

198



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

COMPOSICION DE AZUCARES Y CONTENIDO ENERGETICO DEL NECTAR DE NUEVE ESPECIES QUIROPTEROFILAS DEL VALLE DE TEHUACAN-CUICATLAN.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
P R E S E N T A :
ROCIO SANTOS GALLY

ASESOR: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, MEXICO, D.F.

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES 2002



TESIS CON FALLA DE ORIGEN

FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunico a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Composición de azúcares y contenido energético del néctar de nueve especies quiropterófilas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán." realizado por Santos Gally Rocío

con número de cuenta 9035913-6 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario

Dr. Alfonso Valiente Banuet

Alfonso Valiente Banuet

Propietario

Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa

Alberto Ken Oyama Nakagawa

Propietario

Dr. Alejandro Casas Fernández

Alejandro Casas Fernández

Suplente

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga

María del Coro Arizmendi Arriaga

Suplente

M. en C. Cesar Flores Ortiz

Cesar Flores Ortiz

**FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.**

Consejo Departamental de Biología

Juan Manuel Rodríguez Chaves

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chaves



**DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA**

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

NOMBRE: Rocío Santos Gally

FECHA: 10-Sep-2002

FIRMA: [Firma manuscrita]

Con sincero cariño a mis padres, Trinidad y Alberto.

A Víctor, mi hermano y amigo.

A Francisco Botello por los múltiples respiros de alegría y placer.

**A todos los amigos y amigas de la Facultad con quienes pase momentos inolvidables.
(Paty, Tamara, Ninel, Fernanda, Lugui, Ane, Ibett, Bote, Charly, Charly A. Andrés,
Salvador, y los que faltan....).**

A Refugio, Pancho, Maclovio y Pelusa.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Alfonso Valiente, por su apoyo, orientación y ayuda durante el trabajo de campo y laboratorio.

A la Dra. Ma. Del Coro Arizmendi, al Dr. Alberto Ken Oyama, Dr. Alejandro Casas y M. En C. (casi Doctor) César Flores por sus comentarios y revisión del trabajo.

A los compañeros del laboratorio de comunidades, Adolfo, Alfonso, Amelia, Damián, Jacinto, Javier, Juan Pablo, Leti, Lugui, Sari y Tamara, por su gran ayuda en el campo, sus comentarios y su amistad. Sin ellos no se hubiera logrado este trabajo.

A la UBIPRO por las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo.

A las comunidades de Zapotitlán, San Juan Raya y Xochiltepec por permitirnos trabajar en la zona.

ÍNDICE

CONTENIDO	PÁGINAS
RESUMEN	2
I.- INTRODUCCIÓN	3
II.- OBJETIVOS GENERALES	7
III.- OBJETIVOS ESPECÍFICOS	7
IV.- MATERIALES Y MÉTODOS	
1.- Área de estudio	8
2.- Floración	9
3.-Tasa de secreción, volumen total y concentración de azúcar del néctar	11
4.- Contenido energético	11
5.- Análisis químico del néctar	12
V.- RESULTADOS	
1.- Tasa de secreción del néctar y volumen acumulado	13
2.- Concentración	16
3.- Contenido energético	17
4.- Comparación de contenido energético y capacidad de carga (respecto al néctar) entre el Centro-sur de México, Venezuela y Noroeste de México	20
Composición de azúcares en el néctar	22
VI.- DISCUSIÓN	24
VII.-CONCLUSIONES	28
VIII.- BIBLIOGRAFÍA	29

RESUMEN

Se estudió la composición química determinando la proporción de azúcares y el contenido energético del néctar de nueve especies de plantas quiropterófilas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Las especies seleccionadas, pertenecientes a las familias Cactaceae y Agavaceae, constituyen los componentes dominantes de diferentes tipos de vegetación. Con esta información se realizó una comparación de la capacidad de carga de murciélagos por unidad de área entre comunidades del valle de Tehuacán-Cuicatlán y aquellas en donde las cactáceas son componentes fisonómicos importantes en el Noroeste de México y Venezuela.

Para tales fines se analizaron quimiométricamente 94 muestras de néctar y con el uso de los programas Spectrum y Quant + se determinaron los g/100ml de fructosa, glucosa y sacarosa en porcentaje total de azúcar en el néctar. Los valores energéticos (Kj) por especie se calcularon tomando el volumen secretado del néctar por flor por noche, la concentración de azúcar y la densidad de la sacarosa observada en la concentración. Se calculó la capacidad de carga basándonos en la disponibilidad de flores por estación por unidad de área y los requerimientos energéticos diarios de *Leptonycteris curasoae* de 40 Kj/noche. La mayoría de las plantas, *Neobuxbaumia mezcalaensis*, *N. tetetzo*, *N. macrocephala*, *Cephalocereus columna-trajani*, *Stenocereus stellatus*, *Mitrocereus fulviceps*, *Pachycereus hollianus* y *Agave salmiana*, presentaron néctares de dominantes a ricos en hexosas característico del síndrome de polinización por murciélagos.

Los resultados del contenido energético indican que los valores de las cactáceas columnares del Centro-sur de México son similares a las polinizadas por *L. curasoae* en Venezuela (Isla Curaçao) y menores, en su mayoría, a las del Noroeste de México. Sin embargo, estimando la productividad del néctar por unidad de área y relacionándolo con los requerimientos energéticos de *L. curasoae*, se encontró que el Valle de Tehuacán-Cuicatlán es una región altamente productiva que puede sostener a lo largo del año a un gremio de murciélagos nectarívoros mayor al del Noroeste de México y Venezuela (Isla Curaçao).

INTRODUCCIÓN

El néctar y el polen que producen la mayoría de las angiospermas son recursos energéticos utilizados principalmente por insectos, aves y murciélagos, los cuales pueden recompensar a las plantas a través de la polinización (Percival, 1961; Faegri y van der Pijl, 1971; Howell, 1974; Kunz, 1982; Baker y Baker, 1983; Baker *et al.*, 1998). El néctar de las flores está compuesto básicamente de azúcares, con pequeñas cantidades de aminoácidos, vitaminas y minerales (Percival, 1961; Baker y Baker, 1982, 1983; Baker *et al.*, 1998). Los azúcares más comunes encontrados en el néctar son las hexosas fructosa y glucosa y un disacárido, la sacarosa (Percival, 1961; Baker y Baker, 1982, 1983; Baker *et al.*, 1998; Nicolson, 1998), que se presentan en distintas proporciones de acuerdo con la familia botánica así como el tipo de polinizadores que la visitan y el medio físico en donde se desarrolla (Baker y Baker, 1982, 1983; Bertsch, 1984; Petit y Freeman, 1997; Baker *et al.*, 1998; Nicolson, 1998).

Baker y Baker (1983) reconocieron cuatro tipos de néctar, basándose en el hecho de que cuando el néctar se encuentra perfectamente balanceado, es decir, con cantidades iguales en peso de sacarosa, glucosa y fructosa, la proporción de sacarosa/hexosas es de $0.333/0.667 = 0.5$. Si hay mucha sacarosa (en peso) como la combinada con las hexosas, la proporción debe ser 1.0. Consecuentemente se asignó que los néctares con proporción sacarosa/hexosas de más de 0.999 son néctares "dominantes en sacarosa", mientras que los que tienen una proporción entre 0.5 y 0.999 son "ricos en sacarosa". Los néctares con proporciones entre 0.1 y 0.499 son "ricos en hexosas" y los que tienen menos de 0.1 son "dominantes en hexosas".

Las investigaciones enfocadas a determinar la proporción de azúcares en el néctar han aportado información valiosa sobre las relaciones ecológicas entre plantas y polinizadores. Así, en la naturaleza se ha podido observar que las plantas del Nuevo Mundo polinizadas por murciélagos producen néctares dominantes en hexosas o ricos en hexosas. En cambio, las plantas polinizadas por colibríes e insectos con partes bucales alargadas producen néctares dominantes en sacarosa o ricos en sacarosa (Freeman *et al.*, 1984; Erhardt, 1991). Aunque los tres tipos de azúcares presentes en el néctar tienen aproximadamente el mismo contenido calórico por gramo (Martínez del Río *et al.*, 1988), los polinizadores, como colibríes, murciélagos e insectos acuden a

néctares que presentan uno u otro tipo de azúcares, lo cual se ha relacionado con factores como la concentración, que varía ampliamente entre los diferentes grupos vegetales (Nicolson, 1998). Por ejemplo, entre las angiospermas hay néctares con concentraciones muy bajas de azúcares (10 %) en donde la proporción de agua es nueve veces mayor que la de azúcar, mientras que los altamente concentrados (> 50 %) tienen menos de la mitad de agua que el total de azúcar (Bertsh, 1984). Las flores polinizadas por abejas producen néctares donde las concentraciones de azúcares exceden el 35 %, mientras que las flores visitadas por mariposas, palomillas y aves, secretan néctares diluidos (Pyke y Waser, 1981; Baker y Baker, 1982). Los néctares con sacarosa se asocian con insectos que requieren altos contenidos energéticos, de aquí que los néctares con sacarosa dominante tienden a producirse en menor cantidad, pero son más concentrados, mientras que los néctares con hexosas son menos concentrados y se producen en copiosas cantidades (Nicolson, 1998).

Otro factor que puede influir en la preferencia por los distintos tipos de néctar está relacionado con el sistema de digestión y aprovechamiento del alimento por los polinizadores (Herrera, 1999a). Por ejemplo, la mayoría de las aves percheras tienen una baja digestibilidad de la sacarosa y por lo tanto, se alimentan de néctares ricos en hexosas (Martínez del Río *et al.*, 1988, 1989, 1990), mientras que los colibríes visitan, en su mayoría, flores que producen néctar con sacarosa y se ha visto que la digieren de manera eficiente. Un caso particular es el de los murciélagos, los cuales tienen la posibilidad de alimentarse de néctares con sacarosa o hexosas, puesto que en su sistema digestivo tienen sacarasa (Hernández y Martínez del Río, 1992); sin embargo, visitan flores que, en su mayoría, producen néctar con fructosa y glucosa (Baker y Baker, 1983, Scogin, 1985; Pelit y Pors, 1996; Herrera, 1999a, b; Perret *et al.*, 2001).

Estudios sobre la polinización en el Valle de Tehuacán han revelado que las especies *Pachycereus weberi*, *Pilosocereus chrysacanthus*, *Neobuxbaumia mezcalaensis*, *N. tetetzo*, *N. macrocephala*, *Ceiba parvifolia*, *Stenocereus stellatus*, *S. pruinosus*, *S. dumortieri*, *P. hollianus* y *Agave macrocantha*, son polinizadas por murciélagos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a, b; Casas *et al.*, 1999; Arizaga *et al.*, 2000; Osorno, 2001; Torres, no publicado). Dentro del Valle de Tehuacán los mamíferos nectarívoros constituyen un gremio muy importante y se ha determinado que de las 34 especies de murciélagos, 9 son nectarívoros. De estas especies

Leptonycteris curasoae está relacionado con la polinización de prácticamente todas las cactáceas columnares quiropterófilas y agaves (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Arita y Santos del Prado, 1999). Este mamífero, tiene una distribución muy amplia, desde Sudamérica (su centro de origen) hasta el Sur de Estados Unidos y Noroeste de México (Arita y Santos del Prado, 1999; Fleming *et al.*, 1996; Nassar *et al.*, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997b). Algunos autores han considerado a *L. curasoae*, junto con otras dos especies de murciélagos nectarívoros (*L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana*) como migratorios latitudinales (Fleming *et al.*, 1993; Wilkinson y Fleming., 1996). Sin embargo, estudios recientes en el Centro-Sur de México han determinado que la floración secuencial a diferentes altitudes de especies quiropterófilas que llegan a ser dominantes estructurales de la vegetación ofrecen a estos animales alimento a lo largo del año, permitiendo su residencia en latitudes sureñas. Así, durante la primavera y el verano los bosques de cactáceas en el Valle de Tehuacán pueden llegar a producir hasta 87,127 flores, recursos florales que son producidos principalmente por especies como *Neobuxbaumia mezcalaensis*, *N. macrocephala*, *N. tetetzo*, *Stenocereus stellatus* y *Pachycereus hollianus*, de las cuales las tres primeras especies alcanzan densidades de hasta 453, 110 y 1513 ind/ha respectivamente. Durante el otoño e invierno, los recursos florales en el Valle disminuyen, sin embargo en las selvas bajas caducifolias las especies *Ceiba parvifolia*, *Pachycereus weberi*, *Stenocereus pruinosus*, *Pilosocereus chrysacanthus* y *Pachycereus grandis* pueden llegar a producir hasta 12,501 flores por hectárea (Rojas-Martínez, 2001).

Su gran riqueza específica, en comparación con otros desiertos de Norte América, se debe posiblemente a la baja latitud a la que se encuentra, poca incidencia de heladas y temperaturas máximas en general menores a los 40°C (García, 1973), haciendo del Valle de Tehuacán una región con abundantes recursos alimenticios (néctar, polen y frutos) para los murciélagos nectarívoros. Dada su importancia, resulta interesante conocer el aporte energético del néctar de las especies de plantas quiropterófilas elegidas y compararlo con los desiertos del Noroeste de México. Así mismo determinar, con información de trabajos anteriores (Petit y Pors, 1996; Rojas-Martínez, 2001; Fleming *et al.*, 2001), la capacidad de carga respecto al néctar de especies del Valle de Tehuacán (Centro-sur de México) y hacer una comparación con las especies quiropterófilas reportadas para los desiertos del Noroeste de México y

Venezuela (Isla Curaçao). En un sentido estricto se espera que la capacidad de carga, calculada en Kj/ha, para el centro de México sea mayor que la reportada para el Noroeste de México dado que en esta región las densidades poblacionales de especies quiropterófilas son menores y es donde los murciélagos son considerados como migratorios.

En el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Río Balsas se han registrado 45 especies de cactáceas columnares (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). La gran mayoría de las flores de estas especies presentan características particulares a las cuales Faegri y Van der Pijl (1971) denominaron síndrome quiropterófilo, el cual se caracteriza por presentar antésis nocturna, producir esencias parecidas al olor de hongos, tener estambres y estigmas expuestos, flores en forma de campana con pétalos fuertes y en la mayoría de color blanco, así como una gran producción de néctar (1 a 3 ml/flor) y polen. Aunque muchas de estas especies pertenecen a distintas familias, como los casos de agaves (Agavaceae), ceibas (Bombacaceae) y cactáceas (Cactaceae), existe una convergencia en las características florales, las cuales funcionan como atrayentes a los murciélagos que se alimentan de ellas (Baker y Baker 1983, Knudsen y Tollsten, 1995; Petit y Freeman, 1997; Horner *et al.*, 1998; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a; Casas *et al.*, 1999). A fin de incrementar la base de datos que existe sobre las especies quiropterófilas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en este trabajo se examina la composición de los azúcares [sacarosa/(glucosa + fructosa)] presentes en el néctar de nueve especies, *N. mezcalaensis*, *N. tetetzo*, *N. macrocephala*, *Cephalocereus columna-trajani*, *Mitrocereus fulviceps*, *S. stellatus*, *Pachycereus hollianus*, *Pilosocereus chrysacanthus* y *Agave salmiana*, las cuales a pesar de pertenecer a familias o subtribus distintas, se espera encontrar que tienen néctares dominantes en hexosas o ricos en hexosas.

OBJETIVOS GENERALES

Determinar la composición de azúcares en el néctar de nueve especies quiropterófilas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Realizar una estimación comparativa de la capacidad de carga de murciélagos en los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán dominados por *N. mezcalaensis*, *N. macrocephala*, *N. tetetzo*, *M. fulviceps*, *S. stellatus* y *P. hollianus* con respecto a los encontrados en Venezuela y Noroeste de México, utilizando las características químicas del néctar de las especies, y sus propiedades energéticas.

OBJETIVOS PARTICULARES

Calcular el volumen acumulado, la tasa de secreción y la concentración del néctar en las nueve especies de plantas.

Estimar el valor energético del néctar producido por flor por noche durante la antésis, así como en el néctar acumulado.

Relacionar los picos de actividad de los murciélagos nectarívoros en el Valle de Tehuacán con los valores máximos de contenido energético.

Tomando datos que ofrece la literatura comparar los contenidos energéticos y capacidad de carga (respecto al néctar) entre las especies del Noroeste de México, Centro-sur de México y Venezuela (Isla Curaçao).

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio-- El Valle de Tehuacán-Cuicatlán está situado en el Centro-sur de México, entre los 17°39'; 18°53' de latitud norte y los 96°55'; 97°44' de longitud oeste. Abarca una extensión de 10 000 Km², con una altura máxima sobre el nivel del mar de 1700 m y una mínima de 900 m. La temperatura media anual es de 21°C y la precipitación media anual de 495 mm (García, 1973). En la región existen tres tipos de clima: templado, semicálido y seco, y de acuerdo con criterios estructurales, fisionómicos y de composición de especies, se han

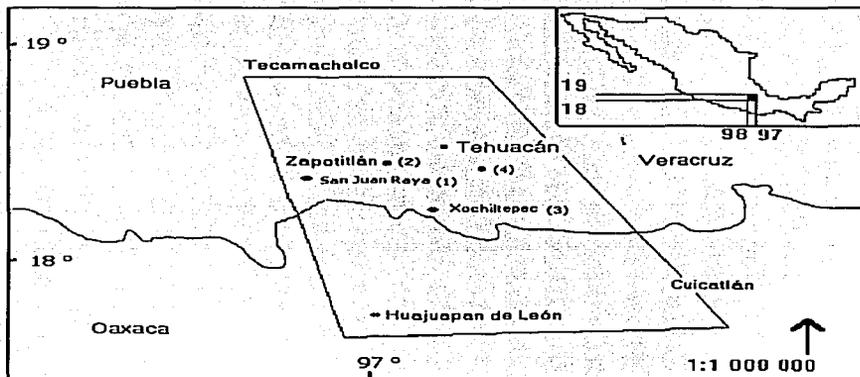


Figura 1. Localización de los sitios de estudio para *Neobuxbaumia mezcalaensis*, *N. macrocephala* y *A. salmiana* (1); *S. stellatus* y *C. columna-trajani* (2); *M. fulviceps* (3); *N. tetetzo*, *P. hollianus* y *P. chrysacanthus* (4).

reconocido 29 tipos de asociaciones vegetales agrupadas en seis categorías (Valiente-Banuet *et al.*, 2000).

Dentro del Valle de Tehuacán y la Cuenca del Río Balsas se han reportado 45 especies de cactáceas columnares, y más del 50% de éstas presentan características quiropterófilas (Valiente-Banuet *et al.*, 2000). Otra parte importante de la vegetación en

el Valle son los agaves, de los cuales se han reportado 13 especies, con endemismos como *A. macrocantha*, y los cuales presentan flores quiropterófilas.

En el presente estudio se incluyen ocho especies de cactáceas columnares (*N. tetetzo*, *N. mezcalaensis*, *N. macrocephala*, *M. fulviceps*, *S. stellatus*, *C. columna-trajani*, *P. chrysacanthus* y *P. hollianus*) y un agave. *A. salmiana*.

Stenocereus stellatus, *Cephalocereus columna-trajani*, *Mitrocereus fulviceps*, *Neobuxbaumia mezcalaensis*, *N. tetetzo* y *N. macrocephala*, se encuentran formando bosques de cactáceas columnares. *P. hollianus* y *P. chrysacanthus* forman parte de la selva baja caducifolia y *A. salmiana* se encuentra en un izotal de *Yucca periculosa* (Valiente-Banuet et al., 2000).

El estudio de *N. mezcalaensis*, *N. macrocephala* y *A. salmiana* se llevó a cabo en San Juan Raya localizado en las coordenadas 18° 18.5' latitud norte y 97° 38' de longitud oeste. En el Jardín Botánico "Helia Bravo" de Zapotitlán (18° 20' de latitud norte y 97° 28' de longitud oeste) se estudió a *S. stellatus* y en la cuenca de Zapotitlán (18° 20' de latitud norte y 97° 28' de longitud oeste) se estudió a *C. columna-trajani*. En "Cerro Viejo" (18°15'N y 97° 26'O) cercano a la localidad de Xochiltepec se estudió a *M. fulviceps*. Cercano del poblado de Zapotitlán a los 18° 20' de latitud norte y 97° 28' de longitud oeste se encuentran las localidades en donde se estudiaron *P. hollianus*, *P. chrysacanthus* y *N. tetetzo* (Figura 1).

Las fotografías de seis de las especies estudiadas se presentan en la Figura 2.

Floración-- La floración de las especies estudiadas abarca desde febrero hasta septiembre y sólo *P. hollianus* tiene flores hasta diciembre (Rojas-Martínez, 1996). La obtención y mediciones de néctar se realizaron de abril a junio. Todas las flores presentan antésis nocturna y solo *A. salmiana* presenta flores que permanecen abiertas más de una noche. En general las flores tienen forma de campana, con pétalos blancos y en algunos casos rosados, producen una gran cantidad de néctar y polen y son visitadas por murciélagos.



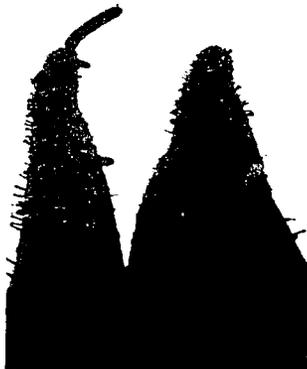
Pilosocereus chrysacanthus



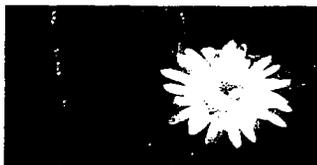
Cephalocereus columna-trajani



Stenocereus stellatus



Neobuxbaumia mezcalaensis



Pachycereus hollianus



Mitrocereus fulviceps

Figura 2. Fotografías de 6 de las especies estudiadas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Tasa de secreción, volumen total y concentración de azúcar en el néctar--
 Para medir la tasa de secreción de néctar se marcaron y cubrieron antes de la antésis entre 7 y 10 botones florales por especie (dependiendo de su abundancia en los sitios de estudio) dispuestas en diferentes individuos. Cada 2 horas, a partir de la apertura de las flores se extrajo y se cuantificó el néctar con una jeringa para insulina de 1 ml. La concentración de azúcares (como porcentaje de equivalentes de sacarosa), se midió utilizando un refractómetro de mano (American Optical No. 9103).

Las curvas de néctar de *P. chrysacanthus*, *P. hollianus* y *N. tetetzo*, no se llevaron a cabo debido a que no se encontraron suficientes flores.

Se utilizaron análisis de varianza de una vía para probar si existían diferencias significativas en la concentración de azúcar y producción de néctar por flor por noche entre las diferentes especies.

Dado que las especies elegidas para el estudio pertenecen a familias (Cactaceae y Agavaceae) y subtribus distintas (Pachycereinae y Stenocereinae) se utilizó una prueba de comparaciones múltiples para determinar si existían diferencias en el volumen y concentración del néctar entre especies. El cumplimiento de la hipótesis nula indicaría que entre las especies de las distintas familias y subtribus existen diferencias significativas.

Contenido energético.- Para obtener el contenido energético por especie, se convirtieron los valores de concentración (miligramos de azúcar en 100 mg de solución) a miligramos de azúcar, utilizando la siguiente fórmula (obtenida de Dafni, 1992):

$$\begin{array}{l} \text{Miligramos} \\ \text{en A volumen} \\ \text{de néctar} \end{array} = \frac{\text{\% de azúcar (lectura} \\ \text{del refractómetro)}}{100} \times \text{A volumen en } \mu\text{l} \times \begin{array}{l} \text{Densidad de la} \\ \text{sacarosa} \\ \text{observada en la} \\ \text{concentración.} \end{array}$$

Posteriormente los miligramos de azúcar se convirtieron a joules (1J es igual a 0.24 cal.), tomando en cuenta que 1 mg de sacarosa es igual a 16.8 joules (Dafni, 1992).

Para las especies del Noroeste de México, Isla Curaçao y Venezuela, la estimación del contenido energético se tomó a partir de los promedios totales de concentración y volumen del néctar ofrecidos en la literatura (Fleming *et al.*, 1996;

Nassar *et al.*, 1997; Petit y Freeman, 1997). La capacidad de carga se estimó basándose en la disponibilidad de flores maduras por estación por hectárea y los requerimientos energéticos diarios (40.2 Kj) de *L. curasoe* (Horner *et al.*, 1998). La disponibilidad de flores maduras y el número de individuos por hectárea se obtuvieron de la literatura (Petit y Pors 1996; Fleming *et al.*, 2001; Rojas-Martínez, 2001).

Análisis químico del néctar-- Las muestras de néctar tomadas en campo se guardaron en tubos para microcentrifuga (ependorf) y se mantuvieron en hielo hasta su congelación en el laboratorio. Posteriormente las muestras congeladas se transportaron al laboratorio de Biogeoquímica (UBIPRO-FES Iztacala), en donde se analizaron quimiométricamente y con el uso de los programas Spectrum y Quant + se determinó los g/100ml de fructosa, glucosa y sacarosa en porcentaje total de azúcar en el néctar (Flores *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Tasa de secreción del néctar y volumen acumulado— La secreción de néctar comenzó después de la antésis. En todas las especies ocurrió entre las 19:00 y 22:00 hrs. Los rangos de secreción aumentaron en la mayoría de las especies después de la apertura de las flores y no disminuyeron sino hasta después de la media noche (Figura 3).

La producción de total de néctar por noche fue 1.043 ml en *Neobuxbaumia macrocephala*, 1.38 ml en *N. mezcalaensis*, 1.16 ml en *Cephalocereus columna-trajani*, 2.79 ml en *Mitrocereus fulviceps* y 0.837 en *Stenocereus stellatus*.

Agave salmiana presentó flores protándricas y se reconocieron cuatro estadios para su estudio. El primero es la fase en la que la flor se encuentra abriendo y no produce néctar; el segundo se refiere a la fase en la que las flores están abiertas con las anteras dehiscentes con polen y produciendo néctar; el tercero es la etapa en la que se produce néctar pero las anteras ya no tienen polen; el último se refiere al momento en que las anteras se han caído y no hay producción de néctar.

Debido a que en la pruebas de ANDEVA de composición de azúcares, tasa de secreción del néctar, concentración de azúcar y contenido energético de los dos estadios de *A. salmiana* no hubo diferencias significativas, los valores se agruparon para tener una muestra más robusta. Para la concentración del néctar (G.L. = 1, 14; F= 0.937; P= 0.351), para tasa de secreción del néctar (G.L. = 1, 14; F= 0.188; P= 0.671), para contenido energético (G.L. = 1, 14; F= 0.937; P = 0.351).

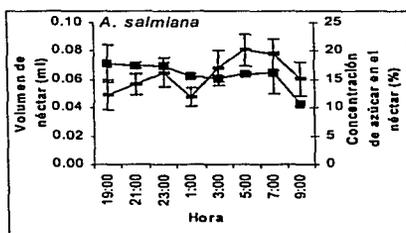
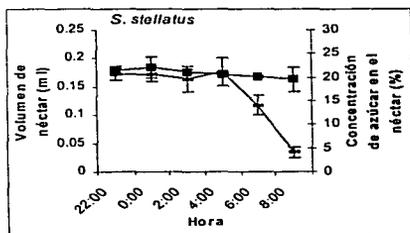
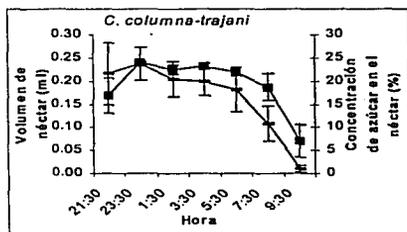
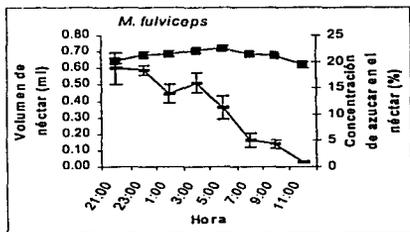
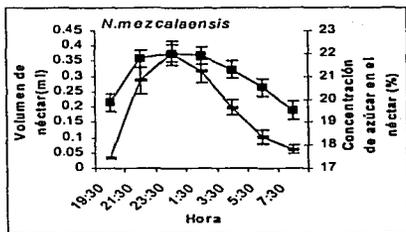
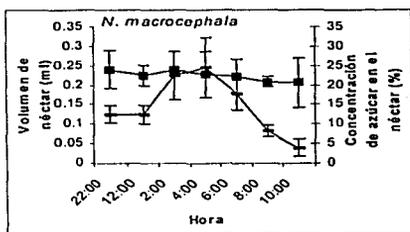


Figura 3. Curvas de producción de néctar (—) y concentración de azúcar (■) (porcentaje de sacarosa), durante la antésis de seis especies estudiadas del Valle de Tehuacán. Los datos son promedios (\pm E.E.). Para *N. macrocephala* N= 10, N=10 en *N. mezcalaensis*, N= 7 en *M. fulviceps*, N= 9 en *C. columna-trajani*, N= 10 en *S. stellatus*, N= 15 en *A. salmiana*.

La producción total de néctar por flor por noche fue variable entre las especies, *M. fulviceps* presentó la mayor producción con 2.79 ml (E.E. 0.44; N= 7), mientras que la menor fue *N. tetetzo* con 0.56 ml (E.E. 0.01; N=5) (Figura 4).

Aunque *A. salmiana* presenta el valor más bajo de producción de néctar por flor por noche, se considera que el valor podría elevarse si tomamos en cuenta que la flor permanece abierta por varios días y la secreción se lleva a cabo durante todo el día. Martínez del Río y Eguiarte (1987) reportan que durante el día (0700 a 1900) *A. salmiana* produce en promedio 101.6 μ l de néctar cada dos horas.

Analizando el promedio de néctar producido por flor por noche con una prueba de ANDEVA se encontró que las diferencias entre las especies son estadísticamente significativas (G.L.= 6, 58; F = 51.2; P = 0.0001). La prueba de comparaciones múltiples indica que las diferencias significativas se dieron entre *M. fulviceps* y todas las otras especies (G.L. 6, 58; P < 0.001). *N. tetetzo* y *A. salmiana* no difieren entre ellos pero sí del resto. *N.tetetzo* y *S. stellatus* no difieren significativamente (G.L. 6, 58; P < 0.001). Ver Figura 4.

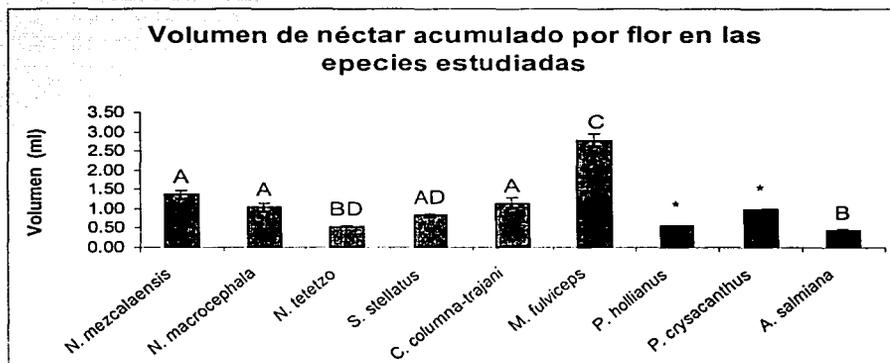


Figura 4. Producción de néctar (ml) acumulado (por flor por noche) en las diferentes especies estudiadas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Los datos son promedios (\pm E.E.). Para *N. macrocephala* N= 10, N=10 en *N. mezcaltensis*, N= 7 en *M. fulviceps*, N= 9 en *C. columna-trajani*, N= 10 en *S. stellatus*, N= 15 en *A. salmiana*. Barras con la misma letra no difieren significativamente ($P \geq 0.05$).

*No se incluyeron en el análisis.

Concentración— La concentración de néctar varió para cada especie en las diferentes horas en las que se tomaron las muestras. En *N. mezcalaensis* y *C. columna-trajani* se presentó un patrón común, en donde a medida que hay mayor volumen hay una mayor concentración y viceversa (ver Figura 5).

En cuanto a la concentración promedio por noche, cada especie fue distinta, la más baja se presentó en *A. salmiana* siendo 15.08 (N=15; E.E. 1.83) y la más elevada la presentó *P. chrysacanthus* 25.4 (N=2). La prueba de ANDEVA nos registró que existen diferencias significativas de la concentración entre las especies (G.L.= 6; 57; F = 11.753; P < 0.001). La prueba de comparaciones múltiples indica que la diferencia significativa se dio entre *A. salmiana* y todas las demás especies (G.L. 6, 57; P < 0.001). Ver Figura 5

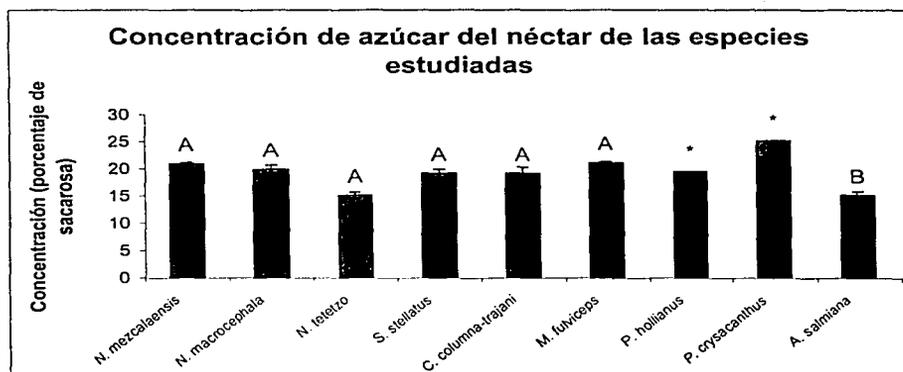


Figura 5. Concentración total (porcentaje de sacarosa) de las 9 especies estudiadas. Los datos son promedios (\pm E.E.) Para *N. macrocephala* N= 10, N=10 en *N. mezcalaensis*, N= 7 en *M. fulviceps*, N= 9 en *C. columna-trajani*, N= 10 en *S. stellatus*, N= 15 en *A. salmiana*. Barras con letras iguales indican que no difieren significativamente las especies ($P \geq 0.05$).

*No se incluyeron en el análisis.

Contenido energético.- Las curvas de contenido energético son muy parecidas a las de volumen/concentración puesto que la energía que proporciona cada flor está en función de estos dos factores (Figura 6).

Durante la noche, la mayoría de las flores de las especies estudiadas registran un alto contenido energético. El promedio máximo de contenido energético de flor por noche en la mayoría de las especies ocurrió entre las 2300 y 0200 horas y fue 1.05 Kj en *Neobuxbaumia macrocephala*, 1.517 Kj en *N. mezcalaensis*, 1.05 Kj en *Cephalocereus columna-trajani*, 2.35 Kj en *Mitrocereus fulviceps* y 0.68 Kj en *Stenocereus stellatus*.

M. fulviceps proporcionó a las 1100 de la noche el rango más alto de energía (2.35 Kj), mientras que *A. salmiana* a las 0100 horas proporcionó los más bajos (0.092 Kj).

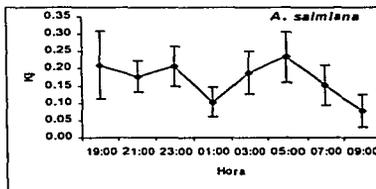
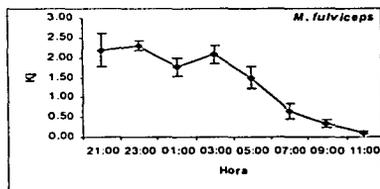
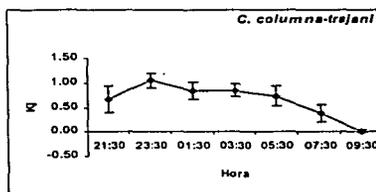
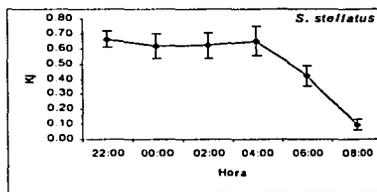
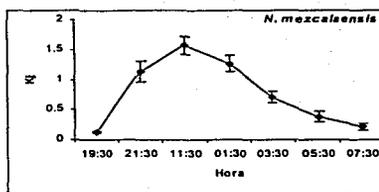
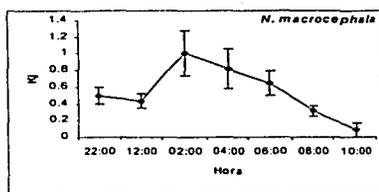


Figura 6. Energía en Kjoules que presentan las flores abiertas de las especies estudiadas. Los datos son promedios (\pm E.E.). Para *N. macrocephala* N= 10, N=10 en *N. mezcalaensis*, N= 7 en *M. fulviceps*, N= 9 en *C. columna-trajani*, N= 10 en *S. stellatus*, N= 15 en *A. salmiana*.

La prueba de ANDEVA registró diferencias significativas entre las especies (G.L. 6, 60; F = 70.419; P < 0.001). La prueba de comparaciones múltiples nos señala entre que especies se dieron esas diferencias, Figura 7.

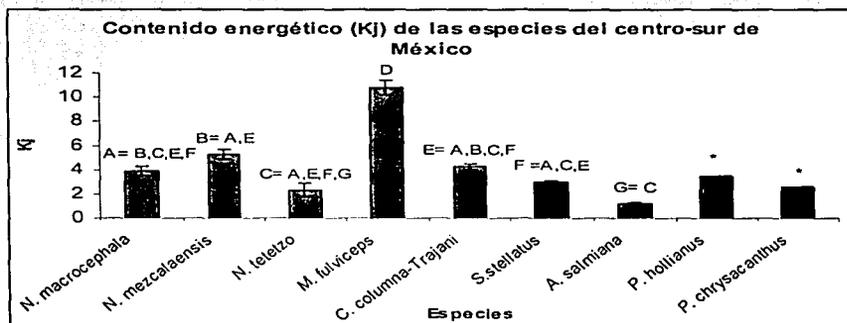


Figura 7. Contenido energético (kj) de las nueve especies estudiadas. Los valores son promedios (\pm E.E.) Para *N. macrocephala* N= 10, N=10 en *N. mezcalaensis*, N= 7 en *M. fulviceps*, N= 9 en *C. columna-trajani*, N= 10 en *S. stellatus*, N= 15 en *A. salmiana*. A cada barra le corresponde una letra, las letras después del signo son sus equivalentes (P >0.001).

* No se incluyeron en el análisis.

Comparación de contenido energético y capacidad de carga entre el Valle de Tehuacán, Venezuela (Isla Curaçao) y Noroeste de México.- En promedio las nueve especies del centro de México producen 3.881 Kj, las tres especies del noroeste de México 7.32, las del norte de Venezuela 3.16 kj y las dos especies de Isla Curaçao 2.89 Kj. Figura 8.

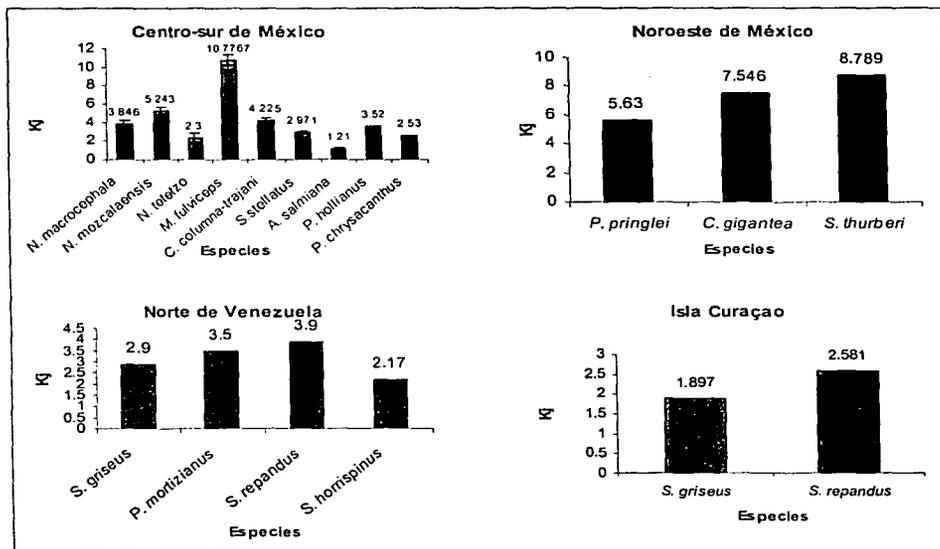


Figura 8. Comparación entre la producción de energía (Kj) por flor por noche de especies quiropterófilas del Noroeste de México, Centro Sur de México, Norte de Venezuela e Isla Curaçao. Los valores son promedios (\pm E. E.). Para el Noroeste de México, Norte de Venezuela e Isla Curaçao los valores son promedios tomados de Horner *et al* (1998), Nassar *et al* (1997) y Petit y Freeman (1997), respectivamente.

La capacidad de carga por hectárea para los tres sitios fue distinta, presentándose mayor en el Valle de Tehuacán; en este sitio *N. mezcalaensis* fue la especie que produjo más energía (Kj/ha) por estación y *N. macrocephala* la menor (Tabla1).

Cabe notar que el número promedio de los individuos por hectárea en el Valle de Tehuacán se tomaron en una temporada de floración muy baja, en la que incluso las floraciones de agaves se marchitaron antes de estar disponibles. De hecho, más del 40% de las plantas reproductivas se encontraron infértiles (Rojas-Martínez comunicación personal).

Tabla 1. Capacidad de carga y Kjoules producidos por estación por hectárea de especies quípropterófilas encontradas en tres regiones de la distribución de *L. curasoae*. Datos tomados de Pelit y Pors, 1995, Rojas-Martínez, 2000 y Fleming *et al.*, 2001.

Región Geográfica	Num. de flores/ind./ estación/ha	Num. de ind./ha	Kj/Flor	Kj/estación/ha	Capacidad de carga promedio/ noche/ha
Valle de Tehuacan					
<i>N. mezcalaensis</i>	115,1	262,74 *	5,24	158555,52	33,93
<i>N. macrocephala</i>	84,7	29,7 *	3,86	9713,73	1,57
<i>N. tetetzo</i>	38,7	1013,71 *	2,32	90908,44	24,9
Noroeste de México					
<i>P. pringlei</i>	535,06	7,7	5,36	22065,08	5,87
<i>C. gigantea</i>	275,25	8,3	7,55	17239,42	4,36
<i>S. thurberi</i>	87,01	19,3	8,79	14759,11	3,73
Isla Curaçao					
<i>P. repandus</i>	85,5	3,9	2,78	863,64	0,076
<i>S. griseus</i>	105,5	5,3	2,78	1062,39	0,127

* Número de individuos fértiles en el año del muestreo. El número de individuos reproductivos por hectárea en este sitio es de 110 para *N. macrocephala*, 453.3 para *N. mezcalaensis* y 1513.3 para *N. tetetzo*.

Composición de azúcares en el néctar— Un total de 90 muestras de néctar de nueve especies diferentes fueron analizadas quimiométricamente. Del promedio total de las muestras analizadas, se encontró que seis especies presentan néctares ricos en hexosas, dos dominantes en hexosas y una rica en sacarosa (*P. chrysacanthus*). Ver Tabla 2.

Tabla 2. Porcentajes ($X \pm E.E.$) de glucosa, fructosa y sacarosa en el néctar secretado por flor y relación entre la proporción de sacarosa con hexosas. Nf= número de flores; NI= Número de individuo.*

Especie	Nf (NI)	% Fructuosa	% Glucosa	% Sacarosa	S/G+F	
<i>N. macrocephala</i>	10 (3)	39.74 +/- 2.44	47.12 +/- 3.10	13.32 +/- 3.57	0.15	Rh
<i>N. mezcalensis</i>	10 (4)	30.9 +/- 3.75	49.7 +/- 4.20	19.1 +/- 4.09	0.23	Rh
<i>N. tetetzo</i>	5 (2)	29.6	52.3	18.3	0.2	Rh
<i>P. chrysacanthus</i>	2(1)	11.0	54.1	37.9	0.6	Rs
<i>P. hollianus</i>	1(1)	29.7	41.6	28.3	0.4	Rh
<i>M. fulviceps</i>	7 (7)	51.41 +/- 3.43	46.33 +/- 2.46	4.66 +/- 1.73	0.04	Dh
<i>C. columna-trajani</i>	9 (4)	41.3 +/- 4.41	47.3 +/- 2.77	10.4 +/- 3.36	0.12	Rh
<i>S. stellatus</i>	4 (10)	28.5 +/- 3.12	50.6 +/- 2.49	20.7 +/- 4.05	0.26	Rh
<i>A. salmiana</i>	15 (2)	49.0 +/- 1.61	48.53 +/- 2.17	5.97 +/- 2.26	0.061	Dh

La proporción de azúcares se calculó como $S / (G+F)$ donde S = sacarosa, G = glucosa y F = fructuosa. Rh = Rico en hexosas; Dh = Dominante en hexosas; Rs = Rico en sacarosa.

Los datos de proporción de azúcares del néctar, muestran que en la mayoría de las especies las hexosas son los azúcares dominantes durante el tiempo en que permanece abierta la flor; sin embargo, como se aprecia en las gráficas de la figura 9, *N. mezcalaensis* fue la única especie que presentó una fluctuación considerable de sacarosa a las 0730 horas, mientras que, especies como *M. fulviceps* y *S. stellatus*, tuvieron cero por ciento de sacarosa.

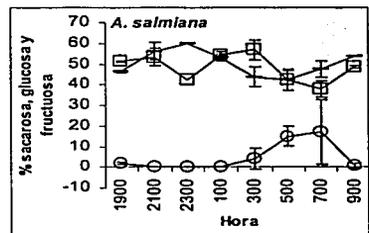
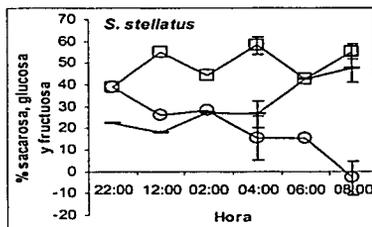
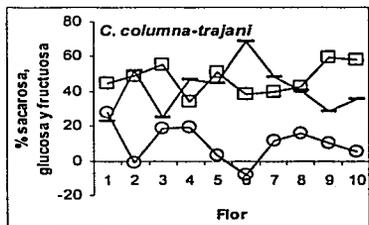
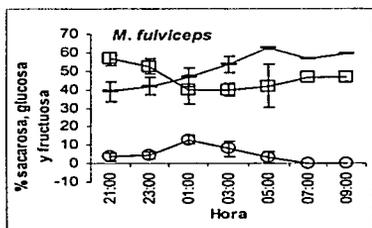
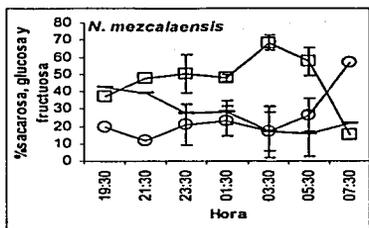
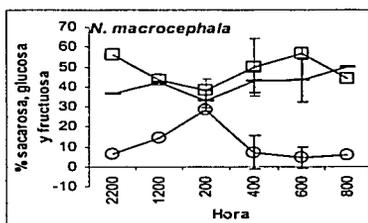


Figura 9. Patrones temporales en el porcentaje de glucosa (\square), fructuosa (—) y sacarosa (O) encontrados en el néctar colectado durante la antésis de las plantas estudiadas. Los valores son promedios (\pm E.E). Para *N. macrocephala* $N=10$, $N=15$ en *N. mezcalaensis*, $N=16$ en *M. fulviceps*, $N=10$ en *C. columna-trajani*, $N=10$ en *S. stellatus* y $N=24$ en *A. salmiana*.

DISCUSIÓN

La mayoría de las especies presentan un patrón quiropterófilo en la composición química del néctar con néctares ricos o dominantes en hexosas. Los datos coinciden con los registrados para otras especies polinizadas por murciélagos, como *S. repandus* y *S. griseus*, de la Isla Curaçao, en donde el néctar está compuesto principalmente por hexosas (81.2% y 85.4% respectivamente). Para otras especies con características quiropterófilas también se presentan néctares ricos o dominantes en hexosas (Freeman *et al.*, 1985; Scogin, 1985; Petit y Freeman, 1997; Baker y Baker, 1998; Perret *et al.*, 2001).

La composición de azúcares en el néctar se ha interpretado como el resultado de la relación entre las plantas y sus polinizadores o dispersores de semillas (Baker y Baker, 1982). Según Baker y Baker (1983) existen cuatro tipos de néctar: dominantes o ricos en sacarosa y ricos o dominantes en hexosas. Los primeros están relacionados principalmente con colibríes, insectos con partes bucales alargadas y palomillas, mientras que los segundos se relacionan con murciélagos y aves percheras.

N. mezcalaensis es polinizada principalmente por murciélagos (90% de las semillas son producidas de esta forma), aunque los visitantes diurnos también causan algún efecto en la producción de semillas (Valiente-Banuet *et al.*, 1997a). Un dato relevante en este estudio es la curva de composición de azúcares de *N. mezcalaensis* la cual presentó un aumento sustancial de la sacarosa (57.16%) durante la mañana. Si esto representa una relación a las preferencias de los polinizadores, los datos sugieren que la planta tiene una gran plasticidad en la producción de néctar con diferente composición de azúcares durante el tiempo en que la flor ofrece sus recursos. Sin embargo, la idea de la "adaptación" de las plantas a la preferencia de los polinizadores, en cuanto a la composición de azúcares ha sido cuestionada (Belmonte *et al.*, 1994; Herrera, 1999b). Por un lado se ha encontrado que murciélagos nectarívoros (*Anoura geoffroyi*) y frugívoros (*Artibeus jamaicensis* y *Sturnia lillium*) puestos en cautiverio prefieren tomar soluciones de sacarosa más que de fructuosa o glucosa (Herrera 1999a). Además, la asimilación de la sacarosa por estos organismos es muy parecida a la que presentan cuando se alimentan con soluciones de fructosa o glucosa (Herrera, 1999a). En este sentido es interesante notar que *Pilosocereus chrysacanthus*, especie

polinizada exclusivamente por murciélagos (Valiente-Banuet, *et al.*, 1997b), presentó un néctar rico en sacarosa (Tabla 2). Al parecer esto no representa una limitante para los murciélagos nectarívoros, los cuales asimilan la sacarosa igual de eficiente que las hexosas (Hernández y Martínez del Río, 1992; Herrera, 1999a,b).

Por otro lado, en trabajos recientes con especies polinizadas por colibríes (*Eccremocarpus scaber* y *Passiflora* spp.), encuentran que los néctares presentes son ricos en glucosa, maltosa y fructosa, contrario a la composición de sacarosa que comúnmente presentan las especies polinizadas por colibríes. La composición de hexosas en el néctar de estas especies podría ser el resultado del almacenamiento de almidón en amiloplastos que mediante hidrólisis da origen a néctar rico en glucosa y maltosa (Belmonte *et al.*, 1994).

La acumulación de almidón como precursor del néctar es muy eficiente en especies cuyos polinizadores requieren grandes cantidades de néctar cuando la flor abre (Belmonte *et al.*, 1994). Un ejemplo de lo anterior está dado por *Eccremocarpus scaber*, especie cuyo polinizador principal es *Patagona gigas gigas*, el colibrí más grande que se conoce y el cual tiene aproximadamente el doble de requerimientos energéticos de los colibríes de tamaño promedio. Las flores de ésta planta pueden producir hasta 32 μ l al momento de la antésis (Belmonte *et al.*, 1994)..

Las cactáceas columnares producen cantidades de hasta 70 μ l en el momento de la antésis, como *M. fulviceps* (Figura 3), esto podría estar relacionado con la acumulación y almacenamiento de almidón. Sin embargo, hasta el momento no se ha determinado la presencia de maltosa en el néctar de las cactáceas columnares. Investigaciones enfocadas a la anatomía y fisiología de los nectarios de especies cuyos polinizadores tengan altas demandas energéticas, podrían dar una mejor idea del tipo de azúcares secretados y su relación con los polinizadores.

También podría asumirse que los altos niveles de producción de néctar y su relación con la composición de azúcares son el resultado de un fenómeno osmótico. El néctar es un derivado de la savia rica en sacarosa del floema, pero los mecanismos de secreción aún no se han explicado adecuadamente (Nicolson, 1998). Se asume que las cantidades iguales de glucosa y fructosa que normalmente se encuentran en el néctar, son el resultado del desdoblamiento de la sacarosa dentro del tejido del nectario. Cuando ocurre la hidrólisis, la concentración osmótica aumenta y se drena

agua al néctar, produciendo una secreción abundante y diluida de néctar con hexosas (Nicolson, 1998).

Probablemente producir néctares ricos en hexosas sea una estrategia de las plantas para que el néctar permanezca más tiempo en la flor, ya que a cierta humedad relativa, los néctares con sacarosa tienen concentraciones más elevadas que los néctares con hexosas, así cuando están en equilibrio con el aire las soluciones de hexosas se evaporan menos rápido que las soluciones con sacarosa (Nicolson, 1998), haciendo disponible el néctar para un mayor número de visitantes florales con grandes requerimientos de energía.

El volumen de néctar y su concentración son factores que determinan la energía contenida en la flor de una determinada especie. Dentro de las cactáceas, las flores con síndrome de polinización de murciélago presentan contenidos energéticos más elevados que aquellas cactáceas con síndrome de colibríes o insectos (Scogin, 1985).

En el Valle de Tehuacán las especies estudiadas registraron altos contenidos energéticos durante la noche y los valores máximos de energía por flor coinciden con los máximos de actividad de los murciélagos, uno entre las 1900 y 2300 horas y el otro entre las 0100 y 0500 horas (Valiente-Banuet *et al.*, 1996).

Los valores energéticos de las especies estudiadas son similares a lo encontrado en Isla Curaçao y Norte de Venezuela. Únicamente *M. fulviceps* rebasa el rango alcanzando el valor más alto (10.84 Kj por flor/noche).

La capacidad de carga respecto al néctar fue mayor en el Centro-sur de México respecto a los otros dos sitios de distribución comparados (Tabla 1). Esta diferencia está ligada principalmente, al número de individuos de especies quiropterófilas que encontramos por hectárea en el Valle de Tehuacán. Por ejemplo, en Zapotitlán, *N. tetetzo* alcanza densidades de hasta 1513 individuos produciendo durante su temporada de floración (de mayo a julio) una cantidad de 90,908.44 Kj, aunado a esto, *N. mezcalaensis* en San Juan Raya alcanza densidades de hasta 453 individuos por hectárea y ha llegado a producir en su período de floración (de abril a junio) un promedio de 158,555.52 Kj.

En comparación, en el Noroeste de México (28° 50' N) especies como *Pachycereus pringlei*, *Carnegiea gigantea* y *Stenocereus thurberi* que son fuente principal del alimento de los murciélagos se encuentra en menores cantidades 7.7, 7.3 y 19.3 individuos por hectárea respectivamente, produciendo en promedio un total de 54,063.61 KJ.

Aplicando la disponibilidad de recursos y los requerimientos energéticos de los murciélagos de 40.2 KJ al día, según Horner *et al.* (1998) se ha estimado que la capacidad de carga para el Suroeste de Estados Unidos y Noroeste de México, es de 2 murciélagos por hectárea. En el Centro-sur de México, Rojas-Martínez (2001) ha calculado que sitios como Zapotitlán o San Juan Raya pueden sostener hasta 8.4 *L. curasoae* por hectárea en primavera y verano, mientras que las selvas bajas caducifolias, durante el otoño y el invierno podrían sostener a 0.73 murciélagos por hectárea (Rojas-Martínez, 2001).

Los murciélagos nectarívoros como *Leptonycteris curasoae* en el Valle de Tehuacán aprovechan el néctar, el polen y los frutos de los recursos producidos tanto en los bosques de cactáceas como en las selvas bajas caducifolias (Álvarez y González 1969; Arita 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Rojas-Martínez *et al.*, 1999); esta disponibilidad de los recursos, su abundancia y los varios kilómetros en que las especies quiropterófilas se encuentran, como *N. tetetzo* (450 Km²) ha podido explicar, junto con capturas a lo largo del año, la residencia de murciélagos nectarívoros como *L. curasoae* (Rojas-Martínez *et al.*, 1999), mientras que, en latitudes cercanas a los 30°N los murciélagos migran latitudinalmente en busca de alimento.

Aunque los datos existentes marcan una diferencia entre el Noroeste de México y el Centro-sur de México, la capacidad de carga para ambos lugares necesitaría revisarse tomando en cuenta el resto de las especies de las que dependen los murciélagos nectarívoros para sobrevivir, obteniendo información de secreción de néctar, contenido energético, flores disponibles por noche y número de individuos por hectárea. Además sería importante conocer la cantidad y aporte energético que ofrece el polen de todas estas plantas, ya que éste es considerado como fuente importante en la dieta de los murciélagos (Álvarez y González, 1969; Howell, 1974;).

Conclusiones

Los murciélagos nectarívoros del Centro-sur de México cuentan con recursos quiropterófilos que presentan contenidos energéticos similares a las especies que se presentan en Venezuela y menores a los que presentan especies del Noroeste de México; sin embargo, una de las diferencias evidentes entre los sitios comprados del Noroeste y Centro-sur de México, es que en este último la riqueza específica con características quiropterófilas y las abundancias poblacionales son mayores. El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, por lo tanto, es considerado como una región en donde murciélagos nectarívoros pueden permanecer a lo largo del año tomando los recursos (néctar, polen y frutos) que ofrecen las diferentes cactáceas columnares, agaves y árboles tropicales.

La mayoría de las especies estudiadas del Valle de Tehuacán, que presentan síndrome quiropterófilo, tienen néctares ricos o dominantes en glucosa y fructosa similar a lo reportado para otras cactáceas columnares y agaves. El hecho de que *N. mezcalaensis* presentará durante la mañana una concentración elevada de sacarosa en su néctar, no necesariamente indica que la planta este respondiendo a los visitantes diurnos (colibríes) sino que podría estar relacionado a un cambio de concentración de azúcar en el néctar que inhibiera la actividad de la invertasa (sacarasa) en la pared del nectario (Nicolson, 1998) produciendo un néctar rico en sacarosa.

BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez, T. y H.L. González. 1969. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18: 137-165.
- Arita, H.T. 1991. Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoe*, in Mexico. *Journal of Mammalogy* 72: 706-714.
- Arita, H.T. y K. Santos-del-Prado. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* 80: 31-41.
- Arizaga, S., Ezcurra, E., Peters, E., Ramírez de Arellano, F. y E. Vega. 2000. Pollination ecology of *Agave macrocantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. I. Floral biology and pollination mechanisms. *American Journal of Botany* 87: 1004-1010.
- Baker, H. G., e I. Baker. 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. Pp. 131-171, En (M. H. NITECKI, ed.) *Biochemical aspects of evolutionary biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Baker, H. G., e I. Baker. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. Pp. 117-141, In (C. E. JONES y R. J. LITTLE, eds.) *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific Academic Editions, New York.
- Baker, H. G., I. Baker y S. A. Hodges. 1998. Sugar composition of nectar and fruit consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30: 559-586.

ESTA TESIS NO SALI
DE LA BIBLIOTECA

- Belmonte, E., L. Cardemil, y M. T. Kalin Arroyo. 1994. Floral nectary structure and nectar composition in *Eccremocarpus scaber* (Bignoniaceae), a hummingbird-pollinated plant of central Chile. *American Journal of Botany* 81: 493-503.
- Bertsh, A. 1984. Foraging in male bumblebees (*Bombus lucorum* L.): Maximizing energy or minimizing water load? *Oecologia* 62:325-336.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central México. *American Journal of Botany* 86: 534-542.
- Erhardt, A. 1991. Nectar sugar and amino acid preferences of *Battus philenor* (Lepidoptera: Papilionidae). *Ecological Entomology* 16: 425-434.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology. A practical approach*. Oxford University Press.
- Faegri, K. and Pijl, V. L., 1971. *The principles of pollination ecology*. Pergamon press, New York. 291p.
- Fleming, T.H., R.A. Nuñez y L.S.L. Stenberg. 1993. Nectar corridors and the diet of migrant and nonmigrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94:72-75.
- Fleming, T.H., M. D. Tuttle y M.A. Horner. 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., C. T. Shaley., J. N. Holland., J. D. Nason y J.L. Hamrick. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized systems. *Ecological Monographs* 71:511-530.

- Flores, O., Peñalosa, I., Hernández, L., Dávila, P y Ma. del C. Arizmendi. 2001. Carbohydrate analysis of flora nectar using medium infrared. *Fitochemical Analyses* (en prensa).
- Freeman, W. H., Reid, J. E. Becvar y R. Scogin. 1984. Similarity and apparent convergence in the nectar-sugar composition of some hummingbird-pollinated flowers. *Botanical Gazette* 145: 132-135.
- Freeman, W. H., D. Worthington y D. Corral. 1985. Some floral nectar-sugar compositions from Durango and Sinaloa, Mexico. *Biotropica* 17: 309-313.
- García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Hernández, A. y C. Martínez del Río. 1992. Intestinal disaccharidases in five species of phyllostomid bats. *Composition Biochemical Physiology* 103B: 105-111.
- Herrera, M. L.G. 1999a. Preferences for different sugars in neotropical nectarivorous and frugivorous bats. *Journal of Mammalogy* 80: 683-688.
- Herrera, M. L.G., 1999b. Sugar composition of fruit and nectar and preferences of bats: causes and consequences. *Acta Quiropterologica* 1: 201-208.
- Horner, M.A., T.H. Fleming y C.T. Sahley, 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 244: 575-586.
- Howell, D. J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of quiropterophily. *Composition Biochemical Physiologist* 48a: 263-276.
- Knudsen, J y L. Tollsten. 1995. Floral scent in bat-pollinated plants: a case of convergent evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society* 119: 45-57.

- Kunz, T. H. 1982. *Ecology of bats*. Plenum. New York. 425 p.
- Martínez del Río, C. y L. Eguiarte. 1987. Bird visitation to *Agave salmiana*: comparisons among hummingbirds and perching birds. *The Condor* 89:357-363.
- Martínez del Río, C., B. R. Stevens., D. E. Daneke, y P.T. Andreadis. 1988. Physiological correlates of preference and aversion for sugar in three species of birds. *Physiological Zoology* 61: 222-229.
- Martínez del Río, C. y B. R. Stevens. 1989. Physiological constraint on feeding behavior: Intestinal Membrane Disaccharidases of the Starling. *Science* 243: 794-796.
- Martínez del Río, C., 1990. Sugar preference in hummingbirds: the influence of subtle chemicals differences on food choice. *The Condor* 92:1022-1030.
- Nassar, J. M., Ramírez, N. y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Biology* 84: 918-927.
- Nicolson, S.W. 1998. The importance of osmosis in nectar secretion and its consumption by insects. *American Zoologist* 38: 418-425.
- Osorno, T. 2001. *Biología de la polinización de Ceiba parvifolia Rose. (Bombacaceae) en el Valle de Tehuacán, Puebla*. P. 25 Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM, México.
- Percival, M. S. 1961. Types of nectar in angiosperms. *New Phytologist* 60: 235-281.

- Perret, M., Chautems, A., Spichieger, R., Peixoto, M. y Savolainen, V. 2001. Nectar sugar composition in relation to pollination syndromes in Sinningieae. *Annals of Botany* 87: 267-273.
- Petit, S y L. Pors. 1996 Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar-feeding bats on Curaçao. *Conservation Biology* 10: 765-775.
- Petit, S y E. Freeman. 1997. Nectar production of two sympatric species of columnar cacti. *Biotropica* 29: 175-183.
- Pyke, G. H. and Waser, N.M. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica* 13: 260-270.
- Rojas-Martínez, A.E. 1996. Estudio poblacional de tres especies de murciélagos nectarívoros considerados como migratorios y su relación con la presencia estacional de los recursos florales en el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Balsas. P. 88. Msc. Tesis, Facultad de Ciencias. UNAM, México.
- Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A., Arizmendi, Ma. Del C., Alcántara-Eguren, A y 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.
- Rojas-Martínez, A. 2001. Movimientos altitudinales de tres murciélagos nectarívoros en el Centro de México. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias. UNAM, México.
- Scogin, R. 1985. Nectar constituents of the Cactaceae. *The Southwestern Naturalist* 30: 77-82.

- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C., Rojas-Martínez, A. y Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C., Rojas-Martínez, A. y Dávila, P. 1997a. Pollination Biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 84: 452-455.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Arizmendi, Ma del C. y Dávila, P. 1997b Floral biology and pollination ecology of two winter-blooming giant columnar cacti in Tehuacan Valley, México. *Journal of Arid Environments* 37: 331-341.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, Ma del C., Villaseñor, J y J. Ortega. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 24-27.
- 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.