

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

VARIACION TEMPORAL EN LA ECOLOGÍA DE LA POLINIZACIÓN DE STENOCEREUS QUERETAROENSIS (CACTACEAE), EN EL CENTRO OCCIDENTE DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA

CARLOS NAPOLEÓN IBARRA CERDEÑA

DIRECTOR DE TESIS: DR. VICTOR SANCHEZ-CORDERO DÁVILA.

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2006



M. 608861

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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

NOMBRE: Carlos Napoleón Ibarra Cerdeña

FECHA: 2 Mayo 2006

FIRMA: [Firma]


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 13 de marzo del 2006, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **Ibarra Cerdeña Carlos Napoleón** con número de cuenta **501459767** con la tesis titulada: "**Variación temporal en la ecología de la polinización de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae) en el Centro Occidente de México**" bajo la dirección del **Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila**.

Presidente: Dr. Alberto Búrquez Montijo
Vocal: Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo
Secretario: Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila
Suplente: Dr. Erik de la Barrera Montppellier
Suplente: Dr. Alfonso Valiente Banuet

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABUARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 27 de Abril del 2006


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

DEDICATORIA

No solo esta tesis, la vida que tengo se la debo y doy al padre que se fue temprano y la madre que sigue luchando por sus hijos. No podría describir con palabras la gratitud y el orgullo para con ellos. A mis hermanos María Luisa y Alonso, a mi familia pues.

AGRADECIMIENTOS

Es paradójico que la sección más libre de la tesis sea al mismo tiempo la más comprometida. La idea de esta sección es poner en manifiesto la participación que personas e instituciones tuvieron en todas las etapas del trabajo, desde los técnicos hasta los emocionales, así que pues ahí les va.

Soporte financiero y logístico

Empiezo por agradecer a la fundación Ibarra-Cerdeña quien me patrocinó muchos años sin tener que rendirles informes, a papa, mama y hermanos, que por puro amor y confianza estuvieron siempre apoyándome en todo. Al IMECBIO-CUCSUR de la Universidad de Guadalajara, donde surgió la idea de esta tesis, por su apoyo logístico y financiero; al Instituto de Biología de la UNAM, donde la hice, por su apoyo académico y financiero. A la Red Latinoamérica de Botánica, por la beca que me dio (RLB-03-M1); a Bat Conservation International, que con dos de sus programas el NABCP y el Scholarship program financió parcialmente mi trabajo; a la familia Villaseñor-Medina de Autlán por dejarme trabajar en el Rancho San Pedro y por prestarme su camioneta para ir al campo; a Luis Iñiguez por su apoyo financiero y logístico durante todo el tiempo de la tesis.

Soporte Académico

A Víctor Sánchez-Cordero quien me aceptó en su laboratorio y dirigió este trabajo, por la libertad que me dio para pensar y trabajar, por su paciencia para esperar los resultados, por su apoyo en todas las cosas que se me ocurrieron. A Luis I. Iñiguez por su asesoría en todas las etapas del trabajo, desde antes de ser una tesis, por todas las horas de su tiempo en el campo, en su casa y en la oficina en las que fuimos resolviendo poco a mucho los retos que implican un proyecto y lógicamente por su paciencia. A Gerardo Herrera y Alfonso Valiente, miembros del comité tutorial por sus buenas ideas para hacer que el trabajo fuera más coherente, más alcanzable, más claro, mejor. A Rodolfo Dirzo por sus cursos y recomendaciones que fueron muy importantes en mi posgrado. Para Alberto Burquez, Alejandro Casas, Camila Gonzalez, Enrico Yepez, Erick de la Barrera, Enriquena Bustamante, Luis Eguiarte, Jaffet Nassar, Juan Fornoni,

Kathryn Stoner, Mauricio Quesada, Nathaniel Holland, Rafael Bello y Ted Fleming, personas externas al proyecto que por leer o escucharme me ayudaron a mejorar ideas y manuscritos

A los amigos que me ayudaron en el campo y laboratorio a obtener los datos, Pilar Ibarra principalmente por estar casi todo el tiempo y Juan Pablo Esparza quien se encargo de los muestreos en un momento muy difícil para mi; a Cruz Gómez, Heriberto Munguia, Hugo Orozco, Roberto Quintana, Irma Ruan, Antonio Rodríguez, Cintia Roy, Georgina Tinoco, Dalia Zamora, Daniela Villaseñor y varios amigos más, gracias por aguantar las desveladas, espinadas y hasta las mordidas de los murciélagos (algunos hasta les toco piquete de abeja o caerse de la escalera-tssssssssssss).

Soporte emocional, psicológico y hasta psiquiatrico

Aquí van familia y amigos, varios ya fueron mencionados. A Daniela Villaseñor por haber estado tan cerca de mí, por su dedicación y cariño en esos años, a Jorge Morfín y José María Michel que dejaron todo por ayudarme en una de las grandes pruebas en las que estuve, a Luis I. Iñiguez, Eduardo Santana, Enrique Jardel, Gustavo Villaseñor, María Medina, Socorro Vargas, Erick de la Barrera, Silvia, Martín Vazquez, en fin a todos los que le entraron al Peru-ton porque esto y otras cosas no se habrían logrado nunca sin ellos, en lo que fue el mejor descubrimiento de amistad que tengo de recuerdo. A los amigos de Autlán y México, saben que gracias a uds pude. A los que quizá no saben cuanto influyeron para querer seguir cuando a veces las cosas no tenían mucho sentido, mis Papas, mis Hermanos, Daniela Villaseñor y Talia Figueroa. Al combo Paco Botello y Camila Gonzalez por darle un nuevo gusto al llegar al lab. A Janine Ramsey por darme la oportunidad de gozar un giro espectacular en los quehaceres de la ciencia aplicada, si esta tesis sale ahora es en mucho para avanzar en estos nuevos retos. A Adrianita Lopez que ha sido muy importante en la última etapa, gracias porque por ti si me titulo el 17!!!!!!!

CONTENIDO

| | |
|--|----|
| Introducción general | 7 |
| Literatura citada | 11 |
| Capítulo 1: | |
| Pollination ecology of <i>Stenocereus queretaroensis</i> (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. | 17 |
| Introduction | 17 |
| Materials and Methods | 18 |
| Results | 19 |
| Discussion | 21 |
| Literature cited | 23 |
| Capítulo 2: | |
| Variación temporal en la fenología y despliegue floral de <i>Stenocereus queretaroensis</i> y en la efectividad de los murciélagos nectarívoros como polinizadores | 24 |
| Introducción | 24 |
| Métodos | 25 |
| Resultados | 27 |
| Discusión | 29 |
| Literatura citada | 33 |
| Leyendas de figuras | 37 |
| Cuadro 1 | 38 |
| Figuras | 39 |
| Discusión general | 46 |
| Literatura citada | 47 |

Paaaaasele a las pitayasss...!!

Resumen

Las cactáceas han sido reconocidas como un grupo asociado a animales nectarívoros para su reproducción. Los cactus columnares (Tribus Cereeae, y Pachycereeae) presentan uno de los tipos de polinización más especializados de las cactáceas debido a su estrecha relación con murciélagos nectarívoros. En el presente trabajo se estudió la ecología de la polinización de una especie endémica de México que tiene características florales que sugieren una relación con murciélagos nectarívoros. Las preguntas de investigación fueron (1) ¿Cuál es la contribución relativa de los visitantes florales en la polinización de *S. queretaroensis*?; (2) ¿Cuál es la relación entre la oferta de recompensas florales y el comportamiento de forrajeo de los visitantes florales?; (3) ¿Cuál es la variación temporal en la fenología y despliegue floral de *S. queretaroensis*?; (4) ¿Cuál es la relación entre la abundancia y efectividad de los polinizadores? El estudio se realizó en la región costa sur de Jalisco en el centro occidente de México en un bosque tropical caducifolio perturbado donde *S. queretaroensis* habita en poblaciones naturales. La fenología se estimó por conteos quincenales de flores en individuos elegidos aleatoriamente durante tres temporadas de floración (Febrero-Junio). Se realizaron experimentos de polinización controlados para conocer el sistema de apareamiento (auto polinización) y la contribución de los visitantes nocturnos y diurnos en la producción de frutos y semillas. Se capturaron murciélagos durante cuatro temporadas en las poblaciones de cactus (pitayeras) para conocer la comunidad de visitantes nocturnos y su variación entre años. Y se capturaron murciélagos nectarívoros en dos cuevas durante dos temporadas para conocer su variación poblacional entre años. Se filmaron flores individuales durante la antesis para identificar a los visitantes florales y conocer su comportamiento durante la visita. *Stenocereus queretaroensis* es un cactus auto incompatible que requiere polinización cruzada. Los murciélagos fueron los principales polinizadores, siendo *Leptonycteris curasoae* (Glossophaginae, Phyllostomidae) el visitante más frecuentemente observado en dos años. El patrón de actividad del murciélago estuvo estrechamente relacionado con la oferta de recompensas florales. Este murciélago fue el más frecuentemente capturado en cuatro años en las pitayeras con respecto a otras especies de murciélagos nectarívoros. Se encontró una notable variación en la fenología y en el despliegue floral de *S. queretaroensis*. La efectividad de los murciélagos como polinizadores no estuvo relacionada con la fenología. La abundancia de flores afectó positivamente la abundancia de murciélagos y la tasa de visitas, sugiriendo que el uso de los parches de cactus es usado más intensamente cuando la cantidad de flores es mayor. Estos resultados se discuten en términos de la especialización de los cactus en su biología reproductiva. *Leptonycteris curasoae* es un polinizador altamente efectivo para *S. queretaroensis*, no obstante variación temporal en la producción de flores.

Abstract

Cactaceae has been recognized as a group associated to animals for pollination. Columnar cactus (Tribes Cereeae and Pachycereeae) show one of the specialized pollination systems due to the close relationship with nectar-feeding bats. In this work, I studied the pollination ecology of an endemic to Mexico species of columnar cactus having floral characteristics that suggest bat pollination. Investigative questions were, (1) What is the relative contribution of floral visitors to seed set of *S. queretaroensis*? (2) What is the association between nectar rewards and foraging behavior? (3) What is the temporal variation in phenology and floral display of *S. queretaroensis*?, and (4) What is the association between bats abundance and visit rate?. Study was done in the South Coast region of Jalisco in West central Mexico inside of a disturbed tropical dry forest where *S. queretaroensis* inhabit in natural populations. Phenology was estimated by counts of open flowers every two weeks since in individuals randomly selected since blooming initiation. In order to know relative contribution of diurnal vs nocturnal pollinators, I conducted exclusion experiments in mature flowers. I used mist nets in order to catch bats in four consecutive years in *S. queretaroensis* stands. Open flowers were video recorded in order to identify flower visitors and its behavior. This cactus is an autoincompatible species what need animals for pollination. Bats were the main pollinators, and *Leptonycteris curasoae* (Glossophaginae, Phyllostomidae), the more frequent nectarivorous in two years. The activity pattern of this bat was related with the pattern of nectar reward production in flowers. High variation in phenology was found but seems that this do not affect pollination effectiveness of bats. However, flowers quantity appears to affect positively bats abundance and visit rate, furthermore, suggesting that patches of *S. queretaroensis* are more visited when flower availability is higher. These results are discussed in terms of specialization of cactus in its reproductive biology. *Leptonycteris curasoae* is a very effective pollinator with the highest reliability between years nevertheless phenology variation in flower production.

Introducción

La rápida diversificación de las angiospermas y la mayor riqueza de especies con respecto a las gimnospermas, han sido atribuidas a las ventajas de sus sistemas de apareamiento y mecanismos de polinización, particularmente al desarrollo de mecanismos que atraen animales a las flores y permiten la polinización cruzada (Ericksson y Bremer, 1992, pero ver Ricklefs y Renner 1994.). La interacción entre las plantas y sus polinizadores ejerce una fuerte presión de selección en la evolución de los mecanismos reproductivos en las angiospermas (Stanton et al. 1986). Uno de los mecanismos propuestos para explicar la diversificación de las angiospermas en relación con las interacciones de polinización es el aislamiento reproductivo, que tiene como resultado la existencia de patrones geográficos, tanto en atributos morfológicos, como de comportamiento en las plantas y los animales (Stanton et al. 1986). En este sentido, el comportamiento de polinizadores con cierta especificidad en el tipo de recursos que buscan en las flores, puede influir en la dinámica poblacional y distribución espacial de las plantas que requieren de polinización cruzada. Aún más, estos polinizadores pueden ser muy efectivos cuando la densidad de individuos de las plantas de las que estos animales se alimentan, es incluso baja o tienen una distribución espacial no aleatoria (Bawa 1990).

El néctar y polen son los principales recursos florales aprovechados por animales polinizadores (De la Barrera y Nobel 2004); sin embargo, métodos directos como fragancias, o indirectos como el cobijo que obtienen los insectos que viven en las flores, pueden ser poderosos atrayentes para una gran diversidad de animales. Considerando el espectro tan amplio de animales nectarívoros, el resultado de una visita floral pueda ser clasificado como positivo, neutral o incluso negativo para la planta. La polinización se ha considerado tradicionalmente como una interacción mutualista, en la que las poblaciones que intervienen estrechamente, son beneficiadas en la forma de transporte intrapoblacional de gametos (planta) u obtención de alimento (polinizador). Sin embargo, al estudiar detalladamente la polinización, es posible descubrir lo que se ha llamado “un conflicto de intereses”. Sin duda, el principal promotor de la polinización por animales es la liberación de recompensas florales, pero el costo para la producción de estas recompensas, varía de acuerdo a factores como disponibilidad de recursos para la propia planta y restricciones fisiológicas. También existe un costo para que los animales obtengan la recompensa, como la distribución espacial y temporal de las flores y las restricciones que impone la morfología de flores y animales y el comportamiento de los animales (ver Galen 1999, para un ensayo representativo de estas ideas).

Para los estudiosos de la polinización, es razonable interpretar la enorme diversidad morfológica de las flores como adaptaciones que resultan o conllevan a interacciones especialistas entre plantas y polinizadores. Uno de los conceptos más influyentes sobre este tema es “el principio del polinizador más efectivo”, desarrollado por Stebbins (1970). Este principio arguye que las características de las flores deberían ser moldeadas por aquellos polinizadores que visitan las flores más frecuentemente y con mayor efectividad que otras especies de visitantes florales. Este concepto y la idea de la especialización floral para atraer polinizadores particulares fue criticada por Wasser et al. (1996), cuando demostraron que la mayoría de especies de plantas eran polinizadas por un amplio arreglo de especies, sugiriendo que las plantas eran mayoritariamente generalistas. Sin embargo, se ha discutido que la

especialización en las interacciones de polinización no se refleja y no debe entenderse como un asunto taxonómico sino funcional (Fenster et al. 2004).

Entre las plantas con flores, las cactáceas han sido reconocidas como un grupo cuyas flores están asociadas a animales nectarívoros para lograr la transferencia de polen entre flores (Gibson y Nobel 1986). Uno de los tipos de polinización más especializados entre las cactáceas, es el de los cactus columnares que muestran una estrecha relación con murciélagos nectarívoros (Valiente et al. 1996). Los murciélagos han sido identificados como uno de los grupos más importantes para la polinización de los cactus columnares (Tribus Cereeae, y Pachycereeae) (Cuadro 1.1). Un grupo de cactus columnares muy diversificado en México es la tribu Pachycereeae, con 70 especies (Bravo, 1978), de las cuales el 60% presenta claramente el síndrome quiropterofílico, el 22% presenta antesis diurna, el 5.5% tiene una relación estrecha con mariposas nocturnas y, el 12.5% restante tienen un síndrome de polinización que aunque no ha sido claramente definido presentan atributos morfológicos que sugieren una polinización por murciélagos (Valiente-Banuet *et al*, 1996).

La quiropterofilia (término acuñado por Delpino para referirse a las plantas que son polinizadas por murciélagos; Vogel, 1996), es una de las adaptaciones más especializadas y probablemente recientes de las plantas para lograr la transferencia de polen (Stebbins 1970, 1974). Considerando la morfología floral de las plantas quiropterófilas, Stebbins (1970) menciona que este tipo de polinización evolucionó secundariamente de la adaptación de las plantas a otro tipo de vectores de gran tamaño, tales como aves y esfingidos. Debido a su capacidad de vuelo y tamaño corporal, los murciélagos pueden dispersar grandes cantidades de polen a grandes distancias (Sahley *et al.*, 1993; Horner *et al.*, 1998), por lo que pueden llegar a determinar patrones de distribución espacial en las poblaciones de plantas (Heithaus *et al*, 1974; Fleming y Sosa, 1994). Se estima que en el nuevo mundo existen más de 590 especies quiropterófilas (Bestmann *et al*, 1997). El síndrome de polinización quiropterofílico comprende una serie de características florales que sugieren una convergencia evolutiva entre las plantas para optimizar su reproducción (Scogin, 1985; Baker y Baker, 1986; Baker *et al*, 1998; Sazima *et al*, 1999; Pettersson y Knudsen, 2001; Perret *et al*, 2001; Varassin *et al*, 2001). Las características florales que permiten la identificación de este síndrome en las plantas incluyen antesis nocturna, flores con colores claros y pétalos fuertes, producción de aromas peculiares, así como una elevada producción de recompensas (Faegri y van der Pijl, 1979).

La evolución de la nectarivoría en los murciélagos implica diversas adaptaciones morfológicas (Fleming, 1993; Freeman, 1995; Arita y Fenton, 1997) y fisiológicas (Bestmann *et al*, 1997; Herrera, 1999; von Helversen *et al*, 2000) que están relacionadas tanto con su comportamiento de forrajeo (Lemke, 1984) como con su comportamiento reproductivo (Dinerstein, 1987; Petit, 1997). Aunque los murciélagos nectarívoros de la subfamilia Glossophaginae presentan diferentes niveles geográficos y temporales en su preferencia de fuentes de alimento (Cockrum, 1991; Fleming *et al*, 1993; Rojas-Martínez *et al.*, 1999; Moreno-Valdez *et al*, 2000; Herrera *et al*, 2001), se ha demostrado que algunas especies como es el caso de *Leptonycteris curasoae* utilizan con una alta especificidad plantas CAM como fuente de alimento (Fleming y Nassar 2002). Entre las plantas con este tipo de metabolismo, los cactus columnares son su principal fuente de alimento (Fleming *et al*, 1993), satisfaciendo la elevada

demanda energética de estos murciélagos (Heinrich y Raven, 1972; Helversen y Reyer, 1984; Petit y Pors, 1996; Petit y Freeman, 1997).

Cuadro 1.1 Listado de especies de cactus columnares cuya biología reproductiva ha sido estudiada.

| Especie | Polinizador principal | Latitud | Ecosistema | Fuente |
|--------------------------------------|-------------------------------|---|-----------------------|--|
| <i>Weberbauerocereus weberbaueri</i> | murciélagos y colibríes | 16. 27° S | desierto sub-tropical | Sahley, 1996 |
| <i>Pilosocereus lanuginosus</i> | Murciélagos | 11° 69' N | matorral espinoso | Nassar <i>et al.</i> , 1997 |
| <i>Stenocereus griseus</i> | Murciélagos | 11° 69' N ¹ | matorral espinoso | Nassar <i>et al.</i> , 1997 ¹ ; Petit <i>et al.</i> , 1997 ¹ ;; |
| <i>Pilosocereus moritzianus</i> | Murciélagos | 11° 69' N | matorral espinoso | Nassar <i>et al.</i> , 1997 |
| <i>Subpilocereus repandus</i> | Murciélagos | 11° 69' N | matorral espinoso | Nassar <i>et al.</i> , 1997; Petit <i>et al.</i> , 1997 |
| <i>Subpilocereus horrispinus</i> | Murciélagos | 11° 69' N | matorral espinoso | Nassar <i>et al.</i> , 1997 |
| <i>Neobuxbaumia tetetzo</i> | Murciélagos | 18° 20' N | semi-árido | Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1996 |
| <i>Stenocereus stellatus</i> | Murciélagos | 18° 20' N | semi-árido | Casas <i>et al.</i> , 1999 |
| <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> | Murciélagos | 18°20' N | matorral tropical | Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1997a |
| <i>Neobuxbaumia macrocephala</i> | Murciélagos | 18°20' N | matorral tropical | Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1997a |
| <i>Pilosocereus chrysacanthus</i> | Murciélagos | 18°20' N | matorral tropical | Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1997b |
| <i>Pachycereus weberi</i> | Murciélagos | 18°20' N | matorral tropical | Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1997b |
| <i>Pachycereus pringlei</i> | Murciélagos | 28° 50' N | matorral | Fleming <i>et al.</i> , 1996 |
| <i>Stenocereus thurberi</i> | Aves | 28° 50' N | matorral | Fleming <i>et al.</i> , 1996 |
| <i>Lophocereus schottii</i> | Insectos | 28° 50' N | matorral | Fleming <i>et al.</i> , 1996 |
| <i>Carnegiea gigantea</i> | murciélagos, palomas y abejas | Arizona ⁴ 28°50' ⁵ | | McGregor <i>et al.</i> , 1962 ⁴ ; Fleming <i>et al.</i> , 1996 ⁵ |

De los 12 murciélagos nectarívoros (Phyllostomidae: Glossophaginae) que habitan en la República Mexicana (Medellín *et al.*, 1997), se han detectado un total de ocho especies para la región costa sur de Jalisco (Iñiguez, 1993), tres de los cuales, han sido catalogados como

amenazados (NOM-ECOL-059-2000), siendo una de éstas endémica al occidente de México (Jalisco, Colima, Michoacán y Guerrero). Asimismo, cuatro de estas especies requieren de cuevas para su descanso y las otras cuatro especies son cavernícolas facultativas (Arita, 1993; Cuadro 1.2). Los murciélagos son un grupo faunístico que brinda varios “servicios ecológicos”, cumpliendo diferentes roles en la comunidad que habitan, ya sea como depredadores, polinizadores o dispersores de semillas (Arita y Ortega, 1998). No obstante, algunos impactos ambientales negativos de origen antrópico han causado un deterioro significativo sobre las poblaciones de estos mamíferos. Inclusive, debido a falacias culturales, se han llevado al cabo campañas específicas para exterminar a los murciélagos (Brown, 1994).

Cuadro 2.1 Murciélagos de la Subfamilia Glossophaginae (Phyllostomidae) presentes en México.

| Especies | Gremio México | | Autlán ² | Uso de Cuevas ³ | NOM-ECOL | Migratorio |
|---------------------------------|---------------|---|---------------------|----------------------------|----------|------------|
| | 1 | | | | | |
| <i>Glossophaga commissarisi</i> | n | x | x | f | | |
| <i>Glossophaga leachii</i> | n | x | | f | | |
| <i>Glossophaga morenoi</i> | n | x | | f | | |
| <i>Glossophaga soricina</i> | n | x | x | f | | |
| <i>Leptonycteris curasoae</i> | n | x | x | p | | x |
| <i>Leptonycteris nivalis</i> | n | x | x | p | a | x |
| <i>Anoura geoffroyi</i> | n | x | x | p | | |
| <i>Lichonycteris obscura</i> | n | x | | | | |
| <i>Hylonycteris underwoodi</i> | n | x | x | f | | |
| <i>Choeroniscus godmani</i> | n | x | | | | |
| <i>Choeronycteris mexicana</i> | n | x | x | p | a | |
| <i>Musonycteris harrisoni</i> | n | x | x | f | a, e | |

¹ Medellín *et al.*, 1997

² Iñiguez, 1993

³ Arita, 1993

n: nectarívoro; f: facultativo; p: principal; a: amenazada; e: endémica

Los cactus columnares son elementos dominantes en las zonas áridas y semiáridas en el continente americano (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). En el bosque tropical caducifolio de la costa sur de Jalisco, coexisten dos especies de cactus de la tribu Pachyceraceae (Cactaceae), *Stenocereus queretaroensis* y *Pachycereus pecten-aboriginum*, cuya floración tiene un traslape en los meses de febrero y marzo. Debido a que estas especies constituyen el principal recurso para animales nectarívoros y frujívoros (Ibarra, Iñiguez & Sánchez-Cordero, datos no publicados.), entre enero y abril se crea un periodo de disponibilidad de recursos florales que atrae a nectarívoros migratorios (Baker, 1963). Ambas especies tienen características florales que

corresponden con el síndrome de polinización quiropterofílico y crecen en fragmentos mixtos del bosque tropical caducifolio del valle de Autlán de Navarro, Jalisco

En la región costa sur de Jalisco, la cosecha de pitayas es una actividad con un profundo arraigo cultural que data de tiempos precolombinos (Benz *et al*, 1997) y, actualmente, esta actividad es una de las principales fuentes de ingresos económicos en los mercados regionales y estatales (Pimienta *et al*, 1999). Las prácticas de aprovechamiento de estos recursos y otras actividades como el cambio de uso de suelo relacionado con la ganadería y la agricultura pueden tener un impacto negativo sobre las interacciones bióticas que mantienen esta comunidad (Benz *et al*, 1997), por lo que es de particular importancia conocer los mecanismos implicados en este sistema, ya que se ha demostrado que las interacciones de polinización tienen una resiliencia muy limitada y un alto grado de dificultad para su restauración (Neal, 1998).

La tesis está estructurada en dos capítulos, para el primer capítulo se abordó la pregunta del polinizador principal. El trabajo se diseñó para conocer la contribución relativa de cada uno de los grupos de visitantes florales, y su relación con las recompensas florales. Sobre la base de estos resultados, para el segundo capítulo se estudió la influencia de la variación temporal en la producción de flores sobre dos de los componentes más importantes en la polinización, la abundancia del polinizador principal y la tasa de visitas, así como su efecto en la producción de semillas. En el primer capítulo se describió la biología floral y su relación con la presencia y comportamiento de los polinizadores. Se encontró que el pitayo, *Stenocereus queretaroensis* es visitado por animales diurnos como abejas, colibríes, carpinteros y bolseros y animales nocturnos como murciélagos y esfíngidos; sin embargo, los murciélagos tuvieron un mayor impacto en la polinización por lo que se consideró que el pitayo era una especialista en su mecanismo de polinización. En el segundo capítulo se usó como hipótesis a la especialización para analizar el efecto de la variación temporal de la interacción sobre la especialización. Se encontró que el mecanismo de polinización del pitayo no se afectó debido a fluctuaciones en la duración de la temporada de floración y en la cantidad de flores producida por planta. *Leptonycteris curasoae* continuo siendo el visitante floral más frecuente durante el siguiente año de estudio pero aumento su proporción con respecto al resto de visitantes en relación con un aumento en la cantidad de flores. Los resultados apoyan la hipótesis de la especialización ecológica entre *Stenocereus queretaroensis* y *Leptonycteris curasoae*.

Literatura citada

Arita, T. H. 1993. Conservation biology of the cave bats of México. *Journal of Mammalogy*. 74(3): 693-702.

Arita, T. H. y Fenton, M. B. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology and Evolution*. 12: 53-58

Arita, T. H. y Ortega, J. 1998. The middle American bat fauna conservation in the Neotropical-Nearctic border. 295-308 pp. En: Kunz, T. H. y Racey, P. A. (eds.). *Bat biology and conservation*. Smithsonian Institution Press. USA.

- Baker, H. 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science*. 139: 877-883.
- Baker, H. y Baker, I. 1986. The occurrence and significance of amino acids in floral nectar. *Plant Systematics and Evolution*. 151: 175-186.
- Baker, H., Baker, I. y Hodges, S. 1998. Sugar composition of nectars and fruit consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica*. 30(4): 559-586.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21: 399-422.
- Benz, B., Santana, F. Cevallos, J., Muñoz, E. Rosales, J. y Rosales M. 1997. The structure and productivity of relict stands of pitaya (*Stenocereus queretaroensis*; Cactaceae), Jalisco, Mexico. *Economic Botany*. 51(2): 134-143.
- Bestmann, H. J., Winkler, L. y Von Helversen, O. 1997. Headspace analysis of volatile flower scent constituents of bat-pollinated plants. *Phytochemistry*. 46(7): 1169-1172.
- Bravo-Holis, H. 1978. Las cactaceas de México. Vol I. Universidad Nacional Autonoma de México., México, D. F.
- Brown, D. 1994. *Vampiro: the vampire bat in fact and fantasy*. High-Lonesome Books. Silver City, New Mexico.
- Casas, A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martinez, A. y Davila, P. 1999. reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany*. 86(4): 534-542.
- Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats *Leptonycteris sanborni* Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autonoma de México. Serie Zoológica*. 62: 181-202.
- De la Barrera, E. y P. Nobel. 2004. Nectar: properties, floral aspects and speculations on origin. *Trends in Plant Science*. 9: 65-69
- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican Cloud Forest. *Biotropica*. 18(4): 307-318.
- Erickson, O. y Bremer, B. 1992. Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperm families. *Evolution*. 46(1): 258-266.
- Faegri, K. y van der Pijl, L. 1979 *Principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford, England.

Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash, y J. D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 35: 375-403.

Fleming, H. T. 1993. Plant-visiting bats. *American Scientist*. 81: 460-467.

Fleming, T.H. y Sosa, V. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy*. 75(4): 845-851.

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

Fleming, T.H., Tuttle, M.D. y Horner, M.A. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist*. 41: 257-269.

Fleming, T.H. y Nassar, J. 2002. Population biology of the lesser long-nosed bat *Leptonycteris curasoae* in Mexico and Northern South America. En: Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology and conservation. Fleming, T.H. and Valiente-Banuet, A. (Eds.). The University of Arizona Press. Tucson, Arizona. USA.

Freeman, P. W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of the Linnean Society*. 56: 439-463.

Galen C. 1999. Why do flowers vary?. *Bioscience*. 49: 631-640

Gibson, A. C., y P. S. Nobel. 1986. The cactus primer. Harvard University Press, Cambridge.

Herrera, L. G. 1999. Sugar composition of fruti and néctar and preferences of bats: causes and consequences. *Acta Chiropterologica*. 1(2): 201-208

Herrera, L.G., K. Hobson, N. Ramírez, L. Mirón, G. Méndez and V. Sánchez-Cordero. 2001. Sources of protein in two species of phytophagous bats in a seasonal dry forest: evidence from stable isotope analysis. *Journal of Mammalogy* 82: 352-361.

Heinrich, B. y P. Raven. 1972. Energetics and Pollination Ecology. *Science*. 176: 597-602.

Heithaus, R., Opler, P. y Baker, H. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology*. 55: 412-419

Helversen, O. von, y H. V. Reyer. 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower-visiting bat. *Oecologia*. 63: 178-184.

Helversen, O. von, Winkler, L. y Bestmann, H. J. 2000. Sulphur-containing "perfumes" attract flower-visiting bats. *Journal of Comparative physiology A*. 186: 143-153.

- Horner, M. A., Fleming T. H., y C. T. Sahley. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology (London)*. 244: 575-586.
- Iñiguez, L. I. 1993. Patrones ecológicos en la comunidad de murciélagos de La Sierra de Manantlán. 355-370 pp. En: Medellín, R. A. y Cevallos, G. (eds.). *Avances en el estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, Vol. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. México, D. F.
- Lemke, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology*. 65: 539-548.
- McGregor, F.S. Stanley, M. A. y Olin, G. 1962. Pollination and pollinating agents of the Sahuaro. *Ecology*. 43(2): 259-267.
- Medellín, R, Arita, H. Sánchez, O. 1997. *Identificación de los murciélagos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. Publicaciones Especiales Num. 2
- Moreno-Valdez, A., Grant, W. E. Y Honeyctt, R. L. 2000. A simulation model of Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) migration. *Ecological Modelling*. 134: 117-127.
- Nassar, J. M., Ramírez, N. y Linares, O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany*. 84: 918-927.
- Neal, P. R. 1998. Pollinator restoration. *Trends in ecology & evolution*. 13(4): 132-133.
- Perret, M., Chautems, A., Spichiger, R. Peixoto, M. y Savolainen, V. 2001. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). *Annals of Botany*. 87: 267-273.
- Perret, M., Chautems, A., Spichiger, R. Peixoto, M. y Savolainen, V. 2001. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). *Annals of Botany*. 87: 267-273.
- Pettersson, S. y Knudsen, J. 2001. Floral scent and nectar production in *Parkia biglobosa* Jacq. (Leguminosae: Mimosoideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 135: 97-106.
- Petit, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curacao, Netherlands Antilles. *Biotropica*. 27: 538-541.
- Petit, S. y Freeman, E. 1997. Nectar production of two sympatric species of columnar cacti. *Biotropica*. 29(2): 175-183.
- Petit, S. y Pors, L. 1996. Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar-feeding bats on Curacao. *Conservation Biology*. 10(3): 769-775.

Pimienta, B., E., Puente, O. P. y Covarrubias, D. 1999. Descripción de los sistemas de producción de pitayo. En: Pimienta B. E. (Ed). *El pitayo en Jalisco y especies afines en México*. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México.

Ricklefs, R. E. y S. S. Renner. 1994. Species richness within families of flowering plants. *Evolution*. 48: 1619-1636

Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A. del Coro-Arizmendi, M, Alcántara, A y Arita, H. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist?. *Journal of Biogeography*. 26: 1065-1077.

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

Sahley, C. Horner, M. y T. Fleming. 1993. Flight speeds and mechanical power outputs of the nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* (Phyllostomidae: Glossophaginae). *Journal of Mammalogy*. 74: 594-600.

Sazima, M., Buzato, S. y Sazima, I. 1999. Bat-pollinated assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany*. 83: 705-712.

Scogin, R. 1985. Nectar constituents of the Cactaceae. *The Southwestern Naturalist*. 30(1): 77-82.

Stanton, M. L., A. A. Snow y S. N. Handel. 1986. Floral Evolution: Attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science*. 232: 1625-1627.

Stebbins, L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1: 307-326.

Stebbins, G. L. 1974. *Flowering plants, evolution above the species level*. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press Harvard Univ. Press.

Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Ecology*. 79: 961-971.

Valiente-Banuet, A. Arizmendi, M. Rojas-Martínez, A. y Dominguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 12: 103-119.

Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M.C., Dávila, P. 1997 a. 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., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Arizmendi, M.C. y Dávila, P. 1997 b. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments*. 37: 331.-341.

Varassin, I. G., Trigo, J. R. y Sazima, M. 2001. The role of néctar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of Pasiflora (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. *Biological Journal of the Linnean Society*. 136: 139-152.

Vogel, S. 1996. Christian Konrad Sprengel's theory of the flower: The cradle of floral biology. En: Lloyd, D. G. y Barrett, S. C. H. (Eds.). *Floral Biology: Studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall. USA. 44-62.

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

POLLINATION ECOLOGY
OF *STENOCEREUS QUERETAROENSIS* (CACTACEAE),
A CHIROPTEROPHILOUS COLUMNAR CACTUS, IN A
TROPICAL DRY FOREST OF MEXICO¹

CARLOS N. IBARRA-CERDEÑA,² LUIS I. IÑIGUEZ-DÁVALOS,^{3,4} AND
VÍCTOR SÁNCHEZ-CORDERO²

²Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, 04510, Mexico, D. F., Mexico; and ³Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad, Universidad de Guadalajara, Av. Independencia Nacional 151, 48900, Autlán, Jalisco, Mexico

Flowers of columnar cacti are animal-pollinated, often displaying a chiropterophilic syndrome. This study examined if the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*, a tropical species endemic to western Mexico, is bat-pollinated, by studying its pollination biology and the foraging behavior of potential pollinators. Flowers were produced in winter through spring, peaking in April. Anthesis was nocturnal, and stigma and anther turgidity began around 2200 hours. Production of nectar secretion and highest sugar concentration and energy supply were nocturnal, peaking between 2200 and 2400 hours. Manual auto-pollination and exclusion experiments showed that self-pollination yielded no fruits, while nocturnal pollinators resulted in high fruit set and seed set compared to diurnal pollination treatments. The nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* (Phyllostomidae) was the main nocturnal pollinator with the highest effective pollination. Peak bat visitation coincided with peaks in nectar production. The high abundance of *L. curasoae* throughout the 4-yr study, suggests that it is a seasonally reliable pollinator for this columnar cactus. While pollination syndromes have been increasingly called into question in recent years, this study suggests that at least for this system, there is a fairly close fit between pollinator and pollination syndrome.

Key words: Cactaceae; columnar cacti; *Leptonycteris curasoae*; mutualism; nectar-feeding bat; pollination ecology; *Stenocereus queretaroensis*; west central Mexico.

Stebbins (1970) proposed that the evolution of pollination systems in animal-pollinated plants has been driven by the foraging behavior of the main pollinator, regardless of other pollinator visits to a particular plant. This “most effective pollinator principle” (sensu Stebbins, 1970) implies selection on floral phenotypes that match morphology of the most effective pollinators. Specialized pollination systems are those that attract a limited subset of potential pollinators, often of a particular taxonomic group (e.g., long-tongued hawkmoths, bees, hummingbirds, bats), and the flowers reflect the size, morphology, and behavioral traits of the pollinators (Baker, 1961; Faegri and van der Pijl, 1979). Conversely, empirical evidence suggests that pollination mutualisms often are diversified and opportunistic (Waser et al., 1996; Olesen and Jordano, 2002), having different levels of generalization, in part reflecting temporal and spatial fluctuation in the local abundance of polli-

nators (Waser et al., 1996). In most plant species, a wide array of taxonomically diverse fauna such as insects, birds, and mammals usually serve as potential pollinators (Ollerton, 1996; Aigner, 2001).

Based on flower morphology and nocturnal anthesis, Valiente-Banuet et al. (1996) proposed that most of the Pachycereeae tribe is bat-pollinated, a prediction that has been widely supported (Fleming et al., 1996; Sahley, 1996; Nassar et al., 1997; Valiente-Banuet et al., 1997a, b; Casas et al., 1999; Molina-Freaner et al., 2004). However, in some of these cactus species, bats are not the exclusive pollinators, and other groups such as some birds or insects can act as the primary pollinators (Alcorn et al., 1959; McGregor et al., 1962; Fleming et al., 1996, 2001; Sahley, 2001; Molina-Freaner et al., 2004). Pollination systems appear to vary along a latitudinal gradient, ranging from tropical specialization to temperate generalization (Olesen and Jordano, 2002, but see Ollerton and Cranmer, 2002). Such a pattern has been identified in paniculate agaves, a group of plants that interact with nectar feeding-bats in North America (Arizaga et al., 2000; Slauson, 2000; Molina-Freaner and Eguarte, 2003). Similarly, chiropterophilic columnar cacti seem to vary latitudinally in their reliance on different pollinators (Valiente-Banuet et al., 1996; Fleming et al., 2001). Extratropical chiropterophilic cacti appear to be faced with unpredictable seasonal year-to-year variation in pollinators, and thus plants tend to have a generalist pollination system (Sahley, 1996, 2001; Fleming et al., 2001). Conversely, cacti in tropical regions have a specialized pollination system because of the highly reliable seasonal availability of nectar-feeding bats, thereby leading to a temporally stable pollination system (Petit, 1995; Nassar et al., 1997; Valiente-Banuet et al., 1997a, b; Casas et al., 1999).

¹ Manuscript received 2 April 2004; revision accepted 18 November 2004.

Helpful comments on earlier versions of the manuscript were provided by A. Casas, E. de la Barrera, L. Eguarte, A. Valiente-Banuet, and E. Yezpez. We thank N. Holland and an anonymous reviewer for critical comments that greatly improved the manuscript. I. Cuadriello helped in identifying the insects. We especially thank the Villaseñor family for allowing us to conduct field work on their land, and C. Gómez, P. Ibarra, H. Munguía, H. Orozco, I. Ruan, G. Tinoco, A. Rodríguez, C. Roy, D. Zamora, and D. Villaseñor for assistance in the field and in the lab. The authors wish to thank the Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad of the Universidad de Guadalajara, and the Instituto de Biología of the Universidad Nacional Autónoma de México for logistical and financial support. This work was partially supported by grants from the North American Bat Conservation Partnership (NABCP) to LIID, and Bat Conservation International (BCI) with a student scholarship fellow to CNIC. The Red Latinoamericana de Botánica awarded CNIC with a graduate scholarship (RLB-03-M1).

⁴ Author for reprint requests (e-mail: liniguez@cucsur.udg.mx).

Two columnar cacti, *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum and *Pachycereus pecten-aboriginum*, coexist in tropical dry forests in the State of Jalisco, in west-central Mexico. Both cacti partially overlap in their reproductive season. *Stenocereus queretaroensis* and *P. pecten-aboriginum* have nocturnal anthesis with a chiropterophylic syndrome, although flowers remain open until the afternoon of the following day. *Pachycereus pecten-aboriginum* did not produce flowers in 2002 and 2003, and *S. queretaroensis* was the main food source for pollinators during that period (Ibarra-Cerdeña et al., unpublished data). The pollination system in *S. queretaroensis* appears to be chiropterophylic, although several animals forage on its flowers (CNIC and LIID, personal observations). This apparent paradox of flowers with specialization having a complex community of floral visitors (Ollerton, 1996) should be resolved by showing that only a small proportion of the visitors' assemblage act as effective pollinators (Johnson and Steiner, 2000). This has been demonstrated in *Calathea ovan-densis* (Schemske and Horvits, 1984), where a diverse assemblage of insects visit flowers, but only a small proportion of species acts as effective pollinators.

In this study, we propose that nectar-feeding bats are the main pollinators (sensu Stebbins, 1970) of *S. queretaroensis* in Jalisco among a diverse assemblage of potential pollinators in this region. We predicted a strong correlation between nectar production and foraging behavior of nectar-feeding bats. Further, because *S. queretaroensis* produces flowers every year, this cactus can be considered a reliable food source for the nectar-feeding bat that seasonally visit their populations, and we predicted that bat abundance among years should be constant rather highly variable.

MATERIALS AND METHODS

Study area—This study was conducted in *S. queretaroensis* stands around the city of Autlán, in the Autlán valley in the state of Jalisco, west central Mexico. This area is located between the 19°42'44" N and 19°53'52" N and the 104°14'10" W and 104°25'38" W. Elevation is around 900 m a.s.l. Average annual temperature ranges from 20°C to 28°C, and annual precipitation ranges from 600 mm to 1000 mm. Vegetation varies from thorn-scrub and tropical deciduous forest in the valley and lower dry slopes to oak and oak-pine forests at higher altitudes.

Study species—*Stenocereus queretaroensis* is an arborescent columnar cactus up to heights of 10 m with a short trunk and numerous vertical stems. The cylindrical stems generally have eight prominent ribs and a diameter of 13 to 18 cm. Flowers are 10 to 14 cm long and grow from areolas along the upper half of branches (Pimienta-Barrios and Nobel, 1994). In the Autlán Valley, this cactus typically reaches sexual maturity at a height of 3 m, with a trunk diameter of 12 cm or a canopy diameter greater than 1.5 m (Benz et al., 1997). *Stenocereus queretaroensis* is endemic to western central Mexico and widely distributed in the semiarid regions of Jalisco, Colima, Guanajuato, Michoacan, Queretaro, and Zacatecas (Pimienta-Barrios and Nobel, 1994).

Floral phenology—Flower phenology was studied by counting all flowers produced by the same 25 mature plants every week during the blooming season in February 2002 and 2003, until no plants were found with buds or flowers, in mid-June. In both years, after the blooming period, we visited the *S. queretaroensis* stands once a month to check for flowers at other times of the year. Mean flower production per individual was calculated by integrating the area under the phenology curve for the 2002 and 2003 reproductive season.

Floral biology—To characterize the flowers, one flower was collected from 12 individuals and preserved in a solution of formalin, acetic acid, and 70%

ethanol (FAA, 5 : 5 : 90 v/v). Floral size was determined by measuring external and internal flower length, perianth width, distance of anthers and stigma to base of floral tube (Nassar et al., 1997). Hermaphrodite flowers were verified by checking ovules in ovaries and pollen in anthers in this sample. Ovules of each ovary were counted and used for the seed set analysis. The times of anthesis and flower closing were recorded for a randomly chosen flower on each of 10 plants. Flower receptivity was evaluated at the same time by observing anthers and stigma turgidity every hour from opening until closure. Nectar production was measured by removing nectar with a 1-mL graduated syringe every 2 h from one bagged flower per plant ($N = 11$) from 2000 hours until 0800 hours next morning; this hour was chosen because we sampled some flowers for an entire morning during 2002 and no nectar was produced after that hour (Ibarra-Cerdeña et al., unpublished data). Sugar concentration was quantified using a hand-held refractometer (BRX30 No 137530LO, Leica, USA) with automatic temperature compensation. Refractometer data were interpreted as sucrose percentage (Dafni, 1992). Energy supply was calculated as $J = 16.8[(S/100) VD]$, where J is the energy expressed in joules, S is a percentage of sugar reading in the refractometer, V is nectar volume in μL , and D is density of sucrose at the observed concentration (see table 6 in Dafni, 1992).

Pollination system—To examine self compatibility and contributions of nocturnal and diurnal pollinators in fruit set and seed set, we conducted five treatments for pollination experiments on 130 marked flowers on 75 plants: (1) natural self-pollination (30 flowers of 15 plants)—buds were bagged with mosquito netting and left until flower closure; (2) manual self-pollination (30 flowers on 15 plants)—buds were bagged and later hand pollinated with their own pollen 2 or 3 h after anthesis (when stigma turgidity was higher), and rebagged until flower closure; (3) nocturnal pollination (20 flowers on 15 plants)—flowers were left exposed to pollination visits throughout the night, then bagged just before 0500 hours when nocturnal visitors ceased activity and diurnal pollinators were not yet active; (4) diurnal pollination (20 flowers on 15 plants)—buds were bagged during the night with mosquito netting and bags were removed at 0600 hours when no nocturnal pollinators were observed and diurnal pollinators began to forage on flowers; and (5) open pollination (30 flowers on 15 plants)—flowers were labeled and left unbagged, and thereby available to both nocturnal and diurnal pollinators. All the experiments were conducted on four consecutive days in 2003, except the manual self-pollination, which was done in 2004. For each of the five treatments, we recorded whether flowers aborted or produced mature fruit. Mature fruits were collected for seed counting 4 wk after the experiments. Because we were not able to recover all fruits from the experiments as a result of harvesting by local people, seed set was analyzed for 17 control fruits and seven fruits each for nocturnal and diurnal pollination treatments. To estimate the efficiency of pollinators, we calculated the seed set (seed produced by fruit/average number of ovules) for each treatment.

Floral visitors—Diversity, abundance, and activity of night visitors were recorded using a Sony Digital Handy cam DCR-TRV740 with a night-shot feature. The camera was placed 1 to 1.5 m below flowers using a small tripod tied to the stem. This provided a clear shot of the anthers and stigma, plus space to record the entire bat. Videotaping began at sunset before anthesis and continued until 0500 hours because the activity of nocturnal visitors always stops before that hour. For each flower visited, we recorded species, duration of visit, and if visits were legitimate (i.e., visitor's body came in contact with anthers and/or stigma), or illegitimate (no contact with anthers or stigma), regardless of the harvesting of nectar that the visitor can or cannot do. Insects were identified to family and bats to species based on morphological characters and size.

To estimate the abundance of nectar-feeding bats, we captured bats once a week with mist nets in four consecutive years (2000–2003), using 12 m wide and 3 m high mist nets, which were placed inside and near cacti patches, throughout the cactus reproductive season. In 2000, two mist nets were used, generally open from 0800 to 0200 hours (46 net-h in 4 wk); in 2001, three mist nets were used, generally open from 0800 to 0500 hours (210 net-h in 8 wk); in 2002, three mist nets were open generally from 0800 to 0500 hours

(195 net-h in 8 wk); and in 2003, three mist nets were opened generally from 0800 to 0500 hours (170 net-h in 7 wk).

We used binoculars to visually observe diurnal visitors on focal flowers during 9 d in May 2002. Observation lasted for 10 min at 30-min intervals from 0730 until 1040 hours, observing four nearby flowers each day. The total observation time was 360 min (6 h). We recorded the visitor's species, and, in the case of birds, we counted the number of visits. Some insects were collected to identify the species.

Statistical analysis—We performed a goodness of fit analysis to test if frequencies in fruit or abort result in pollination experiments (nocturnal and diurnal pollination) deviated significantly from the control experiment, which was used as the expected frequency. The effect of pollinator exclusion on seed set was analyzed using a Kruskal-Wallis test, with SPSS 10.0 software (SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA). Due to the curvilinear response over time of nectar volume, nectar concentration and energy supply, these data sets were analyzed with a second-order polynomial regression (Neter et al., 1996) using JMP 4.0.2.n (SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA).

RESULTS

Floral phenology—In 2002, the flowering season began relatively early; when we did the first sample, the average number of flowers per individual was 5.3; the peak occurred in mid-March (11.25 flowers per individual per day) and ended in mid-April. The reproductive season of 2003 began with bud production of *S. queretaroensis* in early February, although the flowers were present by late February. Flower production peaked in mid-April (4.7 flowers per individual per day) and extended through early June (Fig. 1). Mean of flowers produced in the season by each individual was 322.18 in 2002 and 192.6 in 2003.

Floral biology—The *S. queretaroensis* flowers ($N = 12$ plants) had a total length of 88.77 ± 0.61 mm; the internal length was 70 ± 5.46 mm; perianth width was 48 ± 1.20 mm. The stigma length measured 70.03 ± 1.58 mm and the anthers 58.85 ± 1.02 . All the flowers were hermaphrodites. During the flowering season, flowers started to open at 1940 ± 0.13 hours ($N = 10$ plants) and closed at 1530 ± 0.2 hours. Maximum elongation of anthers, turgidity of stigma, and retraction of tepals were observed at 2200 ± 0.1 hours ($N = 10$ plants); this condition was maintained throughout the night until next morning, when they were flaccid.

Nectar secretion at anthesis was 0.16 ± 0.04 mL and rapidly peaked at midnight (0.37 ± 0.03 mL) (4 h after anthesis), gradually decreasing until 0800 h when virtually nothing remained (0.03 ± 0.01 mL) ($R^2 = 0.47$, $F = 28.03$, $P < 0.0001$, $N = 11$; Fig. 3a). Sugar concentration was relatively high (20.17 ± 0.5) at anthesis (2000 h), peaking 2 h later (21.37 ± 0.43) and steadily decreasing towards 0800 hours (9.54 ± 3.04) ($R^2 = 0.62$, $F = 51.3$, $P < 0.0001$, $N = 11$; Fig. 3b). The amount of energy offered by flowers peaked between 2 h and 6 h after anthesis and reached a maximum at 2400 hours (13.90 ± 1.15 J), maintaining maximum energy availability for only 4 h ($R^2 = 0.47$, $F = 28.03$, $P < 0.0001$, $N = 11$; Fig. 3c).

Pollination system—Fruits were not produced by self-pollination treatments, either natural or manual. Control, diurnal and nocturnal treatments produced ripe fruits after approximately 32 d. Fruit set was 0.93 in control, 0.87 in nocturnal, and 0.4 in diurnal pollination treatments; no difference was found between nocturnal and open pollination ($\chi^2 = 1.071$, df

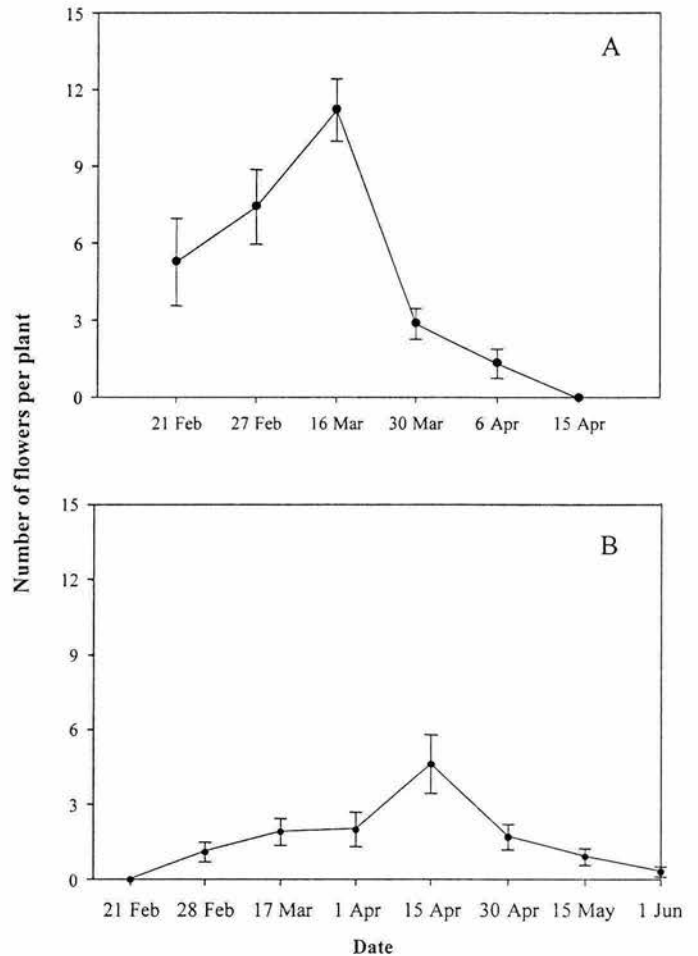


Fig. 1. Flower phenology (mean flowers per day per plant ± 1 SE) of *Stenocereus queretaroensis* in (A) 2002 and (B) 2003 ($N = 25$ plants).

$= 1$, $P > 0.1$), as in the diurnal pollination treatment ($\chi^2 = 68.57$, $df = 1$, $P < 0.001$; Table 1). Statistical differences were observed in seed set between open (mean = 922.88 ± 49.75 SE), nocturnal (mean = 943.57 ± 84.82) and diurnal pollination treatments (mean = 207 ± 58.31) producing less seeds in the last treatment ($\chi^2 = 15.78$, $df = 2$, $N = 31$, $P < 0.0005$).

Flower visitors—Most nocturnal visits to flowers occurred near midnight. Only two species of nocturnal flower visitors were observed in 65 h of videotaping of 10 focal flowers throughout the reproductive season of *S. queretaroensis* (Fig. 3). At least one undetermined hawkmoth species (Sphingidae) was observed visiting flowers at midnight (28 records), but all the visits were illegitimate; hawkmoths touched neither stigmas nor anthers when robbing nectar with their long probosces (the body was always at least 4 cm above the anthers and stigma). The nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* (Glossophaginae, Phyllostomidae) was the most frequent flower visitor (187 records) and the only bat species observed (Fig. 3a). Ninety-five percent of all bat visits were males; we were not able to determine the sex of the other 5%. Bats had two feeding behaviors—illegitimate (maybe exploratory visits) when bats flew over without touching flowers (42 records), and legitimate, when bats consumed nectar or pollen touching the

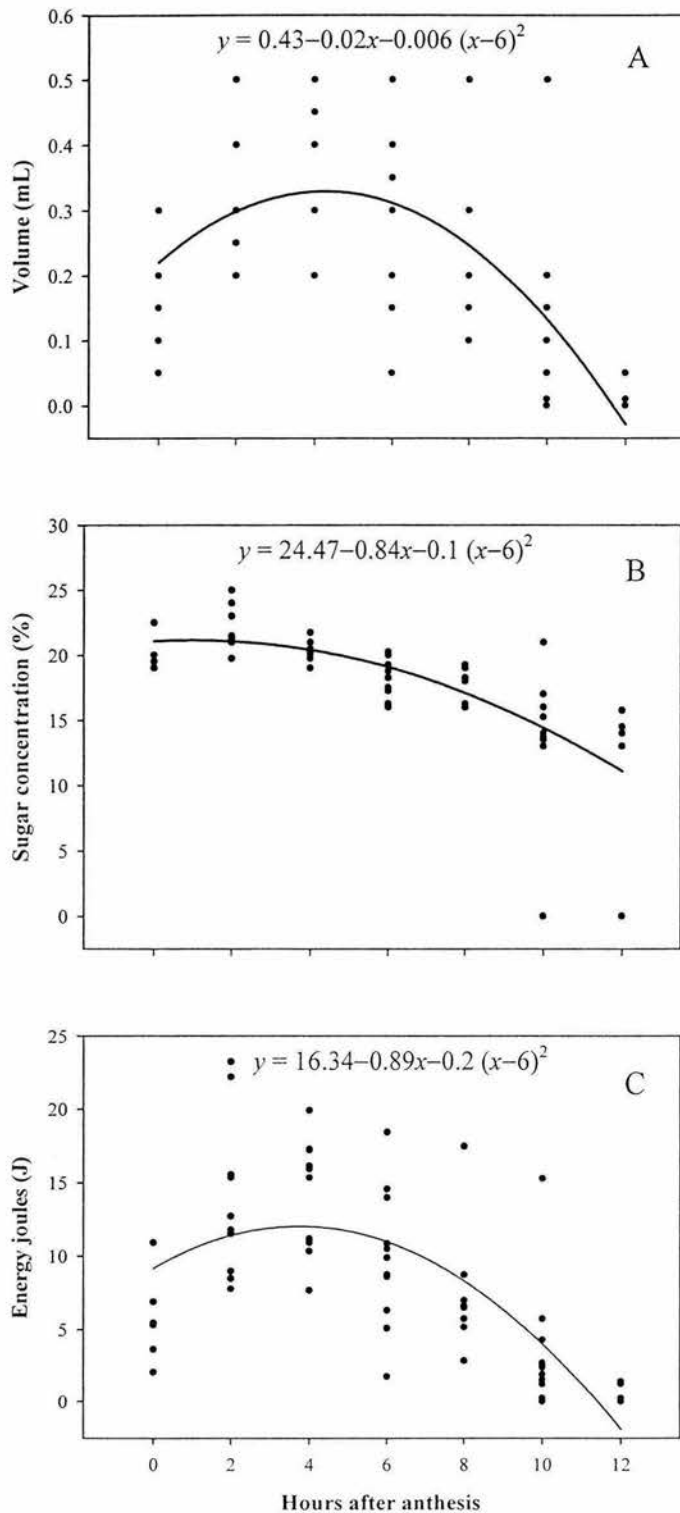


Fig. 2. (A) Nectar production during anthesis ($N = 11$ flowers), (B) nectar quality measured as percentage concentration, and (C) energy supply of nectar in *Stenocereus queretaroensis* flowers, quantified every 2 h starting with anthesis.

stigma or anthers, by introducing the head and neck inside the floral cavity (145 records). Of the legitimate bat visits, 93.8% (136 records) were for nectar consumption and all resulted in pollen hair-adherence or pollen deposit in stigma surface. The

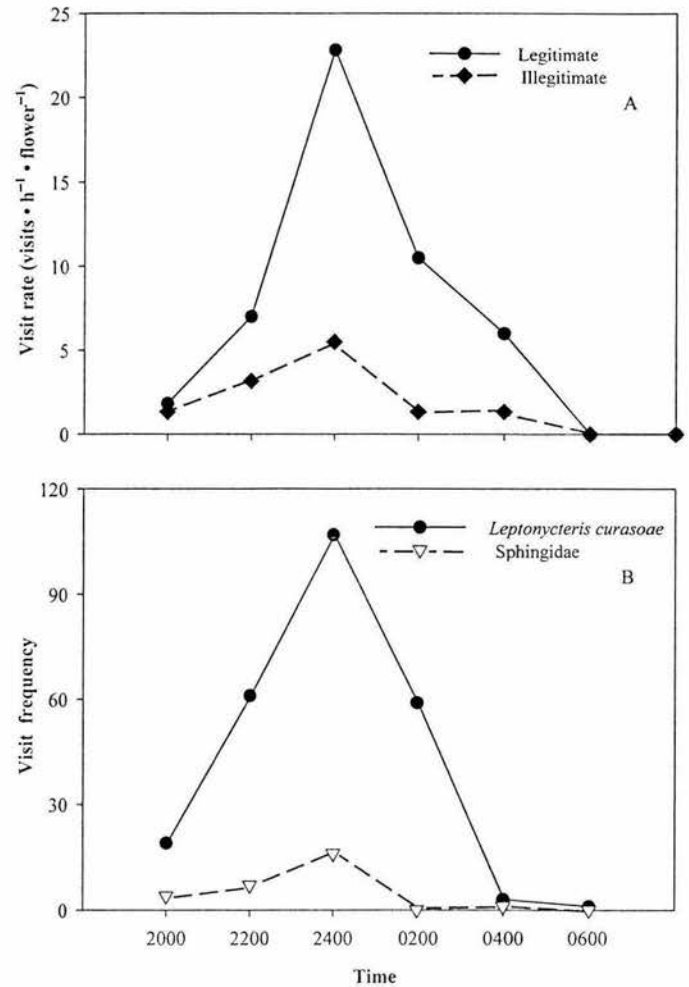


Fig. 3. Nocturnal visits to selected flowers of *Stenocereus queretaroensis* in Mexico during the reproductive season. (A) Legitimate and illegitimate visit of the nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* in flowers of *S. queretaroensis*, and (B) frequency of visits of an undetermined hawkmoth in comparison to those of *L. curasoae*.

remaining 6.2% (9 records) of legitimate visits were for pollen consumption (the bat flew over the flower and bit the anthers), and the stigma was always touched (either with the forefront or the throat, depending on the arrival direction). Both hawkmoth and bat visits peaked at 2400 hours; legitimate and illegitimate visits showed similar timing, although illegitimate visits were fewer (Fig. 3b). *Leptonycteris curasoae* was the most frequently captured bat in four consecutive years, although capture rate differed between years. Other species of nectar-feeding bats (*Glossophaga soricina* and *Choeronycteris mexicana*) were rare (Table 2).

Regarding diurnal visitors, we recorded four bird species with legitimate visits to the flowers, two hummingbirds, *Amazilia beryllina* (41 records) and *Cyananthus latirostris* (20 records), the woodpecker *Melanerpes chrysogenis* (8 records) and the oriole *Icterus pustulatus* (5 records). Visitation rate of birds was considerably low compared with the nocturnal visitors. Visit rate was higher early in the morning and decreased after 0900 hours. The hummingbird *A. beryllina* had the highest visit rate followed by *C. latirostris* and next by the oriole *I. pustulatus* and the woodpecker *M. chrysogenis* (Fig. 4).

The insects recorded were mainly honey bees (*Apis melli-*

TABLE 1. Fruit set (fruits/flowers), seeds produced, and seed set (number of seeds per fruit/ovules, mean of 12 flowers) in open, nocturnal, and diurnal treatments.

| Treatment | Fruit set | | Seeds produced | | Seed set | | Statistical differences |
|----------------------------|------------|-----------------|----------------|-------------------------|----------------|------|-------------------------|
| | N (plants) | Fruit set value | N (fruits) | Average number of seeds | Seed set value | SE | |
| Control (open pollination) | 15 | 0.93 | 17 | 922.88 | 0.73 | 0.04 | A |
| Nocturnal pollination | 15 | 0.87 | 7 | 943.57 | 0.74 | 0.07 | A |
| Diurnal pollination | 15 | 0.4 | 7 | 207.00 | 0.16 | 0.05 | B |
| Natural self-pollination | 15 | 0.0 | — | — | — | — | — |
| Manual self-pollination | 15 | 0.0 | — | — | — | — | — |

Note: Different letters indicate statistical differences among treatments ($P < 0.0005$).

fera: Apidae), *Epicharis* sp. (Apidae), *Xilocopa* sp. (Apidae), *Exomalopsis* sp. (Apidae), *Lasioglossum* sp. (Halictidae), and *Agoposternon* sp. (Halictidae). Because of the high number of insects, we were not able to determinate their abundance. Typically, the insects remained more than 5 min on one flower to harvest pollen and then flew to other flowers on the same stem.

DISCUSSION

The pollination system in *S. queretaroensis* supports the hypothesis of Valiente-Banuet et al. (1996) that most Pachycereeae cacti are bat-pollinated (but see Fleming et al., 2001). Flower characteristics such as time of flower opening, stigma receptivity period, and nectar production, support a chiropterophylic syndrome in *S. queretaroensis*. These traits in floral biology of *S. queretaroensis* can be associated with the foraging behavior of *L. curasoae*, the main pollinator in our study site.

Reproduction by *S. queretaroensis* occurs only once a year during the dry season. The unimodal pattern of flower production has been described for another locality about 100 km NE of our site (Pimienta-Barrios et al., 2000). The unimodal pattern has been reported also for columnar cacti in subtropical regions of the Sonoran Desert (Fleming et al., 2001); however, in the State of Guanajuato, in central México, there are two flowering periods, one coincides with dry season and other with the fall, at the end of the rainy season (Castillo, 2003).

Cacti grow during the rainy season and stop growing at the beginning of the dry season. Flower display is directly related to the amount of rain in the previous year season (Nobel and Pimienta-Barrios, 1995). We observed variation between 2 yr at the onset of the flowering season, duration of blooming period, and flower production per plant. In another columnar cacti species at our study site, *Pachycereus pecten-aboriginum*, the pattern was similar (Ibarra-Cerdeña et al., unpublished data). This suggests that both columnar cacti are responding to the same factors influencing flower production. Fleming et al. (2001) observed that phenological patterns in cacti of the Sonoran desert are affected by variations in temperature and

precipitation. Although these authors predicted that species with specialized pollination systems must produce a relatively constant number of flowers compared with species having a generalist pollination system, neither their data nor ours support this prediction.

Nectar production was unimodal with an abrupt increase and rapid decrease, reaching the maximum of food supply for nocturnal pollinators around midnight (Fig. 2). Bat visits were observed only when cactus flowers had more than 0.86 mL of nectar, suggesting a threshold for visitation by *L. curasoae* (Horner et al., 1998). Although most columnar cacti produced high amounts of nectar at night, peaks in nectar quantity and quality varied according to species. Most columnar cacti offer high rewards to pollinators a few hours after anthesis, when nectar-feeding bats are more active (Petit and Freeman, 1997; Fleming et al., 1996; Nassar et al., 1997; Molina-Freaner et al., 2004). *Stenocereus stellatus* peaked in nectar production around 0300 hours (Casas et al., 1999), but the timing of visits of pollinators for this cactus is still unknown. Visit rates estimated in Cardon flowers (*Pachycereus pringlei*) peaked around 0200 hours, when flowers had more than 0.8 mL of accumulated nectar (Horner et al., 1998). Given that we did not reinsert nectar, we were unable to determine if nectar removal influenced production, as observed in *Stenocereus griseus* (increasing nectar secretion) or not, as observed in *Subpilocereus repandus* (Petit and Freeman, 1997). Other studies reported no significant or little variation (visits reducing nectar secretion) occurring with simulated visits on nectar production (McDade and Weeks, 2004).

Our study showed that *S. queretaroensis* is incapable of self-pollination, as occurs in other population located in Guanajuato in central Mexico (Castillo, 2003), and with other cactus species (Nassar et al., 1997; Valiente-Banuet et al., 1997a, b; Casas et al., 1999; Molina-Freaner et al., 2004). Both fruit set and seed set were significantly higher in nocturnal than in diurnal treatment, with the nocturnal treatment statistically equal to the open treatment. Fruit set in the open (control) treatment was relatively high compared to studies in the Son-

TABLE 2. Relative frequency of nectar-feeding bats captures in the Autlán Valley during the reproductive season of *Stenocereus queretaroensis* in four consecutive years (2000–2003). The number in parentheses is the number of captured bats.

| Species | Frequency of bats* (N) | | | |
|---|------------------------|---------|---------|---------|
| | 2000 | 2001 | 2002 | 2003 |
| <i>Choeronycteris mexicana</i> | 0 (0) | 1.4 (3) | 1.5 (3) | 2 (2) |
| <i>Glossophaga soricina</i> | 2 (1) | 1.4 (2) | 0 (0) | 1.9 (5) |
| <i>Leptonycteris curasoae</i> | 28 (13) | 14 (30) | 15 (12) | 9 (14) |
| Sampling effort (No. of capture h · net ⁻¹ · night ⁻¹) | 46 | 210 | 195 | 170 |

Note: *Frequency was calculated as (captured individuals · net⁻¹ · night⁻¹) × 100.

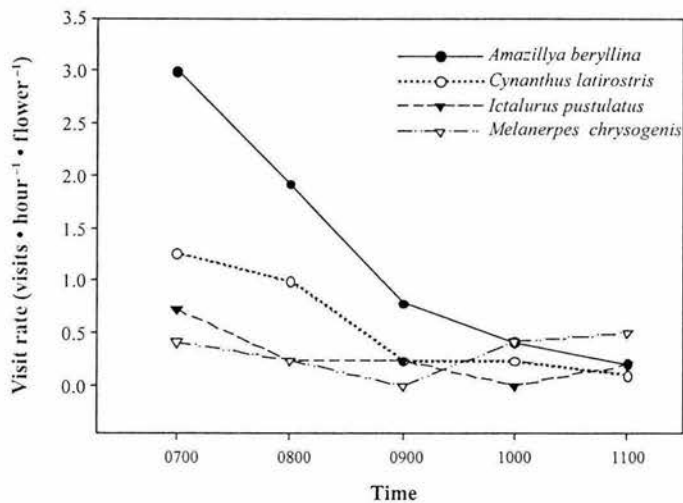


Fig. 4. Visitation rate of birds to *Stenocereus queretaroensis* flowers.

oran Desert, where the nocturnal pollinators are scarcer and variable in abundance (Fleming et al., 2001; Molina-Freaner et al., 2004). However, fruit set reported for tropical species, as in the Tehuacan Valley, Mexico (Valiente-Banuet et al., 1996; Valiente-Banuet et al., 1997a, b; Casas et al., 1999), and Venezuela (Petit, 1995; Nassar et al., 1997) had similar values, suggesting that columnar cacti are not limited by pollinator availability in tropical regions.

Fruit set in *S. queretaroensis* resulted primarily from nocturnal pollination, with values similar to control treatments (Fig. 3b). Nevertheless, diurnal pollinators also contributed to a substantial proportion of fruit set compared with other tropical species (Nassar et al., 1997; Valiente-Banuet et al., 1996, 1997a, b, 2004). It should be noted, however, that their effect on seed production was even lower compared with nocturnal pollinators (Fig. 2); thus nocturnal pollinators were more effective than diurnal at our study site. This might be related to the geographic location, because most tropical columnar cacti depend on nocturnal pollinators, while diurnal or nocturnal pollinators can pollinate subtropical columnar cacti with similar effectiveness (Valiente-Banuet et al., 1996; Fleming et al., 2001). Fleming et al. (2001) argued that the unreliability of *L. curasoae* in the Sonoran Desert is caused by its virtual absence in spring, when flower and bird densities can be high. Although *L. curasoae* density in south central Mexico appears similar to the Sonoran Desert, its reliability as a pollinator in these subtropical regions could be greater because (1) flower density is lower compared with the Sonoran desert cacti, resulting in a high fruit set per bat ratio, and (2) bats are present year-round (Rojas-Martinez et al., 1999).

Visit rates of birds were considerably lower compared with nocturnal visitors. Although flowers remain open until the beginning of the afternoon, the general activity concentrated in the first hours of the morning and decreased in the afternoon, perhaps due to high temperatures and a lack of nectar reward (Fig. 4). We contend that most insects acted as pollen robbers and poor pollinators. *Xilocopa* sp. was perhaps the only exception because these bumblebees spent less time in each flower and flew longer distances; thus they were potentially legitimate pollinators.

Our study showed that hawkmoths acted as nectar robbers, while *L. curasoae* was the only nocturnal pollinator. No other

bats were recorded as visitors. Although the number of captured individuals of *L. curasoae* varied in all four years of bat netting, it was always the most frequently captured species, suggesting that this species is a reliable seasonal pollinator for *S. queretaroensis*, leading to a specialized pollination system (sensu Stebbins, 1970).

Although pollination syndrome models have been challenged recently, with the argument that generalized pollination systems are more frequent than specialized ones and that plants with specialization are pollinated by a broader than expected range of animals (Wasser et al., 1996), our study showed a close association between *L. curasoae* and *S. queretaroensis*, thus suggesting that the chiropterophilic syndrome is still a useful model. Although we recognize the importance of the diurnal pollinators to support a reasonably high fruit production, their relative importance for seed production (seed set) is considerably low. The consequences of the interaction of nectar-feeding bats and columnar cactus are both proximal, because the number of propagules produced by bat pollination is higher than the production of diurnal pollinators, and ultimately, because bat pollination produced greater genetic variability than other pollinators, as shown by Nassar et al. (2003). A remaining challenge is to examine the role of pollinators, seed dispersers, and nurse plants in the population dynamics of the cactus. This has been partially done with the exclusively bat-pollinated cactus *Neobuxbaumia tetetzo* (Godínez-Alvarez et al., 2002). Future research should include the role of several pollinators and dispersers in the population dynamic of *S. queretaroensis*.

LITERATURE CITED

- AIGNER, P. A. 2001. Optimality modeling and fitness trade offs: when should plants become pollinator specialists? *Oikos* 95: 177–184.
- ALCORN, S. M., S. E. MCGREGOR, D. G. BUTLER, AND E. B. KURTZ. 1959. Pollination requirements of the sahuaro (*Carnegie gigantea*). *Cactus and Succulent Journal* 31: 39–41.
- ARIZAGA, S., E. ESCURRA, E. PETERS, F. RAMÍREZ DE ARELLANO, AND E. VEGA. 2000. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany* 87: 1011–1017.
- BAKER, H. G. 1961. The adaptations of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *Quarterly Review of Biology* 36: 64–73.
- BENZ, B., F. SANTANA, J. CEVALLOS, E. MUÑOZ, J. ROSALES, AND M. ROSALES. 1997. The structure and productivity of relict stands of pitaya (*Stenocereus queretaroensis*; Cactaceae), Jalisco, Mexico. *Economic Botany* 51: 134–143.
- CASAS, A., A. VALIENTE-BANUET, A. ROJAS-MARTINEZ, AND P. DAVILA. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 534–542.
- CASTILLO, J. P. L. 2003. Biología de la polinización de *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum, una cactácea con floración biestacional. Undergraduate thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico.
- DAFNI, A. 1992. Pollination ecology: a practical approach. Oxford University Press, New York, New York, USA.
- FAEGRI, K., AND L. VAN DER PIJL. 1979. Principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, UK.
- FLEMING, T. H., M. D. TUTTLE, AND A. M. HORNER. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41: 257–269.
- FLEMING, T. H., C. T. SAHLEY, J. N. HOLLAND, J. D. NASON, AND J. L. HAMRICK. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monograph* 71: 511–530.
- GODÍNEZ-ALVAREZ, H., A. VALIENTE-BANUET, AND A. ROJAS-MARTINEZ.

2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617–2629.
- HORNER, M. A., T. H. FLEMING, AND C. T. SAHLEY. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoological, London* 244: 575–586.
- JOHNSON, S. D., AND K. E. STEINER. 2000. Generalization vs. specialization in plant pollinator systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 140–143.
- MCDADE, L. A., AND J. A. WEEKS. 2004. Nectar in hummingbird-pollinated neotropical plants. II. Interactions with flower visitors. *Biotropica* 36: 216–230.
- MCGREGOR, F. S., M. A. STANLEY, AND G. OLIN. 1962. Pollination and pollinating agents of the Saguaro. *Ecology* 43: 259–267.
- MOLINA-FREANER, F., AND L. E. EGUIARTE. 2003. The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from northwestern Mexico: contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany* 90: 1016–1024.
- MOLINA-FREANER, F., A. ROJAS-MARTINEZ, T. H. FLEMING, AND A. VALIENTE-BANUET. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments* 56: 117–127.
- NASSAR, J. M., N. RAMIREZ, 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.
- NASSAR, J. M., J. L. HAMRICK, AND T. H. FLEMING. 2003. Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of Botany* 90: 1628–1637.
- NETER, J., M. H. KUTNER, W. WASSERMAN, AND C. J. NACHTSHEIM. 1996. Applied linear regression models, 3rd ed. Richard D. Irwin, Homewood, New Jersey, USA.
- NOBEL, P., AND E. PIMIENTA-BARRIOS. 1995. Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis*: relationships to environmental condition, net CO₂ uptake and seasonal variations in sugar content. *Environmental and Experimental Botany* 35: 17–24.
- OLESEN, J., AND P. JORDANO. 2002. Geographic patterns in plant pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83: 2416–2424.
- OLLERTON, J. 1996. Reconciling ecological process with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *Journal of Ecology* 84: 767–769.
- OLLERTON, J., AND L. CRANMER. 2002. Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: are tropical plants more specialized? *Oikos* 98: 340–350.
- PETIT, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curacao, Netherlands Antilles. *Biotropica* 27: 538–541.
- PETIT, S., AND E. FREEMAN. 1997. Nectar production of two sympatric species of columnar cacti. *Biotropica* 29: 175–183.
- PIMIENTA-BARRIOS, E., AND P. NOBEL. 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp. Cactaceae) an ancient and modern fruit crop of Mexico. *Economic Botany* 48: 76–83.
- PIMIENTA-BARRIOS, E., J. ZAÑUDO, E. YÉPEZ, E. PIMIENTA-BARRIOS, AND P. S. NOBEL. 2000. Seasonal variation of net CO₂ uptake for cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) and pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) in a semi-arid environment. *Journal of Arid Environments* 44: 73–83.
- ROJAS-MARTINEZ, A., A. VALIENTE-BANUET, M. C. ARIZMENDI, A. ALCANTARA, AND H. 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.
- SAHLEY, C. T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 83: 1329–1336.
- SAHLEY, C. T. 2001. Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist* 46: 261–271.
- SCHEMSKE, D. W., AND C. C. HORVITZ. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science* 225: 519–521.
- SLAUSON, L. A. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous Agaves in Arizona. *American Journal of Botany* 87: 825–836.
- STEBBINS, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307–326.
- VALIENTE-BANUET, A., M. C. ARIZMENDI, A. ROJAS-MARTINEZ, AND L. DOMINGUEZ-CANSECO. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103–119.
- VALIENTE-BANUET, A., A. ROJAS-MARTINEZ, M. C. ARIZMENDI, AND P. DAVILA. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452–455.
- VALIENTE-BANUET, A., A. ROJAS-MARTINEZ, A. CASAS, M. C. ARIZMENDI, AND P. DAVILA. 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., 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.
- WASER, N., L. CHITTKA, M. V. PRICE, N. M. WILLIAMS, AND J. OLLERTON. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043–1060.

Capítulo 2

VARIACIÓN TEMPORAL EN LA FENOLOGÍA Y DESPLIEGUE FLORAL DE *STENOCEREUS QUERETAROENSIS* Y EN LA EFECTIVIDAD DE LOS MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS COMO POLINIZADORES

Introducción

Las interacciones mutualistas y particularmente la polinización tienen el potencial para desarrollar diferentes niveles de dependencia a través del tiempo y el espacio (Horvitz y Schemske 1990, Herrera 2005). Las condiciones que promueven esta dependencia están relacionadas con el grado de acoplamiento entre las poblaciones que interactúan y con la magnitud de los beneficios que las poblaciones reciben como un resultado de la interacción. Por ejemplo, las plantas presentan estructuras especializadas para atraer y recompensar a sus polinizadores. Los polinizadores en cambio, divergen en la magnitud de su contribución al éxito reproductivo de la planta (Schemske y Horvitz 1984). Esta variación puede promover condiciones para la especialización sobre grupos altamente efectivos en la producción de semillas. Sin embargo, la variación espacial o temporal en las abundancias relativas de los mutualistas puede limitar la coevolución de los taxones dependientes de esta interacción mutualista (Holland y DeAngelis 2001, Holland et al. 2004). La variación temporal estocástica en las interacciones de polinización puede desencadenar un proceso de selección difusa sobre la comunidad de las poblaciones que coexisten en lugar de una selección que favorezca al polinizador más efectivo (Horvitz y Schemske 1990).

Al considerar las características florales y apertura nocturna de las flores de las cactáceas columnares, se ha estimado que la mayoría de especies (42 de 70) tienen una fuerte interacción con murciélagos nectarívoros (Valiente-Banuet et al. 1996). Sin embargo, si se analiza la contribución de los murciélagos a la producción de semillas, es posible notar variación geográfica en la interacción cactus-murciélago (Fleming et al. 2001, Cuadro 1.1). En sitios donde la importancia de los murciélagos es menor, otros polinizadores como aves e insectos, efectúan la polinización (Sahley 1996, 2001). Una de las razones que ha explicado el desfase espacial en la interacción murciélago-cactus es la escasa abundancia de murciélagos en zonas extra-tropicales (Fleming et al. 2001, Sahley 2001). La variación temporal en la abundancia de murciélagos podría afectar localmente la evolución de la especialización en los cactus (Valiente-Banuet et al. 2004). En zonas tropicales, donde se considera que la población residente del murciélago nectarívoro *Leptonycteris curasoae* tiene una fluctuación mínima en su abundancia, los cactus columnares reflejan una mayor dependencia por dependencia a la polinización nocturna (Valiente-Banuet et al. 1996, 1997 a, 1997 b, Casas et al. 1999).

La variación temporal en los componentes que definen la interacción entre los cactus tropicales y sus polinizadores (temporalidad y magnitud en la producción de

flores, la abundancia y comportamiento de los polinizadores, y el efecto de ambos en la producción de semillas) no ha sido estudiada. *Stenocereus queretaroensis* es un cactus columnar endémico a México dependiente de los murciélagos nectarívoros para la producción de semillas (Ibarra-Cerdeña et al. 2005, capítulo 1). Sin embargo, esta dependencia podría ser inestable a través del tiempo si la abundancia del polinizador entre temporadas de floración es impredecible, favoreciendo un sistema de polinización generalista (Herrera 1996, pero ver Minkley et al. 2000).

En este estudio, se evaluó la variación temporal en componentes de cantidad de las interacciones de polinización (Herrera 1999). Las hipótesis de este trabajo fueron que (1) la fenología floral de *S. queretaroensis* afectaba la abundancia de los murciélagos en la misma temporada y que (2) la especialización de la interacción se mantiene a través del tiempo.

Materiales y métodos

Área de estudio

El valle de Autlán-El Grullo se localiza al suroeste del estado de Jalisco, entre las coordenadas geográficas 19°34'30" a 19°53'50" de latitud Norte y 104°04'00" a 104°53'50" de longitud Oeste (Figura 1). El clima se clasifica como semiseco en otoño e invierno y subcálido y subhúmedo en primavera y verano, sin cambio térmico invernal bien definido y con precipitaciones anuales que oscilan entre los 600 y los 1000 mm, temperaturas medias anuales del orden de 20 a 28° C y una precipitación promedio de 997.5 milímetros, con régimen de lluvias en los meses de junio a septiembre. Los vientos dominantes soplan en dirección suroeste y oeste (COPLADE, 1996). La vegetación del valle está compuesta principalmente de bosque tropical caducifolio, bosque tropical espinoso y zonas agrícolas, mientras que en las partes medias y altas se encuentra encinar caducifolio o roblada y relictos de bosque tropical subcaducifolio. Sus características fisonómicas principales son el tamaño pequeño de las especies arbóreas, que normalmente tienen de 5 a 15 metros de altura, y el que la mayoría de las especies pierden sus hojas por un periodo de cinco a siete meses; esto provoca un contraste fisonómico enorme entre la época seca y la de lluvias (Vázquez et al., 1995; Cuevas et al., 1998; Balvanera et al., 2000; INE, 2000).

Algunas de las especies más importantes reportadas para este tipo de vegetación en la zona son: *Lysiloma acapulcense*, *L. microphyllum*, *Jacaratia mexicana*, *Amphipterygium adstringens*, *Cochlospermum vitifolium*, *Ceiba aesculifolia*, *Pseudobombax ellipticum*, *Bursera* spp., *Heliocarpus terebinthinaceus* y *Pachycereus pecten-aboriginum* (A. Solís, Universidad de Guadalajara, com. pers.). El bosque tropical espinoso se encuentra distribuido en manchones dentro del Bosque Tropical Caducifolio; Las especies dominantes son: *Pithecellobium acatlense*, *Ziziphus mexicana*, *Celtis caudata*, *Perekiopsis diguetii*, *Guaiacum coulteri*, *Stenocereus queretaroensis*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Caesalpinia cacalco*, *Lysiloma tergeminum* y *Morisonia americana*; *Jacuinia macrocarpa* y *Tillandsia* spp. son epífitas frecuentes. En lugares más perturbados dominan matorrales espinosos de *Opuntia* spp, *Mimosa* spp y *Acacia* spp (Vázquez et al., 1995). La zona agrícola se encuentra en la parte central del valle;

donde principalmente se cultivan caña de azúcar, maíz, frijol, algunas cucurbitáceas y pequeños huertos frutales (Vázquez et al., 1995). En la actualidad muchos de los cultivos de alimentos básicos están siendo remplazados por los cultivos comerciales de agave azul.

Fenología

La duración de la temporada de floración y el despliegue floral (cantidad de flores por individuo) se estimó para los años 2002, 2003 y 2004. Se marcaron y censaron para conteos quincenales de flores abiertas 20 individuos en 2002. Estos mismos individuos fueron censados en 2003 y en 2004 se adicionaron 10 individuos más. Los individuos se eligieron aleatoriamente en una zona de alta densidad de plantas de *S. queretaroensis* sobre un transecto de 1 km. Todas las flores abiertas la noche anterior fueron contadas. Los conteos iniciaron cada año en el mes de febrero cuando se observaron botones florales maduros y concluyeron dos semanas después de no registrar botones florales en ninguna de las plantas censadas. La zona de estudio se visitó una vez al mes durante los tres años después de la temporada de floración, para registrar la posibilidad de un segundo evento de floración. Debido a que las fechas de censos difirieron entre años, se estimó la cantidad de flores producidas para dos fechas por mes (1 y 15) integrando la cantidad de flores para los días señalados a partir de las fechas de conteo.

Abundancia de murciélagos

Se colocó una red de niebla en la entrada de dos cuevas que sirven de refugio a los murciélagos nectarívoros *Glossophaga soricina* (Cueva San Francisco, 19°50'27" N y 104°20'40" O; 1380 msnm) y *Leptonycteris curasoae* (Cueva Cucusiapa, 19°43'55" N y 104°07'08" O; 998 msnm) que pertenecen a la subfamilia Glossophaginae (Phyllostomidae). Estas fueron las únicas cuevas de la región con presencia de murciélagos nectarívoros. No se encontraron refugios de *Choeronycteris curasoae* y *Musonycteris harrisoni*. Las redes se colocaron desde las 20:00 hasta las 24:00 hrs. una vez al mes desde Febrero hasta Julio en 2003 y en 2004. A los individuos capturados se les identificó a especie, se les colocó un collar plástico con cuentas de colores para formar números consecutivos y se les liberó. Las capturas de murciélagos fueron analizadas mediante una X^2 de independencia, para comparar las frecuencias observadas entre los dos años. Las frecuencias observadas por mes fueron analizadas con la misma prueba utilizando la corrección de Yates para 1 grado de libertad. (Zar 1999).

La relación entre la abundancia de flores y murciélagos se estimó con un análisis de regresión lineal simple con el paquete SPSS 10.0 (SPSS Inc. Chicago Illinois, USA). Para la regresión se calculó la abundancia relativa de flores y murciélagos extrayendo el cociente de cada observación entre el promedio para cada año.

Visitas florales

Se filmaron flores individuales con una videocámara convencional Sony DCR TRV 740 en las temporadas de floración del 2003 y 2004. Se utilizó la opción Night Shot con una lámpara infrarroja (IRLamp6, Wildlife Engineering Inc, USA), lo que permitió filmar las flores desde una distancia promedio de 6m con la videocámara instalada en un tripí a 1.80 m del suelo. La videocámara se instaló desde las 20:00 hrs. hasta las 0:04

hrs., cuando las visitantes nocturnos cesaron su actividad. Se identificaron a los visitantes nocturnos hasta especie debido a que la nitidez de la grabación permitió observar con claridad las características corporales distintivas de las especies de mamíferos. Sin embargo, solo fue posible identificar a los invertebrados hasta familia, por lo se le menciona por el nombre de la familia Sphingidae. Se analizó si la frecuencia observada por tipo de visitas (legítimas-cuando el visitante hacia contacto con las estructuras reproductivas de la flor ó ilegítimas, si no había contacto) fue independiente del año usando una prueba de X^2 de independencia. La comunidad de visitantes se analizó con el índice de dominancia de Berger-Parker (Magurran 1988), y se comparó entre los dos años en los que se estudió a los visitantes. Este índice permite reconocer comunidades dominadas por una especie. El índice tiene un rango de 0 a 1 y se consideró que *S. queretaroensis* tendría un sistema especialista si el valor del I B-P era cercano a 1.

Colecta de semillas

Se colectaron frutos excluidos de polinizadores diurnos de *S. queretaroensis* en los tres años de estudio (excepto en 2002, cuando se colectaron frutos que no fueron excluidos). La colecta se realizó un mes después del pico de floración en los tres años, esperando colectar los frutos producto de la fecundación de flores en el momento de mayor probabilidad de presencia de polinizadores. Los frutos colectados fueron congelados para su posterior procesamiento en el laboratorio. Las semillas se contaron por gravimetría (excepto las semillas de frutos colectados en 2003) contando y pesando 50 semillas y, calculando el total, por regla de tres (Fleming et al. 2001). La cantidad de semillas por fruto, entre años, fue analizada estadísticamente por medio de una ANOVA de una vía; las comparaciones múltiples posteriores se analizaron con la prueba LSD. Se comparó el peso de las 50 semillas entre 2002 y 2004 mediante una *t* de student y, se validó el uso de estadística paramétrica usando la prueba de las medias de Levene's. Estas pruebas se realizaron utilizando el paquete estadístico SPSS 10.0 (SPSS Inc. Chicago Illinois, USA).

Resultados

Fenología

Stenocereus queretaroensis presentó una única temporada de floración durante invierno-primavera en los tres años de muestreo. No obstante, el inicio, la duración y la cantidad de flores producidas variarían notablemente entre años (Figura 2). EL patrón de despliegue floral fue similar entre 2002 y 2004, con una temporada más corta, similar cantidad de flores y variación entre individuos. Sin embargo, el inicio de la floración fue más temprano en 2002 con un desfase aproximado de un mes entre estos años. En contraste, en 2003, el periodo de floración fue mayor, abarcando el tiempo en el que las plantas produjeron flores en 2002 y en 2004, pero con un número notablemente inferior en la cantidad de flores por individuo y una variación entre individuos, también inferior comparada con los otros años (Figura 2).

Abundancia de murciélagos

El número de murciélagos capturados varió entre especies, meses y años (Figura 3). Las cuevas visitadas fueron utilizadas de modo excluyente por las dos especies.

Leptonycteris curasoae fue capturado en la cueva de Cucusiapa y su abundancia fue notablemente mayor que *Glossophaga soricina* (328 vs. 67 individuos), especie que fue capturada solamente en la cueva de San Francisco. La abundancia de murciélagos de cada especie fue mayor en 2003 (*L. curasoae* = 187; *G. soricina* = 40) que en 2004 (*L. curasoae* = 141; *G. soricina* = 27). El número de capturas por mes entre años para *L. curasoae* fue diferente ($X^2 = 78.04$; g.l. = 5; $P < 0.001$), pero no se encontraron diferencias significativas en el número de capturas para los dos años en *G. soricina* ($X^2 = 8.132$; g.l. = 5; $P > 0.05$). El número de capturas de *L. curasoae* fue estadísticamente diferente en febrero, marzo, siendo más abundante en 2004 y en mayo, cuando fue más abundante en 2003. No se tuvieron recapturas de los individuos marcados.

El análisis de regresión entre la abundancia relativa de flores y la abundancia relativa de los murciélagos nectarívoros no fue significativo en ninguno de los casos (Figura 4). El valor de la pendiente, sin embargo, sugiere una relación positiva para el caso de *L. curasoae* en 2003 y 2004, siendo mayor en 2004 (Figura 4 A y B). En el caso de *G. soricina*, la relación entre la abundancia de flores y murciélagos fue negativa (Figura 4 C y D). La prueba de poder con $\alpha = 0.05$ indica que la regresión carece de poder predictivo debido probablemente a la falta de grados de libertad

Número de visitas

Se filmaron las visitas florales en 10 flores focales en 2003 y 2004, registrándose un total de 215 visitas de dos especies en 2003 (*L. curasoae* = 187 y Sphingidae = 28) y 1830 visitas de 6 especies en 2004 (*L. curasoae* = 1771, *Choeronycteris mexicana* = 24, *Glossophaga soricina* = 16, Sphingidae = 16, *Musonycteris harrisoni* = 2, y *Marmosa canescens* = 1) (Figura 5 A-F). El I de B-P tuvo un valor de 0.87 en 2003 y 0.97 en 2004, calculado a partir de la frecuencia observada de visitas de *L. curasoae* debido a que en ambos años fue el visitante más abundante. El número de visitas legítimas (contacto del visitante con las anteras o el estilo de la flor) fue mayor que las visitas ilegítimas (cuando el visitante no efectúa contacto con las estructuras reproductivas de la flor) en ambos años (Figura 6). Sin embargo, la frecuencia de visitas legítimas e ilegítimas fue diferente entre años ($X^2 = 12.57$; g.l. = 1; $P < 0.001$), con un mayor porcentaje de visitas legítimas en el 2004 que ilegítimas (Leg. = 86.9 % e Ileg. = 13.1 %), comparado con el 2003 (Leg. = 77.42 % e Ileg. = 22.58 %).

Producción de semillas

La diferencia en el número de semillas por fruto entre años fue estadísticamente significativo ($F = 5.708$; g.l. = 2; $P = 0.005$). La prueba LSD de comparaciones múltiples detectó diferencias entre los años 2002 y 2003 ($P = 0.003$), y entre 2002 y 2004 ($P = 0.031$), pero no se detectaron diferencias entre 2003 y 2004 ($P = 0.851$). El menor número de semillas por fruto se dio en 2002 (Media = 724.71; N = 42) (Cuadro 1). El peso de las semillas de frutos colectados en 2002 fue significativamente menor que el de las semillas de 2004 ($t = -3.389$; g.l. = 49; $P = 0.001$) (Figura 7). La prueba de Levene's para igualdad de varianzas que valida el uso de la *t* de student, no fue significativa ($F = 3.705$; $P = 0.06$).

Discusión

Fenología

Stenocereus queretaroensis mantuvo durante los tres años una sola temporada reproductiva, lo que concuerda con otros estudios de fenología realizados en otras zonas Jalisco (Pimienta-Barrios et al. 2000). Sin embargo, esta especie es capaz de producir flores dos veces al año en otras zonas de su distribución, como lo encontrado en Guanajuato (Castillo 2003). En la zona de estudio, *Pachycereus pecten-aboriginum* presenta un patrón fenológico similar al de *S. queretaroensis*, produciendo flores exclusivamente durante la época seca del año (Ibarra-Cerdeña et al. datos no publicados), manteniendo ese patrón en su zona norte (Desierto de Sonora; Valiente-Banuet et al. 2004) y sur de su distribución (Istmo de Tehuantepec-Oaxaca; Ibarra-Cerdeña y Sánchez-Cordero, datos no publicados). Otras especies de cactáceas columnares pueden presentar patrones bimodales como *Stenocereus griseus* en Venezuela (Ruiz et al. 2000) o multimodales como la misma especie en Curacao (Petit 2001). La variación temporal y geográfica en la fenología floral de las cactáceas columnares se ha interpretado como el resultado de (1) la interacción planta-ambiente (Nobel y Pimienta-Barrios 1995) y (2) la interacción planta-polinizador (Fleming et al. 2001). *Stenocereus queretaroensis* tiene variación geográfica en el número de temporadas de floración a lo largo del año y variación temporal en la cantidad de flores y amplitud de la temporada de floración.

Abundancia de murciélagos nectarívoros

Las cuevas que fueron monitoreadas solo fueron usadas como refugios por *Leptonycteris curasoae* (cueva Cucusiapa) y *Glossophaga soricina* (cueva San Francisco). Aunque en este estudio fueron registradas otras especies de murciélagos como visitantes florales (*Choeronycteris mexicana* y *Musonycteris harrisoni*) y se sabe que usan cuevas como refugios (Arita 1993), ninguna de las cuevas exploradas (seis en total) fueron utilizadas por estas especies, por lo que no fue posible cuantificar su abundancia. *Choeronycteris mexicana* fue capturada en 2001, 2002 y 2003 en las pitayeras (Ibarra-Cerdeña et al. 2005, capítulo 1), por lo que a pesar de su baja abundancia relativa, no se considera un visitante esporádico. *Musonycteris harrisoni* puede, sin embargo, haber sido atraído por la elevada cantidad de flores en 2004. Aunque en 2002 se presentó una producción floral equivalente al 2004, el hecho de que el inicio de la floración en la zona de estudio fuera temprano pudo haber coincidido con la fenología de otras plantas preferidas por este murciélago (Ej. Bombacáceas, Quesada et al. 2003) y, por esa razón, no fue capturada en las pitayeras.

Se esperaba que la abundancia de los murciélagos estaría en relación con la abundancia de recursos florales producidos en la misma temporada. El análisis de regresión realizado para poner a prueba esta hipótesis no tuvo el poder predictivo para modelar esta relación, sin embargo las tendencias encontradas sugieren que la abundancia de las flores podrían determinar el arribo de murciélagos al área estudiada. En el 2004, se capturaron menos murciélagos de ambas especies en contra de lo que se esperaba. Se pueden descartar como fuentes de esta variación, dinámicas propias de cada especie y factores relacionados con las cuevas, ya que las dos especies en las dos cuevas presentaron la misma tendencia. Es posible que factores que operen sobre el nivel de

especie, como el clima ó una mayor abundancia de recursos florales en otras regiones, fueran responsables de esta variación. *Leptonycteris curasoae* es considerada una especie migratoria (Cockrum 1991), y se ha sugerido que la disponibilidad de flores y frutos en intervalos latitudinales es una de las principales causas para este comportamiento (Fleming y Eby 2003). Además, por su tamaño corporal, puede tener ámbitos de vuelo muy grandes en la búsqueda de alimento, superando los 100 km de distancia lineal (Horner et al. 1998). *Glossophaga soricina* es considerada una especie residente (Fleming 1993) y, por su tamaño, tiene ámbitos de vuelo reducidos (de 2 a 4 ha., Heithaus et al. 1975, Lemke 1984). Se desconoce si la cantidad de flores de otras especies en la región u otras zonas cercanas con hábitats continuos como la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán o la RB de Chamela-Cuixmala, atrajeron con mayor éxito a los murciélagos y, por consiguiente, éstos cambiaron de refugios; sin embargo, el elevado número de visitas registrado en 2004 y, el hecho de que las zonas mencionadas anteriormente se encuentran dentro del intervalo de movimiento de *L. curasoae*, no apoyan esta posibilidad.

El número de capturas de *L. curasoae* tuvo un patrón entre meses que sugiere una correlación con la fenología de *S. queretaroensis* en 2003 y 2004. En febrero y marzo del 2004, las plantas tuvieron más flores que en 2003, y la abundancia de esta especie de murciélago corresponde con la cantidad de flores. No obstante en abril, durante el pico de producción de flores en 2003 y 2004, la abundancia de *L. curasoae*, no difirió entre años. En mayo de 2004, las plantas dejaron de producir flores y la abundancia de *L. curasoae* disminuyó dramáticamente sin una recuperación significativa. El arribo y abandono de los refugios siguen una dinámica progresiva siguiendo la magnitud en la disponibilidad de recursos florales, por lo que se considera que la disponibilidad de recursos florales en la misma temporada determina la variación mensual de *L. curasoae*.

Una manera de interpretar los datos de abundancia total y mensual, es que probablemente la cantidad de flores producidas durante 2003 pudo tener una influencia sobre la abundancia de murciélagos en 2004. Asimismo, la abundancia de murciélagos en 2003, pudo estar influida por la cantidad de flores en 2002. Aunque para validar esta hipótesis, sería necesario un estudio de largo plazo que relacione la abundancia de murciélagos, con la cantidad de flores del año anterior; se considera, sin embargo, que este trabajo aporta evidencia altamente sugerente en este sentido.

Se ha propuesto que la abundancia de *L. curasoae* tiene un efecto sobre la demografía de especies que poliniza, particularmente en el mantenimiento de la proporción sexual del cactus trioico *Pachycereus pringlei* (Fleming et al. 1994), aunque no se encontraron evidencias a favor de esta hipótesis (Molina-Freaner et al. 2003), o bien, que la abundancia, interpretada como tasa de visitas, puede tener un efecto sobre la función femenina, incrementando la probabilidad de fecundación de óvulos; no obstante, esto tampoco ha sido demostrado (Arias 2005). A partir del presente trabajo, se propone que la abundancia de *L. curasoae* es una consecuencia del patrón fenológico y que la variación en la tasa de visitas, afecta con mayor intensidad la función masculina, por la dispersión del polen, que la función femenina. Esta idea se basa en el hecho de que, por su tamaño, los murciélagos son capaces de depositar más granos de polen que la cantidad

de óvulos presentes en el ovario y que, a pesar de bajas tasas de visita, no se afecta negativamente la tasa de fecundación (Arias 2005, Ibarra-Cerdeña et al. 2005). Esto confiere una enorme ventaja para una planta autoincompatible como *S. queretaroensis* (Ibarra-Cerdeña et al. 2005) y soportan la hipótesis de que las plantas hermafroditas autoincompatibles han evolucionado más como donantes de polen que como receptores de polen (Stanton et al. 1986).

Número de visitas

La comunidad de visitantes florales nocturnos estuvo compuesta por 2 especies en 2003 y 6 especies en 2004. Solamente *L. curasoae* y un esfingido no identificado fueron detectados en ambos años. Aunque la cueva con presencia de *G. soricina* se encuentra a menos de 10 km de los sitios donde se filmaron las flores, no se registraron visitas de esta especie en 2003 y muy escasamente en 2004. Este hallazgo se puede interpretar de dos maneras no excluyentes; (1) *L. curasoae* es una especie que depende de *S. queretaroensis* para alimentarse y, las otras especies como *G. soricina*, son más generalistas y pueden aprovechar flores de otras especies, por lo que *L. curasoae* debe aprovechar su capacidad de movimiento para utilizar los recursos de los cactus en función de su dispersión espacial y, (2), la escasa disponibilidad de flores en 2003 pudo desencadenar interacciones competitivas que provocaron el desplazamiento de especies con menor habilidad que *L. curasoae* para acceder a las flores. Existe evidencia que apoya estas dos posibilidades, aunque en la mayoría de los casos, la información es anecdótica y no ha sido probada de modo experimental. A *L. curasoae* se le ha clasificado como especialista en el consumo de néctar, polen y frutos de cactus columnares (Fleming et al. 1993, Godinez-Alvarez et al. 2002, Nassar et al. 2003). Sin embargo, trabajos realizados en la región de estudio y zonas aledañas, han demostrado que esta especie es capaz de alimentarse de todas las especies con antesis nocturna (Stoner 2002, Ibarra-López 2005), inclusive el espectro taxonómico de especies que componen la dieta de *G. soricina*, fue menor que la de *L. curasoae* (Ibarra-López 2005).

En este trabajo se registraron 58 visitas de *L. curasoae* en parejas, que fueron interpretadas como interacciones antagonistas, por la permanencia en la flor. En un trabajo realizado en el estado de Oaxaca, en el que se filmó la visita de animales nocturnos en flores de *Stenocereus stellatus*, se demostró que el patrón de alimentación de *Choeronycteris mexicana*, estuvo negativamente afectado por la presencia de *L. curasoae*; inclusive se reportó una interacción de agresión física de *L. curasoae* sobre *C. mexicana* (Arias 2005). Lemke (1984), reportó agresiones intraespecíficas de *Glossophaga soricina* en defensa de flores, cuando los recursos son escasos. En este estudio, se sugiere que la amplitud de la comunidad de polinizadores nocturnos, esta afectada por la cantidad de recursos florales y, que *L. curasoae*, es un competidor exitoso por el consumo de estos recursos.

A pesar de que la abundancia de *L. curasoae* y *G. soricina* fue menor en 2004, el número de visitas registradas fue casi diez veces mayor, que en 2003, lo que sugiere que, los murciélagos usan más intensamente los parches de recursos. Debido a que no se realizó un análisis del uso del espacio por parte de los murciélagos, no fue posible conocer con precisión la relación entre la concentración de recompensas florales y el

movimiento de los murciélagos. Sin embargo, considerando que la cueva estudiada es probablemente la única que contiene a la población de *L. curasoae* en la región, la relación entre la abundancia de murciélagos y la tasa de visitas, sugiere que estos polinizadores concentraron su tiempo de alimentación en sitios de alta densidad de recursos.

El polinizador más frecuente de *S. queretaroensis* fue *L. curasoae* en los dos años en los que se filmaron las visitas de nectarívoros nocturnos. En un estudio previo (Ibarra-Cerdeña et al. 2005, Capítulo 1), se propuso que *L. curasoae* sería el polinizador más efectivo de *S. queretaroensis*, siguiendo el concepto propuesto por Stebbins (1970). Esta hipótesis se basó en las características florales y antesis nocturna de la planta, la mayor abundancia relativa *L. curasoae* en cuatro años consecutivos en las pitayeras con respecto a los otros murciélagos nectarívoros y al acoplamiento del comportamiento de alimentación con la dinámica de secreción de néctar en las flores. Tomando en cuenta la proporción de visitas florales realizadas por esta especie, con respecto a los otros visitantes florales en los dos años consecutivos, se considera que esta hipótesis se apoya. La especialización en la polinización de *S. queretaroensis* varió entre los años, siendo mayor en 2004 cuando la cantidad de flores superó a la observada en 2003. En este trabajo se presentó una aparente paradoja, ya que mientras el índice de dominancia del polinizador principal fue mayor, también la comunidad de visitantes florales nocturnos aumentó de dos especies en 2003 a seis especies en 2004. Se considera que la cantidad de flores determina el grado de especialización en su interacción con *L. curasoae*. La especialización de *S. queretaroensis* a este tipo de polinización origina al mismo tiempo una oportunidad para otras especies nectarívoras que pueden alimentarse de una flor que carece de barreras para impedir la explotación del néctar por especies rebadoras o poco efectivas.

Producción de semillas

Se ha considerado que el valor más adecuado para medir la efectividad de los polinizadores, es el número de semillas, debido a que esta es una manera directa del éxito reproductivo (Schemske y Horvits 1984, Fleming y Sosa 1994). La producción de semillas inducida por la polinización de *L. curasoae* durante 2003 y 2004 sugiere que, independientemente de la cantidad de flores disponibles la planta alcanza un alto valor reproductivo mediado por el polinizador, por lo que la interacción con este murciélago es benéfica para la reproducción sexual de *S. queretaroensis*. El año en el que la producción nocturna de semillas fue mayor, se dio en 2003 y, probablemente, la escasa cantidad de flores y la mayor abundancia de murciélagos garantizaron visitas legítimas en una mayor cantidad de frutos, como se puede ver en el número mínimo de semillas, el cual fue más grande que lo encontrado para los otros años (Cuadro 1). La menor cantidad de semillas por fruto, se produjo en 2002 y, probablemente, el inicio temprano de la floración no coincidió con el arribo de los murciélagos migratorios (Fleming y Eby 2003), por lo que las plantas dependieron en mayor grado de polinizadores diurnos alcanzando niveles bajos de fecundación de óvulos, como se demostró en los experimentos controlados de polinización expuestos en el capítulo 1 (Ibarra-Cerdeña et al. 2005). Sin embargo, dos hechos ponen en duda esta posibilidad; (1) debido a que las flores de *S. queretaroensis* maduran en la noche, los murciélagos tienen la posibilidad de polinizar las flor antes que

los visitantes diurnos y (2) la calidad de las semillas producidas en 2002, inferida por su peso, sugiere que factores intrínsecos, como la limitación por recursos, jugaron un papel más importante en el éxito reproductivo de *S. queretaroensis* en ese año.

Literatura citada

Arias-Coyotl, E. 2005. 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. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico DF.

Arita, T. H. 1993. Conservation biology of the cave bats of México. *Journal of Mammalogy*. 74(3): 693-702.

Balvanera, P., A. Islas, E. Aguirre, y S. Quijas. 2000. Las Selvas Secas. *Revista Ciencias*. 57: 19-24.

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

Castillo, J. P. L. 2003. Biología de la polinización de *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum, una cactacea con floración biestacional. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México DF.

Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats, *Leptonycteris sanborni*, family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*. 62(2): 181-202.

COPLADE. 1996. www.jalisco.gob.mx/organismos/coplade/regional/index.html

Cuevas, G. R., N. M. Nuñez, L. Guzmán, y F. J. M. Santana. 1998. El bosque tropical caducifolio de la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. *Boletín IBUG*. 5: 445-491.

Fleming, T. H., S. Maurice, S. Buchmann, y M. D. Tuttle. 1994. Reproductive biology and the relative fitness of males and females in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei*. *American Journal of Botany*. 81: 858-867.

Fleming, T. H., R. A. Nuñez, y L. S. Stenrberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrants and non-migrants nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope análisis. *Oecologia*. 94: 72-75.

Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason, y J. L. Hamrick. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monograph*. 71: 511-530

- Fleming, T.H. y P. Eby. 2003. *Ecology of bat migration*. En: T. Kunz y B. M. Fenton (Editores). *Bat Ecology*. Pp 156-208. The University of Chicago Press. Chicago. USA.
- Fleming, H. T. y Sosa, J. V. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy*. 75(4): 845-851.
- Godinez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet, y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*. 83: 2617-2629
- Heithaus, R., Opler, P. y Baker, H. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology*. 55: 412-419
- Herrera C. M. 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system. *Oecologia*. 80: 241-248.
- Herrera C.M. 2005. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of Botany*. 92: 13-20
- Herrera, C. M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insects pollinators: a devil's advocate approach. In D. G. Lloyd y S. C. H. Barrett (eds.). *Floral Biology*. 65-87. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Holland, N., D. L. DeAngelis. 2001. Population dynamics and the ecological stability of obligate pollination mutualisms. *Oecologia*. 126: 575-586.
- Holland, N., D. L. DeAngelis, y S. T. Schultz. 2004. Evolutionary stability of mutualism: interspecific population regulation as an evolutionarily stable strategy. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 271: 1807-1814.
- Horner, M. A., Fleming T. H., y C. T. Sahley. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology (London)*. 244: 575-586.
- Horvitz C. C., y D. W. Schemske. 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology*. 71: 1085-1097.
- Ibarra-Cerdeña, C. N., L. I. Iñiguez-Dávalos, 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: 503-509.
- Ibarra-López, M. P. 2005. Variación estacional de la dinámica poblacional y hábitos alimentarios en poblaciones de murciélagos nectarívoros en poblaciones de murciélagos

nectarívoros en el valle de Autlán, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla.

INE (Instituto Nacional de Ecología). 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Instituto Nacional de Ecología. México. 201 pp.

Lemke, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology*. 65: 539-548.

Magurran, A. 1988. Diversidad ecológica y su medición. Vedral. Barcelona, España. 200 pp.

Minckley, R. L., J. H. Cane, y L. Kevin. 2000. Origins and ecological consequences of pollen specialization among desert bees. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 267: 265-271.

Molina-Freaner, F., M. Cervantes-Salas, D. Morales-Romero, S. Buchmann, y T. H. Fleming. 2003. Does the pollinator abundance hypothesis explain Geographic variation in the breeding system of *Pachycereus princglei*. *International Journal of Plant Sciences*. 164: 383-393.

Nassar, J. M., H. Beck, L. Da S. L. Sternberg, y T. H. Fleming. 2003. Dependence on cacti and agaves in nectar-feeding bats from Venezuela arid zones. *Journal of Mammalogy*. 84: 106-116.

Nobel. P. S., y E. Pimienta-Barrios. 1995. Monthly stem elongation for *Stenocereus queretaroensis* relationships to environmental condition, net CO₂ uptake, and seasonal variation in sugar content. *Environmental and Experimental Botany*. 35: 17-24.

Petit, S. 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curacao. *Journal of Arid Environments*. 49: 521-531.

Pimienta-Barrios, E., J. Zañudo, E. Yopez, E. Pimienta-Barrios, y P. S. Nobel. 2000. Seasonal variation of net CO₂ uptake for cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) and pitayo (*Stenocereus queretaroensis*) in a semiarid environment. *Journal of Arid Environments*. 44: 73-83.

Quesada, M., K. E. Stoner, V. Rosas-Guerrero, C. Palacios-Guevara, y 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.

Ruiz, P., M. Santos, y J. Cavelier. 2000. Estudio fenológico de cactáceas en el enclave seco de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica*. 32: 397-407

- Sahley, C. T. 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany*. 83: 1329-1336.
- Sahley, C. T. 2001. Vertebrate pollination, fruit production, and pollen dispersal of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist*. 46: 261-271.
- Schemske D. W. y C. C. Horvitz. 1984. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. *Science*. 225: 519-521.
- Stanton, M. L., A. A. Snow y S. N. Handel. 1986. Floral Evolution: Attractiveness to pollinators increases male fitness. *Science*. 232: 1625-1627.
- Stebbins, L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1: 307-326.
- Stoner, k. E. 2002. *Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala*. En: Historia Natural de Chamela (Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada, eds.). Instituto de Biología, UNAM. México. Pp 379-395.
- Valiente-Banuet, A. Arizmendi, M.Rojas-Martínez, A. y Dominguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M.C., Dávila, P. 1997 a. 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., Rojas-Martínez, A, Casas, A., Arizmendi, M.C. y Dávial, P. 1997 b. 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., F. Molina-Freaner, A. Torres, M. C. Arizmendi y A. Casas. 2004. Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany*. 91: 850-855.
- Vazquez, G., A. R. G. Cuevas, T. S. Cochrane, H. H. ILDIS, F. J. M. Santana, y L. Guzmán. 1995. Flora de Manantlán. SIDA, Botanical Miscellany. 13: 312 pp.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical Análisis. Prentice Hall. 4Th. Ed. New Jersey. USA

Leyendas de cuadros y figuras

Figura 1. Área de estudio.

Figura 2. Promedio y EE de flores producidas por planta en tres años de censos durante la temporada de floración. 2002 (círculos negros), 2003 (triángulos) y 2004 (círculos claros).

Figura 3. Número de individuos capturados en dos cuevas del valle de Autlán, durante la temporada de floración de *S. queretaroensis*. El número de capturas, por mes y entre años para *L. curasoe* fue diferente ($X^2 = 78.04$; g.l. = 5; $P < 0.001$). No se encontraron diferencias significativas entre el número de capturas para los dos años en *G. soricina* ($X^2 = 8.132$; g.l. = 5; $P > 0.05$). Los asteriscos sobre las barras indican diferencias significativas ($P < 0.025 = **$; $P < 0.005 = ***$).

Figura 4. Análisis de regresión entre la abundancia relativa de flores y la abundancia relativa de murciélagos en 2003 y 2004. (A) $R^2 = 0.17$, $F = 0.6$, $P = 0.5$; (B) $R^2 = 0.45$, $F = 2.48$, $P = 0.21$; (C) $R^2 = 0.3$, $F = 1.32$, $P = 0.33$; (D) $R^2 = 0.19$, $F = 0.12$, $P = 0.75$. No se muestran las ecuaciones debido a que ninguna regresión resultó significativa

Figura 5. Visitantes florales nocturnos de *Stenocerus queretaroensis*. A, visita ilegítima de *Leptonycteris curasoe*; B, visita legítima de *L. curasoe*; C, Interacción de agresión de dos individuos de *L. curasoe*; D, *L. curasoe* marcado en la mina Cucusiapa filmado en una flor; E, robo de nectar por esfíngido; F, enfrentamiento entre dos individuos de *L. curasoe*

Figura 6. Número de visitas florales legítimas e ilegítimas registradas en 2003 y 2004 en 10 flores focales en cada año. La proporción de visitas legítimas e ilegítimas en cada año fue distinta entre 2003 y 2004 ($X^2 = 12.57$; g.l. = 1; $P < 0.001$). El asterisco entre las barras indica diferencias significativas.

Figura 7. Promedio del peso de 50 semillas producidas en 2002 y 2004; el asterisco denota diferencias significativas ($t = -3.389$; g.l. = 49; $P = 0.001$).

Cuadro 1. Análisis de varianza de la producción de semillas de *Stenocereus queretaroensis* en tres años consecutivos (2002, 2003 y 2004). Diferentes letras en la

columna de las medias indican diferencias significativas con la prueba de comparaciones múltiples LSD. Se presentan también otros parámetros estadísticos.

| Especie | Año | N | Media | EE | Min | Max |
|---|------|----|----------|-------|-----|------|
| <i>Stenocereus queretaroensis</i> $F = 5.708$ $df = 2$ $P = 0.005$ | 2002 | 42 | 724.71a | 40.59 | 227 | 1283 |
| | 2003 | 24 | 923.25b | 42.67 | 613 | 1362 |
| | 2004 | 12 | 906.45ab | 83.24 | 526 | 1483 |

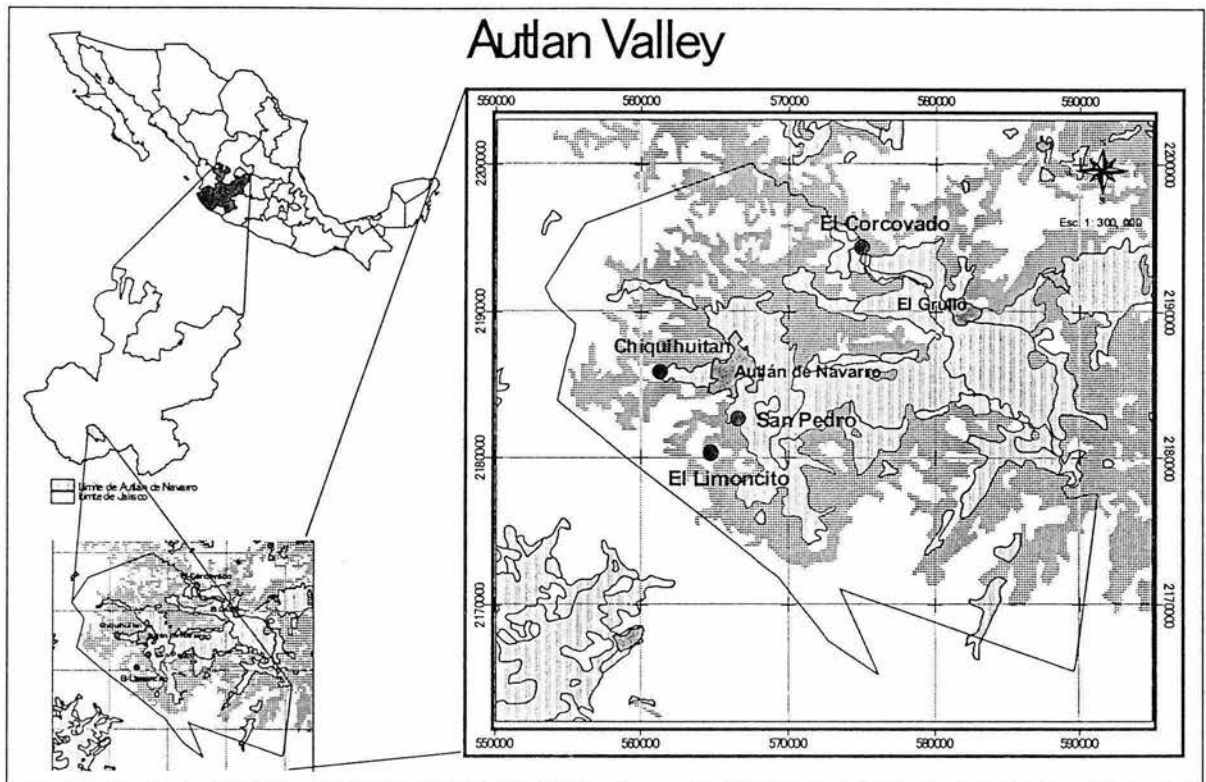


Figura 1.

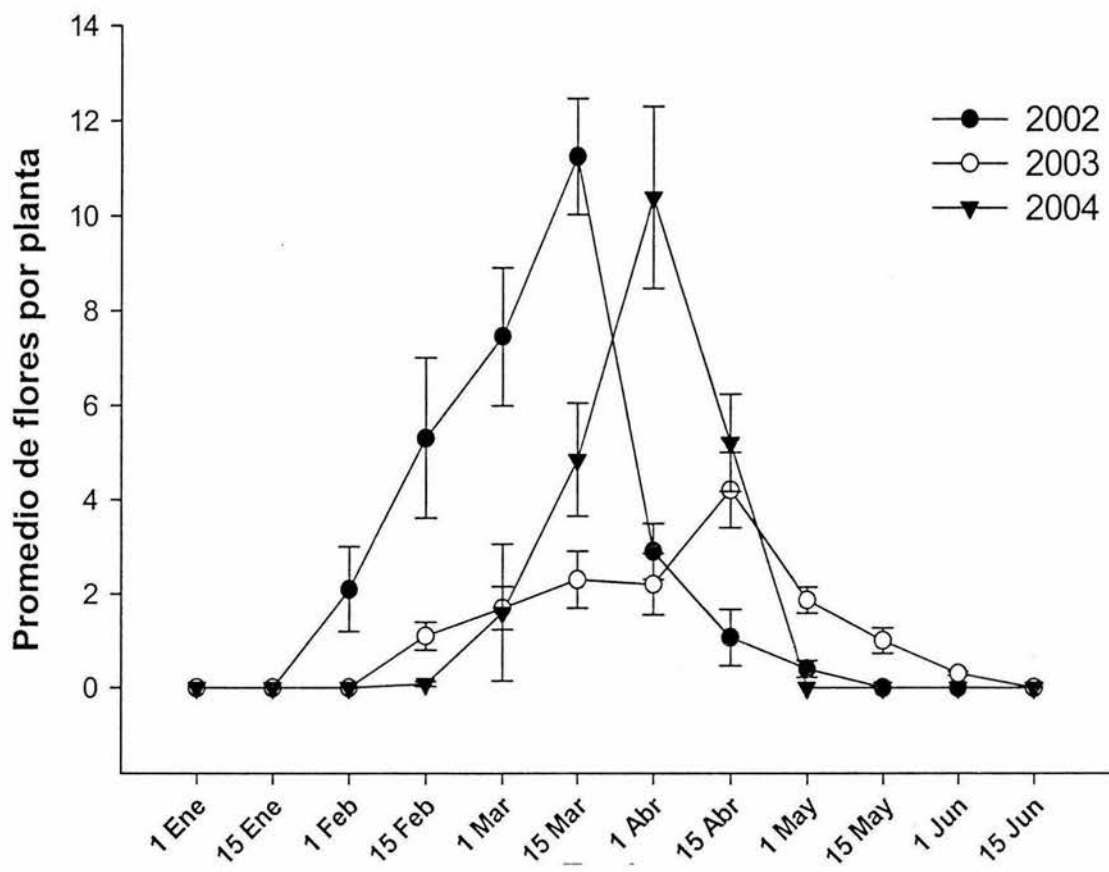


Figura 2.

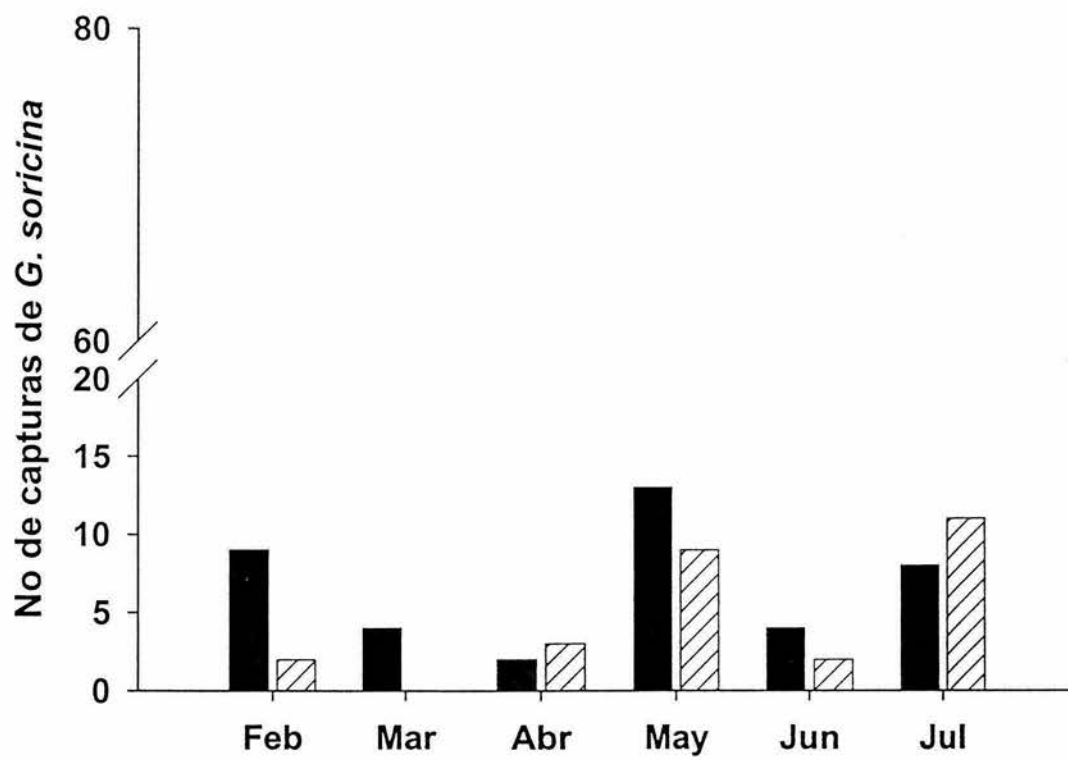
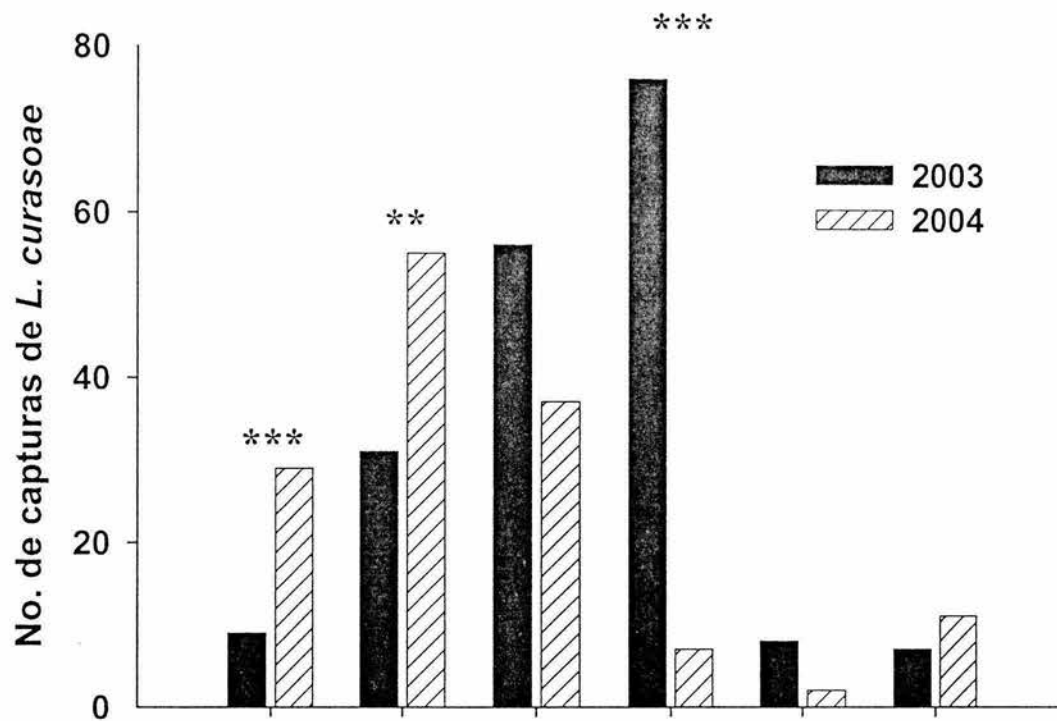


Figura 3.

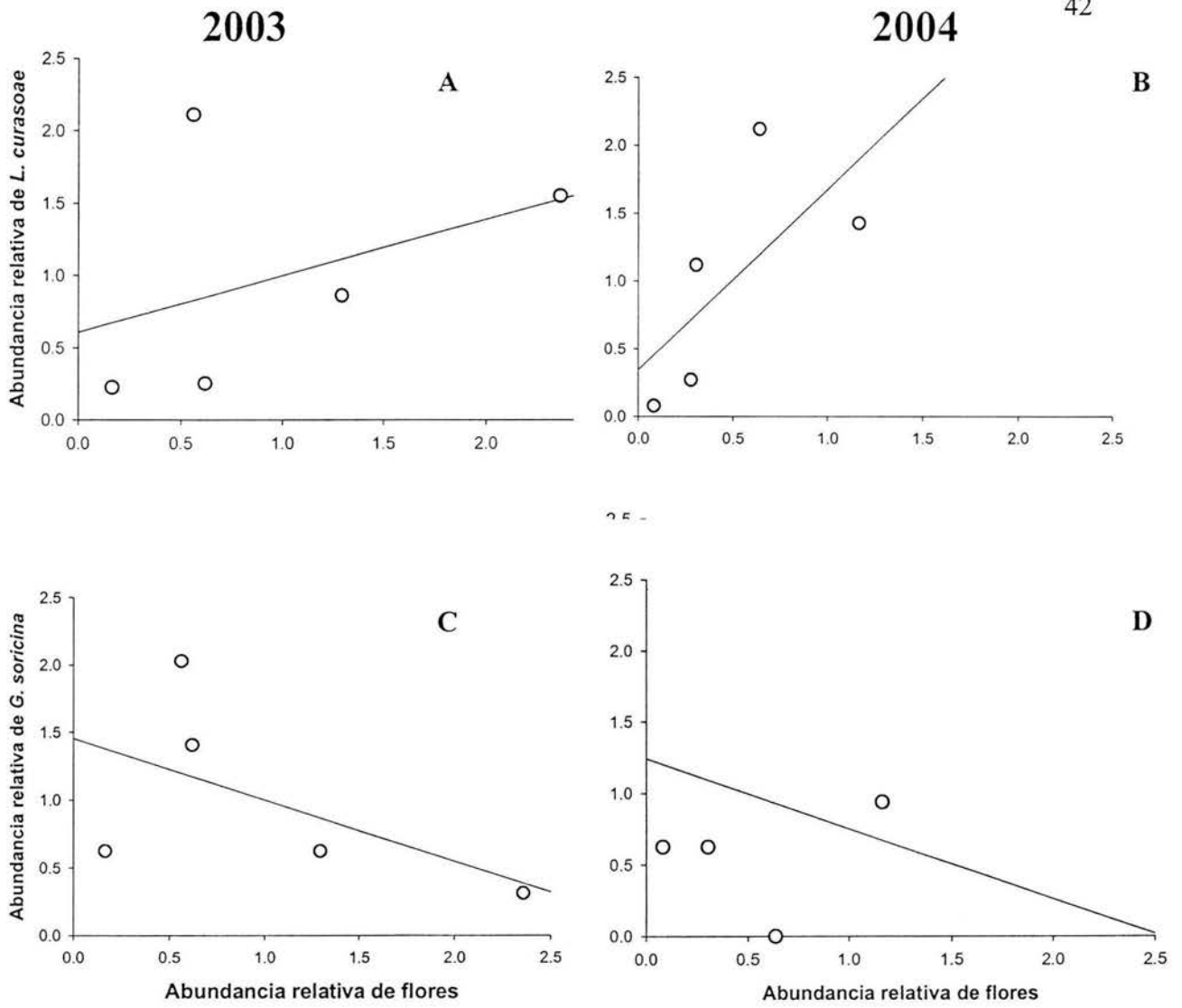


Figura 4



Figura 5

Falta página

N° 44

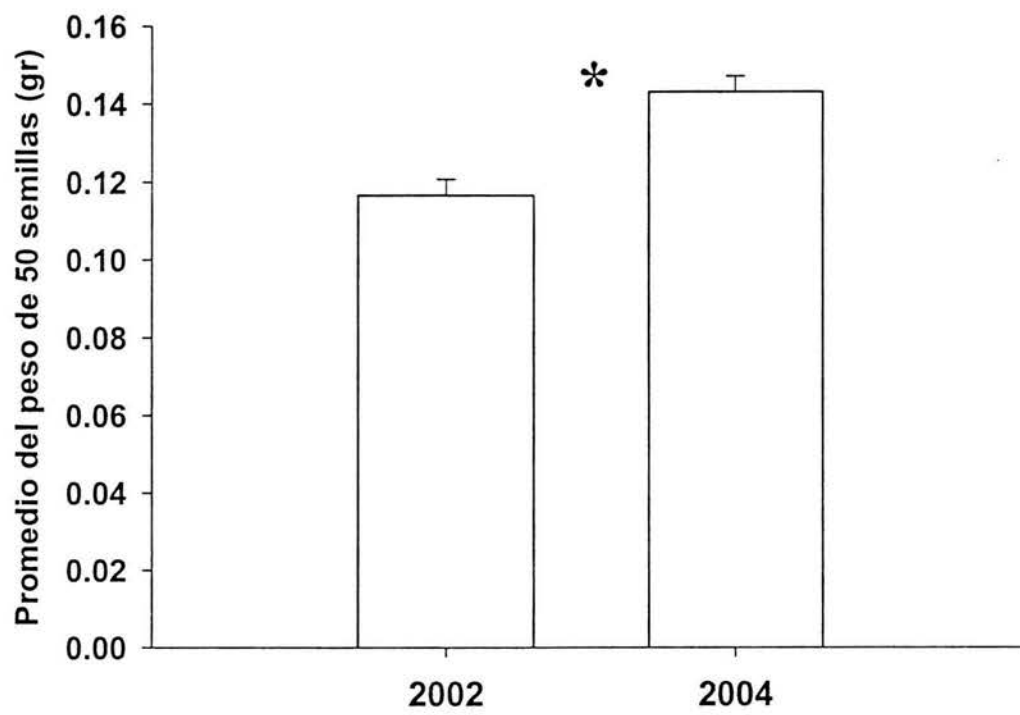


Figura 7

Discusión general

Uno de los argumentos que sustentan la crítica de la hipótesis de la especialización en polinización es la observación de numerosas especies explotando las recompensas florales de una especie de planta (Wasser et al. 1996). Sin embargo, el hecho de que varias especies tengan contacto con las flores no implica que estas tengan la misma contribución relativa en el éxito reproductivo de las plantas (Stebbins 1970), inclusive, la frecuencia de visitas florales no está necesariamente ligada a la eficiencia en la polinización, por lo que las plantas pueden estar adaptadas a uno o pocos de los visitantes florales atraídos a sus flores (Schemske y Horvitz 1984). *Stenocereus queretaroensis* fue visitada tanto por nectarívoros diurnos como nocturnos, aunque las características florales de la planta sugerían una clara especialización a la polinización por murciélagos (Ibarra-Cerdeña et al. 2005, capítulo 2). Fenster et al. (2004) usaron como criterio para clasificar como especializadas a plantas que recibían tres cuartas partes o más de sus visitas florales por un solo grupo funcional. Usando este criterio, *S. queretaroensis* superó en los años estudiados este umbral en su interacción con los polinizadores por lo que se le considera una Cactaceae especializada en la polinización por murciélagos, siendo *Leptonycteris curasoae* el visitante floral más frecuente y por lo tanto el responsable de la mayoría de los frutos producidos (Ibarra-Cerdeña et al. 2005).. Esta observación ha sido reportada para otras especies quiropterófilas (Bawa 1990; Fleming et al. 2005) y explicada razonablemente arguyendo que la especialización a un tipo de polinizador como los murciélagos conllevaría al desarrollo de formas florales que puedan ser explotadas por otros animales (Steiner 1981). Sin embargo se demostró que los murciélagos fueron los polinizadores más efectivos.

La polinización es una de las interacciones más variables a través del tiempo (Ivey et al. 2003), por tanto la determinación de la efectividad de los polinizadores en una escala temporal es crucial para entender el potencial de especialización en el sistema de polinización bajo estudio (Horvitz y Schemske 1990). En escenarios de escasa variación temporal en la intensidad de la interacción planta-polinizador, es posible desarrollar sistemas de polinización especializados (Horvitz y Schemske 1990). En este trabajo se analizó la variación temporal en la interacción *Stenocereus queretaroensis*-*Leptonycteris curasoae* y aunque se encontraron diferencias en los componentes de cantidad de la interacción como la abundancia de flores o murciélagos a través de los años, el componente de calidad más importante para definir la efectividad de los polinizadores (la producción de semillas) no se vio alterado (cuadro 1 capítulo 2). *S. queretaroensis* es una especie autoincompatible (Cuadro 1 capítulo 1) y necesita de polinizadores para la producción de semillas. Aunque es factible la polinización diurna en esta especie, su ocurrencia podría ser importante en caso de ausencia de polinizadores nocturnos, particularmente de *L. curasoae*, lo que no ocurrió desde el 2000 al 2004 (cuadro 2 del capítulo 1 y figura 3 del capítulo 2). Paralelamente al desarrollo de este trabajo se estudio la dinámica poblacional y cambios temporales en la dieta de *L. curasoae*, encontrándose cambios drásticos en su presencia entre meses en dos años así como un dieta amplia en número de especies de plantas (Ibarra-López 2005). El pico de abundancia de *L. curasoae* coincidió con la floración de *Stenocereus queretaroensis* y dejó de ser capturado cuando

cesó la oferta de flores y frutos de cactus columnares, no obstante otras especies de plantas continuaron en floración (Ibarra-López 2005).

Se considera que la interacción entre *Stenocereus queretaroensis* y *Leptonycteris curasoae* es mutuamente benéfica. *Stenocereus queretaroensis* puede ser polinizado por otras especies (Ibarra-Cerdeña et al 2005) y *Leptonycteris curasoae* puede alimentarse de otras especies de plantas (Ibarra-López 2005), sin embargo el beneficio que reciben ambas especies por su interacción parece ser mayor que su interacción con otras especies. Los beneficios de la polinización por *L. curasoae* podrían no ser únicamente cuantitativos como el número de semillas producidas, sino también cualitativos dispersando los genes a mayores distancias logrando mayores tasas de intercambio genético entre poblaciones lo que incrementa la diversidad genética como ha sido encontrado en otras especies de cactus columnares polinizadas por *L. curasoae* (Nassar et al. 2003a).

Existe una interacción demostrada entre *L. curasoae* y especies de cactus columnares que habitan en el ámbito de distribución del murciélago, con una interdependencia que varía geográficamente. La mayor dependencia se ha encontrado en el Valle de Tehuacan en México (Valiente-Banuet et al. 1996; Godínez-Alvarez et al. 2002), en el centro occidente de México (Ibarra-Cerdeña et al. 2005) y en Venezuela (Nassar et al. 2003a y 2003b), y una dependencia temporalmente variable y de baja intensidad en el Desierto de Sonora (Fleming et al 2001; Sahley 2001) y en el desierto Queretaro-Hidalguense (Torres-Ruiz 2004). *Leptonycteris curasoae* es una especie migratoria que presenta movimientos latitudinales en algunas zonas de su distribución (Cockrum 1991; Wilkinson y Fleming 1996). Se ha hipotetizado que su presencia y migración dependen de la diversidad y fenología de los cactus columnares. Por ejemplo, este murciélago presenta migraciones anuales en el norte de su distribución pero presenta poblaciones residentes en la zona de mayor diversidad de cactus columnares de México (Valiente-Banuet et al. 1996; Rojas-Martínez et al. 1999).

Debido a la interdependencia poblacional en las interacciones de polinización, la fragmentación de hábitats y la deforestación pueden afectar el comportamiento de los polinizadores interrumpiendo el flujo génico en plantas que necesitan vectores para lograr la producción de semillas (Quesada et al. 2004). En el valle de Autlán, procesos de perturbación como agricultura extensiva de *Agave tequilana*, urbanización y ganaderización están disminuyendo la cobertura de rodales de *Stenocereus queretaroensis* que pueden afectar irreversiblemente la interacción entre esta especie y *L. curasoae*.

Literatura citada

Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21: 399-422.

Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats, *Leptonycteris sanborni*, family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de*

Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología. 62(2): 181-202.

Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash, y J. D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics.* 35: 375-403.

Fleming, T. H., N. Muchala, y J. F. Ornela. 2005. New world nectar-feeding vertebrates: community patterns and processes. Cap 15: 163-186. En: Sánchez-Cordero, V. y R. Medellín (Eds.). *Contribuciones mastozoológicas en Honor a Bernardo Villa*, 705 p. Instituto de Biología, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO, MEXICO, D. F.

Fleming, T. H., C. T. Sahley, J. N. Holland, J. D. Nason, y J. L. Hamrick. 2001. Sonoran desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecological Monograph.* 71: 511-530

Godinez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet, y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology.* 83: 2617-2629

Horvitz C. C., y D. W. Schemske. 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology.* 71: 1085-1097

Ibarra-Cerdeña, C. N., L. I. Iñiguez-Dávalos, 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: 503-509.

Ibarra-López, M. P. 2005. Variación estacional de la dinámica poblacional y hábitos alimentarios en poblaciones de murciélagos nectarívoros en poblaciones de murciélagos nectarívoros en el valle de Autlán, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla.

Ivey, C. T., P. Martínez, y R. Wyatt. 2003. Variation in pollination effectiveness in Swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae). *American Journal of Botany.* 90: 214-225.

Nassar, J. N., J. L. Hamrick, y T. H. Fleming. 2003 a. Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of Botany.* 90: 1628-1637.

Nassar, J. N., H. Beck, L. da S. L. Stenberg., y T. H. Fleming. 2003. Dependence on cacti and agaves in nectar-feeding bats from Venezuelan arid zones. *Journal of Mammalogy.* 84: 106-116.

Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A. del Coro-Arizmendi, M, Alcántara, A and Arita, H. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist?. *Journal of Biogeography*. 26: 1065–1077.

Quesada. M., K. E. Stoner, J. A. Lobo, Y. Herrerías, C. Palacios-Guevara, M. A. Munguía-Rosas, K. A. O.-Salazar, y V. Rosas-Guerrero 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

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

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

Stebbins, L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1: 307-326.

Steiner, K. E. 1981. Nectarivory and potencial pollination by a neotropical marsupial. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 68: 505-513.

Valiente-Banuet, A. Arizmendi, M. Rojas-Martínez, A. y Dominguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 12: 103-119.

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

Wilkinson, G. S., y T. H. Fleming. 1996. Migration and Evolution of lesser-long nosed bats *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*. 5: 329-339.

5014 59767.

Carlos Napoleón Ibarra, Cerdena

777 311 3850

ibarra_cerdena@yahoo.com.mx