



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

“EFECTO DE LA PERTURBACIÓN DEL BOSQUE  
SOBRE LA ACTIVIDAD DE MURCIÉLAGOS  
POLINIZADORES Y LA REPRODUCCIÓN DE  
*Crescentia alata*”

## T E S I S

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

P R E S E N T A

**SELENE MALDONADO LÓPEZ**

DIRECTORA DE TESIS: Dra. KATHRYN E. STONER

MORELIA, MICH.

MARZO, 2008



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.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a CONACyT por la beca que me fue otorgada, y a la UNAM por permitirme recibir preparación de la que es la mejor Universidad de Latinoamérica.

A la Dra. Kathryn Stoner por asesorarme nuevamente en un proyecto de tesis. A los revisores de la tesis: Dra. Julieta Benítez Malvido, Dr. Mauricio Quesada Avendaño, Dr. Jorge López-Portillo y al Dr. Juan Nuñez Farfán, por su tiempo y sugerencias.

A todos los que compartimos en algún momento tiempo, espacio, y también amistad en la casa de Chamela, especialmente a Daniel Aceves, David Uribe, Andrea, y Robertito.

A mi muy numerosa familia por estar siempre presentes ...especialmente a mi mamá y mi papá, a mis hermanas Yunuén y Yuri, ..a mis sobrinas Natalia y la recién llegada Paula, .. Alberto y Duncan, ....y finalmente a la familia Gómez-Tagle Chávez .....

A TODOS....GRACIAS!!!

# ÍNDICE

RESUMEN	páginas
1. INTRODUCCIÓN	
1.1 Importancia del estudio de los sistemas de polinización	1
1.2 Efectos de la perturbación del hábitat sobre los sistemas de polinización	2
1.3 Sistemas de polinización quiropterofílicos	4
1.4 Efectos de la perturbación del hábitat sobre el comportamiento de forrajeo de los murciélagos nectarívoros	5
2. OBJETIVO E HIPÓTESIS	9
3. MÉTODOS	
3.1 Área de estudio	12
3.2 Murciélagos nectarívoros de la región de Chamela	14
3.3 Especie de estudio	17
3.4 Selección de árboles	20
3.5 Biología floral de <i>Cresecentia alata</i>	21
3.6 Sistema de reproducción de <i>Crescentia alata</i>	22
3.7 Registro de los visitantes florales de <i>Crescentia alata</i>	22
3.8 Actividad de los murciélagos nectarívoros	23
3.9 Fenología y éxito reproductivo de <i>Crescentia alata</i>	25

4. RESULTADOS	
4.1 Biología floral	26
4.2 Concentración y volumen de néctar	27
4.3 Sistema de reproducción de <i>Crescentia alata</i>	29
4.4 Registro de los visitantes florales de <i>Crescentia alata</i>	30
4.5 Comportamiento de forrajeo de los murciélagos nectarívoros	33
4.6 Número de visitas	34
4.7 Tiempo de visita	37
4.8 Cantidad de polen depositado	38
4.9 Fenología y éxito reproductivo de <i>Crescentia alata</i>	39
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	
5.1 Biología floral	43
5.2 Visitantes florales	44
5.3 Comportamiento de forrajeo de <i>Glossophaga soricina</i> y <i>Leptonycteris curasoae</i> en <i>Crescentia alata</i>	46
5.4 Frecuencia de visitas	47
5.5 Tiempo de visita	49
5.6 Cantidad de polen depositado	50
5.7 Fenología y éxito reproductivo de <i>Crescentia alata</i>	50
6. LITERATURA CITADA	55

## RESUMEN

*Leptonycteris curasoae* y *Glosshophaga soricina* son murciélagos nectarívoros que tienen un papel fundamental como polinizadores de especies vegetales de gran importancia comercial y ecológica. Sin embargo se encuentran amenazados, debido principalmente a la perturbación de su hábitat, que entre otras cosas disminuye la cantidad y distribución de los recursos alimenticios, lo que puede modificar su comportamiento de forrajeo, y como consecuencia el éxito reproductivo de las plantas que polinizan. En el bosque seco de la Costa del Pacífico Mexicano, en la región de la reserva Chamela-Cuixmala, *Crescentia alata* es un árbol que forma parte importante de su fuente alimenticia. En este trabajo evaluamos y comparamos entre hábitat perturbado y hábitat conservado, el comportamiento de forrajeo de *Leptonycteris curasoae* y *Glosshophaga soricina* en las flores de *Crescentia alata* (medido como el número y tiempo de visitas, y cantidad de polen depositado en los estigmas), así como el éxito reproductivo de ésta especie de árbol. Para esto se realizaron filmaciones nocturnas en flores de diferentes individuos de *C.alata* en hábitat conservado y perturbado. Cada noche de filmación se registro la disponibilidad de recurso de *C. alata* para los murciélagos polinizadores (número de flores abiertas en el árbol filmado y en árboles co-específicos), y se colectaron estilos de flores filmadas en ambos tipos de hábitat para contar los granos de polen depositados en los estigmas. Se registró la fenología de *C. alata*, y se estimó su éxito reproductivo por medio del coeficiente *fruit-set*. Los resultados mostraron mayor número de visitas en las flores de *C. alata* que se encontraban en sitios conservados, y mayor número de flores producidas por árbol en este tipo de hábitat. Se mostró correlación entre el número de visitas y el número de flores abiertas en el árbol filmado y en los árboles co-específicos. El número de visitas no determinó el número de granos de polen depositados en los estigmas de las flores. El número de frutos y el *fruit-set* resultaron mayores en los sitios perturbados. Concluimos que probablemente, el mayor número de flores abiertas por árbol en los sitios conservados ocasionó que *Leptonycteris curasoae* y *Glosshophaga soricina* se alimenten por más tiempo en un mismo árbol, promoviendo así movimiento de polen entre las flores del mismo árbol (geitonogamia).

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1 Importancia del estudio de los sistemas de polinización

La polinización por animales representa en el 90% de las plantas con flores uno de los procesos más importantes de su biología reproductiva (Kearns *et al.*, 1998), ya que dependen de ellos total o parcialmente para su reproducción (Vogel 1969).

Recientemente se ha argumentado que estos sistemas de polinización se encuentran en una crisis creciente, teniendo como base la perturbación del hábitat por procesos de actividad humana como fragmentación, cambios en el uso del suelo, uso de pesticidas y herbicidas, e invasión de plantas y animales no nativos a los ecosistemas naturales. Estos procesos producen cambios en las comunidades de las poblaciones de animales que funcionan como vectores, incluyendo a los polinizadores (Kearns *et al.*, 1998), y como consecuencia, la disminución del éxito reproductivo de las plantas que polinizan (Quesada *et al.*, 2003). Esta crisis afecta los procesos ecológicos y evolutivos, así como también de producción y rendimiento de cultivos (Valiente-Banuet 2002). Se estima que los beneficios económicos de esta interacción a nivel global provee a la humanidad alrededor de 112 billones de dólares americanos anuales (Constanza *et al.*, 1997), ya que aproximadamente una tercera parte de los alimentos que consumimos dependen de la polinización directa o indirectamente (Kearns *et al.*, 1998). Además, el valor por su contribución al mantenimiento de la diversidad y los procesos evolutivos es incalculable (Valiente-Banuet 2002). Por lo que es necesario conocer de qué manera se alteran estos sistemas de polinización bajo condiciones de algún tipo de perturbación.

## 1.2 Efectos de la perturbación del hábitat sobre los sistemas de polinización

Se han realizado diversos estudios sobre los efectos de la perturbación del hábitat en los sistemas de polinización. La mayoría de estos estudios se han llevado a cabo en plantas polinizadas por insectos, generalmente abejas, y han usado como modelo de estudio principalmente plantas herbáceas. Estos trabajos muestran, que los sistemas de polinización pueden responder a los efectos de la perturbación de maneras muy diversas.

Se ha documentado que la perturbación del hábitat puede cambiar la abundancia, diversidad y comportamiento de forrajeo de algunos polinizadores. La mayoría de estos estudios indican que la perturbación del hábitat causa un declive en la diversidad y abundancia de polinizadores (Jennersten 1988; Aizen y Feinsinger 1994b; Lennartsson, 2002; Rosas-Guerrero 2005), y reduce la frecuencia de visitas (Ghazoul y McLeish 2001; Ocegüera-Salazar 2005; Rosas-Guerrero 2005). Sin embargo, existen estudios que indican patrones opuestos. Por ejemplo, Powell y Powell (1987) realizaron un estudio en la selva Amazónica, donde encontraron que cuatro especies de abejas presentaban mayor tasa de visitas en los sitios conservados en comparación con los perturbados, mientras que otras dos especies de abejas presentaron mayor tasa de visitas en el hábitat perturbado. Becker *et al.*, (1991) encuentran menor diversidad y abundancia de abejorros en los fragmentos de bosque más pequeños, y mayor abundancia en fragmentos medianos en comparación con el bosque continuo. Donaldson *et al.*, (2002) mencionan que algunas especies de oportunistas incrementan su abundancia en los fragmentos pequeños. Existen muchos ejemplos de especies generalistas que actúan tan bien o incluso mejor en ambientes perturbados en comparación con hábitats conservados (Andren 1994; Bowne y Bowers, 2004). Otros estudios, simplemente no encuentran

diferencias entre los parámetros evaluados, como es el número de visitas (Aizen y Feinsinger 1994b; Ghazoul y McLeish 2001), abundancia y diversidad (Law y Lean 1999; Ghazoul y McLeish 2001; Donaldson 2002). Así que de manera general, se considera que las especies de polinizadores que pueden resultar más afectados por la perturbación del hábitat son aquellas que tengan hábitos especialistas (Laurance 1990; Arizen y Feinsinger 1994a; Donaldson 2002), reducidos tamaños poblacionales (Laurance 1990; Turner 1996), y habilidades de dispersión limitadas (Laurance 1990).

Por otro lado, debido a que la perturbación del hábitat puede ocasionar un declive en la abundancia y diversidad de polinizadores, o modificar su comportamiento de forrajeo, las plantas que ocupan sitios perturbados pueden recibir menor número de visitas (Jennersten, 1988; Schulke y Waser 2001), menor cantidad de granos de polen (Ghazoul *et al.*, 1998; Cunningham 2000; Parra-Tabla *et al.*, 2000; Ghazoul y McLeish 2001), y menor calidad de polen (Severns 2003). Como consecuencia, las plantas pueden experimentar disminución en su éxito reproductivo, produciendo menor cantidad de frutos o pocas semillas (Quesada *et al.*, 2003; Ghazoul 2005). Por ejemplo, en la región de Chamela, Jalisco, Rosas-Guerrero (2005) encontró que las flores de *Ceiba grandiflora* que se encontraban en hábitat conservado recibían mayor número de visitas de sus polinizadores (murciélagos nectarívoros), y esto resultó en un mayor *fruit-set* en esta condición de hábitat. Por su parte, Palacios-Guevara (2002) encontró que las flores de esta misma especie de árbol recibían mayor carga de polen cuando se encontraban en hábitat conservado. Sin embargo, en algunos estudios, se han encontrado resultados opuestos. Por ejemplo, Dick (2001) realizó un estudio en el Amazonas, y encontró mayor *fruit-set* en el hábitat perturbado que en el conservado, esto asociado a la presencia de una

especie de abeja introducida (abejas africanas) que sólo se encontró en los sitios perturbados. Por otro lado, Spears (1987) y Donaldson *et al.*, (2002) encuentran patrones opuestos en distintos años en la misma especie de planta, y que este patrón cambiaba dependiendo de la especie de planta en cuestión.

Por lo tanto, los efectos de perturbación pueden ser muy particulares para cada especie de planta, dependiendo del comportamiento y abundancia de sus polinizadores, de la densidad de la especie de planta dentro y fuera de fragmentos, su patrón de floración, y sistema de apareamiento (Quesada *et al.*, 2003 y 2004). Las especies de plantas más sensibles a la perturbación pueden ser aquellas asociadas a polinizadores especialistas o poco abundantes, así como aquellas plantas que son sincrónicas en su floración, o que su sistema de apareamiento es estrictamente auto-incompatible (Bronstein 1995). Por ejemplo, Aizen y Feinsinger (1994a) encontraron que aquellas especies de plantas que eran visitadas por una mayor cantidad de especies de polinizadores en sitios perturbados, mostraron menor disminución en la recepción de polen y número de tubos polínicos que las especies visitadas por polinizadores muy poco abundantes o especialistas.

### **1.3 Sistemas de polinización quiropterofílicos**

En el nuevo mundo existen 36 especies de murciélagos nectarívoros (familia Phyllostomidae: Glossophaginae) (Arita y Santos-del-Prado 1999), y alrededor de 500 especies de plantas son polinizadas por este gremio de murciélagos (Morton 1989). Sin embargo, son muy pocos los trabajos que se han enfocado a su estudio, y el efecto que la perturbación del hábitat tiene sobre ellos (Law y Lean 1999; Stoner *et al.*, 2002; Quesada

*et al.*, 2003). Casi todos los reportes sobre estos polinizadores en sitios perturbados han determinado su diversidad y abundancia junto con otros gremios de murciélagos, y de manera indirecta con redes de niebla. La mayoría de estos trabajos han indicado que la perturbación del hábitat disminuye tanto su abundancia como diversidad en los sitios perturbados en comparación con los conservados (Cosson *et al.*, 1999; Law *et al.*, 1999; Estrada y Coates-Estrada 2002). Sin embargo, otros autores reportan que la abundancia de algunas especies aumenta en los sitios perturbados (Brosset *et al.*, 1996; Medellín *et al.*, 2000; Estrada y Coates-Estrada 2001; Gorrensén y Willig 2004), y otros no encontraron diferencias significativas (Fenton *et al.*, 1992; Schulze *et al.*, 2000). Se ha propuesto que estas diferencias de respuesta de los murciélagos polinizadores a la perturbación, depende de las características particulares de cada especie, como son: tamaño de rango hogareño, capacidad de vuelo, tamaño del cuerpo, y grado de especialización alimenticia (Stoner *et al.*, 2002; Quesada *et al.*, 2003). Diversos autores han reportado que las especies más vulnerables a los efectos de la perturbación, son aquellas especies raras, las de talla pequeña, las de hábitos y dieta especializada y las que habitan en el sotobosque (Arita y Santos-del-Prado 1999; Cosson *et al.*, 1999; Medellín *et al.*, 2000).

#### **1.4 Efectos de la perturbación del hábitat sobre el comportamiento de forrajeo de los murciélagos nectarívoros**

Se ha argumentado que los murciélagos nectarívoros son muy efectivos como polinizadores debido a su comportamiento de forrajeo (Young *et al.*, 1996). La efectividad de un polinizador esta relacionada con la cantidad y calidad del polen que depositan sobre

los estigmas (Law y Lean 1999). La cantidad de polen que un polinizador deposita en los estigmas esta determinada por la tasa de visitas y su capacidad de carga de polen. La calidad del polen depositado se relaciona con la distancia de desplazamiento de polen dada por el rango de vuelo del polinizador (Herrera 1989). Los murciélagos polinizadores tienen la capacidad de desplazarse grandes distancias y cargar altas cantidades de polen, resultando en una mayor dispersión de polen de calidad, y en grandes cantidades. Son reconocidos como uno de los polinizadores de mayor movilidad, especialmente dentro de sitios fragmentados (Law y Lean 1999). Por ejemplo, Law y Lean (1999) encontraron que en un paisaje fragmentado de bosque tropical lluvioso, el murciélago *Syconycteris australis* funcionaba como el polinizador más efectivo del árbol *Syzygium cormiflorum*. Esto debido a que cargaba seis veces más cantidad de polen que otros polinizadores (aves), y forrajearon brevemente en un árbol antes de partir, gastando mucho mas tiempo en volar entre fragmentos y entre los árboles de cada fragmento, reduciendo las posibilidades realizar autocruzamientos. Sin embargo, son muy escasos los trabajos que reportan como se puede alterar el comportamiento de forrajeo de estos polinizadores bajo algunas condiciones de perturbación, y las posibles consecuencias en el éxito reproductivo de las plantas que polinizan. Recientemente, algunos estudios han registrado que el efectivo comportamiento de forrajeo de los murciélagos polinizadores puede cambiar bajo condiciones de perturbación en frecuencia y tiempo de visitas (Law y Lean 1999; Stoner *et al.*, 2002; Quesada *et al.*, 2003), en la carga de polen y capacidad de desplazamiento (Law y Lean 1999). La dirección de estos cambios pueden ser muy particulares para cada especie de murciélago polinizador. Por ejemplo algunas especies forrajean exclusivamente en sitios conservados, mientras que otras parecen no ser afectadas por el disturbio, encontrándose

presente en ambos sitios (Stoner *et al.*, 2002; Quesada *et al.*, 2003). Incluso existen estudios que muestran mayor número de visitas de algunas especies de murciélagos en sitios perturbados relacionado a una mayor cantidad de recurso en el área (número de flores), sin embargo no se ve acompañado por un incremento proporcional en el éxito reproductivo de la planta (Quesada *et al.*, 2004).

En el bosque tropical caducifolio de Jalisco, México, en la región de Chamela, se han realizado dos estudios del efecto de la perturbación sobre la actividad de los murciélagos nectarívoros y las consecuencias en el éxito reproductivo de las plantas que polinizan. Ambos trabajos utilizan como especie vegetal de estudio árboles auto-incompatibles que pertenecen a la familia Bombacaceae, y usan técnicas más precisas que otros trabajos realizados anteriormente para determinar la presencia y comportamiento de estos polinizadores (i.e., cámaras de video con visión nocturna). Rosas-Guerrero (2005) compara entre bosque perturbado y conservado la frecuencia de visitas de murciélagos nectarívoros en las flores de *Ceiba grandiflora*, así como el éxito reproductivo de este árbol. Encontró mayor diversidad de murciélagos polinizadores que visitaban las flores de *C. grandiflora* en sitios conservados en comparación con los de sitios perturbados, ya que la especie *Musonycteris harrisoni* sólo forrajeo en los individuos de *C. grandiflora* que se encontraban en los sitios conservados. Para una de las especies de murciélago (*Glossophaga soricina*) la frecuencia de visitas disminuyó en el sitio perturbado, y para otra especie (*Leptonycteris curasoae*) no hubo diferencia significativa. El éxito reproductivo de *C. grandiflora*, medido como *fruit-set* y *seed-set*, fue mayor en el hábitat conservado. Por otro lado, Ocegüera-Salazar (2005) realizó un estudio similar con *Ceiba aesculifolia*. Encontró mayor número de visitas de

*Leptonycteris curasoae* en el hábitat perturbado en comparación con el conservado, y en *Glossophaga soricina* no hubo diferencia significativa. El éxito reproductivo medido como *fruit-set*, no mostró diferencias significativas entre tipos de hábitat.

Debido a que en la zona de estudio contamos sólo con dos trabajos como antecedente, y estos se realizaron en especies vegetales que pertenecen a la misma familia, es importante realizar otros trabajos en la zona bajo el mismo enfoque pero con especies de plantas que pertenezcan a otra familia. El presente trabajo se diseñó para determinar los efectos de la perturbación del hábitat sobre la actividad de los murciélagos nectarívoros, que polinizan las flores de los árboles de *Crescentia alata* (Bignonaceae), que se encuentran en la región de Chamela, en el estado de Jalisco, México. Así como también, comparar el éxito reproductivo de esta especie de árbol entre hábitat perturbado y conservado.

## 2. OBJETIVO E HIPÓTESIS

### OBJETIVO GENERAL

Determinar el efecto de la perturbación del bosque en la actividad de los murciélagos polinizadores y en el éxito reproductivo de *Crescentia alata*.

### OBJETIVOS PARTICULARES

1. Documentar la biología floral de *Crescentia alata*: (a) tiempo de antesis; (b) duración de la flor; (c) tiempo de receptividad de estigma y producción de polen; y (d) concentración y volumen de néctar.
2. Determinar el sistema de cruzamiento de *Crescentia alata*.
3. Identificar los patrones de forrajeo de los visitantes de *Crescentia alata*, y determinar cuales son los polinizadores efectivos.
4. Determinar y comparar entre hábitat perturbado y conservado la diversidad de murciélagos nectarívoros visitando a las flores de *Crescentia alata*.
5. Cuantificar y comparar entre hábitat perturbado y conservado la producción floral de *Crescentia alata*, definida como la cantidad de recurso disponible que esta especie de planta le otorga a los murciélagos nectarívoros.
6. Determinar si la cantidad de recurso disponible de *Crescentia alata* ( número de flores abiertas en el árbol, y el número de flores abiertas en árboles co-específicos) tiene efecto en el comportamiento de forrajeo de los murciélagos polinizadores.

7. Cuantificar y comparar entre hábitat perturbado y conservado el comportamiento forrajeo de los murciélagos nectarívoros en las flores de *Crescentia alata*, mediante: (a) frecuencia de visitas; (b) duración de las visitas; y (c) número de granos de polen depositados en los estigmas.
8. Cuantificar y comparar entre hábitat perturbado y conservado el éxito reproductivo de *Crescentia alata* determinado mediante el *fruit-set* (número total de frutos producidos entre el número total de flores producidas).

## **HIPÓTESIS**

1. *Crescentia alata* presentará una biología floral que indique actividad nocturna, debido a que sus características florales (color, olor, morfología) reflejan síndrome de quiropetofilia (Janzen 1983; Gentry 1990).
2. *Crescentia alata* presentará sistema de cruzamiento xenógamo (auto-incompatible) debido a que la mayoría de las bignonáceas son xenógamas (Gentry 1990).
3. Se espera que los murciélagos nectarívoros sean los polinizadores efectivos de *C. alata*, debido a que las características florales de esta especie de árbol coinciden con las características del síndrome de quiropterofilia.
4. Se espera que la diversidad de murciélagos nectarívoros que se encuentren visitando a la flores de *Crescentia alata*, sea menor en el hábitat perturbado que en el conservado, debido a que generalmente forrajear en hábitats perturbados implica mayor gasto energético porque tienen que volar mayores distancias y la cantidad de recurso es menor.

5. Se espera que la producción floral de *Crescentia alata* sea mayor en el hábitat conservado que en el hábitat perturbado, debido a que generalmente la perturbación del hábitat limita la cantidad de recursos que la planta puede asignar a su reproducción (Ghazoul 2005).
6. Se espera que la disponibilidad floral de *Crescentia alata* afecte el comportamiento de forrajeo de los murciélagos nectarívoros, debido a que se encuentran estrechamente relacionados (Ghazoul 2005).
7. Se espera que el comportamiento de los murciélagos nectarívoros en las flores de *Crescentia alata* se modifique como consecuencia de la perturbación, disminuyendo su actividad polinizadora de la siguiente forma: (a) habrá menor frecuencia de visitas en los sitios perturbados que en los sitios conservados; (b) los murciélagos nectarívoros invertirán mayor tiempo en sus visitas por flor, en los árboles que se encuentran en el hábitat perturbado en comparación con el hábitat conservado; y (c) el número de granos de polen depositados en los estigmas de las flores que se encuentran en el hábitat perturbado será menor que en el hábitat conservado.
8. Se espera que el éxito reproductivo de *Crescentia alata* sea menor en áreas perturbadas, como consecuencia de una menor actividad de los murciélagos nectarívoros.

### 3. MÉTODOS

#### 3.1 Área de estudio

Este estudio se realizó en la costa central del Pacífico Mexicano, en el estado de Jalisco, donde se encuentra la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, entre los 19° 22'-19° 35' latitud Norte y 104° 56'-105° 03' longitud Oeste (INEGI 1998). Esta reserva cuenta con una extensión de 13,200 ha, y fue decretada en 1993, estableciendo desde entonces objetivos de investigación y conservación en la región (Noguera *et al.*, 2002). A pesar de esto, existe en la zona de influencia la práctica de ganadería extensiva, extracción de madera, cacería, y explotación ilegal de animales, además de que la zona cuenta con varios asentamientos humanos, y desarrollo turístico (SEMARNAP *et al.*, 1995). La región está formada por bosque tropical caducifolio, selva mediana subperennifolia, vegetación riparia, manglar, matorral xerófilo, palmar, así como también dos asociaciones vegetales antropogénicas: tierra de cultivo y pastizales inducidos (Ceballos y Miranda 1986; Ceballos *et al.*, 1994). El hábitat más común en la región es el bosque tropical caducifolio (BTC), que es considerado uno de los ecosistemas en mayor peligro de los neotrópicos (Janzen 1989). El bosque tropical caducifolio se caracteriza principalmente por tener un patrón de lluvias marcadamente estacional, así como por la pérdida de las hojas en la mayoría de las especies vegetales (95%) durante la temporada seca (Noguera *et al.*, 2002). En México, este ecosistema se distribuye principalmente por la costa del Pacífico y la península de Yucatán (Rzedonwki 1978), ocupa el 31% de la superficie boscosa del país (Masera *et al.*, 1997), y el 60% del área ocupada por bosques tropicales (Trejo y Dirzo 2000). La temperatura media anual es de 24.9 °C, y la precipitación promedio anual es de 748 mm (Bullock 1986) que se

concentra en los meses de julio a noviembre, y con un prolongado periodo seco desde mediados de noviembre hasta junio (Bullock y Solís-Magallanes 1990). El clima del área es el más seco de los cálidos subhúmedo, clasificado como Aw en el sistema de Koeppen (Lott 1985; Ceballos y Miranda 1986).

Esta zona es considerada muy importante por la riqueza de especies que alberga, tanto de fauna como de vegetación. La vegetación de la región comprende cerca de 1, 200 especies (Lott *et al.*, 1987). Los anfibios están representados por 19 especies y los reptiles por 65 especies (Ramírez-Bautista 1994; García y Valtierra-Azotla 1996 a,b). En cuanto a las aves, se han identificado 265 especies, de las cuáles la mayoría se consideran escasas y existe un alto endemismo (Arizmendi *et al.*, 2002). La diversidad de mamíferos terrestres y marinos nativos esta actualmente representada por 95 especies de las cuáles 16 son endémicas de México (Miranda 2002).



Mapa de la zona de la Reserva Chamela-Cuixmala

### 3.2 Murciélagos Nectarívoros de la región de Chamela

En el Nuevo Mundo existen 36 especies de murciélagos nectarívoros, de las cuáles 12 se encuentran en México (Arita y Santos-del-Prado 1999). En el estado de Jalisco se han registrado un total de 72 especies de murciélagos de las cuáles 10 son nectarívoros. Dentro de la Reserva Chamela-Cuixmala se han identificado 33 especies de murciélagos, de las cuáles 5 son nectarívoras (Ceballos y Miranda 1986). Se considera que en comparación con otros bosques tropicales caducifolios, la quiropterofauna en el área de Chamela-Cuixmala no es particularmente diversa. Sin embargo, en comparación con otros gremios de murciélagos de la región, la diversidad de nectarívoros es alta (Stoner 2002). Esto se puede atribuir en parte a la abundancia de las familias Agavaceae, Bombaceae, y Cactaceae en diversas asociaciones vegetales de la reserva y la región en general (Lott 1993), las cuáles proveen recursos importantes para los nectarívoros (Dobat 1985).

Las especies de murciélagos nectarívoros que se han identificado en la región son: *Musonycteris harrisoni*, *Leptonycteris curasoae*, *Choeroniscus godmani*, *Glossophaga commissarisi*, y *Glossophaga soricina*. En lo que se refiere al estatus de conservación, *Musonycteris harrisoni* y *Leptonycteris curasoae* están en la categoría de “amenazadas”, y *Choeroniscus godmani* esta cerca de esta condición (UICN 1999), además de que es la especie mas rara de la región junto con *Glossophaga commissarisi*, de las que sólo se han colectado cinco y tres ejemplares respectivamente. El nectarívoro mas común en la zona es *Glossophaga soricina*, que además tiene una amplia distribución que va desde el estado de Sonora en México, por toda América Central hasta el sur de Perú, suroeste de Brasil y norte de Argentina (Koopman 1993). Por su parte, la distribución de

*Musonycteris harrisoni* es muy limitada ya que es endémica del bosque tropical caducifolio de los estados de Jalisco, Colima, Michoacán y Guerrero (Koopman 1993), en la región de Chamela es poco común, y se conoce muy poco sobre su ecología.

*Leptonycteris curasoae* tiene una distribución mas amplia, que va del suroeste de Estados Unidos hasta el noroeste de Colombia y las islas adyacente al Caribe, y se considera común en la zona, pero sólo temporalmente, ya que ha sido descrito como un murciélago migratorio. *Choeroniscus godmani* es casi desconocido en toda su área de distribución que se extiende desde Sinaloa, México (ausente en Yucatán), hasta América central (ausente en Panamá), Colombia, Venezuela y Las Guayanas (Koopman 1993).

### ***Glossophaga soricina***

Las especies de este género se han documentado como polinizadores de varias especies vegetales en los trópicos (Heithaus *et al.*, 1974; Lemke 1984; Fischer 1992; Quesada *et al.*, 2003). Se distribuye desde Sonora, México, por toda América Central hasta el Sur de Perú, Suroeste de Brasil y Norte de Argentina (Koopman 1993), siendo el murciélago nectarívoro más común en los trópicos. Se considera un nectarívoro omnívoro generalista, ya que su alimentación la complementa con frutas e insectos, además de néctar y polen (Lemke 1984; Bonacorso y Gush 1987). La literatura menciona que generalmente forrajean solos (Heithaus *et al.*, 1974), Lemke (1984) encontró que esta especie muestra comportamiento territorial en respuesta al bajo suministro de recursos alimenticios, defendiendo las flores de *Agave* alrededor de un territorio de 3-10 m<sup>2</sup> alrededor de agaves con flores, contra individuos de la misma especie. Los individuos de *G. soricina* pueden desplazarse hasta 1, 450 m en una noche (Lemke 1984). Alvarez *et*

*al.*, (1991) y Brosset *et al.*, (1996) señalan que es una especie exitosa en hábitats altamente modificados, ya que puede explotar una gran variedad de recursos (Lemke 1985) y puede refugiarse en túneles, edificios, debajo de puentes, alcantarillas (Tuttle 1976; Webster 1983) y de diversas estructuras propias de hábitats perturbados. Es un murciélago relativamente chico, su peso corporal es de 8.8 a 10.5 g y su antebrazo mide alrededor de 35 mm (Álvarez *et al.*, 1991).

### *Leptonycteris curasoae.*

Ha sido descrito como una especie migratoria altitudinal. Durante la primavera va desde el centro de México hasta el sur de Estados Unidos, donde forma colonias de maternidad, para después regresar a México. Recientemente se ha propuesto que las poblaciones al sur de la latitud 21°N son residentes, y que sólo las poblaciones del norte de los 23°N realizan las migraciones latitudinales anuales (Cockrum 1991). Es un nectarívoro especialista (Stoner *et al.*, 2003), que se caracteriza por recorrer largas distancias (Horner *et al.*, 1998). Su rango de vuelo es mucho mayor en comparación con *Glossophaga soricina*, ya que puede desplazarse en una noche hasta 30 Km (Horner *et al.*, 1998). También su talla es mayor, la longitud del antebrazo varía entre 46 a 57 mm, y pesan entre 18 y 30 g (Nowak 1994). Forman grandes colonias de miles de individuos en cuevas, túneles o edificios abandonados (Ceballos *et al.*, 1997). En la región de Chamela se concentran cientos de individuos formando una colonia en la cueva de la isla “Don Panchito”, que es una zona conservada separada de la reserva. Se ha observado que forrajean de manera solitaria o en grupos (Fleming *et al.*, 1996; Horner *et al.*, 1998).

### 3.3 Especie de estudio

*Crescentia alata* es una especie arbórea o arbustiva que pertenece a la familia Bignonaceae (Gentry 1990). En la región es conocida como Cirian o Cuastecomate, y es muy abundante tanto en sitios perturbados como conservados, ya que es tolerante a diversas condiciones ambientales (Tomar *et al.*, 2003), y es tolerada por los habitantes de la zona (obs. pers.). Las personas conservan estos árboles cerca de sus casas, en pastizales y áreas de ganado, por la sombra que les provee a ellos y a sus animales, por estética, y por las propiedades medicinales de sus frutos, ya que son utilizados como remedios caseros para aliviar enfermedades respiratorias, y en ocasiones también como alimento (Bye *et al.*, 2002).

Comúnmente se encuentran varios individuos en un área pequeña, característica poco común en los árboles del bosque tropical caducifolio (Ghazoul 2005), como son las especies de la familia Bombacaceae, que son los árboles polinizados por murciélagos mayormente estudiados en la región de Chamela (Stoner *et al.*, 2002; Lobo *et al.* 2003; Quesada *et al.*, 2003; Herrerias-Diego *et al.*, 2006). Su sistema de floración también es muy distinta a las otras especies de Bombacaceas, ya que a diferencia de éstas, *Crescentia alata* tiene una estrategia fenológica caracterizada como “big-bang”, es decir, florece una vez al año y produce todas sus flores en un lapso muy corto de tiempo (aproximadamente 2 meses, con un pico de floración de aprox. 2 semanas) (Janzen 1983; Gentry 1990). En cambio, la floración de las otras especies de Bombacaceas es mucho mas extendida en el tiempo (aprox. de 4-6 meses) y menos intensa (Stoner *et al.*, 2003). Estas características de *C. alata* funcionan como importantes atrayentes para los

polinizadores como los murciélagos nectarívoros (Ghazoul 2005), por lo que su comportamiento sobre esta especie vegetal puede arrojar resultados interesantes.

*Crescentia alata* se encuentra principalmente en bosques tropicales con climas secos. Su distribución se extiende desde el centro de México hasta Sudamérica, aunque es difícil definir si esta es su distribución natural, ya que es un árbol ampliamente cultivado y sus semillas son dispersadas por caballos, por lo que pueden llevar semillas a áreas donde antes no existían (Jenzen 1983). Se conoce que casi todas las especies de Bombacaceae presentan un sistema reproductivo xenógamo, por lo que requieren obligatoriamente ser exocruzados (Gentry 1974). Sin embargo, no existe ningún estudio específico para *C. alata* que demuestre su auto-incompatibilidad. Así como tampoco existe información específica sobre su biología floral. La escasa información sobre esta especie, probablemente sea debido a que no se encuentra en status de amenazada, ni tampoco tiene importancia comercial.

Los individuos de *C. alata* miden de 4 a 8 metros de altura, la morfología de las flores es robusta, abren en la noche, y desprenden olores fuertes y desagradables (Gentry 1990), características que parecen indicar síndrome de quiropterofilia (Jenzen 1983; Gentry 1990). Son flores hermafroditas, su corola mide alrededor de 60 mm de largo que es de color verdoso-purpúreo a blanquecino. Los sépalos están fusionados en un cáliz copular, los pétalos en una penta-lobada corola tubular con dos pliegues en el piso del tubo que se va estrechando hacia la base. Los filamentos de los cuatro estambres fértiles están fusionados en la parte estrecha de la corola tubular, y se inclinan en pares hacia el exterior sosteniendo a las anteras con la teca paralela al “axis” de la flor. Los dos estambres anteriores son largos y sus anteras están alineadas de frente a las de los

estambres posteriores. El ovario esta dentro del cáliz, y debajo esta un disco glandular productor de néctar, por encima se sostiene el estilo, el estigma es sostenido por encima de las anteras con la superficie receptiva mirando hacia la boca de la corola tubular donde los polinizadores son recibidos (Gentry 1974). Presenta hojas trifoliadas en forma de cruz con el pecíolo alado (Lott 1993). Los frutos son caulifloros de forma elipsoide con un duro exocarpo indehiscente de color verde-amarillento a beige, tiene un diámetro de 8-15cm, y semillas están embebidas en una densa pulpa la cual las protege (Gentry 1974).

En la región de Chamela se ha observado que los murciélago nectarívoros visitan las flores de *C. alata* (Stoner *et al.*, 2003), y se reporta la presencia de polen en las heces de *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga soricina* (Oceguera-Salazar y Fernández 2000). Estudios realizados sobre la alimentación de murciélagos nectarívoros en otras regiones del país han indicado que para *Glossophaga* spp. y *Leptonycteris* spp. las flores de *Crescentia alata* son un importante recurso alimenticio (Villa 1966 ; Heithaus *et al.*, 1974; Quiroz *et al.*, 1983).

La época de floración de *C. alata* en la región de Chamela es durante la temporada de lluvias. La producción de botones generalmente comienza con las primeras lluvias (aproximadamente en los últimos días del mes de Junio), y continúa hasta Septiembre, aunque las lluvias ya comienzan a ser más esporádicas y menos intensas, y la producción de flores generalmente disminuye.

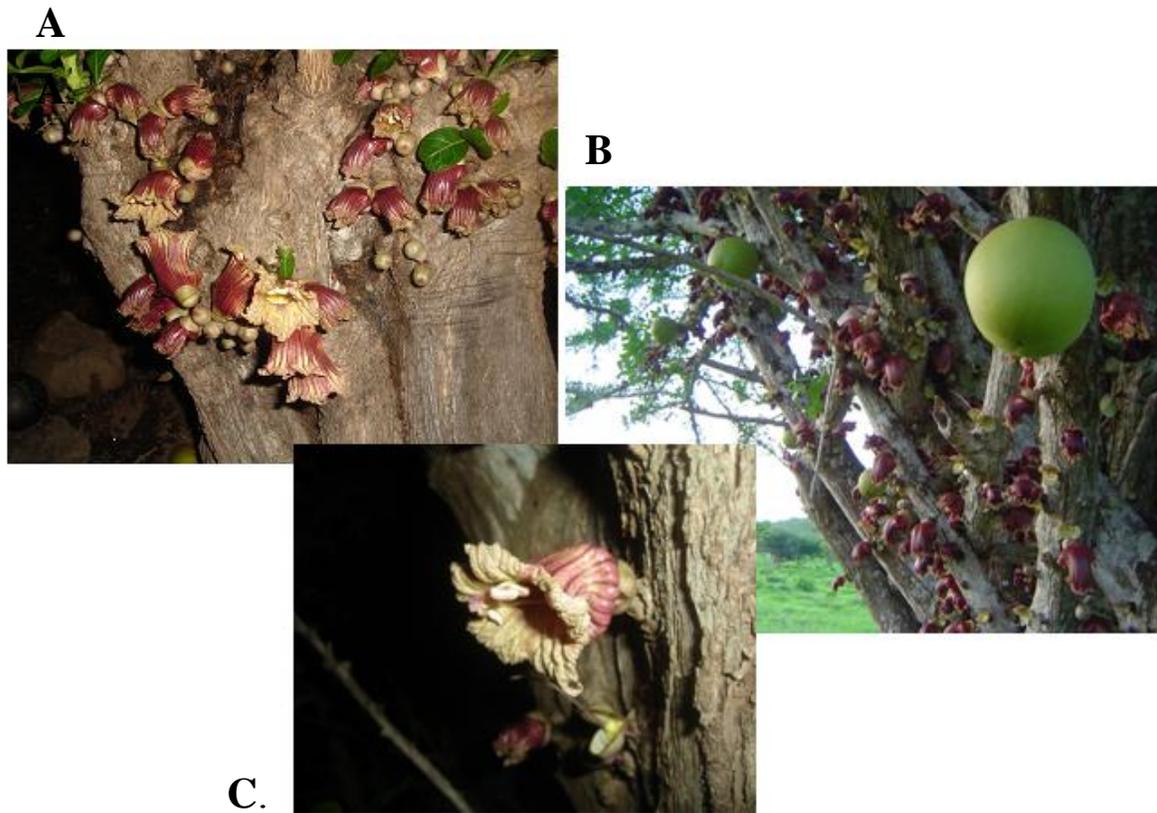


Imagen 1. **A y B** troncos de *Crescentia alata* con flores, botones y frutos en distintos estadios. **C** flor de *C. alata*.

### 3.4 Selección de árboles

Se consideraron en hábitat perturbado aquellos árboles que estuvieran rodeados por campos agrícolas, pastizales o asentamientos humanos, con una distancia mínima de 10 km del bosque continuo o zonas de reserva, estos árboles fueron localizados principalmente a lo largo de la carretera. Se consideraron en hábitat conservado aquellos árboles que se encontraban rodeados o adyacentes al bosque continuo o zonas de reserva. Todos los árboles en ambos tipos de hábitat fueron marcados con placas, y ubicados mediante un geoposicionador (GPSmap 60CSx Garmin).

### **3.5 Biología floral de *Cresecentia alata***

Para documentar la biología floral de *C. alata*, se eligieron de 2-3 flores durante algunas noches durante el año 2005. Estas flores se cubrieron para excluirlas de los visitantes, y se revisaron cada media hora para inferir su tiempo de apertura (antesis), periodo de receptividad del estigma, producción de polen, y duración de la flor. Para determinar la receptividad del estigma se utilizó la técnica que recomiendan Kearns e Inouye (1993), aplicando peróxido de hidrógeno en el estigma de la flor.

**Concentración y volumen de néctar.** Para documentar la producción de néctar de *C. alata* durante la noche (curva de néctar), se midió la cantidad de néctar acumulado cada hora, de 21:00 h a 5:00 a.m. Se escogieron 10 árboles, y en cada uno se cubrieron tres flores, para excluirlas de los visitantes, y otras tres se mantuvieron destapadas para medir también el néctar, como tratamiento control. De las seis flores se midió sistemáticamente tanto la cantidad de néctar como su concentración cada hora. El néctar se extrajo por medio de microcapilares y la concentración se determinó usando un refractómetro de campo (Leica Inc. Mod 10431). Cada noche se realizaron de manera simultánea filmaciones en flores de los mismos árboles en los que se realizaba la curva de néctar, para determinar si la tasa de visitas durante la noche sigue un patrón similar al volumen y concentración del néctar.

### **3.6 Sistema de reproducción de *Crescentia alata***

Para determinar la incompatibilidad de *C. alata* se realizaron cruzaas manuales en distintos árboles. Se realizaron tres tipos de tratamientos: autocruzas, exocruzas y un tratamiento control. Se realizaron un número equivalente de cada cruza en cada individuo. Para las autocruzas se utilizó polen de tres flores del mismo árbol, las flores se taparon antes de que abrieran y se polinizaron dos horas y media después del anochecer para asegurarnos de que estuviera receptivo el estigma, y enseguida se volvieron a cubrir. Para las exocruzas se utilizó polen de 2-3 flores de distintos individuos. Las flores se emascularon y taparon antes de que abrieran, y dos horas y media después se polinizaron para enseguida volver a cubrirlas. Para el tratamiento control las flores sólo se marcaron, no se realizó en ellas ninguna manipulación.

Finalmente, se estimó el índice de auto-incompatibilidad (ISI), que se define como la tasa de fructificación producida por auto-polinización dividido entre la tasa de fructificación producida por la polinización cruzada. Los valores del ISI reflejan el grado de auto-incompatibilidad: cuando los valores son muy cercanos a 0 la planta es completamente auto-incompatible, cuando es  $<0.2$  es mayormente auto-incompatible, si es  $>0.2 <1$  es parcialmente auto-incompatible, y  $>1$  es auto-incompatible (Dafni 1992).

### **3.7 Registro de los visitantes florales de *Crescentia alata***

Se utilizaron cámaras de video con visión nocturna (infrarrojo) de la serie DCR de SONY, para registrar a los visitantes de las flores de *C. alata* y observar su

comportamiento, para así determinar a los polinizadores efectivos. Los polinizadores efectivos se definieron como aquellos que al momento de su visita tuvieron contacto con las partes reproductivas de la flor. El uso de las cámaras, a diferencia de otros métodos, nos permite ver en forma más directa y detallada el comportamiento del visitante, para determinar si realmente tiene contacto con las partes reproductivas de la flor, o si sólo se trata de un robador de néctar o de polinivoría. Nos permite también conocer de manera precisa el número de visitas que la flor filmada recibe durante el tiempo de filmación, así como identificar a cada visitante. Además, este método no es invasivo para los visitantes y en general para el ambiente, como lo pueden ser otros métodos (e.g. redes).

Las filmaciones se llevaron a cabo durante la temporada de floración (Julio-Agosto) del 2005 y el 2006. Cada flor se filmó a partir de las 21:00, que era la hora en que anochecía, durante 4 horas hasta la 1:00 am, que es el tiempo que se considera la hora pico de actividad de los murciélagos. Las cámaras se colocaron en tripiés, enfocando de manera nítida una flor o conjunto de flores cuando fuera posible. Cada noche, antes de comenzar la grabación, se contaron el número de flores abiertas en el árbol filmado y el número de flores abiertas en árboles co-específicos. Los árboles co-específicos se consideraron aquellos que se encontraban dentro de un radio de 500 m.

### **3.8 Actividad de los murciélagos nectarívoros**

Para cada flor filmada se contaron el número total de visitas de cada tipo de visitante. Los datos registrados de cada visita por murciélagos nectarívoros fueron: (1) especie de visitante, (2) hora de la visita y duración, (3) forma de arribo a la flor, y (4) contacto con las anteras y estigma. Para identificar la especie de murciélago se comparó

la proporción del tamaño de la flor y sus partes reproductivas, con la talla relativa del murciélago y las proporciones de su cuerpo, con la ayuda del programa SigmaScan (Stoner *et al.*, 2002; Quesada *et al.*, 2003).

Para determinar si el número de visitas a una flor determina el número de granos de polen depositados en el estigma, se excluyeron los visitantes de las flores filmadas cuando se terminó filmar cada noche. Estas flores se excluyeron de los polinizadores cubriéndolas con una malla poco antes de la filmación, ya que las flores comenzaban a abrir antes del anochecer y por lo tanto podía ser visitada antes de que comenzáramos a filmar. En el momento que se apagaba la cámara se volvía a cubrir la flor por el resto de la noche. Aproximadamente 36 horas después se colectaron los estilos de las flores filmadas y se preservaron en FAA (formaldehído ácido acético, alcohol y agua). Posteriormente en el laboratorio se fijaron mediante la técnica de anilina azul (Martin's 1959). Cada estilo fue observado con un microscopio con luz epifluorescente para contar los granos de polen que se encontraban sobre la superficie estigmática.

Con el fin de determinar si existían diferencias entre la condición de hábitat y el número de visitas, se empleó un modelo lineal generalizado aplicando un procedimiento GENMOD (SAS 2001). En el modelo, el número total de visitas fue la variable dependiente o de respuesta, con una distribución Poisson y una función log, y la condición del hábitat (perturbado *vs* conservado) como la variable categórica independiente. Finalmente, el número de flores abiertas en el árbol filmado y el número de flores abiertas en árboles co-específicos se analizaron como covariables. El mismo análisis se llevó a cabo para el número de visitas por especie.

Los datos del tiempo de las visitas se analizaron también con un modelo lineal generalizado aplicando un procedimiento GENMOD (SAS 2001). Se usó el tiempo de visita como variable dependiente con distribución Poisson y función log, y como variables categóricas independientes la especie de murciélago, tratamiento, y especie anidado dentro de tratamiento.

Para determinar si existía relación entre el número de visitas efectivas a la flor y el número de granos de polen depositados en el estigma se realizó una regresión lineal (Origin 7.0). La variable independiente fue el número de visitas por flor y la variable dependiente fue el número de granos de polen. Las variables fueron transformadas con logaritmo natural ya que no presentaron distribución normal (prueba de Shapiro-Wilk). Para comparar la cantidad de granos de polen en el estigma entre las flores que se encontraban en el hábitat perturbado y en el hábitat conservado, se realizó un análisis de varianza de una vía (Origin 7.0)

### **3.9 Fenología y éxito reproductivo de *Crescentia alata***

Para documentar la fenología de *C. alata*, se revisaron semanalmente de manera sistemática todos los árboles marcados durante la temporada de floración del año 2006 (de Junio a Agosto). En cada revisión se registró: número de botones verdes, número de botones florales, número de flores (aquellas que abrirían esa misma noche), número de frutos iniciales, número de frutos semi-maduros (ya que su madurez total llega hasta 5-7 meses después de mantenerse en el árbol), y número de cáliz.

Para evaluar el éxito reproductivo de *C. alata* en ambos tipos de hábitat, se estimó la producción total de flores, frutos, y el *fruit-set* (probabilidad de que una flor se

convierta en fruto). La cantidad total de flores producidas por cada árbol se estimó como el área bajo la curva del número de flores producidas cada semana (Fuchs *et al.*, 2003). El *fruit-set* para cada árbol fue estimado como la proporción del número total de frutos desarrollados dividido entre el número total de flores producidas del individuo.

Para determinar si existía diferencia en la producción total de flores, fruto y *fruit-set* entre las dos condiciones de hábitat, se aplicó un análisis de regresión no lineal por medio de un Modelo lineal generalizado aplicando un procedimiento GENMOD (SAS 2001). El modelo usa el número de flores, frutos y *fruit-set* como variables dependientes, la condición de hábitat como la variable categórica independiente, y el DAP (diámetro a la altura del pecho) como covariable para controlar la posible variación asociada con el tamaño del árbol. Para los análisis de la producción de frutos y *fruit-set* se agregó también como covariable la distancia al vecino más cercano. Para la producción de flores y de frutos se aplicó una distribución Poisson con una función logit link. Para el análisis del *fruit set* se empleó una distribución binomial con una función logit link.

## **4. RESULTADOS**

### **4.1 Biología floral**

La apertura de las flores (antesis) comenzó aproximadamente a las 20:00 h ( $\pm$  0.002 EE, N=15), poco antes del anochecer (20:50 h aprox.), y alrededor de las 20:40 h ya estaban completamente abiertas. Aproximadamente 92 minutos después de que comenzó la antesis, las anteras empezaron a abrirse para exponer su polen, alrededor de las 21:32 h ( $\pm$  0.002 EE, N=15). El estigma reaccionó al peróxido de hidrógeno con un leve burbujeo aproximadamente a las 22:22 h ( $\pm$  0.002 EE, N=15), indicando que ya se

encontraba receptivo. La duración de las flores es de sólo una noche, caen aproximadamente a las 5:26 am. ( $\pm 0.006$  EE, N=15). Cada flor dura en promedio 9.43 horas abierta para los visitantes nocturnos.

#### **4.2 Concentración y volumen de néctar**

Debido a que el néctar es la principal recompensa para los murciélagos polinizadores, es importante conocer su comportamiento (cantidad y concentración) durante todo el tiempo que duran abiertas las flores. La curva de néctar se realizó durante 5 noches con un total de 10 árboles, 3 árboles en hábitat conservado y 7 árboles en hábitat perturbado.

Para cada árbol se midió el volumen y concentración del néctar de 3 flores que se cubrieron para excluir a los polinizadores (y otras tres flores sin excluir, que sólo se utilizaron como control). Por lo tanto la curva de néctar se realizó con los datos obtenidos de un total de 30 flores. Las mediciones se realizaron de manera sistemática cada hora para cada flor de las 21:00 pm a las 5:00 am. El volumen se midió con capilares de 10 y 20  $\mu$ l y la concentración con un refractómetro de campo (Leica Inc. Mod 10431).

La producción de néctar comenzó poco después del anochecer (aproximadamente 20 minutos), alrededor de 87 minutos después de la antesis. En la primera hora de producción de néctar el volumen fue muy pequeño ( $18.46\mu\text{l}/\text{flor} \pm 1.81$  EE), pero conforme pasaba el tiempo la producción fue aumentando. El máximo promedio de volumen de néctar fue a las 0:0 h ( $161.93\mu\text{l}/\text{flor} \pm 8.77$  EE); a la siguiente hora disminuyó hasta  $80\mu\text{l}/\text{flor} (\pm 5.81$  EE), para repuntar de nuevo a las 02:00 am con  $112\mu\text{l}/\text{flor} (\pm 9.63$  EE) de volumen promedio. En las siguientes horas disminuyó la

producción paulatinamente, hasta llegar al nivel más bajo a las 05:00 am con 10.5 $\mu$ l/flor1 ( $\pm$ 0.36 EE) antecediendo la caída floral.

El volumen de néctar es el factor que más varió durante la noche en comparación con la concentración que se mantiene mucho más estable (Figura 1). Al inicio de la producción de néctar, la concentración de azúcares en el néctar fue de 14.9% ( $\pm$  0.38 EE), conforme pasaron las horas fue aumentando hasta llegar a su punto máximo a las 0:0 h presentando una concentración de 17.93% ( $\pm$ 0.46 EE). A partir de 0:0 h fue disminuyendo paulatinamente hasta llegar a la mínima concentración registrada a las 05:00 am de 10.2% ( $\pm$ 0.33 EE). El promedio de concentración de azúcar fue de 14.9% flor/noche ( $\pm$ 0.33 EE).

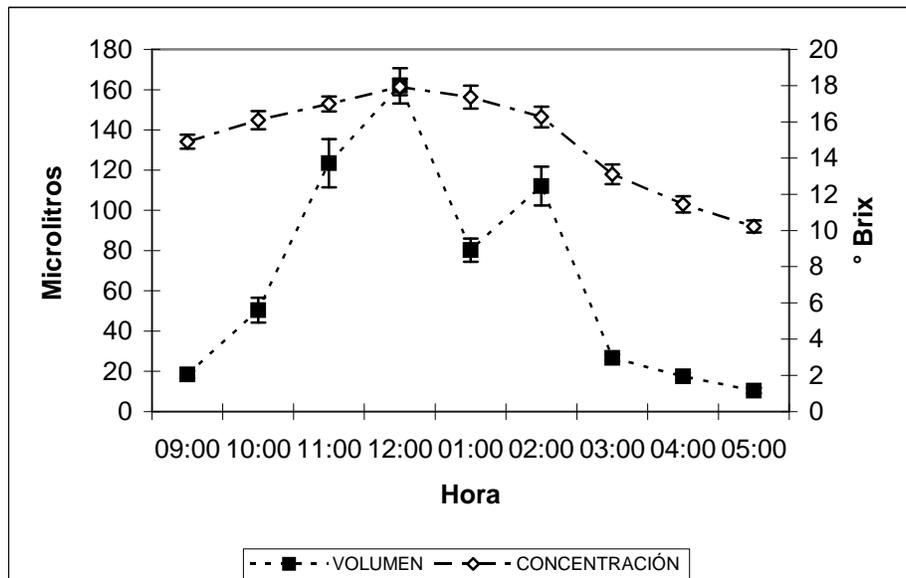


Figura 1. Producción de néctar ( $\mu$ l-microlitros) y concentración del néctar (grados Brix) durante la noche en árboles de *C. alata* en la región de Chamela, Jalisco.

El número de visitas a las flores filmadas durante las mismas noches en los mismos árboles, siguen un patrón similar al volumen de néctar (Figura 2).

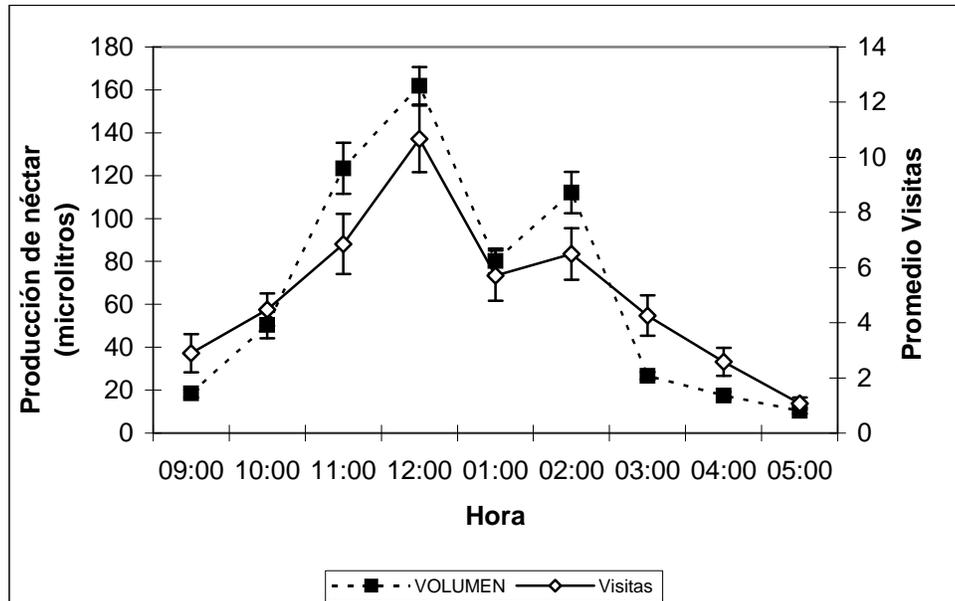


Figura 2. Número de visitas promedio en las flores filmadas de árboles de *C. alata* donde también se tomaron mediciones de volúmen y concentración de néctar, durante las mismas noches, en la región de Chamela, Jalisco.

### 4.3 Sistema de reproducción de *Crescentia alata*

Se realizaron en total 216 cruzas de cada tratamiento (autocruzas, exocruzas, control), en un total de 16 árboles, 8 árboles en zonas perturbadas y otros 8 árboles en zonas conservadas. En cada árbol se realizó el mismo número de cruzas de cada tratamiento. Los frutos que resultaron de los tres tratamientos se les dieron seguimiento

durante la época de floración para registrar los abortos (Tabla 1). El valor del ISI fue de 0, por lo tanto es una especie completamente auto-incompatible.

Tabla 1. Número de frutos iniciales, finales y abortos, para cada tratamiento de cruzas en individuos de *Crescentia alata* en la región de Chamela, Jalisco.

<b>216 cruzas por tratamiento</b>	No. de frutos iniciales	No. de frutos finales	No. de abortos
exocruzas	86	17	69
autocruzas	2	0	2
control	23	3	20

#### **4.4 Registro de los visitantes florales de *Crescentia alata***

Durante la temporada de floración (Junio-Agosto) de 2005 y 2006 se filmaron un total de 184 flores de 35 árboles de 4 sitios conservados y 6 perturbados (Tabla 2).

Tabla 2. Número total de árboles y flores filmadas en hábitat conservado y perturbado, así como el número total de visitas encontradas y las noches de filmación

Hábitat	árboles filmados	flores filmadas	noches de filmación	total de visitas
Conservado	22	98	21	4807
Perturbado	13	86	12	2003

Se identificaron siete tipos de visitantes tanto en el hábitat perturbado como en el conservado. De estos visitantes se encontraron dos diurnos: una especie de colibrí (*Amazilia* sp.) y otra de abeja (*Apis mellifera*). Ambos tipos de visitantes se observaron

alrededor de una hora y media antes del anochecer, retirándose cerca del anochecer. Las visitas de los colibríes consistían en introducir varias veces su pico a la flor, muchas veces forzándola abrirse, visitaba varias flores brevemente y después se retiraba. Por su parte, las abejas llegaban en enjambres inspeccionando las flores, solo algunas forzaban la entrada a la flor, se introducían por unos segundos para después abandonarla, posiblemente por la ausencia de néctar. Por lo tanto, estos visitantes no se pueden considerar polinizadores, ya que al tiempo de sus visitas el estigma de las flores aun no se encontraba receptivo, y las anteras aun no producían polen. Por otro lado, tampoco se consideran robadores de néctar ya que a este tiempo tampoco hay producción de néctar.

En cuanto a los visitantes nocturnos, se registraron cinco tipos de visitantes: una especie de hormiga, un esfíngido, una palomilla, y dos especies de murciélago (*Glossohaga soricina* y *Leptonycteris curasoae*). De estos visitantes nocturnos, las hormigas no se consideraron polinizadores, ya que sólo se encontraban moviéndose por fuera de las flores, en las ramas y los troncos. El comportamiento de la palomilla y el esfíngido generalmente consistía en tomar el néctar por la parte externa de la flor, y aunque en ocasiones se introducían en ella, no tocaban las anteras ni el estigma. Así que tampoco se consideraron como polinizadores.

Se consideró a las dos especies de murciélago como los polinizadores efectivos por su frecuencia de visita y por tener contacto con las partes reproductivas de la flor en la mayoría de sus visitas (99%) (Tabla 3). De estas dos especies (*G. soricina* y *L. curasoae*), el visitante mas frecuente en ambas condiciones de hábitat resultó ser *G. soricina*, ya que contribuyo al 89.4% del total de visitas de las dos especies de

murciélagos nectarívoros. En cambio, *L. curasoae* realizó sólo el 10.6% del total de visitas.

Tabla 3. Número y porcentaje de visitas efectivas de cada tipo de visitante nocturno a flores de árboles de *Crescentia alata*, en la región de Chamela, Jalisco.

Visitante	No. total de visitas	Visitas totales en %	No. de visitas efectivas	Visitas efectivas en %
<i>Glossophaga soricina</i>	5580	81%	5521	98.9%
<i>Leptonycteris curasoae</i>	664	9.7%	655	98.6%
Esfíngidos	316	4.6%	126	39.7%
Palomillas	250	3.6%	102	40.6%



**A**



**B**

Imagen 2. Esfíngido (**A**) y *Leptonycteris curasoae* (**B**) visitando flores de *Crescentia alata*.



**A**



**B**

Imagen 3. **A** y **B** *Glossophaga Soricina* visitando una flor de *Crescentia alata*.

#### **4.5 Comportamiento de forrajeo de los murciélagos nectarívoros**

El comportamiento de forrajeo de *G. soricina* y *L. curasoae* en las flores de *C. alata* indicaron que se alimenta de estas flores básicamente de su néctar, ya que la polinivoria directa (cuando muerden directamente la antera) sólo se observó en 9 visitas (0.15% del total de visitas), 3 de *G. soricina* y 6 de *L. curasoae*.

**Forma de arribo.** Se observaron básicamente dos tipos de comportamiento en la forma que llegaban a alimentarse a la flor: 1) “**suspendido**” sobre la flor aleteando mientras se alimentaba, 2) “**colgado**” sobre la flor sosteniéndose con las alas y las patas. El 96% de

las visitas de *L. curasoae* lo hicieron suspendidos sobre la flor, mientras que el 41% de las visitas de *G. soricina* lo hicieron colgados sobre la flor y 59% suspendidos. Del total de las visitas de *G. soricina* que hicieron colgados, el 70% las realizó en las flores que se encontraban en hábitat perturbado.



**A**



**B**

Imagen 4. **A** *Leptonycteris curasoae* “suspendido” en una flor de *Crescentia alata* mientras se alimenta. **B** *Glossophaga soricina* “colgado” de una flor de *Crescentia alata* mientras se alimenta.

#### 4.6 Número de visitas

Los análisis mostraron diferencias significativas en el número total de visitas entre la condición del hábitat ( $X^2=5.00$   $p=0.0253$ ), siendo mayor para el hábitat conservado. Así como también se observó un efecto significativo (positivo) del número

de flores abiertas en el árbol filmado ( $X^2=33.68$   $p<.0001$ ) y el número de flores abiertas en árboles co-específicos ( $X^2=11.20$   $p<0.0008$ ; Figura 3).

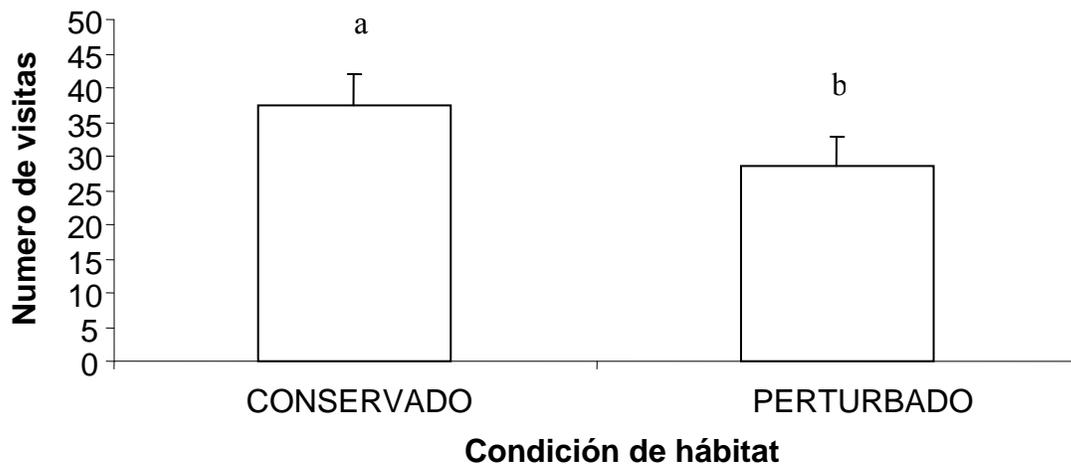


Figura 3. Número total de visitas (*L. curasoe* y *G. soricina*) en bosque conservado y perturbado (las barras indican EE).

Para *Leptonycteris curasoe* se encontró significativamente más visitas en el hábitat conservado ( $X^2=7.69$   $p=0.0055$ ; Figura 4), así como también un efecto significativo de las covariables: número de flores abiertas en el árbol filmado ( $X^2=5.63$   $p=0.0177$ ) y número de flores abiertas en árboles co-específicos ( $X^2=8.03$   $p=0.0046$ ). Para *Glossophaga soricina* no se encontró una diferencia significativa entre hábitat ( $X^2=3.20$   $p=0.0736$ ; Figura 5), pero si se encontró un efecto significativo del número de

flores abiertas en el árbol filmado ( $X^2=32.23$   $p<0.0001$ ) y del número de flores abiertas en árboles co-específicos ( $X^2=8.44$   $p=0.0037$ ).

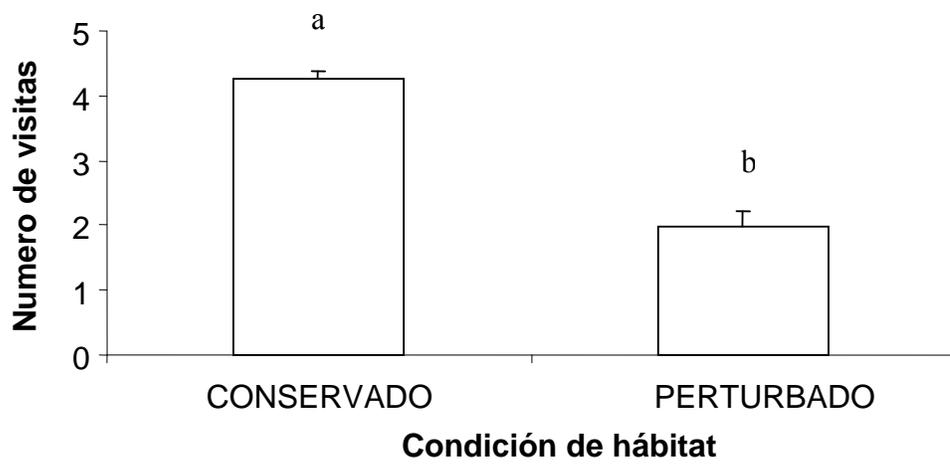


Figura 4. Número total de visitas de *L. curasoe* entre condiciones de hábitat (conservado y perturbado). Las barras indican EE.

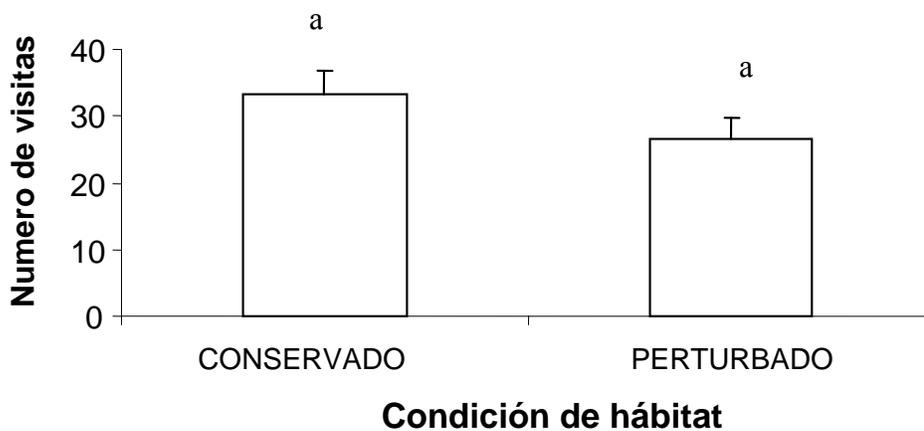


Figura 5. Número total de visitas de *G. soricina* entre condiciones de hábitat (conservado y perturbado). Las barras indican EE.

#### 4.7 Tiempo de visita

Se encontró diferencia significativa en el tiempo de visita (*L. curasoe* y *G. soricina*) entre tipos de hábitat, siendo mayor el tiempo que invirtieron en las flores que se encontraban en hábitat perturbado ( $X^2= 12.63$   $p= 0.0004$ ; Figura 6). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre especies de murciélago ( $X^2= 0.07$   $p=0.7977$ ).

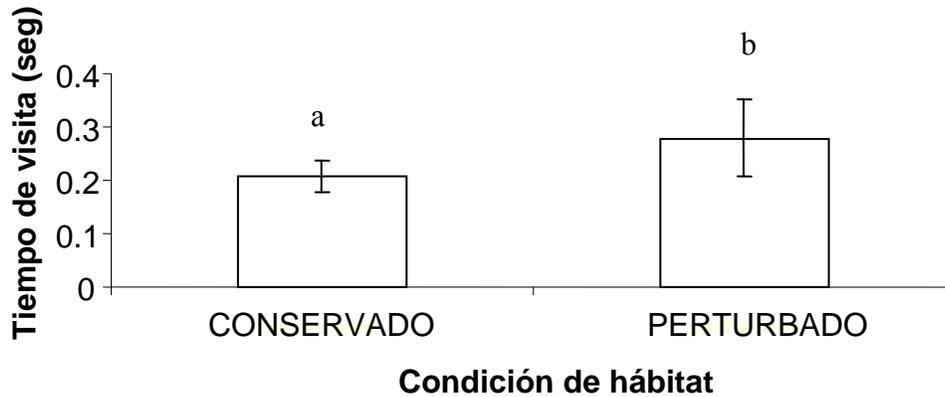


Figura 6. Diferencia en el tiempo de visita a flores de árboles de *C. alata* de ambas especies de murciélago (*L. curasoeae* y *G. soricina*) entre hábitat conservado y perturbado.

#### 4.8 Cantidad de polen depositado

Se analizaron un total de 86 estilos de las flores filmadas, 44 de hábitat conservado y 42 de hábitat perturbado. El número de visitas efectivas que reciben las flores de *C. alata* no determina el número de granos de polen depositado en el estigma ( $r^2 = 0.002538$ ,  $N = 86$ ,  $p = 0.64503$ ).

No se encontraron diferencias significativas en el promedio de granos de polen depositados en el estigma de las flores que se encontraban en hábitat perturbado y las del hábitat conservado ( $F = 0.90389$ ,  $g.l. = 1$ ,  $p = 0.34447$ ). Sólo dos flores de las que se les colectó el estilo desarrollaron fruto. Ambos frutos se encontraban en árboles de sitios

perturbados, en una flor se contaron 336 granos de polen en el estigma, y en la otra flor 220 granos de polen.



Imagen 5. Granos de polen depositados en el estigma de una flor de *Crescentia alata*

#### 4.9 Fenología y éxito reproductivo de *Crescentia alata*

**Fenología.** Durante la temporada del 2006, semanalmente se llevó a cabo la fenología de un total de 69 árboles, 39 árboles en hábitat conservado y 30 en perturbado. La duración del pico de floración se concentró en sólo dos semanas aproximadamente, llegando a producir cerca de 500 flores cada árbol.

**Éxito reproductivo.** En la producción total de flores se encontraron diferencias significativas por condición de hábitat, siendo mayor en los árboles del bosque conservado ( $p < 0.0001$   $X^2 = 8027.84$ ; Figura 7). La producción de flores resultó afectada

por el tamaño diametral de los árboles (diámetro a la altura del pecho, DAP) ( $p < 0.0001$   
 $X^2 = 10826.7$ )

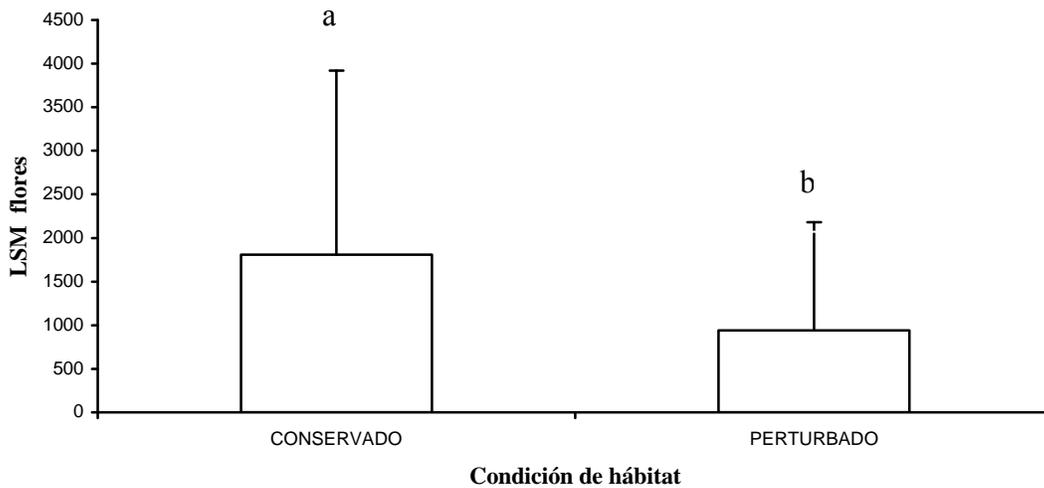


Figura 7. Diferencia en la producción de flores entre hábitat conservado y perturbado. Las barras indican desviación estándar.

En la producción de frutos también se encontró diferencia significativa, siendo mayor en la condición de hábitat perturbado ( $p < 0.0001$   $X^2 = 34.4$ ; Figura 8). Se encontró también un efecto negativo significativo con la distancia al vecino mas cercano ( $p < 0.0001$   $X^2 = 58.7$ ) y un efecto positivo significativo con el DAP de los árboles ( $p < 0.0001$   $X^2 = 70.2$ ).

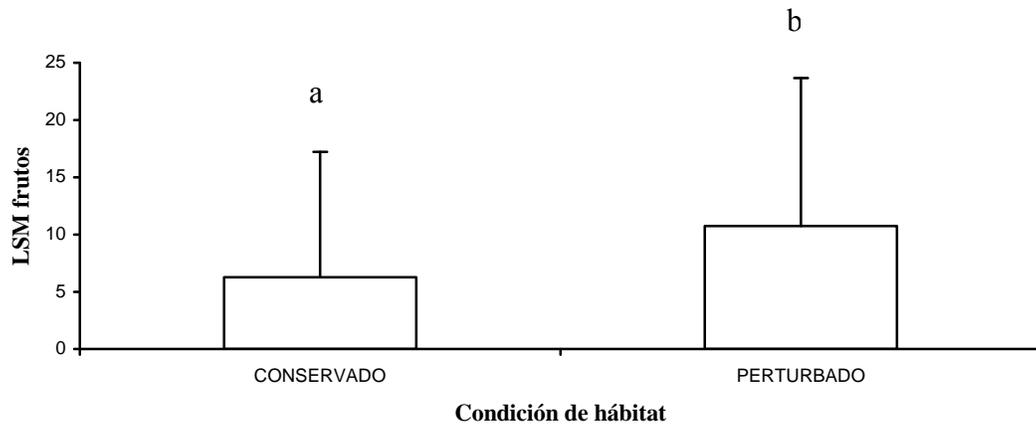


Figura 8. Diferencia en la producción de frutos entre el hábitat conservado y perturbado. Las barras indican desviación estándar.

El *fruit set* resultó significativamente mayor en el hábitat perturbado ( $p < 0.0001$ ,  $X^2 = 228.74$ ; Figura 9), así como también un efecto negativo significativo con la distancia al vecino más cercano ( $p = 0.0005$   $X^2 = 12.06$ ). El *fruit set* no se vio afectado por el DAP de los árboles ( $p = 0.1094$   $X^2 = 2.6$ ).

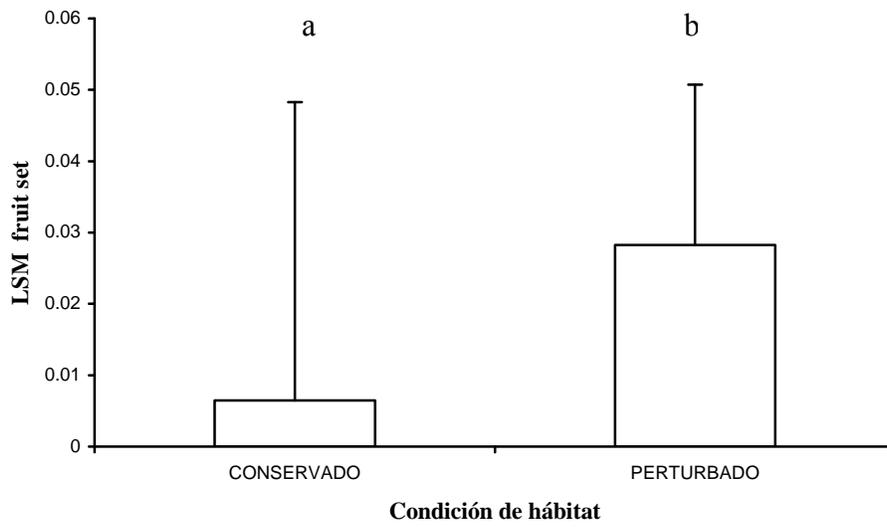


Figura 9. Diferencia en el *fruit set* entre hábitat conservado y perturbado. Las barras indican desviación estándar.

## 5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### 5.1 Biología floral

Los datos obtenidos en este trabajo sobre la biología floral de *C. alata* (antesis nocturna, gran producción de néctar, hora de producción de polen, y receptividad del estigma), y el resultado del patrón de actividad de los murciélagos nectarívoros durante la noche que coincide con el patrón de producción de néctar, confirman el síndrome de quiropterofilia. Además, los resultados del ISI muestran que *C. alata* es una especie auto-incompatible, por lo que necesita de estos vectores para que realicen polinización cruzada para su éxito reproductivo.

La antesis de *C. alata* comenzó aproximadamente una hora antes del anochecer, lo que se puede considerar como una antesis “anticipada” con respecto a otras especies con flores nocturnas. Esto puede ser debido a una estrategia de promoción temprana, porque desde el momento de la apertura floral comienza a despedir un fuerte olor característico que llega a percibirse a varios metros a su alrededor, funcionando como un atrayente específico para un polinizador con alta capacidad olfativa, p. ej. murciélagos (Podolsky 1992). El tiempo de producción de néctar (87 minutos después de la antesis) y de polen (92 minutos después de la antesis) excluye a los visitantes de hábitos diurnos (e.g., colibríes, abejas) ya que al no encontrar éstos recursos se desplazan a otras plantas. La receptividad estigmática ocurrió 50 minutos más tarde de la producción de néctar, casi una hora y media después del anochecer. Esta asincronía puede ser una estrategia de selección de polen, ya que ayuda a evitar el depósito de polen del mismo árbol en los estigmas por los primeros visitantes florales. Al tener una receptividad estigmática

retardada tendrá una mayor probabilidad de recibir polen externo de un vector que tuvo su primer forrajeo en otro árbol co-específico (Podolsky 1992)

## 5.2 Visitantes florales

En la zona de estudio las flores de *C. alata* son visitadas por diversos tipos de nectarívoros: colibríes, abejas, hormigas, polillas, esfíngidos y murciélagos. Sin embargo, sólo los murciélagos nectarívoros resultaron ser polinizadores efectivos, debido a su frecuencia de visita y a su comportamiento de forrajeo.

Durante las visitas diurnas de colibríes y abejas, el estigma todavía no se encuentra receptivo y no hay producción de néctar ni polen, por lo que no son polinizadores ni tampoco robadores de néctar. Sobre los visitantes nocturnos, las hormigas no tenían contacto con las partes reproductivas de la flor durante sus visitas. Se conoce que algunas especies de bignonias tienen una relación de comensalismo con las hormigas, la planta produce pequeñas secreciones extraflorales de azúcares para que las hormigas se alimenten, y las hormigas le brindan protección contra herbívoros a la planta (Gentry 1974). Aún no hay estudios que revelen que *C. alata* utilice ese mecanismo, pero Elias & Prance (1978) describieron la presencia de glándulas nectarías extraflorales en *C. cujete*, el pariente más cercano de *C. alata*. Por lo tanto, posiblemente la función de las hormigas en las flores de *C. alata* sea de protección y no necesariamente robadores de néctar. Las visitas de las polillas y esfíngidos fueron poco frecuentes en comparación con los murciélagos nectarívoros, y tuvieron un alto porcentaje en sus visitas en que tomaban néctar por fuera de la flor sin tener contacto con sus partes reproductivas. Además la forma y tamaño de la flor y la disposición de las anteras y estigma (con la superficie

receptiva mirando hacia la boca de la corola tubular donde los polinizadores son recibidos) no permitían que aunque estos estuvieran dentro de la flor tuvieran contacto con ellas.

Las especies de murciélagos nectarívoros *G. soricina* y *L. curasoae* fueron las que se identificaron en las visitas de *C. alata*, que son los nectarívoros más comunes en la zona (Stoner 2002). Sin embargo *G. soricina* fue el visitante más frecuente (89.4%). Esto puede ser debido a que *L. curasoae* es una especie con poblaciones migratorias y residentes. En la costa de Chamela su migración comienza en el mes de enero y va disminuyendo su población durante los siguientes meses, quedando solo algunos individuos residentes, hasta septiembre que comienzan a regresar las poblaciones migratorias (Stoner 2002). Por lo tanto, ya que la floración de *C. alata* es durante la temporada en que migra *L. curasoae* (julio y agosto), el número de individuos en las poblaciones de esta especie en la zona son muy bajas durante esta temporada, lo que puede explicar la baja frecuencia de visitas de individuos de esta especie en relación con *G. soricina*. Además, varios estudios han documentado que las especies de *Crescentia* spp. son particularmente importantes en la alimentación de *G. soricina*. Por ejemplo, Quiroz *et al.*, (1983) realizaron un estudio en el bosque tropical caducifolio de Guerrero en México, sobre la alimentación de *L. curasoae* y *G. soricina*, y encontraron que *G. soricina* se alimentaba principalmente de *Crescentia* spp. durante el mes de agosto, mientras *L. curasoae* prefería a las cactáceas. En Costa Rica, Heithaus *et al.*, (1974) documentaron que entre las especies de plantas más importantes para la alimentación de *G. soricina* en el bosque tropical caducifolio, se encontraba *Crescentia* spp. En la zona de estudio, Ocegüera-Salazar y Fernández (2000) reportan que tanto *G. soricina* como *L.*

*curasoe* visitan las flores de *C. alata*, pero *G. soricina* por un periodo mas largo de tiempo (dos vs tres meses, respectivamente).

### **5.3 Comportamiento de forrajeo de *G. soricina* y *L. curasoe* en *C. alata***

La polinivoría se observó en raras ocasiones, principalmente en *G. soricina*, que fue la especie que visitó con mayor frecuencia las flores de *C. alata*. Anteriormente, en la zona de estudio, Ocegüera-Salazar y Fernández (2000) mencionan que *G. soricina* casi no se alimenta de polen.

La diferencia en la proporción de la forma de forrajeo entre especies, donde *L. curasoe* principalmente lo hizo “suspendido”, y *G. soricina* de las dos formas (suspendido y colgado) casi en la misma proporción, probablemente sea debido a que *C. alata* no le ofrece la oportunidad a *L. curasoe* de colgarse a la flor para alimentarse. El tamaño de la flor le permite a *G. soricina* abrazarla con las alas, y colocar las patas en la parte inferior de la corola por dentro de la flor, permitiéndole una posición de “descanso” mientras se alimenta (“colgado”), mientras que el mayor tamaño de *L. curasoe* no le permite colocar las patas de esta forma. En algunas grabaciones se puede observar como lo intentan algunos individuos de esta especie resbalándose enseguida, por lo que parece estar mas adecuado el tamaño de las flores de *C. alata* para que *G. soricina* realice esta forma de arribo.

La mayoría de las visitas de *G. soricina* que hicieron “colgados” las realizó en flores que se encontraban en hábitat perturbado. Esto se puede explicar por la menor producción de flores en esta condición de hábitat, ya que la forma de forrajeo “colgado” es energéticamente menos costoso (Voigt 2004). Por lo tanto podrían estar llevando

acabo el comportamiento de colgarse para optimizar energía cuando la cantidad de recurso es escaso, como en el caso del hábitat perturbado.

#### **5.4 Frecuencia de visitas**

Existen diversos estudios que muestran que la perturbación del hábitat disminuye la diversidad de murciélagos nectarívoros (Estrada *et al.*, 1993; Brosset *et al.*, 1996; Cosson *et al.*, 1999; Rosas-Guerrero 2005). Otros trabajos no encuentran evidencia de algún efecto de la perturbación del hábitat en la diversidad de este gremio de murciélagos (Fenton *et al.*, 1992; Schulze *et al.*, 2000) al igual que nuestros resultados.

Encontramos como se esperaba, que la perturbación del hábitat disminuye el número de visitas que recibe una flor. Este mismo resultado ha sido observado por otros autores (Spears 1987; Jennersten 1988; Aizen y Feisenger 1994b; Law y Lean 1999; Parra-Tabla y Magaña-Rueda 2000). Sin embargo, la frecuencia de visitas entre ambas condiciones de hábitat no se afectó igual para las dos especies de murciélagos nectarívoros identificados. El número de visitas de ambas especie de polinizadores disminuyó en hábitat perturbado, pero solo para *L. curasoae* este resultado fue significativo. Además, el número de visitas de ambas especies de murciélago mostró una relación positiva significativa con la cantidad de flores abiertas en el árbol filmado y en árboles co-específicos. Es decir, cuanto mayor es el despliegue floral, mayores son las posibilidades de que una flor sea visitada con más frecuencia. En la región de Chamela, Ocegüera-Salazar (2005) encuentra mayor frecuencia de visitas de *L. curasoae* en *Ceiba aescolifolia* en hábitat perturbado, mientras que para *G. soricina* no encontró diferencia

significativa. Se explicó esta diferencia debido a que *L. curasoe* tienen la capacidad desplazarse distancias mas grandes que *G. soricina*. Los árboles de *C. aesculifolia* que se encontraban en hábitat perturbado estaban mas dispersos pero produjeron significativamente mas flores que los árboles que se encontraban en el hábitat conservado, y posiblemente *L. curasoe*, por su capacidad de vuelo, logró aprovechar este recurso mas que *G. soricina*. En otro estudio realizado en Oaxaca, México, Arias-Coyotl *et al.*, (2005) encontraron mayor número de visitas de *L. curasoe* en una población cultivada de *Stenocereus stellatus*, sitio donde se encontraba la mayor cantidad de flores por individuo de este cactus, de entre todos los sitios estudiados. Esto podría indicar que la presencia de *L. curasoe* puede estar determinado en gran parte por la disponibilidad de recurso del sitio independientemente de la condición del hábitat. *L. curasoe* es una especie de alimentación especialista y frecuentemente forrajea en grupos (Fleming *et al.*, 1996; Horner *et al.*, 1998), por lo tanto necesita de mayor número de flores disponibles para cumplir con sus requerimientos alimenticios. Además se conoce que tiene una gran capacidad de desplazamiento por lo que puede volar largas distancias para llegar a un sitio determinado que le ofrezca suficientes flores, aún siendo un sitio perturbado. Por otro lado, *G. soricina* se considera una especie generalista y normalmente forrajean solos (Heithaus *et al.*, 1974), por lo que no requiere de un sitio con gran cantidad de flores para alimentarse. Dick (2001) y White *et al.*, (2002) señalan que algunos polinizadores generalistas no se ven afectados por la perturbación del hábitat, manteniendo el flujo de polen en las áreas abiertas y perturbados. Sin embargo, los resultados reportados en otros estudios indican patrones distintos. Por ejemplo, Rosas-Guerrero (2005) reporta mayor número de visitas de *G. soricina* en *Ceiba grandiflora* en

hábitat conservado, y no encuentra diferencias en el número de visitas de *L. curasoe*, así como tampoco en la producción de flores. Concluye que este resultado puede ser debido a las diferencias en el tamaño del cuerpo de los murciélagos que se relaciona positivamente con el tamaño del ámbito hogareño. Cosson *et al.*, (1999) menciona que las especies de menor tamaño son mas sensibles a la perturbación que las mas grandes, y la talla de *G. soricina* es mas chica que la de *L. curasoe* (Nowak 1994). Por lo tanto, es difícil determinar y predecir el comportamiento de estos polinizadores bajo condiciones de perturbación. Posiblemente estas respuestas sean muy particulares para cada sistema de polinización, tomando en cuenta las características particulares del polinizador, la fenología floral de la planta y características el paisaje. Además es necesario completar este tipo de estudios, con información sobre los posibles sitios de refugio, o monitorear sus desplazamientos dentro del paisaje.

## **5.5 Tiempo de visita**

De acuerdo a la hipótesis planteada, encontramos que *G. soricina* y *L. curasoe* invertían mas tiempo en las visitas de las flores que se encontraban en el hábitat perturbado en comparación con las de hábitat conservado. Invertir mas tiempo en cada flor les permite optimizar la ganancia energética durante el forrajeo cuando la cantidad de recurso es limitado (Zimmerman 1982). Debido a que los resultados mostraron menor producción floral en el hábitat perturbado, probablemente invierten más tiempo en una misma flor por que es energéticamente menos costoso.

## 5.6 Cantidad de polen depositado

Nuestros análisis mostraron que el número de visitas efectivas que recibe una flor de *C. alata* no determina el número de granos de polen depositado en el estigma. Este resultado muestra que pocas visitas son suficientes para depositar una gran cantidad de granos de polen como en el caso de la flor que recibió solo 2 visitas y se encontraron 265 granos de polen, mientras que la flor en la que se contó mayor número de granos de polen (726) solo recibió 12 visitas. Tampoco se encontraron diferencias significativas en el promedio de granos de polen depositados en el estigma de las flores entre las dos condiciones de hábitat. Parece que el comportamiento diferencial de *G. soricina* y *L. curasoae* (número de visitas, tiempo de visita, forma de arribo) en las flores de *C. alata* entre condiciones de hábitat, no afecta necesariamente la cantidad de polen depositado en los estigmas. Este patrón de la inexistencia de relación entre el número de visitas y número de granos de polen depositado también se ha reportado para las bombacáceas *C. aesculifolia* (Oceguera- Salazar 2005) y *C. grandiflora* (Rosas-Guerrero 2005) en la región de Chamela, así como para *Stenocereus stellatus* (Cactaceae; Arias-Cóyotl *et al.*, 2005) en la región de Chinango, Oaxaca.

## 5.7 Fenología y éxito reproductivo de *Crescentia alata*

Los resultados apoyan la hipótesis de encontrar mayor producción floral en el hábitat conservado; sin embargo, el número de frutos y el *fruit set* resultaron significativamente mayores en el hábitat perturbado. A pesar de que el hábitat conservado presentó mayor producción floral, un gran número de estas flores no tuvieron las condiciones necesarias para convertirse en fruto. Esto puede deberse a diversas causas:

1) una menor frecuencia de visitas por polinizadores (Jennersten 1988; Steffan-Dewenter y Tschardtke 1999; Cunningham 2000); 2) una menor carga de polen depositada en el estigma (Cunningham 2000); 3) transferencia de polen incompatible o de baja calidad (Waser y Price 1991); ó 4) por limitación de recursos (del ambiente) (Stephenson 1992).

En el presente estudio, evidentemente, el número de visitas no es la causa del bajo *fruit set* en el hábitat conservado, ya que el número de visitas fue mayor en esta condición de hábitat. La cantidad de polen depositada en los estigmas en este caso tampoco es una limitante para la producción de frutos, ya que no hubo diferencias en la carga de polen entre condición de hábitat.

Por lo tanto, la causa del bajo *fruit set* en el hábitat conservado en comparación con el perturbado puede ser debido a la baja calidad de polen depositado en los estigmas de las flores de esta condición de hábitat y/o la limitación de recursos.

Sutherland (1986) realizó un trabajo con 447 especies de plantas que variaban en sistemas de apareamiento, formas de vida y polinización, y concluyó que la causa del bajo *fruit set* en estas plantas podría estar influenciada principalmente por la limitación de recursos. La limitación de recursos puede ser respecto a la cantidad y calidad de nutrientes, y cambios microclimáticos como mayor exposición al viento, insolación y desecación. Janzen (1983) menciona que el *fruit set* de *C. alata* se puede afectar por la presencia de parásitos o defoliadores de sus hojas. Sin embargo, estos factores que producen stress fisiológico en las plantas, generalmente están mas asociados a las condiciones de perturbación, por lo que es probable que la limitación de recursos tampoco sea la causa del bajo *fruit set* de *C. alata* en el hábitat conservado en esta zona.

Por otro lado, como ya se había mencionado antes, la alta calidad de polen

depositado en los estigmas es una de las características que destaca a los murciélagos como polinizadores. Esto debido a su comportamiento de forrajeo que consiste en visitar brevemente un árbol antes de partir, gastando mucho mas tiempo en volar entre fragmentos y entre los árboles de cada fragmento, reduciendo las posibilidades de realizar autocruzadas. Sin embargo, este comportamiento puede cambiar por distintas causas, asociadas a la densidad, diversidad y distribución de los recursos florales, y las características particulares de cada especie de polinizador. A escala local, el comportamiento de forrajeo de los polinizadores esta fuertemente asociado a la disponibilidad del recurso floral y la distancia entre vecinos (Ghazoul 2005). Una alta producción de flores como las especies vegetales que florecen en masa (como *C. alata*), pueden atraer gran cantidad de polinizadores, pero también aumenta el riesgo de producir endogamia, debido a que pueden pasar mas tiempo visitando las flores del mismo árbol que flores de árboles co-específicos. Principalmente cuando la distancia a otros árboles de la misma especie se incrementa (Ghazoul 2005), ya que se ha reportado que aunque los polinizadores tengan la capacidad de volar grandes distancias, cuando es posible vuelan menos para optimizar su energía (Zimmerman 1982). En nuestros resultados encontramos que cuando es mayor la distancia de un árbol a su vecino mas cercano menor es la probabilidad de que sus flores produzcan frutos, y el menor *fruit set* se dio en los sitios con mayor cantidad de flores y de visitas.

Por lo tanto, esta podría ser parte de la explicación a nuestros resultados, ya que muy probablemente muchas de las visitas realizadas a las flores en sitios conservados, eran de individuos que se encontraban visitando flores del mismo árbol, realizando así una gran cantidad de autocruzadas. Para sustentar esta posible explicación, presentamos en

la siguiente tabla los valores en porcentaje del éxito reproductivo que encontramos en el registro de la fenología de los árboles (*fruit set* “natural”) en los que también se realizaron las cruzas (*fruit set* de “exocruzas”), y comparamos los valores. En la tabla se puede observar que los árboles de los sitios conservados presentan valores de *fruit set* natural y de las exocruzas mucho mas dispares, siendo en la mayoría de los árboles mayor el *fruit set* de las exocruzas que el *fruit set* natural, en comparación con los árboles en los sitios perturbados.

CONSERVADO			PERTURBADO		
No. Árbol	<i>fruit set</i> (%)		No. Árbol	<i>Fruit set</i> (%)	
	EXOCRUZAS	NATURAL		EXOCRUZAS	NATURAL
837	0	0.1	389	0	0.8
834	20	0.0	387	5	1.6
827	10	0.7	377	0	3.8
850	30	0.3	177	0	0.5
306	20	0.3	305	7	2.4
851	0	0.2	390	25	1.1
189	0	0.2	186	0	0.4
503	7	0.1	181	0	0.8

Así que probablemente, en especies como *C. alata*, que tienen una floración en masa muy intensa, el número de flores y la distancia entre vecinos pueden ser factores con gran influencia en el comportamiento de sus polinizadores y como consecuencia en su propio éxito reproductivo.

Por otro lado, la baja calidad de polen depositado en los estigmas también puede ser debido a su composición. En los sitios conservados puede haber mas diversidad de plantas que puedan visitar *G. soricina* y *L. curasoeae*, cargando así polen de varias

especies, reduciendo la cantidad de polen de otros co-específicos de *C. alata*. Según datos de Stoner (2002) *G. soricina* utiliza en promedio mensual 1.45 especies de plantas al mismo tiempo, mientras que *L. curasoe* utiliza en promedio mensual 3.18 especies de plantas, y esta última fue la especie que presentó significativamente mayor número de visitas en el hábitat conservado.

Finalmente, en base a los antecedentes citados en este trabajo, así como los resultados obtenidos, considero que futuras investigaciones deben enfocarse en tratar de definir los umbrales de distancia y distribución espacial de los árboles y su efecto en el comportamiento de los polinizadores y el éxito reproductivo de las plantas que polinizan.

## 6. LITERATURA CITADA:

- Aizen M. A., P. Feinsinger. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75(2): 330-351.
- Aizen M. A., P. Feinsinger. 1994b. Habitat fragmentation. Native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecology application* 4(2): 378-392.
- Alvarez J., M. R. Willig, J. K. Jones, Jr., W. D. Webster. 1991. *Glossophaga soricina*. *Mamm. Species*, 379: 1-7.
- Andren H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71, 355-366.
- Arias-Cóyotl E., K. Stoner, A. Casas. 2006. Effectiveness of bats as pollinators of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in wild, managed in situ, and cultivated populations in la Mixteca Baja, Central México. *Am. J. of Bot.*, 93(11): 1675-1683.
- Arita H. T., K. Santos-del-Prado. 1999. Conservation biology of nectar feeding bats in México. *Jour. Mammal.*, 80(1): 31-41.
- Arizmendi M. C., Márquez-Valdemar L., Ornela J. F. 2002. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. En: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera., A. N. García Aldrete y M. Quesada Avedaño (Editores). 2002. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. 297-329 pp.
- Becker P., J. S. Moure, F. J. A. Peralta. 1991. More about euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 23(4): 586-591.
- Bonaccorso F. J., T. J. Gush. 1987. Feeding behavior and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: an experimental study. *J. An. Ecol.* 56: 907-920.
- Bowne D. R. and M. A. Bowers. 2004. Interpatch movements in spatially structured populations: a literature review. *Land. Ecol.* 19: 1-2
- Bronstein J. L. 1995. The plant-pollinator landscape. En: L. Hansson, L. Faring, G. Merriam (eds). Mosaic landscapes and ecological processes. Chapman & Hall, Londres. 256-288 pp.

- Brosset A., P. Charles-Dominique, A. Cockle, J.-F. Cosson, D. Masson. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Can. J. Zool.* 74: 1974-1982.
- Bullock S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of México. *Arch. Met.Geoph. Biocl.Ser.B.* 36: 297-316.
- Bullock, S. H., A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica.* 22(1): 22-35.
- Bye R., L. Cervantes, B. Rendón. 2002. Etnobotánica en la región de Chamela, Jalisco, México. En: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avedaño (Editores). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. 545-559 pp.
- Ceballos G., A. Miranda. 1986. Los mamíferos de Chamela, Jalisco. Manual de campo. UNAM, México, D.F. 436 p
- Ceballos G., A. García, P. Rodríguez. 1994. Plan de manejo de la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala. Fundación Ecológica de Cuixmala-UNAM. México, D.F. 19 p.
- Ceballos G. T., H. Fleming, y J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, México. *Journ. of Mammal.*,78:1220-1230.
- Cockrum E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern population of the long nosed bats *Leptonycteris sanborni*. Manuales del instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie zoología 62:181-202.
- Cosson J. F., J. M. Pons, D. Masson. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journ. of Trop. Ecol.* 15: 515-534.
- Costanza R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber & M Grasso.1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Cunningham S. A. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 267(1448): 1149-1152.
- Dafni A. 1992. Pollination ecology. A practical approach. Oxford University Press, New York. 250 p.

- Dick C. W. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 268: 2391-2396.
- Dobat K. 1985. Blüten und Fledermause. Waldemar Kramer, Frankfurt, Germany.
- Donaldson J., I. Nänni, C. Zachariades, J. Kemper. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in restored shrublands of South Africa. *Conservation biology* 16(5) 1267-1276.
- Elias T. S., Prance G. T. 1978. Nectaries on the Fruit of *Crescentia* and Other Bignoniaceae. *Brittonia*, 30(2), pp. 175-181
- Estrada A., and Coates-Estrada R. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, México. *J. Trop. Ecol.* 17(5): 627-646.
- Estrada A., and Coates-Estrada R. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, México. *Biology Conservation* 103: 237-245.
- Fenton M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist, D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*. 24(3): 440-446.
- Fisher E. A. 1992. Foraging of nectarivorous bats of *Bahinia unguolata*. *Biotropica* 24: 579-582.
- Fleming T. H., M. D. Tuttle y M. A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41:257-269.
- Fuchs E. J., J.A. Lobo, M. Quesada. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns on the tropical dry forest tree, *Pachira quinata* (Bombacaceae). *Conserv. Biol.*, 17: 149-157.
- García A. y M. Valtierra-Azotla. 1996a. *Ficimia publia* (Blotched Hooknose Snake) Herpetological Review 27:88.
- García A. y M. Valtierra-Azotla. 1996b. *Sibon annuliferus* (Western Snail-eating snake). Herpetological Review 27:89.

- Gentry A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignonaceae. *Biotrópica* 6: 64-68.
- Gentry H. 1990. Evolutionary Patterns in Neotropical Bignoniaceae. *Memoirs of the New York botanical garden* 55: 118-129.
- 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 Ecology* 86: 462-473.
- Ghazoul J., M. Mcleish. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitat in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology*, 153: 335-345.
- Ghazoul J. 2005. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biol.Rev.* 413-443 pp
- Gorrensens P. M., M. R. Willig. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *J. Mammal.* 85(4):688-697.
- Heithaus E. R., P. A. Opler & H.G. Baker. 1974. Bat activity and pollination of *Bahuinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology* 55:412-419.
- Herrera C. M. 1989. Pollinator abundance, morphology. And flower visitation rate: analysis of the “quantity” component in a plant-pollinator system. *Oecologia* 80: 241-248.
- Herrerias-Diego Y., M. Quesada, K. Stoner, J. Lobo. 2006. Effects on forest fragmentation on phenological patterns and reproductive success of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Conservation Biology*, (20) 4, 1111-1120.
- Horner M. A., Fleming T. H. Sahley C. T. 1998. Foraging behavior and energetics of a nectar feeding bat, *Leptonycteris curasoae*. *J Zool (Lond)* 244: 575-586.
- INEGI. 1998. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Carta Topográfica 1:250,000 Manzanillo, Jalisco y Clima. E13-2-5.
- Janzen H. D. 1983. *Crescentia alata*. En: *Costa Rica Natural History*. The University of Chicago Press. 222-224 pp.
- Janzen D. H. 1989. The eternal external threat. In *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. M. E. Soulé (ed). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 286-302 pp.

- Jennersten O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoids* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2:359-366.
- Kearns C. A., D. W. Inouye. 1993. Techniques for Pollination Biologist. University Press of Colorado. 68-69 pp.
- Kearns C. A., D. W. Inouye and N. M. Waser. 1998. Endangered mutualism: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- Koopman K. F. 1993. Order Chiroptera. *In*: Wilson D.E. & D.M. Reeder (eds). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Second edition. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. 137-241 pp.
- Laurance W. F. 1990. Comparative responses of live arboreal marsupials to tropical forest fragmentation. *J. Mammal.*, 71: 641-653.
- Law B. S., J. Anderson, M. Chidel. 1999. Bat communities in a fragmented forest landscape on the south-west slopes of New South Wales, Australia. *Biology Conservation*. 88(3): 333-345.
- Law B. S., M. Lean. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. *Biology Conservation*. 91: 201-212.
- Lemke T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat *Glossophaga soricina* with respect to food availability. *Ecology* 65:538-548.
- Lemke T. O. 1985. Pollen carrying by the nectar feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. *Biotropica* 17:107-111.
- Lennartsson T. 2002. Extinction thresholds and disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology* 83(11): 3060-3072.
- Lobo J. A., M. Quesada, K. Stoner, E. J. Fuchs, Y. Herreras-Diego, J. Rojas, and G. Saborío. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and México. *American Journal of Botany* 90(7): 1054-1063.
- Lott E. J. 1985. Listados florísticos de México III. Estación de Biología de Chamela, Jalisco. UNAM, México, D.F.

- Lott E. J., S. Bullock, J. A. Solis. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica*. 19(3): 228-235.
- Lott E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region Jalisco, México. Occasional papers of the California Academy of Sciences 148: 1-60.
- Martin F. W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Techniques*, 34: 125-128.
- Masera O. R., M. J. Ordoñez y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climate Change* 35:265-295.
- Medellín R. A., Equihua, M, A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforest. *Conserv Biol* 14:1666-1675.
- Miranda A. 2002. Diversidad, historia natural, ecología y conservación de los mamíferos de Chamela. En: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera., A. N. García Aldrete y M. Quesada Avedaño (Editores). 2002. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. 297-329 pp.
- Morton P. 1989. Murciélagos tropicales americanos. Austin, USA 54 p.
- Noguera F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avedaño (Editores). 2002. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. P. xv-xxi.
- Nowak R. M. 1994. Walker's bats of the World. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Oceguera-Salazar K. A., 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 Chamela, Jalisco. Tesis para obtener el grado de Biólogo, UNAM., 45 pp.
- Oceguera-Salazar K. A. 2005. Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la actividad de polinizadores y éxito reproductivo de *Ceiba aesculifolia* (Bombacaceae) en Chamela, Jalisco. Tesis para obtener el grado de Maestría, UNAM. 77 pp.
- Palacios-Guevara C. 2002. Polinización natural, sistema de apareamiento y éxito reproductivo de *Ceiba grandiflora* en un bosque tropical caducifolio de México. Tesis para obtener el título de biólogo, UNAM.

- Parra-Tabla V., C. F. Vargas, S. Magaña-Rueda, J. Navarro. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* Lindey (Orchidaceae) in two contrasting habitat patches: forest vs agricultural field. *Biology Conservation* 94: 335-340.
- Podolsky, R.D. 1992. Strange floral attractors: Pollinator attraction and evolution of plant sexual systems. *Science* 258 (2): 791-793.
- Powell A. H., G. V. N. Powell. 1987. Populations dynamics of male euglossine bees in Amazonan forest fragments. *Biotropica* 19: 176-179.
- Quesada M., K. E. Stoner., V. M-Rosas., C. P-Guevara., J. A. Lobo. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba Grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406.
- Quesada M., K. E. Stoner, J. A. Lobo, Y. H-Diego, C. P-Guevara., M. A. M-Rosas, K. A. O-Salazar, and V. R-Guerrero. 2004. Effects of Forest Fragmentation on Pollinator Activity and Consequences for Plant Reproductive Success and Mating Patterns in Bat-pollinated Bombacaceous Trees. *Biotrópica* 36(2):131-138.
- Quiroz D. L., M. S. Xelhuantzi y M. C. Zamora. 1983. Análisis palinológico del contenido gastrointestinal de los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuena* de las Grutas de Juxtlahuaca, Guerrero. Tesis colectiva para obtener el título de Biología. Instituto politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, D.F.
- Ramírez-Bautista A. 1994. Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México. Cuadernos del Instituto de Biología No. 23, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 122 p.
- Rosas-Guerrero V. 2005. Efectos de la perturbación del hábitat sobre la actividad polinizadora y éxito reproductivo de *Ceiba grandiflora* en una selva baja caducifolia. Tesis para obtener grado de Maestría, UNAM. 103 pp.
- Rzendowski J. 1978. Vegetación de México.ed., Limusa, México, D. F. 432 p.
- SAS. 2001. SAS, user's guide: statistics. Release 8.2. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina.

- Schulke B., N. M. Waser. 2001. Long-distance pollinator flights and pollen dispersal between populations of *Delphinium nuttallianum*. *Oecologia* 127: 239-245.
- Schulze M. D., Seavy N. E., Whitacre D. F. 2000. A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn warming mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica* 32:174-186.
- SEMARNAP, INE, CONABIO. 1995. Reservas de la Biosfera, otras áreas naturales protegidas de México. INE, CONABIO. 50-52 pp.
- Spears E. E. 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosoma virginianum* and *Opuntia stricta*. *J. Ecol.* 75: 351-362.
- Severns P. 2003. Inbreeding and small population size reduce seed set in threatened and fragmented plant species, *Lupinus sulphureus* ssp *Kincaidii* (Fabaceae). *Biological Conservation*.
- Steffan-Dewenter I. & T. Tsharntke. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440.
- Stephenson A. G. 1992. The regulation of maternal investment in plants. En: C. Marshall (ed). *Environmental physiology and ecology of fruits and seeds*. Cambridge University Press, Cambridge. 151-171 p.
- Stoner K. E., K. A.O.-Salazar, R. C. R.- Fernández, M. Quesada. 2003. Population dynamics, reproduction and diet of lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodiversity Conservation*. 12: 357-373.
- Stoner K. E. 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. En: *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, 375-395 pp.
- Stoner K. E., M. Quesada, V. M-Rosas, J. A. Lobo. 2002. Effects of forest fragmentation on the Colima long-nosed bat (*Musonycteris harrisoni*) foraging in tropical dry forest. *Biotropica* 34(3): 462-467.
- Sutherland S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants. *Evolution*, 40: 111-128.

- Trejo I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forests: a national and local análisis in México. *Biological Conservation* 94:133-142.
- Tomar O. S., P. S. Minhas, V. K. Sharma, Y. P. Singh, Raj K. Gupta. 2003. Performance of 31 tree species and soil conditions in plantation established with saline irrigation. *Forest Ecology and Management* 177: 333-346.
- Turner I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal Appli. Ecol.*
- Tuttle M. D. 1976. Collecting techniques. En: R. J. Baker, J. K. Jones Jr., D. C. Carter (eds). *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part II. Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ.* 10: 1-218.
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. 1999. Listas de Fauna de importancia para la conservación de Centroamérica y México: listas rojas, listas oficiales especies en apéndice CITES. Sistema de integración Centroamericana. Dirección ambiental, con el apoyo técnico de UICN, HORMA, WWF Centroamérica. Ediciones Sanabria, San José, Costa Rica.
- Valiente-Banuet A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de historia natural* 75(1): 99-104.
- Villa R. B. 1966. Los murciélagos de México. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 491 p.
- Vogel, S. 1969. Chiropterophilie in der neotropischen. *Flora Neue Mitt.* II y II. *Flora Abt. B.* 158:185-222, 289-323.
- Voigt C. C. 2004. The power requeriments (Glossophaginae: Phyllostomidae) in nectar-feeding bats for clinging to flowers. *J. Comp. Physiol.*, 174: 541-548.
- Waser N. M., M. Price. 1991. Outcrossing distance effects in *Delphinium nelsonii*: pollen loads, pollen tubes, and seed set. *Ecology*, 72: 171-179.
- Webster W. D. 1983. Systematics and evolution of bats of the genus *Glossophaga*. Ph. D. Thesis. Texas Tech. Univ., Austin, Texas. Ix+332 pp.

- White G. M., D. H. Boshier, W. Powell. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 99(4):2038-2042.
- Young A., T. Boyle, T. Brown. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 11:413-418.
- Zimmerman M. 1982. Optimal, foraging, plant density and the marginal value theorem. *Oecologia*. 49:148-153