

323196



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO
INSTITUTO DE ECOLOGIA UNAM

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

Efecto de la fragmentación de la selva baja de la costa de Jalisco en la actividad de polinizadores de un árbol quiropterofílico de floración masiva (*Ceiba pentandra*): implicaciones para el éxito reproductivo.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA AMBIENTAL)

PRESENTA

BIOL. MIGUEL ANGEL MUNGUÍA ROSAS

DIRECTOR DE TESIS:

DRA. KATHRYN EUGENIA STONER SMITH

MEXICO, D. F.

OCTUBRE, 2003





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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

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 8 de septiembre de 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno(a) **Munguía Rosas Miguel Angel**, con número de cuenta 93054562, con la tesis titulada: **"Efecto de la fragmentación de la selva baja de la costa de Jalisco en la actividad de los polinizadores de un árbol quiropterofílico de floración masiva (Ceiba pentandra): Implicaciones para el éxito reproductivo."**, bajo la dirección del(a) **Dra. Kathryn Elizabeth Stoner**.

Presidente:	Dr. Alfonso Valiente Banuet
Vocal:	Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Secretario:	Dra. Kathryn Elizabeth Stoner
Suplente:	Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo
Suplente:	Dr. Juan Fornoni

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 8 de octubre de 2003.

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Agradecimientos

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) la beca brindada.

El proyecto fue financiado por las siguientes fuentes:

CONACYT (31826-N) para Mauricio Quesada, Kathryn Stoner y Jorge Lobo, la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (PAPIIT, IN213999) para Mauricio Quesada, Kathryn Stoner y Jorge Lobo, "International Foundation for Science" (D/2617-2) otorgado a Mauricio Quesada y la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica para Jorge Lobo (111-99-319).

A mi asesor principal y miembros de mi comité tutorial:

Dra. Kathryn E. Stoner, Dr. Alfonso Valiente B. y Dr. Gerardo Herrera M.

Les agradezco enormemente los conocimientos transmitidos y el tiempo dedicado.

Al resto de mi Jurado de Examen de Grado:

Dra. Maria del Coro Arizmendi A. y Dr. Juan Fornoni A. Gracias por sus acertados comentarios y su disposición.

Al Dr. Mauricio Quesada A. por el valioso apoyo logístico, técnico y académico.

Al grupo de personas que conformaron el quipo de trabajo: Dr. Jorge Lobo, Biol. Víctor Rosas, Biol. Karla Oseguera, Biol. Yvone Herrerías, Biol. Douglas Scofield y Biol. Carolina Palacios, por la asistencia académica y en el trabajo de campo.

INDICE

Resumen.....	5
Abstract.....	7
1. Introducción.....	9
2. Objetivos.....	17
3. Materiales y métodos	
3.1. La planta.....	18
3.2. El sitio.....	23
3.3. Criterios de clasificación.....	26
3.4. Visitantes: Composición, conducta y patrones de forrajeo.....	28
3.4.2. Análisis de datos.....	29
3.5. Sistema de apareamiento y tasa de fructificación.....	26
3.5.2. Análisis de datos.....	27
3.6. Biología floral y fenología.....	33
4. Resultados	
4.1. Visitantes: Composición y conducta.....	34
4.2. Patrones de forrajeo.....	40
4.3. Sistema de apareamiento y tasa de fructificación.....	46
4.4. Biología floral y fenología.....	48
5. Discusión	
5.1. Polinizadores.....	56
5.2. Efecto de la fragmentación en la actividad de los polinizadores y posibles repercusiones en el éxito reproductivo de la planta.....	60
5.4. Fenología.....	68
5.5. Implicaciones para la conservación.....	70
6. Conclusiones.....	72
7. Literatura citada.....	74

RESUMEN

En los últimos años la fragmentación de los bosques naturales se ha incrementado, especialmente en el trópico. Los árboles tropicales son particularmente susceptibles a la fragmentación debido a que presentan bajas densidades, muchas especies son autoincompatibles y utilizan animales como vectores de sus gametos. La fragmentación del bosque puede afectar la actividad de los polinizadores y esto a su vez puede repercutir en el éxito reproductivo de las plantas a las que prestan sus servicios. La fragmentación incrementa el aislamiento entre las fuentes de recompensas florales y por lo tanto también incrementan las distancias que el polinizador viaja de un árbol a otro de la misma especie. Los objetivos de este estudio fueron comparar la actividad y composición de los principales visitantes de *C. pentandra* entre dos condiciones contrastantes: bosque continuo y perturbado, además describir el sistema de apareamiento, biología floral y fenología de esta especie.

El estudio fue realizado en la selva baja caducifolia de la región de la costa de Jalisco, México. La actividad de los visitantes fue registrada durante la estación seca (Enero a Febrero del año 2002) con una cámara de video digital (Handycam DCR-TRV18). Para determinar el sistema de apareamiento y tasa de fructificación de esta especie se realizaron polinizaciones artificiales. Los datos de fenología y biología floral fueron tomados mediante observación directa.

Los principales visitantes de *C. pentandra* fueron los murciélagos: *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga soricina*. En el bosque continuo además de los murciélagos se encontró una diversa miscelánea de visitantes que incluían:

esfíngidos, abejas, pequeños mamíferos y aves. Sin embargo, estos visitantes fueron poco frecuentes y pocas ocasiones tocaron los órganos sexuales de la flor, por lo que posiblemente su importancia como polinizadores es menor que la de los murciélagos. Se encontraron diferencias significativas en la conducta de los polinizadores entre el bosque continuo y perturbado; *L. curasoe* mostró significativamente menor número de visitas por inflorescencia y su actividad inició más tarde en el bosque perturbado que en el continuo. Los resultados encontrados en *L. curasoe* pueden deberse a la alta especialización en la dieta y el uso de sitios de percha de esta especie. *Leptonycteris curasoe* es un nectarívoro especializado, los recursos florales son menos abundantes en sitios perturbados y están inmersos en una matriz perturbada, además *L. curasoe* es una especie gregaria que usa grandes cuevas como sitios de percha, mismos que en las zonas perturbadas frecuentemente son alterados. *Glossophaga soricina* no observó diferencias significativas en el número de visitas entre el bosque continuo y perturbado, esto puede deberse a su plasticidad en la dieta y uso de sitios de percha. La tasa de fructificación y de producción de semillas fueron significativamente mayores por entrecruzamiento, lo que indica que esta especie es autoincompatible.

La baja tasa de visita de *L. curasoe* sobre las flores de *C. pentandra* en el bosque perturbado puede desembocar en bajas cargas de polen y esta a su vez puede afectar el éxito reproductivo.

ABSTRACT

In recent years forest fragmentation has increased alarmingly, especially in tropical areas. Tropical trees are particularly susceptible to forest fragmentation because they are found in low densities, many are selfincompatible and the majority use animals as gene vectors. Forest fragmentation can affect the activity of pollinators and this may have repercussions on the reproductive success of the species they pollinate. Fragmentation results in floral isolation and increases the distance that pollinators must travel to arrive at individuals of the same species. The objective of this study was to compare the activity and composition of pollinators of the bombacaceous tree, *Ceiba pentandra*. In addition, I describe the reproductive biology of this plant including the breeding system, fruit set, floral biology and phenology.

The study was conducted in the tropical dry forest region of the Pacific coast of Jalisco, Mexico. The activity of visitors were recorded during the dry season, January - February 2002, with a Sony Digital camcorder (Handycam DCR-TRV18). Phenology was recorded by direct observation. Hand pollinations were conducted to determine the breeding system and fruit set of this species at this site.

The main visitors of this specie in both places were the nectarivorous bats *Leptonycteris curasoae* and *Glossophaga soricina*. In continuous forest bats were accompanied by a diverse array of miscellaneous visitors including small noctuid moths, large sphingid moths, bees, small mammals and birds; however these visitors were infrequent and very few times touched the reproductive parts and therefore possibly they are not effective pollinators. Significant differences were

found in pollinator behavior in fragmented and continuous forest. *Leptonycteris curasoae* showed significantly fewer visits in fragmented areas and their activity began later than in continuous forest. The possible reasons of these results may be the high feeding and roost specialization of *L. curasoae*. Since this species is a specialized nectarivore and fewer flower resources are found in the matrix of the fragmented area this may partially explain the fewer visits observed in this habitat condition. Furthermore, since *L. curasoae* is a gregarious species that principally uses large caves for roosting, it is possible that no large adequate roosting sites are found near the fragmented areas. *Glossophaga soricina* did not show significant differences in visits between fragmented and continuous forest. This may be due to the feeding and roost plasticity expressed by this species. Fruit and seed set were significantly higher for outcrossed pollinations indicating that this species is selfincompatible.

The lower visitation rate of *L. curasoae* to *C. pentandra* flowers in fragmented areas may have negative repercussions for the pollen load and may negatively affect the reproductive success in fragmented landscapes.

1. INTRODUCCION

En la actualidad los bosques tropicales sufren altas tasas de destrucción, debido principalmente a la actividad humana (Nason et al. 1997). En Mesoamérica sólo el 0.9 % del área original de la selva baja caducifolia esta bajo algún tipo de protección, el resto a sido substituido por pastizales con fines ganaderos y de cultivo (Janzen 1988). La fragmentación del hábitat involucra la ruptura en la continuidad del bosque y la formación de parches de vegetación remanente embebidos en un área (matriz) en donde se ha modificado el tipo de cobertura vegetal o el uso de suelo (Nason et al. 1997, Saunders et al. 1991, Harris 1984). Los árboles tropicales son particularmente susceptibles a la perturbación debido a que presenta bajas densidades, sistemas de apareamiento autoincompatibles y generalmente necesitan de algún animal como vectores de sus gametos (Bullock 1995, Murawsky y Hamrick 1992, Bawa 1992). Por lo tanto, la perturbación del hábitat puede alterar la actividad de los polinizadores y afectar el éxito reproductivo de las plantas que polinizan (Quesada et al. 2003, Stoner et al. 2002, Aizen y Feisinger 1994, Jennersten 1988).

La fragmentación puede alterar la actividad de los polinizadores, ya que este proceso comprende la reducción en la densidad poblacional e incremento en el aislamiento espacial de las plantas de las que se alimentan (Sih y Baltus 1987). Los parches de vegetación aislados no pueden sostener energéticamente el mismo número de polinizadores que el bosque continuo (Murcia 1996). La disminución en los recursos florales promueve el incremento en las horas de vuelo

entre los sitios de refugio y alimentación, así como atravesar por una matriz perturbada principalmente de uso agrícola, donde es común el uso de pesticidas (Kearns et al. 1998, Batra 1981) y herbicidas, venenosos que reducen el número de plantas que pueden ser utilizadas como fuente alternativa de alimentación (Kevan 1974). Cuando el aislamiento de las plantas es mayor que el ámbito hogareño del polinizador, su población disminuye. Los polinizadores evitan los parches pequeños o la matriz perturbada, lo cual puede resultar en la reducción de su servicio (Kearns et al. 1998). La matriz de hábitat puede ser inhóspita para muchos organismos, sin embargo algunos pueden encontrar en ella una fuente de alimento y/o sitios de refugio (Estrada et al. 1993). Los polinizadores especialistas que no tienen la plasticidad para explotar diversas fuentes de alimento y/o de refugio, probablemente serán más susceptibles a la extinción local (Cosson et al. 1999, Estrada et al. 1993). La fragmentación y el efecto de borde pueden afectar la inmigración de polinizadores y la entrada de especies competidoras o depredadoras de los polinizadores nativos (Murcia 1996, Turner 1996). El decremento de polinizadores primarios puede ser compensado por la aparición de otras especies (Aizen y Feinsinger 1994) que aprovechan el recurso disponible. Sin embargo, no todos los visitantes son equivalentes en su efectividad como polinizadores (Murcia 1996). Los visitantes de las flores difieren en su capacidad de vuelo y la cantidad de polen que pueden llevar en su cuerpo (Feinsinger 1983). La fragmentación por lo tanto puede afectar también la tasa de visitas y el entrecruzamiento, ya que los recursos en sitios perturbados son más limitados y las distancias para encontrar otra fuente de recursos son grandes y los polinizadores invierten mayor tiempo en una misma flor o planta (Ghazoul y

Mcleish 2001, Mustajärvi et al. 2001, Jennersten 1988). El tiempo invertido en la alimentación del polinizador en un árbol puede influir en el patrón de dispersión de polen (Pratt y Stiles 1983). A mayor tiempo invertido en forrajear en una misma planta, existe mayor oportunidad de autopolinización (Law y Lean 1999) y baja producción de frutos y semillas en especies autoincompatibles (Costin et al. 2001, Steffan-Dewenter et al. 2001, Agren 1996, Aizen y Feinsinger 1994, Lamont et al. 1993).

Los murciélagos nectarívoros juegan un papel importante en el éxito reproductivo para muchos arbustos y árboles del trópico seco, de los cuales se alimentan (Fleming y Sosa 1994), estos mamíferos por su abundancia, diversidad y papeles ecológicos son considerados como organismos clave en el mantenimiento de la diversidad en los ecosistemas tropicales (Broset et al. 1996, Fenton et al. 1992, Fleming y Heithaus 1981). Mediante experimentos de exclusión de murciélagos se ha determinado que estos contribuyen de un 40 a un 76% de la tasa de fructificación de algunas cactáceas columnares (Nassar et al. 1997). En los paisajes fragmentados los murciélagos pueden ser importantes polinizadores por tener alta capacidad de vuelo (Estrada y Coates-Estrada 2002, Stoner et al. 2002, Cosson et al. 1999, Fleming y Sosa 1994, Bawa 1990, Heithaus et al. 1975) y de llevar grandes cantidades de polen. Por ejemplo, en el caso del zorro volador (*Siconycteris australis*) puede llevar una carga de polen hasta 6 veces más grande que las aves y hasta 10 veces más grande que otros nectarívoros (principalmente insectos) (Law y Lean 1999).

En la zona donde se llevó acabo este estudio, predominan paisajes agrícolas. La selva mediana donde encontramos a *Ceiba pentandra* desde mediados de la década de los setentas ha sido desmontada (INEGI 1976 a). *C. pentandra* es un árbol de floración masiva con síndrome de quiropterofilia (Baker y Harris 1959) apreciado como sombra para el ganado, por lo que es común encontrarlo como individuos inmersos entre tierras de cultivo. También existen áreas de extensión limitada (13142 ha) en buen estado de conservación, bajo protección (reserva de la biosfera Chamela - Cuixmala). En esta zona se han reportado 5 especies de murciélagos nectarívoros : *Choeroniscus godmani*, *Glossophaga commisarisi*, *Glossophaga soricina*, *Musonycteris harrisoni* y *Leptonycteris curasoae* (Arita y Santos de Prado 1999, Ceballos y Miranda 1986). En las dos especies de nectarívoros más abundantes (*L. curasoae* y *G. soricina*) predomina el polen de *Ceiba pentandra* en su pelo durante la etapa de floración de este árbol (Diciembre-Marzo) (Stoner et al. 2003), por lo que son los candidatos más fuertes para ser los principales polinizadores. Debido a el tipo de floración de *C. pentandra* se espera también sea visitada por una amplia gama de organismos, principalmente generalistas que posiblemente tendrán menor importancia en la reproducción del árbol. En sitios perturbados por efecto de la matriz agrícola y del aislamiento se espera una miscelánea menos abundante y diversa que en el bosque continuo.

Pese a la importancia de los murciélagos en el ecosistema y la reproducción de muchas especies de plantas, los estudios que evalúan el efecto de la fragmentación sobre la polinización y reproducción en plantas se ha concentrado en plantas herbáceas entomófilas (Donaldson et al. 2002, Murren 2002, Stefan-Deweter et al. 2001, Cunninham 2000 a,b, Somanathan y Borges 2000, Ghazoul et al. 1998, Aizen y Feinsinger 1994, Jennestern 1988, Spears 1987) y trabajos de carácter fitocéntrico realizados en árboles que abordan principalmente el aspecto reproductivo y genético (Funchs et al. 2003, Cascante et al. 2002, Quesada et al. 2001, Aldrich y Hamrick 1998, Nason y Hamrick 1997, Lamont et al. 1993). Estos trabajos en general reportan un efecto negativo significativo en el éxito reproductivo y en la tasa de entrecruzamiento, que es atribuida a la alteración en la actividad de los polinizadores.

Los trabajos realizados en murciélagos que comparan sitios perturbados con sitios conservados no son trabajos específicos para nectarívoros y no evalúan el efecto de la fragmentación en su actividad como polinizadores. Son trabajos que registran el recambio de especies y su abundancia de diversos gremios alimenticios en diferentes tipos de hábitat, tamaño de parche o isla o en distintos estadios sucesionales (Estrada y Coates-Estrada 2002, Schulze et al. 2000, Cosson et al. 1999, Brosset et al. 1996, Estrada et al. 1993, Fenton et al. 1992). En general, estos estudios muestran que hay cambio en la composición, menor abundancia y diversidad de murciélagos en áreas perturbadas y que la velocidad del efecto está en función del tamaño del área. El efecto de la fragmentación en parches de diferente tamaño lleva la misma dirección, solo que los estragos se presentan más rápidamente en los de menor área (Cosson et al. 1999).

La susceptibilidad de una especie de murciélago a la fragmentación depende de diversos atributos anatómicos, alimenticios y de conducta que incluyen: 1) La talla. Este atributo está íntimamente ligado con la capacidad de desplazamiento y por lo tanto con el ámbito hogareño. Las especies más pequeñas tienen menor tolerancia a la fragmentación que las especies de talla grande (Schulze et al. 2000, Cosson et al. 1999, Fenton et al. 1992). 2) El uso del hábitat. Las especies que son capaces de explotar diversos sitios de percha son más tolerantes que los que estrictamente habitan en cuevas, ya que las cuevas frecuentemente son destruidas o dañadas por la actividad humana (Schulze et al. 2000, Arita y Santos del Prado 1999). 3) La dieta. Los murciélagos especialistas son más vulnerables que los generalistas (Arita y Santos del Prado 1999). En particular los gremios más tolerantes son los frugívoros, insectívoros y omnívoros y los más susceptibles son los murciélagos nectarívoros y los carnívoros (Estrada y Coates-Estrada 2002, Broset et al. 1996, Fenton et al. 1992). 4) La conducta. Los murciélagos que forrajean en el sotobosque son más susceptibles que los que lo hacen en el dosel; debido a la formación de espacios abiertos por la fragmentación los murciélagos que forrajean en el sotobosque están más propensos a ser depredados, mientras que los murciélagos que forrajean en el dosel son murciélagos con gran habilidad de vuelo que pueden escapar fácilmente a los depredadores en sitios abiertos (Cosson et al. 1999). 5) Preferencia de sitio de forrajeo. Por último las preferencias en áreas de forrajeo puede afectar el impacto de la perturbación sobre los murciélagos. Los murciélagos que se alimentan de pequeños frutos de plantas de sucesión primaria o insectos de los bordes son organismos tolerantes a la fragmentación. En contraste, los

organismos frugívoros o nectarívoros cuyas especies de las que se alimentan solo se encuentra en el bosque maduro son más susceptibles a la fragmentación (Schulze et al. 2000).

El recambio en cuanto a identidad, diversidad y abundancia de especies está bien documentado en comunidades de murciélagos tropicales bajo diferentes niveles de perturbación antropogénica y natural. Sin embargo, solo existen dos trabajos publicados (Quesada et al. 2003, Stoner et al. 2002) que evalúan directamente la actividad de forrajeo sobre una especie quiropterofílica en específico y de estos solo uno además evalúa la repercusión en la reproducción de la planta (Quesada et al. 2003). Estos trabajos fueron realizados con *Ceiba grandiflora* en la misma zona donde se desarrolló este trabajo. Sus resultados indican que en sitios perturbados las visitas por flor de los polinizadores, las cargas de polen y las tasas de fructificación son menores en sitios perturbados que en bosque continuo.

Tomando en cuenta los antecedentes anteriormente descritos, se espera que las especies de murciélagos que visitan a *C. pentandra* más tolerantes a la fragmentación sean las más abundantes y con capacidad de explotar diversas fuentes de alimento y sitios de percha. La talla y ámbito hogareño puede ser un factor de menor importancia, sí consideramos que la plasticidad en la dieta y uso de percha les permite subsistir en la matriz perturbada y alcanzar los árboles en sitios perturbados, aun sin tener la capacidad de desplazarse grandes distancias. La susceptibilidad a la fragmentación de los visitantes con dietas y perchas muy restringidas se evidenciará en una baja actividad de visita.

La floración masiva como la que presenta *C. pentandra* puede influenciar de forma importante la actividad de forrajeo de los visitantes (Auguspurger 1980). En sitios perturbados debido al aislamiento y la gran cantidad de recompensas que presenta por individuo se espera que los visitantes permanezcan forrajeando mayor tiempo en un mismo árbol a comparación de lo que se espera en el bosque continuo. Las posible implicaciones que esto puede tener a nivel reproductivo de la planta son: 1) mayor frecuencia de cruza auto y geitogámicas, 2) baja tasa de fructificación (en caso de ser autoincompatible el árbol) o altas tasas de fructificación a costa de baja diversidad genética (en caso de ser autocompatible) (Auguspurger 1980).

La información recabada en este estudio también nos permitirá determinar sí el patrón observado en la actividad de los polinizadores bajo perturbación en la única especie qiropterofilica estudiada en la zona (*C. grandiflora*) hasta el momento es consistente en otras especies que comparten el mismo tipo de polinizadores y difieren en grado de aislamiento y tipo de floración.

2. OBJETIVOS

2.1. Comparar la composición de los visitantes florales de *C. pentandra* en la zona de la costa de Jalisco bajo dos condiciones contrastantes: bosque continuo y bosque perturbado.

2.2. Describir la conducta (forma de arribo a la flor, contacto con órganos sexuales de la flor, preferencia alimenticia al momento de la visita) y patrón (número y duración de visitas, rango de actividad de visitación) de forrajeo de los visitantes y determinar basándose en estos parámetros los principales polinizadores en ambas condiciones evaluadas.

2.3. Comparar la actividad de forrajeo (número y duración de visitas, rango, inicio y principales picos de actividad) de los polinizadores en las dos condiciones evaluadas en el estudio.

2.3 Describir la biología floral (hora de antesis, dehiscencia de polen, producción de néctar, intervalo de receptividad), sistema de apareamiento, tasa de fructificación y la fenología floral y foliar de *C. pentandra*.

2.4. Discutir las implicaciones que puede tener un posible efecto adverso de la fragmentación en la actividad de los polinizadores sobre el éxito reproductivo de la especie estudiada en zonas perturbadas.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1. La planta

Ceiba pentandra es un árbol con distribución pantropical (el resto de las especies del género son neotropicales), pero de origen americano (Baker 1965). Ocurre en bosques húmedos o en las zonas más húmedas de los bosques secos (Baker 1983). En México se distribuye en la vertiente del Golfo desde el sur de Tamaulipas hasta la península de Yucatán y en la del Pacífico desde el sur de Sonora hasta Chiapas (Penington y Sarukhan 1998).

Ceiba pentandra es un árbol emergente de hasta 60 m de altura en el bosque húmedo (Gribel et al. 1999). En la región de estudio alcanza aproximadamente 45 m (observación personal), posee contrafuertes bien desarrollados en la base de su tronco corpulento y está provisto de espinas cónicas. Las hojas son compuestas (5 a 8 folíolos) (fig. 1) y normalmente son deciduas. La floración ocurre durante la sequía y los frutos maduran de 4 a 6 semanas después de la polinización en la misma estación (Frankie et al. 1974).

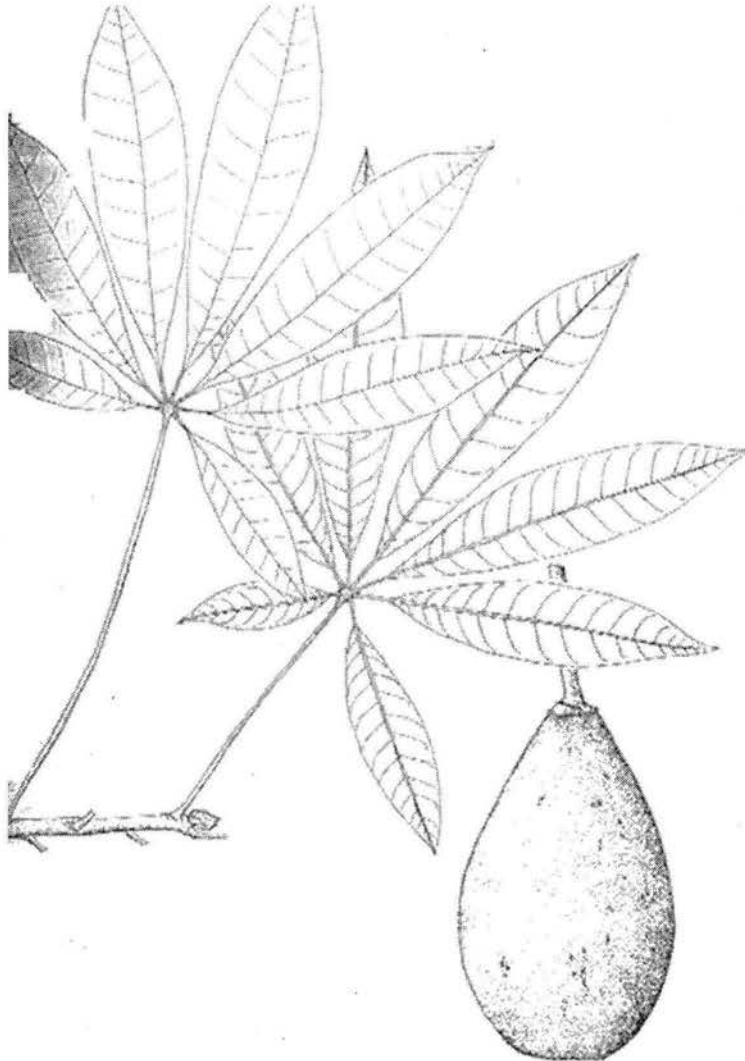


Figura 1. Esquema de hoja y fruto de *Ceiba pentandra* (tomado de Penington y Sarukhan 1998).

Las inflorescencias son fascículos y se encuentran principalmente en los extremo de las ramas. En la zona de estudio las flores tienen aproximadamente 3 cm de diámetro, son globosas, péndulas, de color rosado, provistas de cinco pétalos, cinco anteras y un solo estilo (fig. 2). La antesis es nocturna y producen

Miguel A. Munguía R.

abundante néctar ($108 \pm 36 \mu\text{l}$ al momento de la antesis en la Amazonia brasileña). La longevidad de las flores es de 1 noche. En Brasil la dehiscencia de las flores se da después de 18 horas y 15 minutos en promedio después de la antesis (Gribel et al. 1999). Los frutos son cápsulas elípticas de color café, dehiscentes mediante cinco valvas (fig. 1) y son dispersadas por el viento. En la Amazonia brasileña, cada fruto contiene de 66 a 250 semillas ovoides de 4 a 6 mm de diámetro y pesan de 45 a 65 mg (Gribel et al. 1999).



Figura 2. Fotografía de inflorescencia de *Ceiba pentandra*. La barra blanca representa 1 cm.

El tipo de floración de *C. pentandra* se ha clasificado como masiva (Heindrich y Raven 1972) o *big bang* (Gentry 1974) debido a que un individuo produce todas sus flores en un época corta (4-6 semanas). La floración dentro de un individuo es sumamente sincrónica (solo se puede distinguir dos fenostados: florales parcial y total) (Gribel et al. 1999). Sin embargo, es común que la floración a nivel de individuo sea supraanual (Gribel et al. 1999, Baker 1983). Todos los individuos dentro de una población florecen dentro de un periodo de 6 semanas (Lobo et al. 2003). El número de flores producidas ha sido estimado en un rango de 845 a 2085 flores por m² en la Amazonia brasileña (Gribel et al. 1999).

El sistema de apareamiento varía dentro su rango de distribución. En el suroeste de Asia y en África se ha reportado como totalmente autocompatible (Baker 1955, 1965, Toxopeus 1948) En Samoa (Elmqvist et al. 1992) y en Brasil (Gribel et al. 1999) se considera autoincompatible; sin embargo, en Samoa se encontró producción de frutos por geitogámia. En Panamá se ha descrito el sistema de apareamiento como mixto (Murawski y Hamrick 1992).

Ceiba pentandra es principalmente polinizada por murciélagos (Gribel et al. 1999, Elmqvist et al. 1992, Baker y Harris 1959). La quiropterofilia esta muy extendida dentro de las Bombacaecae, se ha reportado en especies de los géneros *Pseudobombax* (Gribel y Gibbs 2002, Eguiarte et al. 1987), *Adansonia* (Baum 1995), *Durio* (Start y Marshall 1976 citado en Yumoto 1999) y diversas especies de *Ceiba* (Stoner et al. 2003, Quesada et al. 2003, Ayensu 1974, Villa 1966, Baker y Harris 1959).

Ceiba pentandra en África es visitada principalmente por los murciélagos *Epomophorus gambianus*, *Nanonycteris veldkampii* y *Eidolon helvum* (Ayensu 1974, Baker y Harris 1959), en Brasil por *Phyllostomus hastatus* y *P. discolor* (Gribel et al. 1999, Carvalho 1960), en Costa Rica por *P. discolor* y *Glossophaga soricina* (Heithaus et al. 1975), y en Samoa la polinización está restringida al zorro volador *Pteropus tongatus* (Elmqvist et al. 1992). En la zona de estudio no se ha realizado un estudio específico sobre los polinizadores de *C. pentandra*; sin embargo, se ha reportado que es visitada por *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga soricina*, ya que el polen de esta especie predomina en el pelo de estos murciélagos durante su periodo de floración (Stoner et al. 2003).

Aunque se ha dicho que los murciélagos son los polinizadores primarios de este árbol, existe otra miscelánea de visitantes como insectos, marsupiales, primates, colibríes y otras aves (Gribel et al. 1999, Baker 1983, Toledo 1977, Heithaus et al. 1975, Ayensu 1974). A excepción de algunos primates de la Amazonia peruana (Janson et al. 1981) no existe evidencia de que sean o no polinizadores (Gribel et al. 1999, Elmqvist et al. 1992, Toledo 1977). Estos visitantes probablemente son oportunistas que se ven atraídos por las grandes cantidades de néctar (según Gribel et al. 1999: 312 μ L/noche x 65 500 flores) y polen que produce esta especie durante una etapa de escasez de otros recursos alimenticios.

3.2. El sitio

El área de estudio fue la región de la costa del estado de Jalisco. Los árboles estudiados se distribuyen en dos municipios: La Huerta y Casimiro Castillo, donde se delimitaron dos puntos de muestreo. El primero (sitio 1) se estableció en la región de la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala y sus alrededores (19°30'N, 105°03'W). Este sitio se encuentra a 2 km al este de la costa y 6 km al sureste de la Bahía de Chamela. El clima es tropical, cálido subhúmedo, con una marcada estacionalidad. La sequía se presenta de Noviembre a Junio, y algunas veces es interrumpida por lluvias ligeras o fuertes en Diciembre o Enero. El promedio de días con lluvia apreciable es de 52. La precipitación promedio entre 1977 y 1993 fue de 731 mm con un total de 1247 mm en el año más lluvioso (1992) y 452 mm en el más seco (1986). La temperatura promedio anual es de 24.6 °C y la máxima promedio es de 30.3° C (Bullock 1986). La vegetación es selva baja caducifolia. Los géneros de árboles dominantes son *Lonchocarpus*, *Caesalpinia*, *Croton*, *Jatropha* y *Cordia*. Los arroyos sostienen una selva más alta y subperennifolia (selva mediana subperennifolia), la cual presenta una composición de especies, estructura y fenología distinta (Lott et al. 1987). Las epifitas (*Tillandsia* sp), líquenes y los bejucos son importantes tanto por su abundancia como por su diversidad dentro de estas comunidades. Hasta el momento se han registrado más de 1100 especies de plantas en la región. Otras comunidades de plantas presentes en la región son los manglares y la vegetación de las dunas costeras (Lott 1993).

Los individuos de *C. pentandra* en esta zona están ubicados en las selvas medianas, principalmente en los alrededores del río Cuixmala. No obstante que algunos árboles están fuera de los límites del área bajo protección, se encuentra en buen estado de conservación, dada su cercanía con esta zona (alrededor de un 1 km). Esta población se compone aproximadamente de 39 individuos que guardan una distancia entre si de 6 m hasta 8 km. La densidad calculada fue de un individuo por cada 2.43 ha (fig. 3).

El segundo sitio (sitio 2), Casimiro Castillo (19°38'N y 104°29'W), se encuentra a 56 km al noreste del primero. La vegetación remanente y las especies dominantes son similares al sitio ya descrito anteriormente. El clima, régimen de lluvias, temperatura y precipitación son similares (INEGI 1976 a, b) al sitio 1. En la región la vegetación natural actualmente se encuentra principalmente en las regiones altas o al pie de las cadenas montañosas. La selva media subperenifolia ha sido severamente desmontada, debido a que las regiones bajas y cercanas a los ríos (que es donde se encuentra este tipo de vegetación y *C. pentandra*) han sido sometidas a un uso agrícola intensivo. Se cultiva caña de azúcar, melón, sandía, mango, maíz y frijol, además de que también son sitios donde se han establecido centros urbanos (observación personal).

Ceiba pentandra en este sitio de muestreo es conservada y es apreciada como árbol de sombra y regularmente se observan individuos aislados. En esta zona existe una población formada por aproximadamente 22 individuos cuya distancia entre conoespecíficos va de los 200 m a los 4.25 km y una densidad de un individuo por cada 2.2 ha (fig. 3).

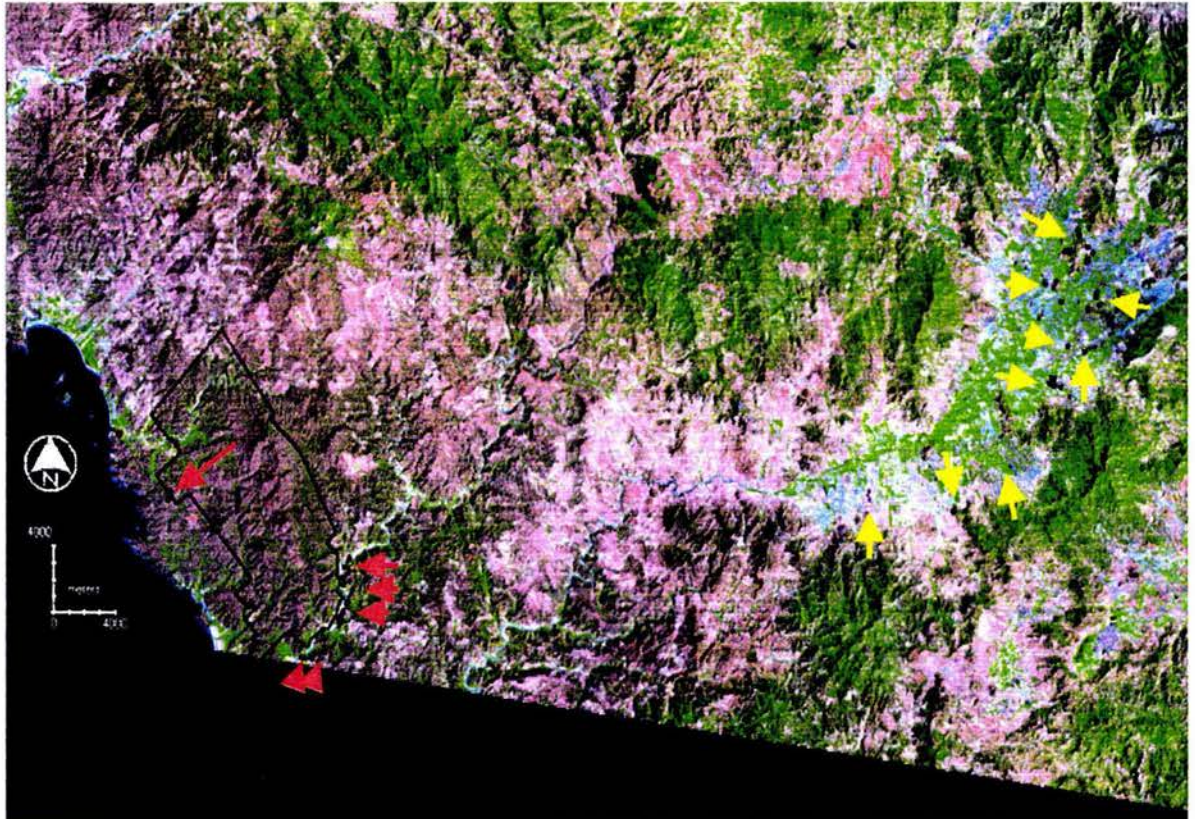


Figura 3. Imagen de satélite Land sat etm+ del área de estudio. Los puntos negros, señalados con flechas (rojas bosque continuo, amarillas perturbado) representan cada uno un árbol. El área de reserva se encuentra delimitada por un polígono en líneas negras continuas. Los colores rosado oscuro representan el bosque seco, el rosado claro pastizal, el verde oscuro vegetación con hojas y el claro intenso posiblemente cultivos. En azul y blanco está el agua y suelo desnudo.

Ambas sitios son similares en cuanto sus características climáticas y biológicas y aparentemente difirieren solo en el factor de interés (grado de perturbación).

3.3. Criterios de clasificación de individuos.

Los individuos involucrados en el estudio se clasificaron de la siguiente manera:

Arboles en bosque continuo: individuos inmersos en una matriz de bosque, ya sea dentro ó a no más de 2 km de distancia del área bajo protección de la reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (fig.4). Todos los individuos clasificados dentro de esta condición están presentes en el sitio 1 de muestreo mencionado en la descripción del sitio. Arboles en sitios perturbados: individuos aislados inmersos en matrices de tipo agrícola o urbana, con una distancia de aislamiento mayor a 15 km del bosque continuo (fig. 5). Todos los individuos clasificados en esta condición se encuentran en el sitio 2 de muestreo ya descrito.

Aunque la densidad es un criterio que se ha considerado de importancia para realizar este tipo de clasificaciones, en este caso no se consideró debido a que los individuos reproductivos guardan densidades muy similares (1 individuo por 2.2 ha y 1 individuo por cada 2.4 ha en bosque continuo y en fragmentos respectivamente).

Aunque la clasificación se llevó acabo por árbol, la unidad considerada para la cuantificación de las visitas fue la inflorescencia. Clasificar un árbol dentro de una condición implica lógicamente que cualquier inflorescencia y flor perteneciente al mismo se encuentra en la misma condición que el árbol.



Figura 4. Arbol de *C. pentandra* en bosque continuo.



Figura 5. Arbol de *C. pentandra* en bosque perturbado.

3.4. Visitantes: composición, conducta y patrones de forrajeo

Para obtener los datos de la composición específica, documentar los patrones de actividad y conducta de forrajeo de los visitantes en la inflorescencia, tanto en bosque continuo como perturbado, se realizaron vídeo filmaciones entre el 12 de Enero y el 7 de Febrero del 2002, con una cámara provista de emisión infrarroja (Sony Digital Handycam DCR-PC 110). La cámara se montaba en un tripie en el suelo o en ramas bajas de los árboles. Se seleccionaba una inflorescencia accesible y se enfocaba de manera que fuesen visibles los órganos sexuales de la flor y que entraran en el campo de visión de la cámara de 4 a 7 flores. Con la finalidad de localizar las horas pico de actividad durante la noche, así como evidenciar la diversidad de visitantes y sus patrones de forrajeo durante la noche se realizaron primeramente filmaciones durante 12 hrs con 30 min, que corresponde al consumo de 8 casetes de vídeo. Las filmaciones iniciaban con la antesis (19:30 aproximadamente) y concluían cuando el estigma no presentaba signos de receptividad, alrededor de las 8:00 hrs (ver sección 4.4), de estas filmaciones se determinó que el principal pico de actividad de los visitantes se presentaba entre las 22:00 y 23:00 hrs. Se delimitó el tiempo de filmación a un intervalo más corto que abarcará este pico principal. Se inició a filmar de la misma forma con la antesis y se concluía a las 24 hrs, tiempo en que se consumían 3 casetes de vídeo. De cada visita se registró la especie, la flor, hora y forma de arribó (suspendido, posado, suspendido y tomado), preferencia de forrajeo en la visita (consumo directo al momento de la visita de néctar o polen), duración de visita y si existía contacto con los órganos sexuales y con qué extremidad. Se

identificaron los murciélagos basados en la morfología del rostro y envergadura del antebrazo (Stoner et al. 2002). El resto de los visitantes solo se determinó hasta familia o género a excepción del tlacuache (*Didelphis virginiana*). Al terminar la filmación las flores eran emasculadas, etiquetadas y embolsadas. Se retiraba las bolsas al día siguiente y la flor fue monitoreada durante su desarrollo.

Se filmaron un total de 19 noches, que correspondían a la filmación de 19 inflorescencias distintas (1 inflorescencia /noche). 2 durante toda la noche (una por condición) y 17 cubriendo solo el pico de mayor actividad (19:30 - 24:00 hrs). Se filmaron 8 inflorescencias en 6 árboles en bosque continuo y 9 inflorescencias en 5 árboles en sitios perturbados. Solo se filmó de 1 a 3 inflorescencias en el mismo árbol, pero no más de una inflorescencia en la misma noche.

3.4.2. Análisis de datos

Para determinar la existencia de diferencias significativas en el número de visitas por inflorescencia entre condiciones se aplicó una prueba de Mann-Whitney. La unidad empleada fue la inflorescencia, ya que se filmó una inflorescencia diferente cada noche y solo de 1 a 2 veces por árbol (excepto un individuo donde se filmaron 3 inflorescencias en 3 noches distintas) y se les pudo considerar como replicas independientes de la condición donde se encontraban. Cada árbol representó también unidades independientes pues cada uno es un organismo diferente con características particulares y presentan densidades muy bajas. Para determinar diferencias en el inicio de la actividad de forrajeo entre condiciones, se aplicó una prueba de U de Mann-Whitney sobre el tiempo

(minutos) transcurridos de la antesis a la primera visita por cada especie de polinizador. Para detectar diferencias en la duración de visitas de cada especie de polinizador entre condiciones se aplicó un Análisis de Varianza (ANOVA, una vía). El modelo consideró como variable dependiente el tiempo de duración de visita (centésimas de segundo), como factor la condición. Para determinar si el número de visitas es explicado por el aislamiento de los árboles, se realizaron análisis de regresión lineal simple, tomando como variable independiente la distancia del sitio de percha a cada árbol filmado y como variable dependiente el número de visitas en el mismo árbol. Además se realizó una prueba de correlación por rangos de Spearman entre el número de visitas y los estimados de densidad de flores por árbol (sección 3.3.).

Para determinar si los principales visitantes diferían en las frecuencias de su forma de arribo (suspendido, posado, semisuspendido) y preferencia de forrajeo en la visita (néctar o polen), se realizaron pruebas de homogeneidad (χ^2) para cada uno de los parámetros mencionados. Para determinar la existencia de diferencias en el consumo directo de polen al momento de la visita entre intervalos de tiempo (intervalos de una hora) se aplicó un modelo lineal generalizado (univariado, tipo I). El modelo consideró como variable dependiente la frecuencia del consumo directo de polen al instante de la visita y como factor el tiempo.

El software utilizado para la realización de los análisis estadísticos fue SPSS, excepto las pruebas de homogeneidad que se ejecutaron en MINITAB.

3.5. Sistema de apareamiento y tasa de fructificación

Con el fin de determinar el sistema de apareamiento, entre el 10 de Enero y el 27 de Enero del 2002 se realizaron 4 tratamientos de polinización:

- 1) Autopolinización: Se tomó polen de la flor y se depositó en su propio estigma ($N_{\text{total}} = 285$, $N_{\text{bosque continuo}} = 211$, $N_{\text{bosque perturbado}} = 74$).
- 2) Geitogámia: Se tomó polen de una flor y se depositó en el estigma de otra flor diferente pero del mismo árbol ($N_{\text{total}} = 283$, $N_{\text{bosque continuo}} = 208$, $N_{\text{bosque perturbado}} = 75$).
- 3) Entrecruzamiento: Se tomó polen de 3 flores de 3 árboles diferentes que actuaron como padres y se depositó en el estigma de otra flor de un árbol diferente que actuó como madre ($N_{\text{total}} = 284$, $N_{\text{bosque continuo}} = 210$, $N_{\text{bosque perturbado}} = 74$).
- 4) Polinización natural: Grupo control ($N_{\text{total}} = 269$, $N_{\text{bosque continuo}} = 198$, $N_{\text{bosque perturbado}} = 71$).

Se trataron en total 1121 flores; 827 en bosque continuo y 294 en bosque perturbado. 12 árboles diferentes fueron considerados y en cada uno de suministraron los 4 tratamientos; 9 árboles se ubicaron en bosque continuo y 3 en sitios perturbados. Las polinizaciones se realizaban en flores de ramas bajas alrededor de las 20:00 hrs (aproximadamente media hora después de la antesis). Se frotaba las anteras suavemente contra el estigma hasta saturarlo. Después de la polinización manual las flores eran emasculadas y marcadas con alambres se utilizó un código de color que representaban el tratamiento suministrado. El resto de los botones eran eliminados de la inflorescencia para minimizar el efecto de la

competencia por recursos, después se les embolsaba con tela de mosquitero. Al día siguiente se les retiraba la bolsa y semanalmente se registró si eran o no abortados. Una vez maduros los frutos se colectaron y las semillas se cuantificaron.

3.5.2. Análisis de datos

Por cada tratamiento se calcularon las tasas de fructificación y las estimativas de *odds ratio* con respecto al control (autogámia vs control, geitogámia vs control y entrecruzamiento vs control). Una estimativa de *odds ratio* es definida como una razón entre dos *odds* y a su vez la *odds* se define como la razón de la probabilidad de que algún evento ocurra, dividida por la probabilidad de que el mismo evento no ocurra (Kleinbaum et al. 1998). Se realizó un análisis de χ^2 de heterogeneidad para detectar diferencias en la tasa de fructificación entre árboles por cada tratamiento. Para determinar si existen diferencias en el número de semillas por tratamiento, se ejecutó una prueba de Kruskal-Wallis. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el software SPSS. Excepto las estimativas de *odds ratio* y las χ^2 de heterogeneidad que se ejecutaron en el software SAS.

El contraste en los tamaños de muestra de los tratamientos entre el bosque continuo y sitios perturbados se debieron a que pocas flores en sitios perturbados se encontraron a alturas accesibles. Debido a la diferencia en los tamaños de muestra no se realizaron estimativas de *odds ratio* por condición.

3.6. Biología floral y fenología

Para conocer la biología floral y la fenología de esta especie en la zona de estudio, se registró por observación directa durante 2 noches (31 de Enero y 7 de Febrero del 2003) (19:00 hrs – 8:00 hrs) la hora de antesis, dehiscencia de polen, si existía producción de néctar previa a la antesis y si este era drenado periódicamente. Se realizó una prueba de receptividad del estigma agregando peróxido de hidrogeno en el estigma a intervalos de una hora. Se tomaba como indicador de receptividad la producción de burbujas.

El monitoreo de la fenología se realizó de forma cualitativa de Diciembre del 2001 a Febrero del 2002 y de Diciembre del 2002 a Marzo del 2003. Se registró el estado de cada árbol: reproductivo (individuos con botones y/o flores) o vegetativo (sin botones ni flores) 2 veces por semana. Para realizar un estimado de la producción de flores por día durante el pico de floración, se utilizó la técnica de Gribel et al. (1999) que consiste en colocar 4 trampas de 1 m² distribuidas aleatoriamente bajo el área de la copa de los árboles proyectada en el suelo. Se registraron de 7 árboles en total. Se colectó y cuantifico una vez por semana las corolas en las trampas. De los 7 árboles considerados solo uno perteneció al grupo de sitios perturbado, debido a que la intensa actividad en estos sitios no permitió la permanencia de las trampas por el tiempo necesario.

4. RESULTADOS

4.1. Visitantes: Composición y conducta

Ceiba pentandra fue visitada en bosque continuo por los murciélagos *Leptonycteris curasoae* (fig.6) y *Glossophaga soricina* (fig.7). La posibilidad de confundir a *G. soricina* con *G. commissarisi*, otro nectarívoro del mismo género, es prácticamente nula ya que actualmente es un visitante sumamente infrecuente en la zona de estudio, durante un muestreo de murciélagos nectarívoros de un año (1999 - 2000) no se capturó ningún ejemplar de *G. commissarisi* (Stoner et al 2003, Stoner 2002). En total en el bosque continuo se registraron 480 visitas de *L. curasoae* y 51 visitas de *G. soricina*. Ambas especies tuvieron contacto con las anteras en más de 90% de las visitas y con el estigma arriba del 50%. Otros visitantes de menor importancia en cuanto a frecuencia de visitas fueron los esfíngidos, que por su talla y morfología de las alas muy probablemente pertenecen al género *Pseudosphinx* (fig.8) (Pescador-Rubio 1994). Los esfíngidos generalmente arriban suspendidos y pocas veces llegan a tener contacto con los órganos reproductivos de la flor ya que su proboscis es muy larga y fina además solo se registraron 7 visitas de ellos en todo el estudio. Los esfíngidos llegan a posarse solo ocasionalmente y cuando lo hacen generalmente solo tienen contacto con los pétalos con las extremidades anteriores. Los noctuidos (fig. 9), solo se registraron 3 visitas durante el estudio. A diferencia de los esfíngidos estos generalmente se alimentan posados y caminan de una flor a otra de la misma inflorescencia, eventualmente tienen contacto con órganos reproductivos. Los noctuidos permanecen largo tiempo en una misma flor (hasta 10 min) y

generalmente solo visitan un pequeño número de inflorescencias del árbol. De las abejas de la familia Anthoforidae (fig. 10) se registraron solo 3 vistas. Estas abejas tienen contacto principalmente con las anteras y generalmente solo forrajean en un número limitado de flores de la misma inflorescencia y en menor medida de inflorescencia a inflorescencia del mismo árbol. El grupo con menor frecuencia de visitas fueron las aves (2 visitas). Se registró la presencia del género *Icterus* (fig. 11) y *Myarchus* (fig.12), ambos solo tuvieron contacto con los órganos sexuales ocasionalmente.

En sitios perturbados los visitantes estuvieron restringidos prácticamente a las 2 especies de murciélagos mencionadas (28 visitas de *L. curasoae* y 18 de *G. soricina*). Sin embargo, en una noche se observaron 3 tlacuaches (*Didelphis virginiana*) (fig. 13) lamiendo el néctar y desplazándose con destreza en distintas inflorescencias de diversas ramas de un mismo árbol.



Figura 6. Fotografía nocturna de *Leptonycteris curasoae* lamiendo néctar.



Figura 7. Fotografía nocturna de *Glossophaga soricina* lamiendo néctar.

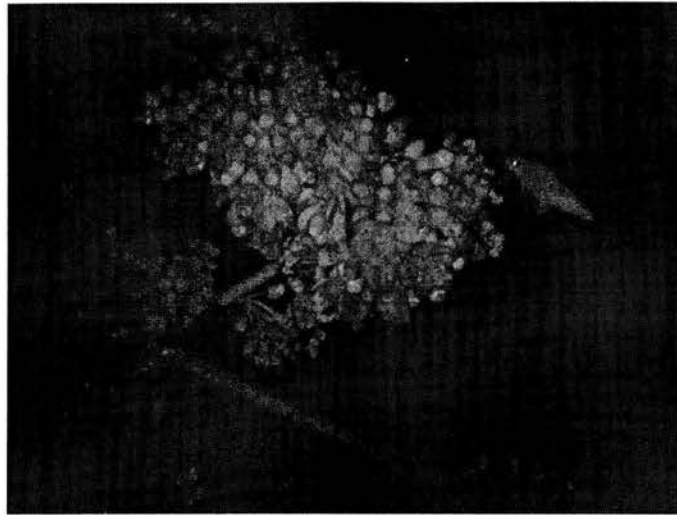


Figura 8. Fotografía nocturna de esfíngido (*Pseudosphinx* sp.) lamiendo néctar. Note la distancia entre el cuerpo del animal y la flor y la proboscis extendida para succionar el néctar sin tocar los órganos sexuales.

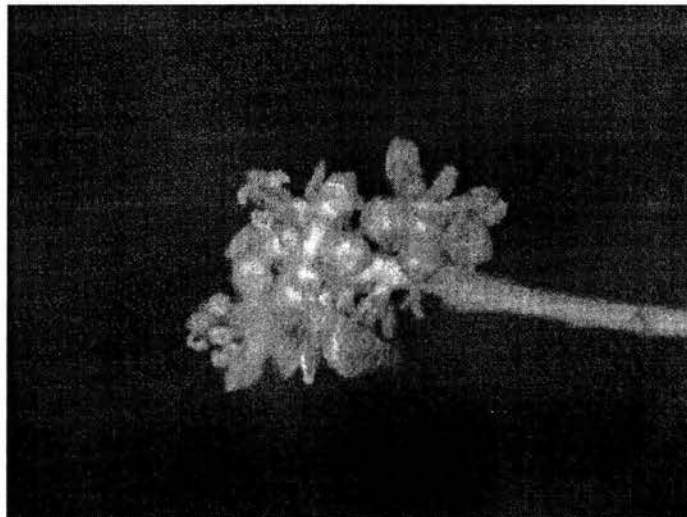


Figura 9. Fotografía nocturna de noctuido posado en flores de *C. pentandra*.

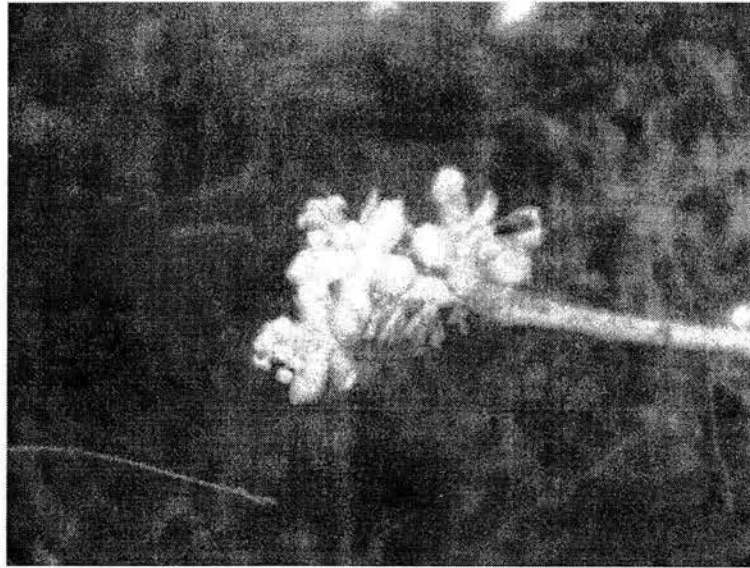


Figura 10. Fotografía de abeja (*Antophoridae*).

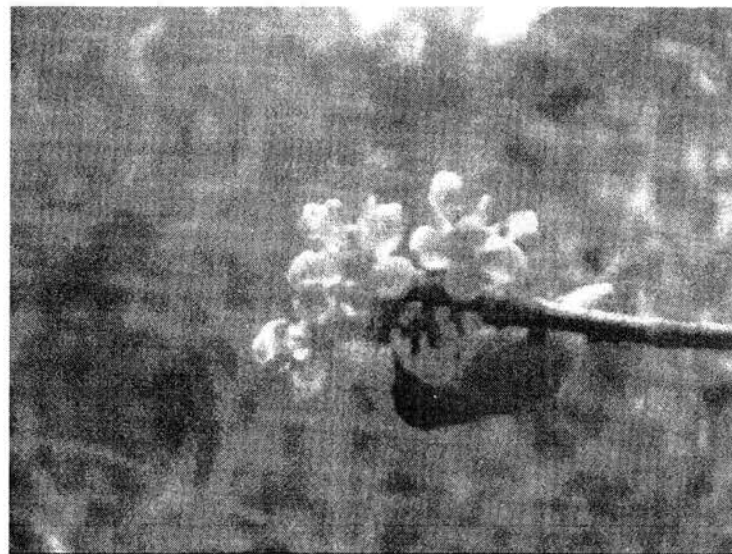


Figura 11. Fotografía de calandria (*Icterus sp.*) bebiendo néctar.



Figura 12. Fotografía de *Myiarchus sp* lamiendo néctar de flores senescentes.



Figura 13. Fotografía nocturna de Tlacuache (*Didelphis virginiana*), lamiendo néctar.

4.2. Patrones de forrajeo

De la filmación realizada por condición en el intervalo 19:30-8:00 hrs, se observó que *L. curasoae* inició su actividad de forrajeo en las flores de *C. pentandra* alrededor de las 19:30 hrs en el bosque continuo y 50 min más tarde en el sitio perturbado. En ambas condiciones su actividad terminó alrededor de las 5:00 hrs. El mayor número de visitas se dio alrededor de las 22:30 hrs en el bosque continuo, aunque existe otro pico de actividad más pequeño a las 2:00 hrs. En sitios perturbados el principal pico de actividad se da a las 23:20 hrs y un segundo más pequeño alrededor de las 3:00 hrs (fig. 14).

Otra especie importante en cuanto a número de visitas y consistente en ambas condiciones evaluadas es *G. soricina*. En el bosque continuo, presentó solo un pico de actividad de visita a las flores a las 22:30 hrs. En bosque perturbado el patrón fue muy irregular pero claramente se observó un mayor número de visitas en las primeras horas de la noche (19:30-24 hrs). La actividad de esta especie concluye hasta las 4:00 hrs en bosque continuo y sitios perturbados.

Los visitantes minoritarios únicamente aparecieron en el bosque continuo. El inicio de su actividad ocurrió después de los picos de actividad de los murciélagos. Los esfíngidos y noctuidos forrajearon entre las 3:00 y 7:00 hrs y las abejas y las aves iniciaron las visitas después de las 6:30 hrs (fig. 14).

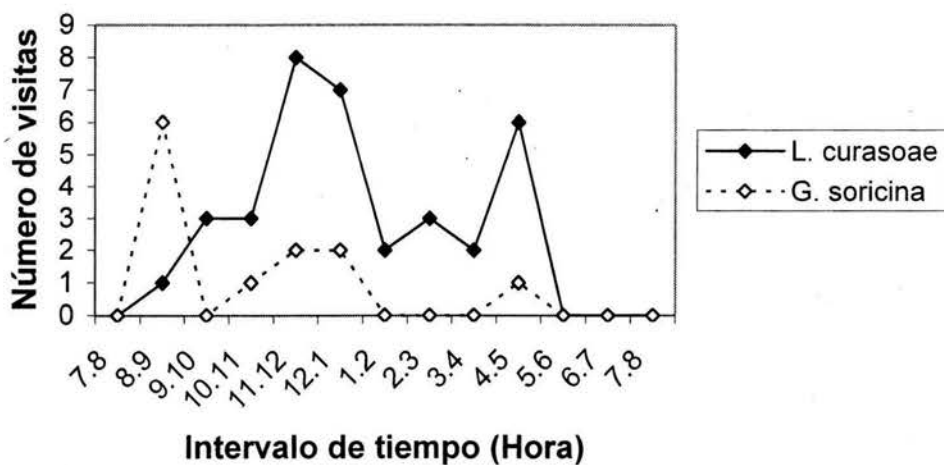
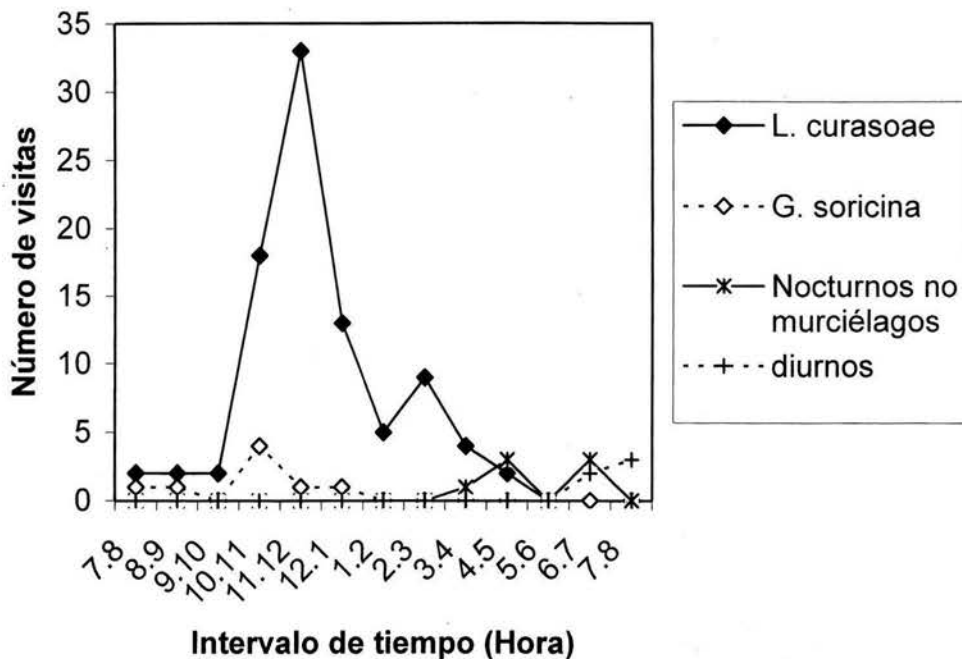


Figura 14. Número de visitas totales observada por grupo de visitante por hora en las filmaciones realizadas de las 19:30 a las 8:00 hrs. En bosque continuo (parte superior) y perturbado (parte inferior). Los esfíngidos y noctuidos se encuentran considerados dentro del grupo de visitantes nocturnos no murciélagos, de la misma forma las abejas y las aves están comprendidas en visitantes diurnos.

Los resultados de las filmaciones del intervalo de 19:30 a 24:00 hrs por su mayor replicación, confirmaron que el principal pico de actividad se da alrededor de las 23:00 hrs para ambas especies de murciélagos. La actividad de visita de *L. curasoae* en sitios perturbados inició significativamente más tarde en comparación con el bosque continuo ($U= 9.5, P = 0.011$). En el bosque continuo inició alrededor de las 19:30 hrs y en bosque perturbado después de las 20:00 hrs. En el caso de *G. soricina* no presentó diferencias significativas en el inicio de la actividad de visita ($U= 34, P= 0.844$), ni en su patrón general de actividad entre las dos condiciones estudiadas (fig. 15).

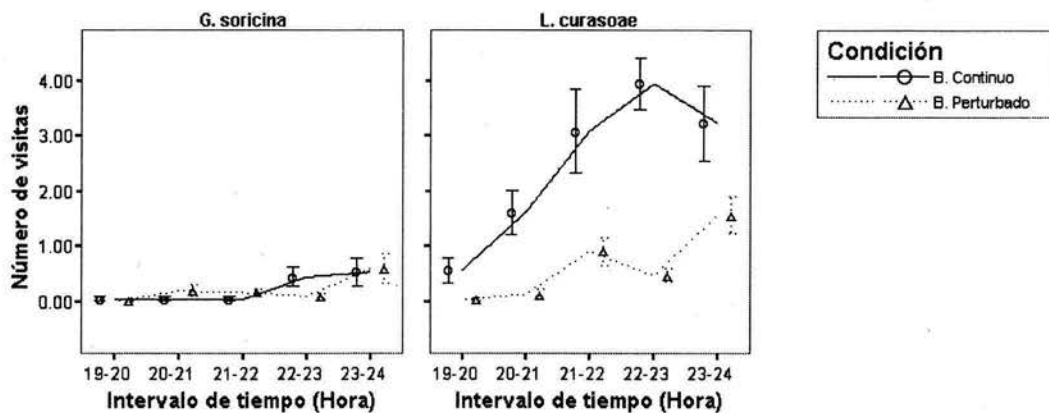


Figura 15. Promedio de visitas de *G. soricina* y *L. curasoae* (\pm error estándar "e.e.") por hora, en el intervalo filmación de las 19:30 a las 24:00 hrs. bajo 2 condiciones: bosque continuo y perturbado.

En bosque perturbados el número de visitas de *L. curasoae* por inflorescencia por noche filmada fue significativamente menor ($U = 9, P = 0.017$) que en el bosque continuo. *G. soricina* sigue la misma tendencia pero las diferencias entre condiciones no fueron estadísticamente significativas ($U = 25, P = 0.573$) (fig. 16). El resto de los visitantes no se les considero en el análisis debido a que solo se encontraron en el bosque continuo.

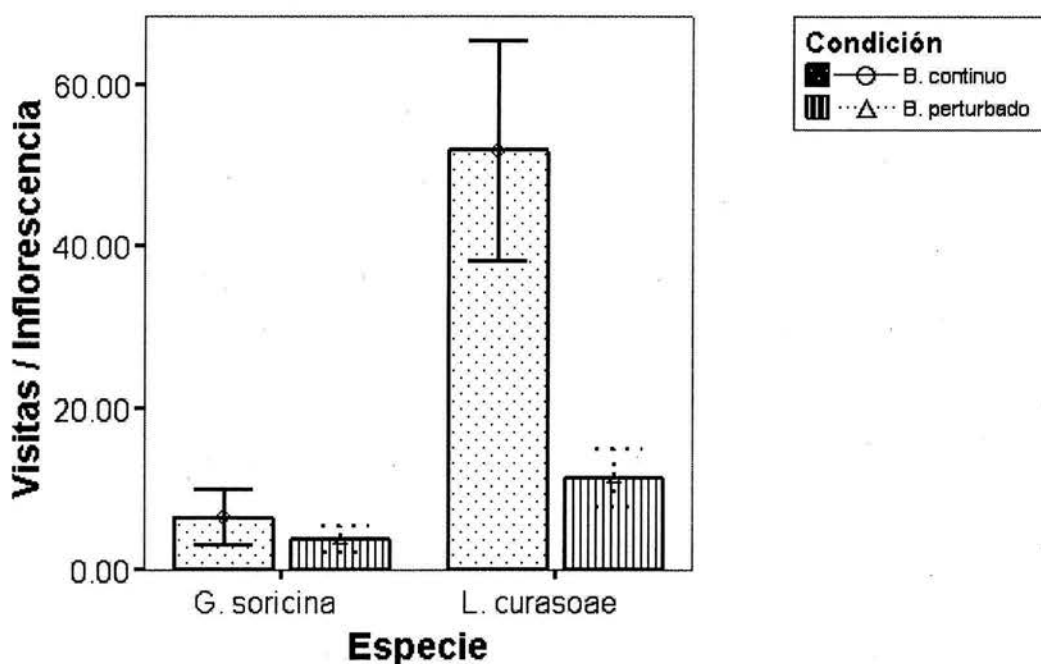


Figura 16. Promedio de visitas por inflorescencia por noche filmada (± 1 e.e.) por especie de murciélago en dos condiciones (bosque continuo y perturbado).

No se encontró diferencias en la duración de visitas de *L. curasoae* entre condiciones ($F = 0.95, G.L. = 1, 534, P = 0.758$). Las visitas de *G. soricina* fueron significativamente más cortas en sitios perturbados que en bosque continuo ($F = 7.009, G.L. = 1, 82, P = 0.01$) (fig.17).

La relación entre la distancia del sitio de percha a los árboles y el número de visitas es significativa ($P= 0.007$) y lineal negativa. Aunque al parecer esta distancia explica el 44.6% de la varianza en la frecuencia de visitas de *L. curasoae* ($R^2 = 0.446$), las 2 poblaciones están separadas entre sí por alrededor de 50 km, sí bien difieren en la distancia con respecto a la percha también difieren en la matriz de hábitat, no es posible saber cual es el factor más importante al explicar la varianza en las visitas (fig. 18).

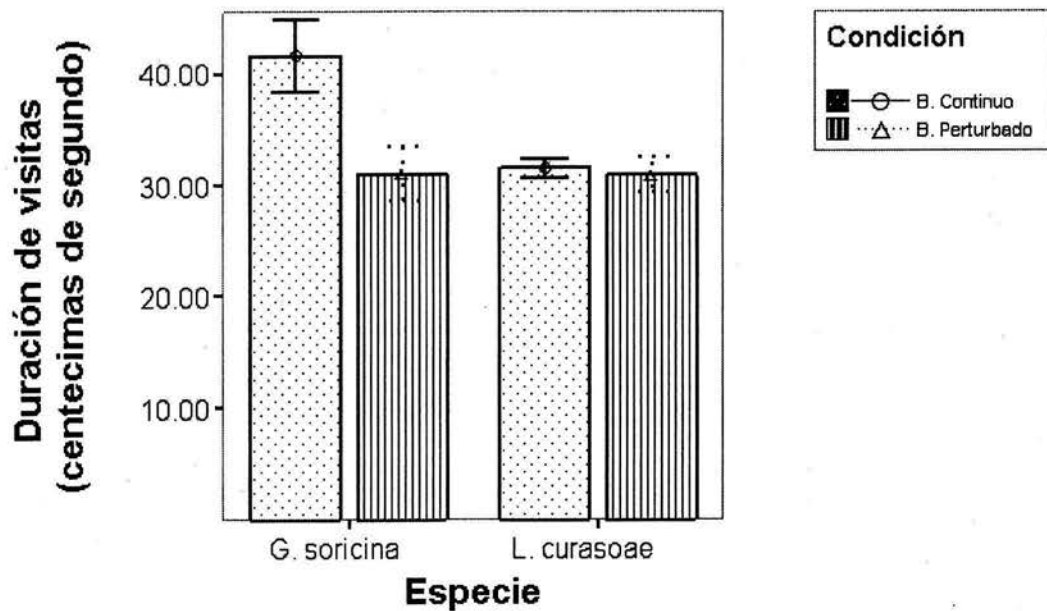


Figura 17. Duración promedio de visitas (+/- e.e.) por especie por condición.

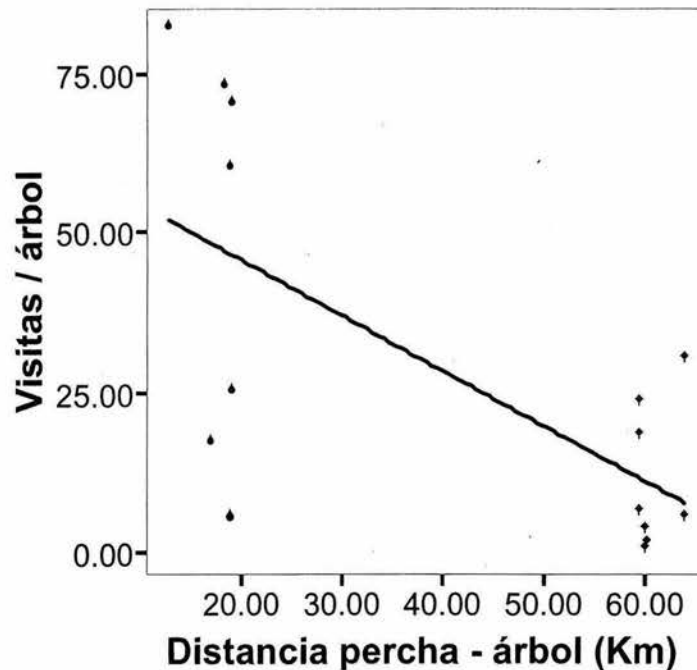


Figura 18. Regresión lineal. Distancia (de árboles a percha principal) vs número de visitas de *L. curasoae*. Los asterisco representan árboles en bosque continuo y los círculos árboles en bosque perturbado ($P = 0.007$, $R^2 = 0.446$).

Se encontraron diferencias significativas entre especies de murciélagos en cuanto al uso (frecuencia) de las diferentes formas de arribo ($\chi^2 = 19.200$, G.L. = 2, $P < 0.01$). La forma más frecuente en que visitan las flores las dos especies de murciélagos es manteniéndose suspendidos mientras se alimentan (“Hovering”) (fig. 19). En 79% de las visitas de *L. curasoae* y 98% de las visitas de *G. soricina* el arribo fue de esta forma. *L. curasoae* llegó a posarse sin ejercer movimiento con las alas (fig. 20) en 16.4% de sus visitas y solo 1.3% en *G. soricina*. Además de estas formas de arribo, *L. curasoae* en un 4.6% y *G. soricina* en un 0.7% de sus

visitas se mantenía semisuspendido con la ayuda de sus alas y tomado con las extremidades posteriores de la inflorescencia (fig. 21). Como ya se mencionó, las dos especies de murciélagos tocan los órganos reproductivos en la mayoría de sus visitas. *L. curasoae* tuvo contacto con las anteras el 90.4 % de sus visitas y *G. soricina* en 92.4 % de estas. En 95% de las visitas de *L. curasoae* tuvo contacto con la cabeza, pero también se involucraban la región pectoral (6.64%), alas (1.55%), extremidades posteriores (3.98%) y el uropatagio (3.54%). *G. soricina* en el 100% de sus visitas tuvo contacto con la cabeza, sin embargo en algunas ocasiones (4.2%) también estuvo involucrada la región pectoral. El estigma fue tocado por el 68.4% de las visitas de *L. curasoae* y el 54.4% de las visitas de *G. soricina*. *L. curasoae* principalmente tocó el estigma con la cabeza (87.13%), seguido de la región pectoral (7.3%), alas (1.46%) y el uropatagio (3.22%). Al igual que *L. curasoae*, *G. soricina* principalmente tocó el estigma con la cabeza (90.70%), y en menor frecuencia con el pecho (4.65%) y las alas (2.36%) (tabla 1). El 96.8% de las visitas de *L. curasoae* consumió directamente al instante de la visita néctar y solo el 3.2% polen, en el caso de *G. soricina* 94.9% néctar y 5.1% polen (tabla 2). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre las especies de murciélagos en cuanto a la frecuencia de consumo al momento de la visita de néctar o polen ($\chi^2 = 0.710$, G.L. = 1, $P = 0.399$). Aunque al sumar el total de las visitas en las que se presentó consumo directo del polen al momento de la visita se encontró que *L. curasoae* tiene mayor frecuencia (17) de consumo en el intervalo de las 20:00 y 21:00 hrs las diferencias no fueron significativas ($F = 0.786$, G.L. = 5,96, $P = 0.561$). En *G. soricina* esta conducta es menos frecuente que en

Miguel A. Munguía R.

L. curasoae y tampoco muestra ninguna tendencia temporal ($F= 1.867$, G.L.= 5,96, $P = 0.107$). (fig. 22).



Figura 19. Fotografía nocturna de *L. curasoae* arribando suspendido.



Figura 20. Fotografía nocturna de *L. curasoae* arribando a una flor posado.

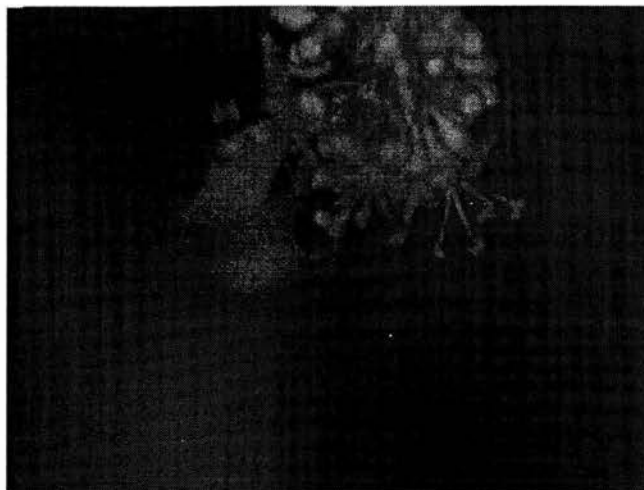


Figura. 21. Fotografía nocturna de *L. curasoae* arribando semisuspendido, apoyado con las extremidades posteriores.

Región corporal	Anteras		Estigma	
	<i>L.curasoae</i>	<i>G. soricina</i>	<i>L.curasoae</i>	<i>G. soricina</i>
Cabeza	429	74	298	39
Pecho	30	3	25	2
Alas	7	0	5	1
Extremidades Posteriores	18	0	0	0
Uropatagio	4	0	11	0

Tabla 1. Frecuencia de contacto de órganos sexuales de la flor por región corporal por especie de murciélago.

Recompensa	Especie	
	<i>L. curasoae</i>	<i>G. soricina</i>
Néctar	484	75
Polen	16	4

Tabla 2. Frecuencia de consumo de recompensas (néctar o polen) al instante de la visita por especie de murciélago.

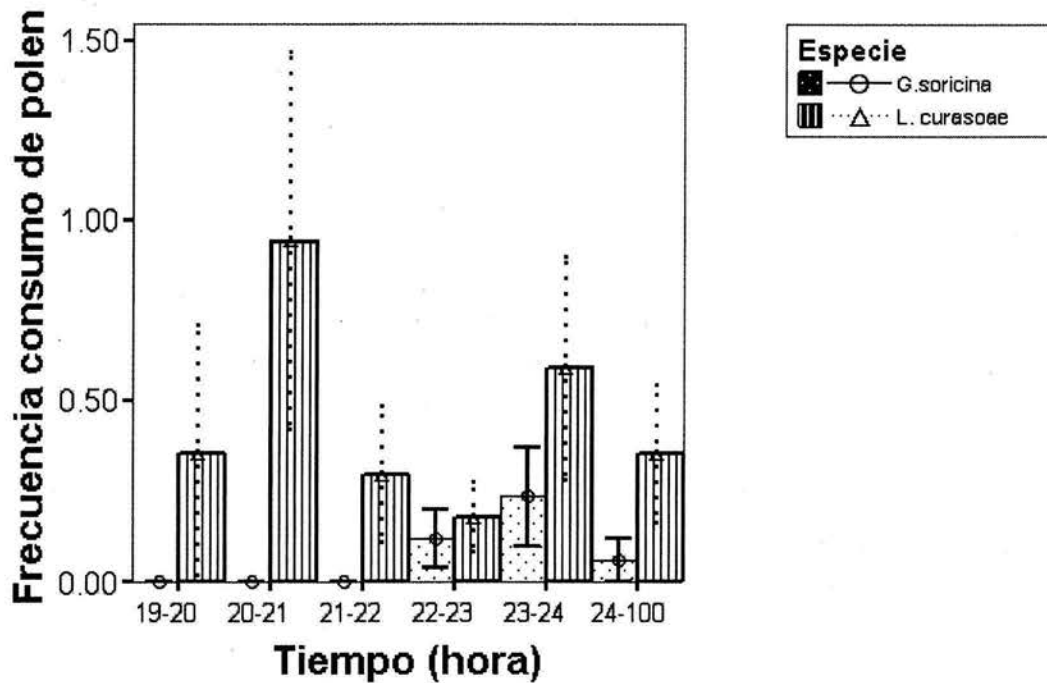


Figura 22. Frecuencia promedio de consumo directo de polen (\pm e.e.) al momento de la visita por intervalo de tiempo (una hora) por noche, por especie de murciélago.

4.3. Sistema de apareamiento y tasa de fructificación

Las estimativas de *odds ratio* mostraron que las flores entrecruzadas tienen 27.8 veces mayor probabilidad de llegar a fruto que lo registrado por polinización natural (control), las tratadas por autogámia 1.9 y las tratadas con geitogámia 0.5. Se encontró que los valores mas altos en cuanto a tasa de fructificación corresponden a las entrecruzas en todos los individuos a excepción de un árbol el cual presentó mayor tasa de fructificación por autogámia. Le sigue en orden decreciente (en tasa de fructificación) el grupo control y la autogámia. Los valores más bajos correspondieron a la geitogámia (Tabla 3). Se encontraron diferencias significativas entre individuos en cuanto a su tasa de fructificación por entrecruzamiento ($\chi^2 = 87.78$, G.L.= 11, $P < 0.01$) y autogámia ($\chi^2 = 20.23$, G. L.= 11, $P < 0.01$), pero no por geitogámia, ni en el grupo control. No obstante la variación interindividual en las poblaciones estudiadas, debido a que las tasa de fructificación por autogámia es menor que el 3%, se le puede considerar como autoincompatible (Dafni 1992).

Las tasas de fructificación en todos los tratamientos fueron más altos para el bosque continuo que para el perturbado. La tasa de fructificación por entrecruzamiento en bosque continuo fue del 33% y de 18.9% en el perturbado, por polinización natural fue del 5% y 0%, en autogámia 3.3% y 1%, en geitogámia 0.9% y 0% en bosque continuo y perturbado respectivamente (Tabla 3). Es importante aclarar el tamaño de muestra conseguido en el bosque perturbado solo representa el 26% obtenido en el bosque continuo.

Arbol	Con.	Geitogamia		Autogamia		Entrecruzamiento		Control	
		N	%F	N	% F	N	%F	N	%F
2666	B.C.	25	0	25	0	23	91.3	22	4.5
nora	B.C.	26	3.8	27	0	25	44	27	0
corral	B.C.	20	5	20	15	20	55	22	0
2923	B.C.	27	0	16	0	26	11.5	16	0
2669	B.C.	13	0	20	0	19	15.8	16	0
2926	B.C.	20	0	20	0	20	20	19	0
2681	B.C.	24	0	25	8	23	60.9	22	4.5
2685	B.C.	29	0	32	6.3	28	3.6	31	6.5
2894	B.C.	24	0	26	0	26	7.7	23	0
Subtotal / B.C.		208	0.9	211	3.31	210	33	198	5
p03	B.P.	36	0	35	0	34	20.6	34	0
p02	B.P.	17	0	16	0	18	11.1	18	0
2936	B.P.	22	0	23	4.3	22	22.7	19	0
Subtotal / B.P		75	0	74	1.3	74	18.91	71	0
total		283	0.7	285	2.8	284	29.6	269	1.5

Tabla 3. Número de flores manipuladas por árbol bajo distintos tratamientos de polinización artificial (N) y porcentaje que se desarrollaron hasta fruto maduro (%F) por árbol, bajo dos condiciones contrastantes (Con.): bosque continuo (B.C.) y perturbado (B.P.).

Los frutos que se desarrollaron de flores correspondientes al tratamiento de entrecruzamiento produjeron 189 semillas en promedio (e.e. = 24.688). En orden decreciente los frutos del grupo control produjeron 152 semillas (e.e. = 30.67), los tratamientos de autogamia y geitogamia produjeron 131 (e.e.= 32.5) y 133 (e.e. = 10.96) semillas respectivamente. Las diferencias en el número de semillas fueron significativas ($X^2= 3.024$, G.L.= 3, $P = 0.048$) (fig. 23).

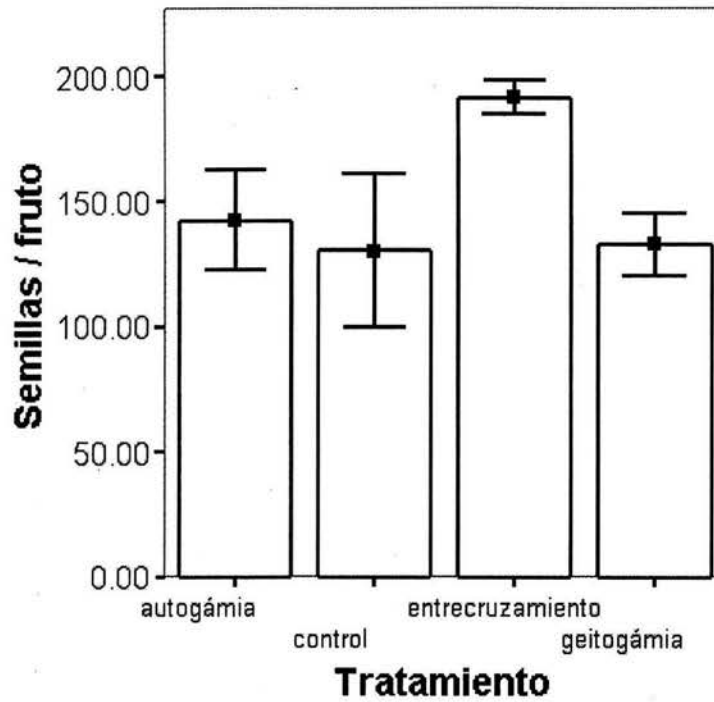


Figura 23. Promedio de semillas (+/- e.e.) por fruto por tratamiento.

Tanto la tasa de fructificación como la de producción de semillas por fruto sugieren que existe limitación por polen, ya que las plantas de forma natural (grupo control) están produciendo menor cantidad de frutos y estos a su vez producen menor cantidad de semillas que los que podría producir si existiese entrecruzamiento.

4.4. Biología floral y fenología

Durante las observaciones realizadas al ejecutar las filmaciones se encontró que la antesis ocurre alrededor de las 19:30 hrs. En este momento el estigma presentaba turgencia, brillo y reacción positiva con peróxido de hidrogeno. Media hora después de la antesis las anteras comenzaron súbitamente a liberar en polen. Las flores tuvieron una vida de aproximadamente 17 horas. Después de las 8:00 hrs el estigma se tornó oscuro y seco. Al amanecer el polen de las anteras había sido removido o consumido por los visitantes. La producción de néctar inició previo a la antesis. Las flores por su morfología típicamente péndula (fig. 2) derramaron néctar durante la noche; las flores desprendieron un olor muy sutil a húmedo.

El periodo de floración de *C. pentandra* en ambas condiciones en el primer año de estudio inició el 29 de Diciembre del 2001 y culminó el 11 de Febrero 2002; en total fueron 44 días de floración. El evento estuvo altamente sincronizado; el pico de floración (más del 50% de individuos reproductivos) se alcanzó aproximadamente en una semana. En este año florecieron aproximadamente el 80% de los individuos de la población. En la estación seca del segundo año la población completa no presentó botones, ni flores, a excepción de un individuo que produjo únicamente 4 botones de los cuales 2 se desarrollaron hasta flor. Todos los individuos de la población (incluyendo el individuo que presentó botones) siguieron un patrón muy similar: retuvieron las hojas hasta muy tarde en el año (a comparación del primer año cuando la mayoría de los árboles perdieron sus hojas en Enero). En el segundo año a finales de Enero el 90% de los individuos retenían la mayor parte de su follaje y a mediados

de Marzo el 82% de la población había perdido sus hojas. Después de aproximadamente 3 semanas presentaban yemas foliares y posteriormente hojas.

En el año que los individuos florecieron, el número de flores/individuo varió ampliamente. Entre los árboles focales a los cuales se les colocaron trampas se encontró que el número de flores/m² en el pico de floración varió entre 46 a 1048. El número de visitas de murciélagos (coeficiente Spearman = - 0.194, $P = 0.507$) ni el número de sobrevuelos (murciélagos que solo cruzan el campo de visión pero no visitan) (coeficiente de Spearman = - 0.278, $P = 0.336$) estuvo correlacionado con el número de flores en los árboles focales.

En los dos años en que se realizó el estudio, el promedio de precipitación anual estuvo por debajo del promedio para la zona (1977-1993: 731 mm): 391mm para el 2001 y 680.80 mm para el 2002 (datos proporcionados por la estación de Biología de Chamela). Además de estar por debajo del promedio, el pico de precipitación normalmente observado en Octubre estuvo distribuido más longitudinalmente a lo largo del año (fig. 24).

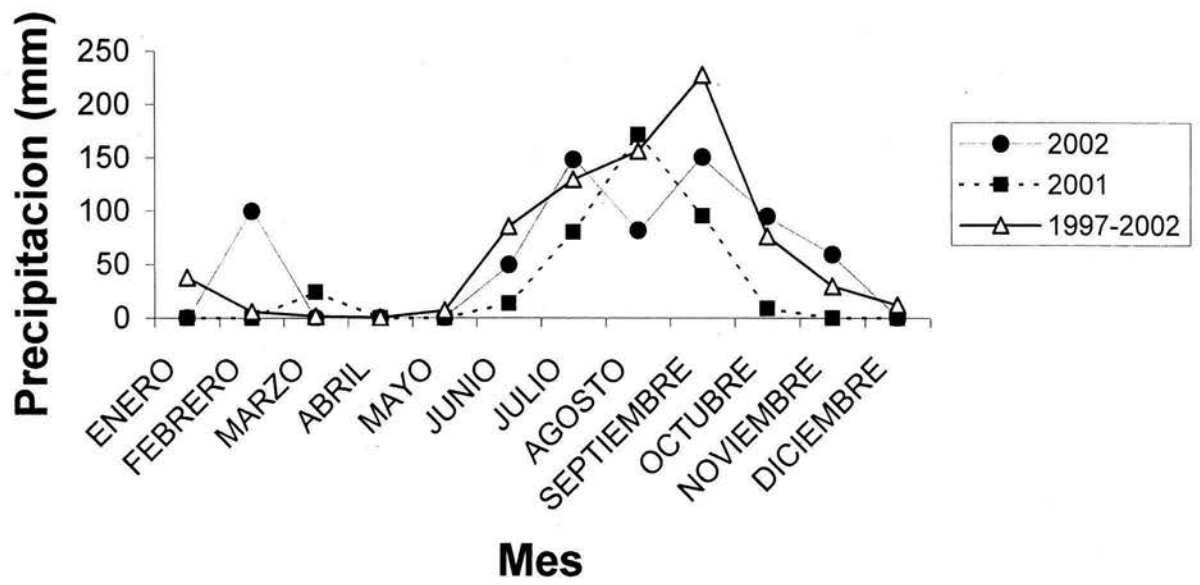


Figura 24. Precipitación pluvial mensual presentada el año 2001, 2002 y precipitación promedio mensual (1997-2002).

5. DISCUSION

5.1. Polinizadores

De acuerdo con los resultados obtenidos de las grabaciones, podemos inferir que los principales polinizadores son los murciélagos, ya que: 1) La actividad de los murciélagos abarca la mayor parte del tiempo que el estigma presenta síntomas de estar receptivo (turgencia, brillo y es peroxidasa positivo) y a su vez el periodo de tiempo en que el estigma esta receptivo abarca la totalidad de su actividad de forrajeo (fig. 14). 2) La dehiscencia de polen y producción de néctar se da previo al principal pico de actividad. 3) Los murciélagos tienen contacto con las anteras en más del 90% de las visitas y con el estigma alrededor del 60% de las mismas. 4) Las visitas de los murciélagos generalmente no son destructivas. Solo el 1% de las visitas los organismos llegaron directamente a comer polen de las anteras y destruyeron este órgano. Probablemente los murciélagos consumieron más frecuentemente néctar directamente y no polen, por que el néctar a diferencia del polen no lo puede llevar consigo en su pelo. No existe un patrón temporal en ambas especies de murciélagos (fig. 22) y con la metodología empleada no se encontró un factor que explique esta conducta. 5) La forma de arribo más frecuente de los murciélagos fue suspendido (*hovering*), esta forma de arribo permite tener altas tasas de visitas y por lo tanto también permite visitar mayor número de flores en comparación con otras formas de llegar a la flor, ya que cuando el murciélago arriba a la flor suspendido generalmente su visita es más rápida (Baker y Harris 1959). Aunque existieron diferencias significativas en las formas de arribo entre las dos especies en ambas predominó el arribo

suspendido. 6) Los murciélagos posiblemente son los principales polinizadores efectivos. De las 55 flores filmadas 3 llegaron a desarrollarse hasta fruto, estas recibieron 10, 99 y 20 visitas respectivamente, todas ellas de murciélagos (128 de *L. curasoae*, 1 de *G. soricina*) y en árboles clasificados como individuos en bosque continuo. Si calculamos la tasa de fructificación solo tomando en cuenta las flores filmadas, sería del 5.5%, que es similar a lo observado de forma natural en el bosque continuo (tabla 3). Sin embargo, la alta tasa de fructificación en flores filmadas pudieron estar influenciadas por que las inflorescencias filmadas era accesibles y evidentes. Para confirmar y cuantificar la efectividad como polinizadores de los murciélagos es necesario complementar este estudio con experimentos de exclusión.

Las dos especies de murciélagos que visitan las flores de *C. pentandra* difieren en su conducta de forrajeo y por lo tanto posiblemente también difieren en su aptitud como polinizadores. *Leptonycteris curasoae* presenta mayor número de visitas en ambas condiciones, generalmente forrajea en grupos grandes (Horner et al. 1998, Helversen 1993) y puede desplazarse hasta 100 km en una noche (Horner et al. 1998). Cuando localizan un sitio de alimentación vuelan en círculos sobre las plantas y toman turnos para alimentarse (Howell 1979). En contraste, *G. soricina* forrajea solitario, la distancia mas grande desplazada por un murciélago en un noche es de 1420 m (Lemke 1984), lame pequeñas cantidades de néctar y regresa a la misma flor en intervalos cortos de tiempo (Heithaus et al. 1974). Además, cuando el recurso es limitante como sucede en los sitios perturbados, puede comportarse de forma territorial (Lemke 1985, 1984). Tomando en cuenta las conductas de forrajeo expuestas de ambas especies, es coherente pensar que

Miguel A. Munguía R.

L. curasoe promueve un mayor entrecruzamiento (Howell 1979); *G. soricina* posiblemente promueve una menor transferencia cruzada de polen y provoca una mayor incidencia de cruza geitogámicas que *L. curasoe*. Si tomamos en cuenta que el entrecruzamiento es la forma como se producen mayor número de frutos y semillas en *C. pentandra* también es coherente plantear que *L. curasoe* promueve una mayor tasa de fructificación y de producción de semillas que *G. soricina*. Por lo tanto podríamos considerar a *L. curasoe* como el polinizador primario y a *G. soricina* como polinizador secundario.

Los visitantes minoritarios no se encontró dentro del muestreo que forrajearan en las flores de *C. pentandra* de sitios perturbados y en bosque continuo su papel en la polinización y éxito reproductivo es evidentemente menor que el que tienen los murciélagos. Son visitantes infrecuentes y el rango de actividad de visita es muy corto comparado con el tiempo total que el estigma es receptivo (fig. 16). Las abejas tienen una baja tasa de movimiento entre árboles, solo forrajean 1 hr 30 min del tiempo que el estigma resta receptivo por la mañana (6:30 – 8:00 hrs), sus picos de actividad se han reportado entre 9:30 y 11:00 hrs (Frankie et al. 1976), hora en que el estigma no está receptivo. Aunque se ha reportado a las aves como polinizadores de otras Bombacaceas quiropterofílicas como *Durio* sp. y *P. ellipticum*, estas presentan periodos más largos de receptividad que *C. pentandra* (Yumoto 1999, Eguiarte et al. 1987). Se ha reportado que los murciélagos en algunos casos presentan mayor eficiencia que las aves en la polinización debido a que presentan tasas de visitas más altas y llevan cargas de polen hasta 6 veces más grandes que aves (Law y Lean 1999). Tal vez la evidencia más contundente reportada de que los visitantes diurnos (en

este caso abejas y aves) no contribuyen de forma significativa al éxito reproductivo es que el polen depositado durante la madrugada (alrededor de las 6:00 horas) artificialmente, no alcanza el ovario antes de la abscisión estilar (Gribel et al. 1999). Otra evidencia importante podría ser que al amanecer generalmente el polen ha sido removido o consumido por los visitantes nocturnos. Otros visitantes nocturnos como los esfíngidos y noctuidos presentan intervalos muy discretos de visita y la morfología de la flor no permite contacto con órganos sexuales ya que las flores polinizadas por esfíngidos generalmente son de forma tubular o con múltiples estambres en forma de cepillo. Además su pico de abundancia se presenta en la época húmeda (Haber y Frankie 1989), estación que no coincide con la floración de *C. pentandra*. Se ha reportado que los mamíferos no voladores pueden llevar grandes cantidades de polen por 1.05 km (Janson et al. 1981). Sin embargo, los tlacuaches que visitan estas flores son sumamente infrecuente (solo una noche en un mismo árbol) y sus visitas son destructivas. Además solo explotan los recursos en un número limitado de árboles y generan auto y geitogámia, que son formas de fertilización que producen bajas tasa de fructificación y de producción de semillas.

A pesar de que lo expuesto apoyado en la evidencia de las filmaciones, dan una evidencia fuerte de que el papel de la miscelánea de visitantes en la reproducción de *C. pentandra* es reducido, se requiere de la ejecución de experimentos tales como las exclusiones para poder descartarlos del todo como polinizadores efectivos.

5.2. Efecto de la fragmentación en la actividad de los polinizadores y posibles repercusiones en la reproducción de la planta

Leptonycteris curasoae fue el visitante más frecuente y dada su conducta de forrajeo registrada en este estudio y lo reportado por la literatura posiblemente es el polinizador efectivo primario. De los visitantes murciélagos *L. curasoae* podría considerarse como la especie más afectada por la perturbación, ya que en sitios perturbados presentó significativamente menor número de visitas por inflorescencia y su actividad de forrajeo en las flores inicio más tarde que en el bosque continuo. En contraste *G. soricina* no presentó una modificación significativa en su actividad de forrajeo en sitios perturbados, únicamente sus vistas son significativamente más cortas pero no en número. Las posibles causas inherentes a los murciélagos de este efecto diferencial son la plasticidad en: 1) la dieta; *L. curasoae* se considera un nectarívoro especialista y su dieta esta basada en néctar y polen (Stoner et al. 2003, Howell 1974, Álvarez y González-Quintero 1970). Aunque se ha reportado que consume insectos y frutos, este hecho solo es sumamente infrecuente en la zona de estudio (Stoner et al. 2003) y en el caso de la ingesta de insectos accidental (Crokum 1991). *Leptonycteris curasoae* tienen la capacidad de obtener sus requerimientos totales de proteínas con una dieta basada en néctar y polen sin recurrir a alimento de origen animal (Howell 1974). En contraste *G. soricina* es omnívoro, se alimenta de néctar, polen, frutos y complementa sus requerimientos proteínicos con insectos (Herrera et al. 2001). 2) el uso de sitios de percha; *L. curasoae* percha

principalmente en grandes agregaciones, dentro de cuevas (Nowak 1991), mientras que *G. soricina* perchan en grupos generalmente pequeños y los sitios utilizados para estos fines incluyen cuevas, túneles, alcantarillas, huecos de los árboles o construcciones abandonadas (Fisher 1992).

La tolerancia de *G. soricina* a la perturbación antropogénica podría deberse a su capacidad de utilizar los recursos alimenticios y sitios de percha que se encuentran dentro de la matriz perturbada. Puede comer insectos tales como los mosquitos, abundantes en los arroyos de la zona, frutos cultivados por el hombre (mango, sandía, banana, papaya etc.) o frutos de especies autóctonas de rápido crecimiento o de sucesión secundaria (Schulze et al. 2000). De la misma forma en la matriz perturbada son abundantes construcciones abandonadas, árboles muertos y alcantarillas que representan sitios potenciales de percha para esta especie.

A pesar de su alta capacidad de desplazamiento, *L. curasoae* presentó menor actividad de visita en el bosque perturbado debido a su alto grado de especialización alimenticia y el uso restringido de sitios de percha. Las principales perchas de esta especie (cuevas), son sistemas con alta susceptibilidad a cambios microclimáticos generalmente destruidos por los humanos cuando hay asentamientos cercanos a ellas (Arita y Santos del Prado 1999).

Dentro de las posibles explicaciones a los resultados observados en la actividad de los murciélagos inherentes al sitio son: 1) la distancia del sitio de percha a los árboles. Los murciélagos que visitan a *C. pentandra* en el bosque continuo provienen principalmente de una cueva que se encuentra a una distancia promedio de 17 km (e.e.= 1.18) ubicada en la Isla Don Panchito (Stoner et al.

2003). Probablemente parte de los individuos de *L. curasoae* de la isla Don Panchito también visiten a *C. pentandra* en el bosque perturbado, para lo cual tendrían que volar 60.9 km en promedio (e.e.=0.92). Esta también podría ser la razón de que las visitas inicien más tarde en el bosque perturbado. El análisis de regresión (fig. 20) mostró que el 40% de la varianza en el número de visitas explicada por la distancia del sitio de la percha en Isla Don Panchito a los árboles; el aislamiento ya se había reportado anteriormente (Cosson et al. 1999) como uno de los procesos dentro de la fragmentación que más afectan la densidad y diversidad de murciélagos nectarívoros y frugívoros. Sin embargo, con solo el análisis de regresión no podemos decir que el aislamiento es la principal causa de que los árboles en sitios perturbados tengan menor número de visitas que en el bosque continuo, ya que la población de *C. pentandra* en el bosque perturbado esta separada por alrededor de 50 km de la del bosque continuo, es decir hay dos poblaciones separadas espacialmente que sí bien difieren en su cercanía con al principal sitio de percha de *L. curasoae*, también difieren en el uso de suelo, por lo que no podemos saber cual factor (distancia de la percha o la matriz) o sí ambos explican la varianza en la tasa de visitas de *L. curasoae*, además no se puede asegurar que los murciélagos que visitan *C. pentandra* en ambas condiciones evaluadas provengan del mismo sitio de percha (isla don Panchito), ni podemos excluir que *C. pentandra* en bosque perturbado sea visita por murciélagos provenientes de perchas localizadas en elevaciones cercanas (por ejemplo la sierra de Cacoma).

2) Otra posible razón inherente al sitio, es que en el bosque perturbado no ocurren otras plantas quiropterofilicas que puedan actuar como facilitadores en la

atracción y mantenimiento energético de esta especie de murciélago. En sitios perturbados *C. pentandra* ocurre principalmente como individuos aislados en una matriz agrícola o urbana donde no existen prácticamente otras especies de las cuales pueda alimentarse un murciélago nectarívoro con alto grado de especialización en su dieta. *C. pentandra* en el bosque continuo ocurre y florece junto a otras especies quiropterofílicas como *Agave colimana*, *Bahuinia ungulata*, *C. grandiflora*, *Ipomea ampullasea*, *Pachycereus pecten-aboriginum* y *P. ellipticum* (Stoner et al. 2003). Estas especies en conjunto son más atractivas para los murciélagos y cubren la demanda energética de un mayor número de murciélagos que en los sitios perturbados.

Tanto el aislamiento como el cambio de uso de suelo, son procesos característicos de la fragmentación del hábitat. Las características inherentes al sitio en conjunto con las inherentes a *L. curasoae* actúan en conjunto y son las que explican la baja actividad de visita sobre *C. pentandra* en bosque perturbado. Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que existan otros factores además de la perturbación no identificados que actúen de forma heterogénea en las dos condiciones y contribuyan a amplificar el efecto de la fragmentación.

Quesada et al. (2003) en un estudio similar realizado en *C. grandiflora* en la misma región, encontraron que el número de visitas de *G. soricina* en sitios perturbados es significativamente menor que en el bosque continuo, mientras que *L. curasoae* observó la misma tendencia pero las diferencias no fueron significativas. Quesada et al. (2003) atribuyeron este efecto a que *G. soricina* tiene un ámbito hogareño más reducido que *L. curasoae*. El presente estudio con *C. pentandra* muestra algunas diferencias con el estudio de Quesada et al. (2003),

pues se encontró que *L. curasoae* visita menos las inflorescencias de árboles en bosque perturbados que las del bosque continuo mientras *G. soricina* no presenta diferencias significativas.

La diferencia encontrada entre los polinizadores de estas dos especies de *Ceiba* puede explicarse por las diferencias en el tipo de floración entre *C. grandiflora* y *C. pentandra*. La intensidad de floración está íntimamente ligada con la disponibilidad de recompensas y con la actividad de forrajeo de los polinizadores (Lemke 1985, 1984). La técnica utilizada para cuantificar actividad en ambos estudios fue mediante video filmaciones. Esta técnica evalúa la actividad de vista sobre flores. Es probable que *G. soricina* por su plasticidad en dieta y percha tenga abundancias similares en sitios perturbados y bosque continuo pero no se refleje en el número de visitas sobre las flores de *C. grandiflora* debido a que la producción de flores por individuos y la densidad es más baja. *G. soricina* tiende a explotar el recurso más abundante y de hecho su actividad está sumamente marcada por la disponibilidad de recurso (Lemke 1985, 1984). *C. pentandra* presenta floración masiva, ha sido considerada como la especie conocida con la mayor producción de néctar por individuo y las densidades en bosque continuo y perturbado son similares; es por esto que *G. soricina* forrajea activamente en sus flores en ambas condiciones.

La posible razón por la cual Quesada (2003) no encontraron diferencias significativas en el número de vistas de *L. curasoae* es que los individuos de *C. grandiflora* en sitios perturbados se encuentran más cerca del área de la reserva donde se encuentran los individuos del bosque, mientras que los árboles de *C.*

pentandra en sitios perturbados se encuentran a alrededor de 56 km de distancia de los del bosque continuo.

Ceiba grandiflora además de ser polinizada por *L. curasoeae* y *G. soricina*, también participa *Musonycteris harrisoni* en bosque continuo (Stoner et al. 2002), el cual no fue observado en *C. pentandra*. La ausencia de visitas de *M. harrisoni* en las flores de *C. pentandra* podría deberse a que posiblemente el pico de abundancia de *M. harrisoni* no concordó con la floración de *C. pentandra*. Otra posibilidad es que la abundancia de la población de *M. harrisoni* es muy baja en la zona y es un visitante infrecuente (Stoner et al. 2002), es probable que no se registró en flores de *C. pentandra* debido a la corta duración de su floración (44 días) y el esfuerzo de muestreo (solo un periodo de floración), comparado con el tiempo de floración (7 meses) y esfuerzo de muestreo (2 periodos de floración) en *C. grandiflora*.

Diversos estudios han ratificado que la disminución en la actividad de visita de los polinizadores asociada a perturbación causa una depresión significativa en el éxito reproductivo de las plantas que polinizan (Murcia 1996, Aizen y Fezinger 1994, Jenerstern 1988). El único trabajo que evalúa la actividad de los polinizadores y su repercusión en el éxito reproductivo en árboles quiropterofílicos (Quesada et al. 2003), encontró también que la baja tasa de visitas en uno de los polinizadores primarios (*G. soricina*) como consecuencia de la perturbación desembocó en bajas carga de polen y baja tasa de fructificación de los árboles en sitios alterados. En el presente trabajo, el polinizador efectivo primario también mostró significativamente menor número de visitas en el bosque perturbado que en continuo, por lo que es muy probable que las cargas de polen también sean

menores. Las consecuencias que puede acarrear la baja carga de polen puede ser el bajo éxito reproductivo. Las tasa de fructificación obtenidas de los grupos controles en el experimento de polinizaciones controladas (0% en bosque perturbado y 5% en bosque continuo) pueden ser evidencia de que las bajas tasa de visita de *L. curosae* en sitios perturbados afecta negativamente el éxito reproductivo de *C. pentandra*. Sin embargo, es necesario realizar estudios donde se utilicen tamaños de muestra homogéneos entre condiciones y así constatar que el contraste en la tasa de fructificación entre condiciones evaluadas se sigue manteniendo.

Los visitantes minoritarios, solo se restringen al bosque continuo y su actividad en sitios perturbados es prácticamente nula. Las principales razones a las que se puede atribuir este fenómeno es: 1) que la matriz de uso principalmente agrícola intensivo, es sometida el uso de pesticidas venenosos para una gran diversidad de organismos (Kearns et al. 1998, Murcia 1996). 2) la limitada capacidad de desplazamiento de la mayoría de los visitantes minoritarios y la pérdida de cobertura vegetal que puede incrementar la depredación. Las implicaciones que puede tener para el éxito reproductivo la ausencia de la miscelánea en sitios perturbados probablemente son menores, ya que lo más probable es que no juegan un papel importante como polinizadores (ver sección 5.1.). Como ya se ha mencionado, hay evidencia de que su importancia es menor que la de los murciélagos pero para descartarla del todo es necesaria realizar experimentos de exclusión.

5.3. Sistema de apareamiento

De las cruzas controladas podemos deducir que *C. pentandra* al producir mayor número de frutos y semillas por vía del entrecruzamiento, es autoincompatible según el criterio de Dafni (1992). Solo un individuo presentó mayor producción de frutos por vía de la autogamia, esto pudo deberse a que lo que existió contaminación con polen ajeno a la planta donde se realizaron las polinizaciones; es decir algún o algunos polinizadores pudieron haber visitado las flores antes de ser embolsadas y depositar polen de otro individuo, originando entrecruzamiento. Otra explicación podría ser que el sistema de apareamiento en la población es mixto, como lo propuesto por Murawsky y Hamrick (1992) en la población de *C. pentandra* de Panamá. La última explicación evidentemente tiene pocos elementos que la apoyen dentro de este estudio ya que se requiere involucrar en el estudio más individuos dentro de la población.

A diferencia de la población de *C. pentandra* en Samoa, donde la tasa de fructificación por geitogamia es del 10% y además es similar a la reportada por entrecruzamiento (15%) (Elmqvist et al. 1992), en la zona de estudio es menor al 1%. Se ha reportado que la floración masiva influye en que ocurran altas tasas de cruza geitogámicas debido a la concentración de recursos en un mismo individuo (Auguspurger 1980), posiblemente la baja tasa de fructificación observada en el estudio (1.5%) sea atribuida en parte por que existe una gran incidencia de geitogamia. Las tasas de fructificación por geitogamia reportadas en otros estudios parecen apoyar esta explicación: en Samoa donde existe producción de frutos por geitogamia la tasa de fructificación es del 15% mientras que en Brasil donde solo

existe fructificación por entrecruzamiento la tasa de fructificación es de solo 0.7%. Ambas poblaciones se consideran como autoincompatibles.

La autoincompatibilidad y la limitación por polen encontrada en las poblaciones de *C. pentandra* estudiadas las hace significativamente susceptible a cualquier perturbación que afecte la actividad de forrajeo de los vectores de gametos. En una especie autoincompatible y que además sufre limitación por polen, la pérdida de vectores de polen desemboca directamente en un efecto negativo en el éxito reproductivo, ya que el entrecruzamiento es la forma en que se producen mayor cantidad de frutos y semillas. En una especie autocompatible la pérdida de vectores no necesariamente perjudica el éxito reproductivo, pero la diversidad genética si es afectada (Auguspurger 1980).

5.4. Fenología.

Durante el primer año de muestreo floreció cerca del 80% de la población de *C. pentandra*, lo cual fue semejante a lo observado entre los años 1999 al 2001 (del 76% a el 96%) (Lobo et al. 2003). La ausencia de floración durante el segundo año de muestreo en toda la población es un evento no reportado para esta especie. Incluso se había planteado que en esta zona la floración de esta especie era anual (Lobo et al. 2003).

Los periodos de floración supraanuales asincrónicos entre los individuos de la población se han reportado en otras poblaciones neotropicales de *C. pentandra* (Gribel et al. 1999, Murawski y Hamrick 1992, Frankie et al. 1974, Baker 1965). Solo en la Amazonia peruana (Janson et al. 1981) y Venezuela (Petit 1997) se han reportado periodos supraanuales bianuales sincrónicos. Los periodos de floración

supraanuales sincrónicos más grandes que los bianuales no han sido reportados antes en la literatura para esta especie.

Bullock y Solís-Magallanes (1990) reportan que en la región de Chamela los intervalos no anuales de floración generalmente están relacionados con lluvias anómalas, como podrían ser en este caso que: 1) La precipitación de los últimos 3 años se encuentra por debajo del promedio anual; 2) El periodo de lluvias en este año se retraso; y 3) La presencia de cabañuelas (termino popular para lluvias irregulares que se presentaban a finales y principios de año) en el mes de Enero (fig. 24). Sin embargo, aunque la precipitación se ha tomado como el factor más determinante en la definición de los eventos fenológicos foliares, su importancia en la fenología floral ha sido cuestionada. Lobo et al. (2003) plantean que el patrón temporal de floración en esta especie esta determinada genéticamente y que la precipitación no es un aspecto importante en la periodicidad de este evento. Los estudios sobre los factores que determinan la periodicidad de la floración son escasos y al parecer los factores no actúan aislados, sino en conjunto y no operan de la misma forma en todos los grupos taxonómicos. Para poder determinar qué factores son los que realmente están involucrados en la periodicidad del evento de la floración de esta especie es necesario realizar estudios a largo plazo e incluir experimentos de corte ecofisiológico, mismos que están fuera del alcancé de este trabajo.

5.5. Implicaciones para la conservación.

Leptonycteris curasoae es una especie que tiene un papel ecológico muy importante en la zona de estudio, ya tiene que ver en la polinización de al menos 23 especies en esta región (Stoner et al. 2003, O. Salazar y R. Fernández 2000). Es una especie extremadamente vulnerable a los disturbios humanos (Ceballos et al. 1997) y está considerada como especie amenazada (Sedesol 2001). Debido a que es una especie con especialización en su dieta (Álvarez y Gonzáles-Quintero 1970), sus hábitos de percha también son especializados (Arita y Santos del Prado 1999) y tienen poblaciones migratorias y residentes (Stoner et al. 2003), es complicado elaborar una estrategia de conservación para este importante polinizador. Un plan de conservación efectivo de esta especie debe contemplar de forma obligada la conservación de las especies de plantas quiropterofílicas de las que se alimenta. Las principales familias que le dan sustento a *L. curasoae* en la zona de estudio son las Bombacaceas y las Cactáceas (Stoner et al. 2003). Las cactáceas tienen importancia también para la porción migratoria de la población como corredor de néctar (Ceballos et al. 1997). Las Bombacaceas son el principal alimento para *L. curasoae* durante 6 meses del año (Stoner et al. 2003, O. Salazar y R. Fernández 2000). *C. pentandra* durante su floración tiene un papel muy importante como recurso alimenticio ya que es una de las especies con mayor producción de néctar (Gribel et al. 1999) y durante su época de floración (Diciembre-Febrero) representa el principal recurso utilizado por esta especie (Stoner et al 2003). *C. pentandra* también es la especie mas asediada por 5 especies de nectarívoros en el bosque seco de Costa Rica (Heitaus et al. 1975).

Miguel A. Munguía R.

En Venezuela la floración de *C. pentandra* coincide con la etapa de reproducción de esta especie de murciélago (Petit 1997).

Otro elemento importante de conservar son las cuevas que sirven como sitios de percha, de maternidad o de descanso durante la migración. El micro clima de las cuevas es sumamente frágil a la perturbación (Arita y Santo del prado 1999). Dado el carácter migratorio de la especie, además de identificar y proteger los sitios de origen y de arribó es necesaria la protección de los corredores de néctar que se distribuyen a todo lo largo de la ruta migratoria.

6. CONCLUSIONES

Los resultados sobre la biología floral de la especie (antes de la producción de néctar, dehiscencia de polen, receptividad del estigma) y la conducta de forrajeo (número de visitas y rango de actividad) de los visitantes sugieren que en ambas condiciones evaluadas *C. pentandra* es principalmente polinizada por los murciélagos *G. soricina* y *L. curasoae*.

En el bosque continuo *C. pentandra* además de los murciélagos, es visitada por una miscelánea muy diversa. En sitios perturbados los visitantes se restringen prácticamente a los murciélagos. El papel de la miscelánea como polinizadores es evidentemente más deficiente que la de los murciélagos.

Leptonycteris curasoae presentó diferencias en su actividad de forrajeo en el bosque perturbado: el número de visita por inflorescencia fue menor y su inicio más tarde que en el bosque continuo.

Glossophaga soricina no presentó diferencias significativas entre condiciones a excepción de que sus visitas fueron significativamente más cortas en el bosque perturbado.

Ceiba pentandra presentó ciclos de floración supraanuales sincrónicos

El sistema de apareamiento es autoincompatible y el sistema esta limitado por polen.

Debido a que la fragmentación afecta la actividad de visita del principal polinizador a las flores de *C. pentandra* es posible que esto desemboque en bajas cargas de polen en el estigma y decremento significativo en el éxito reproductivo.

7. LITERATURA CITADA

1. Agren J. (1996) Population size, pollinator, and seed set in the self-compatible herb *Lytrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779-1790.
2. Aizen M. A. & P. Feinsinger (1994) Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in Chacao dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
3. Aldrich P. R. & J. L. Hamrick (1998) Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science*. 281: 103-105.
4. Alvarez T. & L. Gonzáles-Quintero (1970) Análisis gastropólico de murciélagos *Glossophaginae* de México. *Anales de la escuela nacional de Ciencias Biológicas* 18: 137-165.
5. Arita H. T. & K. Santos de Prado (1999) Conservation Biology of nectar-feeding bats in México. *Journal of Mammalogy* 80: 31- 41.
6. Augsperger C. K. (1980) Mass-Flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): Influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34: 475- 488.
7. Ayensu E. S. (1974) Plant and bat interactions in West Africa. *Annals of Missouri Botanical Garden* 61: 702-727.
8. Baker H. G. (1983) *Ceiba pentandra* en Costa Rican natural history. Janzen D. H. Ed. University of Chicago Press pp. 212-215.
9. Baker H. G. (1965) The evolution of the cultivated kapok tree: a probable West African product en *Ecology and economic development in Africa*

- Research series Brokensha D. No. 9 Institute of international Studies, University of California. Berkeley, Ca. pp. 185-216.
10. Baker H. G. & B. J. Harris (1959) Bat-pollination of the silk-cotton tree, *Ceiba pentandra* in Ghana. Journal of the West African Science Association 4: 1-9.
 11. Baker H. G. (1955) Self compatibility and establishment after long-distance dispersal. Evolution 9: 347-349.
 12. Batra S.W.T. (1981) Biological control in an agroecosystems. Science 215: 134-139.
 13. Baum D. A. (1995) The comparative pollination and floral Biology of baobabs (*Adansonia*: Bombacaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden 82: 322-348.
 14. Bawa K. S. (1992) Mating system, genetic differentiation and speciation in tropical rainforest plants. Biotropica 24: 250-255.
 15. Bawa K. S. (1990) Plant-pollinator interactions in the tropical rain forest. Annual Review of Ecology and Systematic 21: 399-342.
 16. Brosset A., P. Chalie-Dominique, A. Cocle, J. F. Cosson & D. Masson (1996) Bat communities and deforestation in French Guiana. Canadian Journal of Zoology 74: 1974-1982.
 17. Bullock H. F. (1995) Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in México. Biotropica 17: 287-301.
 18. Bullock H.F. & J. A. Solis-Magallanes (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. Biotropica 22: 22-35.

19. Bullock H. F. (1986) Climate of Chamela and trends in the south costal region of México. Archives of meteorology Geophysics and Bioclimatology serie B 36: 297-316.
20. Carvalho C. T. (1960) Das visitas de morcegos as flores (Mammalia: Chiroptera). Annais da Academia Brasileira de Ciencias 32: 359-377.
21. Cascante A., M. Quesada, J. Lobo, & E. A. Fuchs (2002) Effects of dry forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. Conservation Biology 16: 137-147.
22. Ceballos G., T. H. Fleming, C. Chaves & J. Nassar (1997) Population dynamics of *Leptonicterys curasoae* in Jalisco México. Journal of Mammalogy 78: 1220 -1230.
23. Ceballos G. & A. Miranda (1986) Los mamíferos de Chamela. I. B. UNAM Mex. 350 p.
24. Cosson J. F., P. Jean-Marc & D. Masson (1999) Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. Journal of Tropical Ecology 15: 515-534.
25. Costin B., W. J. Morgan & A. Young (2001) Reproductive success not decline in fragmentated population of *Leucochrysum albicans* subspécie. *albicans* variety *tricolor* (Asteraceae). Biological Conservation 98: 273-284.
26. Cockrum E. L. (1991) Seasonal distribution of northwestern populations of long-nosed bats *Leptonycteris sanborni*. Phyllostomatidae. Anales del instituto de Biología serie Zoología 62: 181-202.

27. Cunninham S. A. (2000a) Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of Royal Society of London B* 267: 1149 - 1152.
28. Cunninham S. A. (2000b) Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in mallee woodland. *Conservation Biology* 14: 758-768.
29. Dafni A. (1992) *Pollination Ecology. A Practical Approach*. Oxford University press. USA. 250 P.
30. Donaldson J., I. Nänni, C. Zachariades & J. Kempler (2002) Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterven shrubland of South Africa. *Conservation Biology* 16: 1267-1276.
31. Eguarte L., C. Martínez del Río & H. Arita (1987) El néctar y el polen como recurso: el papel ecológico de los visitantes de las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K). *Biotropica* 19: 74-82.
32. Elmqvist T., Cox P., W. E. Rainey & E. D. Pierson (1992) Restricted pollination on oceanic island: pollination of *Ceiba pentandra* by flying foxes in Samoa. *Biotropica* 24: 15 -23.
33. Estrada A. & R. Coates-Estrada (2002) Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at los Tuxtlas, Mexico. *Biological conservation* 103: 237-245.
34. Estrada A., R. Coates-Estrada & Demerit (1993) Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas México. *Ecography* 16: 309-318.

35. Feinsinger P. (1983) "Coevolution and pollination" en coevolution. Futuyama & Slatkin Eds. pp. 282-311.
36. Fenton K., D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist & S. D. Syme (1992) Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica* 24: 440 -446.
37. Fisher E. A. (1992) Foraging of nectarivororous bats of *Bahuinia unguolata*. *Biotropica* 24: 579–582.
38. Fleming T. H. & V.J. Sosa (1994) Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of mammalogy* 75: 845-851.
39. Fleming T.H. & E. R. Heithaus (1981) Frugivorous bats, seed shadows and structure of tropical forest. *Biotropica* 13: 45-53.
40. Frankie G. W., Baker H. G. & P. A. Opler (1974) Comparative Phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in lowland of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-913.
41. Frankie G. W., P. A. Opler & K. S. Bawa (1976) Foraging Behavior of solitary bees: Implications for outcrossing of a neotropical trees species. *Journal of Ecology* 64:1049 -1057.
42. Fuchs E. J., J. A. Lobo & M. Quesada (2003) Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and matting patterns on a tropical dry forest tree, *Pachira quinata* (Bombacaceae). *Conservation Biology* 17-23.
43. Gentry A. H. (1974) Flower phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*: 54 – 68.

44. Ghazoul J. & M. Mcleish (2001) Reproductive ecology of tropical forest trees in longed and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology* 153: 335-345.
45. Ghazoul J. K. A. Liston & T. J. B. Boyle (1998) Disturbance-induced, density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *Journal of Ecology* 86: 462 -473.
46. Gribel R. & P.E. Gibbs (2002) High outbreeding as a consequence of selfed mortality and single bat pollination in the Amazonia tree *Pseudobombax manguba* (*bombacaceae*). *International Journal of Plant Science* 163: 1035-1043.
47. Gribel R., Gibbs E. P. & A. L. Queiroz (1999) Flowering phenology and pollination Biology of *Ceiba pentandra* (*Bombacaceae*) in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15: 247-263.
48. Haber W.A. & G. W. Frankie (1989) A tropical hawkmoth community: Costa Rica Dry forest *sphingiade*. *Biotropica* 21: 155-172.
49. Heinrich B. & P. A. Raven (1972) Energetic and pollination Ecology. *Science* 176: 597-602.
50. Harris L. (1984) *The fragmentated forest*. Chicago University press. 216 p.
51. Heithaus E., P. Opler & H. Baker (1974) Bat activity and pollination on *Bahuinia pauletia*, plant pollinator coevolution. *Ecology* 55: 412-419.
52. Heithaus E. R., Fleming T. H. & P. A. Opler (1975) Foraging patterns and resource utilization in seven species of the bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*. 56: 841-854.

53. Helversen O.V. (1993) Adaptation of flowers to pollination by Glossophaginae bats. En Animal-Plant interactions in tropical environments. Barthlott ed. Museum Alexander Koenig, Bonn, Alemania pp. 41-59.
54. Herrera G., K. Hobson, L. Mirón, N. Ramírez, G. Mendez & V. Sánchez-Cordero (2001) Sources of protein in two species of phytophagous bats in seasonal dry forest: Evidence from stable-isotope analysis. *Journal of mammalogy* 82: 352-361.
55. Horner M. A., T. H. Fleming & C. T. Sahley (1998) Foraging behavior and energetic of a nectar-feeding bat *Leptonicterys cuarsoae* (Chiroptera *Phyllostomatidae*). *Journal of Zoology London* 224: 575-486.
56. Howell D.J. (1979) Flock foraging in nectar feeding bats: advantages to the bats and the host plants. *American Naturalist* 114: 23-49.
57. Howell D.J. (1977) The sharing and body partitioning in bat-plant pollination system. *Nature* 270: 509 -510.
58. Howell D. J. (1974) Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemical Physiology* 48: 263-276.
59. I.N.E.G.I. (1976a) Casimiro Castillo. Carta topográfica, edafológica, uso de suelo, geológica, uso potencial. Escala 1:50000. E13B22.
60. INEGI (1976b) Guadalajara. Carta climática. Escala 1:1000000.
61. Janson C. H., J. Terborgh & L. H. Emmons (1984) Non-flying mammals as pollination agents in the Amazonia forest. *Biotropica* 13: 1-6.

62. Janzen D. H. (1988) Tropical dry forest; the most endangered major tropical ecosystem en Biodiversity Wilson, national academy press Washington pp. 130-137.
63. Jennersten O. (1988) Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effect of habitat fragmentation on visitation and seed set. Conservation Biology 2: 359-366.
64. Kearns C. A., D. W. Inouye & N. M. Waser (1998) Endangered mutualism: The conservation of Plant-Pollinator interactions. Annual review of Ecology and Systematic 29: 83-112.
65. Kevan P. G. (1974) Pollination, pesticides and environmental quality. Bioscience 24: 198 -199.
66. Kleinbaum D. G., L. C. Kupper, E. C. Muller & Nizam (1998) Applied regression analysis and other multivariate methods. Brook / Cole publishing company 3a ed. pp 658-654.
67. Lamont B.B., P.G. klinkhamer & E. T. Witkowski (1993) Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia gooi* a demonstration of the Alle effect. Oecologia 94. 446-450.
68. Law B. S. & M. Lean (1999) Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rain forest. Biological conservation 91: 201-212.
69. Lemke T. O. (1985) Pollen carrying by the nectar feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. Biotropica 17: 107-111.
70. Lemke T. O. (1984) Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossopahaga soricina*, with respect to resource availability. Ecology 62: 538-548.

71. Lobo J., M. Quesada, K. E. Stoner, E. J. Fuchs, Y. Herrerias-Diego, J. Rodríguez-Sandoval & G. Saborio-Rodríguez (2003). Factors effecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forest in Costa Rica and México. *American Journal of Botany* 90: 1054-1066.
72. Lott, E. J. (1993). Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. *Occasional Papers of the California Academy of Science* 148:1-60.
73. Lott E. J., S.H. Bullock & J. A. Solis-Magallanes (1987) Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest in costal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
74. Murawski D. A. & Hamrick J. L. (1992) Mating system and phenology of *Ceiba pentandra* (*Bobacaceae*) in Central Panama. *Journal of Heredity* 83: 401-404.
75. Murcia C. (1996) Forest fragmentation and pollination of neotropical plants. En *Forest Patches in tropical landscapes* Schelas & Grenber Eds. Island press Washington pp. 19-36.
76. Murren C. J. (2002) Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability as reproductive success. *Journal of Ecology* 90: 100-107.
77. Mustajärvi K., P. Siikamäki, S. Rytönen & A. Lammi (2001) Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *Journal of Ecology* 89: 80-87.

78. Nassar M. J., N. Ramírez & O. Linares (1997) Comparative Biolgy of Venezuelan columnar cacti and role of nectar feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-927.
79. Nason J. D., P. R. Aldrich & J. L. Hamrick (1997). Dispersal and dynamics of genetic structure in fragmentated tropical tree population en Tropical Forest Remanents. Laurence & Bierregard Eds. pp. 304-320.
80. Nowak R. M. (1991) Walker's mammals of the world. Vol 1. 5a ed. The Johns Hopkings Ed. University press, Blatimore. U.S.A.
81. O. Salazar K. & R. C. R. Fernández (2000) Cambios en la abundancia y la utilización de recursos florales a través de un año en los murciélagos nectarívoros de la región de Chamela, Jalisco. Tesis que para obtener el título de Biólogo. Facultad de estudios superiores Iztacala UNAM. 45 p.
82. Pennigton T. D. & J. Sarukhan (1998) Árboles tropicales de México: manual de identificación de las principales especies. Fondo de cultura Económica, U.N.A.M. 2a Ed. 521 p.
83. Pescador-rubio A. (1994) Manual de identificación de las mariposas de la familia *Sphingidae*, de la estación de Biología Chamela, Jalisco México. Instituto de Biología UNAM. 103 p.
84. Petit S. (1997) The diet and reproductive schedules of *Leptoycteris curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: *Glossophaginae*) on Curacao. *Biotropica* 29: 214–223.
85. Pratt and Stiles (1983) How long fruit-eating birds stay in the plant, where they feed implication for seed dispersal. *American naturalist* 122: 797-805.

86. Quesada M., K. E. Stoner, V. Rosas-Guerrero, C. Palacios-Guevara & J. A. Lobo (2003) Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats in a dry forest: Implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406.
87. Saunders P. A., R. J. Hobbs & C. R. Margules (1991) Biological consequences of ecosystems fragmentation: A review. *Conservation biology* 5: 18-32.
88. Schulze M. D., N. E. Seavy & D. F. Whitacre (2000) A comparison of phyllostomatid bats assemblages in disturbed neotropical forest and in forest fragments of slash and burn warming mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica* 32: 174-184.
89. S.E.D.E.S.O.L. (2001) Norma oficial mexicana NOM-ECOL-2001 que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas y raras y sujetas a protección especial y que establece especificaciones para su protección.
90. Sih A. & M. Baltus (1987) Patch size, pollinator behavior and pollinator limitation in Catnip. *Ecology* 68: 1679-1690.
91. Somanathan H. & R. M. Borges (2000) Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. *Biological conservation* 94: 234-256.
92. Spears E.E. (1987) Island and mainland pollination Ecology of *Centrosoma virginium* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology* 75: 351-362.

93. Steffan-Dewenter I, U. Münzemberg & T. Tschardt (2001) Pollination seed set, and seed predation on landscape scale. *Proceedings of Royal Society of London B* 268: 1685-1690.
94. Stoner S. K. E., Ocegüera- Salazar K. & Rodríguez-Fernández R. (2003) Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: Implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 12: 357-373.
95. Stoner, K. E. (2002). Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala En: *Historia Natural del bosque caducifolia de Chamela*. F. A. Noguera, M. Quesada, J. Vega, A. Garcia-Aldrete, Eds. Instituto de Biología, UNAM pp. 379-395.
96. Stoner K. E., M. Quesada, V. Rosas-Guerrero, & J. A. Lobo (2002) Effect of forest fragmentation on Colima long nosed bat (*Musonycteris harrisonsi*) foraging in tropical dry forest in Jalisco, México. *Biotropica*. 34: 462-467.
97. Toledo V. M. (1977) Pollination of some rain forest plants by no-hovering birds in Veracruz México. *Biotropica* 9: 262-267.
98. Toxopeus H. J. (1948) On the origin of the Kapok tree *Ceiba pentandra*. *Mendelinden van het algemen proefstation voor de Landbouw, Buitenzorg* 56: 3-19.
99. Turner I. M. (1996) Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.
100. Villa B. (1966) Los murciélagos de México. UNAM-Instituto de Biología Mex. D.F. 530 p.

Miguel A. Munguía R.

101. Yumoto (1999). Bird pollination of three *Durios* species (Bombacaceae) in a tropical rain forest in Sarawak , Malaysia. American Journal of Botany. 87: 1181 -1188.