 para realizar el trabajo de campo. Al CONACYT por haber otorgado la beca crédito (158230) para realizar estudios de posgrado. Al Instituto de Ecología de la UNAM por otorgar la beca estimulo para finalizar la escritura de tesis, además de la beca DGEP otorgada por la UNAM. Agradezco también a las organizaciones no gubernamentales IDEWILD por apoyar el proyecto con 6 redes de niebla y la Fundación Telmex- Hombre Naturaleza por la beca que me otorgó.

ÍNDICE

CONTENIDO	PAGINAS
I.- RESUMEN	1
II.- INTRODUCCIÓN GENERAL	3
III.- CAPITULO I.	
"Pollination biology of the columnar cactus *Stenocereus dumortieri* (Cactaceae) in the Tehuacan Valley, central Mexico"	16
IV.- CAPITULO II	
"Variación geográfica y temporal en la importancia de los polinizadores de *Stenocereus dumortieri* (Cactaceae : Pachycereinae) en el centro de México"	42
V.- DISCUSIÓN GENERAL	88

RESUMEN

Se estudió de una manera comparativa la biología de polinización del cactus columnar *Stenocereus dumortieri* (Scheidw.) Buxb. en el límite norte y sur de su distribución: En el extremo sur del desierto Chihuahuense y en el Valle de Tehuacan. Las poblaciones de ambas regiones difieren en la diversidad y predecibilidad temporal de los murciélagos polinívoros (Phyllostomidae; Glossophaginae). En el presente estudio se planteó la hipótesis de que la predecibilidad temporal de los principales polinizadores podría influir el sistema reproductivo y de polinización del cactus columnar *S. dumortieri*, específicamente se esperaba que en el límite norte de su distribución *S. dumortieri* presentaría un sistema generalista de polinización, mientras que en el sur (Valle de Tehuacán-Cuicatlán) un sistema especialista.

Para probar esta hipótesis, caracterizamos por dos periodos de floración consecutivos el sistema reproductivo y de polinización del cactus columnar *Stenocereus dumortieri* (Scheidw.) Buxb., en el contexto de su variación geográfica y temporal en la especificidad de polinización, comparando patrones de abundancia y predecibilidad de los visitantes florales en dos poblaciones a diferentes latitudes. Describimos las características florales de *S. dumortieri* en las dos zonas de estudio, incluyendo horario de secreción de néctar, concentración y proporción de azucares en el néctar, horario de apertura y cierre de la flor y receptividad estigmática. En cuanto a los visitantes florales se determino su eficiencia de polinización en términos de calidad y cantidad de polinización, incluyendo tasa de visita, densidad relativa, fidelidad de polinización y horario de actividad.

Los resultados de esta investigación indican que *S. dumortieri* posee flores hermafroditas autoincompatibles y el espectro de polinizadores efectivos varía espacio-temporalmente en relación con la densidad y predecibilidad de sus principales polinizadores efectivos. El murciélago polinívoro *Leptonycteris curasoae* resulto ser el principal polinizador de *S. dumortieri* en la zona del Valle de Tehuacan, mientras que en el desierto Queretano-Hidalguense fueron las aves las principales polinizadores de *S. dumortieri*. Los resultados indican que los insectos diurnos no juegan un papel importante como polinizadores de *S. dumortieri* en ninguna de las poblaciones estudiadas y que los polinizadores más eficientes en términos de calidad y cantidad de polinización independientemente de la población son los murciélagos Glosofaginos. La variación espacio-temporal en la importancia de los polinizadores diurnos y nocturnos detectada en este estudio, podría hacer inconsistentes las presiones de selección ejercidas por los polinizadores y así restringir la divergencia floral entre las poblaciones estudiadas. Los resultados obtenidos señalan el riesgo de asumir al polinizador efectivo en base solo a observaciones casuales y características florales, sin tomar en cuenta la variación geográfica y temporal en la interacción planta polinizador.

ABSTRACT

We studied in a comparative way the pollination biology of the columnar cactus *Stenocereus dumortieri* (Scheidw.) Buxb. in the north limit and south of their distribution: In the south end of the deserted Chihuahuense and in the Tehuacan Valley. The populations of both regions differ in the diversity and temporal predictability of the nectarivorous bats (Phyllostomidae; Glossophaginae). We prove the hypothesis that the temporal predictability of the main pollinators, could influence the reproductive and pollination system of the columnar cactus *S. dumortieri*, specifically we expected that in the north limit of its distribution *S. dumortieri* would present a generalist pollination system, while in the south (Tehuacan Valley) a specialist system.
To prove this hypothesis, we characterize for two consecutive flowering periods, the reproductive and pollination system of the columnar cactus *Stenocereus dumortieri* (Scheidw.) Buxb., in the context of their geographical and temporal variation in the pollination specificity, comparing patterns of abundance and predictability of the floral visitors in two populations to different latitudes. We describe the floral characteristics of *S. dumortieri* in the two study areas, including schedule of nectar secretion, concentration and proportion of sugars in the nectar, schedule of opening and closing of the flower and stigmatic receptivity. We determine the pollination efficiency of the floral visitors in terms of quality and quantity of pollination, including visit rate, relative density, pollination fidelity and schedule of activity.

The results of this investigation indicate that *S. dumortieri* possesses flowers hermaphrodite self-incompatible and its spectrum of effective pollinators varies in space-temporarily in relation with the density and predictability of their

main effective pollinators. The nectarivorous bat *Leptonycteris curasoae* is the main pollinator of *S. dumortieri* in the Tehuacan Valley, while in the desert Queretano-Hidalguense were the birds, the main pollinators of *S. dumortieri*. The results indicate that the insects don't play an important paper as pollinators of *S. dumortieri* in any of the studied populations and that the most efficient pollinators in terms of quality and quantity of pollination independently of the population they are the Glossophaginae bats. The geographic and temporal variation in the importance of the diurnal and nocturnal pollinators detected in this study, could make inconsistent the selection pressures exercised by the pollinators and in this way it could restrict the floral divergence among the studied populations. The results of this work point out the risk of assuming to the effective pollinator only based in casual floral observations and characteristic, without taking into account the geographical and temporal variation in the plant- animal interaction.

INTRODUCCIÓN

¿Qué determina la gran diversidad de formas florales en las angiospermas? Esta ha sido una de las principales preguntas en el campo de la biología floral por más de dos siglos (Waser, 1983). Darwin (1862) estableció, con base en su teoría de la selección natural, la idea central en la biología de la polinización de que la variación floral es resultado de relaciones coevolutivas entre las plantas y sus polinizadores (Waser, 1983; Waser *et al.*, 1996; Johnson & Steiner, 2000). Esta idea tiene su expresión en el concepto de "síndromes de polinización", el tema organizacional dominante en la biología de la polinización en los últimos 30 años (Stebbins, 1970; Faegri & Van der Pjil, 1979). Los síndromes de polinización han sido considerados como el conjunto de características adaptativas de las flores a clases específicas de polinizadores. Estas adaptaciones resultan por medio de la selección natural en relaciones especializadas planta - polinizador (Faegri & van der Pijl, 1979; Johnson & Steiner, 2000). Así, los polinizadores pueden actuar como agentes de selección, provocando divergencia floral, y como agentes de aislamiento reproductivo, previniendo el flujo genético entre especies incipientes (Grant, 1949; Stebbins, 1970; Bleiweiss, 2001); procesos ambos importantes en la tasa de diversificación de las angiospermas (Erikson & Bremer, 1992; Dodd *et al.*, 1999). Sin embargo recientemente la idea central de que los sistemas de polinización tienden hacia la especialización ha sido cuestionada (Waser *et al.*, 1996; Ollerton, 1996; 1998; Gómez & Zamora, 1999; Johnson & Steiner, 2000), ya que existen pocos sistemas de polinización en los cuales solamente una especie de polinizador determina la fecundación en una especie de planta en particular (Waser *et al.*, 1996; Johnson &

Steiner, 2000). Aún las especies de plantas que muestran características florales especializadas reciben visitas de varios tipos de animales que actúan como polinizadores efectivos, los cuales varían taxonómicamente a nivel de orden o niveles superiores (Waser *et al.*, 1996; Mayfield *et al.*, 2001; Fenster & Dudash, 2001). Estudios recientes señalan que la generalización es común en los sistemas de polinización (Herrera, 1988; Fishben & Venable, 1996; Waser *et al.*, 1996; Gómez & Zamora, 1999; Johnson & Steiner, 2000) incluso, para algunos autores la generalización parece ser la regla más que la excepción (Waser *et al.*, 1996). Esto ha dado lugar a un debate sobre la tendencia de la especialización versus generalización en los sistemas de polinización (Waser *et al.*, 1996; Gómez & Zamora, 1999; Johnson & Steiner, 2000); la pregunta obligada en este debate es: ¿Qué determina el grado de generalización o especialización en los sistemas de polinización?

Varios factores determinan el grado de especialización o generalización en el sistema de polinización de una planta. Entre ellos, características de la planta como: historia de vida (longevidad y forma de vida), estadio sucesional en la comunidad, densidad relativa y sistema reproductivo pueden también influir en el sistema de polinización (Bond, 1994; Waser, *et al.*, 1996; Johnson & Steiner, 2000). La eficiencia y la predecibilidad espacio temporal de los polinizadores, han sido señalados como los factores principales para determinar el grado de generalización o especialización de un sistema de polinización (Herrera, 1996; Waser, *et al.*, 1996). De acuerdo al principio del polinizador más efectivo de Stebbins (1970), las plantas deberían especializarse en el gremio o especie de polinizador más abundante y/o efectivo, siempre y cuando sea predecible

temporalmente. La eficiencia de un visitante floral en particular, depende de los componentes de cantidad y calidad de polinización. La tasa de visita y abundancia de un polinizador conforman el componente de cantidad, mientras que el número granos de polen depositados en estigmas por visita y hábitos de forrajeo del polinizador, que promueven el entrecruzamiento conespecífico, el de calidad (Herrera, 1987; 1989). La variación en la eficiencia de polinización entre los visitantes florales de una especie de planta, es una condición para la especialización en los sistemas de polinización (Schemske & Horvitz, 1984). Sin embargo, la variación temporal en la abundancia y en la composición de la comunidad de polinizadores puede hacer inconstantes las presiones de selección de los polinizadores más eficientes, promoviendo la generalización en el sistema de polinización (Herrera, 1996; Waser *et al.*, 1996; Gómez & Zamora, 1999; Johnson & Steiner, 2000). Aunque el concepto de síndrome de polinización ha sido comúnmente utilizado como indicativo del polinizador efectivo de acuerdo a las características florales, y en algunos estudios, esta hipótesis ha sido comprobada con mediciones y observaciones directas de la efectividad y eficiencia de los polinizadores (Momose *et al.*, 1998; Johnson *et al.*, 2001; Young, 2002), en la mayoría de los casos estudiados la variación geográfica y temporal en la interacción no ha sido evaluada (Herrera, 1996), a pesar de que ésta es muy común como lo indican varios estudios (Herrera, 1988; Fishben & Venable, 1996; Herrera, 1996; Gómez & Zamora, 1999; Sánchez-Lafuente, 2002).

Los cactus columnares de la tribu Pachycereeae (Cactaceae), son un sistema ideal para examinar las condiciones que favorecen la evolución de la generalización o la especialización en los sistemas de polinización (Fleming *et al.*,

2001). De acuerdo a las características morfológicas y fisiológicas de sus flores, la mayoría (42 de 70 especies de las tribus Pachycereeae y Cereeae) han sido asociadas a la polinización por murciélagos (Valiente-Banuet, *et al.*, 1996). Las características que integran el síndrome de polinización quiropterófilo en cactus columnares incluyen antesis nocturna, pétalos blancos, flores en forma de campana con gran cantidad de anteras, y abundante producción de néctar poco concentrado (≈ 20 a 25 %) (Faegri & Van der Pjil, 1979). Los estudios de exclusión de visitantes florales de los cactus columnares que presentan este síndrome de polinización, confirman que los murciélagos son polinizadores efectivos de estas plantas y que en la mayoría de las especies estudiadas en áreas como el Valle de Tehuacán en el centro de México, así como en desiertos de Colombia y Venezuela, los murciélagos son sus únicos polinizadores efectivos (Soriano *et al.*, 1991; Petit *et al.*, 1995; Ruiz *et al.*, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Nassar *et al.*, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 1997a; Valiente-Banuet *et al.*, 1997b; Casas *et al.*, 1999). En contraste, estudios similares llevados a cabo en el desierto Sonorense con *Pachycereus pringlei, Stenocereus thurberi* y *Carnegiea gigantea*, indican que tanto los visitantes nocturnos (murciélagos, principalmente *Leptonycteris curasoae*), como los diurnos (aves e insectos), son polinizadores efectivos (Alcorn *et al.*, 1961;1962; Fleming *et al.*, 1996; 2001; Sahley, 2001). Así, se puede concluir a partir de los datos anteriores que existe variación interespecífica en el sistema de polinización de los cactus columnares. En el centro de México y en desiertos de Venezuela y Colombia los sistemas parecen especializados a la polinización por murciélagos, mientras que en el Norte de México, tienden hacia la generalización. Valiente-Banuet *et al.* (1996; 1997a;

1997b), han propuesto que esta diferencia entre los sistemas de polinización de los cactus columnares de una misma tribu e incluso de un mismo género, responde a la baja predecibilidad temporal del murciélago *L. curasoae*, considerado como el principal polinizador de los cactus columnares.

El murciélago nectarívoro *Leptonycteris curasoae* ha sido considerado migratorio latitudinal a todo lo largo de su distribución (Fleming *et al.*, 1993; Wilkinson & Fleming, 1996); sin embargo, varios estudios han aportado evidencia de que este patrón no es generalizado y que existen poblaciones residentes en Baja California Sur (Woloszyn & Woloszyn, 1982) y en el Centro de México (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Álvarez, *et al.*, 1999; Rojas-Martínez, *et al.*, 1999; Stoner *et al.*, 2003). Rojas-Martínez *et al.* (1999) propusieron tres zonas con respecto a la presencia estacional de *L. curasoae*, una zona de migración latitudinal por arriba de 29°N; una zona transicional entre los 21° y 29° y una zona de residencia anual debajo de los 21°N. Así, las especies de cactus columnares del desierto Sonorense, coexisten en un ambiente en donde la abundancia de *L. curasoae* es crónicamente baja y con una alta impredecibilidad temporal (Fleming, *et al.*, 2001). En contraste, las especies del Valle de Tehuacán se encuentran frente a una abundancia y predecibilidad temporal altas de *L. curasoae* (Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Estos factores han sido señalados como determinantes del grado de generalización o especialización de los sistemas de polinización. Esta hipótesis ha sido solo parcialmente probada en el centro de diversificación de los cactus columnares particularmente en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, donde los murciélagos son los principales polinizadores efectivos de las especies estudiadas (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; 1997a,b; Casas *et al.*, 1999); así como

en su límite norte de distribución (desierto Sonorense) en donde los sistemas de polinización son generalistas (Fleming *et al.*, 1996, 2001; Sahley, 2001).

El propósito de la presente investigación fue evaluar la hipótesis de la dicotomía geográfica en la especificidad de polinización, propuesta por Valiente-Banuet, *et al* (1996). Para ello se estudio el caso de *Stenocereus dumortieri* (Scheidw.) Buxb., una especie de cactus columnar que se distribuye en el extremo sur del desierto Chihuahuense y en el Valle de Tehuacan-Cuicatlán. Al presentar este patrón de distribución, las poblaciones de ambas regiones difieren en la diversidad y predecibilidad temporal de los murciélagos polinívoros (Phyllostomidae; Glossophaginae). En el Valle de Tehuacán habitan de 7 a 9 especies de murciélagos polinívoros (Rojas-Martínez & Valiente-Banuet 1996; Arita *et al.*, 1999), y existen poblaciones residentes del murciélago *Leptonycteris curasoae* (Rojas-Martínez *et al.*,1999). Por otra parte, en la zona árida Queretana–Hidalguense, que constituye el límite sur del desierto Chihuahuense, se han reportado de 4 a 5 especies y las capturas de *L. curasoae* no son continuas a lo largo del año (Hall & Kelson, 1981; León, 1986; Villa, 1966; Arita *et al.*, 1999; Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Con base en esta información, en el presente estudio se planteó la hipótesis de que en el límite norte de su distribución *S. dumortieri* presentaría un sistema generalista de polinización, mientras que en el sur (Valle de Tehuacán-Cuicatlán) un sistema especialista. Para probar esta hipótesis, caracterizamos por dos periodos de floración consecutivos el sistema reproductivo y de polinización del cactus columnar *Stenocereus dumortieri* (Scheidw.) Buxb., en el contexto de su variación geográfica y temporal en la

especificidad de polinización, comparando patrones de abundancia y predecibilidad de los visitantes florales en dos poblaciones a diferentes latitudes.

Los resultados de esta investigación se presentan en dos capítulos escritos como artículos independientes, ambos en preparación para su publicación. En el primero, titulado "Pollination biology of the columnar cacti *Stenocereus dumortieri* (Scheidw.) Buxb (Cactaceae) in the Tehuacan Valley, central México.", se describe el sistema reproductivo y de polinización de *S. dumortieri*, su morfología floral, tasa de producción de néctar, proporción y concentración de azúcares en el néctar, periodo de floración y tiempo de antesis, durante dos periodos de floración consecutivos. El objetivo de este trabajo fue probar la hipótesis de especificidad de polinización por murciélagos como lo sugieren algunas de sus características florales y determinar si este patrón puede modificarse temporalmente. En este artículo se discute acerca de la importancia de conocer el sistema de polinización del clado basal de la subtribu Stenocereinae.

En el segundo capitulo, titulado "Variación geográfica y temporal en la importancia de los polinizadores de *Stenocereus dumortieri* (Cactaceae : Pachycereinae) en el centro de México", se pone a prueba la hipótesis de dicotomía geográfica en especificidad de polinización (especialización vs generalización), debida a la influencia de la variación en el recurso polinizador. Los resultados de esta investigación demuestran que la eficiencia y predecibilidad temporal de los visitantes florales es distinta entre poblaciones, y esta característica influencia la salida reproductiva (*fruit-set*) en ambas poblaciones.

REFERENCIAS

Álvarez, T., Sánchez-Casas, N. & Villalpando, J..A. (1999). Registro de los movimientos de Leptonycteris curasoae en el centro de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 45:9-15.

Alcorn, S.M., McGregor, S.E. & Olin, G. (1961). Pollination of Saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats and honey bees. *Science* 132:1594-1595.

Alcorn, S.M., McGregor, S.E. & Olin, G. (1962). Pollination requirements of the Organpipe cactus. *Cactus and Succulent Journal* 34:134-138.

Arita T.H. & Santos-Del-Prado K. (1999) Conservation biology of nectar – feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* 80(1):31-41

Bleiweiss, R. (2001) Mimicry on the QT(L): Genetics of the speciation in *Mumulus Evolution* 55(8): 1706-1709

Bond W. J. (1994). Do mutualist matter?. Assesing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transations of the Royal Society of London Ser. B.* 344:83-90

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(4):534-542.

Darwin, C. (1862). On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects. Murray, London, England.

Dodd, E.M., Silvertown, J., & Chase W. M. (1999). Phylogenetics analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. *Evolution* 53(3):732-744.

Eriksson, O., & Bremer. (1992). Pollination systems, dispersal modes, life forms and diversification rates in angiosperm families. *Evolution* 46:258-266.

Faegri, K. & van der Pijl, L. (1979). The principles of pollination ecology. (3rd. Rev. Edn.) Oxford and New York: Pergamon Press. 248 pp.

Fenster C. B. & Dudash, M. R. (2001). Spatiotemporal variation in the role of hummingbirds as pollinators of *Silene virginica* Ecology 82(3):844-851

Fishbein, M. & Venable L.D. (1996). Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology* 77:1061-1073.

Fleming, T.H., Nuñez, A. & Da Silveira L.S.L. (1993). Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94:72-75.

Fleming, T.H., Tuttle, D.M. & Horner, M.A. (1996). Pollination Biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran desert Columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 4(3):257-269.

Fleming, T.H., Sahley, C.T., Holland, N.J., Nason, J. & Hamrick J.L. (2001). Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecologycal Monographs*. 71:511-30.

Gómez, J.M. & Zamora, R. (1999). Generalization vs. Specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa*. *Ecology* 80:796-805.

Grant, V. (1949). Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution* 3:82-97.

Hall, R. & Kelson, R. (1981). The mammals of North America. Ronald Press. Co. New York.

Herrera, C.M. (1987). Components of pollinator "quality": comparative análisis

of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50:79-90.

Herrera, C.M. (1988). Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35:95-125.

Herrera, C.M. (1989). Pollinator abundance, morphology and flower visitation rate: analysis of "quantity" component in a plant pollinator system. *Oecologia* 80:241-248.

Herrera, C.M. (1996). Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In D. G. Lloyd and S. C. H. Barrett. Editores, Floral biology- studies on floral evolution in animal-pollinated plants, 65-87. Chapman & Hall. New York, New York, USA.

Johnson S.D. & Steiner k.E. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution.* 15:140-143.

Johnson S.D., Pauw A. & Midgley, J. (2001). Rodent pollination in the African lily *Massonia depressa* (Hyacinthaceae). *American Journal of Botany* 88(10):1768-1773.

León P.L. (1986). Distribución altitudinal de los murciélagos en el Noreste del Estado de Querétaro. (Tesis) Facultad de Ciencias UNAM. 73 pp.

Mayfield M.M., Waser N.M., & Price, M. (2001). Exploring the "Most effective pollinator principle" with complex flowers: Bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of Botany* 88:591-596.

Momose, K. et al. (1998). Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *American Journal of Botany* 85(10):1477-1501

Nassar, M.J., Ramirez, 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(7):918-927.

Ollerton, J. (1996). Reconciling ecological processes with phylogenetics patterns: the apparent paradox of plant-pollinator system. *Journal of Ecology* 84:767-769.

Ollerton, J. (1998). Sunbird surprise for syndromes. *Nature* 84:726-727.

Petit, S. (1995). The pollinator of two species of columnar cacti on Curacao Netherlands Antilles. *Biotropica* 27(4):538-541.

Rojas-Martínez, A. & Valiente-Banuet, A. (1996). Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán, Puebla, Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 67: 1-23.

Rojas M. A., Valiente B. A., Arizmendi M. del C., Alcantara E. A. & Arita T. H. (1999) Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: Does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogreography*. 26, 1065-1077

Ruiz A., Santos M., Soriano J. P., Cavalier J. & Cadena A. (1997) Relaciones mutualisticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 29(4): 469-479

Sahley, C.T. (2001). Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist* 46(3):261-271.

Sánchez-Lafuente, M.A. 2002. Floral variation in the generalist perennial herb *Paeonia broteori* (Paeoniaceae): Differences between regions with

different pollinators and herbivores. *American Journal of Botany* 89(8):1260-1269.

Schemske, D.W. & Horvitz C.C. (1984). Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science* 225:519-521.

Soriano J. P., Sosa M. & Osman R. (1991) Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera:Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes Venezolanos. *Revista Biología Tropical* 41(3): 529-532

Stebbins, G.L. (1970). Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:307-326.

Stoner, K., O-Salazar, K., R-Fernández, R. & Mauricio Quesada (2003) Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation.* 12:357-373.

Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C., Rojas-Martínez, A. & Domínguez, C.L. (1996). Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 12:1-17

Valiente-Banuet. A., Rojas-Martínez, A., Casas A., Arizmendi, M.C. & Dávila, P. (1997a). Floral biology and pollination ecology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Arid Enviroment* 37:331-341

Valiente-Banuet. A., Rojas-Martínez, A., Casas A., Arizmendi, M.C. & Dávila, P.

(1997b). Pollination Biology of the columnar *cacti (Neobuxbaumia mezcalaensis and Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84(4):452-455

Villa, B. (1996). Los murciélagos de México. Editorial Libros de México, S.A. México, D.F. 491pp.

Waser, N.M. (1983). The adaptative nature of floral traits: ideas and evidence. Pages 241-285 in L. A. Real, editor. Pollination biology. Academic Press, New York, USA.

Waser, N.M., Chittka L.., Price M.V., Williams N. & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77:279-296.

Wilkinson, G.S. & Fleming, T.H. (1996). Migration and evolution of lesser long-nosed bat *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitocondrial DNA. *Molecular Ecology* 5:329-339.

Woloszyn, D. & Woloszyn, D.D. (1982). Los mamíferos de la Sierra de la Laguna, Baja California Sur. 167 pp. CONACYT, México.

Young H. (2002). Diurnal and nocturnal pollination of *Silene Alba* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 89(3):433-440.

BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

Pollination biology of the columnar cactus *Stenocereus dumortieri* (Cactaceae) in the Tehuacan Valley, central Mexico.

Key words: nectar-feeding bats; breeding system; columnar cacti; interannual variation; *Leptonycteris curasoae*; pollination; *Stenocereus dumortieri*; Tehuacan Valley.

Alfonso Torres-Ruiz[1]

Alfonso Valiente-Banuet

Departamento de Ecología Funcional y Aplicada. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275 México, 04510, D.F.

[1] Author for correspondence: atorres@miranda.ecologia.unam.mx

Introducción

Within the columnar cacti (Tribe Pachycereeae; Cactaceae), the subtribe Stenocerineae is a monophyletic group that comprises the genus *Stenocereus, Polaskia*, *Myrtillocactus,* and *Escontria* (Gibson and Nobel 1986, Cota and Wallace 1997, Cornejo and Simpson 1997). The most diversified genus of this subtribe is *Stenocereus* Berger, with 22 species distributed from the southern Unites States to Colombia and Venezuela (Dávila-Aranda et al. 2002). In Mexico, a total of 20 species have been reported, with16 endemic to the country (Davila-Aranda et al. 2002).

Genus *Stenocereus* exhibits great interspecific diversity in floral morphology. In one species flowers are tubular-funnel shaped and short, while in other species, these are large and infundibuliforms (Bravo 1978). Suites of floral traits proposed to reflect adaptations associated to one or another pollinator type have been called floral syndromes (Faegri and Van der Pijl 1976). Several species of the genus *Stenocereus* including *S. griseus*, *S. pruinosus*, *S. queretaroensis* and *S. thurberi* have flowers with characteristics associated with bat pollination (Gibson and Nobel 1986, Pimienta-Barrios and Nobel 1994, Fleming et al. 1996, Nassar et al. 1997). Other species such as S. *alamosensis*, *S. kerberi*, *and S. stellatus* possess characteristics associated with hummingbird pollination (Gibson and Nobel 1984, Gibson and Horak 1978). Finally, the species *S. standleyi* and *S. eruca* have characteristics of nocturnal moth pollination (Gibson and Nobel 1986, Clark, R. com. pers.).

Although the concept of pollination syndromes has been commonly used as indicative of the effective pollinator, and in some studies this hypothesis has been

supported by direct observations of the effectiveness and efficiency of the pollinators (Momose et al., 1998; Johnson et al., 2001; Young, 2002), in most cases studied temporal variations in the interaction have not been evaluated (Herrera, 1996). Nevertheless several studies have suggested that temporal variation in pollinator identity is very common in the plant pollination systems (Herrera, 1988; Fishbein & Venable, 1996; Herrera, 1996; Gómez & Zamora, 1999; Sánchez-Lafuente, 2002). This variation could be due to changes in the pollinator's community for environmental changes (Fishbein & Venable, 1996; Gómez & Zamora, 1999). But the environmental conditions could affect too some physiology characteristics of flowers, giving opportunity to other flower visitors to act as effective pollinators. Fleming et al (1998) detected differences in the time of closing of flowers of the columnar cacti *Lophocereus. schotti,* finding that in colds years the flowers remained open more time during the morning, allowing diurnal visitors to act as effective pollinators. The correlation among the time of closing of the flowers with the temperature has been reported in other columnar cactus species as *Pachycereus weberi* (Valiente-Banuet et al 1997a).

Stenocereus dumortieri (Scheidw.) Buxb. is a columnar cactus specie (tribe Pachycereeae), distributed in arid zones in south-central Mexico, including the Tehuacan Valley, which is part of the center of diversification of columnar cacti (tribe Pachycereeae) in Mexico (Valiente-Banuet, et al. 1996). *S. dumortieri* bears perfect flowers, with white tepals, many anthers with high amounts of pollen and nocturnal anthesis (Bravo 1978, Arias et al. 1997). These floral characteristics suggest bat pollination, although its reproductive and pollination systems have not been experimentally tested.

Therefore we analyzed the temporal variation in the pollination of *S. dumortieri*, whose flowering time occurs from late winter to spring (Bravo 1978, data of the National Herbarium of Mexico MEXU). During this time of the year cool air masses "nortes" may affect the area generating highly variable environmental conditions in the Tehuacan-Valley. In this study, we describe the reproductive and pollination systems of *S. dumortieri,* during two consecutive flowering seasons in the Tehuacán Valley. In particular we describe its floral morphology, rates of nectar production, concentration and proportion of different sugars in the nectar, and the flowering period and time of anthesis. The objectives of our study include the following: 1) to determine if bats are the main effective pollinator of the columnar cactus *S. dumortieri*, as characteristics of its flowers suggest; and 2) to determine whether the pollination spectrum of *S. dumortieri* is constant across 2 yr of study.

Methods

Study site

The study was conducted during two flowering periods (2001 and 2002) at the boundaries of the states of Puebla and Oaxaca in San Sebastián Frontera, Oaxaca in the Tehuacan Valley (18° 16' .362" N, 97° 39' .279" W). At this site, *Stenocereus dumortieri* grows on soils derived from volcanic rocks in insulated patches at elevations of 1790 m. The annual mean precipitation is between 600 and 700 mm and annual mean temperature is 18° to 20° C (INEGI 1980). Temperature and precipitation in this area, were different among the two years of the study. Year 2001 was wetter and cooler than 2002 (Table 1). During the field work, the mean minimal temperature was 7.91°C and 9.06°C for 2001 and 2002, respectively. (Climatic station San Sebastian Frontera, Oaxaca; data from February to April from 2001 and 2002). During 2001 the area was affected by a cool air mass which

produced rains during the flowering time. Vegetation in the study area is a thorn scrub forest association described as Cardonal of *Stenocereus dumortieri* by Valiente-Banuet et al. (2000), in which *S. dumortieri* and *Neobuxbaumia mezcalaensis* are dominant species. Other columnar cacti such as, *Neobuxbaumia macrocephala*, *Stenocereus marginatus*, *Myrtillocactus geometrizans*, and *Pilosocereus chrysacantus*, as well as species such as *Agave marmorata, Mimosa luisana, Ceiba parvifolia*, and *Acacia constricta*, are also important species in this plant association.

Floral biology

Flower characteristics - Morphometric data of flowers were obtained in samples of 30 flowers randomly chosen from a total of 15 individual plants during one flowering period (2001). The characters analyzed were: total length of flower -from the base of the pericarp to the extreme of the open corolla-; external diameter of open corolla- measured at the apex-; internal diameter of floral tube -measured at the basis of the petals-; length of nectary chamber, and number of ovules (n=10 flowers). The anthesis period was determined by observations on 8 and 5 flowers in five individual plants, approximately every two hours, from sunset until midday, during the both flowering period (2001 and 2002 respectively).

Floral rewards - Volume of nectar produced was measured for four flowers from different individual plants during the first flowering period (2001). Flower buds were covered before anthesis with mosquito netting bags. Nectar volume was measured every two hours, from 2150 h to 0950 h. Volume was measured using a insuline syringe; while the sugar concentration (as percentage of sucrose equivalent units) of nectar were measured with a hand-held sugar refractometer (Erma Brix/ATC113Mo.) (Valiente-Banuet, et al., 1997b). In addition we calculated the proportion (in mg) of sucrose, fructose and glucose, by an instrumental method based on a chemometric model of the medium region of the infrared (MIR), following the methods developed by Flores et al. (in press).

Flowering intensity and abundance of individual plants

Flowering intensity of *Stenocereus dumortieri* was estimated by recording the total number of flowers per individual plant occurring within two quadrants of 25X25m during the first year (2001) and three quadrants during the second year (2002). Total number of flowers per night was counted during the flowering season every two weeks (a total of 9 nights), from February to April for the first year; and for 3 nights, from March to April for the second year. With these data, mean number of flowers per individual per night, as well as the density of reproductive individuals were calculated per year. The number of flowers per plant per night was not different between years (F=0.360; P=0.555; one-way ANOVA), for this reason we used the data of both years in order to obtain the mean number of flowers per plant per night. The number of flowers per individual per night between samples in the fist year was analyzed with one-way ANOVA in order to detect the peak of flowering. The Tukey test was used for post hoc comparisons.

Breeding system

To determine the breeding system and differential effectiveness and efficiency of flower visitors in pollination, six experimental treatments were conducted according to methods developed by Valiente-Banuet et al. (1996) in a total of 15 individual plants in the first year (2001) and 10 plants in the second year (2002). Numbers of flowers used per treatment in both periods are shown in Table 1. Treatments included: 1) non-manipulated self-pollination: flower buds were bagged and monitored until they aborted or set fruit; 2) manipulated self-pollination: flowers buds were bagged and, when open, flowers were hand-pollinated using fresh pollen obtained from the same plant; 3) manual cross-pollination: flower buds were bagged and, flowers were pollinated, using fresh pollen from a different plants; 4) nocturnal-pollination: flower buds were bagged and, when open, flowers were exposed to nocturnal flower visitors by removing the bags from sunset (≈2000) to sunrise (≈6000), flowers were re-bagged and monitored until abortion or fruit

production; 5) diurnal-pollination: flower buds were bagged; and open flowers were exposed to diurnal visitors by removing bags at sunrise (≈6000 h) until they closed at midday (≈1230 h); 6) non-manipulated open-pollination, or control: flower buds (no bagged) were marked and left until abortion or fruit production. We obtained fruit-set (proportion between flowers and fruits produced per treatment) and seed-set (proportion of the total number of ovules and seed produced per flower) in treatments. Since the number of seeds produced in a fruit is a direct result of the efficiency of pollinators, we used seed-set as the response variable. The exclusion treatments were analyzed with one-way ANOVA, in order to detect differences in seed-set between treatments. Data were transformed using Box-Cox transformation in JMP3.1.6.2.

Flower visitors

In order to capture and identify the vertebrate flower visitors (bats and birds), six mist nets (one of 12 m long X 3 m tall and five of 6 m long X 2.6 tall) were distributed in the study area. Nets were opened at sunset (≈ 2000 h) and left throughout the night to capture nocturnal visitors (2000 to 600h), and remained opened until midday (≈1100 h) to capture diurnal visitors (600 to 1100h). Sampling was conducted during six nights and days of the first blooming period (February 26 at 28 and March 20 at 24 of 2001), with a total of ≈540 h/night-net (≈360 h/night-net for bats and ≈180 h/night-net for birds); and three nights and days of the second year (March 14 through 17 of 2002),with ≈270 h/night-net (≈180 h/night-net for bats and ≈90 h/night-net for birds). Additionally, we estimated the relative abundance of vertebrate visitors through the relation number of bats or birds/ (h*night-net)*100. Diurnal insects were captured by entomological nets and collecting jars when the insects were inside the flowers, whereas nocturnal insects were captured using a black light. Two periods of insect sampling were conducted during the blooming period.

Pollen samples were collected from bodies of the animals captured by using small squares of fuchsin jelly (Beattie 1971). Fuchsin squares were passed over the animal's body and mounted on microscope slides for subsequent analysis. The slide was scanned under the microscope in order to differentiate pollen grains of *S. dumortieri* from different species using a collection reference of the pollen grains of the plants in the study zone. Specifically to distinguish *S. dumortieri* and *N. mezcalaensis* their total area, were used and supported by a t test.

Results

Floral biology

Floral characteristics - Flowers of *Stenocereus dumortieri* are funnelform in shaped, the floral tube ranged from red to green and the color of the petaloid segments was white. The morphometric data were (mean in mm ± SE): total length 54.46 ± 9.94, external diameter 26.88 ± 4.90, internal diameter 16.9 ± 3.08 and length to the nectar chamber at perianth 23.95 ± 4.37. Anthesis was mainly nocturnal, starting at dusk (~2000 h) with full opening occurring approximately 1.5 hours later. Closing of flowers started in the morning of the following day (~1000 h) and it was completed at ~1230 h for the first year (n=8 flowers observed) whereas the closing started at ≈ 0930 h and it was completed ≈1000 h for the second year (n=5 flowers observed). Anthers and stigmas were turgid throughout the anthesis period, and flowers lasted one night in both periods (n=8 flowers observed).

Floral rewards - Nectar secretion started when the flowers were completely open (~2130 h) and ended at ~0930 h. Average nectar volume produced per flower, was 0.475 ± 0.237 ml (mean ± SE, N=4), and average sugar concentration was 22.59 ± 0.12 % (mean ± SE, N=4) (Figure 1). The highest production of nectar

occurred at 2350 h (F=3.385, P=0.025). There were no differences in concentration of nectar among intervals (F= 0.610, P= 0.694, N= 6) during anthesis (Figure 1). The mean values of fructose, glucose and sucrose (in g/100 ml; mean ± SE, N=6) were 6.30 ± 0.93; 9.51± 0.43 and 4.41± 0.82, respectively. The proportion of monosaccharide in the nectar (glucose and fructose) were greater than disaccharide (sucrose), this nectar is "hexose-rich" using the index of sucrose/hexose ratios proposed by Baker and Baker (1983).

Abundance and flowering intensity

The flowering occurred from February to April, during ~120 days. During late March the flower production was higher, although differences were not significant in the number of flowers per plant per night among samples dates (F=0.993, P=0.406). The number of flowers per plant per night were not different between years (F=0.360; P=0.555). The mean number of flowers produced per individual plant per night using the data of both years was 5.66±0.292 (Mean ± SE, N = 25). In the study area, *Stenocereus dumortieri* occurs at densities of 44 reproductive plants per hectare; which means about 250 flowers per hectare.

Breeding system

Flowers in non-manipulated and manipulated self-pollination treatments produced no seeds, which indicate that *Stenocereus dumortieri* is self-incompatible and it cannot produce seeds without active pollination. However variation in the pollination system was detected among flowering periods. During the first period (2001), both diurnal and nocturnal visitors were effective pollinators, determining fruit production; whereas in the second period (2002), the nocturnal visitors were

the only effective pollinators (Table 1). There were not differences in the seed set of treatments between years (D.F.= 4; F= 0.365; P = 0.831). There were neither differences in seed-set, joining the data of both years, between the treatments: control, manual cross pollination and nocturnal pollination (D.F. = 2; F= 0.427; P=0.656). Some fruits did not reach maturity in both periods, because of larval infestation of unidentified lepidopteron and these fruits were not considered for the analyses of efficiency of pollinators.

Flower visitors

During the first period (2001), 34 bats of the subfamily Glossophaginae were captured, with a 540 h/night-net sampling effort and the relative abundance of bat species was 9.16 bats/ (h*night-net)*100. *Leptonycteris curasoae* Martínez and Villa, was the most common visitor followed by *Choeronycteris mexicana* Tschudi and *Leptonycteris nivalis* Saussure. Pollen of *S. dumortieri* was identified on bodies of 31 bats captured. During the second period (2002), 24 bats belonging to five species of the family Phyllostomidae were captured with a 270 h/night-net sampling effort and the relative abundance of bats was 13.33 bats/ (h*night-net)*100. In this period also *L. curasoae* was the most common flower visitor, followed by *Choeronycteris mexicana* and *Leptonycteris nivalis* but two other frugivorous bat species were captured with pollen: *Sturnira lilium parvidens* Goldman and *Dermanura tolteca* Saussure (Table 2). This is the first report of *Dermanura tolteca* in the Tehuacan Valley (see the most recent check list in Rojas-Martínez and Valiente-Banuet, 1996). Peak activity of the three Glossophagine bat species was at ~2300h (figure 2). *L. curasoae* and *C. mexicana* notably coinciding

with the highest production of nectar in flowers of *S. dumortieri* (figure 1). Bats were the most frequent flower visitors bearing pollen of *S. dumortieri* in both periods (Table 2) and these animals were the most frequent flower visitors captured with pollen of *S. dumortieri.*

A total of 73 birds belonging to 21 species were captured in both periods. However, pollen of *S. dumortieri* was found only on four hummingbird species and in six perching birds. *Amazilia violiceps* and *Cynantus sordidus* were the most frequent species recorded and these commonly bore pollen (Table 2). The relative abundance of birds was higher during the second flowering period (10 and 32 birds/ (h*night-net)*100, during 2001 and 2002 respectively). Although activity of diurnal visitors occurred between 0600 and 0900 h, some species continued their activity until ~1100 h (Figure 2). The honeybee (*Apis mellifera*) was the only insect species captured carrying pollen of *S. dumortieri.* One species of nocturnal moth was observed visiting flowers of *S. dumortieri* during the second period (Table 2).

Discussion

The results of this study indicated that *S. dumortieri* have floral characteristics like white petals, nocturnal anthesis, nocturnal production of nectar, which is diluted and hexose-rich, and its reproductive system is self-incompatible, corresponding to a bat pollination syndrome (Faegri and Van der Pijl 1976, Baker and Baker 1983). The same as other columnar cacti species with quiropterophilic syndrome, *S. dumortieri* needs to be visited by pollinators for fruit production. We found that principally nocturnal visitors pollinate *Stenocereus dumortieri* in the Tehuacan Valley. Nocturnal pollination is also observed in many of the columnar

cacti studied in intertropical deserts and these species share some morphological and physiological floral characters with *S. dumortier.* (Sosa and Soriano 1992, Petit 1995, Valiente-Banuet et al. 1996, Valiente-Banuet et al. 1997a,b, Nassar et al. 1997, Casas et al. 1999). The nocturnal visitors observed were bats and moths. We observed only one individual of nocturnal moth visiting flowers of *S. dumortieri* only in 2002. However, the moth did not touch the reproductive parts of the flowers (*personal observations*), and probably its foraging habits promote self-pollination. Bats were the most frequent nocturnal visitors of flowers of *S. dumortieri.* The nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* was the most abundant species in both years, and pollen of *S. dumortieri* was found on all the animals captured. Additionally, *L. curassoae* was more active during the peak of nectar production, as similarly occurred in *Neobuxbaumia tetetzo,* one columnar cacti species exclusively bat pollinated inhabitant of the Tehuacan Valley (Valiente-Banuet et al. 1996). Therefore, we consider that *L. curasoae* is the main nocturnal pollinator of *S. dumortieri* in the Tehuacan Valley.

Temporal variation in the role of the floral visitors of *Stenocereus dumortieri* was detected in this study. In spite of their floral characteristics, the diurnal visitors were effective pollinators of *S. dumortieri* during the first flowering period (2001). During this period both diurnal and nocturnal visitors were effective pollinators, determining fruit production successfully. While in the second period (2002), only the nocturnal visitors were effective pollinators.

The time of closing of flowers and the availability of floral resources between years are factors associated with the temporal variation in the role of pollinators in other columnar cacti species (Fleming and Holland 1998, Fleming et al. 2001).

Sahley (1996) hipothetisized that the temporal variation in the importance of nocturnal and diurnal pollinators in the columnar cacti *Weberbauerocereus weberbaueri* was related to drastic environment changes associated with El Niño (ENSO), which affected directly the population of its pollinators. In this form the environmental conditions can affect the populations of the pollinators directly and also some flowers characteristics as time of closing, ending both in temporary variation in the spectrum of effective pollinators.

We detected differences in the time of closing of flowers and availability of resources for pollinators between years. In the second year the flowers closed two hours earlier than in the first period. This pattern has been reported to occur in other species of columnar cacti (*Lophocereus schotii* and *Pachycereus weberi*) showing a high correlation with temperature (Valiente-Banuet et al. 1997[a], Fleming and Holland 1998). Data on temperature and precipitation in the study area show that 2001 was a year with more rain and cooler than 2002 during the period of the field work (see table 1). These characteristics could have limited the time of foraging of diurnal visitors in 2002 reducing the anthesis period and consequently lessening its importance in fruit production. On the other hand, resources for pollinators were different between years, since in 2002 the bat pollinated columnar cactus *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Valiente-Banuet et al. 1997), which is the dominant species of the zone, did not produce flowers (*personal observation*). Competition for pollinators can influence the pollination systems of plants, decreasing the rate of visitation of flowers when other resources are available (Rathcke 1983, Fleming et al. 2001). Through one analysis of flower constancy (percentage of pollen of *S. dumortieri* in the pollen load of captured bats) (not

showing data) (Dafni 1992), we detected that during 2002, when *N. mezcalaensis* did not bloom, the flower constancy of bats captured was higher than 2001 (100 % and 33 %, respectively). Thus, we hypothesize that competition for pollinators could be another important factor in this system. According to this, we found that fruit set of nocturnal pollination in the first year was lower than control, in contrast to 2002 flowering period, where only the nocturnal pollinators produced an fruit set equal to the control treatment (Table 1). Additionally, we found that the relative abundance of bats during 2002 was higher than during 2001 (9.16 and 13.33 for 2001 and 2002, respectively). This suggests that fruit production in *S. dumortieri* during 2001 was limited by nocturnal pollinators and under such circumstances the diurnal visitors could act as effective pollinators.

There is geographical variation in pollination systems of the quiropterophilic species of the genus *Steneocereus*. For example, *S. griseus* in the Colombian desert and *S. stellatus* in central Mexico are principally bat pollinated (Nassar et al. 1997, Casas et al. 1999); while in northern Mexico, *S. thurberi* has a more generalized pollination system, being pollinated by bats, birds and insects (Fleming et al. 1996, Sahley 2001). The extratropical species have a longest anthesis period than intertropical, and this characteristic has been related with the temperature and humidity condition in other columnar cacti species (Valiente-Banuet et al., 1997a, Fleming & Holland, 1998).Valiente-Banuet et al (2002) have hipothesized that anthesis time and stigma receptivity contribute to a generalized pollination systems in northern Mexico where nectar-feeding bats migrate and where presence is erratic through the year. Thus, the evolution of the generalist pollination systems out of the tropics may have evolved through phenotypic plasticity related with

weather conditions (Valiente-Banuet et al., on preparation). Several studies propose that *S. dumortieri* is the basal clade in the phylogenetic reconstruction of this subtribe Stenocerineae (Gibson and Nobel 1986, Gibson 1991, Cota and Wallace 1997, Cornejo and Simpson 1997, Terrazas and Loza-Cornejo 2002, Wallace 2002). We hypothesized that the phylogenetic basal position of *S. dumortieri* may be indicative of the reproductive and pollination systems that early Stenocereinae ancestors might have possessed, and therefore may be used to understand the pollination patterns reported for other *Stenocereus* species under a geographical basis.

In conclusion, we found temporal variation in the spectrum of pollinator of *S. dumortieri*, in spite of its quiropterophilic characteristics. This temporal variation is related with climatic conditions which affect the time of closing of flowers and with availability of resources for pollinators between years. This temporal variation could be common in other winter blooming columnar cacti species, even those inhabitant of intertropical dessert and with quiropterophilic syndrome in years with "anomalous" climatic conditions. The plasticity on the anthesis period of *S. dumortieri*, may be an important factor, by explain the dichotomy reported in the pollination systems of species of the genus *Stenocereus* within vs. outside the tropics.

Acknowledgments

The authors thank to Juan Pablo Castillo, Adolfo Vital, Lugui Sortibran, Tamara Osorno, Jose Luis Peña, Noé Flores, Rocio Santos, Jacinto Treviño, and Javier Medina for assistance in the field and Rojas-Martínez A., Casas A., Stoner K. for comments to the manuscript. This study was supported by the project IN-DGAPA 208301. The first author also thank to IDEAWILD for mist nets and the authorities of San Sebastian Frontera, Oaxaca, for permission to carry out field work in their land.

REFERENCES

Arias M. S., Gama L. S. and Guzmán C. L. (1997). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14.Instituto de Biología UNAM

Beattie A. J. (1971). A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan-Pac. Entomol.* 47:82.

Baker H. G. and Baker I. (1983). Floral nectar sugar constituents in relation to pollination type. In: Jones C. E. and R. J. Little (Eds.) Handbook of experimental pollination biology. Scientific Academic Editions, New York. 117-141 pp.

Bravo H. (1978). Las cactáceas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Vol. 1 México. 743 pp.

Casas A., Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A. and Dávila P. (1999). Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cacti *Stenocereus stellatus* in central Mexico. *Amer. J. Bot.* 86(4):534-542.

Cornejo D. O. and Simpson B. B. (1997). Analysis of form and function in North American columnar cacti (Tribe Pachycereeae). *Amer. J. Bot.* 84(11): 1482-1501.

Cota H. J., and Wallace S. R. (1997). Chloroplast DNA evidence for divergence in *Ferocactus* and its relationships to North American columnar cacti (Cactaceae: Cactoideae). *Syst. Bot.* 22(3):529-42.

Dafni A. 1992. Pollination Ecology. A practical approach. Oxford University Press. New York. 250 pp.

Davila-Aranda P., Arias-Montes S., Lira-Saade R., Villaseñor J. L. and Valiente-Banuet A. (2002). Phytogeography of the columnar cacti (Tribe

Pachycereeae) in Mexico: A cladistic approach. In: Fleming and Valiente-Banuet (Eds), *Columnar cacti and their mutualists.* University of Arizona Press. 371 pp.

Faegri K. and van der Pijl L. (1979). The principles of pollination ecology. (3rd. Rev. Edn.) Oxford and New York: Pergamon Press. 248 pp.

Fishbein, M. & Venable L.D. (1996). Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa. Ecology*, 77:1061-1073.

Fleming T. H., Tuttle D. M. and Horner M. A. (1996). Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran desert Columnar cacti. *Southwest Nat.* 4(3):257-269

Fleming T. H. and Holland N. (1998). The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia* 114:368-375.

Fleming T. H., Sahley C. T., Holland N. J., Nason J. and Hamrick J. L. (2001). Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecol. Monographs* 71:511-30.

Flores O., Peñalosa I., Hernández L., Dávila, P. and Arizmendi M.C. (*in press*). Carbohydrate analysis of floral nectar using medium infrarred. Phy*tochem. Analyses*

Gómez, J.M. & Zamora, R. (1999). Generalization vs. Specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa. Ecology*, 80:796-805.

Gibson A. C. and Nobel P. S. (1986). The cactus primer. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

Gibson A. C. (1991). The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae II. *Stenocereus dumortieri* versus *Isolatocereus dumortieri*. *Cac. Succ. J.* 63:184-190.

Herrera, C.M. (1996). Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In D. G. Lloyd and S. C. H. Barrett. Editores, Floral biology- studies on floral evolution in animal-pollinated plants, 65-87. Chapman & Hall. New York, New York, USA.

Herrera, C.M. (1988). Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35:95-125.

INEGI. (1980). Carta de temperaturas y precipitación media anual 1:1000000

Johnson S. D., Pauw A. & Midgley, J. (2001). Rodent pollination in the African lily *Massonia depressa* (Hyacinthaceae). *American Journal of Botany* 88(10): 1768-1773.

Momose, K et al. (1998) Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *Amer. J. Bot.* 85 (10):1477-1501

Nassar M. J., Ramírez N. and Linares O. (1997). Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *Amer. J. Bot.* 84 (7):918-927.

Pimienta-Barrios E. and Nobel P. S. (1994). Pitaya (*Stenocereus* spp., Cactaceae): an ancient and modern fruit crop of Mexico. *Econ. Bot.*. 48:76-83.

Petit S. (1995). The pollinator of two species of columnar cacti on Curaçao

Netherlands Antilles. *Biotropica*, 27(4):538-541

Rathcke B. (1983). Competition and facilitation among plants for pollination. In Pollination Biology. Leslie Leal. Academic Press, Inc.

Rojas-Martínez A. and Valiente-Banuet A. (1996). Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán, Puebla, Oaxaca. *Acta Zool. Mex.* (n. s.), 67: 1-23

Sánchez-Lafuente, M.A. 2002. Floral variation in the generalist perennial herb *Paeonia broteori* (Paeoniaceae): Differences between regions with different pollinators and herbivores. *American Journal of Botany*, 89(8):1260-1269.

Sahley C. T. (1996). Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *Amer. J. Bot.* 83(10): 1329-1336.

Sahley C. T. (2001). Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *Southwest Nat.* 46(3):261-271.

Sokal R. R. and Rohlf J. F. (1981). Biometry. W. H. Freeman Co., San Francisco. 859 pp.

Sosa M. and Soriano P. (1992). Los murciélagos y los cactus: una relación muy estrecha. *Acta Oecol.* 61:7-10.

Terrazas T. and Loza-Cornejo S. (2002). Phylogenetic relationships of Pachycereeae: A cladistic análisis based on anatomical-morphological data. In: Fleming T.H. and Valiente-Banuet A. (Eds), Evolution, Ecology and Conservation of Columnar cacti and their mutualists. University of Arizona Press. 371 pp.

Valiente-Banuet A., Arizmendi M. C., Rojas-Martínez A. and Domínguez C. L.

(1996). Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in México. *J. Trop. Ecol.* 12:1-17

Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A., Casas A., Arizmendi M. C. and Dávila, P. (1997a). Floral biology and pollination ecology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, México. *J. Arid Environ.* 37:331-341

Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A., Casas A., Arizmendi M.C. and Dávila P. (1997b). Pollination Biology of the columnar *cacti (Neobuxbaumia mezcalaensis and Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *Amer. J. Bot.* 84(4):452-455

Valiente-Banuet A., Casas A., Alcántara A., Dávila P., Flores-Hernández N., Arizmendi M. C., Villaseñor J. L. and Ortega R. J. (2000). La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 67:24-74.

Valiente-Banuet A., Arizmendi M.C., Rojas-Martínez A., Godínez-Alvarez H., Silva C., and Dávila-Aranda P. (2002) Biotic interactions and population dynamics of columnar cacti. In: Fleming T.H.and Valiente-Banuet A. (Eds), *Evolution, Ecology and Conservation of Columnar cacti and their mutualists.* University of Arizona Press. 367pp

Wallace R. S. (2002). The phylogeny and Systematics of Columnar cacti: An overview. In: Fleming T.H. and Valiente-Banuet A. (Eds), *Evolution, Ecology and Conservation of Columnar cacti and their mutualists.* University of Arizona Press. 367pp

Young, J. H. 2002. Diurnal and nocturnal pollination of *Silene Alba* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 89 (3): 433-440

Legends of figures:

Figure 1. Temporal pattern of nectar production in ml (●) and nectar sugar concentration in percentage of sucrose equivalents (◊) in flowers of *Stenocereus dumortieri* in San Sebastián Frontera, Oaxaca. Data are means (±SE).

Figure 2. Activity patterns of the nectar feeding bats and birds foraging at *Stenocereus dumortieri* during two flowering periods. (A) Birds during 2001 flowering period (180h/net); (B) Birds during 2002 flowering period (90h/net); (C) Bats during 2001 flowering period (360h/net); (D) Bats during 2002 flowering period (180h/net).

FALTA

PAGINA

37

Table 3. Visitors to flowers of *Stenocereus dumortieri* during 2001-2002 flowering periods.

Group	Species	No. of individuals sampled		No. individuals with pollen of *S. dumortieri*	
		2001	2002	2001	2002
Bats	*Leptonycteris curasoae* Martínez and Villa	26	11	26	11
	Leptonycteris nivalis Saussure	2	0	1	0
	Choeronycteris mexicana Tschudi	6	4	5	4
	Dermanura tolteca Saussure	0	3	0	2
	Sturnira lilium parvidens Goldman	0	5	0	1
Birds	*Eugenes fulgens* Swaison	1	0	1	0
	Icterus pustulatus Wagler	2	2	1	2
	Icterus alticola	1	0	1	0
	Icterus wagleri Sclater	2	0	1	0
	Cynanthus sordidus Gould	3	10	2	8
	Archilochus colubris Linnaeus	1	0	1	0
	Amazilia violiceps Gould	11	11	10	9
	Myarchus tiranulus	0	2	0	1
	Melanerpes hypopolius Wagler	1	5	0	5
	Picoides scalaris Wagler	0	4	0	1
Insects	*Apis mellifera*	1	0	1	0

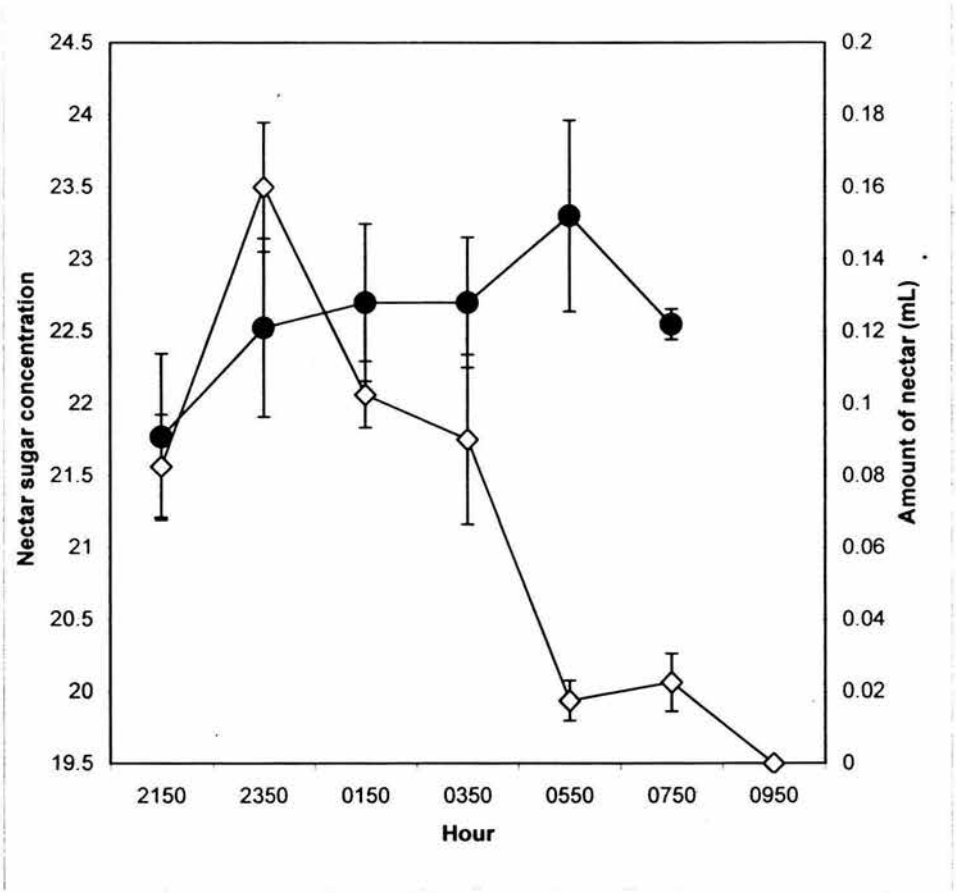
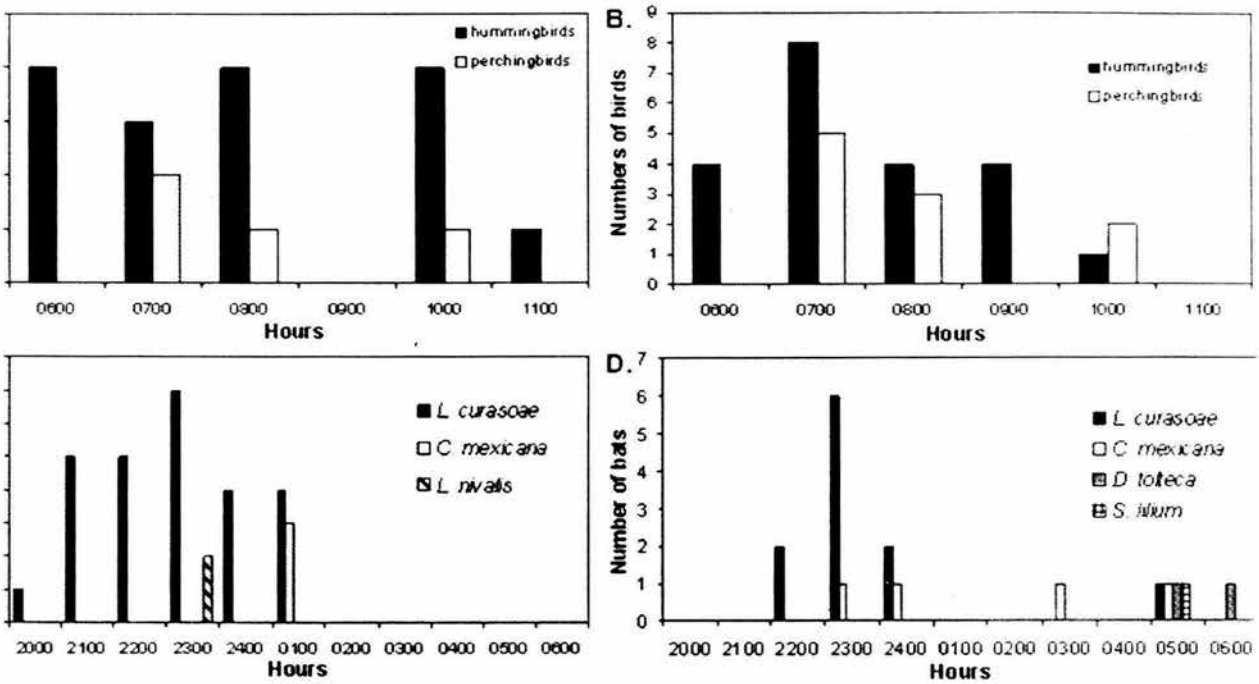

24.5
24
23.5
23
22.5
22
21.5
21
20.5
20
19.5
Nectar sugar concentration
0.2
0.18
0.16
0.14
0.12
0.1
0.08
0.06
0.04
0.02
0
Amount of nectar (mL)
2150
2350
0150
0350
0550
0750
0950
Hour

Figure 1

Table 1. Temperature and rainfall data at San Sebastian Frontera, Oaxaca during the field work (2001 and 2002).

Month	Mean (°C)		Maximum (°C)		Minimum (°C)		Precipitation (mm)	
	2001	2002	2001	2002	2001	2002	2001	2002
February	11.25±0.68	10.01±0.44	24.30±0.67	24.15±0.85	7.88±0.19	7.59±0.54	12	8
March	11.35±0.54	12.08±0.46	25.83±0.39	27.60±0.77	7.91±0.45	9.06±0.41	12	0
April	15.64±0.22	14.48±0.26	28.63±0.37	29.36±0.28	11.2±0.26	10.56±0.33	32	40

Notes: Temperature data are mean ± 1 SE, and precipitation data are volume total (mm)


hummingbirds
perchingbirds
0600
0700
0800
0900
1000
1100
Hours
B.
Numbers of birds
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
L. curasoae
C. mexicana
L. nivalis
2000
2100
2200
2300
2400
0100
0200
0300
0400
0500
0600
D.
Number of bats
D. toltecа
S. lilium

'e 2

Variación geográfica y temporal en la importancia de los polinizadores de *Stenocereus dumortieri* (Cactaceae : Pachycereinae) en el centro de México.

Torres-Ruiz, Alfonso[1]

Valiente-Banuet, Alfonso

Palabras clave: cactus columnares; eficiencia de polinización; *Leptonycteris curasoae*; murciélagos polinívoros; síndromes de polinización; polinización diurna; polinización nocturna; *Stenocereus dumortieri*; variación geográfica; variación temporal.

Departamento de Ecología Funcional y Aplicada. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275 México, 04510, D.F.

[1]Autor para correspondencia: atorres@miranda.ecologia.unam.mx

Introducción

Las relaciones planta polinizador son los sistemas mutualistas más estudiados (Baker, 1963; Faegri & Van der Pijl, 1979; Thompson, 1994; Waser, *et al.*, 1996; Johnson & Steiner, 2000). La polinización por animales, principalmente por insectos, se ha correlacionado con procesos importantes en la historia evolutiva de las angiospermas, tales como la tasa de diversificación (Erikson & Bremer, 1992; Dodd *et al.*, 1999) y el aislamiento reproductivo (Grant, 1949; Stebbins, 1970). Estos procesos conllevan la idea básica de la especialización en caracteres florales de las plantas, llamados síndromes de polinización (Faegri & Van der Pjil, 1979; Stebbins, 1970; Waser, 1983). Tradicionalmente los síndromes de polinización han sido considerados como el conjunto de características adaptativas de las flores a clases específicas de polinizadores, resultando por medio de la selección natural en relaciones planta - polinizador especializadas (Faegri & van der Pijl, 1979; Johnson & Steiner, 2000). Sin embargo recientemente la idea central de que los sistemas de polinización tienden hacia la especialización ha sido cuestionada (Waser *et al.*, 1996; Ollerton, 1996; 1998; Gómez & Zamora, 1999; Johnson & Steiner, 2000), ya que existen pocos sistemas de polinización en los cuales solamente una especie de polinizador determina la fertilización en una especie de planta en particular (Johnson & Steiner, 2000; Waser *et al.*, 1996). Además, el grado de especialización de las interacciones planta-polinizador varía temporal y geográficamente (Fishben & Venable, 1996; Guitián *et al.*, 1993; Gómez & Zamora, 1999; Sánchez-Lafuente, 2002). Estudios recientes señalan que la generalización es común en los sistemas de polinización (Herrera, 1988; Fishben & Venable, 1996; Waser *et al.*, 1996; Gómez & Zamora, 1999;

Johnson & Steiner, 2000) incluso, para algunos autores la generalización parece ser la regla más que la excepción (Waser *et al.*, 1996).

En un sistema generalista, una especie de planta es polinizada por un amplio número de polinizadores animales, los que a su vez visitan muchos hospederos diferentes. En contraste, en los sistemas especialistas una especie de planta es polinizada exclusivamente por una sola especie o gremio de polinizadores (Waser *et al.*, 1996). Varios factores determinan el grado de especialización o generalización en el sistema de polinización de una planta. De acuerdo al principio del polinizador más efectivo de Stebbins (1970), las plantas deberían especializarse en el gremio o especie de polinizador más abundante y/o eficiente, siempre y cuando sea predecible temporalmente. La eficiencia de un visitante floral en particular depende de los componentes de cantidad y calidad de polinización. La tasa de visita y abundancia, conforman el componente de cantidad, mientras que el número de granos de polen depositados en estigmas por visita y hábitos de forrajeo del polinizador, que promueven el entrecruzamiento conespecífico, conforman el de calidad (Herrera, 1987; 1989). La variación en la eficiencia de polinización entre los visitantes florales de una especie de planta, es una condición para la especialización en los sistemas de polinización (Schemske & Horvitz, 1984). Sin embargo, la variación temporal en la abundancia y composición de la comunidad de polinizadores puede hacer inconstantes las presiones de selección de los polinizadores más eficientes, promoviendo la generalización en el sistema de polinización (Herrera, 1996; Waser *et al.*, 1996; Gómez & Zamora, 1999; Johnson & Steiner, 2000). Además de la eficiencia y la predecibilidad espacio temporal de los polinizadores características de historia

de vida de la planta, estadio sucesional, densidad y sistema reproductivo también son factores importantes para determinar el grado de generalización o especialización de un sistema de polinización (Bond, 1994; Waser, *et al.*, 1996; Johnson & Steiner, 2000). Waser *et al* (1996), sugieren que la especialización en la polinización debería de presentarse en especies de plantas de vida larga, con varios episodios reproductivos, y cuyas poblaciones de polinizadores fluctúan poco en el tiempo. Al parecer estudios de los sistemas de polinización de plantas como higos, yucas y cactus columnares concuerdan con esta expectativa (Wiebes, 1979; Powell, 1992; Fleming & Holland, 1998).

De acuerdo a las características morfológicas y fisiológicas de sus flores, la mayoría de las especies de cactus columnares que habitan en México (42 de 70 especies de las tribus Pachycereeae and Cereae) han sido asociadas a la polinización por murciélagos (ver Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Los estudios de los sistemas de polinización de los cactus columnares que presentan este síndrome de polinización confirman que los murciélagos son polinizadores efectivos de estas plantas y que en la mayoría de las especies estudiadas en áreas como el Valle de Tehuacán en el centro de México y en desiertos de Colombia y Venezuela los murciélagos son sus únicos polinizadores efectivos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Ruiz *et al.*, 1997; Nassar *et al.*, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 1997a; Valiente-Banuet *et al.*, 1997b; Casas *et al.*, 1999; Petit *et al.*, 1995; Soriano *et al.*, 1991). Sin embargo, existe variación geográfica en la importancia de los murciélagos como polinizadores. Por ejemplo, los visitantes diurnos son polinizadores efectivos en el límite norte y sur de la distribución de algunas especies de cactus columnares estudiadas, y su efectividad se mantiene temporalmente (no así su importancia relativa) (Sahley, 1996;

Fleming *et al.*, 2001). Esta generalización en el sistema de polinización se ha estudiado en tres especies de cactus columnares del Desierto de Sonora (*Stenocereus thurberi, Carnegiea gigantea y Pachycereus pringlei*) (Alcorn *et al.*, 1961;1962; Fleming *et al.*, 1996; 2001; Sahley, 2001) y *Weberbauerocereus weberbaueri* en los Andes Peruanos (Sahley, 1996). Valiente-Banuet *et al.* (1996; 1997), proponen que esta diferencia entre los sistemas de polinización de los cactus columnares de una misma tribu e incluso en un mismo género, responde a la baja predecibilidad temporal de los polinizadores en la zona límite de la distribución de estas plantas. Esta hipótesis ha sido parcialmente probada tanto en el centro de diversificación de los cactus columnares (El Valle de Tehuacán-Cuicatlán) donde los murciélagos son los principales polinizadores efectivos de las especies estudiadas (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1997a b; Casas *et al.*, 1999; Torres-Ruiz & Valiente-Banuet, datos no publicados) así como en su límite norte de distribución (El Desierto Sonorense) donde los sistemas de polinización son generalistas (Fleming *et al.*, 1996, 2001; Sahley, 2001). Consecuentemente, en una especie de amplia distribución con poblaciones sujetas a condiciones contrastantes con respecto a la predecibilidad de su recurso polinizador (los murciélagos nectarívoros subfamilia Glossophaginae), es factible poner a prueba cabalmente esta hipótesis.

Nuestro estudio tiene el objetivo de analizar la variación geográfica y temporal en el sistema reproductivo y de polinización del cactus columnar *Stenocereus dumortieri* que se distribuye desde los estados del centro de México, hasta Oaxaca y Veracruz. Su límite al norte es la zona árida de San Luis Potosí y el desierto Queretano – Hidalguense (Bravo 1978, Arias *et al.*,

1997) y al sur el estado de Oaxaca. Comparamos patrones de predecibilidad y los componentes de calidad y cantidad de polinizadores a diferentes latitudes, durante dos periodos de floración consecutivos. Estas zonas difieren en la diversidad y predecibilidad temporal de los murciélagos polinívoros (Phyllostomidae; Glossophaginae). En el Valle de Tehuacán (centro sur de México) habitan de 7 a 9 especies de murciélagos polinívoros (Rojas-Martínez & Valiente-Banuet *et al.*,1996; Arita *et al.*, 1999). Según Rojas-Martínez *et al* (1999) el murciélago polinívoro, *L. curasoae* es un residente anual del Valle de Tehuacán, mientras que en la zona árida Queretana–Hidalguense (centro-norte de México), que constituye el límite sur del Desierto Chihuahuense, se reportan de 4 a 5 especies de murciélagos polinívoros y las capturas de *L. curasoae* no son continuas a lo largo del año (Hall *et al.*, 1981; León, 1986; Villa, 1966; Arita *et al.*, 1999; Rojas-Martínez *et al.,* 1999). Adicionalmente, se ha sugerido residencia anual para *Choeronycteris mexicana* y presencia estacional para *L. curasoae* y *L. nivalis* en un área 40 km al sur de la zona de estudio (Torres *et al.*, 1998). El propósito de este trabajo es probar la hipótesis de dicotomía geográfica en la especificidad de la polinización (especialización versus generalización), debida a la influencia de la variación en el recurso polinizador.

Métodos

La especie estudiada

Stenocereus dumortieri es un cactus columnar endémico de México que se distribuye desde Jalisco hasta Oaxaca y Veracruz, pasando por los estados del centro de México. (Bravo, 1978, Arias *et al.*, 1997) (Figura 1). Crece principalmente sobre suelos derivados de roca basáltica (Bravo, 1978). Sus

flores son perfectas, de 4.5 a 5.4 cm de largo por 3 cm de ancho, tubulares infundibuliformes, abren de noche pero permanecen abiertas hasta medio día (Bravo, 1978). Su sistema reproductivo es hermafrodita autoincompatible y los murciélagos son sus más importantes polinizadores (principalmente *L. curasoae*) en una población en el Valle de Tehuacán, en el centro de México (Torres-Ruiz & Valiente-Banuet *en prensa*). Sus frutos son pequeños de 3 a 3.5 cm de largo, rojizos cuando maduran (Bravo, 1978), presentan características de quiropterocoria como dehiscencia apical nocturna (Torres-Ruiz, *observación personal*). Es considerada como especie vulnerable dentro del Valle de México y común en otras partes de su distribución (Rzedowki *et al.*, 1993). Difiere de otras especies de este género, por las areolas del tallo confluentes, la flor más pequeña, y la ausencia de espinas en el pericarpelo y fruto (Arias *et al.*, 1997), además presenta un triterpeno en el tallo único en su género (Cota & Wallace,1997).

Sitios de Estudio

Este trabajo se llevó a cabo durante dos periodos de floración consecutivos (2001 y 2002) en dos localidades: El Valle de Tehuacan (VT) que abarca parte de los estados de Puebla y Oaxaca y la zona árida Queretano-Hidalguense (DQH) que abarca los estados de Querétaro, Hidalgo y parte de Guanajuato (Figura 1). En el Valle de Tehuacan (VT) *S. dumortieri* crece en una localidad cercana a San Sebastián Frontera, Oaxaca (18° 16' .362" N, 97° 39' .279" W) sobre roca basáltica. La altitud es de 1790 msnm con una precipitación media anual entre 600 y 800 mm y la temperatura media anual de 18° a 20° C (INEGI 1980). El tipo de vegetación en que se encuentra se ha descrito como Cardonal de *S. dumortieri* por Valiente-Banuet *et al.* (2000), y en

éste *S. dumortieri* y *Neobuxbaumia mezcalaensis* son las especies arbóreas dominantes. Otros cactus columnares presentes en la zona son: *Neobuxbaumia macrocephala*, *Stenocereus marginatus*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Pilosocereus chrysacantus*. También se encuentran especies tales como *Agave marmorata*, *Mimosa luisana*, *Ceiba parvifolia* y *Acacia constricta*. En el desierto Queretano-Hidalguense (DQH) *S. dumortieri* crece sobre afloramientos basálticos en suelos tipo litosol a una altitud de 1580 msnm. La localidad de estudio se encuentra en el poblado Cruz de Diego Guanajuato, en el límite entre Querétaro y Guanajuato (21° 08' .347" N 100° 01' .980" W). Presenta clima semiseco semicálido (BS, hw), la temperatura media anual varía de 18° a 19°C y la precipitación media anual fluctúa entre 450 y 630 mm (INEGI 1986). En esta zona se desarrolla un matorral crasicaule dominado por *S. dumortieri* (Zamudio *et al.* 1992). Otras especies presentes son: *Prosopis leavigata*, *Celtis pallida*, *Acacia constricta*, *Opuntia imbricata*, *Stenocereus queretaroensis*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Karwinskia humboldtiana*.

Biología floral

Con el objetivo de detectar diferencias morfológicas y fisiológicas entre las flores de ambas poblaciones, se seleccionaron al azar 30 y 40 flores de un total de 15 individuos por población, en el Valle de Tehuacán y la zona árida Queretana – Hidalguense, respectivamente. A cada una de las flores se les tomaron los siguientes datos morfométricos: largo total —medido de la base del pericarpelo al extremo de la apertura de la corola; diámetro externo de la corola— medido en el ápice; diámetro interno del tubo floral—medido en la base de los pétalos; longitud de la cámara del nectario al borde de la corola; y

número de óvulos (n= 10 flores por población). Con el objeto de determinar si existen diferencias morfológicas significativas entre las flores de ambas poblaciones, llevamos a cabo ANOVA para los parámetros.

El volumen de néctar producido fue medido únicamente durante el primer periodo de floración (2001) en 4 y 8 flores de individuos distintos seleccionados al azar, en las poblaciones VT y DQH respectivamente. Las flores se cubrieron previo a la antesis con bolsas de organza y el volumen de néctar fue medido cada dos horas a partir de la apertura de la flor utilizando una jeringa de insulina de 1 ml. La concentración de azúcar del néctar (como porcentaje de equivalentes de sacarosa) se midió con un refractómetro manual (Erma Brix/ATC113Mo.). Se comparó el patrón de concentración y volumen promedio de néctar producido por flor entre las dos poblaciones estudiadas, por medio de una ANOVA. El periodo de antesis fue determinado por observaciones en flores de diferentes individuos en cada población durante ambos periodos de floración. Adicionalmente se llevaron a cabo observaciones de la turgidez de anteras y estigma durante el periodo de antesis en ambas poblaciones.

Intensidad de floración y abundancia de la planta

Para determinar la intensidad de floración de *S. dumortieri* se registró el número de flores por planta por noche en dos cuadrantes de 25 X 25m en 2001 y tres cuadrantes para 2002 en ambas poblaciones. El número de flores por planta por noche fue contado aproximadamente cada dos semanas, de febrero a abril para el primer periodo de floración, completando un total de 9 noches en el Valle de Tehuacán (VT) y 8 noches en la zona árida Queretana-Hidalguense (DQH). Para el segundo periodo de floración (2002), sólo se muestreó durante

tres noches, durante el pico de floración, en ambas poblaciones. El número promedio de flores por individuo por noche y la densidad de individuos reproductivos fueron calculados para ambos periodos y poblaciones. La proporción de flores / frutos (fruit-set) en ambas poblaciones fue calculada solamente durante el primer periodo de floración, marcando 33 flores de seis plantas y 40 flores de 12 individuos, en las poblaciones (VT) y (DQH), respectivamente. Las flores fueron monitoreadas periódicamente hasta la aborción o maduración del fruto. También se calculó el número promedio de flores producidas por cada individuo por noche en ambos periodos de floración en ambas poblaciones, y se evaluó si había diferencias entre años dentro de cada población y entre poblaciones, usando una ANOVA de una vía.

Visitantes florales

Se utilizaron un total de seis redes de niebla por población para capturar los visitantes florales vertebrados (una de 3 m de alto por 12 m de largo, y 5 de 2.6 m de alto por 6 m de largo) durante ambos periodos de floración 2001-2002. Las redes fueron abiertas a partir del atardecer (≈2000) y permanecieron abiertas toda la noche para capturar visitantes nocturnos y hasta medio día (≈ 1100 h) para capturar visitantes diurnos. Los muestreos fueron llevados a cabo durante 6 noches y días para el Valle de Tehuacán en el 2001 y 3 noches y días para el 2002, completando un total de 810 horas/red. En la zona árida Queretana-Hidalguense, durante el primer periodo de floración (2001) se muestreó durante 10 noches y días, y 4 noches y días para el 2002, completando 1260 horas/red. Adicionalmente se estimó la abundancia relativa de los visitantes florales vertebrados (únicamente las especies con carga de

polen de *S. dumortieri*) en cada población con la relación murciélago o ave/ (horas*red-noche)*100 (Rojas-Martínez, *et al.*, 1999).

Se capturaron los insectos que se encontraron en las flores por medio de pinzas y un aspirador; además se colectaron con redes entomológicas y trampas de luz para el caso de los insectos nocturnos. Posteriormente se identificaron y montaron para su identificación. Se llevaron a cabo dos jornadas de capturas de insectos tanto nocturnos como diurnos en ambas poblaciones durante el primer periodo de floración (2001). Las especies capturadas se identificaron (a nivel de familia) y se registró la hora de captura. Se colectó el polen de los cuerpos de los animales capturados usando un cuadro pequeño de gel de fuchsina (Beattie, 1971). Los cuadros de fuschina se montaron en un portaobjeto, posteriormente se analizaron al microscopio óptico en busca de polen de *S. dumortieri*, comparándolos con muestras obtenidas directamente de las flores de las plantas de cada población. La presencia de polen fue tomada como indicativo de la visita a la flor. Específicamente, en el Valle de Tehuacán, para distinguir polen de *S. dumortieri* del de *N. mezcalaensis*, se utilizó el área total del polen por medio de una prueba de t. Adicionalmente se llevó a cabo un análisis de fidelidad de polinizador o constancia floral para los visitantes de *S. dumortieri* en ambas poblaciones, analizando la carga polínica de los visitantes capturados. El porcentaje de polen conespecífico en la carga de polen total, es utilizado como índice de constancia floral (Dafni, 1992). Se llevaron a cabo observaciones de visitantes florales en ambas poblaciones durante 2001-2002, completando 140 y 85 minutos para nocturnos y diurnos respectivamente, en la zona árida Queretana – Hidalguense y 120 y 40 minutos para nocturnos y diurnos respectivamente, en el Valle de Tehuacán. Las

observaciones fueron hechas a lo largo del periodo de apertura de la flor, utilizando lentes de visión nocturna (Nightvoyager model 1/1, Forestry Suppliers, Jackson, Mississippi, USA) y binoculares ( ) para las observaciones de visitantes florales nocturnos y diurnos, respectivamente.

Experimentos de exclusión de polinizadores

Para determinar el sistema reproductivo y la efectividad y eficiencia diferencial entre los gremios de visitantes florales, se llevaron a cabo seis tratamientos experimentales de acuerdo a los métodos desarrollados por Valiente-Banuet *et al.* (1996). El número de individuos y flores utilizados por tratamiento en ambas poblaciones y periodos de floración se muestran en la Tabla 1. En todos los tratamientos, los botones florales fueron cubiertos con bolsas de tela de organza. Una vez abierta la flor, ésta fue expuesta o manipulada dependiendo del tratamiento asignado, y posteriormente reembolsada y monitoreada hasta su aborción o producción de fruto. Los tratamientos fueron los siguientes: 1) autopolinización no manipulada (apomixis): los botones florales son embolsados; 2) autopolinización manual (geitonogamia): las flores fueron manualmente polinizadas con polen de otra flor del mismo individuo; 3) polinización cruzada: las flores fueron polinizadas manualmente con polen de otros individuos de la misma población; 4) polinización nocturna: las flores fueron expuestas a visitantes nocturnos removiendo las bolsas desde la puesta del sol hasta antes del amanecer; 5) polinizadores diurnos: las flores fueron expuestas a los visitantes diurnos desde el amanecer hasta su cierre; 6) control: las flores fueron expuestas a visitantes diurnos y nocturnos y posteriormente se cubrieron. Adicionalmente se llevaron a cabo experimentos de exclusión de visitantes florales vertebrados

(murciélagos y aves), en la población (DQH), por medio de exclusiones de malla metálica de una pulgada de diámetro, las cuales cubrían las flores expuestas a visitas nocturnas y diurnas, de tal forma que sólo los visitantes invertebrados pudieran tener acceso a las flores (Tabla 1). Llevamos a cabo observaciones del comportamiento de los insectos diurnos en estos tratamientos y confirmamos su visita a las flores a través de la exclusión metálica (tratamiento de exclusión de aves y visitantes nocturnos). El tratamiento de exclusión de vertebrados nocturnos y visitantes diurnos fue descontado para el análisis debido a que el tamaño de algunas especies de esfíngidos capturados en esta localidad es mayor a la de la exclusión metálica (Castillo, L. J. *com. pers.*), y no logramos confirmación visual de la visita por insectos nocturnos en este tratamiento. Dado que el número de semillas producidas por fruto es el resultado directo de la eficiencia de los polinizadores, utilizamos la proporción de semilla por óvulos por fruto (*seed-set*) como la variable de respuesta. El número total de flores abortadas y la proporción de frutos maduros por flor (*fruit-set*) fueron también contados para cada tratamiento. Con el objeto de determinar si existe limitación por polen, comparamos el *fruit set* de los experimentos de polinización cruzada y control llevados a cabo el mismo año en cada población, por medio de una prueba de X^2 (Burd, 1994). Los datos de *seed-set* de los dos años se analizaron juntos para hacer así más robusto el modelo para la comparación entre sitios, ya que un modelo lineal generalizado (GLM) univariado con dos factores: año y tratamiento, demostró que no existen diferencias en el seed-set por tratamiento entre años para cada uno de los dos sitios estudiados (G.L.=4, F=0.365, P=0.831 y G.L.=5, F=0.261, P=0.931; para (VT) y (DQH), respectivamente). A

fin de detectar diferencias entre los tratamientos de polinización, se utilizó un GLM univariado con dos factores: sitio y tratamiento con los datos de los dos años, probando cada uno de estos factores y su interacción en el programa SPSS ver 8.0 (Zar 1984). Posteriormente se utilizó un análisis de comparaciones múltiples de Tukey HSD. Los valores analizados fueron trasformados con la rutina Box-cox en el programa JMP version 5.0. ( ) a fin de obtener una homogeneidad en la varianza. Todos los cactus usados en los experimentos de exclusión fueron marcados y numerados. Cada flor (unidad experimental) se marcó también en la base.

Índice de eficiencia de polinización

Con el fin de comparar la eficiencia de polinización de los gremios nocturno y diurno entre poblaciones y periodos de floración, construimos un índice utilizando los componentes de calidad (fidelidad de polinizador y seed-set) y cantidad (densidad relativa y tasa de visita) de polinización analizados en este estudio. El índice es el producto de la multiplicación del porcentaje de fidelidad de polinizador, la proporción de semillas por óvulo (seed-set), la densidad relativa y la tasa de visita para los gremios de polinizadores diurnos y nocturnos.

Resultados

Biología floral

Las características morfológicas de las flores de *S. dumortieri* en ambas poblaciones, corresponden al síndrome de polinización quiropterófila (Faegri y Van der Pijil, 1976). Las flores de los individuos muestreados en el Valle de Tehuacán son más grandes (G.L.= 1; F= 25.02; P< 0.0001) y tienen un mayor número promedio de óvulos (F= 9.635; P= 0.006) que las del Desierto

Queretano-Hidalguense (946.4±50.93 y 739±43.24 N=10 flores por población) (Tabla 2). Las flores presentan antésis nocturna, que inicia a las ≈2000 hrs con una antesis completa a las ≈2130 hrs. El horario de cierre de las flores varió entre poblaciones y años. Durante el año 2001, las flores comenzaron a cerrarse a partir de las 1000 hrs cerrándose completamente a las 1200 hrs, en ambas poblaciones. Sin embargo, durante el año 2002 en la población (VT) las flores cerraron más temprano que en el 2001 (1000 hrs.) y en (DQH) en días despejados, el cierre de las flores fue aproximadamente en el mismo horario que el año anterior, aunque las flores pueden cerrar más tarde durante días nublados, húmedos y con baja temperatura. Por ejemplo, el día 23 de Marzo del 2002, las flores cerraron hasta las 1600 hrs (n= 10 flores observadas), siendo éste un día nublado y frío.

Las curvas de producción y concentración de néctar en ambas poblaciones muestran que la producción de néctar inicia a la misma hora en ambas poblaciones (≈ 2130 hrs) y cesó ≈ 0930 hrs del día siguiente (N=12 flores) (Figura 2). El volumen promedio del néctar producido por flor por periodo de antesis no difiere significativamente entre poblaciones, (0.4750±0.07 y 0.5788±0.05 para el (VT) y (DQH), respectivamente) (F=1.189; P=0.301; G.L.=1). La concentración promedio tampoco difiere entre poblaciones (22.59±0.12 y 21.62±0.33 -equivalentes de sacarosa- para el (VT) y (DQH), respectivamente) (F=2.594; P=0.138; G.L.=1).

Intensidad de floración.

Durante el primer periodo (2001) la floración ocurrió entre febrero y mayo, en ambas poblaciones; sin embargo la floración en (VT) fue más larga, ya que en el mes de abril el 63% de los individuos reproductivos seguían

produciendo flores, a diferencia de (DQH), en donde para abril florecían menos del 18% de los individuos reproductivos. La densidad de individuos reproductivos por hectárea fue de 74 individuos en el Valle de Tehuacán y 240 individuos en la zona árida Queretana-Hidalguense. El número promedio de flores producidas en una noche por individuo, no difirió entre años dentro de cada población (F=0.360; P=0.555; G.L.=1 para el Valle de Tehuacán y F=3.987; P=0.050; G.L.=1 para Guanajuato), por lo que el promedio de producción de flores por individuo por noche en cada población fue la suma de dos periodos de floración (2001+2002). La producción promedio de flores por individuo por noche fue distinta entre poblaciones; para el Valle de Tehuacán fue de 5.66±0.292 flores y 2.44±0.747 flores para Guanajuato, (F=23.51; P=0.0001; G.L.=1) (Figura 3).

Visitantes florales

La frecuencia de visitas florales varió entre gremios y poblaciones, siendo en general mayores las visitas nocturnas en (VT) y las diurnas en (DQH) (Tabla 3). La Tabla 4 lista las especies de murciélagos, aves e insectos capturados y los que llevan polen de *Stenocereus* en ambas poblaciones. La abundancia relativa (índice de abundancia) de visitantes florales vertebrados, en ambos sitios y años se muestra en la Tabla 5. Los visitantes florales vertebrados diurnos y nocturnos son más abundantes en el Valle de Tehuacán que en el Desierto Queretano-Hidalguense. Los murciélagos son más abundantes en la población VT que en DQH. En el desierto Queretano-Hidalguense, las aves fueron las más abundantes en ambos años, y se capturaron insectos con carga de polen de *S. dumortieri*, pertenecientes a nueve familias, sólo una de ellas de hábitos nocturnos. En contraste, en el

Valle de Tehuacán sólo se capturó la abeja común *Apis mellifera* (Tabla 4). El análisis de fidelidad de polinización indica que los murciélagos son siempre más "fieles" a las flores de *S. dumortieri* que las aves en el Valle de Tehuacán y entre las especies de murciélagos visitantes florales *L. curasoae* presenta el mayor porcentaje de fidelidad; 43% y de 61% para 2001 y 2002 respectivamente. El máximo porcentaje de fidelidad para la otra especie más común en la zona, *Choeronycteris mexicana* fue de 22% para el 2002. En la zona árida Queretana-Hidalguense, no fue posible diferenciar el polen de *S. dumortieri* con el de *S. queretaroensis* una especie simpátrica y de floración simultánea y por lo tanto en el análisis de carga de polen y de fidelidad de polinización, sólo se interpreta como polen de cactus columnar del género *Stenocereus* sp. (Figura 4).

Experimentos de exclusión de polinizadores

No se detectó variación geográfica en el sistema reproductivo de *Stenocereus dumortieri*; la apomixis y geitonogamia en ambas poblaciones no son efectivas (Tabla 1). Es hermafrodita autoincompatible en ambas poblaciones. Existe variación temporal en la efectividad de los polinizadores de *S. dumortieri*. Durante el 2001, visitantes diurnos y nocturnos fueron polinizadores efectivos en ambos sitios (ver Tabla 1), mientras que para el 2002, sólo los visitantes nocturnos produjeron frutos en el Valle de Tehuacán, y sólo los diurnos lo hicieron en Guanajuato. Los resultados del tratamiento de exclusión de visitantes nocturnos y aves sugieren que las visitas por insectos diurnos son inefectivas en *S. dumortieri*, ya que en este tratamiento no hubo producción de frutos. Debido al consumo por frugívoros y principalmente a la infestación por larvas, algunos frutos que iniciaron su desarrollo y que se

tomaron en cuenta para el cálculo de la proporción flor/fruto (*fruit-set*) (marcadas como número de frutos iniciados en la Tabla 1), no fueron tomados en cuenta para el análisis de proporción semillas/óvulos por fruto (*seed-set*), ya que no se pudieron contar sus semillas. Dado que no hay diferencias en el *seed-set* entre tratamientos ni entre años dentro de cada población, se sumaron los datos de los dos años y se probó con el factor sitio, encontrando diferencias significativas (F=10.23; P=0.002; G.L.=1) en el *seed-set* entre sitios (Tabla 6). Los tratamientos diurno y nocturno difieren significativamente (F=3.28; P=0.017; G.L.=3). Diferencias significativas entre el *fruit-set* de los tratamientos de polinización cruzada y control se detectaron en ambas poblaciones durante el 2001 (X^2 =16.205, P<0.0001 Gto. y X^2 =18.288, P<0.0001 Valle); sin embargo en el Valle de Tehuacán el control presenta mayor *fruit-set* que la cruza, por lo que no existe limitación por polinizadores.

Índice de eficiencia de polinización.

El índice de eficiencia varió entre los gremios nocturnos y diurnos, utilizando los datos promedio de ambos sitios y años. La eficiencia de polinización de los visitantes nocturnos (murciélagos) es mayor al de los diurnos (aves) (0.256 y 0.0565, respectivamente). En el desierto Queretano-Hidalguense, el índice de eficiencia de polinización de las aves es mayor al de los murciélagos en ambos años, mientras que en el Valle de Tehuacan los murciélagos presentan un índice de eficiencia de polinización mayor que el de las aves en ambos años (Tabla 7).

DISCUSIÓN

En este trabajo se encontró variación espacio-temporal en la importancia relativa de los polinizadores de *Stenocereus dumortieri*. En la población del Valle de Tehuacán los murciélagos polinívoros fueron los principales polinizadores; mientras que en el desierto Queretano-Hidalguense, las aves contribuyeron mayormente a la producción de frutos. Sin embargo, esta relación varió temporalmente ya que durante el primer periodo de floración (2001), tanto los visitantes diurnos como los nocturnos fueron polinizadores efectivos en ambos sitios (ver Tabla 1), mientras que para la segunda temporada de floración (2002), sólo los visitantes nocturnos produjeron frutos en VT, y sólo los diurnos lo hicieron en DQH (ver Tabla 1).

Los datos de este estudio sugieren que este patrón de variación es el resultado de la abundancia diferencial de los polinizadores de *S. dumortieri* en ambas poblaciones. Encontramos que tanto la frecuencia de visitas a la flor (Tabla 4), como la abundancia relativa de los murciélagos polinívoros (Tabla 6), es mayor en el Valle de Tehuacán que en la zona árida Queretana-Hidalguense; además, el Valle de Tehucán posee una alta diversidad de murciélagos Glossophaginos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Arita & Santos, 1999; Arita & Santos, 2002) y según Rojas *et al* (1999), el murciélago *Leptonycteris curasoae*, el principal polinizador de los cactus columnares incluyendo *S. dumortieri* (Torres-Ruiz & Valiente-Banuet, *en preparación*), es residente anual. En la zona árida Queretana-Hidalguense los visitantes diurnos, aves e insectos, son los más abundantes y los que con mayor frecuencia visitan las flores de *S. dumortieri*; sin embargo, los datos de exclusión de visitantes nocturnos y aves (ver Tabla 1), sugieren que los insectos no juegan

un papel importante como polinizadores de *S. dumortieri*. En esta zona, la abundancia relativa de *L. curasoae* es crónicamente baja, ya que en ambos periodos de floración su abundancia no rebasó el 1.25 (horas*red-noche)*100 (índice de abundancia; ver método); mientras que en el Valle de Tehuacán fue de 9.16 a 13.33 para 2001 y 2002, respectivamente. Además de la abundancia diferencial de los visitantes florales, las poblaciones de *S. dumortieri* difieren en la salida reproductiva, medida como el *fruit-set*. Diferencias en la reproducción entre poblaciones de una especie de planta puede ser el resultado de muchos factores, incluyendo los polinizadores y los recursos asociados con cada población de planta (Dieringer, 1992). En este sentido los experimentos de polinización manual sugieren que la salida reproductiva en la zona árida Queretana-Hidalguense es limitada por recursos (agua o nutrientes), ya que el *fruit-set* de polinización natural y manual es menor al de la población del Valle de Tehuacan (ver Tabla 1), y durante 2001 la salida reproductiva en esta zona fue además, limitada por polinizadores.

La variación espacio-temporal en la importancia relativa de los polinizadores en la producción de frutos en *S. dumortieri* es consistente con lo observado en otros estudios que han documentado importantes variaciones temporales y espaciales en la composición de los polinizadores de una especie de planta en particular (Pettersson, 1991; Fishbein & Venable, 1996; Fleming *et al.*, 2001; Gómez & Zamora, 1999; Herrera, 1988; 1996; Sahley, 1996). En estos trabajos se propone que tal variación puede tener consecuencias en el grado de generalización o especialización del sistema de polinización, creando parches de selección dependientes, entre otros factores, de la composición de la comunidad de polinizadores en una población y/o temporada de floración

determinada (Thompson, 1994). La variación en la eficiencia de polinización entre los visitantes florales de una especie de planta, es una condición para la especialización en los sistemas de polinización (Schemske & Horvitz, 1984). Aunado a esto, la variación temporal en la abundancia y composición de la comunidad de polinizadores puede hacer inconstantes las presiones de selección de los polinizadores, promoviendo la generalización en el sistema de polinización (Waser *et al.*, 1996; Johnson & Steiner, 2000). La eficiencia de polinización de un visitante floral en particular depende no sólo de su tasa de visita y abundancia relativa, sino también del número de granos de polen depositados en estigmas, así como de los hábitos de forrajeo del polinizador, que promueven el entrecruzamiento conespecífico. Es decir, los llamados componentes de cantidad y calidad de polinización, respectivamente (Herrera, 1987; 1989). Para determinar la posible influencia de estos componentes en el sistema de polinización de *S. dumortieri*, medimos la tasa de visita y la abundancia relativa de los visitantes florales, como componentes de cantidad; y se hizo un análisis de fidelidad de polinizador (porcentaje del polen de *S. dumortieri* en la carga polínica total de los visitantes florales) (Dafni, 1992), y una evaluación del *seed-set* como componentes de calidad, separando la contribución de visitantes diurnos y nocturnos. Adicionalmente, construimos un índice de eficiencia de polinización tomando en cuenta todos los datos de calidad y cantidad antes mencionados. Los resultados muestran que la eficiencia de polinización de los murciélagos y las aves, varía geográfica y temporalmente, siendo los murciélagos los polinizadores más eficientes de *S. dumortieri* en la población del Valle de Tehuacán, en donde a pesar de que las aves siempre fueron los visitantes florales más abundantes capturados con

carga de polen de *S. dumortieri* , los murciélagos presentan un mayor porcentaje de fidelidad, *seed-set* y tasa de visita a las flores, por lo que finalmente su eficiencia es mayor. En contraste, en el Desierto Queretano-Hidalguense los murciélagos tienen un bajo índice de eficiencia. Sin embargo, hay que hacer notar que el seed-set de los frutos resultantes de los tratamientos nocturno en ambas poblaciones fueron mayores a los diurnos y no fueron distintos entre poblaciones (Tabla 1). Esto significa que la diferencia en el índice de eficiencia de polinización se debe principalmente al componente de cantidad y no al de calidad de polinización. La mayor eficiencia de polinización de los murciélagos sobre la de los visitantes diurnos, se ha reportado en la mayoría de las especies de cactus columnares, en las cuales las visitas diurnas tienen algún efecto, aún cuando éste sea mínimo, en la producción de frutos, como en *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *Weberbauerocereus weberbaueri* (Sahley, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1996) en desiertos intertropicales y *Stenocereus thurberi* y *Pachycereus pringlei* en desiertos fuera del trópico (Fleming *et al.*, 2001). Una excepción es el Saguaro (*Carniegia gigantea*), especie en la cual los visitantes diurnos producen mas semillas por fruto que los nocturnos (Fleming *et al.*, 2001).

Así, tenemos que *S. dumortieri* presenta poblaciones sometidas a dos escenarios distintos con respecto a la eficiencia y predecibilidad temporales de sus polinizadores, jugando papeles diferentes los visitantes diurnos y los nocturnos en la salida reproductiva (producción de frutos y semillas) en ambas zonas. ¿Las condiciones antes descritas influencian las características florales de *S. dumortieri* entre poblaciones?

En los cactus columnares de México, la especialización en la polinización parece estar relacionada con la función de la flor más que con su morfología. Las flores de los cactus columnares del norte de México y los que habitan en regiones tropicales, comparten características morfológicas tales como las dimensiones del perianto (Valiente-Banuet *et al.*, 2002), mientras que características fisiológicas de las flores tales como el tiempo de apertura y cierre; volumen y concentración de néctar; tiempo de receptividad estigmática parecen variar más en respuesta a diferentes regímenes de polinización (Valiente-Banuet *et al.*, 2002). Tres de las cuatro especies de cactus columnares que se encuentran en el desierto Sonorense (*Pachycereus pringlei*; *Carnegiea gigantea* y *Stenocereus thurberi*) presentan el síndrome quiropterófilo y sin embargo su sistema de polinización es generalista, de tal forma que aves, insectos y murciélagos son polinizadores efectivos (Fleming, *et al.*, 1996; Fleming, *et al* 2001). Estas especies presentan diferencias con sus parientes más cercanos que habitan en los trópicos, en características fisiológicas de sus flores, tales como mayor tiempo de antesis y producción de néctar, características asociadas a la recompensa de visitantes diurnos; y se ha propuesto que tales diferencias son el resultado de las condiciones dadas por el recurso polinizador (Fleming, *et al.*, 2001). Sin embargo, en este estudio no se detectaron marcadas diferencias fisiológicas entre las flores de ambas poblaciones de *S. dumortieri*. Características asociadas a la recompensa de polinizadores, tales como periodo de antesis, volumen, concentración y horario de producción de néctar, no son significativamente diferentes entre poblaciones en este estudio (Figura 3). En contraste, *S. dumortieri*, presenta variación significativa en la morfología floral entre las poblaciones estudiadas. Por

ejemplo, los individuos del Valle de Tehuacán, poseen flores mas largas y con mayor número de óvulos que las del desierto Queretano-Hidalguense (Tabla 2), sin embargo estas características pueden ser también resultado de limitación de recursos (agua y/o nutrientes) y no sólo por presiones de selección mediada por polinizador (Pellmyr & Thompson, 1996). Los datos obtenidos en este estudio no nos permiten cuantificar directamente el papel de los visitantes como agentes de selección en estas características.

BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

Aunque el concepto de síndrome de polinización ha sido comúnmente utilizado como indicativo del polinizador efectivo de acuerdo a las características florales, y en varios estudios esta hipótesis ha sido comprobada con mediciones y observaciones directas de la efectividad de los polinizadores (Momose *et al.*, 1998; Johnson *et al.*, 2001), en la mayoría de los casos la variación geográfica y temporal en la interacción no ha sido evaluada (Herrera, 1996). Nuestro estudio coincide con otros en que la variación en la efectividad y eficiencia de los polinizadores entre temporadas y poblaciones es muy común (Herrera, 1988; Fishben & Venable, 1996; Shaley, 1996; Gomez & Zamora, 1999; Fenster & Dudash, 2001; Fleming, *et al.*, 2001), de esta forma el concepto de síndrome floral posee poco valor explicativo al respecto de la comunidad de visitantes florales y su variación espacio-temporal (Herrera, 1996). *S. dumortieri* posee características de polinización quiropterofila como perianto blanco, antesis nocturna, y néctar diluido y rico en hexosas (definido por Van der Pijil, 1979), en ambas poblaciones estudiadas (Torres-Ruiz & Valiente-Banuet, en prensa; este estudio). Coincidentemente, los murciélagos son sus polinizadores más eficientes, y es probable que estas características maximicen las visitas de los murciélagos a *S. dumortieri*. Sin embargo sólo

documentando las presiones de selección actuales en las características florales ejercidas por los murciélagos polinívoros podríamos saber su papel en el mantenimiento y evolución de las características florales, como lo proponen Fenster & Dudash (2001) para *Silene virginica* y su polinizador más eficiente el colibrí *Archilochus colubris*. La variación temporal y espacial en las interacciones de *S. dumortieri* y sus polinizadores, señala el riesgo de asumir el polinizador efectivo de una planta basado solamente en las características florales y observaciones casuales. De esta manera, los síndromes de polinización solo pueden ser usados como hipótesis, las cuales deben ser probadas por medio de experimentos y observaciones sistemáticas en campo, documentando la contribución de los diversos visitantes florales al éxito reproductivo de la planta, a pesar de no "encajar" en el síndrome de polinización.

REFERENCIAS

Alcorn, S.M., McGregor, S.E. & Olin, G. (1961). Pollination of Saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats and honey bees. *Science,* 132:1594-1595.

Alcorn, S.M., McGregor, S.E. & Olin, G. (1962). Pollination requirements of the Organpipe cactus. *Cactus and Succulent Journal*, 34:134-138.

Arias M.S., Gama L.S., & Guzmán C.L. (1997). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14.Instituto de Biología UNAM

Arita T.H. & Santos-Del-Prado K. (1999) Conservation biology of nectar – feeding bats in México. *Journal of Mammalogy* 80(1):31-41

Arita T.H. & Santos M. (2002). Priority Areas for the conservation of New World nectar-feeding bats. In: Fleming & Valiente-Banuet (Eds), *Columnar cacti and their mutualists*. University of Arizona Press. 342pp

Baker, H.G. (1963). Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science*, 139:877-883.

Baker, H.G. & Baker, I. (1983). Floral nectar sugar constituents in relation to pollination type. In: Jones C. E. & R. J. Little (Eds.) Handbook of experimental pollination biology. Scientific Academic Editions, New York. 117-141 pp.

Beattie, A J. (1971). A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan Pacific Entomologist*, 47:82.

Bond W. J. (1994). Do mutialist matter?. Assesing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transations of the Royal Society of London Ser. B.* 344:83-90

Bravo, H. (1978). Las cactáceas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Vol. 1 México. 743 pp.

Burd, M. (1994). Bateman´s principia and plant reproduction: the role of pollen

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

REFERENCIAS

Alcorn, S.M., McGregor, S.E. & Olin, G. (1961). Pollination of Saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats and honey bees. *Science,* 132:1594-1595.

Alcorn, S.M., McGregor, S.E. & Olin, G. (1962). Pollination requirements of the Organpipe cactus. *Cactus and Succulent Journal*, 34:134-138.

Arias M.S., Gama L.S., & Guzmán C.L. (1997). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14.Instituto de Biología UNAM

Arita T.H. & Santos-Del-Prado K. (1999) Conservation biology of nectar – feeding bats in México. *Journal of Mammalogy* 80(1):31-41

Arita T.H. & Santos M. (2002). Priority Areas for the conservation of New World nectar-feeding bats. In: Fleming & Valiente-Banuet (Eds), *Columnar cacti and their mutualists*. University of Arizona Press. 342pp

Baker, H.G. (1963). Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science*, 139:877-883.

Baker, H.G. & Baker, I. (1983). Floral nectar sugar constituents in relation to pollination type. In: Jones C. E. & R. J. Little (Eds.) Handbook of experimental pollination biology. Scientific Academic Editions, New York. 117-141 pp.

Beattie, A J. (1971). A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan Pacific Entomologist*, 47:82.

Bond W. J. (1994). Do mutialist matter?. Assesing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transations of the Royal Society of London Ser. B.* 344:83-90

Bravo, H. (1978). Las cactáceas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Vol. 1 México. 743 pp.

Burd, M. (1994). Bateman´s principia and plant reproduction: the role of pollen

limitation in fruit and seed set. *Botanical Review*. 60:83-139.

Casas A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A. & Dávila P. (1999). Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cacti *Stenocereus stellatus* in central Mexico. *American Journal of Botany*, 86(4):534-542.

Cota H.J., & Wallace S.R. (1997). Chloroplast DNA evidence for divergence in *Ferocactus* and its Relationships to North American Columnar Cacti (Cactaceae: Cactoideae). *Systematic Botany* 22(3):529-42.

Cornejo D.O. & Simpson B.B. (1997). Analysis of form and function in North American columnar cacti (Tribe Pachycereeae). *American Journal of Botany*. 84(11): 1482-1501.

Dafni, A. (1992) Pollination Ecology. A practical approach. Oxford University Press. New York 250 pp.

Dieringer G. (1992) Pollinator effectiveness and seed set in populations of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 79:1018-1023.

Dodd, E.M., Silvertown, J., & Chase W. M. (1999). Phylogenetics analysis of trait evolution and species diversity variation among angiosperm families. *Evolution* 53(3):732-744.

Eriksson, O., & Bremer. (1992). Pollination systems, dispersal modes, life forms and diversification rates in angiosperm families. *Evolution*, 46:258-266.

Faegri, K. & van der Pijl, L. (1979). The principles of pollination ecology. (3rd. Rev. Edn.) Oxford and New York: Pergamon Press. 248 pp.

Fenster C. B. & Dudash, M. R. (2001). Spatiotemporal variation in the role of hummingbirds as pollinators of *Silene virginica* Ecology. 82(3):844-851

Fishbein, M. & Venable L.D. (1996). Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology*, 77:1061-1073.

Fleming, T.H., Tuttle, D.M. & Horner, M.A. (1996). Pollination Biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran desert Columnar cacti. *The Southwestern Naturalist*, 4(3):257-269.

Fleming, T.H. & Holland, N.(1998). The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia,* 114:368-375.

Fleming, T.H., Sahley, C.T., Holland, N.J., Nason, J. & Hamrick J.L. (2001). Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecologycal Monographs.* 71:511-30.

Gibson, A.C., and Nobel, P.S. (1986). The cactus primer. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

Gibson A.C. (1991). The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae II. *Stenocereus dumortieri* versus *Isolatocereus dumortieri. Cactus and Succulent Journal.* 63:184-190.

Gómez, J.M. & Zamora, R. (1999). Generalization vs. Specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa*. *Ecology*, 80:796-805.

Grant, V. (1949). Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution*, 3:82-97.

Herrera, C.M. (1987). Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50:79-90.

Herrera, C.M. (1988). Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35:95-125.

Herrera, C.M. (1989). Pollinator abundance, morphology and flower visitation rate: analysis of "quantity" component in a plant pollinator system. *Oecologia* 80:241-248.

Herrera, C.M. (1996). Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In D. G. Lloyd and S. C. H. Barrett. Editores, Floral biology- studies on floral evolution in animal-pollinated plants, 65-87. Chapman & Hall. New York, New York, USA.

Hall, R. & Kelson, R. (1981). The mammals of North America. Ronald Press. Co. New York.

INEGI. (1980). Carta de temperaturas y Precipitación media anual 1:1000000

Johnson S.D. & Steiner k.E. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution.* 15:140-143.

Johnson S. D., Pauw A. & Midgley, J. (2001). Rodent pollination in the African lily *Massonia depressa* (Hyacinthaceae). *American Journal of Botany*

León P.L. (1986). Distribución altitudinal de los murciélagos en el Noreste del Estado de Querétaro. (Tesis) Facultad de Ciencias UNAM. 73 pp.

Momose, K. et al. (1998). Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *American Journal of Botany* 85(10):1477-1501

Nassar, M.J., Ramirez, 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(7):918-927.

Ollerton, J. (1996). Reconciling ecological processes with phylogenetics

patterns: the apparent paradox of plant-pollinator system. *Journal of Ecology*, 84:767-769.

Ollerton, J. (1998). Sunbird surprise for syndromes. *Nature*, 84:726-727.

Petit, S. (1995). The pollinator of two species of columnar cacti on Curacao Netherlands Antilles. *Biotropica,* 27(4):538-541.

Pellmyr, O. & Thompson J.N. (1996). Sources of variation in pollinator contribution within a guild: the effects of plant and pollinator factors. *Oecologia* 107:595-604.

Pettersson, M.W. (1991). Pollination by guild od fluctuating moth populations: Options for unespecialization in *Silene vulgaris. Journal of Ecology* 79:581-604.

Powell, J.A. (1992). Interrelationships of yuccas and yucca moth. *Trends in Ecology and Evolution*, 7:10-15.

Rojas-Martínez, A. & Valiente-Banuet, A. (1996). Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán, Puebla, Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana,* (n. s.), 67: 1-23.

Rojas M. A., Valiente B. A., Arizmendi M. del C., Alcantara E. A. & Arita T. H. (1999) Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: Does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogreography*. 26, 1065-1077

Rojas-Martínez, A. (2001). Movimientos altitudinales de tres murciélagos nectarívoros en el Centro de México. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias UNAM, México D.F.

Ruiz A., Santos M., Soriano J. P., Cavalier J. & Cadena A. (1997) Relaciones mutualisticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las

cactáceas columnares en la zona árida de Tatacoa, Colombia. *Biotropica*. 29(4): 469-479

Rzedowski J. & Calderón G. (1993) Datos sobre la dinámica de la flora fanerogámica del Valle de México, con énfasis en especies nativas raras, en peligro de extinción y aparentemente extintas. *Acta Botánica Mexicana*. 25:81-108

Sahley, C.T.(1996). Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 83(10): 1329-1336.

Sahley, C.T. (2001). Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist* 46(3):261-271.

Sánchez-Lafuente, M.A. 2002. Floral variation in the generalist perennial herb *Paeonia broteori* (Paeoniaceae): Differences between regions with different pollinators and herbivores. *American Journal of Botany*, 89(8):1260-1269.

Schemske, D.W. & Horvitz C.C. (1984). Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science* 225:519-521.

Soriano J. P., Sosa M. & Osman R. (1991) Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera:Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes Venezolanos. *Revista Biología Tropical* 41(3): 529-532

Stebbins, G.L. (1970). Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1:307-326.

Thompson, J.N. (1994). The coevolutionary process. University of Chicago Press. Chicago, Illinois, USA.

Torres-Ruiz, A., Enríquez, F.J., Pedraza, L.H. & Álvarez, H.E. (1998). Hábitos de los murciélagos polinívoros del Marqués, Querétaro, México. Resumenes del Taller Internacional: Evolution, Ecology and Conservation of Columnar cacti and their mutualist. Tehuacán Puebla, México. Instituto de Ecología UNAM y University of Miami.

Torres-Ruiz, A. & Valiente-Banuet, A. (2003) Pollination biology of the columnar cacti *Stenocereus dumortieri* in the Tehuacan Valley, central Mexico. (in press).

Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C., Rojas-Martínez, A. & Domínguez, C.L. (1996). Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology*, 12:1-17

Valiente-Banuet. A., Rojas-Martínez, A., Casas A., Arizmendi, M.C. & Dávila, P. (1997a). Floral biology and pollination ecology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Arid Enviroment*, 37:331-341

Valiente-Banuet. A., Rojas-Martínez, A., Casas A., Arizmendi, M.C. & Dávila, P. (1997b). Pollination Biology of the columnar *cacti (Neobuxbaumia mezcalaensis and Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany,* 84(4):452-455

Valiente-Banuet. A., Casas A., Alcántara A., Dávila P., Flores-Hernández N., Arizmendi M.C., Villaseñor J. L., & Ortega R. J. (2001). La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México,* 67:24-74.

Valiente-Banuet. A., Arizmendi M.C., Rojas-Martínez A., Godínez-Alvarez H., Silva C., & Dávila-Aranda P. (2002) Biotic interactions and population dynamics of columnar cacti. In: Fleming & Valiente-Banuet (Eds), *Columnar cacti and their mutualists*. University of Arizona Press. 367pp

Villa, B. (1996). Los murciélagos de México. Editorial Libros de México, S.A. México, D.F. 491pp.

Waser, N.M. (1983). The adaptative nature of floral traits: ideas and evidence. Pages 241-285 in L. A. Real, editor. Pollination biology. Academic Press, New York, USA.

Waser, N.M., Chittka L.., Price M.V., Williams N. & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77:279-296.

Wallace, R.S. (2002). The phylogeny and Systematics of Columnar cacti: An overview. In: Fleming & Valiente-Banuet (Eds), *Columnar cacti and their mutualists*. University of Arizona Press. 367pp

Wiebes, J.T. (1979). Co-evolution of figs and their insect pollinator. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 10:1-12.

Zamudio R.S., Rzedowski J., Carranza E.G. & Calderon G. (1992) Tipos de vegetación del Estado de Querétaro. Instituto de Ecología, Centro regional del Bajío. México D.F. 22 pp.

PIES DE FIGURA

Figura 1. Localización de las zonas de estudio. 1) San Sebastián Frontera, Oaxaca (Valle de Tehuacan); 2) Cruz de Diego, Guanajuato (Desierto Queretano-Hidalguense). El área sombreada indica la distribución de *Stenocereus dumortieri* en México (Datos tomados del Herbario Nacional. MEXU. UNAM).

Figura 2. Volumen y concentración promedio del néctar por flor por noche de individuos de *Stenocereus dumortieri* en dos localidades. Los datos son media±error estandar.

Figura 3. Número promedio de flores producidas por individuo de *Stenocereus dumortieri* por noche durante el periodo de floración en dos localidades. Los datos son media±error estandar.

Figura 4. Porcentaje de fidelidad de polinizador de los visitantes de *Stenocereus dumortieri* en dos poblaciones durante 2001 y 2002. El porcentaje de polen conespecífico es utilizado como índice de fidelidad o constancia floral (Dafni, 1992). Nota: En Gto. el polen no pudo ser identificado a nivel de especie, sólo indica presencia de polen de *Stenocereus* sp.

Tabla 2. Características florales de *Stenocereus dumortieri* en ambas poblaciones. Los datos son medias (±1 E.E.). LT= longitud total, DE= diámetro externo, DI= diámetro interno, LN= longitud al nectario. Los asteriscos denotan valores significativamente diferentes (P< 0.0001; F = 25.02, gl = 1). Prueba: ANOVA una vía.

Población	*N*	LT	DE	DI	LN
Valle de Tehuacán	30	54.46* (0.813)	26.88 (0.423)	16.9 (0.267)	23.95 (0.660)
Zona árida Queretana-Hidalguense	40	47.98* (0.941)	27.28 (0.516)	16.48 (0.355)	22.18 (0.534)

Tabla 6. Análisis de varianza de dos vías (dos factores: sitio y tratamiento), de la proporción de semillas/óvulos (seed-set) por fruto obtenido durante dos periodos de floración de *Stenocereus dumortieri*.

Fuente de variación	G.L.	F	P
Modelo	5	5.219	0.000
sitio	1	10.239	0.002
Tratamiento	3	0.733	0.536
sitio*tratamiento	1	0.235	0.630

Tabla 3. Frecuencia y tiempo de observación de visitantes florales de *Stenocereus dumortieri* en dos poblaciones, durante dos periodos de floración 2001-2002.

	Zona árida Queretana-Hidalguense						**Valle de Tehuacán**					
	Nocturno			**Diurno**			**Nocturno**			**Diurno**		
	2001	2002	Total	2001	2002	Total	2001	2002	Total	2001	2002	Total
Tiempo (min)	115	25	140	50	35	85	50	70	120	20	20	40
Número de visitas	0	0	0	1	1	34	18	13	31	2	1	3
Periodo de observación	2100 0700	2200 1230		0700 1000	0700 1000		1230 0230	0930 0230		0800 0855	0930 0950	

Tabla 4. Visitantes florales y carga de polen de *Stenocereus dumortieri* durante dos periodos de floración 2001-02), en dos poblaciones: San Sebastián Frontera, Oaxaca (Valle de Tehuacán) y Cruz de Diego, Guanajuato (Desierto Queretano-Hidalguense). Nota: En Gto. el polen no pudo ser identificado a nivel de especie, sólo indica presencia de polen de *Stenocereus* sp.

Grupo	Especies	Habito	Individuos capturados				Individuos con polen de *Stenocereus*			
			DQH		VT		DQH		VT	
			2001	2002	2001	2002	2001	2002	2001	2002
Aves	*Pheucticus crysopeplus*	Diurnos				1				0
	Heliomaster constanti	Diurnos				1				0
	Passerina versicolor	Diurnos				1				1
	Toxostoma curvirostris	Diurnos				1				0
	Empidonax affinis	Diurnos				1				0
	Eugenes fulgens	Diurnos		1	1			1	1	
	Phyrocephalus rubinus	Diurnos			1				0	
	Icterus pustulatus	Diurnos			2	2			1	2
	Icterus alticola	Diurnos			1				1	
	Icterus wagleri	Diurnos			2				1	
	Cynantus sordidus	Diurnos			3	10			1	7
	Polioptila caerulea	Diurnos			1	1			0	0
	Archilocus colubris	Diurnos			1				1	
	Centurus hypopolius	Diurnos			2	6			0	5
	Pipilio albicollis	Diurnos			1				0	
	Thryomanes bewickii	Diurnos			1				0	
	Myarchus tyranulus	Diurnos			1	2			0	1
	Amazilia violiceps	Diurnos	1	1	11	11	1	1	10	9
	Chondestes grammacus	Diurnos	1				0			
	Dendroica sp.(petchia)	Diurnos	1	1			0	1		
	Vermivora celata	Diurnos	7				0			
	Emphidonax fulvifrons	Diurnos	1				1			
	Columbina inca	Diurnos	1	2			0	0		
	Columbina passerina	Diurnos	1			2	0			0
	Contopus sordidus	Diurnos	1				0			
	Spizellan atrogularis	Diurnos	1				0			
	Dendroica coronata	Diurnos	1				0			
	Picoides escalaris	Diurnos	1			4	1			1
	Cardinalis sinvatus	Diurnos	1				0			
	Campylorhyncus brunneicapillus	Diurnos	1				1			
	Camphylorhynchus gularis	Diurnos	1				0			
	Camphylorhynchus covesi	Diurnos	1				0			
	Thyromus bewickii	Diurnos	1				0			
	Auriparus flaviceps	Diurnos	1	1			1	0		
	Centurus aurifron	Diurnos		1				1		
	Toxostoma curvirostris	Diurnos				1				0
	Calothorax lucifer	Diurnos	1	1			1	1		
	Icterus parisorum	Diurnos		1				1		

	Myarchus cinereus	Diurnos		1		1		1	0
	Cynantus latirostris	Diurnos		1				0	
Murciélagos	*Leptonycteris curassoae*	Nocturnos	2	5	26	11	2	3	11
	Leptonycteris nivalis	Nocturnos	1		2		1		
	Glossophaga soricina	Nocturnos	3				2		
	Choeronycteris mexicana	Nocturnos			5	5			5
	Sturnira lilium	Nocturnos				5			1
	Dermanura tolteca	Nocturnos				3			2
	Myotis sp.	Nocturnos			4				
Insectos	*Apis mellifera*	Diurno	6		1		6		
	Sphecidae	Diurno	1				1		
	Noctuidae	Nocturnos	2				2		
	Syrphidae	Diurno	4				-		
	Bombinae	Diurno	2				2		
	Vespidae	Diurno	2				1		
	Vespidae --- *Polistes*	Diurno	2				2		
	Tiphiidae	Diurno	2				2		
	Bupestridae	Diurno	1				0		
	Nitidulidae	Diurno	2				2		
	Reduvidae	Diurno	1				0		
	Tabanidae	Diurno	1				1		

Tabla 5. Abundancia relativa (índice de abundancia), de los visitantes florales vertebrados de *Stenocereus dumortieri* en dos poblaciones durante dos periodos de floración. Los datos son: vertebrados / (h*noche-red)*100.

	Aves		**Murciélagos**	
	2001	**2002**	**2001**	**2002**
Valle de Tehuacán	10	32	9.16	13.33
Desierto Queretano – Hidalguense	2	5.8	0.83	1.25

Tabla 7. Eficiencia de polinización de los diferentes gremios de visitantes florales de *S. dumortieri* en dos poblaciones. Los datos utilizados son el promedio de los dos periodos de floración (2001 y 2002).

Gremio	Población	Fidelidad de polinización *	Seed-set**	Abundancia relativa (individuos/h/red)	frecuencia de visitas (visitas/h)	Eficiencia***
Murciélagos	DQH	0.580	0.895	0.010	0	0
	VT	0.665	0.851	0.112	15.5	0.986
Aves	DQH	0.665	0.416	0.039	1.41	0.015
	VT	0.230	0.198	0.210	4.5	0.043

* Proporción de polen de *S. dumortieri* en las muestras de los visitantes florales.
** Proporción de semillas por óvulo por fruto.
*** Índice de eficiencia = fidelidad de polinización X seed-set X abundancia relativa X frecuencia de visitas.

Tabla 1. Número de flores utilizadas, frutos y semillas (media ± E.E.) producidos por tratamiento en ambos años y poblaciones. El número entre paréntesis es el número de frutos utilizados para el conteo de número de semillas. I=2001; II=2002

Tratamiento	Número de flores		No. de frutos iniciados		Fruit-set (%)		No. de semillas		Seed-set (%)	
	VT	DQH	VT	DQH	VT	DQH	VT	DQH	VT	DQH
	I II	I II	I II	I II	I II	I II	I II	I II	I II	I II
Control	32 33	76 68	9 22	6 22	28.12 66	7.89 32	794.83±48.86 (6) 760.46±63.25 (13)	366.66±162.70 (3) 416.15±60.60 (13)	83.9 80.3	49.6 56.3
Polinización diurna	19 29	80 54	3 0	3 6	15.7 0	3.75 11	188 (1) ---	305.33±116.54 (3) 310.66±71.01 (3)	19.8 ---	41.3 42.0
Polinización nocturna	34 33	87 69	5 22	1 0	14.7 66	1.14 0	793±109.18 (3) 820±58.02 (7)	662 (1) ---	83.7 86.6	89.5 ---
Autopolinización no manipulada	23 0	19 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 ---	0 ---	--- ---	--- ---
Autopolinización manual	14 0	21 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 ---	0 ---	--- ---	--- ---
Polinización manual cruzada	12 30	49 68	4 8	14 18	33.33 36	28.57 36	875 (1) 695.2±78.23 (5)	447.22±90.329 (9) 394.125±55.60 (8)	92.4 73.4	60.3 53.3
Exclusión de aves y visitantes nocturnos	0 0	28 0		0		0	--- ---	--- ---		

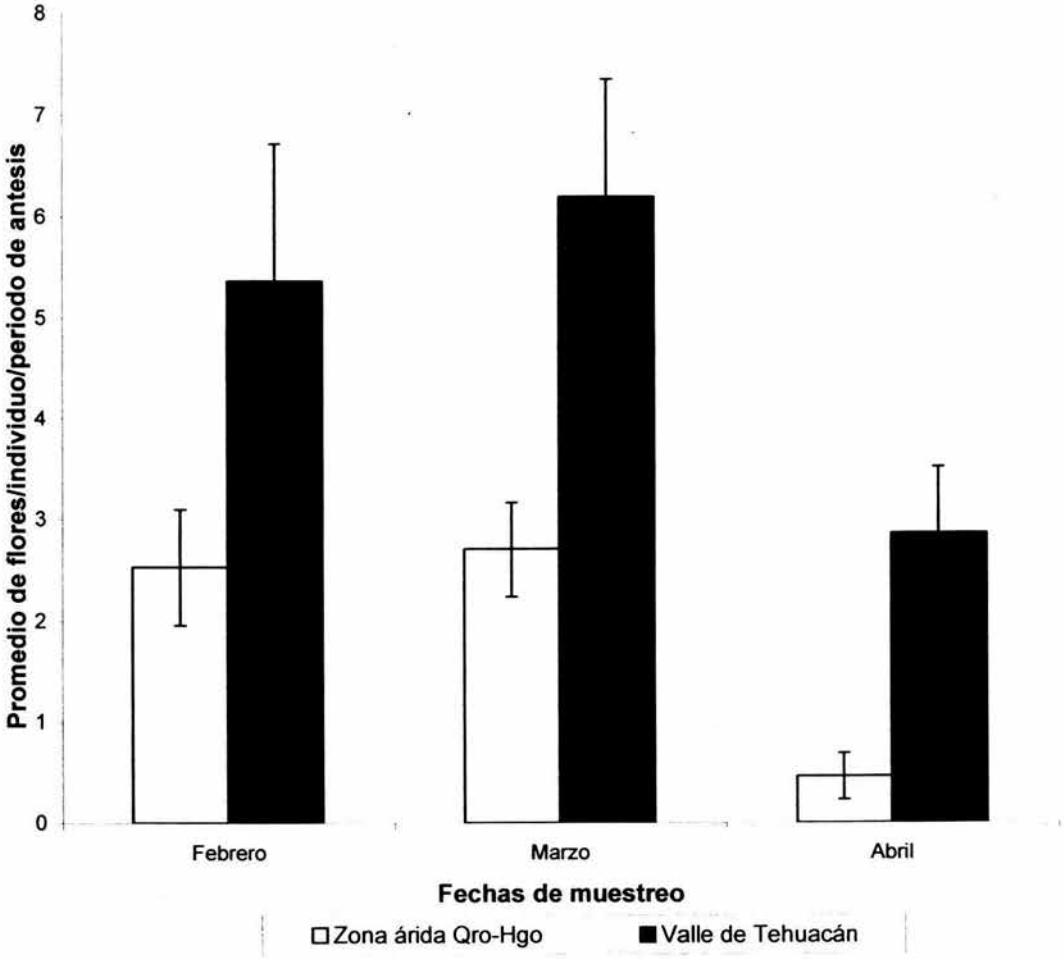

8
7
6
5
4
3
2
1
0
Promedio de flores/individuo/periodo de antesis
Febrero
Marzo
Abril
Fechas de muestreo
Zona árida Qro-Hgo
Valle de Tehuacán

Figura 3.

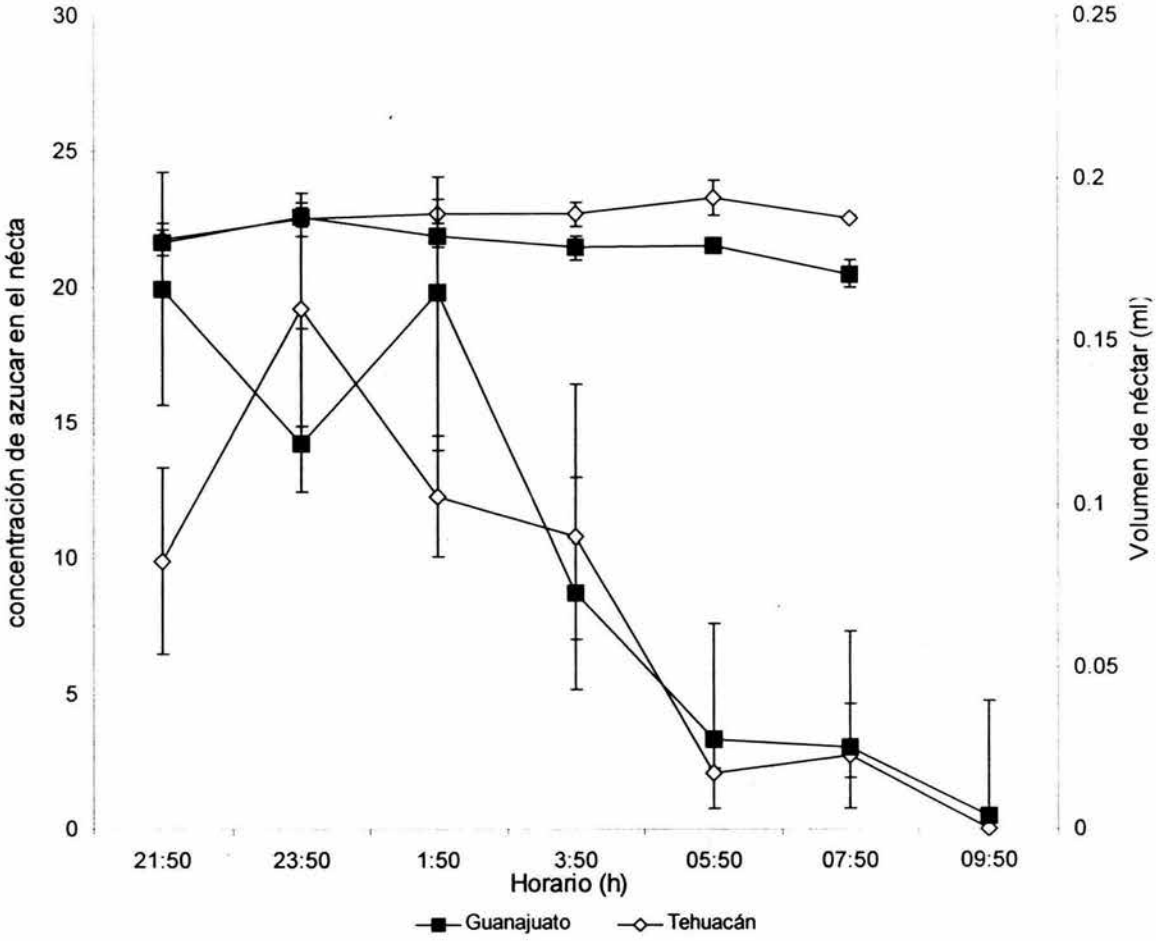

30
25
20
15
10
5
0
concentración de azucar en el nécta
0.25
0.2
0.15
0.1
0.05
0
Volumen de néctar (ml)
21:50
23:50
1:50
3:50
05:50
07:50
09:50
Horario (h)
Guanajuato
Tehuacán

Figura 2.

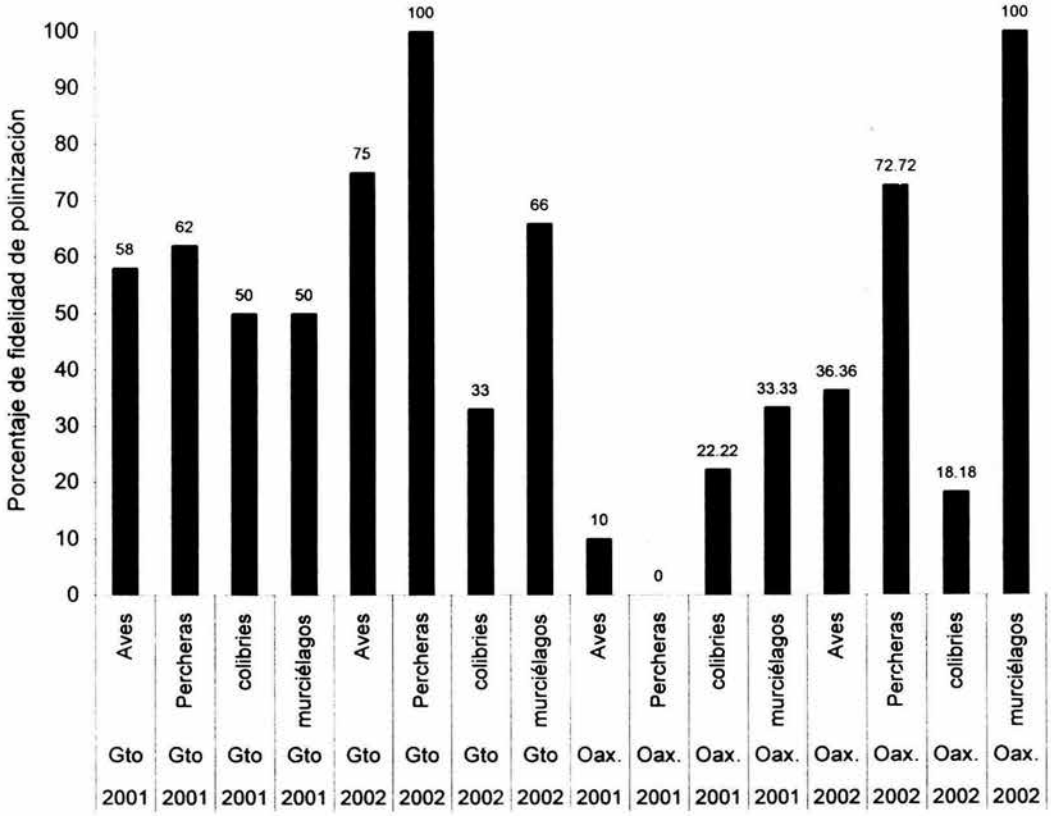

Porcentaje de fidelidad de polinización
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0
58
62
50
50
75
100
33
66
10
0
22.22
33.33
36.36
72.72
18.18
100
Aves
Percheras
colibries
murciélagos
Aves
Percheras
colibries
murciélagos
Aves
Percheras
colibries
murciélagos
Aves
Percheras
colibries
murciélagos
Gto
Gto
Gto
Gto
Gto
Gto
Gto
Gto
Oax.
Oax.
Oax.
Oax.
Oax.
Oax.
Oax.
Oax.
2001
2001
2001
2001
2002
2002
2002
2002
2001
2001
2001
2001
2002
2002
2002
2002

Figura 4

BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

Figura 1

DISCUSIÓN

El encontrar patrones y comportamientos o respuestas promedios, ha sido una de las principales herramientas en el estudio de la ecología. Sin embargo la variación de esta tendencia central muchas veces es tomada con poca importancia, a pesar de que esta variación en si misma resulta fundamental para entender los procesos biológicos (Herrera Com. Pers.). En la biología floral esta búsqueda de tendencia central o patrones, se ve reflejada en la idea de los síndromes de polinización (sensu Faegri & Van der Pijil, 1979). Estos son una forma de agrupación de características florales en relación con los polinizadores efectivos, y ha sido utilizado como una de las explicaciones más aceptadas acerca de la gran diversidad de formas florales de las angiospermas, a través de la hipótesis de las relaciones especializadas entre las plantas y sus polinizadores (Stebbins, 1970; Waser, 1983). Sin embargo existe evidencia de gran variación en el espectro de polinizadores efectivos incluso en grupos de plantas que muestran características florales especializadas (Waser, 1996; Johnson & Steiner, 2000; Waser, 2001). Esta variación se da en términos temporales y espaciales (geográficos) y algunos autores señalan la importancia de esta variación en la generación de distintos escenarios de selección floral mediada por polinizadores (Thompson, 1994; Travis, 1996; Gómez & Zamora, 1999; Johnson & Steiner, 2000). Ollerton (1996) llama la atención sobre la paradoja que surge ante las características florales especializadas que muestran algunas especies de angiospermas, no obstante que son visitadas por un diverso ensamblaje de polinizadores. Esta paradoja puede ser resuelta si sólo una pequeña proporción

del ensamblaje de visitantes florales actúa como polinizadores efectivos (Schemske & Horvitz, 1984; Gómez & Zamora, 1999); si los miembros del ensamblaje de polinizadores son funcionalmente equivalentes e imponen presiones de selección similares (Waser, 1998); o si la selección ha operado sólo por un cierto tiempo en el pasado (Ollerton, 1996).

Herrera (1987; 1989) determinó si los miembros de un ensamblaje de polinizadores son funcionalmente equivalentes, es decir si poseen la misma eficiencia de polinización, separando ésta última en los componentes de calidad y cantidad. Los cuales son la abundancia y tasa de visita a las flores para calidad; contra el componente de cantidad, dado por el polen depositados en los estigmas, y hábitos de forrajeo del polinizador. Con esto se puede distinguir si los visitantes florales ejercen la misma presión de selección (Pettersson 1991), si un amplio espectro de polinizadores puede ser agrupado de acuerdo a sus características de eficiencia (Gómez & Zamora, 1999), o si existe algún visitante floral que sea más eficiente para la polinización (Mayfield, *et al.*, 2001).

En este trabajo determinamos la importancia relativa de los polinizadores del cactus columnar *Stenocereus dumortieri*, en términos de los componentes de calidad y cantidad de polinización (Herrera, 1987; 1989), caracterizando además la variación temporal y geográfica en la interacción de esta especie y sus polinizadores. *S. dumortieri* al igual que la mayoría de los cactus pertenecientes a la subtribu Pachycereeae, posee flores con características quiropterófilas y los polinizadores mas efectivos resultaron ser como se esperaba, los murciélagos polinívoros, principalmente *L. curasoae*. Sin embargo detectamos variación en la

importancia de los murciélagos como polinizadores de *S. dumortieri*, tanto temporal como espacialmente.

Durante el primer periodo de floración estudiado (2001), tanto los visitantes diurnos, como los nocturnos fueron polinizadores efectivos de *S. dumortieri* en ambos sitios, mientras que para la segunda temporada de floración (2002), sólo los visitantes nocturnos produjeron frutos en el Valle de Tehuacán (VT), y sólo los diurnos lo hicieron en el desierto Queretano-Hidalguense (DQH). A pesar de la variación detectada en este estudio, en términos generales surge el patrón de que los murciélagos polinívoros (principalmente *Leptonycteris curasoae*), fueron los principales polinizadores en la población del Valle de Tehuacán; mientras que en el desierto Queretano-Hidalguense, fueron las aves las que contribuyeron mayormente a la producción de frutos.

El índice de eficiencia calculado en el capitulo dos de este trabajo indica que son los murciélagos los polinizadores más eficientes de *S. dumortieri* en el Valle de Tehuacan, a pesar de ser las aves los visitantes florales más abundantes. En la población del (DQH) no se observaron visitas a las flores por parte de los murciélagos y aunado a su baja abundancia relativa, hacen que las aves presenten mayor eficiencia de polinización, sin embargo tomando en cuenta sólo el componente de calidad de polinización (fidelidad de polinización y seed-set), los murciélagos resultan ser los polinizadores más eficientes, como ocurre en el (VT). La mayor eficiencia de los polinizadores nocturnos se ha detectado también en otras especies de plantas con antesis nocturna como; *Agave macrocantha* (Arizaga *et al.*, 2000) y *Silene alba* (Young 2002) y en algunas especies de cactus columnares donde los visitantes diurnos tienen algún efecto en la polinización

como en *Weberbauerocereus weberbaueri* (Sahley, 1996), *Pachycereus pringlei* (Fleming *et al.*, 1996, 2001), *Stenocereus thurberi* (Fleming *et al.*, 1996, 2001; Sahley, 2001), *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Valiente-Banuet *et al.*, 1997b), a excepción de *Carnegia gigantea* en la cual los polinizadores diurnos son los más eficientes polinizadores (Fleming *et al.*, 1996, 2001).

La abundancia de los polinizadores efectivos de *S. dumortieri* entre las dos poblaciones estudiadas es distinta. El (VT) presentó una mayor abundancia tanto de visitantes diurnos como nocturnos durante los dos periodos de floración estudiados. En el (DQH) la condición de baja abundancia relativa provoca que exista limitación por polinizadores, disminuyendo la producción de frutos en esta población (capitulo 2). La variación espacial en la abundancia y composición de polinizadores especialmente cuando la abundancia de un gremio de polinizadores (murciélagos) o especie de polinizador altamente eficiente (*Leptonycteris sp.*) es crónicamente baja, podría favorecer un sistema generalista de polinización (Valiente-Banuet *et al.*, 1996,1997b; Fleming *et al.*, 2001). A menos que los polinizadores alternos sean altamente inefectivos, la selección podría favorecer cambios en la morfología y/o fisiología floral para atraer polinizadores diurnos a un sistema de polinización originalmente nocturno (murciélagos) (Fleming *et al.*, 2001).

Según Valiente-Banuet *et al* (2002), la especialización en la polinización en los cactus columnares en México (Tribu Pachycereae) está relacionada a la función de la flor más que a la morfología; ya que los cactus columnares del norte de México y los que habitan en regiones tropicales, comparten características florales morfológicas como largo total y ancho del perianto, pero difieren en su

tiempo de antesis. Las características fisiológicas de las flores (como tiempo de apertura y cierre; volumen y concentración de néctar; tiempo de receptividad estigmática) podrían ser las que variaran más en respuesta a diferentes regímenes de polinización (Valiente-Banuet, *et al.*, 2002). Sin embargo en este estudio no se detectaron marcadas diferencias fisiológicas entre las flores de ambas poblaciones de *S. dumortieri*. El volumen, concentración y horario de producción de néctar no variaron significativamente entre poblaciones (Capitulo 2). El carácter fisiológico que presentó mayor variación entre las poblaciones estudiadas fue el periodo de antesis; incluso dentro de una misma población, el horario de cierre de las flores vario entre temporadas de floración. Observaciones en campo y datos climáticos de las zonas, sugieren que ésta variación en el tiempo de cierre de las flores depende de las condiciones de temperatura y humedad. Esta variación en respuesta a condiciones ambientales se ha reportado en otras especies de cactus columnares del norte (*Lophocereus schotii*) y centro de México (*Pachycereus weberi*) (Valiente-Banuet *et al.*, 1997a; Fleming & Holland, 1998). Esta variabilidad en el tiempo de cierre de la flor en ambas poblaciones en función de condiciones climáticas podría indicar plasticidad fenotípica en este carácter. Característica particularmente importante en *S. dumortieri* dado que de acuerdo a las reconstrucciones filogenéticas esta especie es considerada el clado basal de la subtribu Stenocereinae (Gibson, 1991; Cornejo & Simpson 1997; Cota & Wallace, 1997) y probablemente el carácter de plasticidad floral podría ser ancestral para este grupo, o al menos para el género *Stenocereus*. De esta forma la variación en el espectro de polinizadores efectivos en el sistema de polinización de las especies de cactus columnares del género

Stenocereus podría estar sentada en la base de plasticidad fenotípica en características florales fisiológicas como tiempo de antesis, receptividad estigmática y producción de néctar.

En resumen, *S. dumortieri* puede ser polinizado por aves y murciélagos, sin embargo posee características florales coincidentes con el síndrome de polinización quiropterófila, las cuales maximizan la visita de los murciélagos, los cuales resultaron ser sus más efectivos polinizadores. La variación espacio-temporal en la importancia de los polinizadores diurnos y nocturnos detectada en este estudio, podría hacer inconsistentes las presiones de selección ejercidas por los polinizadores y así restringir la divergencia floral entre las poblaciones estudiadas. Los resultados obtenidos señalan el riesgo de asumir al polinizador efectivo en base solo a observaciones casuales y características florales, sin tomar en cuenta la variación geográfica y temporal en la interacción planta polinizador.

REFERENCIAS

Arizaga S., Ezcurra E., Peters E., Ramírez De Arellano F. and Vega E. (2000). Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany* 87(7): 1011-1017

Cornejo D. O. & Simpson B. B. (1997). Analysis of form and function in North American columnar cacti (Tribe Pachycereeae). *American Journal of Botany* 84(11): 1482-1501.

Cota H. J., & Wallace S. R. (1997). Chloroplast DNA evidence for divergence in *Ferocactus* and its Relationships to North American Columnar Cacti (Cactaceae: Cactoideae). *Systematic. Botany* 22(3):529-42.

Faegri K. & van der Pijl L. (1979). The principles of pollination ecology. (3rd. Rev. Edn.) Oxford and New York: Pergamon Press. 248 pp.

Fleming T. H., Tuttle D. M. & Horner M. A. (1996). Pollination Biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran desert Columnar cacti. *Southwest Naturalist* 4(3):257-269

Fleming T. H. & Holland N. (1998). The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia,* 114:368-375.

Fleming T. H., Sahley C. T., Holland N. J., Nason J. and Hamrick J. L. (2001). Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecologycal Monographs*. 71:511-30.

Gibson A. C. (1991). The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae II.

Stenocereus dumortieri versus *Isolatocereus dumortieri. Catus and Succulent* Journal 63:184-190.

Herrera, C.M. (1987). Components of pollinator "quality": comparative análisis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50:79-90.

Herrera, C.M. (1988). Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35:95-125.

Herrera, C.M. (1989). Pollinator abundance, morphology and flower visitation rate: analysis of "quantity" component in a plant pollinator system. *Oecologia* 80:241-248.

Herrera, C.M. (1996). Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. In D. G. Lloyd and S. C. H. Barrett. Editores, Floral biology- studies on floral evolution in animal-pollinated plants, 65-87. Chapman & Hall. New York, New York, USA.

Johnson S.D. & Steiner k.E. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trens in Ecology and Evolution*. 15:140-143.

Mayfield M., Waser N., M. Price. 2001. Exploring the "Most effective pollinator principle" with complex flowers: Bumblebees and *Ipomopsis aggregate. Annals of Botany* 88: 591-596.

Ollerton, J. (1996). Reconciling ecological processes with phylogenetics

ɜrns: the apparent paradox of plant-pollinator system. *Journal of Ecology*
67-769.

, M.W. (1991). Pollination by a guild of fluctuating moth populations:
ons for unespecialization in *Silene vulgaris*. *Journal of Ecology*
81-604.

T. (1996). Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar
us, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of*
any 83(10): 1329-1336.

T. (2001). Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal
tenocereus thurberi (Cactaceae). *Southwest Nat.* 46(3):261-271.

, D.W. & Horvitz C.C. (1984). Variation among floral visitors in
nation ability: a precondition for mutualism specialization. *Science*
:519-521.

1996. The significance of the geographical variation in species
raction. *The American Naturalist*. 148: pp S1-S2

anuet A., Arizmendi M. C., Rojas-Martínez A. and Domínguez C. L.
96). Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding
s in México. *Journal of Tropical Ecology* 12:1-17

anuet A., Rojas-Martínez A., Casas A., Arizmendi M. C. and Dávila, P.
97a). Floral biology and pollination ecology of two winter-blooming giant
umnar cacti in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Arid Environment*
331-341

anuet A., Rojas-Martínez A., Casas A., Arizmendi M.C. and Dávila P.