

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**PATRONES DE FORRAJEO Y EFECTIVIDAD DE
MURCIÉLAGOS COMO POLINIZADORES DEL CACTUS
COLUMNAR *Stenocereus stellatus* EN POBLACIONES
CULTIVADAS, MANEJADAS Y SILVESTRES EN LA REGIÓN
DE CHINANGO, OAXACA**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

**PRESENTA
ETHEL ARIAS CÓYOTL**

DIRECTOR DE TESIS: Dra. KATHRYN E. STONER

MORELIA, MICHOACÁN DE OAXACA, DICIEMBRE, 2005



0350095



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

UNAM



POSGRADO

Ciencias Biológicas

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e Impreso el contenido de mi trabajo reespecial.

NOMBRE: Ethel Arias Coyotl

FECHA: 14-nov-2005

FIRMA: P.A. Arroyo Blanco Garcia

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
 Director General de Administración Escolar, UNAM
 Presente

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 27 de junio del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **ARIAS COYOTL ETHEL** con número de cuenta **503005377** con la tesis titulada: **Patrones de forrajeo y efectividad de murciélagos como polinizadores del cactus columnar *Stenocereus Stellatus* en poblaciones cultivadas, manejadas y silvestres en la región de Chinango Oaxaca**, bajo la dirección del(a) **Dra. Kathryn E. Stoner**.

Presidente:	Dr. Alejandro Casas Fernández
Vocal:	Dr. Mauricio Quesada Avendaño
Secretario:	Dra. Kathryn E. Stoner
Suplente:	Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila
Suplente:	Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
 "POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
 Ciudad Universitaria, D.F., a 3 de noviembre del 2005


 Dr. Juan Núñez Farfán
 Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis se realizó gracias al apoyo otorgado por el Programa de apoyo a proyectos de investigación e innovación tecnológica, UNAM (IN220005): "Bases ecológicas para el aprovechamiento y conservación de recursos vegetales en las zonas áridas del valle Tehuacán-Cuicatlán"; por el apoyo de los Fondos sectoriales SEMARNAT-CONACYT (2002-C01-0544), del proyecto Recursos genéticos de México: Manejo in situ y bioseguridad; por el Proyecto "Integral study of the columnar cacti of the Tehuacan-Cuicatlan Biosphere Reserve", apoyado por Royal Botanic Gardens, KEW y por la organización Bat Conservation International.

Reitero mis agradecimientos a todos los miembros del jurado: mi asesora la Dra. Kathryn E. Stoner, Dr. Alejandro Casas Fernández, Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo, Dr. Víctor Sánchez Cordero y Dr. Mauricio Quesada Avendaño, cuyos comentarios fueron imprescindibles para la realización y mejoración de este trabajo. De manera especial agradezco a Kathy por la oportunidad de formar parte de este proyecto y también a Alejandro Casas por su gran apoyo para mi como alumna, por todos los consejos y la oportunidad de conocer el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y su sorprendente vegetación.

También quiero agradecer a la gente de la comunidad de Chinango, Oaxaca, por la oportunidad de trabajar en sus tierras y de conocerlos, de manera muy especial a Doña Anita por cuidarme y alimentarme durante esos meses de trabajo pesado y a Don Lorenzo y Don Apuleyo por recibirme en casa.

A mis amigas de siempre: Eloísa, Auro, DiPierro, Bertha, Moni, Chío, Bere y como resultado de una cosecha reciente pero igual de gratificante: Karla, Caro y Rober, gracias a todos por estar cerca. Agradezco a los chavos del laboratorio de Alejandro Casas, también a Jennifer Cruse, Adriana Otero, J. A. Soriano y Cheve, por su apoyo y compañía en campo y a todos los compañeros de la maestría en el CIECO, pues en este tiempo compartimos trabajo, aventuras, satisfacciones y desvelos.

Gracias José Arnulfo, *Chinito*, por apoyarme en todo sentido, por tanto cariño y compañía y por lo increíblemente padre que ha resultado estar juntos.

Por último, quiero agradecer a las personas que me han impulsado e inspirado a superarme, quienes me han apoyado de manera incondicional y han creído en mi siempre, mi familia: papá, mamá, mis 6 hermanas y hermano y a cada uno de mis 19 sobrinos ¡☺! que son fuente inagotable de motivación, alegría y complicidad, gracias por estar conmigo.

ÍNDICE

CAPITULO I

Introducción general	1
Polinización por murciélagos	1
Polinización por murciélagos, éxito reproductivo de plantas y fragmentación	2
Cactáceas columnares polinizadas por murciélagos	3
<i>Stenocereus stellatus</i>	5
Hipótesis y objetivos generales	8
Literatura citada	10

CAPITULO II

Effectiveness of bats as pollinators of <i>Stenocereus stellatus</i> in cultivated, managed and wild populations in Chinango, Oaxaca	14
Introduction	16
Materials and methods	
Study site	18
Study species and population's location	18
Flower foraging activity	20
Reproductive success (<i>fruit set</i>)	21
Bat pollinator movement	21
Results	
Foraging behavior	21
Visitation rates	22
Reproductive success	23
Foraging pollinator movements	23
Discussion	23
Literature cited	28

CAPITULO III

Visitas de polinizadores, granos de polen y producción de semillas en poblaciones cultivadas, manejadas y silvestres de <i>Stenocereus stellatus</i>	40
Introducción	40
Materiales y métodos	
Área de estudio	42
<i>S. stellatus</i> y ubicación de poblaciones	44
Número de visitas por flor	45

Granos de polen depositados por estigma	45
Número de semillas por fruto	46
Óvulos por flor y <i>seed set</i>	46
Granos de polen, semillas, óvulos y <i>seed set</i> entre poblaciones	46
Resultados	
Visitas por flor y granos de polen en el estigma	47
Visitas por flor y semillas producidas por fruto	48
Granos de polen, semillas, óvulos y <i>seed set</i> entre poblaciones	49
Discusión	50
Literatura citada	55
CAPITULO IV	
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES	58
Comportamiento de forrajeo	58
Visitas de polinizadores y <i>fruit set</i>	58
Visitas de polinizadores, deposición de polen, producción de semillas y <i>seed set</i>	60
Literatura citada	63

RESUMEN

Se estudió la biología de la polinización y el éxito reproductivo del cactus columnar *Stenocereus stellatus* en poblaciones cultivadas, manejadas y silvestres en la comunidad de Chinango, Oaxaca. Se exploró la posibilidad de que el tipo de manejo o la disminución de las poblaciones de *S. stellatus*, hayan promovido cambios en el comportamiento de forrajeo de murciélagos y de cómo se relaciona esto con cambios en el éxito reproductivo de *S. stellatus*. A través de filmaciones nocturnas de flores de *S. stellatus* y experimentos en campo, se evaluó: (1) La efectividad de murciélagos como polinizadores; Entre poblaciones se comparó: (2) los promedios de visitas por flor (3) *fruit set*, granos de polen por estigmas, *seed set* y producción de semillas; y (4) la relación entre el número de visitas por flor con el número de granos de polen depositados en el estigma y con el número de semillas por fruto.

Los murciélagos nectarívoros *Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris* spp. fueron los polinizadores efectivos de *S. stellatus*, ya que en el 98% de sus visitas hicieron contacto con las estructuras reproductivas de la flor. En una filmación se observó que *Leptonycteris* spp. puede desplazar físicamente a *C. mexicana* de una flor. *L. curasoae* viaja 15 km desde su área de percha hasta su área de forrajeo y puede desplazarse desde la población cultivada hasta la manejada. En el análisis de visitas totales (*C. mexicana* y *Leptonycteris* spp.) no hubo diferencia en el promedio de visitas por flor entre poblaciones. En el análisis de visitas de *C. mexicana*, las poblaciones cultivadas presentaron el menor promedio de visitas por flor y se encontró que cuando *Leptonycteris* spp. visita una flor, *C. mexicana* la visita muy poco o no la visita. El análisis de visitas de *Leptonycteris* spp. mostró un mayor promedio de visitas por flor en poblaciones cultivadas. El *fruit set* en las poblaciones cultivadas fue mayor que en las manejadas y silvestres. La población cultivada presentó un mayor promedio de granos de polen por estigma que la manejada. No se encontraron diferencias en el *seed set*, ni en la producción de semillas entre poblaciones. El número de visitas que recibe una flor no determina el número de granos de polen por estigma y tampoco el número de semillas que producirá el fruto.

C. mexicana (polinizador más común), visitó más las poblaciones manejadas y silvestres mientras que *Leptonycteris* spp. visitó más las cultivadas. Esto puede deberse a diferencias en el comportamiento de forrajeo o por competencia entre especies. Es posible que *L. curasoae* esté acarreado polen entre poblaciones. Un *fruit set* muy bajo en poblaciones manejadas y silvestres puede deberse a que los murciélagos pasaran más tiempo forrajeando en una misma planta, promoviendo la geitonogamia, ya que en esas poblaciones existe una densidad de individuos y de flores más baja que para las cultivadas. Otra razón puede ser un menor promedio de granos de polen por estigma en esas poblaciones, aunque sólo hubo diferencia significativa entre la población cultivada y la manejada. La deposición de polen y la producción de semillas posiblemente estén más relacionados con la efectividad de murciélagos como polinizadores (por la cantidad y calidad de polen acarreado) más que con el número de visitas que recibe la flor. Es importante promover la práctica de manejo de *S. stellatus* en poblaciones cultivadas, ya que estos sitios pueden representar un reservorio de individuos, de flores y de diversidad genética, además de funcionar como un corredor de recursos que conecte poblaciones fragmentadas de *S. stellatus*.

CAPITULO I. INTRODUCCIÓN

POLINIZACIÓN POR MURCIÉLAGOS

Los murciélagos nectarívoros del nuevo mundo (Phyllostomidae: Glossophaginae) son un grupo diverso de treinta y seis especies que muestran adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que les permiten alimentarse del polen y néctar de las flores en hábitats tropicales y subtropicales (Arita y Santos 1999). Se ha estimado que alrededor de 500 especies de plantas neotropicales son polinizadas por murciélagos y estas plantas dependen de ellos total o parcialmente para la reproducción (Vogel 1969). La mayoría de las plantas polinizadas por murciélagos son árboles o plantas leñosas trepadoras, pero también polinizan arbustos, hierbas o herbáceas trepadoras (Proctor *et al.* 1996).

De acuerdo con Heithaus *et al.* (1975), tanto las plantas como los murciélagos han desarrollado un sistema de coevolución que muestra los efectos que las plantas pueden tener en las poblaciones animales y de igual manera, los efectos que los animales pueden tener en las poblaciones de plantas. Las flores polinizadas por murciélagos presentan características específicas en común, por lo que al conjunto de características similares se le ha denominado síndrome de quiropterofilia. Las características de las flores quiropterofílicas son las siguientes: (1) la apertura de las flores ocurre tarde en el día o en la noche; (2) el polen y el néctar están disponibles durante la noche; (3) son de colores opacos o pálidos; (4) la antésis usualmente dura una noche; (5) producen esencias de olores fuertes durante la noche; (6) las flores son robustas y tienen forma de campana o cilindro; (7) producen grandes cantidades de néctar y de polen; (8) se encuentran en posiciones expuestas y accesibles para los murciélagos (Proctor *et al.* 1996). Por su parte, los murciélagos nectarívoros presentan un rostro alargado, incisivos y hoja nasal reducidos, lengua larga con papilas y pueden alimentarse mientras están suspendidos en el aire, aleteando.

El estudio de la biología de la polinización provee de información importante acerca del éxito reproductivo y estructura genética en las poblaciones de las plantas. También tiene importancia dentro del contexto de la conservación y la restauración, así como en el ámbito económico ya que los polinizadores son importantes para muchos cultivos de flores y frutos (Proctor *et al.* 1996). Los murciélagos frugívoros y nectarívoros, al viajar largas distancias, juegan un papel importante en el mantenimiento y regeneración de bosques tropicales por medio del movimiento de polen y semillas a través del ecosistema. También se considera que actúan como eslabones móviles que conectan hábitats que de otra manera estarían aislados (Heithaus *et al.* (1975) y Law y Lean (1999),

POLINIZACIÓN POR MURCIÉLAGOS, ÉXITO REPRODUCTIVO DE PLANTAS Y FRAGMENTACIÓN

Varios estudios muestran la importancia de los polinizadores en el éxito reproductivo de las plantas tanto en bosque continuo, como en sitios fragmentados. Trabajos como los de Dewenter y Tschardt (1999) y Jennersten (1988), documentan como la fragmentación del hábitat puede disminuir las tasas de visitas de los polinizadores y la producción de semillas de las plantas que éstos polinizan. Otros autores como Aizen y Feinsinger (1994) y Ghazoul *et al.* (1998), documentan además que debido a la fragmentación puede disminuir la producción de frutos y el desarrollo de tubos polínicos. Sin embargo, estos trabajos se han realizado para plantas polinizadas por insectos.

Para tres especies de bombacáceas: *Ceiba aesculifolia*, *C. grandiflora* y *C. pentandra*, que son árboles de bosque tropical con un sistema de cruzamiento de autoincompatibilidad, (Quesada *et al.* 2003 y 2004), documentaron el efecto de la fragmentación sobre el éxito reproductivo y las tasas de exocruzamiento de las plantas, así como la actividad de los murciélagos que las polinizan. Los estudios se realizaron en el bosque tropical seco de Chamela Jalisco, México y en Costa Rica en el bosque tropical seco de Guanacaste, y en el bosque tropical húmedo en Osa. Se encontró una gran variación en los parámetros estudiados, por ejemplo, en Chamela para *C. aesculifolia* las tasas de visita de *Glossophaga soricina* y *L. curasoae* fueron significativamente mayores en los fragmentos, al igual que la producción de flores, sin embargo no hubo diferencias en el *fruit set* entre sitios. *C. grandiflora* tuvo más visitas de *G. soricina* en el bosque continuo y *Musonycteris harrisoni* sólo visitó los árboles de esos sitios, no hubo diferencias en la producción de flores entre sitios, pero el *fruit set* fue mayor en árboles de bosque continuo. *C. pentandra*, tuvo un promedio significativamente mayor de visitas de *L. curasoae* en el bosque continuo.

Las tasas de exocruzamiento fueron altas para las tres especies de bombacáceas, excepto en Osa, Costa Rica, en donde se observó un cambio a un sistema mezclado de apareamiento, los autores sugieren que esto puede deberse a la ausencia de polinizadores. El sistema de apareamiento de *C. aesculifolia* y *C. pentandra* no resultó afectado por el aislamiento causado por la fragmentación, ya que mantuvieron un sistema predominante de autoincompatibilidad. Los autores sugieren que la variación en los resultados entre los diferentes sitios y entre las especies de bombacáceas, posiblemente se deben a diferencias en el comportamiento de forrajeo de los polinizadores (por ejemplo el rango de vuelo que es mayor para *L. curasoae* y una mayor sensibilidad a la perturbación en *M. harrisoni*), a los patrones de floración y a los sistemas de autoincompatibilidad de las plantas.

Law y Lean (1999), examinaron la efectividad de *Syconycteris australis* como polinizador de *Syzygium cormiflorum*, un árbol de bosque lluvioso, en Australia. A través del estudio de rango de forrajeo, cargas de polen y frecuencia de visitas, en sitios de bosque continuo y en sitios de fragmentos, los autores determinaron que la efectividad de los murciélagos como polinizadores está relacionada a la cantidad de polen que acarrean y probablemente está más relacionada a su movilidad y por lo tanto a la calidad del polen que dispersan, además encontraron que la fragmentación parece no inhibir los movimientos de *S. australis*, y sugieren que el flujo de genes está siendo mantenido por los murciélagos en las poblaciones aisladas de esta especie de árbol.

Estudios en Venezuela y Costa Rica para *Bahuinia benthamiana* y *B. pauletia* por Ramírez *et al.* (1984) y Heithaus *et al.* (1974), respectivamente, muestran la importancia del murciélagos nectarívoro *Glossophaga soricina* y del frugívoro *Phyllostomus discolor* como polinizadores. Aunque estas plantas presentan un sistema de cruzamiento autocompatible, el estudio señala que los murciélagos promueven el exocruzamiento y por lo tanto el aumento en la variabilidad genética de las plantas.

En un estudio para *A. palmeri*, Howell y Schropfer (1981), sugieren que los murciélagos que forrajean en grupo visitan mayormente plantas que están agrupadas y que probablemente han influenciado la evolución de las plantas hacia una distribución agrupada, en donde las plantas separadas de las agregaciones presentaron una menor producción de semillas que las plantas agrupadas. Los autores concluyen que el éxito de polinización de *A. palmeri* depende en gran medida de los murciélagos nectarívoros ya que en 30 años se ha observado una disminución en la producción de semillas y que esto ha sido paralelo a la disminución en la abundancia de los murciélagos.

CACTÁCEAS COLUMNARES POLINIZADAS POR MURCIÉLAGOS

Se ha documentado que 42 de las 70 especies de cactus columnares de México, producen flores con características quiropterofílicas (Valiente-Banuet *et al.* 1996). De acuerdo con Fleming y Valiente-Banuet (2002), estas características reflejan el tamaño, requerimiento de energía y ritmos de actividad de los murciélagos que visitan las flores, por lo que posiblemente los murciélagos nectarívoros han tenido un papel importante en la evolución y ecología de los cactus columnares. Las cactáceas han sido reconocidas como un grupo cuyas flores están fuertemente asociadas con la polinización por animales tales como abejas, colibríes, mariposas y murciélagos. La mayoría de las cactáceas columnares son auto incompatibles (Valiente-Banuet *et al.* 1996), por lo cual deben recibir polen de plantas

genéticamente diferentes para producir frutos. En México, particularmente en la cuenca del río Balsas y en el Valle de Tehuacán hay una alta diversidad de plantas, en donde los cactus columnares presentan la mayor diversidad dentro del país y están ampliamente distribuidos. En esta región los cactus columnares forman bosques suculentos cuyas flores pueden sostener una alta abundancia de murciélagos visitantes de flores (Valiente- Banuet *et al.* 1996).

En México, para varias especies de cactáceas columnares se ha estudiado la biología de la polinización y el sistema de cruzamiento a través de exclusiones florales y de cruas experimentales. Se han realizado estudios en el valle de Tehuacan para *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet *et al.* 1996), *N. mezcalaensis*, y *N. macrocephala* (Valiente-Banuet *et al.* 1997a), *Pachycereus weberi* y *Pilosocereus chrysacanthus* (Valiente-Banuet *et al.* 1997b), para *Pachycereus pecten-aboriginum* en la Isla Pajarera en la bahía de Chamela, Jalisco (Valiente-Banuet *et al.* 2004) y para *Stenocereus queretaroensis* en el valle de Autlán, Jalisco (Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005). Los autores determinaron que estas especies de cactáceas columnares presentan un sistema de cruzamiento de autoincompatibilidad ya que ninguna de las flores en los tratamientos de autopolinización manual y no manipulada produjeron semillas. Hubo producción de semillas en los tratamientos de polinización cruzada y de polinización nocturna, aunque en el caso de *S. queretaroensis* y *N. mezcalaensis* en los tratamientos de polinización diurna hubo producción de semillas, pero en un promedio menor al de los tratamientos de polinización nocturna. Para *S. queretaroensis* se reportó además que no hubo producción de frutos en los tratamientos de autopolinización, mientras que el *fruit set* en el tratamiento de polinización diurna fue significativamente menor que en los tratamientos de polinización nocturna y abierta. Para *P. pecten-aboriginum*, no hubo producción de frutos en los tratamientos de autopolinización y de polinización diurna y no hubo diferencias significativas en el *fruit set* entre los tratamientos de polinización nocturna, polinización cruzada y control.

Para *Pachycereus weberi* y *Pilosocereus chrysacanthus*, todas las flores de tratamiento nocturno produjeron fruto, por lo que los autores argumentan que ocurrió un 100% de eficiencia de los polinizadores, y de manera similar, para *Neobuxbaumia tetetzo* los autores sugieren que ocurrió un 98% de eficiencia de los polinizadores ya que de 560 flores marcadas, 550 produjeron fruto. Para todas las especies de cactáceas en los estudios mencionados, las flores fueron principalmente nocturnas, el tiempo de producción de néctar y la turgidez del estigma (excepto para *P. chrysacanthus* que inició una hora antes) y las anteras iniciaron con la apertura de la flor y terminaron al amanecer o en las primeras horas de la mañana. La determinación de los polinizadores más importantes fue a través de capturas en redes de niebla, análisis de muestras de polen (*N. tetetzo* y *P. pecten-aboriginum*) y fecales (*N.*

mezcalaensis, *N. macrocephala*, *P. weberi*, *Pilosocereus chrysacanthus*) y para *S. queretaroensis* a través de capturas en redes de niebla y de filmaciones nocturnas de flores.

Para las especies de cactáceas columnares, *Stenocereus griseus*, *Pilosocereus moritzianus*, *Subpilocereus repandus* y *Subpilocereus horrispinus*, en Venezuela, Nassar *et al.* (1997), determinaron que éstas especies presentan un sistema de cruzamiento de autoincompatibilidad. A través de cruces experimentales y exclusiones, encontraron que el *fruit set* fue mayor en los tratamientos de polinización cruzada (0.53 a 0.62) y abierta (0.46 a 0.76), mientras que en los otros tratamientos el *fruit set* fue nulo o muy bajo (exclusión de murciélagos: 0.03 para *P. moritzianus*, 0.06 para *S. repandus*, 0 para las otras dos especies) y (autopolinización 0.22 para *P. moritzianus*, 0 para las otras tres especies). Las flores abrieron a las 16:30 hrs. y cerraron a la mañana siguiente, sin embargo la receptividad del estigma y dehiscencia de las anteras presentó un pico entre las 18:30 y 19:30 hrs. y la producción de néctar terminó a las 04:00 hrs. La identificación de los visitantes a las flores, fue a través de capturas en redes de niebla, observaciones directas a 2 m de las plantas y fotografías. Dos especies de murciélagos nectarívoros, *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris*, fueron los polinizadores más importantes de las cuatro especies de cactáceas. Los autores encontraron, a través de análisis de correlación, que un incremento en la frecuencia de visitas a las flores por parte de los murciélagos, estuvo significativamente relacionado con un incremento en la producción de néctar.

En Curazao, en las Antillas Holandesas, para las especies de cactus columnares auto incompatibles *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus* Petit (1995), realizó tratamientos de polinización abierta, nocturna y diurna, los cuales revelaron que los mayores polinizadores de estas especies de cactus fueron los visitantes nocturnos. Las flores que fueron evaluadas a través del tratamiento de polinización diurna, presentaron un *fruit set* de 0% en ambas especies de cactáceas, mientras que los tratamientos de polinización nocturna y abierta produjeron frutos en un 86% y 82% para *S. griseus* y en un 93% y 100% para *S. repandus*. A través de estos resultados y de observaciones directas de los visitantes nocturnos a las flores, se determinó que los polinizadores de estas especies de cactus son los murciélagos nectarívoros *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris*.

STENOCEREUS STELLATUS

Stenocereus stellatus (Pfeifer) Riccobono es un cactus columnar endémico de México Central (Bravo-Hollis 1978), es utilizado como alimento (frutos, semillas, flores y tallos), para la producción de bebidas, como forraje, leña, cercas vivas y prevención de erosión del suelo. Es

conocido comúnmente como xoconochtle o pitaya de agosto y es considerada como una de las diez especies de cactáceas en México con mayor importancia económica por sus frutos comestibles con valor comercial (Pimienta-Barrios y Nobel 1994; Casas *et al.* 1997). En la región de Chinango, Oaxaca y en varias comunidades de México Central, existen tres formas de aprovechamiento de varias especies de cactáceas y también para otras especies de plantas: estas son: *in situ* (manejadas), *ex situ* (cultivadas) y silvestre (Casas *et al.* 1997).

El manejo de poblaciones y comunidades vegetales *in situ* (poblaciones manejadas) ocurre cuando la gente tolera selectivamente algunos individuos (generalmente los de frutos más grandes y dulces) durante los aclareos de la vegetación en áreas naturales en el campo para cultivo de maíz. Bajo esta forma de manejo la gente suele incluso plantar ramas de los individuos tolerados con el fin de aumentar su número. También se aprovecha este cactus en sus poblaciones silvestres, en donde, la gente reconoce individuos con diferentes atributos y los recolecta diferencialmente de acuerdo con el uso que les destina. El manejo *ex situ* (poblaciones cultivadas) consiste en el cultivo de esta planta en jardines de las casas o en huertos, en este caso la gente propaga vegetativamente las ramas de fenotipos deseados procedentes de otras huertas o de las poblaciones silvestres o manejadas, en estas poblaciones se ha documentado que están ocurriendo procesos de selección artificial (Casas *et al.* 1997, 1999a).

Casas *et al.* (1999b) documentaron la biología de la polinización y el sistema de cruzamiento de *Stenocereus stellatus* en poblaciones silvestres, manejadas *in situ* y cultivadas de La Mixteca Baja y el Valle de Tehuacán. Los autores determinaron a través de cruces experimentales y exclusión de visitantes a la flor, que esta especie presenta un sistema de cruzamiento de autoincompatibilidad, ya que los tratamientos de autopolinización manual y no manipulada, no produjeron ningún fruto. El *fruit set* en los tratamientos de polinización cruzada manual, de polinización nocturna y natural fue de 57%, 75% y 71% respectivamente. A través de capturas en redes y de muestras de polen tomadas de los visitantes a la flores, los autores concluyeron que los polinizadores fueron los murciélagos nectarívoros *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana* y posiblemente un esfíngido que fue observado visitando las flores de *S. stellatus*. Se documentó además que el tiempo de forrajeo de los murciélagos (20:00 a 05:00 hrs.) coincidió con el tiempo de mayor producción de néctar y máxima turgidez del estigma (02:00 a 05:00 hrs.) en flores de *S. stellatus*.

De acuerdo a un estudio de morfología, fisiología y biología reproductiva de *S. stellatus* realizado en la misma región por Casas *et al.* (1999a), existen diferencias morfológicas significativas entre los individuos de las tres poblaciones, los autores señalan que el manejo

humano ha contribuido a esto al seleccionar los fenotipos deseados con respecto a características del fruto. Las características de los frutos seleccionados incluyen tamaño (preferencia por los más grandes), color (que sea diferente al rojo), sabor (dulce), pocas espinas, y cáscara delgada. Se ha documentado que las poblaciones cultivadas de *S. stellatus* presentan un mayor número de individuos por hectárea (Casas *et al.* 1997), un porcentaje mayor de individuos en floración, un promedio mayor de días de floración por individuo y un promedio mayor de flores por individuo en el pico de floración, que las poblaciones manejadas y silvestres (Casas *et al.* 1999b) (Tabla 1).

Tabla 1. Densidad de plantas de *S. stellatus* en poblaciones cultivadas, manejadas y silvestres. Los datos son de poblaciones de la Mixteca Baja en Chinango, Oaxaca. (Fuente: Casas *et al.* 1997; Casas *et al.* 1999b)

<i>Poblaciones</i>	<i>Número de individuos por hectárea</i>	<i>Porcentaje de individuos en floración</i>	<i>Promedio de días de floración por individuo</i>	<i>Promedio de flores por individuo</i>
Cultivadas	259	94%	56.57	21.5
Manejadas	48	22%	35.72	3.1
Silvestres	35	43%	40.21	8.9

En cuanto a la producción de frutos, se ha determinado que en las poblaciones cultivadas existe un mayor número de individuos con frutos por hectárea, mayor promedio de frutos producidos por individuo, mayor porcentaje de ramas con frutos, mayor peso del fruto (Casas *et al.* 1997) y mayor tamaño y número de semillas por fruto (Casas *et al.* 1999a) (Tabla 2).

Tabla 2. Medidas de producción de frutos y semillas de poblaciones de *S. stellatus*. Los datos son de poblaciones de la Mixteca Baja en Chinango, Oaxaca, * Datos de poblaciones de Tehuacan y La Mixteca baja (Fuente: Casas *et al.* 1997, 1999b). Los valores de *fruit set* corresponden a tratamientos de polinización nocturna, el valor de poblaciones cultivadas corresponde a la región de Chinango, en Oaxaca y los valores de poblaciones silvestres corresponden a Zapotitlán y Coxcatlán, en Puebla.

	Población		
	Cultivada	Manejada	Silvestre
Individuos por ha. con fruto	244	11	15
Prom. de frutos producidos por individuo	187.1	25.1	81.7
Prom. de peso del fruto (gr.)	72.2	37.9	41.7
% de ramas con fruto	72.2	46.3	50
Prom. de tamaño del fruto (cm ³)*	58.2	41.0	31.4
Prom. de semillas por fruto*	1289.9	1219.8	975.9
<i>Fruit set</i>	0.75	-	0.80 y 0.70

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS GENERALES

El presente estudio se realizó en La Mixteca Baja, en la comunidad de Chinango, Oaxaca, la cual forma parte de la cuenca del Río Balsas. El trabajo de campo se llevó a cabo durante los meses de junio a agosto del 2003. Aunque ya se ha documentado con anterioridad (Casas *et al.* 1999b) el sistema de cruzamiento y la biología de la polinización de *S. stellatus*, resultaba aún importante complementar y confirmar la información de que los polinizadores de esta especie de cactus son los murciélagos nectarívoros. Se consideró factible alcanzar este objetivo a través de filmaciones nocturnas en flores. Este es un método que permite determinar de manera confiable si los visitantes de una flor hacen contacto con las estructuras reproductivas de ésta (Stoner *et al.* 2002).

Estudios previos han comparado la biología de la polinización de cactáceas columnares bajo diferentes formas de aprovechamiento humano que incluyen las poblaciones cultivadas, manejadas y silvestres (Casas *et al.* 1999a, Cruz y Casas 2002, Otero-Arnaiz *et al.* 2003). Sin embargo en ninguno de estos estudios se examinó la efectividad de los polinizadores entre poblaciones, ni si el tipo de aprovechamiento y la alteración del hábitat que ésta representa, han promovido diferencias en las tasas de visita de los polinizadores entre poblaciones y si estas diferencias se relacionan con el éxito reproductivo. Casas *et al.* (1999b),

han estimado el *fruit set* en poblaciones cultivadas de Chinango Oaxaca, pero no en las poblaciones manejadas y silvestres de esa misma región. Sin embargo, en cuanto a la producción frutos, Casas *et al.* (1997 y 1999b) han documentado que las poblaciones cultivadas de *S. stellatus* presentan un éxito reproductivo mayor y probablemente esto esté relacionado con mayores tasas de visitas de polinizadores.

En estudios de la biología de la polinización para varias especies de plantas polinizadas por insectos, se ha encontrado que en sitios con mayores tasas de visitas a las flores, existe mayor producción de semillas y mayor cantidad de granos de polen depositados en el estigma (Aizen y Feinsinger 1994, Dewenter y Tschardtke 1999, Jennersten 1988) y en un estudio realizado para *Ceiba grandiflora*, se encontró que las flores de sitios de bosque fueron más visitadas por el murciélago *Glossophaga soricina* (polinizador más común), tuvieron un *fruit set* mayor y más granos de polen depositados en el estigma (Quesada *et al.* 2003).

De acuerdo a Law y Lean (1998), los murciélagos nectarívoros al tener la habilidad de moverse largas distancias para forrajear, pueden conectar parches aislados de poblaciones de plantas a través del flujo de polen. Se ha documentado que *L. curasoae* puede viajar hasta 100 km en una noche para forrajear (Horner *et al.* 1998), mientras que en la región de Chinango, desde las poblaciones cultivadas hasta las manejadas y silvestres no existe una distancia mayor de 5 km, lo cual está muy por debajo del rango de vuelo para forrajear de *L. curasoae*. Únicamente se ha reportado para *L. curasoae* un amplio rango de vuelo, por lo que en este estudio a través de trabajo de radio telemetría, se explora la posibilidad de que los polinizadores, tanto *L. curasoae* como *L. nivalis* y *C. mexicana* estén moviéndose entre poblaciones ya que esto podría indicar que no existen barreras espaciales para los polinizadores entre los tres tipos de poblaciones y probablemente podrían estar promoviendo el flujo de polen.

Con base en la información anterior, en el presente estudio se plantearon las siguientes hipótesis: (1) Se espera que los polinizadores estén moviéndose entre poblaciones; (2) Las poblaciones con más visitas de polinizadores (probablemente las cultivadas), presentarán un éxito reproductivo mayor, específicamente en el *fruit set*, *seed set*, en cantidad de granos de polen depositados por estigma y más semillas por fruto; (3) Se espera que a más visitas por flor, esta tendrá más granos de polen depositados en el estigma y su correspondiente fruto producirá más semillas.

Para probar estas hipótesis se establecieron los siguientes objetivos: (1) Evaluar el comportamiento de forrajeo de murciélagos nectarívoros y su efectividad como polinizadores; (2) Determinar si los polinizadores se están moviendo entre poblaciones; (3) Estimar las tasas

de visitas de polinizadores en poblaciones cultivadas manejadas y silvestres; (4) Examinar el éxito reproductivo de *S. stellatus* en poblaciones cultivadas manejadas y silvestres con los parámetros de: *fruit set* (frutos producidos / flor producida); *seed set* (semillas producidas/ óvulos por flor); granos de polen depositados en el estigma y producción de semillas por fruto y (5) Examinar la posible relación entre el número de visitas por flor con: el número de granos de polen depositados por estigma y con el número de semillas producidas por fruto.

Se ha documentado que las poblaciones naturales de *S. stellatus* han sido disminuidas por el aclareo de la tierra para agricultura, silvicultura, pastoreo y por la expansión de ciudades o pueblos (Casas *et al.* 1997). Esta perturbación probablemente afecta la diversidad y abundancia de las poblaciones de murciélagos ya que elimina o disminuye las áreas de forrajeo y de perchas (Fenton *et al.* 1992). *L. curasoae*, *L. nivalis* y *C. mexicana* se han documentado como los polinizadores de *S. stellatus* (Casas *et al.* 1999b) y son considerados como en peligro de extinción en el acta de especies en peligro en Estados Unidos de Norte América (Shull 1988) y se encuentran en la lista de especies amenazadas (NOM-059-ECOL-2001) de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. De acuerdo con esto, resulta importante conocer aspectos del comportamiento de forrajeo de los polinizadores, particularmente de las tasas de visitas, así como de la relación posible de esto con el éxito reproductivo de *S. stellatus* en los tres tipos de poblaciones. De acuerdo a Valiente-Banuet *et al.* (1996), en el Valle de Tehuacan y la Mixteca Baja, en México, las cactáceas columnares son las plantas más comunes y abundantes y particularmente las polinizadas por murciélagos (42 de 70 especies), por lo cual si los polinizadores desaparecen, la polinización y el reclutamiento de las plantas pueden fallar, lo cual tendría a su vez consecuencias negativas para los animales que dependen en gran medida de la producción de flores, frutos y semillas de estas plantas.

Por otra parte, probablemente la práctica de cultivo de *S. stellatus* que se realiza en esta región puede funcionar como un corredor de recurso que conecte parches aislados de esta planta con áreas de selva baja caducifolia y de matorral xerófilo. Estudios realizados por Casas *et al.* (2005) en prensa, indican que las poblaciones cultivadas, probablemente sean cruciales para el mantenimiento de la diversidad genética de *S. stellatus* a nivel local y regional, ya que pueden representar reservorios de individuos, de flores y de diversidad genética.

LITERATURA CITADA

Aizen, M. A. y P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75(2): 330-351

- Arita, H. T. y K. Santos del Prado. 1999. Conservation biology of nectar feeding bats in México. *Journal of Mammalogy* 80 (1): 31-41.
- Bravo-Hollis H. 1978. Las cactáceas de México. Volumen 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Casas, A., Pickersgill., Caballero J. y A. Valiente-banuet. 1997. Ethnobotany and domestication in *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, Mexico. *Economic Botany* 51:279-292.
- Casas, A., Caballero J., Valiente-Banuet A., Soriano J.A y P. Dávila. 1999a. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86(4):522-533.
- Casas, A., Caballero J., Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A. y P. Dávila. 1999b. Reproductive Biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86(4):534-542.
- Casas, A., J. Cruse-Sanders, E. Morales, A. Otero-Arnaiz, y A. Valiente-Banuet. 2005. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous people in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation en prensa*.
- Cruz, M., y A. Casas. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaksia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51:561-576.
- Dewenter, I. S. y T. Tscharrntke. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440.
- Fenton, M. B., Acharya I., Audet o., Hickey., Merriman C., Obrist K y D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24:440-446.
- Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet 2002. Columnar cacti and their mutualist evolution, ecology and conservation. The University of Arizona Press. Pp. 367.
- Ghazoul, J., K. A. Liston y T. J. B. Boyle. 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *Journal of Ecology* 86:462-473
- Heithaus, E. R., Opler P. A y H. G. Baker. 1974. Bat activity and pollination of *Bahuinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology* 55: 412-419.
- Heithaus, E. R., Fleming T. H y Opler P. A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.

- Horner, M. A., Fleming T. H y C. T. Sahley. 1998. Foraging behavior and energetic of a nectar feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* London 244:575-586.
- Howell, D. J. y B. Schropfer. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. *Ecology*. 62 (1): 1-7.
- Ibarra-Cerdeña, C. N., Iñiguez-Dávalos, L. I. y V. Sánchez-Cordero. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae) a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92(3): 503-509.
- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoids* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2(4): 359-366.
- Law, B. S. y M. Lean. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. *Biological Conservation*. 91: 201–212.
- Nassar, J. M., Ramírez N y O. Linares. 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.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón y Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacan Valley, Central Mexico: reproductive biology. *American Journal of Botany* 90:593-602.
- Petit, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curazao, Netherlands Antilles. *Biotropica* 27 (4): 538-541.
- Pimienta-Barrios, E. y P. S. Nobel. 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp., Cactaceae): an ancient and modern fruit crop of Mexico. *Economic Botany* 48:76-83
- Proctor, M., Yeo P. y A. Lack. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press.
- Quesada, M., K. E. Stoner., V. M. Rosas-Guerrero., C. Palacios-Guevara y J. A. Lobo. 2003. Effects of hábitat disruption on the activity of nectarivorous bats (*Chiroptera: Phyllostomidae*) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406.
- Quesada, M., Stoner, K. E., Lobo, J. A., Herrerías, Y., Palacios-Guevara, C., Munguía-Rosas, M. A. y A. O.-Salazar, K. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat pollinated bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131-138.
- Ramírez, N., Sobrevila, C., De Enrech, N. y Ruiz-Zapata T. 1984. Floral biology and breeding system of *Bauhinia benthamiana* Taub. (Leguminosae), a bat pollinated tree in Venezuelan "Llanos". *American Journal of Botany* 71(2): 273-280.

- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) 2001. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Diario Oficial de la Federación. Órgano del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. CDLXXXVIII. No. 10.
- Shull, A. M. 1988. Endangered and threatened wildlife and plants; determination of endangered status for two long nosed bats. Federal Register 53: 38456-38460.
- Stoner, K. E., Quesada M., V, Rosas-Guerreo y J. A. Lobo. 2002. Effects of forest fragmentation on the Colima Long –nosed bat (*Musonycteris Harrisoni*) foraging in tropical dry forest of Jalisco, Mexico. Biotropica (34): 462-467.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. C., Martínez-Rojas, A y L. Dominguez-Canesco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar- feeding bats in Mexico. Journal of Tropical Ecology 12: 103-9.
- Valiente-Banuet, A. Martínez-Rojas, Arizmendi, M. C. and P. Dávila. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. American Journal of Botany 84 (4): 452-455.
- Valiente-Banuet, A. Martínez-Rojas, A. Casas., Arizmendi, M. C. and P. Dávila. 1997b. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, central Mexico. Journal of Arid Environments 37: 331-341.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. C., Martínez-Rojas, A., Casas, A., Godinez-Álvarez, H., Silva, C. y P. Dávila-Aranda. 2002. Biotic Interactions and Population Dynamics of Columnar Cacti. En: Columnar Cacti and Their Mutualists. Primera edición. The University Arizona Press. Pp. 225-240.
- Valiente-Banuet, A., Molina-Freaner, F., Torres, A., Arizmendi, M. C. y A. Casas. 2004. Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. American Journal of Botany 91(6): 850-855.
- Vogel, V. S. 1969. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen III. Flora, Abt. B 158: 289-323.

CAPITULO 2

Bats as pollinators of Stenocereus stellatus

Effectiveness of bats as pollinators of *Stenocereus stellatus* in cultivated, managed *in situ*, and wild populations in La Mixteca Baja, central Mexico

ETHEL ARIAS-CÓYOTL¹, KATHRYN E. STONER^{1*}, ALEJANDRO CASAS¹, JENNIFER CRUSE-SANDERS²

¹Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. A. P. 27-3 (Santa María de Guido), Morelia, Michoacán 58089, México; ²Salem College, Biology Department, 601 S. Church St., Winston-Salem, NC 27108, U.S.A.

*Corresponding author: Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 27-3 (Santa María de Guido), Morelia, Michoacán 58089, México

Telephone: +52(443) 322-2710

Fax: +52(443) 322-2719

e-mail: kstoner@oikos.unam.mx

key words: bat-plant interaction, cactus-management, *Choeronycteris Mexicana*, domestication, fruit-set, *Leptonycteris* spp., pollination-biology, *Stenocereus stellatus*, visitation-rates

Word count:

ABSTRACT

Stenocereus stellatus is an endemic, self-incompatible columnar cactus found in Central Mexico where many of its wild populations have been fragmented for agriculture activities. As an economically important species of fruit producing cactus *S. stellatus* occurs in cultivated, managed *in situ*, and wild populations. The objectives of this study were to determine the effective pollinators of *S. stellatus*, to compare mean pollinator visits per flower and fruit set among the three types of populations, and to determine if nectar feeding-bats are moving among population types. The foraging behavior of nectar-feeding bats and mean visits per flower were documented using digital video filming. Fruit set was estimated within each population by marking flower buds which were followed until fruit production or abortion. Bats were marked with radio transmitters to determine if movements occurred between populations. Effective pollinators were nectarivorous bats *Choeronycteris mexicana* and *Leptonycteris* spp. No differences were observed among populations in mean number of visits per flower when total visits of both *C. mexicana* and *Leptonycteris* spp. were compared. However, fewer visits were observed for *C. mexicana* in cultivated populations and when the flowers had already been visited by *Leptonycteris* spp. One aggressive interaction was filmed in which *C. mexicana* was physically displaced from a flower by *Leptonycteris* spp. Despite differences in mean visits per flower, fruit set was significantly greater in cultivated than in managed or wild populations. We speculate that pollen delivered by bats to plants in cultivated populations was better quality because plant diversity and density per area were greater in home gardens as a result of human management. One marked bat was observed visiting both cultivated and managed populations. *L. curasoae* traveled 15 km from its roost site to its foraging area which suggests that this species may be particularly important in moving pollen among populations. The practice of cultivating *S. stellatus* in home gardens should be encouraged since these sites likely function as important resource corridors connecting fragmented populations of *S. stellatus*.

INTRODUCTION

Several studies have documented that a change in diversity and abundance of pollinators in fragmented or altered habitats can lead to a reduction in reproductive success of plants. In insect-pollinated plants reduced pollinator visitation in fragmented habitats results in lower seed set (Jennersten 1988; Dewenter & Tschardt 1999) and lower fruit set (Aizen & Feinsinger 1994; Ghazoul *et al.* 1998). Nevertheless, one recent study on bat-pollinated bombacaceous trees shows that the effects of forest fragmentation on bat pollinators and plant reproductive success varies depending upon the plant species (Quesada *et al.* 2004). The authors attribute this variability to the effects that forest fragmentation may have on differences in flowering patterns, bat foraging behavior, and plant self-incompatibility systems. More research is needed to quantify the effect of habitat change on bat pollinators for other plant species.

Nectarivorous bats play an important role in the maintenance and regeneration of tropical forests by means of moving pollen large distances (Law & Lean 1999). In particular, their role as mobile links connecting habitats that otherwise would be isolated is essential for the reproductive success of isolated plant populations (Fuchs *et al.* 2002; Heithaus *et al.* 1975, Quesada *et al.* 2003, 2004, Stoner *et al.* 2002). For example, in a rainforest in tropical Australia, Law and Lean (1999) show that bats are effective pollinators in fragmented landscapes due to the quantity of pollen that they carry and the large distances they cover. In the tropical dry forest of Jalisco, Mexico, greater bat visitation rate in undisturbed forest results in higher reproductive success for the bombacaceous tree *Ceiba grandiflora* when compared to trees in fragmented habitats (Quesada *et al.* 2003).

Forty-two of 70 columnar cactus species of the tribes Pachycereeae and Cereeae distributed in Mexico produce flowers with chiropterophilic characteristics that include large white flowers with copious pollen and nectar that are open at night (Valiente-Banuet *et al.* 1996). Most of these cactus species are self-incompatible and require a vector to transfer pollen between genetically different plants to produce viable seeds (Valiente-Banuet *et al.* 1996). Bats are primary pollinators for many columnar cacti (Howell & Schropfer 1981; Nassar *et al.* 1997, Petit 1995, Valiente-Banuet *et al.* 2002; Valiente-Banuet *et al.* 2004; Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005). Previous studies have compared the pollination biology of cacti growing in various habitat types and under different forms of human management that include wild, managed *in situ* and cultivated populations of several columnar cacti (Casas *et al.* 1999a, Cruz & Casas 2002, Otero-Arnaiz *et al.* 2003). However, these studies did not compare the effectiveness of bat pollinators of cacti in different habitat types such as home gardens, managed and wild populations.

In northern Oaxaca, México, wild populations of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono, an economically useful cactus valued for its fruit, have been fragmented by agriculture and the development of towns. In this region *S. stellatus* is found in three types of populations: (1) Cultivated home gardens where cacti are subjected to the process of artificial selection by people; (2) managed *in situ* populations where desired plants are selectively left in place, and their abundance commonly enhanced through vegetative propagation, as vegetation is cleared for silviculture and agriculture; and (3) wild populations in areas of tropical dry forest (Casas *et al.* 1997). Fruits are harvested from cacti in all three population types.

Previous studies on pollination biology of *S. stellatus* report that flowers of this cactus open mostly at night and that nocturnal visitors, presumably nectar feeding bats, are responsible for fruit production (Casas *et al.* 1999a). Cultivated populations of *S. stellatus* present more pollinator resources than those in the managed or wild populations because plant density is significantly higher in home gardens than in managed and wild populations. Plants in cultivation also have a greater peak in flowering, with more individuals in flower and significantly more flowers per individual than the managed and wild populations (Casas *et al.* 1997, 1998, 1999b). Nevertheless, reproductive success in terms of quantity of fruit produced per individual and fruit size is greater in cultivated populations than in managed or wild populations (Casas *et al.* 1997). It is surprising that reproductive success for *S. stellatus* is greatest in home gardens, since cultivated populations are located within towns and surrounded by disturbed habitat. In general, plant reproductive success of animal-pollinated plants is usually lower in disturbed areas (Dewenter & Tschardt 1999; Jennersten 1988; Quesada *et al.* 2003; Aizen & Feinsinger 1994; Ghazoul *et al.* 1998). Differences in reproductive success among populations found in varying degrees of disturbed habitat may be correlated with levels of genetic diversity. Genetic diversity is highest in cultivated populations of *S. stellatus*, intermediate in wild populations, and lowest in managed *in situ* populations in La Mixteca Baja region (Casas *et al.* 2005). Alternatively, this discrepancy may be associated with artificial selection favoring individuals that produce more and larger fruits with more and larger seeds in cultivation (Casas *et al.* 1997a, 1999) or with different rates of pollinator visitation in home gardens, managed, and wild populations of *S. stellatus*.

This study was designed to test the impact of pollinator behavior in numbers of visits among the three types of populations of *S. stellatus*. The objectives were to: (1) Identify the effective pollinator of *S. stellatus*; (2) estimate number of pollinator visits within the three populations (cultivated, managed *in situ* and wild) and determine if the presence of one

pollinator affects the other; (3) determine if pollinators were moving among the different populations; and (4) document fruit set in the three different populations. If pollen was limited by pollinator visitation, we expected to find greatest fruit set in populations that received more pollinator visits.

MATERIALS AND METHODS

Study site

The study was conducted from 15 June to 20 August, 2003, in the town of Chinango, Oaxaca that occurs within La Mixteca Baja in central Mexico. La Mixteca Baja is located south of the Tehuacan Valley in northern Oaxaca (Figure 1). This region is within the Balsas River basin and comprises a complex mountainous zone with altitudes ranging from 600 to 3000 meters above sea level (mas). The town of Chinango is approximately 1600 mas. Average annual temperature in this region is 21°C with average annual precipitation of 721 mm (García 1988). Thorny scrub and tropical dry forest are found in lower elevation dry areas, while oak forest characterizes the higher elevation areas. *Stenocereus stellatus* is native to tropical dry forest and thorny scrub, where the annual precipitation ranges from 600 to 800 mm. Typical soil types of this area are alluvial and sandy stone derivatives. Indigenous Mixtec people within this region obtain their livelihood from raising goats, cultivating corn and beans, weaving of palm leaves for handcrafts, and producing and selling fruits of *S. stellatus* and *S. pruinosus* (Otto) Buxbaum (Casas *et al.* 1997).

Study species and study populations

Stenocereus stellatus is commonly known as *xoconochtle* or *pitaya de agosto* (Casas *et al.* 1999b). It is one of the most economically important species of fruit producing cacti in Mexico, which is also used for firewood, living fences and forage (Casas *et al.* 1997, 1999c). This species naturally occurs in the Tehuacán Valley and in the southern portion of the Balsas River basin in the states of Morelos, Puebla, Guerrero and Oaxaca.

As an arborescent cactus, *S. stellatus* is a succulent plant that ranges from 2 to 6 m in height, characteristically branching from the base. It produces crowns of light pink tubular flowers at the top of the branches (Bravo-Hollis 1978). Flowers have a single pistil and numerous anthers. Flowering initiates in April and finishes in September with a peak of flowering in July (Casas *et al.* 1999a). Anthesis occurs approximately 1-2 hours after dark and nectar production occurs from 20:00 h to 07:00 h (Casas *et al.* 1999a). This species is self-incompatible and the most likely pollinators are nectar-feeding bats *Leptonycteris curasoae*

Miller, *L. nivalis* Saussure and *Choeronycteris mexicana* Tschudi. Other species, such as hawkmoths (Sphingidae), have also been observed visiting the flowers and are considered potential pollinators (Casas *et al.* 1999a).

The nectarivorous bats *Leptonycteris curasoae* and *L. nivalis* are recognized as species in danger of extinction by The Endangered Species Act of the United States (Shull 1988). In Mexico, these species are classified as threatened according to the *Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales* (SEMARNAT 2001). *Leptonycteris curasoae* is distributed from the southwestern US to Colombia (Koopman 1993). *Leptonycteris nivalis* is distributed from southern Texas to Guerrero and Morelos, Mexico. Some populations of *L. curasoae* in Mexico travel to the southwestern US arriving to maternity caves in March and April, returning to the south in September and October (Cockrum 1991), while others form resident populations in central Mexico (Rojas-Martínez *et al.* 1999; Stoner *et al.* 2003; Galindo-G. *et al.* 2004). It is known that *Leptonycteris curasoae* can travel up to 100 km to forage in a single night (Horner *et al.* 1998). *Leptonycteris* spp. roost in caves and form colonies of hundreds or thousands of individuals (Nowak 1994). These two species are the largest nectar feeding bats found in the New World with adult *L. curasoae* weighing 20-27 g with a forearm length of 53-57 mm and *L. nivalis* weighing 25-35 g with a forearm length of 56-61 mm (Nowak 1994).

Choeronycteris mexicana is distributed from the southwestern US through Mexico and on the Pacific slope of Central America to southern Honduras (Jones & Carter 1976). In Mexico this species is classified as threatened according to the *Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales* (SEMARNAT 2001). *Choeronycteris mexicana* is a medium-sized bat weighing 14-19 g, with an average forearm length of 43 to 49 mm (Nowak 1994).

We sampled eleven study sites in Oaxaca, Mexico to quantify bat visitation patterns to *S. stellatus* flowers. The cultivated population in our study was distributed among home gardens within the town of Chinango, Oaxaca, Mexico. Five different gardens within the town were selected for sampling (C1 to C5; Fig. 2). Northwest of Chinango, wild and managed populations of *S. stellatus* were located in an area called *La Barcina*. The distance between home gardens in Chinango and the surrounding managed and wild populations was approximately 5 km. The managed populations were contiguous with the wild populations, but were distinct because they were located within agricultural parcels. Observations were recorded in three managed populations (M1, M2 and M3) and three wild populations (W1, W2 and W3). The distance separating the six sample sites in *La Barcina* was approximately 1 km (Fig. 2).

Density of *S. Stellatus* in the gardens within the town is estimated to be 259 individuals per hectare. In the gardens the most abundant cultivated species are *S. stellatus* and *S.*

pruinus. Density of *S. stellatus* in managed populations is approximately 48 individuals per hectare, and the most common species are *Leucaena esculenta* (Mimosaceae), *Cyrtocarpa procera* (Anacardiaceae), *Escontria chiotilla* (columnar cactus) and *S. stellatus*. In wild populations density of *S. stellatus* is approximately 35 individuals per hectare. The most common species in wild populations are *Escontria chiotilla*, *S. stellatus*, *Myrtillocactus geometrizans* (columnar cacti), *Bursera morelensis*, *B. bipinnata* (Burseraceae), *Acacia farnesiana*, *A. cochliacantha*, *Leucaena esculenta*, *Prosopis laevigata* (Mimosaceae), and *Cyrtocarpa procera* (Casas *et al.* 1997).

Flower foraging activity

We documented activity of pollinators with digital cameras (Sony DCR-TRV27) following Stoner *et al.* (2002) during the flowering season of *S. stellatus*, June-August 2003. Filming began at anthesis (approximately 21:30- 22:00 h) and continued for six continuous hours (until 4:00 h). Flowers were then individually marked and covered with a mesh bag. The following data were collected for each flower filmed: (1) bat species (or other visitor); (2) feeding style (hovering or hanging from flower); (3) contact with reproductive organs as estimated by insertion of head into flower (tip of snout, most of snout until eyes, whole snout until ears); (4) time spent for visit; and (5) total number of visits to the flower. Although it was not possible to distinguish between *L. curasoae* and *L. nivalis*, *Leptonycteris* spp. and *Choeronycteris mexicana* were distinguished based on the smaller body size, shorter forearm, and longer snout of the later species. If only the tip of the snout was introduced into the flower it was assumed that the bat did not drink nectar and no contact was made with the stigma or anthers. If the snout was inserted all the way to the eyes or ears, contact was made with both the stigma and anthers and it was considered an effective visit. When the snout was inserted all the way to the eyes or ears, upon removing the snout, the bats' face was covered with pollen.

To determine if average flower visits depend upon population type (cultivated, managed or wild) we used generalized linear models applying a regression analysis with the GENMOD procedure (SAS 2000; Stokes *et al.* 2000). The model used population type as the independent variable and the number of flower visits as the dependent variable. Because flower visits do not follow a normal distribution we used a Poisson distribution for these analyses. This model uses a logarithmic link function. In the first analysis, total flower visits of both bat species served as the dependent variable with number of open flowers on the plant as a covariate. Resulting from a recorded aggressive interaction between *C. mexicana* and *Leptonycteris* spp., a second analysis with visits of *C. mexicana* as the dependent variable and visits of *Leptonycteris* spp. as

a covariate, as well as number of flowers open on the plant was performed. Finally, a third analysis used the number of visits of *Leptonycteris* spp. as the dependent variable with the number of flowers open on the plant as a covariate.

Reproductive success (fruit set)

Plants that were filmed were also monitored for fruit set by marking 5 to 10 additional floral buds on each filmed plant in cultivated, managed and wild populations. Floral buds and filmed flowers were examined weekly to determine if they developed into fruit. Fruit set was estimated for each plant by dividing the number of fruits developed from the filmed flowers and marked flower buds by the sum of the total number of floral buds marked and number of flowers filmed. Data were normalized with a square root arcsine transformation and fruit set was compared between populations using an analysis of variance.

Bat pollinator movement

Bat pollinator movement was evaluated using radio telemetry. Mist nets were used to capture bats within each of the populations and radio transmitters (BD-2A; <http://www.holohil.com/bd2att.htm>) were placed on the back of the bats with latex cement (skin bond). These radio transmitters weigh 0.72 g, which is less than 5% of the average weight of the bats (Aldridge & Brighman 1988). To register bat activity, an automatic data logger (Lotek Engineering Inc., Model SRX Configuration #3) was placed within a population on the same night that flowers were filmed.

RESULTS

Foraging behavior

A total of 111 flowers were filmed: 59 from cultivated populations, 29 from managed populations and 23 from wild populations (Table 1), with 6809 flower visits registered in the three populations. The most common visitor was *Choeronycteris mexicana* accounting for 76% of all visits (5168), followed by *Leptonycteris* spp. accounting for 19% of the visits (1326), and sphingid moths accounting for 5% (315). The effective pollinators of *S. stellatus* were *C. mexicana* and *Leptonycteris* spp. as they were the only ones that make direct contact with anthers and stigmas during 98% of the visits. Bats introduced their head into the flowers until the ears (8%), or until the eyes (90%) allowing them to make contact with the reproductive structures without damaging them. Both of these foraging strategies resulted in their snout

being completely covered with pollen when they extracted their head from the flower. In only 2% of the visits they approached the flower, but left without inserting their head into the flower. Spingid moths were assumed to be nectar robbers since they extended their proboscis to drink nectar apparently without making contact with the floral reproductive structures.

Choeronycteris mexicana fed while hovering in the air in front of the flower in 100% of the visits (n = 5168 visits). The great majority of *Leptonycteris* spp. visits used the same feeding technique, however, during 8 visits (n = 1326 visits) we observed *Leptonycteris* spp. hanging from the flower with their back feet while drinking nectar. The average visit duration was brief for both species averaging 0.118 ± 0.002 s for *C. mexicana* and $0.121 \pm .024$ s for *Leptonycteris* spp.

One instance of interference competition between *C. mexicana* and *Leptonycteris* spp. was recorded in the wild population located at the W2 site. The taped interaction shows *C. mexicana* arriving to the flower and inserting its snout to drink nectar while hovering. While *C. mexicana* was drinking nectar, *Leptonycteris* spp. flew up to the same flower and bit *C. mexicana* on the top of the back while grabbing its lower body with its hind feet and pulling it away. Upon successfully removing *C. mexicana*, *Leptonycteris* spp. continued to feed at the flower.

Visitation rates

No significant differences were found in the mean number of visits per flower among populations when total visits of *C. mexicana* and *Leptonycteris* spp. were analyzed ($df = 2$; $F = 0.48$; $p = 0.61$; Figure 3). The number of open flowers did not affect total number of visits ($df = 1$; $F = 0.85$; $p = 0.35$). When only *C. mexicana* visits were compared among populations, we found significantly more visits per flower in the managed and wild populations ($df = 2$; $F = 5.57$; $p = 0.0038$, *Managed-wild* $p = 0.32$; *managed-cultivated* $p = 0.0085$; *wild-cultivated* $p = 0.0011$; Figure 4). Furthermore, the number of visits of *C. mexicana* was negatively affected by the number of visits of *Leptonycteris* spp. ($df = 1$; $F = 15.1$; $p = 0.0001$) and by the number of open flowers on the filmed plant ($df = 1$; $F = 6.53$; $p = 0.01$). Mean visits per flower of *Leptonycteris* spp. were significantly greater in the cultivated population than in the managed or wild population ($df = 2$; $F = 11.94$; $p = <.0001$; *managed-wild* $p = 0.56$; *managed-cultivated* $p = 0.0001$; *wild-cultivated* $p = 0.02$; Figure 5) and the number of open flowers on the filmed plant positively affected the number of visits ($df = 1$; $F = 19.75$; $p = 0.0001$).

Reproductive success

Two hundred twenty-six floral buds were marked in home gardens (18 plants), 105 in managed populations (10 plants), and 70 in wild populations (6 plants). Significant differences were observed in *fruit set* among populations ($F = 6.97$ $d.f = 2$ $p = 0.003$; Figure 6), with a higher fruit set in the cultivated population (70%) than in the managed (34%) or wild populations (37%).

Pollinator movements

From June 15 to August 11, 2003, seventeen adult nectarivorous bats were marked with radio transmitters (Table 2). Twelve were captured and marked from the cultivated population, three from the managed populations, and two from the wild populations. The data logger was placed every night in the area of filming to register the number of times that a marked bat returned to the area. If a bat with a transmitter was within an area of approximately 200 m², the automatic data logger registered the visit. Most individuals were registered the night of capture while foraging in the same place in which they were marked with a transmitter. In one case a bat was registered again in the same place one day after it was marked. In another case one bat that was originally marked in a garden in Chinango was registered foraging in the managed population at the M1 site one day later (Table 2).

Local people from Chinango indicated that the bats roost in a cave, *Cueva del Obispo*, located near the town of Nochistlan, approximately 30 km by road and 15 km in a direct line from the home gardens in Chinango (Fig. 2). On July 20, 2003 the cave *Cueva del Obispo* was surveyed for the presence of bats, and the signal from three of the seven marked *L. curasoae* was detected within the cave. None of the five marked *C. mexicana* were detected. *L. curasoae* appeared to be the only species in the cave and was hanging from all ceilings and walls. Although no precise counts could be made, approximately several thousand *L. curasoae* were present. The cave was resurveyed a month later on August 20, 2003, but by that time the cave had been abandoned by the bats.

DISCUSSION

This study confirms that *Leptonycteris* spp. and *Choreonycteris mexicana* are the effective pollinators of *S. stellatus*. In 98% of their floral visits they made direct contact with the reproductive structures by introducing their face into the flower and covering their face with pollen. Within a single visit, each nectarivorous bat transferred a quantity of pollen to their face indicating that they play an important role in moving pollen among *S. stellatus* individuals.

These results confirm Casas *et al.* (1999a), who concluded, through experimental crosses and mist net captures, that these bats are the principle pollinators of *S. stellatus*. Our results also suggest that sphingid moths function as nectar robbers, since they did not make contact with the reproductive structures of the plant. This observation agrees with previous studies that videotaped nocturnal pollinator behavior and observed that sphingid moths do not contact floral reproductive organs, and therefore do not transfer pollen to several bombacaceous species that they feed upon (Stoner *et al.* 2002; Quesada *et al.* 2003, 2004).

Flower visitation

No differences were found among cultivated, managed and wild populations for the number of total visits per night (Figure 3); however significant differences were found among populations when *Leptonycteris* spp. and *C. mexicana* visitation was analyzed separately. *Leptonycteris* spp. visited cultivated populations significantly more than managed or wild populations (Figure 5), while *C. mexicana* visited cultivated populations significantly less than the other population types (Figure 4). The observed patterns were likely a result of competition between bat species, differences in foraging behavior, and differences in sensitivity of bat species to human populated centers.

In areas with fewer resources, or in places where the natural vegetation has been fragmented, nectarivorous bats display territorial or aggressive behavior (Howell 1979; Howell and Schropfer 1981; Lemke 1984). In our study one aggressive interaction was observed between *Leptonycteris* spp. and *C. mexicana* on a cactus within a wild population. A *Leptonycteris* individual physically displaced a *C. mexicana* individual from a *S. stellatus* flower. We suggest that these aggressive interactions may be more common in managed and wild populations due to the lower density of *S. stellatus* in these populations compared to the cultivated populations (Casas *et al.* 1997). On average, *Leptonycteris* spp. is a larger bat than *C. mexicana* and potentially is out-competing the smaller bat for resources in the home gardens. This might explain the discrepancy in number of visits between *Leptonycteris* spp. and *C. mexicana* in cultivated populations versus managed and wild populations.

Differences in foraging behavior between *Leptonycteris* spp. and *C. mexicana* also may explain the variation in visits per night observed in the different population types. Previous studies have documented that *Leptonycteris* spp. frequently forages in groups (Howell 1979). Although no published information exists about foraging behavior in *C. mexicana*, may be this bat is a solitary foraging species. Species that forage in groups benefit from foraging where there is a greater density of resources. The cultivated population likely provided a more

attractive foraging area for *Leptonycteris* spp. than managed and wild populations because home gardens have higher density of plants (Casas *et al.* 1997) and greater percentage of flowering individuals (Casas *et al.* 1999a). Since *L. curasoae* travels a long distance to forage, it is likely that they would frequent areas with greater resources. Another factor may be the proximity of foraging areas to the roosting site. The cultivated population in Chinango was approximately 5 km closer to the roosting site (*Cueva del Obispo*, Figure 1) of *L. curasoae* than the managed and wild populations, and potentially more attractive as a foraging ground.

Sensitivity of each bat species to human populated areas also might explain differences in their foraging among different population types. Previous studies have shown that *Leptonycteris* spp. is not affected by disturbed areas and is found foraging equally as often in disturbed as in undisturbed areas (Quesada *et al.* 2004). This has been attributed to its large size and ability to forage over a large area or commute long distances between roosting site and foraging areas. No information exists about *C. mexicana* regarding its ability to adapt to disturbed areas, but other small-sized nectarivorous bats (i.e. *Musonycteris harrisoni*) are sensitive to disturbed areas and principally forage in undisturbed habitats (Stoner *et al.* 2002).

Radio telemetry data indicated that *L. curasoae* traveled 15 km from their roosting area in the *Cueva del Obispo* in Nochistlan, to the foraging area in Chinango. Furthermore, *L. curasoae* was documented by radio telemetry visiting both the cultivated population in Chinango and the managed population 5 km further. These movement patterns suggest that *L. curasoae* may counter the negative effects of fragmentation and isolation among the three population types by transferring pollen among them. These results are similar to those found for the flying fox, *Syconycteris australis*, pollinating the rainforest tree *Syzygium cormiflorum* in Australia (Law and Lean 1999). Fragmented areas did not inhibit the movements of this nectarivorous flying fox which is important in maintaining gene flow between isolated populations through pollen movement.

Implications of foraging behavior for fruit set

Fruit set in the managed (34%) and wild (37%) populations was significantly lower than in the cultivated population (37%). In general, high fruit set has been reported for several species of columnar cactus in the wild: 82% for *Stenocereus griseus* and 100% for *Subpilocereus repandus* (Petit 1995); 98% for *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet *et al.* 1996); 76% for *Stenocereus griseus*, 49 % for *Subpilocereus repandus* and 50% for *Subpilocereus horrispinus* (Nassar *et al.* 1997). The fruit set we observed in the wild population of *S. stellatus* studied (37%) was significantly lower than that reported for most other species of columnar cacti and also was lower

than that reported for this same species (65%, Casas *et al.* 1999a). Nevertheless, the relatively high fruit set (70%) observed in cultivated populations of *S. stellatus* was similar to that found by Casas *et al.* (1999a, 73%).

The lower density of both plants and flowers in managed and wild populations might have resulted in multiple visits to the same flower or plant, leading to geitonogamous crosses and no fruit set. Increased time spent foraging within a particular plant, raises the probability of transferring pollen to flowers on the same plant (Quesada *et al.* 2004, Law & Lean 1999). This would likely result in diminishing the number of effective pollen donors (from out-cross plants). Although *C. mexicana* visited flowers from managed and wild populations significantly more than flowers from the cultivated population, the bats were probably foraging more time within the same plant due to the lower density of flowers. Therefore, the pollen loads of many of their visits in managed and wild populations may have included pollen from one or few pollen donors.

Total population-wide floral visitation rate (not analyzed) might be greater in the cultivated population while at the same time individual flower visitation rates were low, because there were more flowers available in the home gardens. The cultivated population has a higher percentage of flowering individuals (Casas *et al.* 1999a), which means that on a given night, bats might visit more flowers on different plants while visiting each flower less frequently. If this were the case, then there is the potential that the pollen loads that bats transferred in the cultivated population had higher genetic diversity than in other population types. The genetic diversity in pollen pools among plants in different populations is the subject of a further analysis (Cruse-Sanders *et al.* unpublished data). As a self-incompatible plant, *S. stellatus* must receive pollen from genetically different individuals to set fruit. Our study suggests that plants in cultivation were pollinated more effectively, perhaps by receiving genetically diverse pollen, and therefore set more fruit.

Another important factor that may be contributing to the higher fruit set observed in the cultivated area is the management *S. stellatus* populations receive in the gardens. Although human manipulation and transformation of natural areas generally result in biodiversity decreases, in certain cases human management can maintain or increase genetic diversity (Gadgil *et al.* 1993; Haverkort & Millar 1994). In Chinango, people introduce new cacti and add to the variation of *S. stellatus* in their home gardens. This management results in both greater density and greater variety of *S. stellatus* in cultivation (Casas *et al.* 2005). With greater density and diversity of individuals in cultivation, pollen originating from neighbors is more likely to be from genetically distinct individuals. This is an important advantage for a self-incompatible species. Furthermore, the environmental conditions in home gardens may promote higher fruit set through reduction of interspecific competition, cultivation of the soil, and addition of nutrients.

Management of *S. stellatus* in home gardens appears to be an important practice that reduces the negative impacts usually associated with human alteration of the habitat and cultivation. The home gardens in Chinango represent a reservoir of genetic diversity of *S. stellatus* (Casas *et al.* 2005), as well as an important resource corridor for nectar-feeding bats within the area. Our results show that these gardens may be a key factor in maintaining diversity through fruit production for an important columnar cactus in the region, and may serve to connect fragmented populations in managed and wild areas.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank E. Pérez-Negrón and J. A. Soriano for assistance in the field, H. Ferreira and G. Sánchez Montoya for technical support, and M. Quesada for statistical analyses. Financial support for this research was provided by SEMARNAT-CONACYT (2002-C01-0544), DGAPA, UNAM (IN220005), Royal Botanic Gardens, Kew (Cacti Study), and Bat Conservation International (graduate student research scholarship to Cruse-Sanders, 2001, 2002).

LITERATURE CITED

- Aizen, M. A., and P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* **75**:330-351.
- Aldridge, H. D. J. N., and R. M. Brigham. 1988. Load carrying and maneuverability in an insectivorous bat: A test of the 5% "rule" of radio-telemetry. *Journal of Mammalogy* **69**:379-382.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México, volumen I. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Casas, A., B. Pickersgill, J. Caballero, and A. Valiente-Banuet. 1997. Ethnobotany and domestication in *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, Mexico. *Economic Botany* **51**:279-292.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, and J. Caballero. 1998. La domesticación de *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **62**:129-140.
- Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez, and P. Dávila. 1999a. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* **86**:534-542.
- Casas, A., Caballero J., A. Valiente-Banuet, J. A. Soriano, and P. Dávila. 1999b. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* **86**:522-533.
- Casas, A., J. Caballero, and A. Valiente-Banuet. 1999c. Use, management and domestication of columnar cacti in south Central México: A historical perspective. *Journal of Ethnobiology* **19**: 71-95.
- Casas, A., J. Cruse-Sanders, E. Morales, A. Otero-Arnaiz, and A. Valiente-Banuet. 2005. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous people in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation* *in press*.
- Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bat family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoológica* **62**:181-202.
- Cruz, M., and A. Casas. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaksia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **51**:561-576.

- Dewenter, I. S., and T. Tschardt. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* **121**:432-440.
- Fuchs, E. J., J. A. Lobo, and M. Quesada. 2002. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* **17**:149-157.
- Gadgil M., F. Berkes, and C. Folke. 1993. Indigenous knowledge for biodiversity conservation. *Ambio* **22**:151-156.
- Galindo-G., C., A. Sánchez-Q., R. H. Quijano, and L. G. Herrera-M. 2004. Population dynamics of a resident colony of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Central México. *Biotropica* **36**: 382–391.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Kopen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Ghazoul, J., K. A. Liston, and T. J. B. Boyle. 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (*Dipterocarpaceae*), a tropical forest tree. *Journal of Ecology* **86**:462-473.
- Haverkort, B., and D. Millar. 1994. Constructing diversity: the active role of rural people in maintaining and enhancing biodiversity. *Etnoecológica* **2**:51-64
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming, and P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in seasonal tropical forest. *Ecology* **56**:841-854.
- Horner, M. A., T. H. Fleming, and C. T. Sahley. 1998. Foraging behavior and energetics of a nectar feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology London* **244**:575-586.
- Howell, D. J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *The American Naturalist* **114**:23-49.
- Howell, D. J. B. and B. Schropfer. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. *Ecology* **62**:1-7.
- Ibarra-Cerdeña, C. N., L. I. Iñiguez-Dávalos, and V. Sánchez-Cordero. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae) a chiropterophilous columnar cactus in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* **92**:503-509.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2002a. Topographical map E14-6, scale 1:250 000, grid each 10 000m. Mexico City, Mexico.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2002b. Topographical map E14B85 scale 1:50 000, grid each 1000m. Mexico City, Mexico.

- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoids* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* **2**:359-366.
- Jones, J. K., Jr., and D. C. Carter. 1976. Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. Pages 7-38 in R. J. Baker, J. K. Jones, Jr., and D. C. Carter, editors. *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae Part I*. Special Publications of the Museum of Texas Technological University **10**: 7-38.
- Koopman, K. F. 1993. Order Chiroptera. *Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference*, second edition. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Law, B. S., and M. Lean. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. *Biological Conservation* **91**:201–212.
- Lemke, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat *Glossophaga soricina* with respect to resource availability. *Ecology* **65**:538-548.
- Nassar, J. M., N. Ramírez, and O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* **84**:918-927.
- Nowak, R. M. 1994. *Walker's Bats of the World*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón and Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacan Valley, Central Mexico: reproductive biology. *American Journal of Botany* **90**:593-602.
- Petit, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curazao, Netherlands Antilles. *Biotropica* **27**: 538-541.
- Quesada, M., K. E. Stoner., V. M, Rosas-Guerrero., C. Palacios-Guevara, and J. A. Lobo. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (*Chiroptera: Phyllostomidae*) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* **135**:400-406.
- Quesada, M., K. E. Stoner, J. A. Lobo, Y. Herrerías, C. Palacios-Guevara, M. A. Munguía-Rosas, and K. A. O.-Salazar. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat pollinated bombacaceous trees. *Biotropica* **36**:131-138.
- Rojas-Martínez, A., A. Valiente-Banuet, M. Arizmendi, A. Alcántara- Eguren, and H. T. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: Does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography* **26**:1065-1077.

- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2001. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Diario Oficial de la Federación. Órgano del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. CDLXXXVIII. No. 10.
- Shull, A. M. 1988. Endangered and threatened wildlife and plants; determination of endangered status for two long nosed bats. Federal Register **53**:38456-38460.
- Stokes, M. E., C. S. Davis, and G. G. Koch. 2000. Categorical data analysis using the SAS system, 2nd ed. Cary, North Carolina.
- Stoner, K. E., M. Quesada, V. Rosas-Guerreo, and J. A. Lobo. 2002. Effects of forest fragmentation on the Colima Long-nosed bat (*Musonycteris Harrisoni*) foraging in tropical dry forest of Jalisco, Mexico. Biotropica **34**:462-467.
- Stoner, K. E., K. A. O.-Salazar, R. C. R.-Fernández, and M. Quesada. 2002. 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., M. C. Arizmendi, A. Martínez-Rojas, and L. Dominguez-Canesco. 1996. Geographical and ecological correlates between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. Journal of Tropical Ecology **12**:103-109.
- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, A. Casas, H. Godínez-Alvarez, C. Silva, and P. Dávila. 2002. Biotic interactions and population dynamics of columnar cacti. Pages 225-240 in T. H. Fleming, and A. Valiente-Banuet, editors. Columnar cacti and their mutualists. Evolution, ecology and conservation. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- Valiente-Banuet, A., F. Molina-Freaner, A. Torres, M. C. Arizmendi, and A. Casas. 2004. Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. American Journal of Botany **91**: 850-855.

Table 1. Number of *Stenocereus stellatus* plants and flowers filmed within the three types of populations (C: Cultivated, M: Managed and W: Wild) in the region of Chinango, Oaxaca, Mexico.

Table 2. Date of radio transmitter placement, site of marked bat, bat species, and the number of times that the bat was registered foraging in the same place the night of marking.

<i>Site</i>	<i>Plants</i>	<i>Filmed flowers</i>
C 1	4	12
C 2	3	13
C 3	4	9
C 4	4	10
C 5	5	15
Cultivated Total	20	59
M 1	6	14
M 2	3	8
M 3	4	7
Managed Total	13	29
W 1	2	5
W 2	4	8
W 3	4	10
Wild Total	10	23

<i>Bat ID</i>	<i>Date</i>	<i>Site</i>	<i>Species</i>	<i>Number of records</i>
1	June 15	C 2	<i>C. mexicana</i>	10 (46) ^a
2	June 17	C 1	<i>C. mexicana</i>	16
3	June 17	C 1	<i>L. curasoae</i>	4
4	June 17	C 1	<i>L. curasoae</i>	5
5	June 17	C 1	<i>L. curasoae</i>	5 (1) ^b
6	June 23	C 5	<i>L. curasoae</i>	2
7	June 27	M 1	<i>L. curasoae</i>	1
8	July 03	C 2	<i>C. mexicana</i>	18
9	July 10	M 2	<i>L. curasoae</i>	1
10	July 11	M 2	<i>L. curasoae</i>	1
11	July 15	C 3	<i>C. mexicana</i>	1
12	July 15	C 3	<i>C. mexicana</i>	1
13	July 22	W 3	<i>C. mexicana</i>	1
14	July 22	W 3	<i>C. mexicana</i>	1
15	July 28	C 4	<i>C. mexicana</i>	1
16	July 28	C 4	<i>C. mexicana</i>	0
17	August 11	C 5	<i>C. mexicana</i>	1

^aThe bat was registered 46 times on 16 June 2003 in the same place again.

^bThe bat was registered 1 time on 18 June 2003 in the managed population M1.

Figure 1. The study area showing the town of Chinango (Santa Catalina Chinango) and the *Cueva del Obispo* located near the town of Nochistlán (INEGI, 2002a).

Figure 2. Location of study places. Cultivated populations (C1 - C5); managed populations (M1 - M3); and wild populations (W1 - W3) (INEGI, 2002b).

Figure 3. Total visits (*C. mexicana* and *Leptonycteris* spp.) per *S. stellatus* flower per night (LS means \pm 95% confidence interval) for each population type.

Figure 4. Visits per *S. stellatus* flower per night for *C. mexicana* (LS means \pm 95% confidence interval) for each population type ($p = 0.003$).

Figure 5. Visits per *S. stellatus* flower per night for *Leptonycteris* spp. (LS means \pm 95% confidence interval) for each population type ($p = 0.0001$).

Figure 6. Fruit set of *S. stellatus* per population (Mean \pm SE; $p = 0.003$).

Figure 1

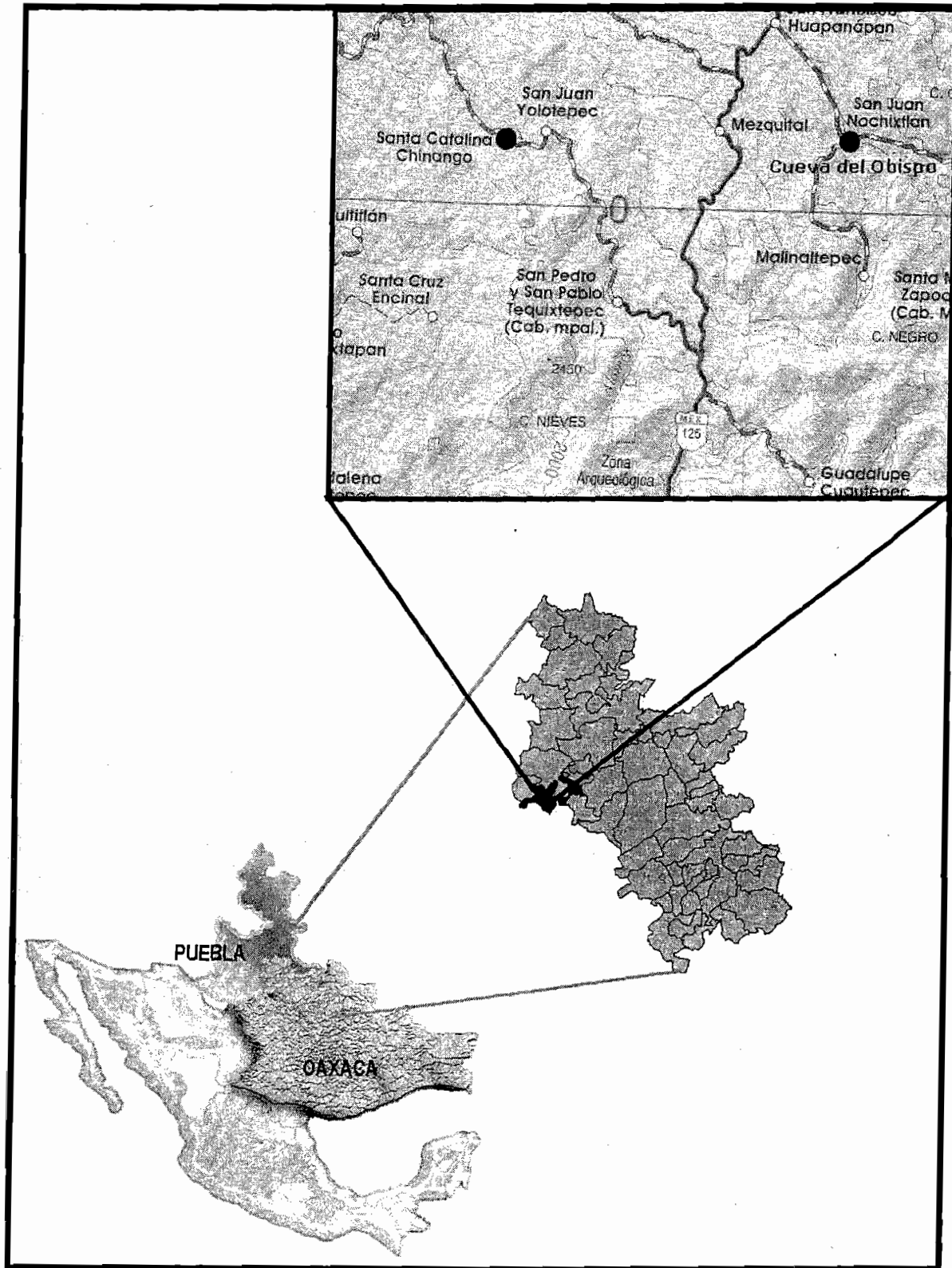


Figure 2

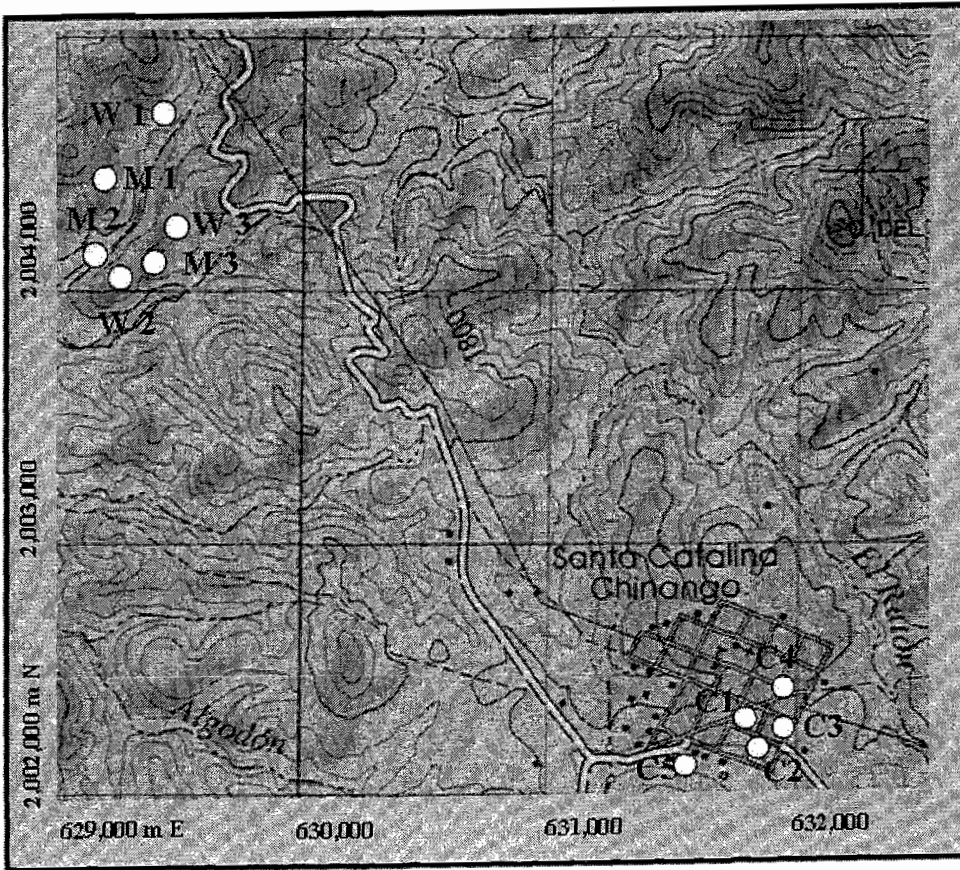


Figure 3

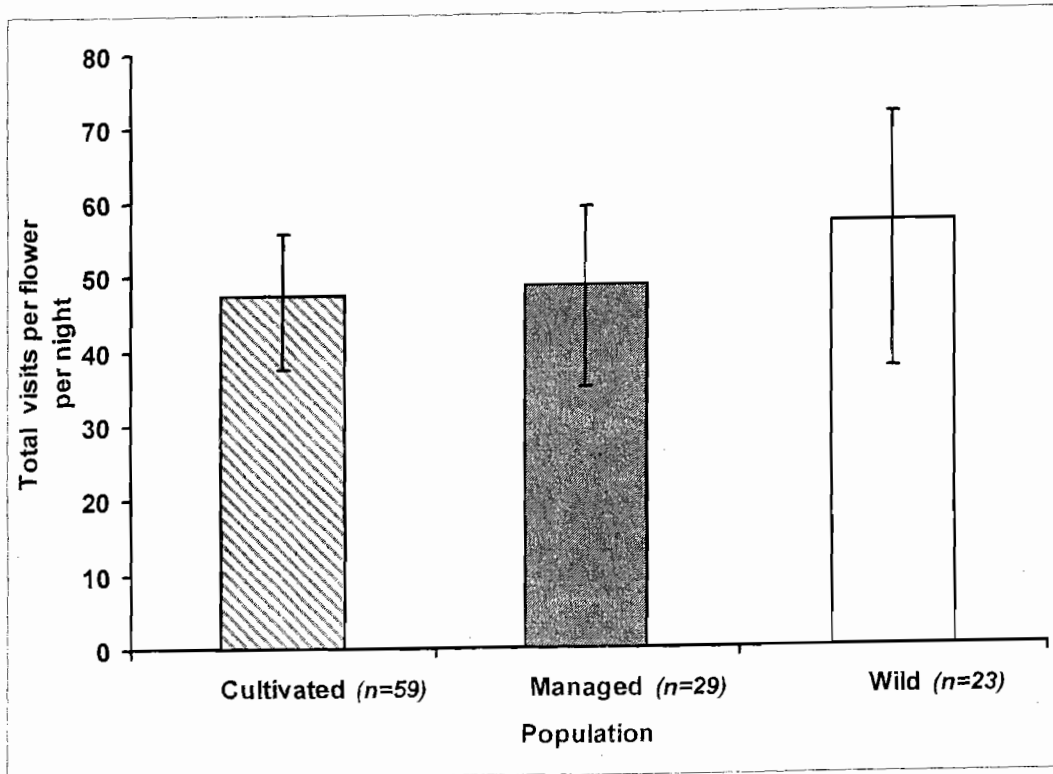


Figure 4

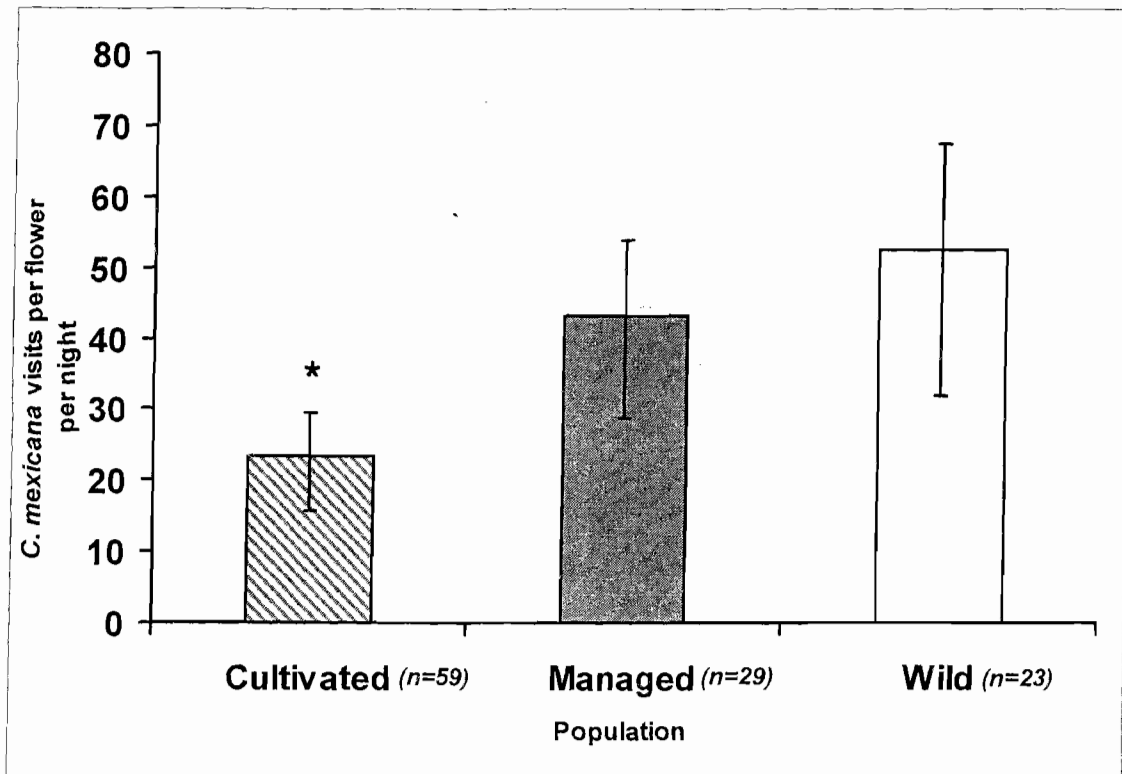


Figure 5

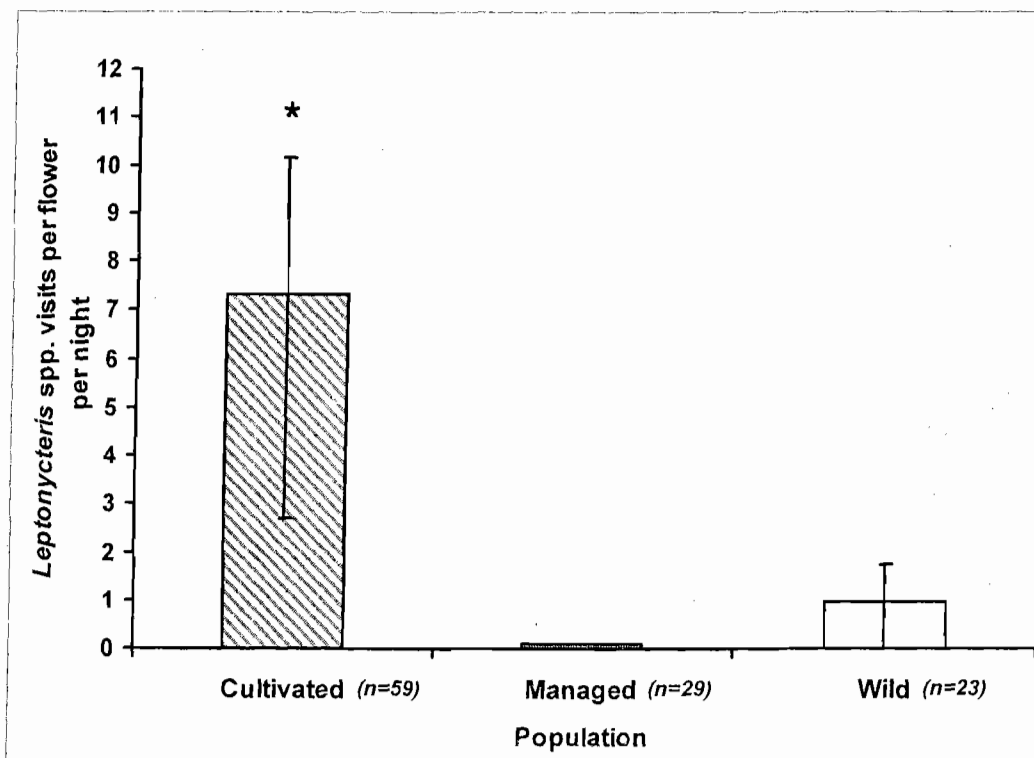
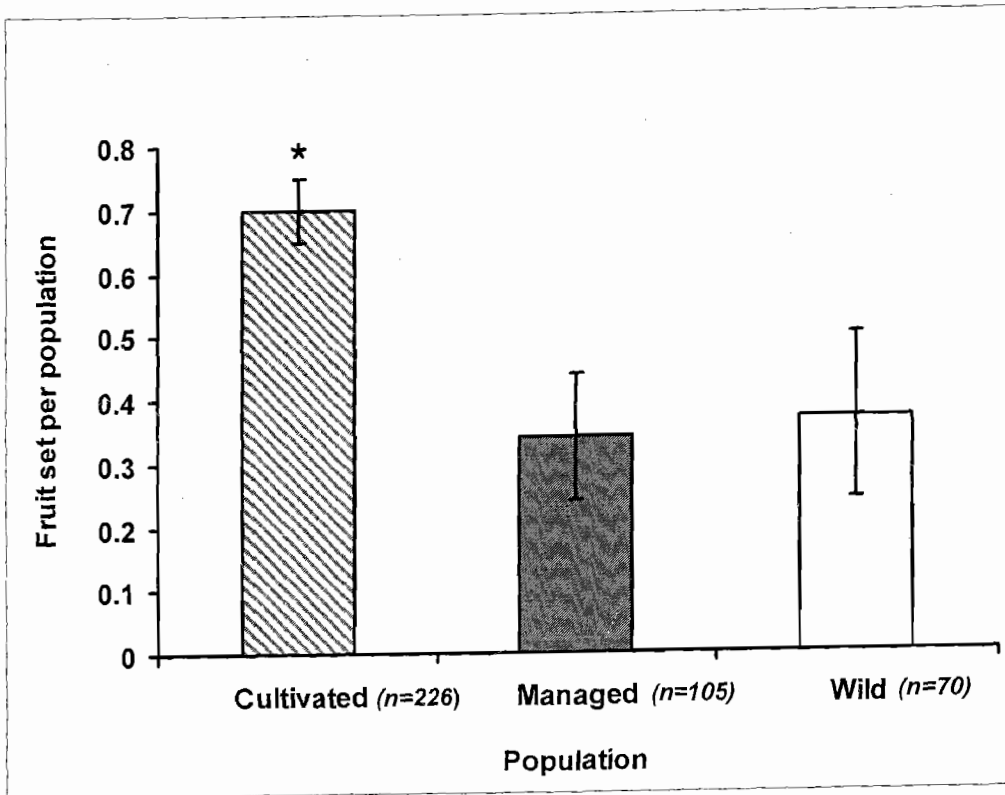


Figure 6



CAPITULO III Visitas de polinizadores, granos de polen y producción de semillas en poblaciones cultivadas, manejadas y silvestres de *Stenocereus stellatus*

INTRODUCCIÓN

La mayor causa de la disminución de la biodiversidad es la destrucción y la fragmentación de los hábitats naturales (Quinn y Harrison 1988). Como consecuencia de la fragmentación, pueden ocurrir cambios en la interacción entre planta y polinizador (Rathcke y Jules 1993), disminuir la abundancia de los polinizadores y la producción de semillas (Jennersten 1988; Dewenter y Tschardtke 1999), además puede disminuir el desarrollo de tubos polínicos y la producción de frutos (Aizen y Feinsinger 1994; Ghazoul *et al.* 1998), así como el flujo génico en las poblaciones de plantas aisladas (Jennersten 1988). Cabe mencionar que la mayoría de estos trabajos se han realizado para especies de plantas herbáceas y arbustivas polinizadas por insectos.

Estudios realizados con plantas polinizadas por murciélagos y su relación con el éxito reproductivo son escasos. Con *Agave palmeri*, Howell y Schropfer (1981) encontraron que las plantas más agrupadas, fueron más visitadas por *Leptonycteris curasoae* y presentaron una mayor producción de semillas que las plantas que estaban aisladas. Quesada *et al.* (2003), para *Ceiba grandiflora*, un árbol tropical polinizado por 3 especies de murciélagos, encontraron que los árboles de sitios fragmentados tuvieron menores tasas de visitas de *Glossoophaga soricina* (que fue el polinizador más común) y sólo se observaron visitas de *Musonycteris harrisoni* en bosque no perturbado. No hubo diferencias significativas en las tasas de visita entre áreas fragmentadas y bosque continuo para el caso de *Leptonycteris curasoae*. Además, en sitios fragmentados los árboles tuvieron menos granos de polen depositados en el estigma y menor producción de semillas que los árboles de bosque continuo. Los autores explican la diferencia en las tasas de visitas de las tres especies de murciélagos por el tamaño de cuerpo y por su rango de vuelo.

A pesar de los resultados de los trabajos anteriormente mencionados, Young *et al.* (1996) han propuesto que los animales que mueven el material genético (polen y semillas) entre sitios fragmentados, pueden ayudar a reducir los efectos negativos de la fragmentación de los bosques. Los murciélagos nectarívoros, al viajar largas distancias, juegan un papel importante en el mantenimiento y regeneración de bosques tropicales, por medio del movimiento de polen a través del ecosistema. Por lo cual se considera que actúan como eslabones móviles que conectan hábitats que de otra manera estarían aislados (Heithaus *et al.* 1975). Lo anterior lo documentaron Law y Lean (1999) en un estudio realizado con *Syzygium cormiflorum*, un árbol

de bosque lluvioso en Australia, polinizado por el murciélago *Syconycteris australis*, ya que la fragmentación del hábitat no inhibió el movimiento de los murciélagos entre sitios fragmentados y el bosque continuo. La efectividad de *S. australis* como polinizador fue definida con base a la cantidad y la calidad del polen (definido por la distancia geográfica y genética del transporte entre plantas) transportado por los murciélagos.

Los murciélagos son polinizadores clave de varias especies económicamente importantes en el neotrópico, incluyendo muchas especies de las familias Agavaceae, Bombacaceae y Cactaceae (Nobel y Quero 1986; Quesada *et al.* 2001; Casas *et al.* 1999b; Valiente-Banuet *et al.* 2002). Las cactáceas han sido reconocidas como un grupo cuyas flores están fuertemente asociadas con la polinización por animales y se ha documentado que 42 de 70 especies de cactus columnares de las tribus Pachycereeae y Cereeae distribuidas en México, producen flores con características quiropterofílicas y la mayoría de las especies de cactus columnares son auto-incompatibles (Valiente-Banuet *et al.* 1996).

El presente trabajo se realizó en la comunidad de Chinango, en la Mixteca Baja, Oaxaca, México, con el cactus columnar *Stenocereus stellatus* que es endémico de México Central. Esta especie es una de las 10 cactáceas columnares con mayor importancia económica en México por la producción de frutos (Pimienta- Barrios y Nobel 1994; Sedgley y Gardner 1989). Las poblaciones naturales de *S. stellatus* se han visto disminuidas por la práctica de la agricultura, silvicultura, pastoreo y por la expansión de pueblos y ciudades. En la región de Chinango, las comunidades indígenas llevan a cabo tres formas de aprovechamiento de *S. stellatus*: (1) poblaciones cultivadas en las huertas de las casas; (2) poblaciones manejadas *in situ*, en parcelas de agricultura y pastoreo; y (3) poblaciones silvestres en zonas de bosque tropical seco (Casas *et al.* 1997).

Estudios previos han comparado la biología de la polinización de cactáceas columnares bajo diferentes formas de aprovechamiento humano que incluyen las poblaciones cultivadas, manejadas y silvestres (Casas *et al.* 1999a, Cruz y Casas 2002, Otero-Arnaiz *et al.* 2003). En cuanto a la producción de frutos y semillas, Casas *et al.* (1997 y 1999b) han documentado que las poblaciones cultivadas de *S. stellatus* presentan un éxito reproductivo mayor que las manejadas y silvestres, sin embargo no se ha analizado si el tipo de aprovechamiento de *S. stellatus* y la alteración del hábitat han influido en la deposición de polen en las flores, ni el *seed set* (semillas producidas/óvulos por flor), y tampoco se han examinado las posibles variaciones de estos parámetros entre poblaciones.

Además, se busca determinar de manera específica si los granos de polen depositados en el estigma por flor y la producción de semillas por fruto están determinados por el número de

visitas que reciben sus respectivas flores. Aunque en estudios previos de la biología de la polinización para varias especies de plantas polinizadas por insectos no se ha examinado la relación directa entre estos parámetros, si se ha encontrado que en sitios con mayores tasas de visitas a las flores, existe mayor producción de semillas y mayor cantidad de granos de polen depositados en el estigma (Aizen y Feinsinger 1994, Dewenter y Tschardtke 1999, Jennersten 1988), al igual que en un estudio realizado para *Ceiba grandiflora*, en el que se encontró que las flores de sitios de bosque presentaron una mayor tasa de visitas y también más granos de polen depositados en el estigma (Quesada *et al.* 2003). Con base en esta información es posible proponer la hipótesis de que las flores de *S. stellatus* (probablemente las de la población cultivada) que presenten más visitas, tendrán más granos de polen en el estigma y producirán más semillas por fruto.

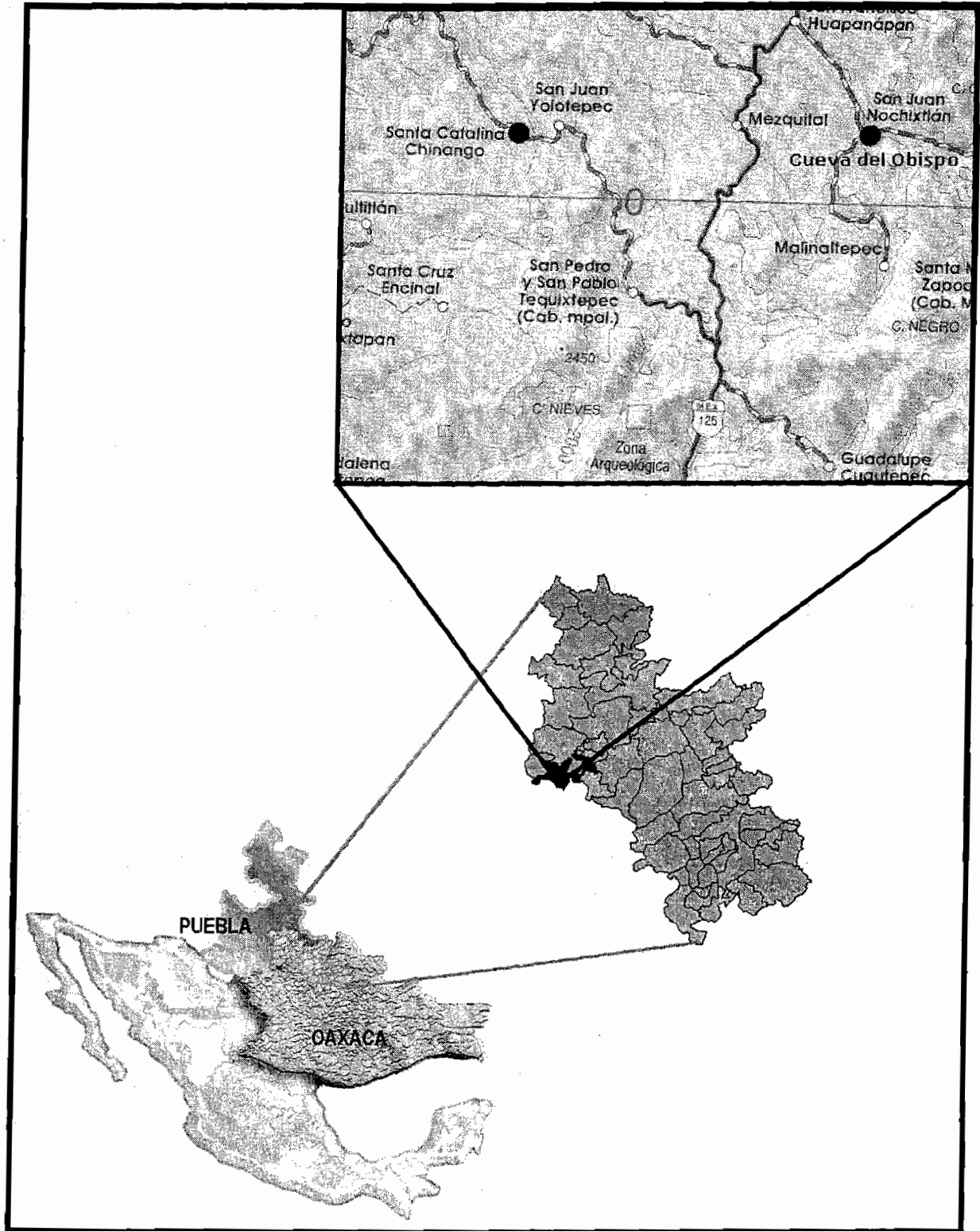
De acuerdo con lo anterior se plantearon los siguientes objetivos: (1) examinar si el número de visitas que recibe la flor determina la cantidad de granos de polen depositados en el estigma; (2) examinar si el número de visitas que recibe una flor determina el número de semillas que produce el fruto; y (3) comparar el número de granos de polen depositados en el estigma, el *seed set* y la producción de semillas entre poblaciones cultivadas, manejadas *in situ* y silvestres.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

Este trabajo fue realizado del 15 julio al 20 de agosto del 2003, en la comunidad de Chinango, Oaxaca, en La Mixteca Baja, la cual se localiza al sur del Valle de Tehuacan en el Noroeste de Oaxaca y al sureste del estado de Puebla (Figura 1). Esta región forma parte de la cuenca del Río Balsas, es una zona extremadamente compleja y montañosa con altitudes que van desde los 600 hasta los 3000 msnm. Chinango se encuentra entre los 1600 y 1700 msnm. El promedio anual de temperatura es de 20.6°C y el promedio de precipitación anual es de 720.5 mm (García 1988). Los tipos de vegetación son matorral espinoso y selva baja caducifolia en la parte más baja y seca. En las partes más altas, húmedas y templadas el tipo de vegetación es el bosque de encinos. El grupo étnico de la región de Chinango son los Mixtecos, los cuales se dedican al cultivo de maíz, de frijol, a la cría de ganado caprino y a la venta de frutos de *S. stellatus* y *S. pruinosus* (Casas *et al.* 1997).

Figura 1. Área de estudio, Comunidad de Santa Catalina Chinango, Oaxaca.



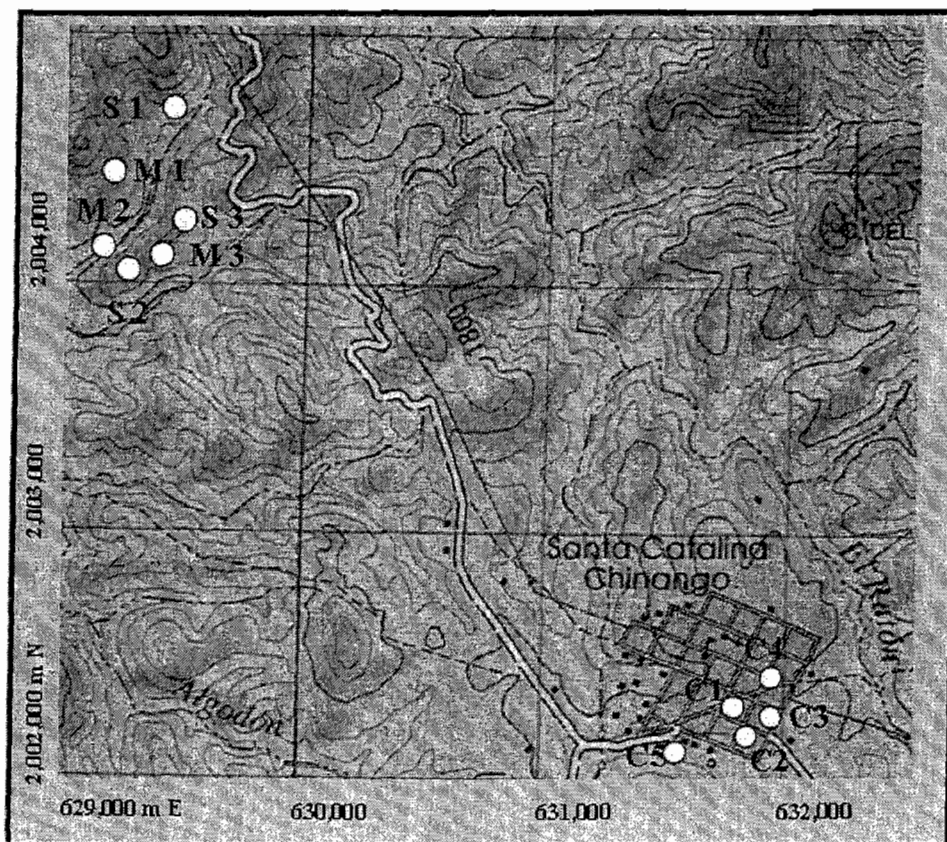
***Stenocereus stellatus* y ubicación de poblaciones**

Stenocereus stellatus es un cactácea columnar, endémica de México Central (Bravo-Hollis 1978), se distribuye en el Valle de Tehuacán y la porción sur de la cuenca del Río Balsas en los estados de Morelos, Puebla, Guerrero y Oaxaca. Es utilizada como alimento, cercas vivas, leña, recuperación de suelos y para forraje y es conocida comúnmente como xoconochtle o pitaya de agosto. (Casas *et al.* 1997). En estado silvestre *Stenocereus stellatus* puede formar parte de selvas bajas caducifolias y matorrales, se sitúa entre los 600 y 2000 m de altitud, en donde la precipitación anual va de 300 a 800 mm. Los tipos de suelo son calcáreos, derivados de areniscas o de rocas volcánicas. Se ha documentado que *S. stellatus* es una cactácea auto-incompatible y que sus polinizadores potenciales son los murciélagos nectarívoros *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana* y probablemente esfíngidos (Casas *et al.* 1999b).

El aprovechamiento de *S. stellatus* en poblaciones cultivadas consiste en cultivos en jardines de las casas o en huertos. En estas áreas la gente propaga vegetativamente las ramas de fenotipos deseados procedentes de otras huertas o de las poblaciones silvestres o manejadas. En las poblaciones manejadas la gente tolera selectivamente algunos individuos y los deja en pie durante los aclareos de la vegetación en áreas naturales en el campo para cultivo de maíz. En las poblaciones silvestres, la gente recolecta frutos en áreas de selva baja caducifolia (Casas *et al.* 1997).

Para el presente trabajo, se establecieron 11 sitios de estudio. Las poblaciones cultivadas se localizan en el pueblo de Santa Catalina Chinango, en 5 huertos (C1 - C5). Las poblaciones silvestres y manejadas son contiguas unas de otras y se encuentran en el cerro "La Barcina" al noroeste del pueblo, la distancia hasta esa área es de 5 km desde el pueblo de Santa Catalina Chinango. Se trabajó en tres sitios para las poblaciones manejadas (M1 - M3) y tres para silvestres (S1 - S3), (Figura 2).

Figura 2. Ubicación de los sitios de estudio. Sitios de poblaciones cultivadas (C1 - C5), manejadas (M1 - M3) y silvestres (S1 - S3).



Número de visitas por flor

El número de visitas por flor se obtuvo a partir de filmaciones con cámaras digitales de visión nocturna Sony DCR-TRV27, según la metodología descrita por Stoner *et al.* (2002). Las grabaciones iniciaron en el momento de apertura de la flor entre las 21:30 y 22:00 h, hasta las 04:00 h. Cada flor fue filmada por 6 horas continuas y al final de la grabación fueron marcadas y cubiertas con una bolsa. Para cada flor se obtuvo el número total de visitas de los murciélagos nectarívoros *C. mexicana* y *Leptonycteris* spp.

Granos de polen depositados por estigma

Los estilos de las flores filmadas fueron colectados 36 hrs. después de la antésis, fueron preservados en formalina y alcohol (FAA) y fueron fijados y teñidos siguiendo la técnica de anilina azul (Martin 1959). Posteriormente, fueron observados en el microscopio epifluorescente, se tomaron fotos de este y se usó el programa SigmaScan Pro (1999 Versión 5.0), para realizar los conteos de granos de polen. El polen cuantificado en los estigmas fue

comparado con el polen colectado de anteras de la misma especie y fueron contados únicamente si eran similares en tamaño y forma.

Para cada población se realizó un análisis de regresión entre el número de visitas efectivas a la flor y el número de granos de polen depositados en el estigma. La variable independiente fue el número de visitas por flor y la variable dependiente fue el número de granos de polen. En cada uno de los análisis de regresión, las variables fueron transformadas con raíz cuadrada para ajustar la distribución de los puntos alrededor de la línea de regresión y para que esta se ajustara a una recta (Fowler *et al.* 1998).

Número de semillas por fruto

Se colectaron los frutos de las flores filmadas y para cada uno se contó el número de semillas producidas. La relación entre el número de visitas efectivas a la flor y la producción de semillas por fruto, se examinó a través de un análisis de regresión. La variable independiente fue el número de visitas por flor y la variable dependiente fue el número de semillas por fruto. Los análisis se realizaron para las poblaciones cultivadas por separado y los datos de las poblaciones manejadas y silvestres se analizaron en conjunto. Esto se llevó a cabo debido a que no fue posible colectar la mayoría de los frutos de poblaciones manejadas y silvestres, y el número de muestra para cada una de estas poblaciones fue muy pequeña.

En cada uno de los análisis de regresión, las variables fueron transformadas con raíz cuadrada para ajustar la distribución de los puntos alrededor de la línea de regresión y para que esta se ajustara a una recta (Fowler *et al.* 1998).

Óvulos por flor y Seed set

Se colectaron 15 flores de 15 plantas diferentes (5 para cada tipo de población) en las que se realizaron conteos de óvulos. Para estimar el *seed set* (semillas producidas/ número de óvulos en el ovario), se obtuvo el promedio de óvulos por flor para cada población y con base en estos promedios, se dividió el número de semillas producidas por fruto entre el número promedio de óvulos por flor, en análisis separados para cada tipo de población. Los datos de semillas se obtuvieron de los frutos correspondientes a las flores filmadas.

Granos de polen, semillas, óvulos y seed set entre poblaciones

Los promedios de granos de polen depositados por estigma, se compararon entre poblaciones con una regresión logística dentro de un modelo lineal generalizado, con una distribución normal (SAS 2000; Stokes *et al.* 2000). Los promedios de semillas por fruto, óvulos

por flor y *seed set*, fueron comparados entre poblaciones con análisis de varianza de una vía. Los valores de *seed set* fueron transformados con raíz cuadrada y arcoseno, para realizar el anova (Fowler et al. 1998).

RESULTADOS

Visitas por flor y granos de polen depositados en el estigma por flor

Se filmaron un total de 111 flores, 59 de poblaciones cultivadas, 29 de manejadas y 23 de silvestres, sin embargo, de 23 flores filmadas en poblaciones silvestres, únicamente fue posible coleccionar 20 estilos. Debido a esto, se analizaron 25 estilos de la población cultivada, 25 de manejadas y 20 de silvestres para que el tamaño de muestra entre poblaciones fuera balanceado, tanto en el número de estilos como en el número de plantas representadas. Los estilos de flores cultivadas corresponden a 13 plantas, los de manejadas a 13 plantas y los de silvestres a 9 plantas. El número de visitas que reciben las flores de *S. stellatus*, no determina el número de granos de polen depositados en el estigma, en poblaciones cultivadas ($F_{(1,24)} = 0.127$; $r^2 = 0.005$; $p = 0.723$; Figura 3), manejadas ($F_{(1,24)} = 0.112$; $r^2 = 0.004$; $p = 0.739$; Figura 4) y silvestres ($F_{(1,19)} = 2.24$; $r^2 = 0.110$; $p = 0.151$; Figura 5).

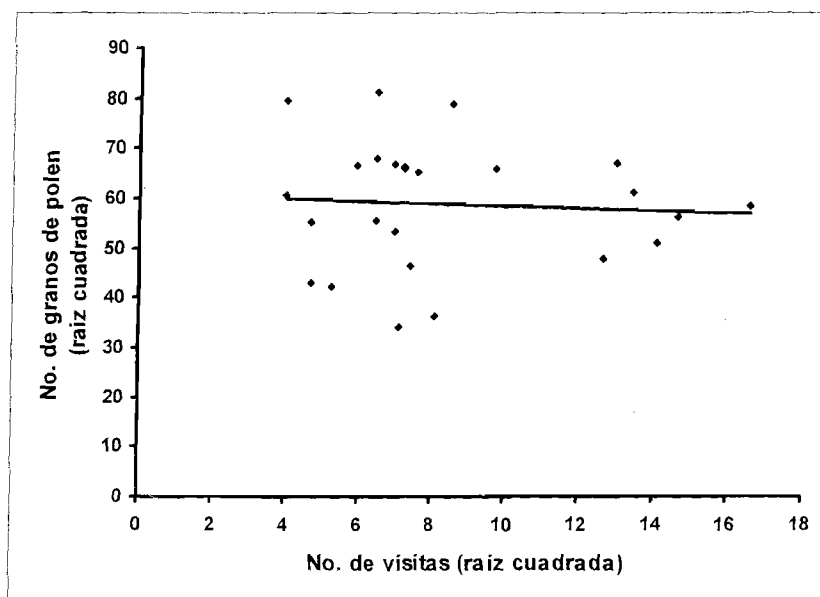


Figura 3. Análisis de regresión entre vistas por flor y granos de polen depositados en el estigma por flor en poblaciones cultivadas ($n = 25$; $r^2 = 0.005$; $p = 0.72$).

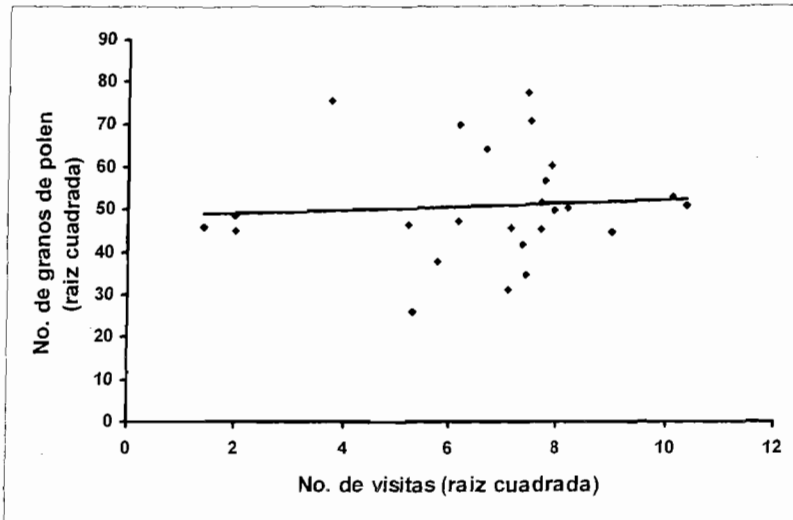


Figura 4. Análisis de regresión entre vistas por flor y granos de polen depositados en el estigma por flor en poblaciones manejadas ($n = 25$; $r^2 = 0.004$; $p = 0.73$).

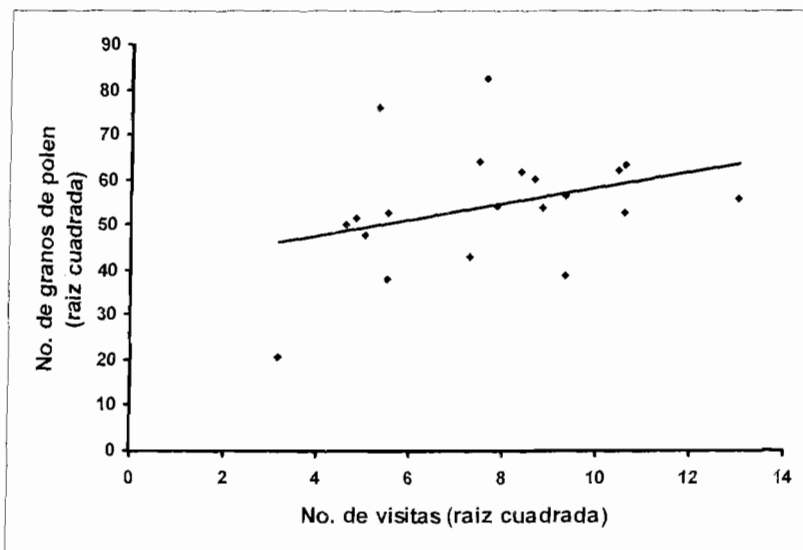


Figura 5. Análisis de regresión entre vistas por flor y granos de polen depositados en el estigma por flor en poblaciones silvestres ($n = 20$; $r^2 = 0.11$; $p = 0.151$).

Visitas por flor y semillas producidas por fruto

De 111 flores filmadas, únicamente fue posible coleccionar 44 frutos, los demás fueron comidos por aves o coleccionados por la gente del lugar. Los frutos fueron coleccionados entre 45 y 60 días después de la fecha de filmación. Se coleccionaron 28 frutos de la población cultivada (12 plantas) 8 de la manejada (6 plantas) y 8 de la silvestre (6 plantas). El número de visitas que reciben las flores de *S. stellatus*, no determina el número de semillas que produce el fruto, en

poblaciones cultivadas ($F_{(1,27)} = 1.92; r^2 = 0.06; p = 0.177$; Figura 6); manejadas y silvestres ($F_{(1,15)} = 0.026; r^2 = 0.001; p = 0.873$; Figura 7).

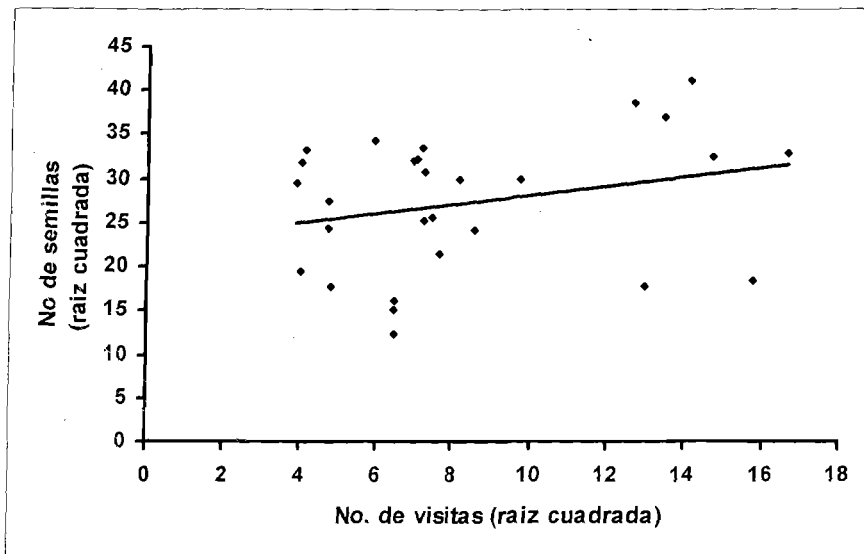


Figura 6. Análisis de regresión para número de visitas por flor y semillas producidas por fruto, en poblaciones cultivadas ($n = 28; r^2 = 0.06; p = 0.177$).

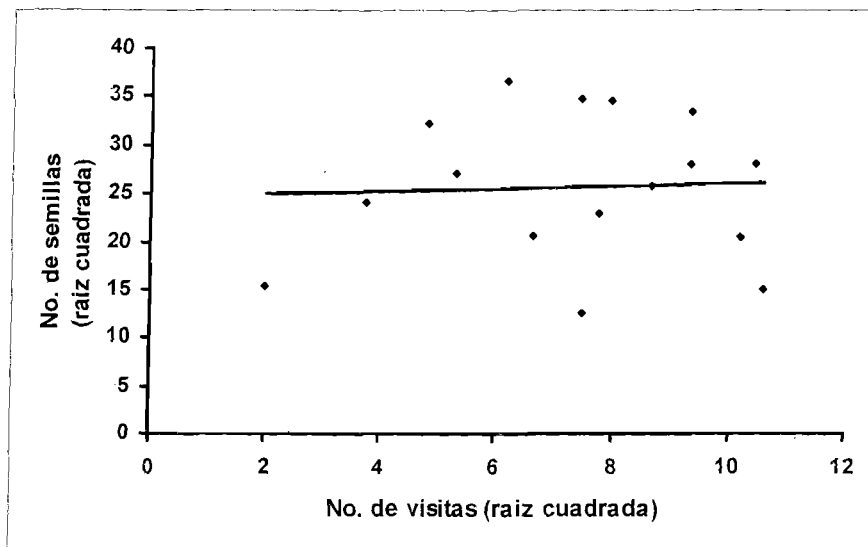


Figura 7. Análisis de regresión entre número de visitas por flor y número de semillas por fruto, en poblaciones manejadas y silvestres ($n = 16; r^2 = 0.001; p = 0.87$).

Granos de polen, semillas, óvulos y seed set entre poblaciones

Se encontró diferencia significativa en el promedio de granos de polen por estigma entre poblaciones ($p = 0.01$), siendo diferentes la población cultivada y la manejada ($p = 0.003$ Fig.

8). No se encontraron diferencias significativas entre poblaciones para los promedios de semillas por fruto, óvulos por flor y *seed set* (Tabla 1).

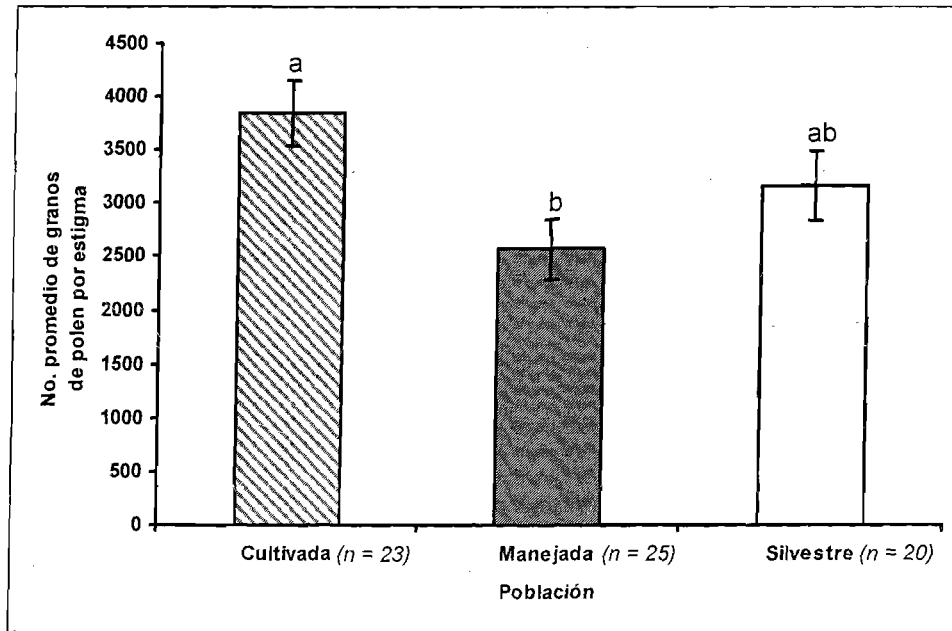


Figura 8. Promedios de granos de polen depositados por estigma entre poblaciones.

Tabla 1. Promedios de semillas por fruto, óvulos por flor y *seed set*, en poblaciones cultivadas, manejadas y silvestres.

	Población			p
	Cultivada	Manejada	Silvestre	
Semillas por fruto	799.14 ± 76.3	708.37 ± 165.6	719.62 ± 103.9	0.79
<i>n</i>	28	8	8	
Óvulos por flor	1447.6 ± 61.93	1326.8 ± 32.28	1330.6 ± 27.9	0.12
<i>n</i>	5	5	5	
Seed set	0.80 ± 0.05	0.76 ± 0.13	0.83 ± 0.08	0.87
<i>n</i>	26	7	8	

DISCUSIÓN

Visitas y granos de polen

Es posible que la cantidad de granos de polen depositada en los estigmas esté más relacionada con la efectividad de murciélagos como polinizadores (por la cantidad de polen que

acarrear), pero no con el número de visitas que recibe la flor. El comportamiento de forrajeo de los murciélagos de introducir el rostro hasta los ojos u orejas en la flor, ocasiona que al entrar o retirarse de la misma, todo su rostro quede cubierto de polen. Debido a esto, pocas visitas son necesarias para encontrar más de 1000 granos de polen depositados en el estigma de la flor de *S. stellatus*.

Se encontraron casos contrastantes en el número de visitas a la flor y de granos de polen depositados en el estigma, en los que se observa que una variable no está relacionada con la otra. Aunque una flor recibió sólo 2 visitas, presentó 2089 granos de polen en el estigma. Una flor que recibió 276 visitas (que fue el mayor número de visitas registradas para una flor) presentó 3376 granos de polen depositados en el estigma. En contraste, una flor que recibió 16 visitas, presentó 6330 granos de polen, lo cual representa casi el doble de granos de polen que la flor con el mayor número de visitas.

Un aspecto importante a considerar, es conocer el sitio de expresión de la auto-incompatibilidad, la cual puede darse a nivel del estigma, del estilo o del ovario (De Nettancourt 2001). Si el sitio de expresión de la auto-incompatibilidad es a nivel del estilo, entonces el conteo de granos de polen en el estigma no es una estimación confiable, en este caso sería adecuado realizar el conteo de tubos polínicos en el estilo. Puede darse el caso de que el sitio de expresión de la auto-incompatibilidad se de a nivel del ovario, por lo cual si se realiza el conteo en el estigma se estará haciendo una sobreestimación de las cargas de polen, porque es posible que en el estigma se estén contando granos de polen de la misma planta o de la misma flor, los cuales pueden abrirse en el estigma y desarrollar tubos polínicos, pero ser inhibidos en el momento en que llegan al ovario.

Visitas y semillas por fruto

No se encontró relación entre las vistas que recibe una flor y la cantidad de semillas que produce su respectivo fruto. Es probable que el número de semillas que produce un fruto esté más relacionado a la cantidad y a la calidad del polen (definido como el polen proveniente de plantas genéticamente diferentes) que acarrear los murciélagos. Aunque en este caso la cantidad del polen depositado en los estigmas no fue una limitante para la producción de semillas, ya que el promedio de granos de polen depositado en el estigma fue mayor que el promedio de óvulos por flor. Además, como ya se discutió anteriormente, el comportamiento de forrajeo puede ser un elemento clave para que los murciélagos sean los polinizadores efectivos al acarrear grandes cantidades de polen y que pocas visitas sean suficientes para la producción de semillas. Se observó que aunque una flor recibiera pocas visitas, la posibilidad de que

produjera pocas o muchas semillas fue la misma y ocurrió lo mismo cuando una flor recibió muchas visitas. Por ejemplo, de dos flores que recibieron 16 visitas, una produjo 1010 semillas, mientras que la otra produjo 375 semillas, otra flor que recibió 248 visitas produjo 336 semillas y una que recibió 4 visitas produjo 237 semillas.

Considerando lo anterior, el factor que puede estar más relacionado a la producción de semillas, es la calidad de polen que acarrea el murciélago al momento de entrar a la flor. Si el polen proviene de una planta diferente a la que el murciélago está visitando, habrá mayor posibilidad de producir fruto y semillas. En plantas auto compatibles el polen de la misma planta tiene menos probabilidad de fertilizar óvulos y/o producir semillas que el polen de exocruzamiento (Aizen *et al.* 1990; Rigney *et al.* 1993; en Delph y Havens 1998) y plantas auto incompatibles requieren polen de plantas genéticamente diferentes para producir fruto y semillas (Bowman 1987; Jones 1994; Weller y Ornduff 1989; en Delph y Havens 1998). Esto implica un proceso de competencia de polen, para lo cual la mayoría de estos estudios han descubierto que las diferencias en la habilidad competitiva están ligadas a una relación genética.

Sin embargo, la mayoría de los trabajos que han estudiado la relación directa entre la competencia del polen y el éxito reproductivo, se han hecho para parámetros de vigor de la descendencia. Se ha encontrado que a mayor grado de competencia del polen, ocurre un incremento en la germinación, crecimiento más rápido de plántulas, mejoramiento de la habilidad competitiva y de la producción reproductiva (Mulcahy y Mulcahy 1975; McKenna y Mulcahy 1983; McKenna 1986; Richardson y Stephenson 1992; Quesada *et al.* 1993; Palmer y Zimmerman 1994; en Delph y Havens 1998). Además, en los estudios de competencia entre el polen, se analizan las variaciones en las tasas de crecimiento de tubos polínicos, ya que cada grano de polen que es depositado en el estigma, desarrolla su propio tubo polínico a través del estilo para llegar al óvulo (Delph y Havens 1998).

Debido a lo anterior, sería importante conocer si en *S. stellatus* existen variaciones en las tasas de crecimiento de tubos polínicos y si el polen vigoroso está produciendo una mayor proporción de semillas. Varios autores proponen que si la variación observada entre los donadores de polen es heredable, la selección sexual está ocurriendo a través de la competencia del polen (Snow y Spira 1991 y 1996; en Delph y Havens 1998).

Promedios de granos de polen, semillas y *seed set* entre poblaciones

El promedio de granos de polen depositados por estigma en flores de *S. stellatus*, es mayor que el promedio de óvulos en el ovario, probablemente esto esté promoviendo que

ocurra un proceso de competencia de polen. Grandes cantidades de polen depositadas en el estigma de las flores puede ser el resultado de la efectividad de murciélagos como polinizadores y también por las características propias de las plantas. Las flores de cactáceas columnares producen grandes cantidades de polen, permitiendo que grandes cantidades de polen sean depositadas en el cuerpo de los murciélagos, lo cual a su vez aumenta la posibilidad de que en los estigmas de las flores sea depositada una cantidad numerosa de granos de polen (Nassar *et al.* 1997).

El promedio de granos de polen depositados por flor fue mayor en la población cultivada que en la manejada y silvestre (aunque con esta última no hubo diferencia significativa). Esto puede deberse a que los murciélagos acarreen cantidades menores de polen en poblaciones manejadas y silvestres, ya que presentan un menor porcentaje de individuos en floración, menos días de floración por individuo y menos flores por individuo (Casas *et al.* 1997; Casas *et al.* 1999b). No es posible relacionar este resultado con las tasas de visita de polinizadores, ya que la población cultivada presentó un menor promedio de visitas por flor. Esto tampoco puede relacionarse con la efectividad de polinizadores, ya que los murciélagos al tomar el néctar introducen su rostro en la flor de manera que este se cubre de polen.

Por otra parte, el promedio de granos de polen depositados por estigma fue superior que el promedio de óvulos por flor para cada población, probablemente debido a esto no se encontraron diferencias significativas en los valores de *seed set* entre poblaciones (cultivadas 0.80, manejadas 0.76 y silvestres 0.83). Estos valores son similares a los obtenidos por Ibarra-Cerdeña *et al.* (2005) para *S. queretaroensis* en Jalisco, en tratamientos de polinización nocturna (0.74) y natural (0.73). De acuerdo a esto, es posible considerar que el tipo de manejo o la perturbación en las poblaciones de *S. stellatus* no han afectado este parámetro.

El valor de semillas producidas por fruto en *S. stellatus* se obtuvo en conteos de frutos cuyas flores fueron filmadas y excluidas de visitantes diurnos. Comparando este promedio con los obtenidos para otras especies de cactáceas columnares en tratamientos de polinización nocturna, *Neobuxbaumia tetepo* (Valiente-Banuet *et al.* 1996) produce un promedio de semillas similar (709); *N. mezcalaensis* (Valiente-Banuet *et al.* 1997a), y *Pachycereus pecten-aboriginum* (Valiente-Banuet *et al.* 2004) producen un promedio de semillas por fruto menor (404 y 489 respectivamente), mientras que *Pachycereus weberi*, *Pilosocereus chrysacanthus* (Valiente-Banuet *et al.* 1997b) y *Stenocereus queretaroensis* (Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005) producen un promedio mayor (1322, 1230 y 943 respectivamente).

Los promedios de semillas por fruto de *S. stellatus* no fueron diferentes entre poblaciones y además fueron menores (cultivadas: 799, manejadas: 708 y silvestres: 719) que

los reportados por Casas *et al.* 1999a, para poblaciones de Tehuacan y La Mixteca: 1289, 1219 y 975, en el mismo orden. Es importante señalar que en el presente estudio, el número de frutos colectados para las poblaciones manejadas y silvestres fue mucho más pequeño que para las poblaciones cultivadas. Probablemente esto influyó para no encontrar diferencias significativas en la producción de semillas entre poblaciones, por lo cual, en este trabajo no se puede afirmar con seguridad que el tipo de manejo de las poblaciones de *S. stellatus* no han promovido un cambio en la producción de semillas, lo cual difiere con lo reportado por Casas *et al.* 1999a, quienes encontraron que las poblaciones cultivadas presentaron una producción de semillas significativamente mayor que las poblaciones manejadas y silvestres.

Por otra parte, es importante considerar la posibilidad de que *L. curasoae* en esta área estén disminuyendo los efectos negativos que pueden ocasionar la disminución y perturbación de las poblaciones naturales de *S. stellatus*, través del movimiento de polen entre poblaciones, (manteniendo su calidad y cantidad) y promoviendo que no haya una disminución drástica en la producción de semillas.

Es importante considerar que aunque la manipulación y la transformación del medio ambiente generalmente se relacionan a una disminución de la biodiversidad, existen excepciones en las que se observa como el manejo del medio ambiente puede mantener o incrementar la diversidad genética (Gadgil *et al.* 1993; Haverkort y Millar 1994). En la región de Chinango, aunque las poblaciones de *S. stellatus* han sido disminuidas, la gente indígena lleva a cabo un manejo en poblaciones cultivadas en el que se promueve la diversidad genética a través de la introducción constante de individuos provenientes de otras huertas o de poblaciones manejadas y silvestres de esa región o de otra (Casas *et al.* 2005). Es posible además que las poblaciones cultivadas estén actuando como corredores de recursos que conecten parches aislados de *S. stellatus*.

LITERATURA CITADA

- Aizen, M. A. y P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75(2): 330-351
- Bravo-Hollis H. 1978. Las cactáceas de México. Volumen I. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Casas, A., Pickersgill., Caballero J. y A. Valiente-banuet. 1997. Ethnobotany and domestication in *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, Mexico. *Economic Botany* 51:279-292.

- Casas, A., Caballero J., Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A. y P. Dávila. 1999b. Reproductive Biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86(4):534-542.
- Casas, A., J. Cruse-Sanders, E. Morales, A. Otero-Arnaiz, and A. Valiente-Banuet. 2005. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous people in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation en prensa*.
- Cruz, M., y A. Casas. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaksia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51:561-576.
- Delph, L. F. y k. Havens. 1998. Pollen competition in flowering plants. En: Sperm competition and sexual selection. T. R. Birkhead y A. P. Moller. Academic Press. Pp 150-173.
- De Nettancourt. 2001. Incompatibility and incongruity in wild and cultivated plants. Springer-Verlang Berlin.
- Dewenter, I. S. y T. Tschardtke. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440.
- Fowler, J., L. Cohen y Phil J. 1998 *Practical statistics for field biology*. Segunda edición. John Wiley & Sons. England. Pp. 83-89
- Gadgil, M., Berkes F. y Folke C. 1993. Indigenous knowledge for biodiversity conservation. *Ambio* 22(2-3):151-156.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Kopen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Ghazoul, J., K. A. Liston y T. J. B. Boyle. 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *Journal of Ecology* 86:462-473.
- Haverkort B. y Millar D. 1994. Constructing diversity: the active role of rural people in maintaining and enhancing biodiversity. *Etnoecológica* 2(3):51-64.
- Heithaus, E. R., Fleming T. H y Opler P. A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.
- Howell, D. J. y B. Schropfer. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. *Ecology*. 62 (1): 1-7.
- Ibarra-Cerdeña, C. N., Iñiguez-Dávalos, L. I. y V. Sánchez-Cordero. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae) a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92(3): 503-509.

- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoids* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2(4): 359-366.
- Law, B. S. y M. Lean. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. *Biological Conservation* 91: 201-212
- Martin, F. W. 1956. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology* 34:436-437.
- Nassar, J. M., Ramírez N y O. Linares. 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.
- Nobel, P. S y Quero, E. 1986. Environmental productivity and indices for a Chihuahuan desert plant *Agave lechuguilla*. *Ecology* 67:1-11.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón y Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacan Valley, Central Mexico: reproductive biology. *American Journal of Botany* 90:593-602.
- Pimienta-Barrios, E. y P. S. Nobel. Pitaya (*Stenocereus* spp., Cactaceae): an ancient an modern fruit crop of Mexico. *Economic Botany* 48:76-83
- Quesada, M. Fuchs, E. J. y Lobo J. A 2001. Pollen load size, reproductive success and progeny kinship of naturally pollinated flowers of the tropical dry forest tree *Pachira quinata* (Bombacaceae). *American Journal of Botany* 88:2113-2118.
- Quesada, M., K. E. Stoner., V. M, Rosas-Guerrero., C. Palacios-Guevara y J. A. Lobo. 2003. Effects of hábitat disruption on the activity of nectarivorous bats (*Chiroptera: Phyllostomidae*) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406.
- Quinn J. F. y Harrison S. P. 1988. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness : evidence from biogeographic patterns. *Oecologia* 75:132-140.
- Rathcke B. J. y Jules E. S. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Curr Sci* 65: 273-277.
- Sedgley M. y J. A. Gardner. 1989. International survey of underexploited tropical and subtropical perennials. *Acta Horticulturae* 250: 1-206
- Stokes, M. E., C. S. Davis, and G. G. Koch. 2000. Categorical data analysis using the SAS system, 2nd ed. Cary, North Carolina.
- Stoner, K. E., Quesada M., V, Rosas-Guerreo y J. A. Lobo. 2002. Effects of forest fragmentation on the Colima Long-nosed bat (*Musonycteris Harrisoni*) foraging in tropical dry forest of Jalisco, Mexico. *Biotropica* (34): 462-467.

- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. C., Martínez-Rojas, A y L. Dominguez-Canesco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-9.
- Valiente-Banuet, A. Martínez-Rojas, Arizmendi, M. C. and P. Dávila. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84 (4): 452-455.
- Valiente-Banuet, A. Martínez-Rojas, A. Casas., Arizmendi, M. C. and P. Dávila. 1997b. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331-341.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. C., Martínez-Rojas, A., Casas, A., Godínez-Álvarez, H., Silva, C. y P. Dávila-Aranda. 2002. Biotic Interactions and Population Dynamics of Columnar Cacti. En: *Columnar Cacti and Their Mutualists*. Primera edición. The University Arizona Press. Pp. 225-240.
- Valiente-Banuet, A., Molina-Freaner, F., Torres, A., Arizmendi, M. C. and A. Casas. 2004. Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany* 91(6): 850-855.
- Young A. Boyle T. y Brown T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol Evol* 11:413-418.

CAPITULO 4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Comportamiento de forrajeo

Este estudio, a través de filmaciones nocturnas, confirmó la efectividad de los murciélagos nectarívoros *C. mexicana* y *Leptonycteris* spp. como polinizadores de *Stenocereus stellatus*. Estos resultados concuerdan con el trabajo de Casas *et al.* (1999b), en el que a través de cruces experimentales y capturas con redes de niebla, concluyeron que los polinizadores nocturnos, específicamente los murciélagos, fueron los polinizadores principales de esta especie de cactus.

La cantidad de visitas que recibió una flor de *S. stellatus*, no influyó en la producción del fruto, de semillas y tampoco en la cantidad de granos de polen depositados en el estigma. El elemento clave para que los murciélagos nectarívoros sean polinizadores efectivos, es su comportamiento de forrajeo al tomar el néctar. Introducen su rostro totalmente en la flor haciendo contacto con el estigma y las anteras y su rostro queda completamente cubierto de polen. Su efectividad como polinizadores se debe a la cantidad de polen que reciben en el rostro después de una sola visita.

Un aspecto importante a considerar es el cambio en el comportamiento de forrajeo de los murciélagos nectarívoros en sitios perturbados, en donde existe una menor disponibilidad de recursos y que esto a su vez afecte el éxito reproductivo de las plantas. Varios trabajos documentan como en lugares con una menor disponibilidad de recursos o en sitios donde la vegetación natural ha sido fragmentada, los murciélagos presentan un comportamiento territorial o agresivo (Howell 1979; Howell and Schropfer 1981; Lemke 1984). Este comportamiento puede disminuir el flujo de polen entre plantas y puede resultar en una disminución del éxito reproductivo de las mismas. En este estudio se documentó un comportamiento agresivo entre *Leptonycteris* spp. y *C. mexicana* en un cactus de una población silvestre. Se observó un individuo de *Leptonycteris* spp. desplazando físicamente a un individuo de *C. mexicana* de una flor de *S. stellatus*. Probablemente esto ocurra con mayor frecuencia en poblaciones silvestres o manejadas debido a una menor disponibilidad de recursos de néctar.

Visitas de polinizadores y *fruit set*

En el análisis de visitas de *C. mexicana*, (que fue el polinizador más común) el promedio de visitas por flor fue significativamente menor en poblaciones cultivadas y el número de flores abiertas tuvo un efecto sobre este promedio. Esto implica que al haber más flores abiertas

(Tabla 1), los murciélagos distribuyeron sus visitas entre más flores, por lo cual cada flor tuvo menos visitas. Por el contrario, en poblaciones manejadas y silvestres, un menor número de flores abiertas promovió que los murciélagos concentraran sus visitas en las pocas flores disponibles y esto resultó en un mayor promedio de visitas por flor. Probablemente *C. mexicana* se vea más afectado por la perturbación y por la disminución en la disponibilidad de recursos de néctar. Esta especie es un murciélago de tamaño mediano (Nowak 1994) y aunque no se ha reportado cual es su rango de vuelo para forrajear, probablemente este sea menor que el de *L. curasoae* que es el segundo nectarívoro más grande del neotrópico y para el que se conoce que tiene un amplio rango de vuelo para forrajear (Horner *et al.* 1998). En este mismo análisis, se encontró que cuando *Leptonycteris* spp. visita una flor, *C. mexicana* la visita menos o no la visita. Esto coincide con el comportamiento agresivo entre ambas especies que se observó en una filmación. De acuerdo a esto, se concluye que entre estas dos especies de murciélagos puede ocurrir una interacción de competencia por interferencia, en la que existe un desplazamiento físico de una especie sobre otra en la competencia por un recurso (Begon *et al.* 1990). Las diferencias entre *C. mexicana* y *Leptonycteris* spp. en los promedios de visita entre poblaciones, pueden deberse a diferencias en el rango de vuelo para forrajear, sensibilidad a la perturbación y a la competencia entre especies.

Al ser una planta autoincompatible, *S. stellatus* debe recibir polen de plantas genéticamente distintas para producir frutos. Este estudio sugiere que las flores de plantas cultivadas probablemente recibieron polen genéticamente más diverso (debido a una mayor densidad de individuos y de flores, Casas *et al.* 1997 y 1999), por lo cual tuvieron un *fruit set* mayor que las plantas de poblaciones manejadas y silvestres. Otros factores importantes pueden ser el manejo que se le da a las poblaciones cultivadas, ya que la gente introduce continuamente individuos de *S. stellatus*, aumentando su densidad, variación, (Casas *et al.* 2005) y en consecuencia el número de donadores de polen, lo cual resulta una ventaja para una planta autoincompatible. Otro factor importante pueden ser mejores condiciones medioambientales en los jardines, como el mejoramiento que se le da al suelo con la adición de nutrientes.

Un aspecto que resulta importante conocer, ya que puede influir en el éxito reproductivo de las plantas, es el tiempo que pasan los murciélagos forrajear en una misma planta. En un estudio realizado para nectarívoros (aves y murciélagos), se encontró que a mayor tiempo de forrajeo en un mismo árbol, aumentaba la probabilidad de transferir polen de la misma planta (Law y Lean 1999). En el caso de *S. stellatus*, que presenta un sistema reproductivo de auto incompatibilidad (Casas *et al.* 1999b), el hecho de que un murciélago pase más tiempo

forrajeando en un cactus en particular, puede promover la transferencia de polen entre flores de esa misma planta, lo cual afectaría su éxito reproductivo, probablemente abortando frutos o disminuyendo el número de donadores de polen que acarrear los murciélagos entre diferentes plantas (Fuchs *et al.* 2003). Esto puede relacionarse a lo encontrado en el análisis de visitas de *C. mexicana* y a los resultados de *fruit set*. Las poblaciones manejadas y silvestres presentaron un mayor promedio de visitas por flor, probablemente los murciélagos estuvieron forrajeando más tiempo en una misma planta, transfiriendo polen dentro de la misma y promoviendo la geitonogamia. Esto podría haber resultado en un menor *fruit set* en las poblaciones manejadas y silvestres, el cual fue aproximadamente la mitad del observado en cultivadas (Tabla 1).

En el análisis de visitas de *Leptonycteris* spp. las poblaciones cultivadas tuvieron un promedio de visitas por flor significativamente mayor que en manejadas y silvestres. Se encontró además que más flores abiertas en la población cultivada influyeron para que *Leptonycteris* spp. visitara con más frecuencia las flores de esta población, (aunque el promedio no fue mayor que el encontrado para *C. mexicana*), y en las poblaciones manejadas y silvestres un menor número de flores abiertas promovió un menor promedio de visitas por flor. Es posible que *Leptonycteris* spp. concentre la mayoría, (aunque definitivamente no todas) de sus visitas en poblaciones cultivadas, en donde existe un mayor densidad de plantas (Casas *et al.* 1997), mayor porcentaje de individuos en floración y mayor promedio de flores por individuo (Casas *et al.* 1999), ya que una vez que viajan largas distancias para forrajear, resulte más confiable dirigirse a sitios con una mayor oferta de recursos. Además, dentro de la trayectoria en línea recta que va desde la cueva del obispo hasta las diferentes poblaciones en la región de Chinango, las poblaciones cultivadas están primero y más cerca que las poblaciones manejadas y silvestres.

Visitas de polinizadores, deposición de polen y producción de semillas

Este trabajo muestra que el número de visitas que recibe una flor de *S. stellatus*, no determina la cantidad de polen depositado en el estigma y tampoco el número de semillas producidas por fruto (Tabla 1). Esto se explica por una parte debido a la efectividad de murciélagos como polinizadores, su comportamiento de forrajeo de introducir el rostro a la flor para tomar el néctar permite que el rostro del murciélago quede cubierto de polen y en todas sus visitas hace contacto con las anteras y el estigma. Debido a esto, pocas visitas son necesarias para que los murciélagos acarreen grandes cargas de polen y para que haya producción de fruto y semillas. Por otra parte, la calidad del polen que los murciélagos acarrear puede ser un factor limitante para la producción de semillas y más importante que el número de

visitas que recibe la flor. Una flor con pocas visitas pero con polen de diferentes plantas, tiene mayor probabilidad de producir fruto y desarrollar semillas que una flor con un gran número de visitas pero en las que se transfirió polen de la misma planta.

En plantas con un sistema reproductivo de auto compatibilidad el polen de la misma planta tiene menos probabilidad de fertilizar óvulos y/o producir semillas que el polen de exocruzamiento (Aizen *et al.* 1990; Rigney *et al.* 1993; en Delph y Havens 1998) y plantas auto incompatibles requieren polen de plantas genéticamente diferentes para producir el fruto (Bowman 1987; Jones 1994; Weller y Ornduff 1989; en Delph y Havens 1998). Esto implica un proceso de competencia de polen, para lo cual la mayoría de estos estudios han descubierto que las diferencias en la habilidad competitiva están ligadas a una relación genética. Los estudios de competencia entre el polen estudian las variaciones en las tasas de crecimiento de tubos polínicos, ya que cada grano de polen que es depositado en el estigma, desarrolla su propio tubo polínico a través del estilo para llegar al óvulo (Delph y Havens 1998). Sería importante conocer si en *S. stellatus* existen variaciones en las tasas de crecimiento de tubos polínicos y si el polen vigoroso está produciendo una mayor proporción de semillas. Varios autores proponen que si la variación observada entre los donadores de polen es heredable, la selección sexual está ocurriendo a través de la competencia del polen (Snow y Spira 1991 y 1996; en Delph y Havens 1998).

Se encontró diferencia significativa en el número de granos de polen depositados en el estigma entre la población cultivada y la manejada, aunque en esta última el promedio excedió al número de óvulos por flor, probablemente por esto, no se encontraron diferencias significativas entre poblaciones en la producción de semillas, ni en el *seed set*. (Tabla 6). Respecto a esto se puede concluir que los murciélagos nectarívoros pueden estar acarreando suficientes cantidades de polen, disminuyendo los efectos negativos de la perturbación, sobre todo en las poblaciones manejadas. Debido a lo anterior, posiblemente la limitante más importante para el éxito reproductivo de *S. stellatus* en poblaciones manejadas y silvestres, es la calidad del polen que acarrean los murciélagos, lo cual finalmente sí influyó para que el *fruit set* fuera más bajo en esas poblaciones.

Los resultados de este trabajo difieren con otros estudios que han examinado la polinización y parámetros de éxito reproductivo en sitios sujetos a perturbación o fragmentación. Para las plantas herbáceas *Sinapsis arvensis*, *Raphanus sativus* (Dewenter y Tschamtkke 1999), *Dianthus deltoides* (Jennersten 1988) y para 16 especies de plantas (Aizen y Feinsinger 1994), polinizadas por insectos, se muestra que las plantas en sitios fragmentados, tuvieron una disminución en las tasas de visitas de polinizadores, en la producción de semillas y en granos

de polen depositados en el estigma. En cuanto a estudios realizados para plantas polinizadas por murciélagos, para *Agave palmeri* se encontró que las plantas aisladas presentaron una menor producción de semillas y también tasas de visitas menores (Howell y Schropfer 1981). Para el árbol *Ceiba grandiflora* también se encontró una menor producción de semillas y menos granos de polen depositados en el estigma en plantas de sitios fragmentados (Quesada *et al.* 2003).

En relación a esto, cabe señalar que aunque la manipulación y la transformación del medio ambiente generalmente se relacionan a una disminución de la biodiversidad, existen excepciones en las que se observa como el manejo del medio ambiente puede mantener o incrementar la diversidad genética (Gadgil *et al.* 1993; Haverkort y Millar 1994). En la región de Chinango, aunque las poblaciones de *S. stellatus* han sido fragmentadas, la gente indígena lleva a cabo un manejo en poblaciones cultivadas en el que se promueve la diversidad genética a través de la introducción constante de individuos provenientes de otras huertas o de poblaciones manejadas y silvestres de esa región o de otra (Casas *et al.* 2005). Por lo cual, se propone que el tipo de manejo en poblaciones cultivadas puede estar disminuyendo los efectos negativos en sitios perturbados, por una parte representando un reservorio de individuos, flores y de variabilidad genética y por otra parte, representando un importante corredor de recursos para los murciélagos nectarívoros que conectan parches aislados de *S. stellatus*.

Además, es muy posible que *L. curasoe* esté disminuyendo los efectos negativos de la disminución y alteración de las poblaciones de *S. stellatus*, moviendo polen entre los tres tipos de poblaciones. En este estudio se determinó que *L. curasoe* se mueve una distancia de 15 km desde su área de percha, hasta su área de forrajeo en la región de Chinango, y que en puede desplazarse desde la población cultivada hasta la manejada, en donde la distancia no es mayor de 5 km. Este resultado coincide con el trabajo de Law y Lean (1999), en el que se examinó la efectividad de *Syconycteris australis* como polinizador de *Syzygium cormiflorum*, un árbol de bosque lluvioso, en el que se determinó que las áreas fragmentadas parecen no inhibir los movimientos de *S. australis*, lo cual sugiere que el flujo de genes está siendo mantenido en poblaciones aisladas polinizadas por estos murciélagos. La relativa alta efectividad de los murciélagos probablemente está más relacionada a su movilidad y por lo tanto a la calidad del polen que dispersa.

Por otra parte, estudios de flujo génico entre los tres tipos de poblaciones de *S. stellatus* pueden proveer información importante y complementaria para conocer si la perturbación o el tipo de manejo están teniendo un efecto sobre el éxito reproductivo y los patrones de apareamiento de *S. stellatus*.

Tabla 1. Promedio de visitas por flor para cada análisis y parámetros de biología reproductiva en cada población con valores de p , (*) indica los casos en que se encontró diferencia significativa y resultados de los análisis de regresión para visitas por flor con granos de polen por estigma y con semillas producidas por fruto.

	Población			p
	Cultivadas	Manejadas	Silvestres	
Promedio de visitas por flor por noche:				
Visitas totales: <i>C. mexicana</i> y <i>Leptonycteris</i> spp.	47.45	48.70	56.90	0.61
<i>C. mexicana</i>	23.43*	43.15	52.57	0.003
<i>Leptonycteris</i> spp.	7.32*	0.10	0.95	0.0001
Flores abiertas por individuo por noche	12*	2	2	0.000
Fruit set	0.7*	0.34	0.37	0.003
Granos de polen en el estigma	3846.66	2569.89	3156.26	0.01
Semillas por fruto	799.14	708.37	719.62	0.79
Óvulos por flor	1447.6	1326.8	1330.6	0.12
Seed set	0.80	0.76	0.83	0.87
Regresiones	Valores de p			
Visitas y granos de polen	$p = 0.723$	$p = 0.739$	$p = 0.151$	
Visitas y semillas	$p = 0.177$	$p = 0.873$		

LITERATURA CITADA

- Aizen, M. A. y P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75(2): 330-351
- Begon, M., Harper, J. L. y C. R. Townsend. 1990. *Ecology*. Segunda edición. Blackwell Scientific Publications. Pp 240-278
- Casas, A., Pickersgill., Caballero J. y A. Valiente-banuet. 1997. Ethnobotany and domestication in *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, Mexico. *Economic Botany* 51:279-292.
- Casas, A., Caballero J., Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A. y P. Dávila. 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.

Tabla 1. Promedio de visitas por flor para cada análisis y parámetros de biología reproductiva en cada población con valores de p , (*) indica los casos en que se encontró diferencia significativa y resultados de los análisis de regresión para visitas por flor con granos de polen por estigma y con semillas producidas por fruto.

	Población			p
	Cultivadas	Manejadas	Silvestres	
Promedio de visitas por flor por noche:				
Visitas totales: <i>C. mexicana</i> y <i>Leptonycteris</i> spp.	47.45	48.70	56.90	0.61
<i>C. mexicana</i>	23.43*	43.15	52.57	0.003
<i>Leptonycteris</i> spp.	7.32*	0.10	0.95	0.0001
Flores abiertas por individuo por noche	12*	2	2	0.000
Fruit set	0.7*	0.34	0.37	0.003
Granos de polen en el estigma	3846.66	2569.89	3156.26	0.01
Semillas por fruto	799.14	708.37	719.62	0.79
Óvulos por flor	1447.6	1326.8	1330.6	0.12
Seed set	0.80	0.76	0.83	0.87
Regresiones	Valores de p			
Visitas y granos de polen	$p = 0.723$	$p = 0.739$	$p = 0.151$	
Visitas y semillas	$p = 0.177$	$p = 0.873$		

LITERATURA CITADA

- Aizen, M. A. y P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75(2): 330-351
- Begon, M., Harper, J. L. y C. R. Townsend. 1990. *Ecology*. Segunda edición. Blackwell Scientific Publications. Pp 240-278
- Casas, A., Pickersgill., Caballero J. y A. Valiente-banuet. 1997. Ethnobotany and domestication in *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, Mexico. *Economic Botany* 51:279-292.
- Casas, A., Caballero J., Valiente-Banuet A., Rojas-Martínez A. y P. Dávila. 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.

- Casas, A., Cruse-Sanders J., Morales E., Otero-Arnaiz A. y A. Valiente-Banuet. 2005, en prensa. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous people in Central Mexico. *Journal Biodiversity and Conservation*.
- Delph, L. F. y k. Havens. 1998. Pollen competition in flowering plants. In sperm competition and sexual selection. T. R. Birkhead y A. P. Moller. Academic Press. Pp 150-173.
- Dewenter, I. S., y T. Tschardt. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121:432-440.
- Fuchs, E. J., Lobo, J. A. y M. Quesada. 2002. Effects of forest fragmentation and flowering phenology of the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17(1): 149-157.
- Gadgil, M., Berkes F. y Folke C. 1993. Indigenous knowledge for biodiversity conservation. *Ambio* 22(2-3):151-156.
- Haverkort B. y Millar D. 1994. Constructing diversity: the active role of rural people in maintaining and enhancing biodiversity. *Etnoecológica* 2(3):51-64.
- Horner, M. A., Fleming T. H y C. T. Sahley. 1998. Foraging behavior and energetic of a nectar feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* London 244:575-586.
- Howell, D. J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *The American Naturalist* 114:23-49.
- Howell, D. J. y B. Schropfer. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. *Ecology*. 62 (1): 1-7.
- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoids* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2:359-366.
- Law, B. S. y M. Lean. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. *Biological Conservation* 91: 201-212
- Lemke, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology*. 65 (2): 538-548.
- Nowak, R. M. 1994. Walker's Bats of the World. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Quesada, M., K. E. Stoner., V. M, Rosas-Guerrero., C. Palacios-Guevara y J. A. Lobo. 2003. Effects of hábitat disruption on the activity of nectarivorous bats (*Chiroptera: Phyllostomidae*) in a dry tropical forest: implications for the reproductive succes of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406.