

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

EFFECTOS DE LA PERTURBACIÓN DEL HÁBITAT  
SOBRE LA ACTIVIDAD POLINIZADORA Y ÉXITO  
REPRODUCTIVO DE *Ceiba grandiflora*  
EN UNA SELVA BAJA CADUCIFOLIA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A:

VÍCTOR MANUEL ROSAS GUERRERO

DIRECTORA DE TESIS: DRA. KATHRYN E. STONER

MÉXICO, D. F.

MARZO 2005



m342032



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

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

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

NOMBRE: Víctor Manuel Rosas  
Guerrero

FECHA: 15 de marzo de 2005

FIRMA:

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 20 de septiembre del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **Rosas Guerrero Víctor Manuel** con número de cuenta **501004161**, con la tesis titulada: **"Efectos de la perturbación del hábitat sobre la actividad polinizadora y éxito reproductivo de Ceiba grandiflora en una selva baja caducifolia"**, bajo la dirección del(a) Dra. Kathryn Elizabeth Stoner.

|             |                                  |
|-------------|----------------------------------|
| Presidente: | Dr. Luis E. Eguiarte Fruns       |
| Vocal:      | Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli |
| Secretario: | Dra. Kathryn Elizabeth Stoner    |
| Suplente:   | Dr. Mauricio Quesada Avendaño    |
| Suplente:   | Dr. Jorge López-Portillo Guzmán  |

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a, 2 de marzo del 2005

Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

A mis 30 años de existencia,  
en la única verdad absoluta que creo,  
es que no existe tal.

~~~~~

Aunque mi sed es insaciable,  
nunca podré beber todo el océano del saber.  
De ser así, pronto moriría de deshidratación.

El presente trabajo es parte de un proyecto financiado por:

- CONACYT para Mauricio Quesada, Kathryn E. Stoner y Jorge A. Lobo (31826-N)
- Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA)  
de la Universidad Nacional Autónoma de México para MQ, KES y JAL (IN213999)
- International Foundation for Science para MQ (D/2617-2)
- Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica para JAL (111-99-319)

Con profundo agradecimiento a:

El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y a la  
Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP)  
de la Universidad Nacional Autónoma de México:  
Por la beca que me otorgaron durante el transcurso de la Maestría

Kathryn Stoner y Mauricio Quesada:

Por la ayuda y asesoría en el transcurso de todo el proyecto,  
por su infinita hospitalidad, pero sobre todo por su amistad

Luis Eguiarte, Juan Fornoni y Jorge López:

Por sus atinados comentarios para la mejoría de este trabajo  
Gracias Luis por tus consejos y ayuda desde el principio de la tesis

Lorena Alemán (Milo):

Por todas las veces que me acompañaste a Chamelita a filmar,  
a registrar la fenología y por toda tu ayuda en el mejoramiento de la tesis,  
pero principalmente por tu compañía en todo lugar y momento. Gracias Milo

Carolina Palacios (Caritomio) e Yvonne Herrerías (Yvoooon):

Por su gran ayuda en Chamelita (principalmente en las inacabables fenologías)  
y por la bonita compañía e invaluable amistad

Karla y Miguelón:

Por toda su ayuda en las filmaciones, caminatas,  
discusiones del proyecto y ayuda en las labores caseras

La UNAM, Instituto de Biología, Instituto de Ecología y  
al Centro de Investigaciones en Ecosistemas:

Por mi formación académica y personal y principalmente por otorgarme un  
lugar en esta maravillosa casa de estudios

Con sincera dedicación a:

Milo:

Por tu compañía constante, la cual le da un chispazo a mi vida, por ser mi complemento perfecto y por que me haces querer ser una mejor persona cada día. Te amo y te amaré para toda la vida.

Mis papás:

Tita, gracias por enseñarme a saber reconocer lo que verdaderamente interesa en la vida y por hacerme un ser sensible.  
Por todo el amor y los cuidados en toda mi vida, eres la mejor, te amo.

Betito, gracias por enseñarme a ser responsable y evitar la mediocridad.  
Por todo el esfuerzo por darme educación y tener pan y hogar todos los días.  
Te estaré agradecido por siempre, gracias papá.

Mis abuelitos

Estela y Manuel:

Por ayudarme en todo el tiempo en que viví con ustedes y por que con el trato continuo me di cuenta que no solo son los papás de mi mamá, si no mis queridos abuelitos, mi amada familia.

Mis hermanos:

Primo, por enseñarme a valorar lo que realmente importa en la vida y a aferrarme a la vida no importando lo demás.

Mañoñas, por enseñarme que la gente realmente puede cambiar, por tu modelo a seguir de perseverancia y dedicación.

Burguito, por enseñarme a valorar más lo emocional a lo material, a ser equitativo y buscar siempre la unión familiar.

Marco, Gari, Betote, Guagua e Irma, por estar conmigo y en mi todo este tiempo y hacerme sentir un ser valioso.

Mis cuates:

Neme, Chio, Roberto, Caritomio, Yvoooon, Paty, Jagger, Mappy y todos los demás amigos de la Maestría (profes y alumnos), de Chamela, de Cuixmala, de la UAM y de la Pape, por todos los ratos padres y alegres que me hicieron pasar, pero principalmente por dejarme conocerlos. Gracias a todos.

## CONTENIDO

|                                                                                     |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------|----|
| RESUMEN .....                                                                       | 5  |
| ABSTRACT .....                                                                      | 6  |
| INTRODUCCIÓN .....                                                                  | 7  |
| Importancia de los polinizadores .....                                              | 8  |
| Efectos de la perturbación del hábitat en los polinizadores .....                   | 9  |
| Efectos de la perturbación del hábitat en murciélagos.....                          | 12 |
| Efectos de la perturbación del hábitat en el éxito reproductivo de las plantas..... | 15 |
| MÉTODOS .....                                                                       | 20 |
| Área de estudio .....                                                               | 20 |
| Especie de estudio .....                                                            | 21 |
| Selección de árboles.....                                                           | 22 |
| Riqueza, abundancia y tasa de visitantes .....                                      | 23 |
| Polinización natural .....                                                          | 26 |
| Éxito reproductivo de <i>Ceiba grandiflora</i> .....                                | 27 |
| RESULTADOS.....                                                                     | 29 |
| Riqueza y abundancia de visitantes nocturnos .....                                  | 31 |
| Consumo de néctar y polen .....                                                     | 33 |
| Polinizadores efectivos.....                                                        | 36 |
| Tasa de visitas de polinizadores efectivos .....                                    | 36 |
| Variación temporal en la tasa de visitas de murciélagos .....                       | 39 |
| Deposición de polen en estigmas .....                                               | 40 |
| Éxito reproductivo de <i>Ceiba grandiflora</i> .....                                | 43 |
| DISCUSIÓN .....                                                                     | 45 |
| Polinizadores efectivos de <i>Ceiba grandiflora</i> .....                           | 45 |



|                                                                                                                                                                                                                                                 |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Efecto de la perturbación del hábitat en la tasa de visitas .....                                                                                                                                                                               | 47 |
| Consumo de polen .....                                                                                                                                                                                                                          | 52 |
| Variación temporal .....                                                                                                                                                                                                                        | 53 |
| Tiempo de visita y carga de polen.....                                                                                                                                                                                                          | 55 |
| Éxito reproductivo.....                                                                                                                                                                                                                         | 58 |
| CONCLUSIÓN .....                                                                                                                                                                                                                                | 61 |
| RECOMENDACIONES .....                                                                                                                                                                                                                           | 63 |
| LITERATURA CITADA .....                                                                                                                                                                                                                         | 64 |
| ANEXO I. "Consequences of tropical dry forest fragmentation on pollinator activity<br>reproductive success and mating patterns of trees in Costa Rica and México" .....                                                                         | 76 |
| ANEXO II. "Effects of forest fragmentation on the Colima long-nosed bat ( <i>Musonycteris<br/>harrisoni</i> ) foraging in tropical dry forest of Jalisco, Mexico" .....                                                                         | 80 |
| ANEXO III. "Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera:<br>Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the<br>Neotropical tree <i>Ceiba grandiflora</i> " ..... | 87 |
| ANEXO IV. "Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for<br>plant reproductive success and mating patterns in bat pollinated bombacaceous trees" .....                                                            | 95 |

## RESUMEN

Investigué como afecta la perturbación del hábitat a la actividad de los diversos polinizadores nocturnos de *Ceiba grandiflora* utilizando vídeo filmaciones nocturnas, así como en el éxito reproductivo de este árbol neotropical. Los sitios de estudio incluyen bosque no perturbado y bosque perturbado en la región de Chamela-Cuixmala, Jalisco. Una comparación en el número de visitas y especies de visitantes, reveló diferencias significativas entre sitios siendo mayor en el bosque no perturbado. Se identificaron a *Leptonycteris curasoae*, *Glossophaga soricina* y *Musonycteris harrisoni* como los principales polinizadores de *C. grandiflora*. *M. harrisoni* solo se encontró en bosque no perturbado. El número de visitas de *G. soricina* fue significativamente menor en lugares perturbados, mientras que *L. curasoae* no parece ser vulnerable a la perturbación. También se observaron a estas especies alimentarse directamente del polen, mordiendo o arrancando las anteras. La cantidad de luz lunar no influyó en la tasa de visitas en ninguna condición de hábitat. El mayor número de visitas en las flores del bosque no perturbado parece explicar la mayor proporción de flores que producen frutos y la mayor producción de semillas encontradas en el bosque no perturbado, en comparación con lo encontrado en los sitios perturbados. Lo anterior sugiere que la perturbación del hábitat influye negativamente en el éxito reproductivo de *C. grandiflora* al provocar una disminución en el número de visitas y en la cantidad de especies de murciélagos polinizadores en esta Bombacácea. Sin embargo, *L. curasoae* podría servir como especie clave en la conservación de las poblaciones de sitios perturbados.

## ABSTRACT

I investigated how habitat disruption affects the activity of nocturnal pollinators of *Ceiba grandiflora* using nocturnal video filming, and how these influences the reproductive success of this Neotropical tree. The study site included undisturbed forest and disturbed forest in the Chamela-Cuixmala region, Jalisco, México. A comparison of the number of visits and species of visitors, showed significant differences between sites, being higher in undisturbed forest. *Leptonycteris curasoae*, *Glossophaga soricina* and *Musonycteris harrisoni* were identified as the primary pollinators of *C. grandiflora*. *Musonycteris harrisoni*, was found only in undisturbed forest. The number of visits of *G. soricina* was significantly less in disturbed habitats; however *L. curasoae* was not affected by habitat disruption. Bats also visited flowers to directly feed on pollen by biting or pulling the anthers off. The amount of moonlight did not influence the number of visits in either of the two habitat conditions. The greater visitation rate in undisturbed sites appears to explain the higher fruit set and seed production found in these sites compared to disturbed areas. This suggests that habitat disruption may diminish the fitness of *C. grandiflora* due to fewer pollinator visits, and fewer species of bat pollinators of this Bombacaceae. Nevertheless, *L. curasoae* could serve as a key species in the conservation of populations of disturbed sites.

## INTRODUCCIÓN

La fragmentación y la reducción del hábitat es uno de los efectos más importantes de la actividad humana sobre los ecosistemas, ya que es una causa potencial de la pérdida de la biodiversidad (Kruess y Tscharntke 1994; Turner 1996; Laurance y Bierregaard 1997; Fahrig 2003). Keller y Anderson (1992) sugieren que la pérdida del hábitat y la reducción en la densidad de los recursos asociados con la fragmentación impactan a la biota más que cualquier otro factor.

La alteración de los hábitats puede afectar drásticamente las interacciones mutualistas (Janzen 1987; Kattan y Alvarez-López 1996; Murcia 1996; Cunningham 2000a; Lennartsson 2002; Johnson et al. 2004), reduciendo la eficacia de los polinizadores (Jennersten 1988; Bawa 1990; Aizen y Feinsinger 1994a; Olesen y Jain 1994; Morgan 1999; Cunningham 2000a; Kremen y Ricketts 2000), afectando la cantidad y/o calidad del polen depositado en el estigma provocando una disminución en la producción de frutos y semillas (Rathcke y Jules 1993; Aizen y Feinsinger 1994a, Ghazoul et al. 1998, Cunningham 2000a, Cascante et al. 2002) o reduciendo el nivel de exocruzamiento e incrementando la autofertilización (Morgan 1999; pero ver White et al. 2002). Por ejemplo, las flores del árbol neotropical *Samanea saman* (Mimosaceae) ubicadas en sitios perturbados presentaron menor cantidad de tubos polínicos en comparación con los árboles de bosque no perturbado (Cascante et al. 2002). Aldrich y Hamrick (1998), encontraron que las flores del árbol *Simphonia globulifera* reciben más polen de la misma flor que las flores de árboles en sitios no perturbados.

Asimismo, la fragmentación del hábitat reduce y aísla las poblaciones de plantas (Olesen y Jain 1994). Este aislamiento puede, a su vez, incrementar la depresión por endogamia (Heschel y Paige 1995; Young et al. 1996; Goverde et al. 2002; Lennartsson 2002) y eventualmente reducir la variación genética en las poblaciones remanentes (Jennersten 1988;

Menges 1991; Bierregaard et al. 1992; Launer y Murphy 1994; Hall et al. 1996; Templeton et al. 1990; Barret y Kohn 1991; Ellstrand y Elam 1993; Lamont et al. 1993; Young et al. 1996; Nason et al. 1997; Cruzan 2001; Jacquemyn et al. 2002). Dicha pérdida de variación genética puede disminuir el potencial de las poblaciones para resistir fluctuaciones ambientales a largo plazo (Simberloff 1988), principalmente en poblaciones con tamaños efectivos reducidos (Templeton et al. 1990) y en poblaciones aisladas o de polinización cruzada obligada (Cox et al. 1991), entre otros.

### **Importancia de los polinizadores**

Los animales que mueven el material genético (polen o semillas) entre los fragmentos pueden reducir estos efectos negativos (Young et al. 1996), ya que ayudan a mantener el flujo de genes entre plantas aisladas (Nason et al. 1997; Law y Lean 1999), reduciendo con ello la tasa de fijación de alelos por deriva génica (Charlesworth y Charlesworth 1987; Templeton et al. 1990; Ellstrand 1992; Ellstrand y Elam 1993). Debido a que los animales son los principales dispersores de polen y semillas de árboles tropicales (Bawa 1990), los cambios en la composición genética de las poblaciones de plantas pueden depender en gran medida de su presencia y comportamiento (Nason et al. 1997). Diversos autores consideran que la pérdida de unas pocas especies de polinizadores o dispersores podría provocar una “cascada de extinciones” (Myers 1986; Terborgh 1986; Rathcke y Jules 1993; Cox et al. 1991; Bond 1995; Kearns e Inouye 1997). Sin embargo, aunque existen diversos casos de extinción de polinizadores, existen pocos datos sobre subsecuentes extinciones de plantas. Por ejemplo, la abeja polinizadora del arbusto *Ixianthes* sp. (Scrophulariaceae) se ha extinguido localmente, pero la planta actualmente no se encuentra amenazada (Steiner 1993). Asimismo, la extinción del polinizador nativo de la planta hawaiana *Freycinetia arborea* provocó un cambio de polinizador y no su extinción (Cox 1983).

La efectividad de un polinizador está relacionada con la cantidad (tasa de visitas y cantidad de polen depositado en el estigma) y la calidad de polen depositado sobre los estigmas (distancia de desplazamiento de polen; Herrera 1989). La polinización quiropterofílica puede resultar en una mayor dispersión y calidad del polen debido a que los murciélagos se desplazan grandes distancias (Law y Lean 1999), pueden cargar grandes cantidades de polen y promueven la polinización cruzada (Eguiarte et al. 1987). Posiblemente los murciélagos sean los polinizadores más móviles de los trópicos, especialmente dentro de paisajes fragmentados. Por ejemplo, se ha documentado que algunos zorros voladores (*Pteropus poliocephalus*) pueden alimentarse en diversos fragmentos en una sola noche, consiguiendo dispersar polen a una distancia de 6.8 km (Law y Lean 1999), mientras que el nectarívoro *Leptonycteris curasoae* puede desplazarse hasta 30 km en una noche (Horner et al. 1998).

### **Efectos de la perturbación del hábitat en los polinizadores**

En la mayoría de los estudios (14 de 16) que han evaluado los efectos de la perturbación del hábitat sobre los polinizadores, la abundancia, diversidad, riqueza y/o número de visitas es menor en los sitios perturbados que en los sitios no perturbados (Tabla 1). Sin embargo, la tendencia opuesta se ha observado respecto al número de visitas a una misma especie, pero en distintos años (Spears 1987) o a distintas especies en el mismo año. En un estudio en la selva del Amazonas, la tasa de visitas de cuatro especies de abejas fue afectada por la perturbación, mientras que la tasa de visitas de otras dos especies de abejas fue significativamente mayor en sitios perturbados en comparación con sitios no perturbados (Powell y Powell 1987). De igual manera, la abundancia de algunas especies de polinizadores oportunistas se ha incrementado en fragmentos más pequeños (Donaldson et al. 2002). En diversos casos no se encontraron diferencias entre sitios respecto

Tabla 1. Estudios sobre efectos de la perturbación del hábitat sobre polinizadores y sobre el éxito reproductivo de las plantas.

| Lugar de Estudio        | Parámetro        |            |         |                   | Éxito reproductivo |                   |                  |                 | Visitantes             |
|-------------------------|------------------|------------|---------|-------------------|--------------------|-------------------|------------------|-----------------|------------------------|
|                         | Abundancia       | Diversidad | Riqueza | # Visitas         | # Tubos polínicos  | # Granos de polen | <i>Fruit set</i> | <i>Seed set</i> |                        |
| Trópico <sup>1</sup>    |                  |            |         | = ↓↑ <sup>a</sup> |                    |                   |                  |                 | Abejas                 |
| Templado <sup>2</sup>   | ↓                |            |         | ↓↑ <sup>b</sup>   |                    | ↓ <sup>c</sup>    | ↓↑ <sup>b</sup>  |                 | Abejas                 |
| Templado <sup>3</sup>   | ↓                | ↓          | ↓       | ↓                 |                    |                   |                  | ↓               | Otros insectos         |
| Trópico <sup>4</sup>    | = ↓ <sup>d</sup> |            | =       |                   |                    |                   |                  |                 | Abejas                 |
| Subtrópico <sup>5</sup> |                  |            |         |                   | ↓                  | ↓                 | ↓                | ↓               | Varios insectos, aves  |
| Subtrópico <sup>6</sup> | ↓                |            | ↓       | = ↓ <sup>e</sup>  |                    |                   |                  |                 | Abejas, otros insectos |
| Trópico <sup>7</sup>    |                  |            |         |                   | ↓                  | ↓                 | ↓                |                 | Abeja                  |
| Trópico <sup>8</sup>    | = ↓              |            |         | ↓                 |                    |                   |                  |                 | Murciélago             |
| Templado <sup>9</sup>   | ↓                |            | ↓       | ↓                 |                    |                   | ↓                | ↓               | Abejas                 |
| Templado <sup>10</sup>  |                  |            |         | ?                 |                    | ↓                 |                  |                 | Varios insectos, aves  |
| Trópico <sup>11</sup>   |                  |            |         | ↓ <sup>f</sup>    |                    | ↓ <sup>g</sup>    | ↓                |                 | Abejas                 |
| Trópico <sup>12</sup>   | ↓                |            | ↓       |                   |                    |                   | ↓                |                 | Abejas, otros insectos |
| Trópico <sup>13</sup>   | =                |            |         |                   |                    |                   | ↑                |                 | Abejas, otros insectos |
| Trópico <sup>14</sup>   | = ↓ <sup>d</sup> |            |         | =                 | ↓                  |                   | ↓                | ↓               | Abejas                 |
| Trópico <sup>15</sup>   |                  |            |         |                   |                    | ↓                 | ↓                | ↓               | Abejas, otros insectos |
| Templado <sup>16</sup>  |                  |            | ↑       | ↓                 |                    | ↓                 |                  | ↓               | Abejas, aves           |
| Templado <sup>17</sup>  | ↓                |            |         | ↓                 |                    |                   |                  | =               | Abejas                 |

|                          |                     |                |                |   |   |                    |                     |                        |
|--------------------------|---------------------|----------------|----------------|---|---|--------------------|---------------------|------------------------|
| Trópico <sup>18</sup>    |                     |                |                | ↓ | = | =                  | Otros insectos      |                        |
| Subtrópico <sup>19</sup> | = ↓ ↑ <sup>ah</sup> | = <sup>h</sup> | = <sup>h</sup> |   |   | = ↓ ↑ <sup>h</sup> | = ↓ ↑ <sup>ah</sup> | Abejas, otros insectos |
| Templado <sup>20</sup>   |                     |                |                | ↓ |   |                    |                     | Abejas, otros insectos |
| Templado <sup>21</sup>   | ↓                   |                |                | ↓ |   | ↓                  | ↓ = <sup>i</sup>    | Abejas                 |
| Trópico <sup>22</sup>    | =                   |                |                |   |   | = ↓                |                     | Abeja                  |
| Subtrópico <sup>23</sup> |                     |                |                | ↓ | ↓ | =                  | ↓                   | Polillas               |

1. Powell y Powell 1987; 2. Spears 1987; 3. Jennersten 1988; 4. Becker et al. 1991; 5. Aizen y Feinsinger 1994a; 6. Aizen y Feinsinger 1994b; 7. Ghazoul et al. 1998; 8. Law y Lean 1999; 9. Steffan-Dewenter y Tscharrntke 1999; 10. Cunningham 2000b; 11. Parra-Tabla et al. 2000; 12. Somanathan y Borges 2000; 13. Dick 2001; 14. Ghazoul y McLeish 2001; 15. Rocha y Aguilar 2001; 16. Schulke y Waser 2001; 17. Steffan-Dewenter et al. 2001; 18. Cascante et al. 2002; 19. Donaldson et al. 2002; 20. Goverde et al. 2002; 21. Lennartsson 2002; 22. Murren 2002; 23. Aguilar y Galetto 2004.

a. Existieron diferencias entre especies; b. Diferencia entre años; c. Disminuyó el flujo de polen; d. Disminuyó en el fragmento más pequeño; e. Disminución de visitantes nativos en parches pequeños; f. Datos de Parra-Tabla y Magaña-Rueda (2000); g. Disminuyó la remoción de polen; h. Comparación exclusiva entre distintos tamaños de parches; i. Disminuyó en plantas con hercogamia, pero sin diferencias en plantas sin hercogamia.



al número de visitas (Powell y Powell 1987; Aizen y Feinsinger 1994b; Ghazoul y McLeish 2001), al número de especies (Becker et al. 1991; Donaldson et al. 2002), o la abundancia de visitantes (Becker et al. 1991; Law y Lean 1999; Dick 2001; Ghazoul y McLeish 2001; Donaldson et al. 2002; Murren 2002).

En general, los polinizadores varían grandemente en sus respuestas a la perturbación del hábitat, siendo a menudo los más vulnerables aquellos que son nativos (Aizen y Feinsinger 1994b; Dick 2001), aquellos que requieren de hábitats especializados (Laurance 1990; Aizen y Feinsinger 1994a; Donaldson et al. 2002), presentan tamaños poblacionales reducidos (Laurance 1990; Turner 1996; Bierregaard y Stouffer 1997) y poseen habilidades de dispersión limitadas (Laurance 1990). 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.

### **Efectos de la perturbación del hábitat en murciélagos**

Ocho de los once estudios que han evaluado los efectos de la perturbación del hábitat sobre la abundancia, riqueza y diversidad de distintos gremios de murciélagos, han encontrado que la perturbación del hábitat influye negativamente en uno o más de estos parámetros (Tabla 2). Sin embargo, Brosset et al. (1996), Medellín et al. (2000), Estrada y Coates-Estrada (2001b) y Gorresen y Willig (2004), reportan que la abundancia de algunas especies aumentó en los sitios perturbados en comparación con sitios no perturbados. Cinco de estos estudios no encontraron diferencias entre lugares perturbados y no perturbados en alguno de los tres parámetros mencionados.

Tomando en consideración sólo a las especies nectarívoras, a excepción de los estudios de Medellín et al. (2000) y Estrada y Coates-Estrada (2002) los nueve estudios que han evaluado la abundancia y/o riqueza de las especies de este gremio, describen una dismi-

nución de estos dos parámetros en los sitios perturbados cuando se comparan con sitios no perturbados (Tabla 3). Sin embargo, ninguno de estos estudios se ha enfocado en los efectos de la perturbación sobre la abundancia y riqueza de los murciélagos nectarívoros.

Tabla 2. Estudios sobre efectos de la perturbación del hábitat en murciélagos de diversos gremios.

| Lugar de estudio         | Parámetro        |                    |                    |                |           | Método |          |        | Especie (s) / Gremio |
|--------------------------|------------------|--------------------|--------------------|----------------|-----------|--------|----------|--------|----------------------|
|                          | Acti-<br>vidad   | Abun-<br>dancia    | Diver-<br>sidad    | Riqueza        | # Visitas | Redes  | Detector | Cámara |                      |
| Trópico <sup>1</sup>     | ↑                |                    |                    |                |           |        | ✓        |        | Varias               |
| Trópico <sup>2</sup>     |                  | =                  | ↓                  | =              |           | ✓      | ✓        |        | Varias               |
| Trópico <sup>3</sup>     |                  | ↓ <sup>a</sup>     |                    | ↓ <sup>a</sup> |           | ✓      |          |        | Varias               |
| Trópico <sup>4</sup>     |                  | ↑                  |                    | ↓              |           | ✓      |          |        | Varias               |
| Trópico <sup>5</sup>     |                  | ↓                  | ↓                  | ↓              |           | ✓      |          |        | Varias               |
| Templado <sup>6</sup>    | ↑                |                    |                    |                |           |        | ✓        |        | Insectívoros         |
| Trópico <sup>7</sup>     | = ↓ <sup>b</sup> |                    |                    | =              |           |        | ✓        |        | Varias               |
| Trópico <sup>8</sup>     |                  | = ↓ <sup>c</sup>   |                    |                | ↓         | ✓      |          | ✓      | <i>S. australis</i>  |
| Trópico <sup>9</sup>     |                  | ↑                  | ↓                  | ↓              |           | ✓      |          |        | Varias               |
| Trópico <sup>10</sup>    |                  | =                  |                    | =              |           | ✓      |          |        | Filostómidos         |
| Trópico <sup>11</sup>    |                  | ↑                  | =                  | ↓              |           | ✓      |          |        | Varias               |
| Trópico <sup>12</sup>    |                  | ↓ <sup>a</sup>     | = ↓ <sup>a d</sup> | ↓ <sup>a</sup> |           | ✓      |          |        | Varias               |
| Subtrópico <sup>13</sup> |                  | = ↓ ↑ <sup>c</sup> | ↑                  | ↑              |           | ✓      |          |        | Filostómidos         |

1. Crome y Richards 1988; 2. Fenton et al. 1992; 3. Estrada et al. 1993; 4. Brosset et al. 1996; 5. Cosson et al. 1999a; 6. Grindal y Brigham 1999; 7. Law et al. 1999; 8. Law y Lean 1999; 9. Medellín et al. 2000; 10. Schulze et al. 2000; 11. Estrada y Coates-Estrada 2001b; 12. Estrada y Coates-Estrada 2002; 13. Gorresen y Willig 2004.

a. Comparación entre fragmentos de bosque con cultivos, cercas vivas y praderas; b. Cuatro especies fueron susceptibles a la fragmentación; c. La tasa de capturas del bosque no difieren con los fragmentos pequeños, pero si con los grandes; d. El índice de diversidad fue el mismo entre fragmento de bosque y plantaciones de sombra, pero mayor a los restantes hábitat perturbados; e. Diferentes respuestas según la especie.

Diversos autores han reportado que las especies raras (Turner 1996; Cosson et al. 1999a; Medellín et al. 2000), las de talla pequeña (Cosson et al. 1999a), las de hábitos y dieta especializados (Laurance 1990; Bond 1995; Murcia 1996; Arita y Santos-del-Prado 1999; Cosson et al. 1999b; Gascon et al. 1999; Medellín et al. 2000; White et al. 2002), las que habitan en el sotobosque (Turner 1996; Cosson et al. 1999a) y las especies rápidas con alas largas y estrechas (Crome y Richards 1988; Law et al. 1999; pero ver Fenton et al. 1992) son las más vulnerables a la perturbación. La distancia del fragmento al bosque no perturbado también resultó influir negativamente en la riqueza de especies en los fragmentos (Estrada et al. 1993; Law et al. 1999).

Los refugios son un recurso crítico para los murciélagos, pues los utilizan como lugares de crianza, de apareamiento o de hibernación (Fenton 1997). Law et al. (1999) mencionan que posiblemente la calidad de los refugios se vea afectada por el tamaño del fragmento, ya que el bosque primario puede proveer de refugio en el follaje y huecos de los árboles, los cuales pueden ser escasos en los sitios perturbados (Gorresen y Willig 2004).

La mayoría de los trabajos mencionados estudiaron diversos gremios y utilizaron solamente redes de niebla y/o detectores ultrasónicos. Sólo un estudio (Law y Lean 1999), evaluó de forma directa (con el uso de una cámara fotográfica) la frecuencia de visitas de un murciélago nectarívoro (*Syconycteris australis*), encontrando que el número de visitas en el bosque no perturbado fue el doble que la cantidad de visitas en fragmentos. Asimismo, señalan que los murciélagos cargan seis veces más granos de polen que las aves y aunque son visitantes menos frecuentes se alimentan por periodos más cortos y se desplazan a mayor distancia que las aves. Concluyen diciendo que los murciélagos depositan mayor cantidad de polen y de mejor calidad que las aves en sitios perturbados, sin embargo no comparan la efectividad de los murciélagos en ambos hábitats.

Tabla 3. Estudios sobre efectos de la perturbación del hábitat sobre abundancia y riqueza de diversas especies de murciélagos nectarívoros.

| Especie                        | Referencia |   |   |   |                 |                 |   |                 |                 |    |
|--------------------------------|------------|---|---|---|-----------------|-----------------|---|-----------------|-----------------|----|
|                                | 1          | 2 | 3 | 4 | 5               | 6               | 7 | 8               | 9               | 10 |
| <i>Anoura</i> spp.             |            |   | ↓ | ↓ |                 |                 |   |                 |                 |    |
| <i>Choeroniscus</i> spp.       |            | ↓ | ↓ | ↓ |                 |                 |   | ↓               | ↓↑ <sup>a</sup> |    |
| <i>Glossophaga soricina</i>    | ↓          | ↓ | ↓ |   |                 | ↑               | ↓ | ↓               | ↑               | ↓  |
| <i>Hylonycteris underwoodi</i> |            | ↓ |   |   |                 | =↑ <sup>b</sup> |   | ↓               | ↑               |    |
| <i>Leptonycteris</i> spp.      |            | ↓ |   |   |                 |                 |   | =               | =↑ <sup>b</sup> |    |
| <i>Lichonycteris obscura</i>   |            |   | ↓ |   |                 | =↑ <sup>b</sup> |   |                 |                 |    |
| <i>Lionycteris spurrelli</i>   |            |   | ↓ |   |                 |                 |   |                 |                 |    |
| <i>Lonchophylla thomasi</i>    |            |   | ↓ | ↓ |                 |                 |   |                 |                 |    |
| <i>Phyllostomus</i> spp.       |            | ↓ | ↓ |   |                 | ↓↑ <sup>a</sup> |   | ↓↑ <sup>a</sup> | ↑               |    |
| <i>Syconycteris australis</i>  |            |   |   |   | =↓ <sup>c</sup> |                 |   |                 |                 |    |
| Riqueza de especies            | -          | ↓ | ↓ | ↓ | -               | ↑               | - | ↓               | ↑               |    |

1. Fenton et al. 1992; 2. Estrada et al. 1993; 3. Brosset et al. 1996; 4. Cosson et al. 1999a; 5. Law y Lean 1999; 6. Medellín et al. 2000; 7. Schulze et al. 2000; 8. Estrada y Coates-Estrada 2001b; 9. Estrada y Coates-Estrada 2002; 10. Gorresen y Willig 2004.

a. La abundancia relativa aumentó en un hábitat perturbado pero disminuyó en otro lugar perturbado; b. La abundancia relativa aumentó en un hábitat perturbado pero no cambió en otro lugar perturbado; c. La abundancia relativa disminuyó en un hábitat perturbado pero no cambió en otro lugar perturbado.

### Efectos de la perturbación del hábitat en el éxito reproductivo de las plantas

Diversos trabajos señalan que la perturbación del hábitat afecta negativamente el éxito reproductivo de las plantas (Tabla 1). Se ha encontrado que la cantidad de granos de polen depositados en el estigma y que la cantidad de tubos polínicos formados en los estilos de las flores de sitios no perturbados es mayor que en los encontrados en los lugares per-

turbados (Aizen y Feinsinger 1994a; Ghazoul et al. 1998; Cunningham 2000b; Parra-Tabla et al. 2000; Ghazoul y McLeish 2001; Schulke y Waser 2001; Cascante et al. 2002). Asimismo, gran cantidad de estudios (13 de 17; Tabla 1) muestran que la perturbación del hábitat afecta negativamente la proporción de flores que produjeron fruto y/o la producción de semillas. Sin embargo, Cascante et al. (2002) en un estudio en Guanacaste, Costa Rica, mencionan que no existieron diferencias entre bosque perturbado y no perturbado respecto al número de granos de polen depositados en el estigma, aunque sí en la cantidad de tubos polínicos que llegaron a los ovarios de las flores. Estos mismos autores, al igual que Steffan-Dewenter et al. (2001) tampoco notaron diferencias respecto a la producción de semillas en zonas perturbadas vs no perturbadas. Spears (1987) y Donaldson et al. (2002), reportaron patrones opuestos en diferentes años o entre especies, mientras que Dick (2001) reportó un mayor *fruit set* en el hábitat perturbado.

En conclusión, diversas especies de plantas y distintos sistemas de polinización responden de distinta manera a la perturbación. Como lo menciona Bronstein (1995), las especies más sensibles a la perturbación son aquellas asociadas a polinizadores especialistas o raros y aquellas que son sincrónicas en su floración. Por ejemplo, las especies visitadas por una mayor cantidad de especies de polinizadores en sitios perturbados, mostraron una menor disminución en la recepción de polen y número de tubos polínicos que las especies visitadas por polinizadores raros o especialistas (Aizen y Feinsinger 1994a). Sin embargo, los sistemas reproductivos de las plantas pueden compensar la falta de polinizadores persistiendo por propagación vegetativa o con otros mecanismos compensatorios como la autopolinización (Jennersten 1988; Olesen y Jain 1994; Bond 1995; Donaldson et al. 2002).

Con excepción de los trabajos de Dick (2001), Ghazoul y McLeish (2001) y Cascante et al. (2002) en árboles neotropicales, los estudios sobre los efectos de la perturbación del hábitat en los polinizadores y en el éxito reproductivo de las plantas, se han enfocado en

plantas herbáceas o han sido llevados a cabo en pastizales, bosques templados o en regiones subtropicales (Spears 1987; Jennersten 1988; Aizen y Feinsinger 1994a; Steffan-Dewenter y Tscharrntke 1999; Cunningham 2000a; 2000b; Steffan-Dewenter et al. 2001; Schulke y Waser 2001; Donaldson et al. 2002).

Algunos trabajos han abordado el tema de la importancia de los murciélagos como polinizadores en áreas perturbadas o como posibles especies clave en la recuperación o mantenimiento de los ecosistemas alterados (Wilson et al 1996; Kearns e Inouye 1997; Laurance y Bierregaard 1997; Cosson et al. 1999a), ya que de acuerdo a diversos autores, los murciélagos son los principales, si no es que los únicos polinizadores de ciertas especies de plantas (Cox et al. 1991; Petit 1995; Valiente-Banuet et al. 1996; Nassar et al. 1997). Por lo tanto, se considera que los murciélagos tienen un papel importante en el éxito reproductivo de estas plantas (Heithaus et al. 1975; Fleming y Sosa 1994). No obstante, se carece de información general respecto a los efectos de la perturbación del hábitat en la ecología de forrajeo de polinizadores vertebrados (Kremen y Ricketts 2000), pues virtualmente todas las investigaciones (19 de 20) se han enfocado en plantas polinizadas por insectos, principalmente abejas (Tabla 1). Aunado a esto, ningún trabajo ha evaluado las posibles consecuencias de la perturbación del hábitat sobre los murciélagos polinizadores y sobre el éxito reproductivo de las plantas que polinizan. Por lo tanto se requieren de más estudios que relacionen el comportamiento y presencia de murciélagos polinizadores con el éxito reproductivo de las plantas.

Este trabajo fue diseñado para determinar los efectos de la perturbación del hábitat sobre la actividad de los polinizadores nocturnos con relación al el éxito reproductivo del árbol neotropical *Ceiba grandiflora*. De acuerdo a lo expuesto anteriormente, propongo las siguientes hipótesis:

- *La riqueza de especies y abundancia de visitantes de Ceiba grandiflora será mayor en bosque no perturbado que en árboles en sitios perturbados.* Más del 80% de los estudios (ver Tabla 1) han encontrado que la perturbación del hábitat disminuye la abundancia, riqueza y/o tasa de visitas.
- *El tiempo de visita por flor en los lugares perturbados será mayor que en los sitios no perturbados.* Debido a que volar grandes distancias es energéticamente costoso (Zimmerman 1982) se espera que los visitantes en sitios perturbados inviertan mayor tiempo en cada flor para optimizar la ganancia energética durante el forrajeo.
- *Los murciélagos serán los polinizadores más efectivos de C. grandiflora.* Las características florales de esta bombacácea: color claro, anthesis nocturna, duración de una noche (Rose 1895), gran tamaño y gran producción de polen y néctar (alrededor de 600  $\mu$ l por noche; Palacios-Guevara 2002); coinciden con el síndrome de quiropterofilia (Faegri y van der Pijl 1979), por lo que se espera que los murciélagos sean los polinizadores más efectivos al asumir que existe una presión mediada por el polinizador en dichas características florales (Pellmyr 2002).
- *El número de polinizadores efectivos disminuirá en los sitios perturbados en comparación con los no perturbados.* Si los murciélagos son los polinizadores efectivos de esta ceiba, se espera que la tasa de visitas disminuya en los sitios perturbados a diferencia del hábitat no perturbado, ya que estudios anteriores han descrito una disminución en la abundancia de murciélagos nectarívoros en dichos sitios (ver Tabla 3).
- *Las especies más pequeñas o de hábitos alimentarios especialistas visitarán con mayor frecuencia los árboles en bosque no perturbado que los árboles de lugares perturbados, mientras que las más grandes visitarán ambos sitios en frecuencia similar.* Cosson et al. (1999a) mencionan que los murciélagos de hábitos alimentarios

alimentarios generalistas tienen mayor tolerancia a la perturbación del hábitat. Asimismo, diversos autores señalan que los murciélagos de gran talla pueden ser menos vulnerables que otros polinizadores de menor talla a la perturbación del hábitat, debido a su gran capacidad de vuelo (Estrada et al. 1993; 1994; Offerman et al. 1995; Granjou et al. 1996; Estrada y Coates-Estrada 2001a). Cinco de siete trabajos revisados señalan que la abundancia de *Glossophaga soricina* (especie de talla pequeña) ha disminuido en sitios perturbados, mientras que en *Leptonycteris* (especie de talla grande) no se encuentra un patrón bien definido (ver Tabla 3).

- *La producción de semillas por fruto, el número de granos de polen depositados en el estigma y la probabilidad de que una flor produzca fruto será mayor en el hábitat no perturbado si se compara con sitios perturbados.* Al verse reducida la tasa de visitas de los polinizadores efectivos, su efectividad se puede ver disminuida, afectando negativamente el éxito reproductivo de la planta que poliniza (Jennersten 1988; Aizen y Feinsinger 1994a; Cunningham 2000a). Por otro lado, como *Ceiba grandiflora* tiene un alto grado de autoincompatibilidad (97%; Palacios-Guevara 2002) depende en gran medida de los polinizadores para una mayor producción de frutos y semillas.

Para comprobar las hipótesis anteriores, se plantearon los siguientes objetivos: (1) determinar el efecto de la perturbación del hábitat sobre la riqueza y abundancia los visitantes nocturnos de *Ceiba grandiflora*, (2) determinar los polinizadores efectivos y comparar su actividad en sitios perturbados y no perturbados y (3) estimar el éxito reproductivo (deposición de granos de polen en el estigma, *fruit set* y número de semillas producidas por fruto) de *Ceiba grandiflora* en ambos sitios.



## MÉTODOS

### Área de estudio

Este estudio se realizó de febrero a mayo del 2001 y de febrero a abril del 2002, en la costa de Jalisco, México, dentro y en los alrededores de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (19°30'N, 105°03'W), limitada al norte por el arroyo Chamela y al sur por el río Cuitzmala con una extensión de 13,142 ha (Figura 1). El clima es cálido subhúmedo, clasificado como Aw en el sistema de Koeppen (Lott 1985; Ceballos y Miranda 1986; SEMARNAP et al. 1995). 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 de sequía desde noviembre hasta junio (Bullock 1986; 1995; Bullock y Solís-Magallanes 1990; SEMARNAP et al. 1995).

La flora de la región comprende cerca de 1,200 especies (Lott et al. 1987), de las que un alto porcentaje es endémico (SEMARNAP et al. 1995). Se han identificado seis tipos principales de vegetación en Chamela: selva baja caducifolia, selva mediana subperennifolia, vegetación riparia, manglar, matorral xerófilo, palmar y dos asociaciones vegetales antropogénicas: tierras de cultivo y pastizales inducidos (Ceballos y Miranda 1986; Ceballos et al. 1994).

Aunque los objetivos de la reserva son la conservación y la investigación, en la zona de influencia de dicha región se practica la ganadería extensiva, así como la extracción de maderas preciosas. Otras amenazas sobre la región incluyen el desmonte de extensas áreas, la introducción de especies exóticas, la cacería, el tráfico y la explotación ilegal de especies animales, la contaminación por basura, agroquímicos, fertilizantes o aguas negras y el desarrollo turístico en el área (SEMARNAP et al. 1995).

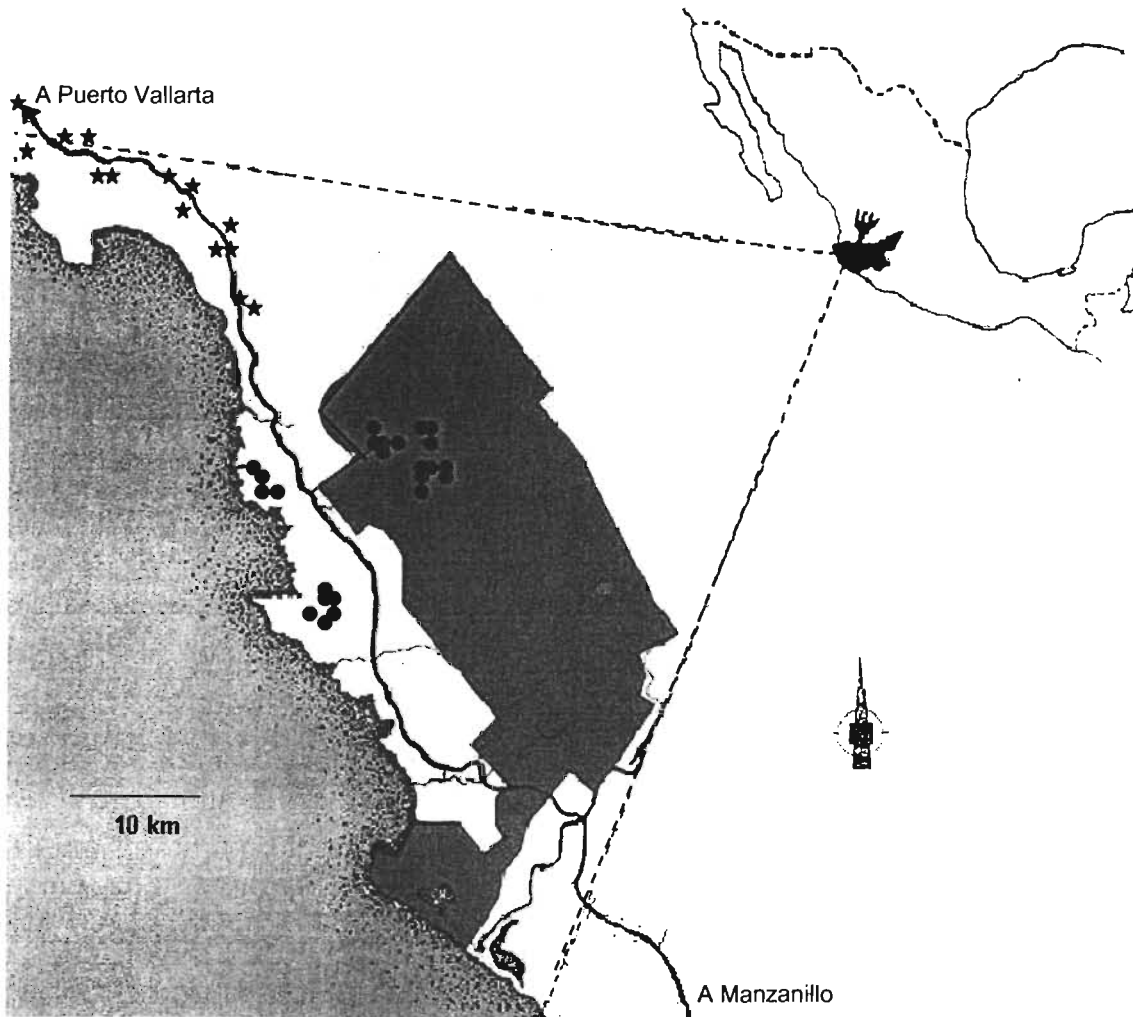


Figura 1. Área de estudio mostrando la ubicación de los árboles en bosque no perturbado (círculos) y los árboles en sitios perturbados (estrellas). El área sombreada indica la ubicación de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala.

### Especie de estudio

*Ceiba grandiflora* Rose (Bombacaceae) es una especie arbórea (hasta 12 m de altura y 60 cm de diámetro a la altura del pecho) endémica de la selva tropical caducifolia de los estados de Jalisco y Colima (Rose 1895; Lobo et al. 2003). Presenta espinas cónicas en su tallo, sus hojas están dispuestas en espiral y son digitado-compuestas con 5-7 folíolos (Rose 1895). Las flores son hermafroditas con cinco pétalos (9-13 cm), cinco filamentos

blancos (6-10 cm) y un estilo central (9-11 cm; observación personal; Figura 2a). Produce flores al final de la estación lluviosa en diciembre y continua hasta junio (Lobo et al. 2003). La antesis ocurre al anochecer y dura aproximadamente una noche. Los frutos son ovalados, leñosos, de 10-18 cm de longitud, dehiscentes y persisten en las ramas. Una vez maduros se abren y dejan expuesto su mesocarpo algodonoso en el cual están incluidas las semillas que son dispersadas por el viento (Rose 1895; Figura 2b). Su sistema reproductivo es predominantemente por exocruzamiento, aunque puede presentar alrededor de un tres por ciento de autopolinización (Palacios-Guevara 2002).

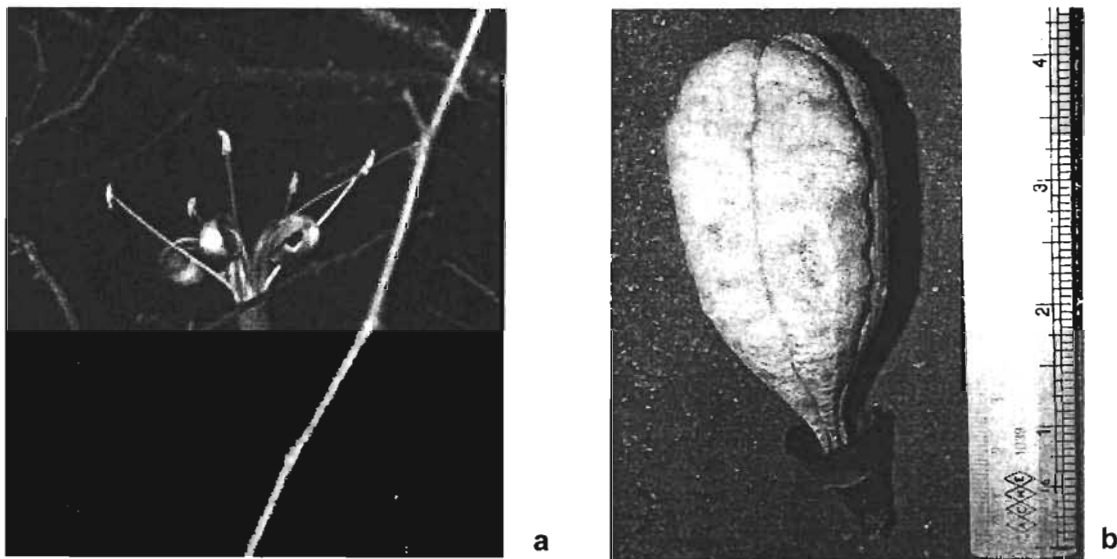


Figura 2. a Flor y b fruto de *Ceiba grandiflora*.

### Selección de árboles

Se consideraron en hábitat perturbado aquellos árboles que estuvieran rodeados de campos agrícolas, pastizales o zonas rurales, separados al menos 10 km del bosque continuo. Se localizaron principalmente a lo largo de la autopista número 200 entre los pueblos de Chamela y José María Morelos. Los árboles en sitios no perturbados se encontraban rodeados por bosque conservado tanto dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-

Cuixmala, como en las cercanas playas de Careyitos y Negritos (Figura 1). Se seleccionaron solamente individuos reproductivos de tamaño (diámetro a altura del pecho) similar en ambos sitios.

### **Riqueza, abundancia y tasa de visitantes**

Para estimar la riqueza, abundancia relativa, actividad y eficiencia de los visitantes nocturnos se utilizó una cámara de video nocturna (Sony Digital Handycam DCR-PC 100) con lente infrarroja. A diferencia de otros métodos de uso más frecuente para documentar el comportamiento de los polinizadores (redes de niebla, observación directa, detectores ultrasónicos, cámaras fotográficas), el uso de cámara infrarroja permite, entre otras ventajas: (1) ver en forma directa más detalles acerca del comportamiento del polinizador (contacto con las partes reproductoras de la flor, consumo de néctar y/o polen), (2) coleccionar datos más precisos (tipo de visitante, número y tiempo exacto de visitas), (3) mayor confiabilidad (registro fidedigno en videocasete para futuras revisiones, descartar influencia por presencia humana), y (4) accesibilidad y comodidad (no requiere de mucha luz ni de observadores, menor esfuerzo en el trabajo de campo). No obstante, esta técnica ha sido utilizada muy pocas veces para evaluar interacciones planta-polinizador (e. g. Tschapka y von Helversen 1999; Cunningham 2000a; Tschapka 2003).

La videocámara se colocó de tal manera que se pudieran observar las anteras y el estigma de la flor con nitidez. Si se encontraban dos flores cercanas que pudieran contar con esta condición se filmaban ambas flores. El sistema de iluminación infrarroja produce una longitud de onda (>780 nm) no perceptible por los murciélagos (Mistry y McCracken 1990), por lo cual se cree que no afecta en su comportamiento. Aún si el sistema de iluminación influyera en el comportamiento de los murciélagos, el mismo sistema se utilizó en ambos sitios lo cual evitaría cualquier sesgo en la comparación de los resultados. Los principales

datos obtenidos fueron: (1) especie de visitante; (2) duración, número y hora de visitas; (3) contacto con anteras y/o estigma; y (4) consumo de néctar y/o polen. Si el murciélago introducía su rostro en la corola o entre los pétalos, se asumía que consumía néctar, si tocaba con su lengua, mordía o arrancaba la antera se consideraba que se alimentaba de polen.

Se empezó a filmar después del ocaso (inmediatamente después de la anthesis de la flor) hasta cuatro horas y media después, lo cual corresponde al pico de actividad de muchos filostómidos (ver La Val 1970; Davis y Dixon 1976; Fenton y Kunz 1977; Lemke 1984; Ramírez-Pulido y Armella 1987). Adicionalmente se filmó una noche entera para ver el pico de actividad de los visitantes, encontrándose un pico de actividad en las primeras cuatro horas con algunas oscilaciones, disminuyendo definitivamente después de la sexta hora después del atardecer (Figura 3). Se filmó de dos a cuatro días por semana, alternando la condición del hábitat, evitando filmar en condiciones de lluvia o mucho viento, para minimizar el error de muestreo causado por variaciones climáticas. Se estimaron los recursos florales del árbol focal y de otros árboles conespecíficos dentro de un radio de 500 m alrededor del árbol filmado, para determinar si la abundancia de otros recursos influía en la tasa de visitas.

Para comparar el tiempo de visita de las distintas especies de murciélagos en ambos sitios, se aplicó un análisis de covarianza (GLM; SAS 2001), utilizando como variable de respuesta el tiempo de visita. La especie de murciélago se utilizó como variable independiente, mientras que el número total de flores en árboles conespecíficos se usó como covariable.

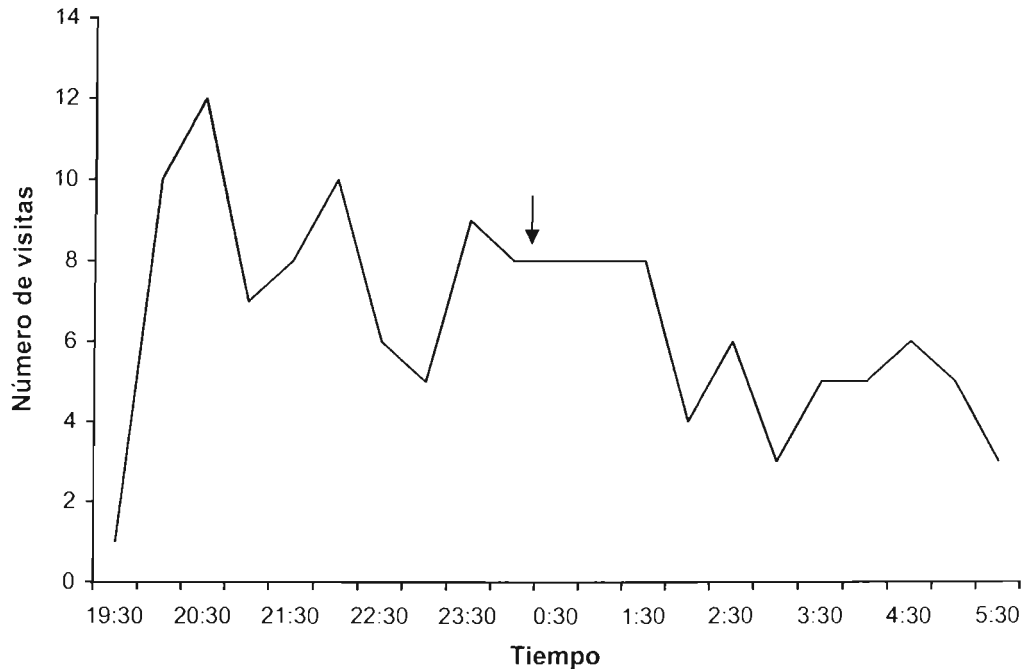


Figura 3. Número de visitas por hora por flor en toda una noche de filmación en bosque no perturbado en *Ceiba grandiflora* en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. La flecha indica el momento en que se decidió finalizar la colecta de datos para la tasa de visitas.

Para determinar si el número de visitas por flor por noche por especie era diferente entre las dos condiciones de hábitat (perturbado vs. no perturbado), se utilizó un modelo general lineal, con distribución poisson para la variable dependiente y una función logarítmica, usando el procedimiento GENMOD de SAS (Stokes et al. 2000). Se calculó un parámetro a escala para mejorar el ajuste de los residuales a la distribución poisson, ya que los datos se encontraban sobredispersos (McCullagh y Nelder 1989). El modelo usó la condición del hábitat como variable independiente categórica. El número de visitas de otras especies y el número de flores abiertas del mismo árbol y otros conespecíficos se utilizaron como covariables. Para determinar si la condición del hábitat afectaba significativamente al número de visitas por flor por noche, se empleó una probabilidad de proporción tipo III, la cual fue calculada para cada efecto principal como la diferencia de dos modelos de máxima verosi-

militud con y sin el efecto. Dicho estadístico presenta una distribución de ji-cuadrada. Los grados de libertad fueron calculados como la diferencia en el número de parámetros entre los modelos (McCullagh y Nelder 1989, Stokes et al. 2000).

Para minimizar el error de muestreo causado por variaciones en la cantidad de luz lunar, se investigó la influencia de la luna en el comportamiento de forrajeo de los murciélagos visitantes de *C. grandiflora*, ya que algunos autores (Tamsitt y Valdivieso 1961; Morrison 1978; 1980) argumentan que la actividad de los murciélagos disminuye cuando existe luna llena a diferencia de cuando hay luna nueva (pero ver La Val 1970; Lemke 1984). Se consideraron las flores filmadas en luna llena y luna nueva en ambas condiciones. Las noches con presencia de luna en cuarto menguante o cuarto creciente no se incluyeron en los cálculos. Para determinar si el número de visitas estaba relacionado con la cantidad de luz lunar, se utilizó un análisis de varianza para cada condición usando el número de visitas como variable dependiente y la fase lunar (luna llena, luna nueva) como variable independiente.

### **Polinización natural**

Para determinar el efecto de la perturbación del hábitat en la deposición de polen, se colectaron estilos de frutos en desarrollo provenientes de flores anteriormente filmadas y embolsadas. Lamentablemente, solo se pudieron colectar cinco estilos provenientes de flores de cuatro árboles ubicados en sitios perturbados y cuatro estilos de flores de cuatro árboles de bosque no perturbado.

Los estilos colectados se conservaron en formalina y alcohol (FAA), se tiñeron y se fijaron según la técnica de anilina azul (Martin 1959). Se contabilizaron los granos de polen depositados sobre la superficie del estigma con un microscopio con luz epifluorescente. Para determinar si existían diferencias significativas en el número de granos depositados

en los estigmas de las flores de árboles de sitios perturbados y no perturbados, se utilizó una prueba de *t*, utilizando el promedio de carga de polen por condición de hábitat.

### Éxito reproductivo de *Ceiba grandiflora*

Se estimó la probabilidad de que una flor produzca fruto (*fruit set*), de 17 árboles en sitios perturbados y 18 árboles en lugares no perturbados, contando el número de flores y frutos producidos por cada individuo cada siete días. Asimismo, se observaron diversas flores en 10 árboles cada dos días, para una estimación más precisa de la duración de cada etapa de desarrollo de la flor (Tabla 4).

Tabla 4. Descripción y duración promedio de los estadios fenológicos en *Ceiba grandiflora*. Los datos son promedio de días  $\pm$  SE con *n* entre paréntesis.

| Estadio          | Descripción                                                                                                | Duración (días)        |
|------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|
| Botón verde      | Botón floral totalmente verde                                                                              | 7.2 $\pm$ 1.00<br>(25) |
| Botón floral 1   | Botón floral verde con desarrollo temprano de pétalos color café (área café menor al área verde del botón) | 1.7 $\pm$ 0.16<br>(31) |
| Botón floral 2   | Botón floral verde con desarrollo de pétalos color café (área café mayor al área verde del botón)          | 1.6 $\pm$ 0.10<br>(33) |
| Flor             | Botón floral con pétalos totalmente desarrollados. La antesis ocurrirá esa misma noche                     | 1.0 $\pm$ 0.03<br>(32) |
| Cáliz con estilo | Cáliz verde sin pétalos, con estilo                                                                        | 12.0 $\pm$ 0.00<br>(2) |
| Fruto iniciado   | Cáliz café con inicio de fruto                                                                             | 8.0 $\pm$ 0.52<br>(6)  |
| Fruto maduro     | Fruto verde desarrollado                                                                                   | 44.7 $\pm$ 0.67<br>(3) |



La cantidad de flores producidas por individuo se estimó como el área bajo la curva del número de flores producidas cada semana (Fuchs et al. 2003). El *fruit set* fue calculado como el cociente del número de flores producidas por individuo, entre el número de frutos producidos por individuo por temporada. Se utilizó una regresión logística binaria (Stokes et al. 2000) para analizar el efecto de la perturbación en el éxito reproductivo de *C. grandiflora*, usando la condición de hábitat como variable independiente y el logaritmo del *fruit set* como variable de respuesta.

Se escogieron al azar diez individuos por condición de hábitat (perturbado, no perturbado) para estimar la producción de semillas por fruto. Se colectaron un total de 190 frutos, de los cuales 99 provinieron de árboles de sitios perturbados y 91 de árboles ubicados en bosque no perturbado (4 a 14 frutos por individuo). Para cada fruto se registró el número de semillas abortadas (semillas de forma irregular con el endospermo seco) y el número de semillas viables (de forma ovalada, no secas). Para evaluar el efecto de la perturbación del hábitat en la producción de semillas, se utilizó un análisis de varianza factorial de dos vías (SAS 2001), incluyendo la condición del hábitat (perturbado o no perturbado) como efecto principal y el número de semillas producidas como efecto al azar.

## RESULTADOS

Se filmaron un total de 78 flores (64 noches; 351 horas) en 15 árboles (35 flores) en lugares perturbados y 24 árboles (43 flores) en sitios no perturbados. Se distinguieron siete tipos de visitantes: tres especies de murciélagos, dos tipos de polillas, un marsupial (*Marmosa canescens*) y un colibrí (*Amazilia rutila*). Las tres especies de murciélagos se distinguieron en base a su tamaño (Tabla 5) y longitud del hocico, en comparación a la longitud del cáliz y los estambres de la flor. Aunque *Musonycteris harrisoni* y *Glossophaga soricina* son similares en tamaño y peso, *M. harrisoni* presenta un rostro notablemente más largo (más de la mitad de la longitud total de su cráneo; Nowak 1994), lo cual permitió su diferenciación (Figura 4).

Tabla 5. Diferencias morfológicas entre las diversas especies de murciélagos visitantes de *Ceiba grandiflora*.

| Especie                                    | Peso<br>(g) | Longitud total<br>(mm) | Longitud de antebrazo<br>(mm) |
|--------------------------------------------|-------------|------------------------|-------------------------------|
| <i>Glossophaga soricina</i> <sup>a</sup>   | 7-15        | 51-79                  | 33-38                         |
| <i>Musonycteris harrisoni</i> <sup>b</sup> | 10-11       | 72-76                  | 41-42                         |
| <i>Leptonycteris curasoae</i> <sup>c</sup> | 20-30       | 72-97                  | 46-57                         |

a. Álvarez et al. 1991; b. Sánchez-Hemández 1978; c. Nowak 1994.

Se han reportado otras especies de murciélagos nectarívoros en el área (*Glossophaga commissarisi*, *Choeroniscus godmani*), las cuales son muy similares en tamaño y peso con *G. soricina*, por lo cual los registros de *G. soricina* se podrían incluir a estas dos especies. Sin embargo estas especies son muy escasas (Stoner 2002). Por ejemplo, *Choeroniscus godmani* solo se ha capturado cinco veces en la región [una vez por Watkins et al. (1972) y cuatro veces en todo un año por Stoner (2002)], mientras que *G. commissarisi*, solo se ha

colectado una vez en la región [Webster y Jones (1982); Stoner (2002) no capturó ningún ejemplar en un año de muestreo)]. Por lo anterior, se consideraron como *Glossophaga soricina* a todos los individuos que no presentaban rostros largos y tenían una longitud de antebrazo pequeño (33–38 mm).

Posiblemente existan más de dos especies de polillas que visitan las flores de *Ceiba grandiflora*, sin embargo, no fue posible identificarlas. Solo se pudieron distinguir en base a su tamaño dos morfotipos distintos de polillas (una polilla pequeña y una polilla grande de la familia Sphingidae).

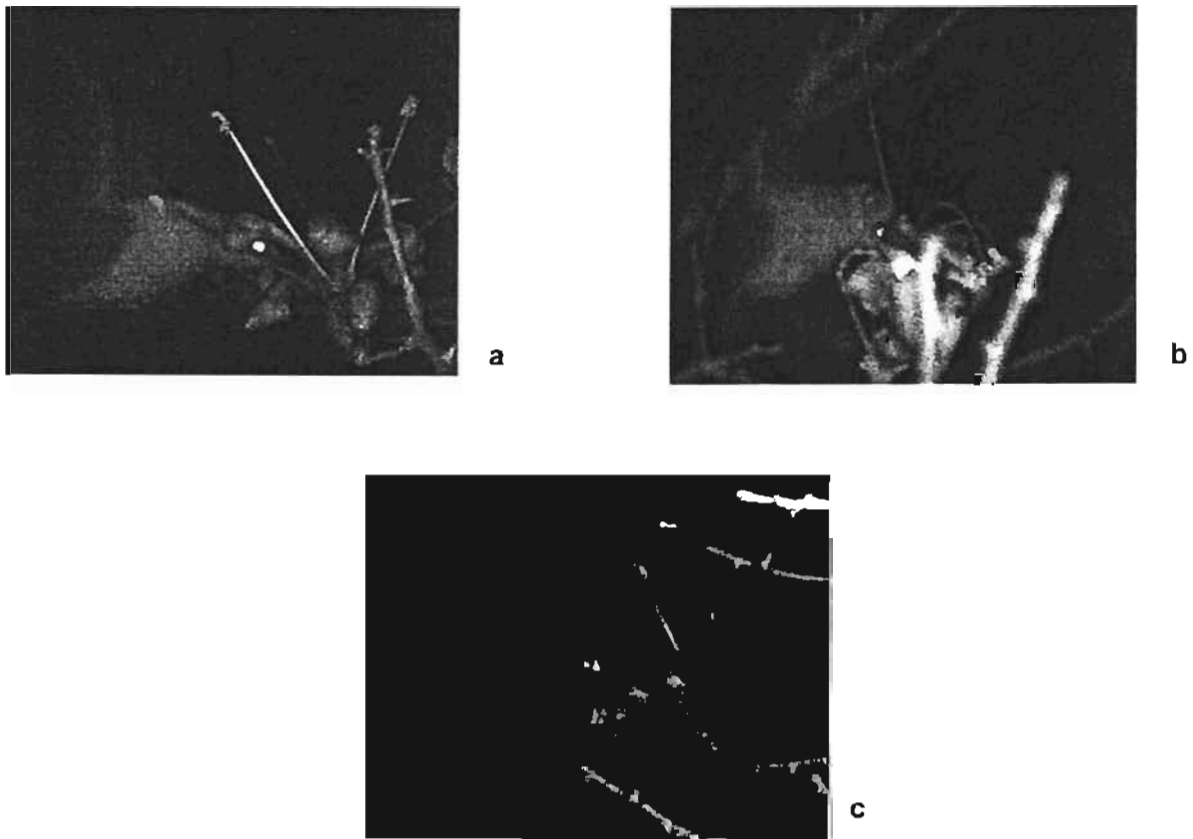


Figura 4. Murciélagos visitantes de *Ceiba grandiflora* en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. a *Lep- tonycteris curasoae*, b *Glossophaga soricina* y c *Musonycteris harrisoni*.

Los murciélagos realizaron la mayoría de las visitas (96.9% del total de visitas), siendo *G. soricina* la especie de murciélago más común (51%), seguido por *L. curasoae* (43%) y *M. harrisoni* (6%; Tabla 6). Los visitantes menos frecuentes fueron el marsupial *Marmosa canescens*, la polilla chica y el colibrí *Amazilia rutila*. Dichas especies solo se observaron en menos del 1% del total de las visitas.

### Riqueza y abundancia de visitantes nocturnos

Mientras que en el hábitat perturbado solo se observaron dos especies de murciélagos (*Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga soricina*) y una especie de polilla (morfotipo grande); en los sitios no perturbados se identificaron siete tipos de visitantes (Tabla 6), incluyendo las tres especies de murciélagos (*G. soricina*, *L. curasoae* y *Musonycteris harrisoni*); los dos tipos de polillas (morfotipo grande y morfotipo chico), el colibrí *Amazilia rutila* y el pequeño marsupial *Marmosa canescens*. Este es el primer registro del marsupial *Marmosa canescens* y del murciélago endémico *M. harrisoni* como visitantes de una Bom-bacácea.

El número total de visitas registradas en los dos hábitats fue de 1480, resultando en 28.3% de las visitas registradas en el área perturbada y 71.7% de las visitas en el bosque no perturbado. La abundancia relativa de los visitantes (vista como número total de visitas) disminuyó notablemente en los lugares perturbados a diferencia del bosque no perturbado (Tabla 6). En sitios perturbados el número de visitas de *L. curasoae* se redujo hasta en un 24%, mientras que el número de visitas de la polilla grande y de *G. soricina* disminuyeron hasta en un 50 y un 76%, respectivamente, en comparación al número de visitas en bosque no perturbado.

Tabla 6. Número de visitas por especie y número de noches en que fueron observados los distintos visitantes de *Ceiba grandiflora* en sitios perturbados (35 flores) y no perturbados (43 flores).

| Visitante                     | Perturbado |            | No perturbado |            | Total de visitas |
|-------------------------------|------------|------------|---------------|------------|------------------|
|                               | Visitas    | Noches     | Visitas       | Noches     |                  |
| <i>Glossophaga soricina</i>   | 143        | 20         | 585           | 38         | 728 (49.2%)      |
| <i>Leptonycteris curasoae</i> | 265        | 22         | 349           | 25         | 614 (41.5%)      |
| <i>Musonycteris harrisoni</i> | 0          | 0          | 92            | 7          | 92 (6.2%)        |
| <i>Marmosa canescens</i>      | 0          | 0          | 4             | 3          | 4 (0.3%)         |
| Polilla grande                | 11         | 6          | 22            | 6          | 33 (2.2%)        |
| Polilla chica                 | 0          | 0          | 7             | 3          | 7 (0.5%)         |
| <i>Amazilia rutila</i>        | 0          | 0          | 2             | 1          | 2 (0.1%)         |
| <b>Total de visitas</b>       | <b>419</b> | <b>---</b> | <b>1061</b>   | <b>---</b> | <b>1480</b>      |
| <b>Total de visitantes</b>    | <b>3</b>   | <b>---</b> | <b>7</b>      | <b>---</b> | <b>7</b>         |

*Glossophaga soricina* fue el visitante más frecuente en el bosque no perturbado (88.4% de frecuencia de aparición), seguido por *L. curasoae* (58.1% de frecuencia de aparición). Al contrario, en el hábitat perturbado *L. curasoae* fue el visitante más común, ya que se observó en más del 60% de las noches de filmación, mientras que *G. soricina* fue el segundo visitante más común (57.1% de frecuencia de aparición). La polilla grande se observó en menos del 20% de las noches de filmación, mientras que *M. harrisoni* solo apareció el 14% de las noches en que se filmó el hábitat no perturbado.

A diferencia del número de visitas observadas en el año 2001, en el año 2002 se registraron menor número de visitas de todos los tipos de visitantes (1141 vs 339), debido a un menor número de noches de filmación (19 vs 45) y menor cantidad de flores filmadas (22 vs 56). No obstante, la composición de especies de visitantes en ambos años en el mismo hábitat no varió considerablemente (Figura 5), excepto por que en los sitios no perturbados en el año 2002 no se registró ninguna visita por *M. harrisoni*, en contraste con las 92 visitas

observadas en el año 2001 y porque en el bosque perturbado en el 2002 no hubo ninguna visita por polilla grande como las hubo en el 2001.

### Consumo de néctar y polen

Aunque el principal motivo de las visitas de los murciélagos hacia las flores de *C. grandiflora* fue para el consumo de néctar (más del 90% de las visitas; Tabla 7), ocasionalmente se observó consumo de polen, ya sea pasando su lengua sobre la antera, o mordiénandola hasta a veces arrancar la antera completa (Figura 6b). En los casos en que se observaron polillas posadas en las anteras, se desconoce si en realidad se pudieron alimentar de los granos de polen. En raras ocasiones se observaron a los murciélagos visitar las flores de forma ilegítima tomando néctar entre los pétalos sin introducirse en la corola (Figura 6a).

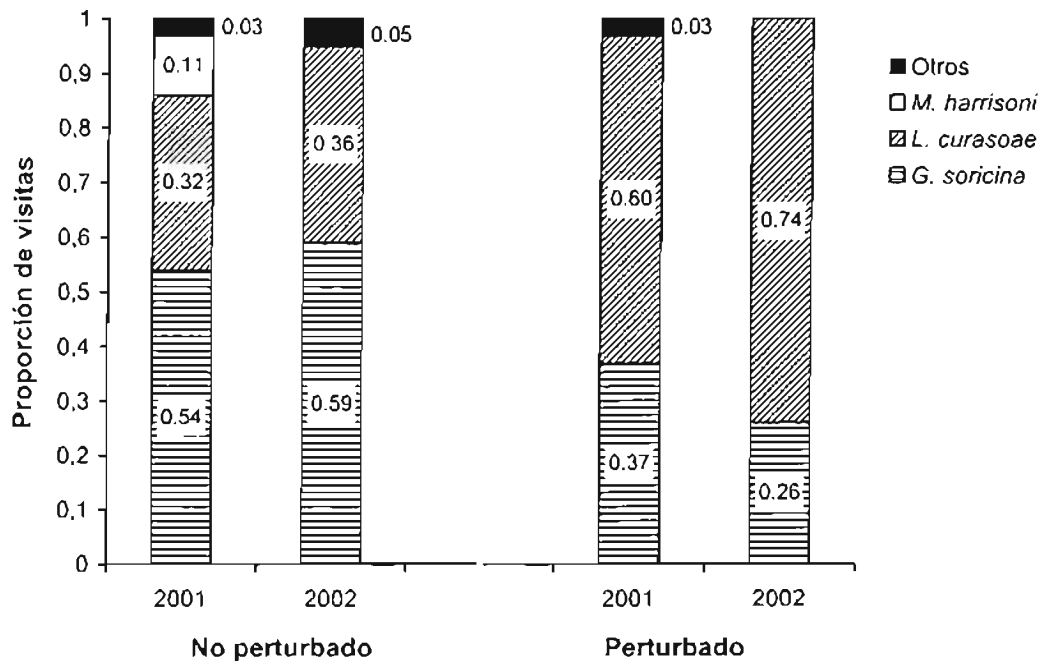


Figura 5. Proporción de visitas por especie por año en bosque no perturbado ( $n=43$  flores) y sitios perturbados ( $n=35$  flores) en *Ceiba grandiflora* en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. En la categoría de otros se incluyen las especies menos comunes (polilla chica y grande, *Marmosa canescens* y *Amazilia rutila*).

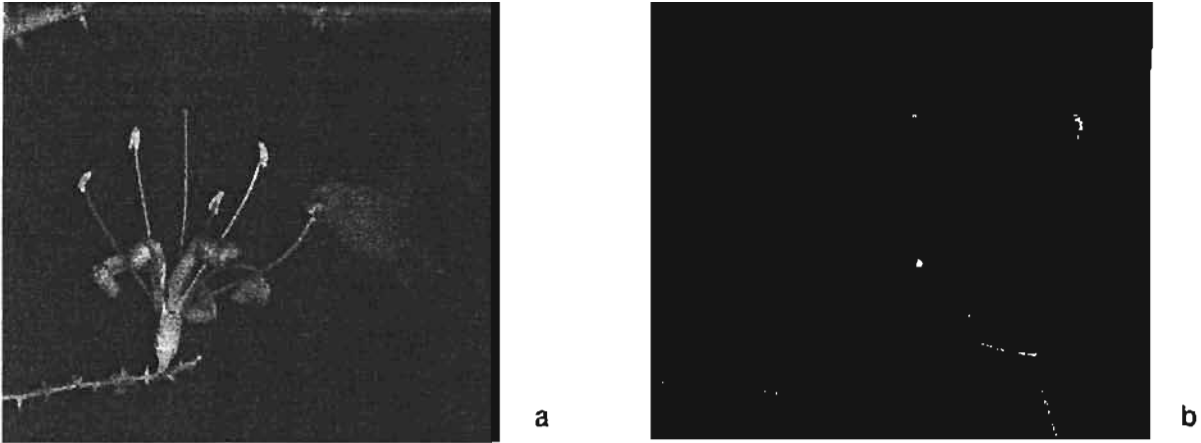


Figura 6. a Consumo de polen y b consumo de néctar (robo) en flores de *Ceiba grandiflora* en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala.

Aunque se asumía que *M. harrisoni* era nectarívoro (Cifelli 1996) y existía evidencia anecdótica sobre consumo de polen y néctar en flores de plátano, nunca se habían reportado observaciones directas sobre sus hábitos alimentarios o comportamiento de forrajeo. Este trabajo es el primero en describir la actividad alimentaria de *M. harrisoni* en condiciones naturales, indicando que esta especie se alimenta de néctar y polen de *Ceiba grandiflora*.

De acuerdo con las observaciones de consumo directo de polen por mes por las tres especies de murciélagos, se estimó la variación temporal en el consumo de polen por especie (Figura 7), observándose dos picos en el consumo de polen por *G. soricina* a fines de febrero y principios de abril, mientras que para *L. curasoae* solo se notó un incremento a inicios de febrero. La mayor incidencia de consumo de polen para *M. harrisoni* fue a finales de marzo. No se incluyeron las observaciones de las polillas que se posaban en las anteras, debido a que se desconoce si en realidad se alimentaban de polen y a que no fueron visitantes frecuentes (2.7% del total de visitas; Tabla 6).

Tabla 7. Frecuencia en consumo de néctar y polen de la flor de *Ceiba grandiflora* por sus distintos visitantes. Las frecuencias se muestran como número de visitas totales por especie/número de visitas por especie que consumieron polen y/o néctar.

| Visitante                     | <i>n</i> | Consumo de néctar (%) | Consumo de polen (%) |
|-------------------------------|----------|-----------------------|----------------------|
| <i>Glossophaga soricina</i>   | 728      | 91.8                  | 8.4                  |
| <i>Leptonycteris curasoae</i> | 614      | 93.2                  | 7.2                  |
| <i>Musonycteris harrisoni</i> | 92       | 98.9                  | 1.1                  |
| <i>Marmosa canescens</i>      | 4        | 100.0                 | 0.0                  |
| Polilla grande                | 33       | 100.0                 | 6.1 <sup>a</sup>     |
| Polilla chica                 | 7        | 71.4                  | 28.6 <sup>a</sup>    |
| <i>Amazilia rutila</i>        | 2        | 100.0                 | 0.0                  |

a Las polillas se posaban en las anteras, pero se desconoce si se alimentaban de polen.

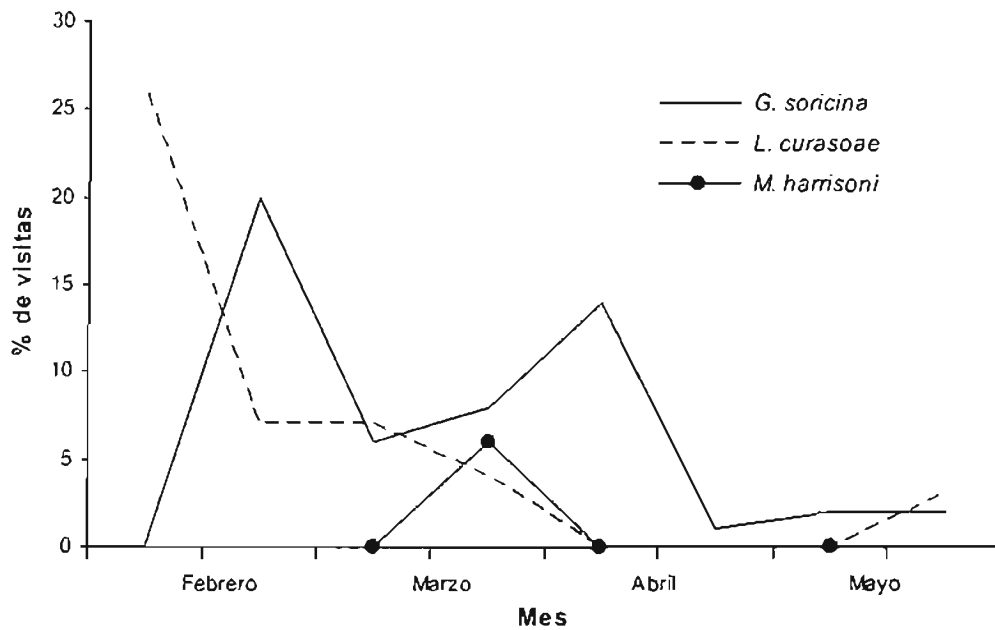


Figura 7. Consumo promedio de polen de *Ceiba grandiflora* por *Glossophaga soricina* ( $n=728$ ), *Leptonycteris curasoae* ( $n=614$ ) y *Musonycteris harrisoni* ( $n=92$ ) en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala.



## Polinizadores efectivos

Las tres especies de murciélagos podrían ser los polinizadores más efectivos de *Ceiba grandiflora*, ya que tuvieron contacto con las partes reproductoras de la flor en mayor frecuencia que los otros visitantes (Tabla 8). *L. curasoae* y *M. harrisoni* fueron los visitantes con mayor contacto con las anteras (más del 97%) y con el estigma (más del 81%).

Aunque la polilla grande y el marsupial *Marmosa canescens* tocaron las anteras y el estigma ocasionalmente, solamente conformaron alrededor del 2.5% del total de las visitas. El colibrí y la polilla chica nunca tuvieron contacto con el estigma (Tabla 8). Se observaron diversas visitas del colibrí llegando a la base de la flor, justo arriba del cáliz, penetrando entre los pétalos; sin embargo, dichas visitas se realizaron anteriores a la antesis de la flor. Solo en dos ocasiones se observó al colibrí visitar la flor cuando ésta ya había abierto.

Tabla 8. Frecuencia de contacto con las partes reproductoras de la flor de *Ceiba grandiflora* por sus distintos visitantes. Las frecuencias se muestran como número de visitas totales por especie/número de visitas por especie que tuvieron contacto con las anteras y/o estigma.

| Visitante                     | <i>n</i> | Contacto con antera (%) | Contacto con estigma (%) |
|-------------------------------|----------|-------------------------|--------------------------|
| <i>Glossophaga soricina</i>   | 728      | 79.0                    | 44.9                     |
| <i>Leptonycteris curasoae</i> | 614      | 97.6                    | 83.4                     |
| <i>Musonycteris harrisoni</i> | 92       | 97.6                    | 81.5                     |
| <i>Marmosa canescens</i>      | 4        | 25.0                    | 25.0                     |
| Polilla grande                | 33       | 40.5                    | 14.7                     |
| Polilla chica                 | 7        | 14.3                    | 0.0                      |
| <i>Amazilia rubila</i>        | 2        | 50.0                    | 0.0                      |

## Tasa de visitas de polinizadores efectivos

Hubo significativamente mayor número de visitas por flor por noche de *G. soricina* (coeficiente de regresión=1.18,  $X^2=18.7$ ,  $df=1$ ,  $P<0.001$ ) y de *M. harrisoni* (coeficiente de

regresión=27.5,  $X^2=8.8$ ,  $df=1$ ,  $P<0.001$ ) en bosque no perturbado que en áreas perturbadas (Figura 8). A pesar de que *L. curasoae* visitó con mayor frecuencia las flores de áreas no perturbadas, dicha diferencia no resultó ser significativa (coeficiente de regresión=0.31,  $X^2=0.9$ ,  $df=1$ ,  $P=0.31$ ). El número de flores abiertas en el mismo árbol y en otros árboles conespecíficos no afectó el número de visitas por flor por noche.

Respecto a la posible influencia de la luz lunar en el forrajeo de los murciélagos visitantes, no se encontraron diferencias significativas en el número de visitas por noche en bosque no perturbado ( $F_{1, 25}=0.01$ ,  $P=0.930$ ) ni en bosque perturbado ( $F_{1, 16}=0.28$ ,  $P=0.602$ ; Figura 9), aunque fue ligeramente mayor en luna nueva en sitios perturbados.

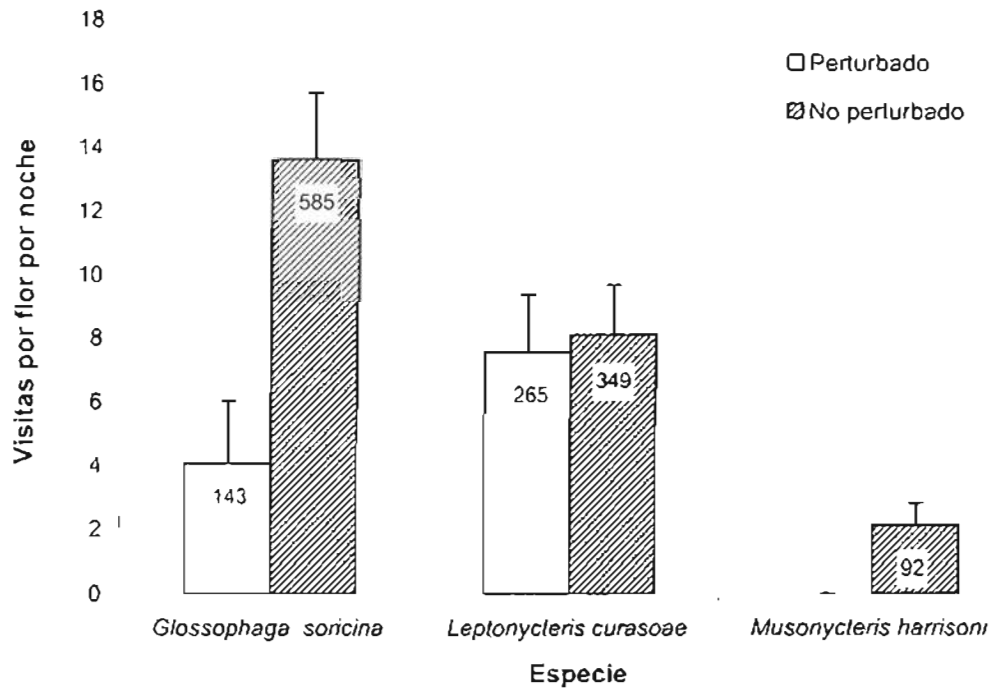


Figura 8. Tasa de visitas promedio de las tres especies de murciélagos polinizadores de *Ceiba grandiflora* en sitios perturbados y no perturbados en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. El tamaño de muestra ( $n$ ) se encuentra dentro de las barras. Las líneas verticales muestran +1SE.

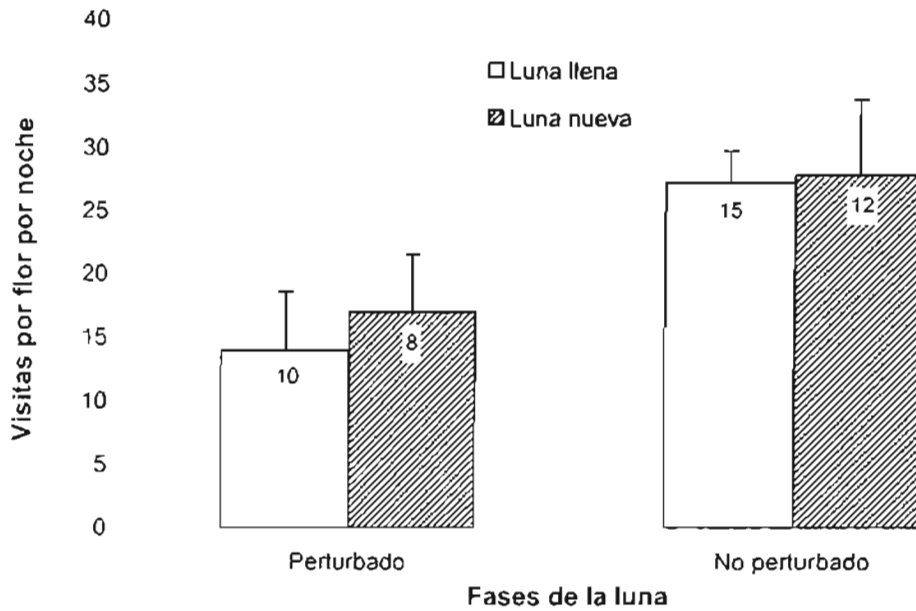


Figura 9. Tasa de visitas por flor por noche en fases de luna llena y luna nueva en flores de *Ceiba grandiflora* en sitios perturbados y no perturbados en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. El tamaño de muestra (*n*) se encuentra dentro de las barras. Las líneas verticales muestran +1SE.

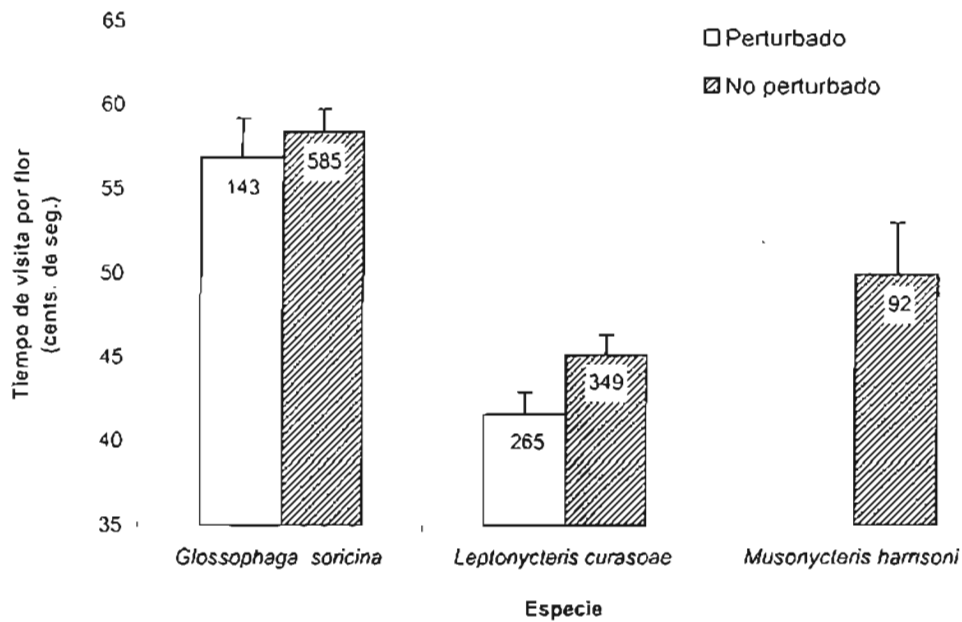


Figura 10. Tiempo de visita promedio por flor por las diversas especies de murciélagos polinizadores de *Ceiba grandiflora* en sitios perturbados y no perturbados en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. El tamaño de muestra (*n*) se encuentra dentro de las barras. Las líneas verticales muestran  $\pm$  SE.

*Glossophaga soricina* invirtió significativamente más tiempo ( $F_{2,95}=3.0$ ,  $P<0.05$ ) en visitar las flores que las otras especies de murciélagos; (58.7 vs 42.4 y 49.8 cents. de seg. para *L. curasoeae* y *M. harrisoni*, respectivamente; Figura 10). Aunque *G. soricina* y *L. curasoeae* invirtieron mayor tiempo en visitar las flores de los árboles en sitios no perturbados, dichas diferencias no fueron significativas. El número de flores abiertas en otros árboles conespecíficos no afectó el tiempo de visita por flor ( $F_{2,95}=1.12$ ,  $P=0.29$ ), lo cual sugiere que las decisiones de forrajeo son independientes de la abundancia de flores en el área.

### Variación temporal en la tasa de visitas de murciélagos

Se observó un incremento en la actividad de los murciélagos en el hábitat no perturbado en la primera media hora después del atardecer, presentando menor actividad a las dos y cuatro horas después del atardecer (Figura 11). En sitios perturbados no se observó ningún pico de actividad como en sitios no perturbados.

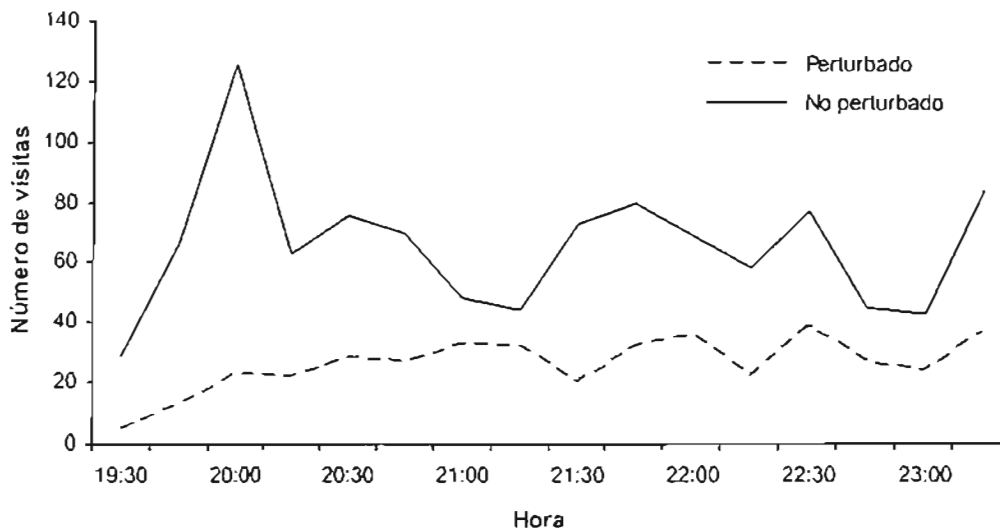


Figura 11. Número de visitas totales de murciélagos por cada cuarto de hora en sitios perturbados ( $n=1026$ ) y no perturbados ( $n=408$ ) en flores de *Ceiba grandiflora* en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala.

Respecto a la cantidad de visitas a lo largo de la época de floración de *C. grandiflora*, *G. soricina* presentó un aumento de actividad en la primera quincena del mes de marzo y primera de abril en los lugares no perturbados, mientras que en los sitios perturbados presentó un pico de actividad a principios de mayo (Figura 12). En contraste, *L. curasoae* fue más activo a fines de febrero y fines de marzo en bosque no perturbado, mientras que en el hábitat perturbado presentó mayor tasa de visitas en la primera quincena de marzo y fines de mayo. Por otra parte, *M. harrisoni* presentó mayor actividad a fines de marzo.

Analizando toda la comunidad de murciélagos visitantes de *C. grandiflora*, se observa una mayor actividad desde fines de febrero hasta principios de abril en lugares no perturbados, mientras que en los sitios perturbados se presenta en los primeros días de marzo y a fines de la temporada de floración.

#### Deposición de polen en estigmas

No existieron diferencias significativas ( $t_{(0.05(2), 7) = -0.534; P > 0.50}$ ), respecto al número de granos de polen depositados en los estigmas de las flores en ambas condiciones. En contraste, Palacios-Guevara (2002), encontró significativamente mayor número de granos de polen depositados en los estigmas de flores de *C. grandiflora* en bosque no perturbado que en los sitios perturbados ( $\chi^2 = 7.3, df = 1, P < 0.001$ ). Dichas diferencias pueden deberse a los distintos tamaños de muestra, ya que en el presente trabajo solo se pudieron coleccionar nueve estilos en ambos sitios, mientras que Palacios-Guevara (2002) obtuvo 39 y 49 estilos de sitios no perturbados y perturbados, respectivamente. Por otro lado, los escasos resultados sugieren que el número de visitas *per se* no es un buen indicador del número de granos depositados en el estigma (Tabla 9). Por ejemplo, seis visitas de *G. soricina* que tuvieron contacto con el estigma no depositaron ni un solo grano de polen, mientras que una sola visita de esta misma especie pudo depositar más de 400 granos de polen en el estigma.

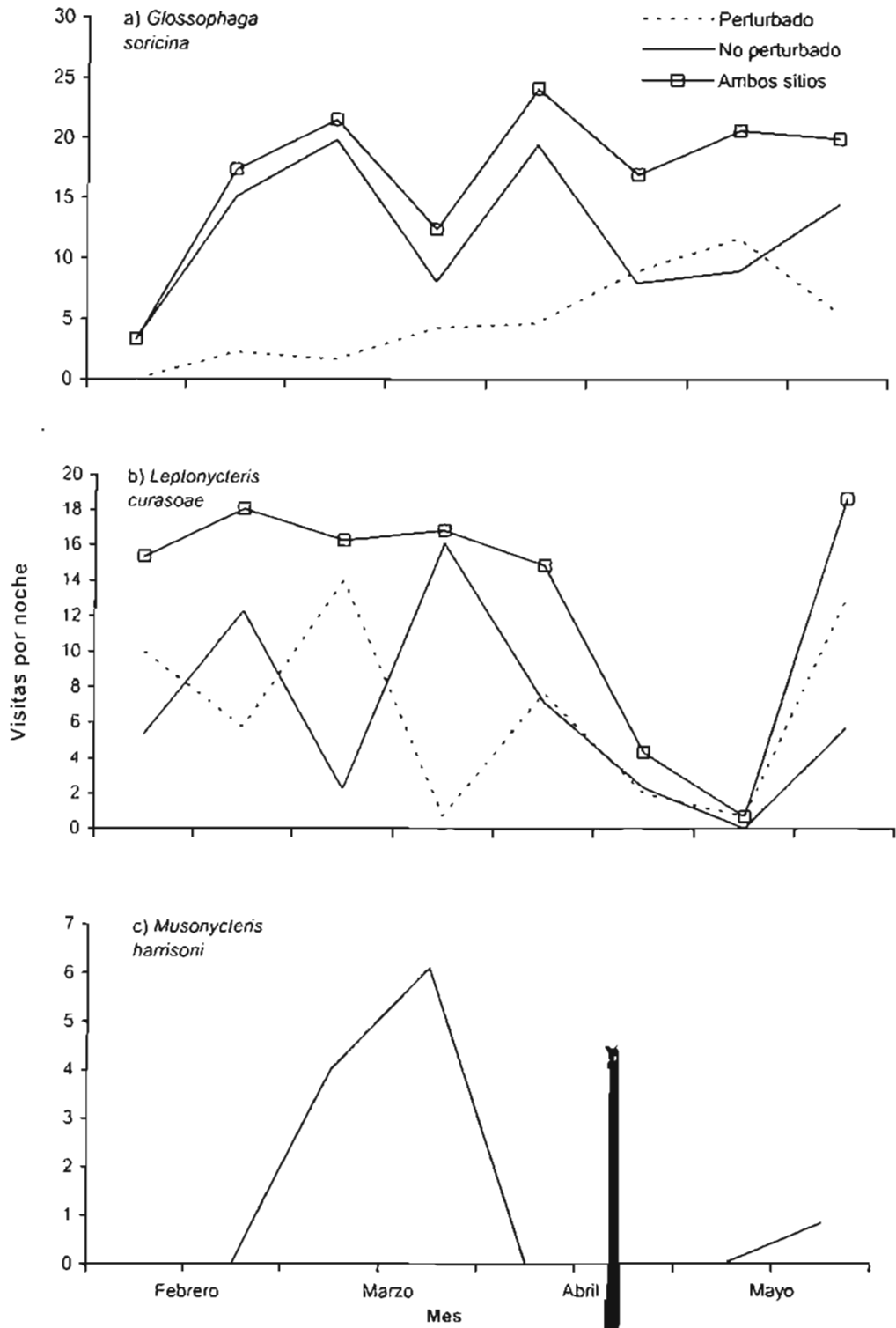


Figura 12. Número de visitas promedio de murciélagos por noche en los meses de floración de *Ceiba grandiflora* en sitios perturbados, no perturbados y en ambos sitios en Chamela-Cuixmala. a *Glossophaga soricina* (n=728), b *Leptonycteris curasoae* (n=614), c *Musonycteris harrisoni* (n=92).

Tabla 9. Número de granos de polen en estigmas de flores anteriormente filmadas en sitios perturbados y no perturbados. Se muestra número de visitas, tipo de visitante y el número de visitas que tuvieron contacto con el estigma por visitante.

| Condición de hábitat | # Granos de polen | # Visitas | # Visitas con contacto con estigma por especie <sup>a</sup> |                     |                       |
|----------------------|-------------------|-----------|-------------------------------------------------------------|---------------------|-----------------------|
|                      |                   |           | <i>G. soricina</i>                                          | <i>L. curasoeae</i> | <i>Poillya grande</i> |
| No perturbado        | 0                 | 13        | 6                                                           | -                   | 0                     |
| No perturbado        | 14                | 35        | 11                                                          | 5                   | -                     |
| No perturbado        | 145               | 12        | 5                                                           | -                   | -                     |
| No perturbado        | 354               | 48        | 13                                                          | -                   | -                     |
| Perturbado           | 9                 | 4         | 2                                                           | -                   | -                     |
| Perturbado           | 78                | 22        | 12                                                          | 3                   | -                     |
| Perturbado           | 121               | 31        | 10                                                          | 21                  | -                     |
| Perturbado           | 309               | 24        | 1                                                           | 0                   | 2                     |
| Perturbado           | 428               | 13        | 1                                                           | -                   | 0                     |

a. Las celdas con un guión significan que no hubo visitas de esa especie, las celdas que presentan cero indican que esa especie no tuvo contacto con el estigma.

Es importante señalar que los granos de polen encontrados sobre el estigma pueden provenir de la misma flor o de otras flores en la planta o de otros individuos. Para conocer el papel que juegan los murciélagos en la autopolinización sería necesario contabilizar el número de granos depositados en el estigma de flores emasculadas y compararlas con la deposición en flores no emasculadas.

A pesar de que algunas flores presentaban un gran número de granos de polen en el estigma, ninguna de las flores a las que se les colectó el estilo desarrolló fruto maduro. Debido a que la colecta de los estilos se realizó varios días posteriores a la noche de visitas (6-7 días), dicha colecta no afectó la fecundación, ya que los tubos polínicos alcanzan el ovario a los pocos días (2-3 días) posteriores a la polinización (com. pers. M. Quesada).

### Éxito reproductivo de *Ceiba grandiflora*

No existieron diferencias significativas en ambos sitios ( $F_{1,33}=0.42$ ;  $P=0.52$ ), respecto al promedio de flores producidas. No obstante, la probabilidad de que una flor produzca fruto (*fruit set*) fue significativamente mayor en árboles ubicados en lugares no perturbados que en áreas perturbadas ( $\chi^2=59.9$ ,  $df=1$ ,  $P<0.0001$ ; Figura 13).

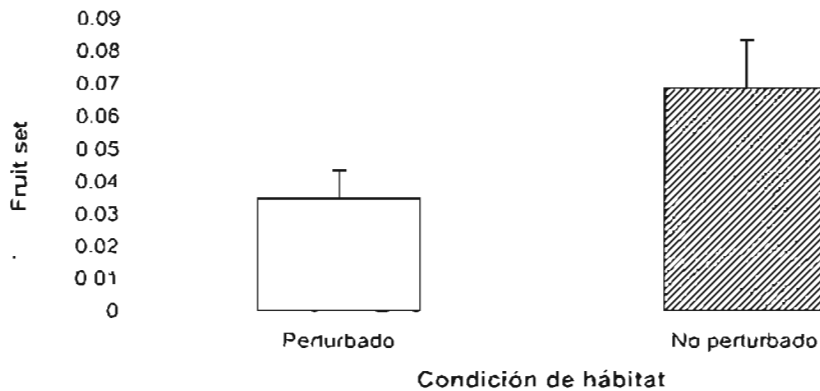


Figura 13. Proporción de flores de árboles de *Ceiba grandiflora* que desarrollaron fruto en sitios perturbados ( $n = 17$ ) y no perturbados ( $n = 18$ , + 1SE) en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala.

Por otro lado, no existieron diferencias significativas respecto al número de semillas producidas por fruto ( $F_{1,188}=0.40$ ,  $P=0.5255$ ) entre los árboles ubicados en zonas perturbadas y los árboles de bosque no perturbado (Figura 14a). Sin embargo, el número de semillas abortadas por fruto difirió significativamente entre ambas condiciones, presentándose mayor tasa de aborción en los frutos de sitios perturbados (Figura 14b).



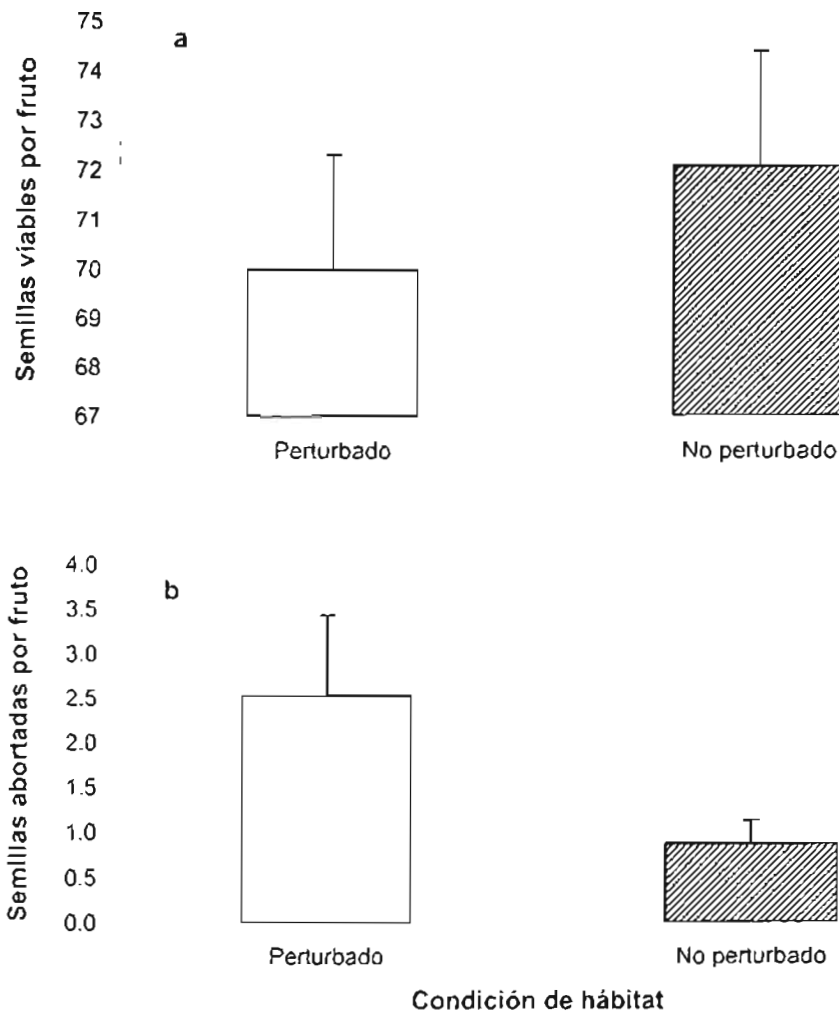


Figura 14. a Número de semillas viables y b abortadas por fruto de árboles de *Ceiba grandiflora* en sitios perturbados ( $n = 99$ , + 1SE) y no perturbados ( $n = 91$ ; + 1SE) en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala.

## DISCUSIÓN

### Polinizadores efectivos de *Ceiba grandiflora*

En el presente estudio se consideraron como polinizadores efectivos a los visitantes que tuvieron contacto con las anteras y el estigma de la flor, sin embargo para saber si realmente un visitante es efectivo como polinizador se debe verificar si su visita a la flor resulta en producción de semillas (Dafni 1992; Fleming y Sosa 1994). No obstante, el contacto con las partes reproductoras puede servir como indicador de las especies efectivas y para identificar a las especies que no pudieran fungir como polinizadores.

Las características de la flor de *Ceiba grandiflora* (antesis nocturna, tamaño grande, color claro, olor fuerte y gran producción de néctar y polen en la noche) concuerdan con el síndrome de quiropterofilia, descrito por Faegri y van der Pijl (1979). Diversos estudios han mencionado la importancia de los murciélagos como polinizadores de otras Bombacáceas, por ejemplo: *Adansonia digitata* (Baker y Harris 1959; Ayensu 1974), *Bombacopsis calophylla* (Fischer et al. 1992), *Bombax* sp. (Álvarez y González 1970), *Ceiba acuminata* (Baker et al. 1971), *Ceiba aesculifolia* (Heithaus et al. 1975; Lobo et al. 2003), *Ceiba pentandra* (Baker y Harris 1959; Carvalho 1960; Ayensu 1974; Heithaus et al. 1975; Baker 1983; Álvarez y Sánchez-Casas 1999; Gribel et al. 1999; Lobo et al. 2003), *Ochroma* sp. (Muñoz-Saba et al. 1997; Álvarez y Sánchez-Casas 1999), *Pachira quinata* (Fuchs et al. 2003; Lobo et al. 2003), *Pseudobombax ellipticum* (Quiroz et al. 1986; Eguiarte et al. 1987; Álvarez y Sánchez-Casas 1999; Lobo et al. 2003), *Pseudobombax grandiflorum* (Fischer et al. 1992; Silva y Perachi 1999) y *Pseudobombax septenatum* (Heithaus et al. 1975). Estos estudios concuerdan con lo encontrado en este estudio, ya que las tres especies de murciélagos resultaron ser los visitantes más frecuentes (97.6% de todas las visitas) y fueron los polinizadores más efectivos, pues tuvieron contacto directo con los estambres y el estigma en mayor frecuencia que los otros visitantes. Lo anterior coincide con lo encontrado por Lobo

et al. (2003), que señalan (en base al conteo de granos de polen en cuerpo y excretas) a *L. curasoeae* y *G. soricina* como el polinizador más importante y como segundo más importante, respectivamente, de los árboles de la familia Bombacácea de Chamela-Cuixmala.

Las polillas son consideradas como polinizadores menores, ya que aunque presentan contacto con las partes reproductoras de la flor, dichos contactos son muy poco frecuentes y la frecuencia de visitas es muy baja (menos del 3% de las visitas registradas), en comparación con la efectuada por los murciélagos. Probablemente la tasa de visitas por polillas es muy baja porque el pico de abundancia de estos insectos es en la época de lluvias (Frankie 1975), mientras que la etapa de floración de *C. grandiflora* es en la época seca.

El pequeño marsupial *Marmosa canescens* se considera polinizador menor, ya que es un visitante muy poco frecuente. Por otro lado, debido a que el colibrí *Amazilia rutila* llega a la base de la flor, justo arriba del cáliz penetrando entre los pétalos cuando la flor aún no abre, por lo cual se le considera como ladrón de néctar ("*nectar thieving*"; Inouye 1980) de esta Bombacácea, aunque de baja intensidad debido a su baja frecuencia como visitante. De igual manera lo señalan Baker et al. (1971), que observaron visitas de *Amazilia rutila* en *Ceiba acuminata* tomando néctar desde la base de la corola entre los pétalos, indicando que es claramente irrelevante para la polinización puesto que visita a las flores antes de su apertura. Las pocas ocasiones en que se observó a *Amazilia rutila* visitar las flores después de la antesis nunca tuvo contacto con el estigma, por lo cual su papel como polinizador es inexistente. Lo cual también concuerda con lo observado por Eguiarte et al. (1987) en la Bombacácea *Pseudobombax ellipticum*, donde los colibríes tampoco presentan ningún contacto con las partes reproductoras de la flor. A pesar de esto, las especies catalogadas como parásitos o ladrones de néctar pueden ser polinizadores importantes de otras especies de plantas (Eguiarte et al. 1987) y por lo tanto, *Ceiba grandiflora* puede ayudar a mantener otras poblaciones de plantas al ser fuente alimenticia de sus polinizadores

cuando dicha especie no esta floreciendo. Esto último aunado a que *C. grandiflora* produce gran cantidad de néctar y polen en épocas en las que estos recursos escasean en esta región, diversas poblaciones de animales e indirectamente de plantas pueden mantenerse gracias a los servicios proporcionados por esta especie, por lo cual puede ser considerada como una planta cornucópica (ver Mosquin 1971). Estas mismas características se han reportado en las bombacáceas *Ceiba acuminata* (Baker et al. 1971) y *Pseudobombax ellipticum* (Eguiarte et al. 1987).

### **Efecto de la perturbación del hábitat en la tasa de visitas**

Las flores de *C. grandiflora* de los lugares perturbados presentaron menor riqueza y menor tasa de visitas, en comparación con las flores de sitios no perturbados. Lo anterior sugiere que la perturbación del hábitat es una causa potencial de la pérdida de biodiversidad y alteración de las interacciones mutualistas planta-polinizador. Diversos autores han encontrado menor riqueza de especies de murciélagos nectarívoros en sitios perturbados en comparación con bosque no perturbado (Estrada et al. 1993; Brosset et al. 1996; Cossion et al. 1999a; Estrada y Coates-Estrada 2001a; pero ver Medellín et al. 2000; Estrada y Coates-Estrada 2001b; Tabla 3). De igual manera, otros autores muestran como la perturbación del hábitat influye negativamente en la abundancia, riqueza y/o tasa de visitas de otros polinizadores (Spears 1987; Jennersten 1988; Aizen y Feinsinger 1994b; Law y Lean 1999; Steffan-Dewenter y Tschamtkke 1999; Parra-Tabla y Magaña-Rueda 2000; Somanathan y Borges 2000; Steffan-Dewenter et al. 2001; Goverde et al. 2002; pero ver Powell y Powell 1987; Becker et al 1991; Dick 2001; Schulke y Waser 2001; Donaldson et al. 2002; Murren 2002; Tabla 1).

Es posible que la alta diversidad de otras especies de plantas polinizadas por murciélagos compense la perturbación del hábitat, manteniendo así la diversidad de polinizadores

en sitios perturbados (Oostermeijer, et al. 1998; Costin et al. 2001). Sin embargo, en la época de floración de *C. grandiflora* (estación seca) son muy escasas las flores de otras especies de plantas polinizadas por murciélagos (Stoner et al. 2003). Por lo tanto, es de esperar que los sitios perturbados no puedan mantener a los distintos polinizadores de esta Bombacácea.

Las dos especies de murciélagos nectarívoros pequeños (*Glossophaga soricina* y *Musonycteris harrisoni*), resultaron afectados por la perturbación del hábitat, principalmente *M. harrisoni*, el cual fue observado exclusivamente en el área no perturbada. En contraste, el murciélago nectarívoro de mayor tamaño *Leptonycteris curasoae* se encontró en similar frecuencia en ambos sitios. Se ha mencionado que la sensibilidad a la perturbación está negativamente relacionada con el tamaño del cuerpo del murciélago (Cosson et al. 1999a), el cual se encuentra positivamente relacionado con el ámbito hogareño (Fleming et al. 1972; Cosson et al. 1999a). Cuando la distancia entre los recursos florales es mayor que el ámbito hogareño de los polinizadores su densidad disminuye en las áreas perturbadas, provocando una menor tasa de visitas (Kearns et al. 1998). Por consiguiente, es de esperar que las especies más grandes sean más tolerantes a la perturbación que las especies más pequeñas, debido a sus habilidades de dispersión. *Leptonycteris curasoae* es una especie migratoria altitudinal que puede cubrir hasta 2,000 km durante la migración (Cockrum 1991) y puede volar hasta 30 km en una sola noche (Horner et al. 1998; Sahley et al. 1993). Asimismo, en esta región existe una colonia de cientos de individuos de esta especie en una cueva de una isla (isla Don Panchito) que se encuentra separada de la reserva (hábitat no perturbado) por sitios perturbados y no perturbados (playa Careyitos y Negritos), lo cual podría explicar su frecuencia de visitas similar en ambas condiciones, ya que muchos individuos necesitarían cruzar el mosaico de áreas perturbadas para llegar al bosque no perturbado, pudiéndose alimentar en el transcurso de su viaje en estas áreas. Por otro

lado, *G. soricina* no migra (Fleming et al. 1993) y tiene un ámbito hogareño relativamente pequeño en comparación con *L. curasoae* (de 2 a 4 ha; Heithaus et al. 1975; Ramírez-Pulido y Armella 1987), siendo capaz de desplazarse hasta 1,450 m en una noche (Lemke 1984). Sin embargo, Alvarez et al. (1991) y Brosset et al. (1996) señalan que es una especie exitosa en hábitats altamente modificados, ya que puede explotar gran variedad de recursos (Lemke 1985) y puede refugiarse en túneles, edificios, debajo de puentes (Tuttle 1976; Webster 1983) y de diversas estructuras propias de hábitats perturbados, lo cual podría explicar la presencia de esta especie en los sitios perturbados. Al igual que Gorresen y Willig (2004), se puede concluir que los movimientos de forrajeo limitados de *G. soricina* y la preferencia por hábitats con gran diversidad de recursos puede explicar su mayor abundancia en bosque continuo.

Desafortunadamente no existe información sobre el ámbito hogareño o patrones de dispersión de *M. harrisoni*. Es una especie endémica de México que solo se distribuye en los estados de Jalisco, Colima, Michoacán y Guerrero (Sánchez-Hernández 1978; Koopman 1993). Esta especie parece encontrarse en muy bajas densidades en esta región (Stoner 2002) y es considerada como una especie amenazada (SEDESOL 1994; Unión Mundial para la Naturaleza 1999), lo cual puede explicar su respuesta a la perturbación, ya que las especies raras generalmente son las más sensibles a la fragmentación (Cosson et al. 1999b; Laurance 1990; Turner 1996; Medellín et al. 2000). Laurance et al. (1997), mencionan que la mayoría de las especies vulnerables a la fragmentación son aquellas con baja densidad de población y con habilidades de dispersión limitadas.

Debido a que el volar grandes distancias implica un mayor gasto energético (Zimmerman 1982) y a que los murciélagos nectarívoros poseen una alta tasa metabólica y ninguna forma de almacenar energía en grandes cantidades (Lemke 1984), la mayor tasa de visitas en el bosque no perturbado puede ser explicada por la necesidad de optimizar el uso de la

energía durante el forrajeo de los polinizadores, evitando volar grandes distancias. Por otro lado, la diferencia en el número de visitas por las distintas especies de murciélagos puede estar relacionada con los requerimientos de hábitat y los hábitos alimentarios generalistas y especialistas, siendo estos últimos los más vulnerables a la perturbación (Cosson et al. 1999b; Gascon et al. 1999; Medellín et al. 2000). No existe evidencia previa sobre los hábitos alimentarios de *M. harrisoni*, al parecer es un murciélago nectarívoro especialista, por la forma del arco dental y su trompa larga, comparable a la de otras especies especialistas nectarívoras (Cifelli 1996). Por lo anterior, es probable que esta especie, debido a su dieta restringida, sea vulnerable en hábitats modificados, lo cual concuerda con lo encontrado en este estudio. Aunque *Leptonycteris curasoae* es un nectarívoro especialista, su ámbito hogareño amplio y su gran tamaño pueden compensar sus requerimientos alimenticios selectos, ya que los árboles aislados pueden proveer de un valioso recurso en abundancia a nectarívoros especialistas capaces de volar grandes distancias (una sola flor de *Ceiba grandiflora* puede producir hasta 500 µl de néctar cuatro horas después de la antesis; observación personal). En contraste, *G. soricina* es considerada como una especie omnívora generalista, ya que consume insectos y frutas aparte de néctar y polen (Fleming et al. 1972; Howell 1974; Bonaccorso y Gush 1987). En un estudio sobre hábitos alimentarios de *G. soricina* en esta área, muestra que su dieta en los meses en que *C. grandiflora* florece, consiste en un 48.5% de insectos y 51.5% de polen, siendo un 10.5% perteneciente al género *Ceiba* (Rosas-Guerrero 2000). Por tanto, la probabilidad de obtener sus recursos alimentarios en una región mucho más pequeña es mayor que en especies más especializadas (Lemke 1984), como es el caso de *L. curasoae*. Al parecer sí la especie de planta depende exclusivamente de murciélagos especialistas pequeños como polinizadores, experimentará severas limitaciones de éstos.

Una causa adicional que puede explicar la diferencia en la tasa de visitas en ambos sitios, se encuentra posiblemente en el comportamiento de los murciélagos, ya que se ha reportado que la perturbación del hábitat puede modificar el comportamiento de los polinizadores voladores de grandes distancias, inhibiendo o restringiendo su potencial de vuelo (Didham 1996; Aguilar y Galetto 2004). Lemke (1984) observó que *G. soricina* muestra un comportamiento territorial en respuesta a la baja diversidad y bajo suministro de recursos alimenticios, defendiendo diversas flores de *Agave desmettiana* contra otros individuos de su misma especie. Bajo condiciones más favorables (p. ej. bosque no perturbado) los beneficios de defender su territorio pueden ser menores que los costos de su mantenimiento. Por consiguiente, en sitios perturbados al adoptar un comportamiento territorial, impide que mayor número de visitantes lleguen a visitar las flores que custodia, provocando una disminución en la tasa de visitas en flores de árboles de sitios perturbados.

Por último, la fragmentación del hábitat puede producir un patrón de poblaciones pequeñas y aisladas (Young et al. 1996), las cuales pueden tener menor probabilidad de atraer polinizadores que las poblaciones grandes (Sih y Baltus 1987). Por tanto, las pequeñas poblaciones pueden recibir menos visitas y menor cantidad de polen (Jennersten 1988; Aizen y Feinsinger 1994a).

Con respecto a la posible influencia de la luz lunar en el comportamiento de los murciélagos, Morrison (1980) menciona que en noches cercanas a luna llena, los murciélagos *Artibeus lituratus* y *Vampyroides caraccioli*, suspendieron o redujeron grandemente su alimentación en luz de luna muy brillante; no obstante, sus vuelos entre áreas de alimentación ocurrieron aun en estas circunstancias. Tamsitt y Valdivieso (1961) y Morrison (1978), señalan una fuerte correlación negativa entre el número de murciélagos capturados y la cantidad de luz de luna. Esto puede deberse a que los murciélagos pueden alcanzar a ver la red con la luz de luna y la evitan. En el presente trabajo al igual que lo reportado por La



Val (1970) y Lemke (1984), no se encontró evidencia de que los murciélagos reduzcan su actividad en presencia de luz lunar. La cantidad de luz de luna no tuvo efecto en la tasa de visita de los murciélagos en ninguna de las dos condiciones de hábitat.

### Consumo de polen

Se creía que el consumo de polen solo era a través de la ingesta accidental por acicalamiento (Nowak 1994); sin embargo, en el presente trabajo se observaron en diversas ocasiones a las tres especies de murciélagos lamiendo, mordiendo o arrancando las anteras de la flor, lo cual podría ser un comportamiento frecuente en la actividad de los murciélagos, aunque muy pocas veces documentado (ver Silva y Pine 1969; Baker et al. 1971).

El polen es muy importante en la dieta de los murciélagos nectarívoros (Howell 1974; Herrera y Martínez del Río 1998). Las hembras, por ejemplo, durante la gestación y lactancia, requieren de abundancia en recursos alimentarios con altos niveles de energía y proteínas (Jurgens 1982; Bronson 1989; Kurta et al. 1990). La energía la obtienen del néctar (Baker y Baker 1983), mientras las proteínas las obtienen del polen (Howell 1974). El polen contiene altas cantidades de prolina (constituyente principal del colágeno, importante en las membranas de las alas y la cola) y tirosina (estimulante del crecimiento y abundancia de leche materna), factores primordiales en la época de lactancia y reproducción (Todd y Bretherick 1942). Por consiguiente, se esperaría un aumento en el consumo de polen en los meses de lactancia de las hembras. En particular, en las especies de bombacáceas, ya que su polen posee un alto contenido de proteínas comparado con otras familias de plantas (Roulston et al. 2000).

Fleming et al. (1972), mencionan que existe un pico de lactancia de *G. soricina* de febrero a abril con un pico en marzo. Asimismo, Stoner (2002), en la región de Chamela,

encontró hembras de *G. soricina* lactantes en abril. Lo cual coincide con lo encontrado en este estudio, ya que esta especie consumió polen desde febrero a abril, a excepción de que el pico de consumo de polen (fines de febrero) no coincide con el pico de lactancia (marzo; Figura 7).

Dos trabajos realizados en esta área de estudio encontraron varias hembras de *L. curasoae* lactando en febrero y en marzo (Ceballos et al. 1997) y doce hembras lactantes desde enero hasta marzo (Stoner 2002). Lo anterior concuerda con la curva de consumo de polen de esta especie observada en este trabajo. Una posible explicación al menor consumo de polen por *L. curasoae* a partir del mes de febrero, es que dicha disminución se deba a que varias hembras de esta especie, al parecer, migran y dejan la cueva (y muy probablemente la región) a fines de febrero (Ceballos et al. 1997). Stoner (2002) señala que su abundancia disminuyó en 50 % en febrero, 30% en marzo y 20 % en abril.

Lamentablemente no existen datos sobre los periodos de lactancia de *M. harrisoni*. No obstante, posiblemente exista un periodo de lactancia a mediados de marzo, en base al dato obtenido de consumo de polen en ese mes, sin embargo sin más datos no se puede aseverar esto.

### **Variación temporal**

No se registró ningún aumento de actividad en las primeras horas en los sitios perturbados a diferencia del bosque no perturbado. Esto probablemente se deba a que los murciélagos se tengan que desplazar más y, por consiguiente, tarden más tiempo en visitar las flores de los lugares perturbados. Asimismo, como la perturbación afecta la abundancia de visitas, es de esperar que no se presente tal pico de actividad en los sitios perturbados.

En las tres especies de murciélagos visitantes de *C. grandiflora* se observó una disminución notable en la tasa de visitas a inicios de febrero y desde mediados de abril hasta

mediados de mayo, excepto en el número de visitas por *G. soricina* en los sitios perturbados. Esto puede deberse a que existe otro recurso preferido por estos nectarívoros en esas fechas. Por ejemplo, *Ceiba pentandra* es el recurso floral más importante en enero para *L. curasoae* y durante enero y febrero para *G. soricina*, mientras que en febrero para *L. curasoae* es *Pseudobombax ellipticum*, mientras que en mayo para ambas especies la principal fuente alimenticia es *Ceiba aesculifolia* (Stoner 2002; Lobo et al. 2003). Estos cambios en los hábitos alimentarios de los distintos polinizadores de *C. grandiflora* podrían ayudar a explicar la variación temporal en la tasa de visitas de estas especies. Las plantas que comparten polinizadores y florecen al mismo tiempo, se ven forzadas a competir por los polinizadores (Rathcke 1983), resultando ser más efectivas en atraer más polinizadores las plantas que producen gran número de flores en corto tiempo (Bronstein 1995). Tal es el caso de *Ceiba pentandra* y *C. aesculifolia*, otras bombacáceas presentes en el área de estudio que florecen masivamente en enero-febrero y mayo-junio, respectivamente.

Rosas-Guerrero (2000), en un trabajo sobre hábitos alimentarios de *G. soricina* en esta región, señala que dicha especie prefiere alimentarse de insectos en febrero, mientras que en abril su principal componente alimenticio es el polen/néctar. Por otro lado, Fleming et al. (1972) y Heithaus et al. (1975) mencionan que esta especie se alimenta exclusivamente de néctar en el mes de marzo, cambiando a una dieta de insectos en mayo. Lo encontrado por estos estudios concuerda con lo observado en el presente trabajo, ya que en la época en que *G. soricina* prefiere los insectos en su dieta se presentaron los niveles más bajos de visitas a las flores de *C. grandiflora* (Figura 12a), excepto en mayo en el hábitat perturbado, lo cual puede ser un indicador de cómo la perturbación puede afectar el patrón de forrajeo de esta especie, quizá por que los insectos que prefiere en esa época del año son vulnerables a la perturbación.

Respecto a *L. curasoeae* se nota desde febrero a abril una imagen casi de espejo en el número de visitas por noche en el bosque no perturbado en relación con el hábitat perturbado (Figura 12b); es decir, los picos de visitas en sitios perturbados corresponden a la menor tasa de visitas en los sitios no perturbados y viceversa. Este comportamiento puede deberse a que algunos murciélagos recuerdan los lugares óptimos para forrajear, como resultado de sus exploraciones anteriores y debido a que esta especie forrajea en grupos, una vez que un *Leptonycteris* abandona una planta, todos los demás murciélagos lo siguen inmediatamente (Howell 1979). En consecuencia, en las épocas en que prefieren forrajear en sitios perturbados, posiblemente una gran cantidad de individuos se encuentren en estos sitios y por tanto, la mayoría de los individuos no se encuentran en los sitios no perturbados. Asimismo, cuando escaseen los recursos en los lugares perturbados, posiblemente el grupo de *Leptonycteris* vaya en busca de más recursos al bosque no perturbado y, en caso de encontrarlos, se esperaría que la mayoría del grupo regresara en las noches siguientes a este sitio. Así que se esperaría una alternancia en la tasa de visitas en ambos sitios a lo largo del tiempo, excepto cuando escaseen las flores de *C. grandiflora* en ambos sitios o se presente otro recurso de mayor calidad o más abundante. Por ejemplo, a mediados de abril, cuando existe el pico de producción de frutos de *Ficus mexicana* (Bullock y Solís-Magallanes 1990) y en mayo el pico de flores de *Ceiba aesculifolia* (Lobo et al. 2003).

### Tiempo de visita y carga de polen

Aunque se esperaría que en sitios perturbados al haber menos visitas, las flores tengan mayor cantidad de néctar disponible y los escasos polinizadores las visiten más tiempo, no se encontraron diferencias significativas en el tiempo de visita de *G. soricina* y *L. curasoeae* en ambos sitios, aunque ambas especies invirtieron más tiempo en los sitios perturbados.

Sin embargo, diversos factores influyen en la calidad y cantidad de néctar. Por ejemplo, en los sitios perturbados se ha observado una menor retención de la humedad (Saunders et al. 1991) y una mayor remoción de la vegetación (Goverde et al. 2002), lo que podría provocar una menor producción de néctar y, en consecuencia menor número y menor tiempo en las visitas.

Por otro lado, el tiempo invertido en visitar las flores no es necesariamente un indicador de la frecuencia del contacto con las partes reproductoras de la flor. Por ejemplo, *G. soricina* permanece más tiempo por visita por flor, pero hace menos contacto con el estigma y las anteras, a diferencia de las otras especies de murciélagos que tardan menos tiempo en visitar las flores y tocan con mayor frecuencia las partes reproductoras. No obstante, ni un mayor contacto con las partes reproductoras, ni una mayor tasa de visitas, implica una mayor deposición de granos de polen. Como se puede observar en la Tabla 9, es claro que ni la tasa de visitas ni el número de visitas que tuvieron contacto con el estigma tienen alguna relación con la carga de polen. Por ejemplo, mientras que seis visitas de *G. soricina* que tuvieron contacto con el estigma no depositaron ningún grano de polen, una sola visita de esta misma especie depositó 428 granos de polen.

Al parecer no existen diferencias significativas en la deposición de granos de polen en las flores de ambos sitios. Sin embargo, se necesitan más datos para poder inferir conclusiones más confiables. Palacios-Guevara (2002) en un trabajo realizado en esta área de estudio, encontró que las flores de *Ceiba grandiflora* en hábitat no perturbado recibieron en promedio 100 granos de polen más que las flores en lugares perturbados. Lo cual parece indicar que una menor cantidad y/o calidad de visitas podría provocar una menor deposición de granos de polen en el estigma de las flores de *C. grandiflora* en los sitios perturbados.

Lamentablemente, ninguna de las flores filmadas a las que se les contabilizó el número de granos depositados en el estigma pudo desarrollar fruto maduro. La disminución en la fertilización de los óvulos puede deberse a diversas causas: (1) una menor frecuencia de visitas por polinizadores (Bierzychudek 1981; Jennersten 1988; Cunningham 2000a; Steffan-Dewenter y Tschardtke 1999; Steffan-Dewenter et al. 2001; Whelan y Goldingay 1989), (2) una menor carga de polen depositada en el estigma (Cunningham 2000a), (3) transferencia de polen incompatible o de baja calidad (Waser y Price 1991) o (4) por limitación de recursos (Stephenson 1992). Lamont et al. (1993) y Ghazoul et al. (1998) mencionan que la calidad del polen más que el número de visitas de polinizadores explica las diferencias en la fertilización de los óvulos. Probablemente ninguna de las flores examinadas con carga de granos de polen desarrolló fruto porque la cantidad de granos depositados en el estigma no fueron de calidad o porque la carga no fue lo suficientemente grande para evitar que el fruto se abortara. Diversos estudios demuestran que el tamaño de la carga de polen es importante en determinar la probabilidad de frutos abortados (Sutherland y Delph 1984; Stephenson et al. 1995). Por ejemplo, Quesada et al. (2001) indican que en el árbol neotropical *Pachira quinata* (Bombacaceae), los estigmas que reciben menos de 200 granos de polen no desarrollan o abortan los frutos, mientras que los estigmas que reciben más de 400 granos de polen producen frutos maduros. Palacios-Guevara (2002) menciona que la probabilidad de que una flor de *Ceiba grandiflora* produzca fruto está determinada significativamente por la carga de polen en el estigma, necesitando alrededor de 430 granos de polen para que la flor produzca fruto. Esto último podría explicar porque no se obtuvieron frutos de las flores examinadas, pues la carga de polen de ninguna flor excedió los 430 granos.

## Éxito reproductivo

Los resultados obtenidos sugieren que *C. grandiflora* es una especie sensible a la perturbación del hábitat debido a que su éxito reproductivo disminuyó en los sitios perturbados. Algunos autores señalan que las especies de plantas más sensibles a la perturbación son aquellas que tienen pocos polinizadores (Bond 1995; Bronstein 1995, pero ver Cane 2001 y Aizen et al. 2002), presentan floración sincrónica y polinizadores especialistas (Bronstein 1995; Ashworth et al. 2004), lo cual coincide con las características de *C. grandiflora* que aunque posee una larga y asincrónica etapa de floración (Lobo et al. 2003), posee pocos polinizadores, siendo dos de ellos probablemente especialistas (*L. curasoeae* y *M. harrisoni*).

Una disminución en la abundancia de polinizadores puede afectar negativamente a las plantas, incluyendo un menor éxito reproductivo (Jennersten 1988; Bawa 1990; Lamont et al. 1993; Steffan-Dewenter y Tschamtkke 1999) y una reducción en el tamaño efectivo de la población (Bawa 1990; Menges 1991; Aizen y Feinsinger 1994a), lo cual puede causar una pérdida de variación genética y una disminución en la adecuación de su progenie debido al menor flujo génico y depresión por endogamia (Karron 1989; Barret y Kohn 1991, Menges 1991) y a una reducción en el número de donadores de polen (Aldrich y Hamrick 1998; Dayanandan et al. 1999; Sork et al. 1999; Dick 2001; Cascante et al. 2002; White et al. 2002; Fuchs et al. 2003). Por lo tanto, aunque *L. curasoeae* sea el polinizador más efectivo (en base a la mayor frecuencia de contacto con las partes reproductoras de la flor), la disminución en la tasa de visitas de las otras dos especies de murciélagos en los sitios perturbados, puede tener un efecto negativo en la producción de frutos. No obstante, las poblaciones de plantas autocompatibles pueden responder a la limitación de polinizadores, favoreciendo la autopolinización (Jennersten 1988; Vaquero et al. 1989; Olesen y Jain 1994; Washitani 1996). Sin embargo, debido a que *Ceiba grandiflora* es una especie principalmente exógama (solo presenta 3% de autocompatibilidad; Palacios-Guevara 2002) y a

que la distancia entre las anteras y el estigma raramente permite la autopolinización, es poco probable que se vea favorecida la autopolinización a consecuencia de la limitación de polinizadores en los sitios perturbados.

Otra razón por la que los árboles en sitios perturbados presenten menor *fruit set* que los árboles de bosque continuo, podría estar relacionada con los movimientos de los polinizadores, los cuales están basados, entre otros aspectos, en la cantidad de néctar que encuentran en las flores (Heinrich 1979; Creswell 1990). Es posible que las flores en sitios perturbados tengan mayor cantidad de néctar disponible debido a una menor frecuencia de visitas (Goverde et al. 2002), lo cual podría provocar que los polinizadores restrinjan la mayoría de sus vuelos a plantas dentro del mismo fragmento, provocando que la frecuencia de visitas repetidas a la misma flor se incremente, causando una mayor frecuencia de autopolinizaciones (Menges 1991).

Contrariamente, las flores de los sitios perturbados podrían presentar menor cantidad de néctar debido a una menor retención de la humedad (Saunders et al. 1991; Goverde et al. 2002), provocado por una mayor insolación en dichos sitios (Saunders et al. 1991). Al escasear la calidad y/o cantidad de néctar es muy probable que *G. soricina* adopte un comportamiento territorial en sitios perturbados (Lemke 1984), impidiendo un mayor número de visitas a las flores por otros individuos incrementando de igual manera el nivel de autogamia y geitonogamia, lo que provocaría una disminución en el éxito reproductivo de *C. grandiflora*, ya que es una especie predominantemente autoincompatible. Jennersten (1988), Aldrich y Hamrick (1998) y Cascante et al. (2002) reportan que flores de árboles aislados presentaron niveles mayores de autopolinización. Asimismo, Goverde et al. (2002), mostraron que el éxito reproductivo puede reducirse en los fragmentos debido a una mayor frecuencia de cruces geitonogámicos y un incremento en la tasa de endogamia, lo cual puede deberse a una menor tasa de visitas y un cambio en el comportamiento de



los polinizadores. En contraste, en condiciones naturales, *G. soricina* visita una flor y se retira (Sazima y Sazima 1978), sugiriendo que las visitas por *G. soricina* pueden resultar en menores cruces geitonogámicos en sitios no perturbados. Por lo tanto, un mayor número de visitas por *G. soricina* en dichos sitios puede favorecer el exocruzamiento y en consecuencia, un mayor *fruit set* o *seed set*. En *Pachira quinata* (otra especie de Bombacácea, visitada principalmente por *G. soricina*), los árboles en hábitat perturbado producían principalmente frutos de un solo progenitor, mientras que los frutos de los árboles en sitios no perturbados comúnmente presentaban múltiple paternidad (Fuchs et al. 2003), lo cual corrobora la hipótesis de que *G. soricina* se alimenta de varios individuos conespecíficos en el bosque no perturbado, mientras que en los sitios perturbados su actividad se concentra en pocos individuos.

De igual manera, el comportamiento de *L. curasoae* podría explicar el menor éxito reproductivo de *C. grandiflora* en los sitios perturbados. Según datos de Stoner (2002) *G. soricina* utilizó como recurso alimentario un promedio mensual de 1.45 especies de plantas de febrero a mayo, mientras que *L. curasoae* utilizó un promedio mensual de 3.18 especies de plantas por el mismo periodo. Por lo tanto, al ser esta especie el visitante más frecuente y con mayor contacto con el estigma de las flores de los árboles ubicados en lugares perturbados, dichas flores podrían presentar mayor carga de polen de otras especies de plantas y menor número de granos de polen de otros conespecíficos, provocando una mayor tasa de abortión de frutos.

Otra posible explicación al menor éxito reproductivo en los sitios perturbados es que los árboles en estas áreas pueden estar más limitados de recursos que los árboles en sitios no perturbados (p. ej. Nakamura 1986; Lee y Bazzaz 1986). Por ejemplo, el reciclamiento de los nutrientes en sitios perturbados puede verse afectado por factores ambientales (Stephenson 1992) y cambios microclimáticos provocados por la perturbación, tales como mayor

exposición al viento, insolación y desecación (Lovejoy et al. 1986; Saunders et al. 1991), provocando un mayor calentamiento del suelo, lo cual perjudicaría la descomposición, la retención de humedad (Saunders et al. 1991) y la actividad y abundancia de microorganismos e invertebrados del suelo (Klein 1989). Por otro lado, las plantas cercanas a los bordes de los fragmentos pueden verse alteradas por *stress* fisiológico, afectando la producción o viabilidad de flores o frutos (Aizen y Feinsinger 1994a). No obstante, Parra-Tabla et al. (2000), mencionan que las diferencias en el éxito reproductivo son consecuencia de la distinta disponibilidad de polinizadores, más que de las diferentes limitaciones por recursos maternos.

Los resultados sugieren que una reducción en el número de visitas en áreas perturbadas puede reducir el *fruit set* hasta en un 50%. Sin embargo, para saber si en realidad el éxito reproductivo está limitado por la actividad polinizadora y no limitado por los recursos de la planta, es necesario realizar polinizaciones manuales. En caso de que las polinizaciones manuales produzcan mayor número de frutos o semillas que las flores polinizadas naturalmente en el mismo sitio, entonces la reproducción se verá limitada por la actividad polinizadora y no por los recursos (Bierzychudek 1981).

## CONCLUSIÓN

En el presente estudio se muestra como la perturbación del hábitat afecta negativamente a la riqueza y abundancia de los visitantes de *Ceiba grandiflora*. Asimismo, se muestra como debido a las perturbaciones antropogénicas se ve disminuida la tasa de visitas del murciélago endémico *Musonycteris harrisoni* y del murciélago generalista *Glossophaga soricina*, quienes junto con *Leptonycteris curasoae* figuran como sus principales polinizadores, lo cual parece explicar la disminución en la producción de frutos y semillas viables de este árbol neotropical. Este tipo de respuesta a la pérdida de hábitat es de esperarse en

exposición al viento, insolación y desecación (Lovejoy et al. 1986; Saunders et al. 1991), provocando un mayor calentamiento del suelo, lo cual perjudicaría la descomposición, la retención de humedad (Saunders et al. 1991) y la actividad y abundancia de microorganismos e invertebrados del suelo (Klein 1989). Por otro lado, las plantas cercanas a los bordes de los fragmentos pueden verse alteradas por *stress* fisiológico, afectando la producción o viabilidad de flores o frutos (Aizen y Feinsinger 1994a). No obstante, Parra-Tabla et al. (2000), mencionan que las diferencias en el éxito reproductivo son consecuencia de la distinta disponibilidad de polinizadores, más que de las diferentes limitaciones por recursos maternos.

Los resultados sugieren que una reducción en el número de visitas en áreas perturbadas puede reducir el *fruit set* hasta en un 50%. Sin embargo, para saber si en realidad el éxito reproductivo está limitado por la actividad polinizadora y no limitado por los recursos de la planta, es necesario realizar polinizaciones manuales. En caso de que las polinizaciones manuales produzcan mayor número de frutos o semillas que las flores polinizadas naturalmente en el mismo sitio, entonces la reproducción se verá limitada por la actividad polinizadora y no por los recursos (Bierzzychudek 1981).

## CONCLUSIÓN

En el presente estudio se muestra como la perturbación del hábitat afecta negativamente a la riqueza y abundancia de los visitantes de *Ceiba grandiflora*. Asimismo, se muestra como debido a las perturbaciones antropogénicas se ve disminuida la tasa de visitas del murciélago endémico *Musonycteris harrisoni* y del murciélago generalista *Glossophaga soricina*, quienes junto con *Leptonycteris curasoae* figuran como sus principales polinizadores, lo cual parece explicar la disminución en la producción de frutos y semillas viables de este árbol neotropical. Este tipo de respuesta a la pérdida de hábitat es de esperarse en

especies predominantemente autoincompatibles, dependientes de pocos polinizadores (Bond 1995; pero ver Aizen et al. 2002), con baja o nula propagación vegetativa y con bajas densidades poblacionales (Wilcock y Neiland 2002), las cuales son características de muchos árboles tropicales, entre estos *Ceiba grandiflora*. Es alarmante que este tipo de perturbación pueda ser detectado en especies con relaciones mutualistas no obligadas y que no sepamos como remediar la pérdida de polinizadores nativos, ni siquiera saber si tales remedios existen.

Los humanos dependemos de la polinización animal directa o indirectamente aproximadamente en una tercera parte de los alimentos que consumimos (Kearns et al. 1998). Por ejemplo, los murciélagos son polinizadores clave de diversas especies importantes económicamente, incluyendo muchas especies de las familias Agavaceae, Bombacaceae y Cactaceae (Nobel y Quero 1986; Casas et al. 1999; Quesada et al. 2001). Por tanto, sin la polinización por animales, la mayoría de las plantas con flor no se reproducirían sexualmente y los humanos podríamos perder diversas fuentes alimenticias y otros productos aprovechables. Especialmente en los murciélagos de la subfamilia Glossophaginae quienes pueden ser más susceptibles a la extinción que otros murciélagos neotropicales (Arita y Santos-del-Prado 1999). Así, el estudio de los movimientos y el uso de los recursos por los polinizadores es necesario para determinar si se pueden mantener los diversos procesos ecosistémicos, ya que cualquier cambio en la abundancia o diversidad de los polinizadores puede causar una reducción en el éxito reproductivo de las plantas que polinizan, las cuales a su vez pueden afectar drásticamente a otras especies que dependen de ellas, lo cual podría provocar una reacción en cadena de extinciones (Myers 1986; Terborgh 1986; Rathcke y Jules 1993; Cox et al. 1991; Bond 1995; Kearns e Inouye 1997).

Los estudios comparativos en ecología reproductiva de plantas en lugares perturbados y no perturbados pueden ayudar a predecir las respuestas de un rango más amplio de espe-

cies respecto a la perturbación del hábitat. Asimismo, los cambios en la composición y/o comportamiento de los polinizadores pueden ayudar a detectar alguna alteración en el éxito reproductivo de alguna planta amenazada o de interés comercial.

La selva seca tropical de Jalisco, México, ha sido identificada como una región crítica para la conservación de la biodiversidad basado principalmente en el número de especies endémicas y en su riqueza de especies (Ceballos y García 1995). Los pequeños fragmentos de selva pueden contener poblaciones importantes de especies de plantas y animales amenazadas (por ej. *Leptonycteris curasoae*, *Musonycteris harrisoni*; Shull 1988; SEDESOL 1994; Arita y Santos-del-Prado 1999; Unión Mundial para la Naturaleza 1999; Gorresen y Willig 2004), que pueden ser de gran importancia como polinizadores, por lo cual es de vital importancia su conservación. Asimismo, los fragmentos pueden servir como puentes para el flujo de genes entre parches, los cuales pueden contribuir a la variación genética del bosque no perturbado. Las estrategias de conservación que involucren el manejo de áreas naturales o restauración ecológica, deben considerar los efectos de la perturbación del hábitat en el comportamiento de los polinizadores, así como sus consecuencias en el éxito reproductivo de las plantas que polinizan.

## RECOMENDACIONES

- Grabar por más horas incluso hasta la mañana siguiente para conocer el comportamiento de forrajeo de los murciélagos en toda la noche y saber si existen polinizadores diurnos.
- Uso de luces infrarrojas adicionales para captar mayor número de flores o captarlas a mayor distancia, así como poder filmar todo el árbol para analizar el comportamiento de forrajeo de los visitantes en todas las flores del árbol para estudios de geitonogamia o territorialidad.

cies respecto a la perturbación del hábitat. Asimismo, los cambios en la composición y/o comportamiento de los polinizadores pueden ayudar a detectar alguna alteración en el éxito reproductivo de alguna planta amenazada o de interés comercial.

La selva seca tropical de Jalisco, México, ha sido identificada como una región crítica para la conservación de la biodiversidad basado principalmente en el número de especies endémicas y en su riqueza de especies (Ceballos y García 1995). Los pequeños fragmentos de selva pueden contener poblaciones importantes de especies de plantas y animales amenazadas (por ej. *Leptonycteris curasoae*, *Musonycteris harrisoni*; Shull 1988; SEDESOL 1994; Arita y Santos-del-Prado 1999; Unión Mundial para la Naturaleza 1999; Gorresen y Willig 2004), que pueden ser de gran importancia como polinizadores, por lo cual es de vital importancia su conservación. Asimismo, los fragmentos pueden servir como puentes para el flujo de genes entre parches, los cuales pueden contribuir a la variación genética del bosque no perturbado. Las estrategias de conservación que involucren el manejo de áreas naturales o restauración ecológica, deben considerar los efectos de la perturbación del hábitat en el comportamiento de los polinizadores, así como sus consecuencias en el éxito reproductivo de las plantas que polinizan.

## RECOMENDACIONES

- Grabar por más horas incluso hasta la mañana siguiente para conocer el comportamiento de forrajeo de los murciélagos en toda la noche y saber si existen polinizadores diurnos.
- Uso de luces infrarrojas adicionales para captar mayor número de flores o captarlas a mayor distancia, así como poder filmar todo el árbol para analizar el comportamiento de forrajeo de los visitantes en todas las flores del árbol para estudios de geitonogamia o territorialidad.

- Captura de murciélagos nectarívoros con redes de niebla cercanas a flores de *Ceiba grandiflora* para estimar la carga de polen intra e interespecífico por especie de murciélago.
- Para saber si los murciélagos favorecen la autopolinización, comparar el número de granos depositados en estigmas de flores emasculadas y no emasculadas.
- Para conocer la efectividad real de los principales polinizadores se deben aislar flores con bolsas de malla previamente a su antesis, posteriormente se destapa esperando la primer visita del polinizador volviéndola a tapar hasta la producción del fruto.
- Conocer la curva de producción de néctar en ambos sitios para saber si existen diferencias en relación a la cantidad de recompensas disponibles para los polinizadores y conocer mejor su comportamiento de forrajeo.
- Mayor colecta de estilos y frutos de flores filmadas para su posible relación con el tiempo, número y tipo de visitas.
- Realizar cruces manuales para saber si el éxito reproductivo está limitado por la actividad polinizadora o por los recursos de la planta.

## LITERATURA CITADA

(Los números en negritas indican el (los) número(s) de página(s) del presente trabajo donde se cita la referencia).

- Aguilar, R., L. Galetto. 2004. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). Oecologia. 138: 513–520. **10, 50**
- Aizen, M. A., L. Ashworth, L. Galetti. 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? J. Veg. Sci. 13: 885–892. **57, 61**
- Aizen, M. A., P. Feinsinger. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. Ecology. 75(2): 330–351. **6, 10–11, 15, 16, 18, 46, 50, 57, 60**
- Aizen, M. A., P. Feinsinger. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine “Chaco Serrano”. Ecol. Appli. 4(2): 378–392. **10–11**
- Aldrich, P. R., J. L. Hamrick. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. Science. 281: 103–105. **6, 57–58**

- Captura de murciélagos nectarívoros con redes de niebla cercanas a flores de *Ceiba grandiflora* para estimar la carga de polen intra e interespecífico por especie de murciélago.
- Para saber si los murciélagos favorecen la autopolinización, comparar el número de granos depositados en estigmas de flores emasculadas y no emasculadas.
- Para conocer la efectividad real de los principales polinizadores se deben aislar flores con bolsas de malla previamente a su antesis, posteriormente se destapa esperando la primer visita del polinizador volviéndola a tapar hasta la producción del fruto.
- Conocer la curva de producción de néctar en ambos sitios para saber si existen diferencias en relación a la cantidad de recompensas disponibles para los polinizadores y conocer mejor su comportamiento de forrajeo.
- Mayor colecta de estilos y frutos de flores filmadas para su posible relación con el tiempo, número y tipo de visitas.
- Realizar cruces manuales para saber si el éxito reproductivo está limitado por la actividad polinizadora o por los recursos de la planta.

## LITERATURA CITADA

(Los números en negritas indican el (los) número(s) de página(s) del presente trabajo donde se cita la referencia).

- Aguilar, R., L. Galetto. 2004. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). Oecologia. 138: 513–520. **10, 50**
- Aizen, M. A., L. Ashworth, L. Galetti. 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? J. Veg. Sci. 13: 885–892. **57, 61**
- Aizen, M. A., P. Feinsinger. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. Ecology. 75(2): 330–351. **6, 10–11, 15, 16, 18, 46, 50, 57, 60**
- Aizen, M. A., P. Feinsinger. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". Ecol. Appli. 4(2): 378–392. **10–11**
- Aldrich, P. R., J. L. Hamrick. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. Science. 281: 103–105. **6, 57–58**



- Alvarez, J., M. R. Willig, J. K. Jones, Jr., W. D. Webster. 1991. *Glossophaga soricina*. Mamm. Species. 379: 1–7. **28, 48**
- Alvarez, T., L. González. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. An. Esc. Nac. Cienc. Biol. 18: 137–165. **44**
- Alvarez, T., N. Sánchez-Casas. 1999. Diferenciación alimentaria entre los sexos de *Glossophaga soricina* (Chiroptera: Phyllostomidae) en México. Rev. Biol. Trop. 47(4): 1129–1136. **44**
- Arita, H. T., K. Santos-del-Prado. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. J. Mammal. 80(1): 31–41. **13, 61–62**
- Ashworth, L., R. Aguilar, L. Galetto, M. A. Aizen. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? J. Ecol. 92: 717–719. **57**
- Ayensu, E. S. 1974. Plant and bat interactions in West Africa. Ann. Mo. Bot. Garden. 61: 702–727. **44**
- Baker, H. G. 1983. *Ceiba pentandra*. En: D. H. Janzen (ed.). Costa Rican natural history. Univ. Chicago Press, Chicago. p. 212–215. **44**
- Baker, H. G., B. J. Harris. 1959. Bat pollination of the silk-cotton tree, *Ceiba pentandra* (L) Gaerth. (Sensu Lato), Ghana. J. West African Sci. Assoc. 5: 1–9. **44**
- Baker, H. G., I. Baker. 1983. A brief historical reviews of the chemistry of floral nectar. En: B. Bentley, T. Elias (eds.). The biology of nectaries. Columbia University Press, New York. p. 126–152. **51**
- Baker, H. G., R. W. Cruden e I. Baker. 1971. Minor parasitism in pollination biology and its community function: the case of *Ceiba acuminata*. BioScience. 21(22): 1127–1129. **44–46, 51**
- Barret, S. C. H., J. R. Kohn. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. En: D. A. Falk, K. E. Holsinger (eds.). Genetics and conservation of rare plants. Oxford University Press, New York. p. 3–30. **7, 57**
- Bawa, K. S. 1990. Plant–pollinator interactions in tropical rainforests. Annu. Rev. Ecol. Syst. 21: 399–342. **6–7, 57**
- Becker, P., J. S. Moure, F. J. A. Peralta. 1991. More about euglossine bees in Amazonian forest fragments. Biotropica. 23(4): 586–591. **10–11, 46**
- Bierregaard Jr., R. O., P. Stouffer. 1997. Understory birds and dynamic habitat mosaics in Amazonian rainforests. En: W. F. Laurance, R. O. Bierregaard Jr. (eds.). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. Univ. of Chicago Press, Chicago, Illinois. p. 138–155. **11**
- Bierregaard Jr., R. O., T. E. Lovejoy, V. Kapos, A. A. dos Santos, R. W. Hutchings. 1992. The biological Jr., dynamics of tropical rainforest fragments. Bioscience. 42(11): 859–866. **7**
- Bierzuchudek, P. 1981. Pollination limitation of plant reproduction effort. Am. Nat. 117: 838–840. **56, 60**
- Bonaccorso, F. J., T. J. Gush. 1987. Feeding behaviour and foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: an experimental study. J. An. Ecol. 56: 907–920. **49**
- Bond, W. J. 1995. Assessing the risk of plant extinction due to pollinator and disperser failure. En: J. H. Lawton y R. M. May (eds.). Extinction rates. Oxford University Press, Oxford. p. 131–146. **7, 13, 15, 57, 61**
- Bronson, F. H. 1989. Mammalian reproductive biology. University of Chicago Press, Chicago. 325 p. **51**
- Bronstein, J. L. 1995. The plant-pollinator landscape. En: L. Hansson, L. Fahrig, G. Merriam (eds.). Mosaic landscapes and ecological processes. Chapman & Hall, Londres. p. 256–288. **15, 53, 57**

- 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. **11–12, 14, 46, 48**
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. Arch. Met. Geoph. Biocl. Ser. B. 36: 297–316. **19**
- Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney, E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. p. 277–303. **19**
- Bullock, S. H., A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. Biotropica. 22(1): 22–35. **19, 54**
- Cane, J. H. 2001. Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? Conservation Ecology. 5(1): 3. (en línea) URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art3>. **57**
- Carvalho, C. T. 1960. Das visitas de morcegos às flôres (Mammalia: Chiroptera). An. Acad. Brasil. Cienc. 32(3): 359–377. **44**
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez, P. Dávila. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in central Mexico. Am. J. Bot. 86(4): 534–542. **61**
- Cascante, A., M. Quesada, J. J. Lobo, E. A. Fuchs. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. Conserv. Biol. 16(1): 137–147. **6, 10, 15, 57–58**
- Ceballos, G., A. García. 1995. Conserving Neotropical biodiversity: the role of dry forests in western México. Conserv. Biol. 9(6): 1349–1353. **62**
- Ceballos, G., A. García, P. Rodríguez. 1994. Plan de manejo de la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala. Fundación Ecológica de Cuixmala-UNAM. México, D. F. **19**
- Ceballos, G., A. Miranda. 1986. Los mamíferos de Chamela, Jalisco. Manual de campo. UNAM, México, D. F. 436 p. **19**
- Ceballos, G., T. H. Fleming, C. Chávez, J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, México. J. Mammal. 78(4): 1220–1230. **52**
- Charlesworth, D., B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18: 237–268. **7**
- Cifelli, L. R. 1996. Application of fitted polynomial functions to modelling contours derived from mammalian mandibular and dental morphology. Amer. Mid. Nat. 136(2): 367–384. **33, 49**
- Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of north western populations of the long-nosed bats *Leptonycteris sanborni* Phyllostomidae. An. Inst. Biol. Univ. Autón. México, Ser. Zoología. 62: 181–202. **47**
- Cosson, J.-F., J.-M. Pons, D. Masson. 1999a. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. J. Trop. Ecol. 15(4): 515–534. **12–14, 16–17, 46–47**
- Cosson, J.-F., S. Ringuet, O. Claessens, J. C. de Massary, A. Dalecky, J. F. Villiers, L. Granjon, J. M. Pons. 1999b. Ecological changes in recent land-bridge islands in French Guiana, with emphasis on vertebrate communities. Biol. Conserv. 91(2–3): 213–222. **13, 48–49**
- Costin, B. J., J. W. Morgan, A. G. Young. 2001. Reproductive success does not decline in fragmented populations of *Leucochrysum albicans* subsp. *albicans* var. *tricolor* (Asteraceae). Biol. Conserv. 98(3): 273–284. **47**

- Cox, P. A. 1983. Extinction of the Hawaiian avifauna resulted in a change of pollinators for the iieie, *Freycinetia arborea*. Oikos. 41: 195–199. **7**
- Cox, P. A., T. Elmqvist, E. D. Pierson, W. E. Rainey. 1991. Flying foxes as strong interactors in south Pacific island ecosystems: a conservation hypothesis. Conserv. Biol. 5: 448–454. **7, 16, 61**
- Creswell, J. E. 1990. How and why do nectar-foraging bumblebees initiate movements between inflorescences of wild bergamot *Monarda fistulosa* (Lamiaceae)? Oecologia. 82: 450–460. **58**
- Crome, F. H. J., G. C. Richards. 1988. Bats and gaps: microchiropteran community structure in a Queensland rain forest. Ecology. 69(6): 1960–1969. **12–13**
- Cruzan, M. B. 2001. Population size and fragmentation thresholds for the maintenance of genetic diversity in the herbaceous endemic *Scutellaria montana* (Lamiaceae). Evolution. 55: 1569–1580. **7**
- Cunningham, S. A. 2000a. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. Proc. R. Soc. Lond. B. 267(1448): 1149–1152. **6, 16, 18, 22, 56**
- Cunningham, S. A. 2000b. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in mallee woodland. Conserv. Biol. 14: 758–768. **10, 15–16**
- Dafni, A. 1992. Pollination ecology. A practical approach. Oxford University Press, New York. 250 p. **44**
- Davis, W. B., J. R. Dixon. 1976. Activity of bats in a small village clearing near Iquitos, Peru. J. Mammal. 57(4): 747–749. **23**
- Dayanandan, S., J. Dole, K. Bawa, R. Keseli. 1999. Population structure delineated with microsatellite markers in fragmented populations of a tropical tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). Mol. Ecol. 8: 1585–1592. **57**
- Dick, C. W. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. Proc. R. Soc. Lond. B. 268: 2391–2396. **10–11, 15, 46, 57**
- Didham, R. K. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. Trends Ecol. Evol. 11: 255–260. **50**
- Donaldson, J., I. Nänni, C. Zachariades, J. Kemper. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterved shrublands of South Africa. Conserv. Biol. 16(5): 1267–1276. **8, 10–11, 15–16, 46**
- Eguiarte, L., C. Martínez del Río, H. Arita. 1987. El néctar, el polen como recursos: El papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H. B. K.) Dugand. Biotropica. 19(1): 74–82. **8, 44–46**
- Ellstrand, N. C. 1992. Gene flow by pollen: implications for plant conservation genetics. Oikos. 63: 77–86. **7**
- Ellstrand, N. C., D. R. Elam. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 24: 217–242. **7**
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, D. Merrit, Jr. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rainforest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. Ecography. 16: 309–318. **12–14, 18, 46**
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, D. Merrit, Jr. 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. Ecography. 17: 229–241. **18**
- Estrada, A., R. Coates-Estrada. 2001a. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. Ecography. 24: 94–102. **18, 46**
- Estrada, A., R. Coates-Estrada. 2001b. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, México. J. Trop. Ecol. 17(5): 627–646. **11–12, 14, 46**
- Estrada, A., R. Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. Biol. Conserv. 103(2): 237–245. **11–12, 14**
- Faegri, K., L. van der Pijl. 1979. Principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford. **17, 44**

- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annu. Rev. Ecol. Syst. 24: 487–515. **6**
- Fenton, M. B. 1997. Science and the conservation of bats. J. Mammal. 78(1): 1–4. **13**
- 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. **12–14**
- Fenton, M. B., T. H. Kunz. 1977. Movements and behaviour. En: R. J. Baker, J. K. Jones, Jr., D. C. Carter (eds.). Biology of bats of the New World: family Phyllostomidae, part II. Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ. 13: 351–364. **23**
- Fischer, E. A., F. A. Jimenez, M. Sazima. 1992. Polinização por morcegos em duas espécies de Bombacaceae na Estação Ecológica de Juréia, São Paulo. Rev. Bras. Bot. 15(1): 67–72. **44**
- Fleming, T. H., D. L. Veneable, L. G. Herrera. 1993. Opportunism vs. specialization: the evolution of dispersal strategies in fleshy-fruited plants. En: T. H. Fleming, A. Estrada (eds.). Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht, Netherlands. p. 107–120. **48**
- Fleming, T. H., E. T. Hooper, D. E. Wilson. 1972. Three central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. Ecology. 53(4): 555–569. **47, 49, 52–53**
- Fleming, T. H., V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. J. Mammal. 75(4): 845–851. **16, 44**
- Frankie, G. W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator-plant coevolution. En: L. E. Gilbert, P. H. Raven (eds.). Coevolution of animals and plants. University of Texas Press, Austin, Texas. p. 192–209. **45**
- Fuchs, E. J., J. A. Lobo and 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. **27, 44, 57, 59**
- Gascon, C., T. E. Lovejoy, R. O. Bierregaard, Jr., J. R. Malcolm, P. C. Stouffer, H. L. Vasconcelos, W. F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher, S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. Biol. Conserv. 91(2–3): 223–229. **13, 49**
- Ghazoul, J., K. A. Liston, T. J. B. Boyle. 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. J. Ecol. 86: 462–473. **6, 10, 15, 56**
- Ghazoul, J., M. McLeish. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. Plant Ecol. 153: 335–345. **10–11, 15**
- Gorresen, P. M., M. R. Willig. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. J. Mammal. 85(4): 688–697. **11–14, 48**
- Goverde, M., K. Schweizeer, B. Baur, A. Erhard. 2002. Small-scale habitat fragmentation affects pollinator behaviour: experimental evidence from calcareous grasslands. Biol. Conserv. 104: 293–299. **6, 10, 46, 55, 58, 62**
- Granjou, L., J. F. Cosson, J. N. Judas, S. Ringuet. 1996. Influence of tropical rainforest fragmentation on mammal communities in French Guiana: early trends. Acta Oecol. 17: 673–684. **18**
- Gribel, R., P. E. Gibbs, A. L. Queiroz. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. J. Trop. Ecol. 15(3): 247–263. **44**
- Grindal, S. D., R. M. Brigham. 1999. Impacts of forest harvesting on habitat use by foraging insectivorous bats at different spatial scales. Ecoscience. 6(1): 25–34. **12**

- Hall, P., S. Walker, K. Bawa. 1996. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pithecellobium elegans*. Conserv. Biol. 10(3): 757–768. 7
- Heinrich, B. 1979. Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. Oecologia. 40: 235–245. 58
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming, P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. Ecology. 56(4): 841–854. 16, 44, 48, 53
- 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. 8
- Herrera, L. G., C. Martínez-del-Río. 1998. Pollen digestion by New World bats: effects of processing time and feeding habits. Ecology. 79(8): 2828–2838. 51
- Heschel, M. S., K. N. Paige. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*). Conserv. Biol. 9: 126–133. 6
- Horner, M. A., T. H. Fleming, C. T. Sahley. 1998. Foraging behaviour and energetics of nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). J. Zool. (London). 244(4): 575–586. 7, 47
- Howell, D. J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. Comp. Biochem. Physiol. 48: 263–296. 49, 51
- Howell, D. J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and the host plants. Am. Nat. 114(1): 23–49. 54
- Inouye, D. W. 1980. The terminology of floral larceny. Evolution. 61(5): 1251–1253. 45
- Jacquemyn, H., R. Brys, M. Hermy. 2002. Patch occupancy, population size and reproductive success of a forest herb (*Primula elatior*) in a fragmented landscape. Oecologia. 130: 617–625. 7
- Janzen, D. H. 1987. Insect diversity of a Costa Rican dry forest: why keep it, and how? Biol. J. Linn. Soc. 30: 343–356. 6
- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. Conserv. Biol. 2: 359–366. 6, 10, 15–16, 18, 46, 50, 56–58
- Johnson, S. D., P. R. Neal, C. I. Peter, T. J. Edwards. 2004. Fruiting failure and limited recruitment in remnant populations of the hawkmoth-pollinated tree *Oxyanthus pyriformis* subsp. *pyriformis* (Rubiaceae). Biol. Conserv. 120: 31–39. 6
- Jurgens, M. H. 1982. Animal feeding and nutrition. 5a. ed. Kendall/Hunt Publishing Co., Iowa. 549 p. 51
- Karron, J. D. 1989. Breeding systems and levels of inbreeding depression in geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (Fabaceae). Am. J. Bot. 76: 331–340. 57
- Kattan, G. H., H. Alvarez-López. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes. En: J. Schelhas, R. Greenberg (eds.). Forest patches in tropical landscapes. Ed. Island Press, Washington, D. C. p. 3–18. 6
- Kearns, C. A., D. W. Inouye, N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. Annu. Rev. Ecol. Syst. 29: 83–112. 47, 61
- Kearns, C. A., D. W. Inouye. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. BioScience. 47(5): 297–307. 7, 16, 61
- Keller, M. E., S. H. Anderson. 1992. Avian use of habitat configurations created by forest cutting in southeastern Wyoming. Condor. 94: 55–65. 6

- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. Ecology. 70: 1715–1725. **60**
- Koopman, K. F. 1993. Order Chiroptera. En: D. E. Wilson, D. M. Reeder (eds.). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. p. 137–241. **48**
- Kremen, C., T. Ricketts. 2000. Global perspectives on pollination disruptions. Conserv. Biol. 14(5): 1226–1228. **6, 16**
- Kruess, A., T. Tscharntke. 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. Science. 264: 1581–1584. **6**
- Kurta, A., T. H. Kunz, K. A. Nagy. 1990. Energetics and water flux of free-ranging big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during pregnancy and lactation. J. Mammal. 71: 59–65. **51**
- La Val, R. K. 1970. Banding returns and activity periods of some Costa Rican bats. South. Nat. 15(1): 1–10. **23, 25, 51**
- Lamont, B. B., P. G. L. Klinkhamer, E. T. F. Witkowski. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodie*- a demonstration of the Allee effect. Oecologia. 94: 446–450. **7, 56–57**
- Laurance, W. F. 1990. Comparative responses of five arboreal marsupials to tropical forest fragmentation. J. Mammal. 71: 641–653. **11, 13, 48**
- Laurance, W. F., R. O. Bierregaard, Jr. (eds.). 1997. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Univ. of Chicago Press, Chicago, Illinois. **6, 16**
- Laurance, W. F., R. O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, R. K. Didham, A. P. Smith, A. L. Lynam, V. M. Viana, T. E. Lovejoy, K. E. Sieving, J. W. Sites, Jr., M. Andersen, M. D. Tocher, E. A. Kramer, C. Restrepo, C. Moritz. 1997. Tropical forest fragmentation: synthesis of a diverse and dynamic discipline. En: W. F. Laurance, R. O. Bierregaard, Jr. (eds.). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Univ. of Chicago Press, Chicago, Illinois. **48**
- Launer, A. E., D. D. Murphy. 1994. Umbrella species and the conservation of habitat fragments—a case of a threatened butterfly and a vanishing grassland ecosystem. Biol. Conserv. 69: 145–153. **7**
- 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. Biol. Conserv. 88(3): 333–345. **12–13**
- Law, B. S., M. Lean. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. Biol. Conserv. 91: 201–212. **7–8, 10–14, 46**
- Lee, T. D., F. A. Bazzaz. 1986. Maternal regulation of fecundity: non-random ovule abortion in *Cassia fasciculata*. Oecologia. 68: 459–465. **59**
- Lemke, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. Ecology. 65(2): 538–548. **23, 25, 48–51, 58**
- Lemke, T. O. 1985. Pollen carrying by the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. Biotropica. 17(2): 107–111. **48**
- Lennartsson, T. 2002. Extinction thresholds an disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations. Ecology. 83(11): 3060–3072. **6, 10**
- Lobo, J. A., M. Quesada, K. E. Stoner, E. J. Fuchs, Y. Herrerías-Diego, J. Rojas-Sandoval, G. Saborio-Rodríguez. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. Am. J. Bot. 90(7): 1054–1063. **20–21, 44, 53–54, 57**

- Lott, E. J. 1985. Listados florísticos de México III. Estación de Biología de Chamela, Jalisco. UNAM, México, D. F. 19
- 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. 19
- Lovejoy, T. E., R. O. Bierregaard, A. B. Rylands, J. R. Malcolm, C. E. Quintela, L. H. Harper, K. S. Brown, Jr., A. H. Powell, A. V. H. Powell, H. O. R. Schubert, M. B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazonian forests fragments. En: M. E. Soulé (ed.). Conservation biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer Asoc., Massachusetts. p. 257–285. 60
- Martin, F. W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. Stain Techniques. 34: 125–128. 25
- McCullagh, P., J. A. Nelder. 1989. Generalized linear models. 2a. ed. Chapman & Hall, London. 24–25
- Medellin, R. A., M. Equihua, M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. Conserv. Biol. 14(6): 1666–1675. 11–14, 46, 48–49
- Menges, E. S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in fragmented prairie species. Conserv. Biol. 5(2): 158–164. 7, 57–58
- Mistry, S., G. F. McCracken. 1990. Behavioural response of the Mexican free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis mexicana*, to visible and infra-red light. An. Behav. 39: 598–599. 22
- Morgan, J. W. 1999. Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. Conserv. Biol. 13(2): 266–273. 6
- Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. Ecology. 59: 716–723. 25, 50
- Morrison, D. W. 1980. Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. J. Mammal. 61(1): 20–29. 25, 50
- Mosquin, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. Oikos. 22: 398–402. 46
- Muñoz-Saba, Y., A. Cadena, J. O. Rancel-Ch. 1997. Ecología de los murciélagos antófilos del sector La Curia, Serranía La Macarena (Colombia). Rev. Acad. Col. Cienc. Exact. Fis. Nat. 81(21): 473–486. 44
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. En: J. Schelhas, R. Greenberg (eds.). Forest patches in tropical landscapes. Island Press, Washington. p. 19–36. 6, 13
- Murren, C. J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. J. Ecol. 90(1): 100–107. 10–11, 46
- Myers, N. 1986. Tropical deforestation and a megaextinction spasm. En: M. E. Soulé (ed.). Conservation biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer Asoc., Massachusetts. p. 394–409. 7, 61
- Nakamura, R. R. 1986. Maternal investment and fruit abortion in *Phaseolus vulgaris*. Am. J. Bot. 73: 1049–1057. 59
- Nason, J. D., P. R. Aldrich, J. L. Hamrick. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. En: W. F. Laurance, R. U. Bierregaard, Jr. (eds.). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. Univ of Chicago Press, Chicago, Illinois. 7
- Nassar, J. M., N. Ramírez, O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. Am. J. Botany. 84(7): 918–927. 16

- Nobel, P. S., E. Quero. 1986. Environmental productivity and indices for a Chihuahuan desert plant *Agave lechuguilla*. Ecology. 67: 1–11. **61**
- Nowak, R. M. 1994. Walker's bats of the world. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. **28, 51**
- Offerman, H. L., V. N. Dale, S. M. Pearson, O. Bierregaard, Jr., R. V. O' Neill. 1995. Effects of forest fragmentation on Neotropical fauna: current research and data availability. Environ. Rev. 3: 109–211. **18**
- Olesen, J. M., S. K. Jain. 1994. Fragmented plant populations and their lost interactions. En: V. Loeschcke, J. Tomiuk, S. K. Jain, S. K. Birkhäuseur (eds.). Conservation genetics. Basel. p. 417–426. **6, 15, 57**
- Oostermeijer, J. G. B., S. H. Luijten, Z. V. Krenova, H. C. M. den Nijs. 1998. Relationships between population and habitat characteristics and reproduction of the rare *Gentiana pneumonanthe* L. Conserv. Biol. 12: 1042–1053. **47**
- Palacios-Guevara, C. 2002. Polinización natural, sistema de apareamiento y éxito reproductivo de *Ceiba grandiflora* en un bosque tropical caducifolio de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores-Iztacala. México, D. F. 42 p. **17–18, 21, 39, 55–57**
- 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. Biol. Conserv. 94: 335–340. **10, 15, 60**
- Parra-Tabla, V., S. Magaña-Rueda. 2000. Effects of deforestation on the reproductive ecology of *Oncidium ascendens* (Orchidaceae). Tropical bees management and diversity. En: P. Munn (ed.). Proceedings of the VI international conference on tropical bees. San José, Costa Rica, IBRA, Cardiff, UK, en prensa. **10, 46**
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. En: C. M. Herrera, O. Pellmyr (comps.). Plant-animal interactions. An evolutionary approach. Blackwell Science. p. 157-184. **17**
- Petit, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curacao, Netherlands Antilles. Biotropica. 27: 538–541. **16**
- Powell, A. H., G. V. N. Powell. 1987. Populations dynamics of male euglossine bees in Amazonan forest fragments. Biotropica. 19: 176–179. **8, 10–11, 46**
- Quesada, M., E. J. Fuchs, J. A. Lobo. 2001. Pollen load size, reproductive success, and progeny kinship of a naturally pollinated flowers of the tropical dry forest tree *Pachira quinata* (Bombacaceae). Am. J. Bot. 88(11): 2113–2118. **56, 61**
- Quiroz, D. L., M. S. Xelhuantzi, M. C. Zamora. 1986. Análisis palinológico del contenido gastrointestinal de los murciélagos *Glossophaga soricina*, *Leptonycteris yerbabuena* de las grutas de Juxtlahuaca, Guerrero. INAH, México, D. F. **44**
- Ramírez-Pulido, J., M. A. Armella. 1987. Activity patterns of neotropical bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Guerrero, México. South. Nat. 32(3): 363–370. **23, 48**
- Rathcke, B. J. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. En: L. Real (ed.). Pollination biology. Academic Press, New York. p. 305–329. **53**
- Rathcke, B. J., E. S. Jules. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. En: G. K. Veeresh, R. U. Shaanker, K. N. Ganeshiah (eds.). Pollination in tropics. Proc. Int. Symp. Pollin. Trop. IUSSI, Bangalore. **6–7, 61**



- Rocha, O. J., G. Aguilar. 2001. Reproductive biology of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (Guana-caste) in Costa Rica : a comparison between trees left in pastures and trees in continuous forest. Am. J. Bot. 88(9): 1607–1614. **10**
- Rosas-Guerrero, V. M. 2000. Hábitos alimentarios de *Glossophaga soricina* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Chamela, Jalisco, México. Proyecto de Servicio Social, Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, México, D. F. 29 p. **51, 53**
- Rose, J. N. 1895. Report on a collection of plants made in the states of Sonora and Colima, Mexico, by Dr. Edward Palmer, in the years 1890 and 1891. Contributions from the U. S. National Herbarium. 1: 293–392. **17, 20–21**
- Roulston, T. H., J. H. Cane, S. L. Buchmann. 2000. What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? Ecol. Monogr. 70: 617–643. **49**
- Sánchez-Hernández, C. 1978. Registro de murciélagos para el estado de Jalisco, México. An. Inst. Biol. Univ. Aut. México, Ser. Zoología. 49(1): 249–256. **28, 48**
- SAS. 2001. SAS. User's guide: statistics. Release 8.2. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina. **23, 27**
- Sahley, C. T., M. A. Horner, T. H. Fleming. 1993. Flight speeds and mechanical power outputs in the nectar feeding bat , *Leptonycteris curasoae*. J. Mammal. 74: 594–600. **47**
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs, C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. Conserv. Biol. 5(1): 18–32. **55, 58, 60**
- Sazima, M. e I. Sazima. 1978. Bat pollination of the passion flower, *Passiflora mucronata*, in southeastern Brazil. Biotropica. 10(2): 100–109. **69**
- Schulke, B., N. M. Waser. 2001. Long-distance pollinator flights and pollen dispersal between populations of *Delphinium nuttallianum*. Oecologia. 127: 239–245. **10, 15–16, 46**
- Schulze, M. D., N. E. Seavy, D. F. Whitacre. 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(1): 174–184. **12, 14**
- SEDESOL (Secretaría de Desarrollo Social). 1994. Norma oficial mexicana NOM-059-ECOL-1994, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. Diario Oficial. 438: 2–60. **48, 62**
- SEMARNAP, INE, CONABIO. 1995. Reservas de la Biósfera, otras áreas naturales protegidas de México. INE, CONABIO. p. 50–52. **19**
- Shull, A. M. 1988. Endangered and threatened wildlife and plants; determination of endangered status for two long-nosed bats. Federal Register. 53: 38456–38460. **62**
- Sih, A., M. Baltus. 1987. Patch size, pollinator behaviour, and pollinator limitation in catnip. Ecology. 68: 1679–1690. **50**
- Silva, S. S. P. D., A. L. Peracchi. 1999. Visits of bats to flower of *Lafloensia glyptocarpa* (Lythraceae) Rev. Brasil. Biol. 59(1): 19–22. **44**
- Silva, T. G., R. H. Pine. 1969. Morphological and behavioural evidence for the relationship between the bat genus *Brachyphylla* and the Phyllostominae. Biotropica. 1: 10–19. **51**
- Simberloff, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. Annu. Rev. Ecol. Syst. 19: 473–511. **7**

- Somanathan, H., R. M. Borges. 2000. Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. Biol. Conserv. 94: 234–256. **10, 46**
- Sork, V. L., J. Nason, D. R. Campbell, J. F. Fernandez. 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. Trends Ecol. Evol. 14: 219–224. **57**
- Spears, E. E. 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosoma virginianum* and *Opuntia stricta*. J. Ecol. 75: 351–362. **8, 10, 15–16, 46**
- Steffan-Dewenter, I., U. Münzenberg, T. Tschardt. 2001. Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. Proc. R. Soc. Lond. B. 268: 1685–1690. **10, 15–16, 46, 56**
- Steffan-Dewenter, I., T. Tschardt. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. Oecologia. 121(3): 432–440. **10, 16, 46, 56–57**
- Steiner, K. E. 1993. Has *Ixianthes* (Scrophulariaceae) lost its special bee? Pl. Syst. Evol. 185: 7–16. **7**
- 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. p. 151–171. **56, 59**
- Stephenson, A. G., M. Quesada, C. D. Schlichting, J. A. Winsor. 1995. Consequences in variation in pollen load size. En: C. Hosch, A. G. Stephenson (eds.). *Experimental and molecular approaches to plant biosystematics*. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Mo. p. 233–244. **56**
- Stokes, M. E., C. S. Davis, G. G. Koch. 2000. *Categorical data analysis using the SAS system*. 2a. ed. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina. **24–25, 27**
- Stoner, K. E. 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. En: F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete, M. Quesada-Avedaño (eds.). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 379–395. **28–29, 48, 52–53, 59**
- Stoner, K. E., K. A. O.-Salazar, R. C. R.-Fernández, M. Quesada. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. Biodiv. Conserv. 12: 357–373. **47**
- Sutherland, S., L. F. Delph. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit set. Ecology. 65: 1093–1104. **56**
- Tamsitt, J. R., D. Valdivieso. 1961. Notas sobre actividades nocturnas y estados de reproducción de algunos quirópteros de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 9: 219–225. **25, 50**
- Templeton, A. R., K. Shaw, E. Routman, S. K. Davis. 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. Ann. Missouri Bot. Gard. 77: 13–27. **7**
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. En: M. E. Soulé (ed.). *Conservation biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer Assoc., Massachusetts. p. 330–344. **7, 61**
- Todd, F. E., O. Bretherick. 1942. The composition of pollen. J. Econ. Entomol. 35(3): 312–317. **51**
- Tschapka, M. 2003. Pollination of the understory palm *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* by hovering and perching bats. Biol. J. Linn. Soc. 80: 281–288. **22**
- Tschapka, M., O. von Helversen. 1999. Pollinators of syntopic *Marcgravia* species in Costa Rican lowland rain forest. Bats and opossums. Plant Biol. 1(4): 382–388. **22**
- Turner, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. J. Appl. Ecol. 33(2): 200–209. **6, 11, 13, 48**

- 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. **48**
- Unión Mundial para la Naturaleza. 1999. Listas de fauna de importancia para la conservación en Centroamérica, México: listas rojas, listas oficiales, especies en apéndices CITES. Sistema de Integración Centroamericana. Dirección Ambiental, con el apoyo técnico de UICN ORMA, WWF Centroamérica. Ed. Sanabria, San José, Costa Rica. **48, 62**
- Valiente-Banuet, A., M. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martinez, L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 12(1): 103–119. **16**
- Vaquero, F., F. J. Vences, P. García, L. Ramírez, M. Pérez. 1989. Mating systems in rye: variability in relation to the population and plant density. *Heredity.* 62: 17–26. **57**
- Waser, N. M., M. V. Price. 1991. Outcrossing distance effects in *Delphinium nelsonii*: pollen loads, pollen tubes, and seed set. *Ecology.* 72: 171–179. **56**
- Washitani, I. 1996. Predicted genetic consequences of strong fertility selection due to pollination loss in an isolated population of *Primula sieboldi*. *Conserv. Biol.* 10(1): 59–64. **57**
- Watkins, L. C., J. K. Jones, Jr., H. H. Genoways. 1972. Bats of Jalisco, México. *Special Publ. Tex. Tech Univ.* 1: 3–44. **28**
- Webster, W. D. 1983. Systematics and evolution of bats of the genus *Glossophaga*. Ph. D. Thesis. Texas Tech. Univ., Austin, Texas. ix+332 p. **48**
- Webster, W. D., J. K. Jones, Jr. 1982. A new subspecies of *Glossophaga commissarisi* (Chiroptera: Phyllostomidae) from western México. *Occasional Papers of the Museum, Texas Tech University.* 76: 1–6. **29**
- Whelan, R. J., R. L. Goldingay. 1989. Factors affecting fruit set in *Telopea speciosissima* (Proteaceae): the importance of pollen limitation. *J. Ecol.* 77: 1123–1134. **56**
- 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. **6, 11, 13, 57**
- Wilcock, C., R. Neiland. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends Pl. Sci.* 7(6): 270–277. **61**
- Wilson, D. E., C. F. Ascorra, S. Solari. 1996. Bats as indicators of habitat disturbance. En: D. E. Wilson, A. Sandoval (eds.). *Manu: the biodiversity of southeastern Peru.* Smithsonian Inst., Washington, D. C. p. 613–626. **16**
- Young, A., T. Boyle, T. Brown. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol. Evol.* 11(10): 413–418. **6–7, 50**
- Zimmerman, M. 1982. Optimal foraging, plant density and the marginal value theorem. *Oecologia.* 49: 148–153. **17, 48**

## ANEXO I

Consequences of tropical dry forest fragmentation on pollinator activity, reproductive success and mating patterns of trees in Costa Rica and México

## Consequences of tropical dry forest fragmentation on pollinator activity, reproductive success and mating patterns of trees in Costa Rica and México

*Mauricio Quesada\**, *Kathryn E. Stoner<sup>†</sup>*, *Jorge A. Lobo\*\**,  
*Eric J. Fuchs\*\**, *Yvonne Herrerias\** and *Victor Rosas\**

\*Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 21, San Patricio, Jalisco, México 48980

\*\*Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica

<sup>†</sup>e-mail: kstoner@cariari.ucr.ac.cr

---

Over the last decade several studies have proposed that tropical trees are particularly vulnerable to forest fragmentation because they are mainly pollinated by animals, occur at low densities, present self-incompatibility systems and express high rates of outbreeding. Forest fragmentation is likely to decrease pollinator activity and this in turn may decrease pollen flow, increase endogamy and eventually produce a high differentiation among remnant populations.

In this study we determine the effects of forest fragmentation in conjunction with the effects of flowering phenology on the abundance of pollinators, natural pollination, reproductive success and the genetic structure of trees of

---

**Keywords:** Fragmentation, tropical dry forest, pollination, mating patterns, Costa Rica, México, reproductive success.

the family Bombacaceae in the dry forests of Costa Rica and Mexico. First, we determined the relationship between the abundance of bat pollinators with respect to the phenology of trees in continuous populations in Guanacaste, Costa Rica and Chamela, Mexico. We also determined the relationship between the species of pollen carried by bats and the species of bats during a year of study in Chamela. In addition, we videotaped flowers of trees using night vision cameras to quantify bat visitation rate to flowers and the species of pollinators. Second, we evaluated the relationship between the deposition of pollen with respect to the production of fruits and seeds in natural populations of *Pachira quinata* and *Ceiba grandiflora*. Finally, we compared fruit set and genetic relatedness within progenies in two conditions to evaluate the effect of forest fragmentation on the reproduction of *Pachira quinata* and *Ceiba grandiflora*: (a) isolated trees were separated by more than 500 m from other adult conspecifics and located in disturbed sites and (b) trees from continuous populations consisted of groups of 20 or more reproductive individuals per hectare surrounded by undisturbed mature forest and were located within the Guanacaste Conservation Area, Costa Rica and the Chamela-Cuixmala Biosphere, Mexico. In addition, to evaluate flowering phenology on the same tree species, individuals were classified as: (a) trees with synchronous flowering and (b) trees with asynchronous flowering, based on the date of their flowering peak.

The results of our study indicate that there is a relationship between the abundance of nectivorous bats and the flowering pattern of Bombacaceous trees in Guanacaste and Chamela. In Chamela, the pollen from trees of the family Bombacaceae is found on nectivorous bats during six months of the year. *Glossophaga soricina* and *Leptonycteris curacao* are the most important pollinators of Bombacaceous trees at Chamela. *Glossophaga soricina* is significantly affected by forest fragmentation. In continuous populations of *Ceiba grandiflora*, 10% of the flowers develop into fruit. On average, flowers with more than 450 pollen grains on the stigma always develop into fruit whereas flowers with less than 100 pollen grain abort. The population of *Ceiba grandiflora* studied is predominantly outcrossing and seeds within fruits are sired by several donors, indicating that the pollinators visit several trees within one night. Similarly, in continuous populations of *Pachira quinata*, only 6% of the flowers develop into mature fruits. Flowers with more than 400 pollen grains on the stigma always developed into mature fruits whereas flowers that received less than 200 grains never matured fruits. Half of the pollen grains transferred to a flower stigma germinated and developed pollen tubes to the base of the style. The number of pollen grains on a stigma explained 34% of the variation in seed number per fruit and the number of seeds produced per fruit is positively correlated with the size of the seeds. In *Pachira quinata*, 6% of the flowers set fruit in trees from continuous populations whereas only 3% of the flowers developed fruit in isolated trees. However, total fruit production per tree is apparently not affected by habitat fragmentation because isolated trees tend to produce more flowers. Seed

production per fruit was not affected by forest fragmentation. Fruit set is not affected by the flowering phenology of trees but it is mainly influenced by factors associated with forest fragmentation. A genetic analysis revealed that the progeny of trees from continuous populations is produced under higher levels of outcrossing and is sired by more pollen donors than trees in isolation. The same effect is observed in trees with synchronous flowering. The degree of relatedness of the progeny of isolated trees is greater than the progeny of trees in continuous populations. The mating patterns of trees in the family Bombacaceae are also affected by the species and behaviour of pollinators.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA

## ANEXO II

Effects of forest fragmentation on the Colima long-nosed bat (*Musonycteris harrisoni*) foraging in tropical dry forest of Jalisco, Mexico



---

BIOTROPICA 34(3): 462–467 2002

## Effects of Forest Fragmentation on the Colima Long-nosed Bat (*Musonycteris harrisoni*) Foraging in Tropical Dry Forest of Jalisco, Mexico<sup>1</sup>

---

### ABSTRACT

We determined the effect of forest fragmentation on the nectarivorous Colima long-nosed bat (*Musonycteris harrisoni*) by observing foraging behavior of this species in disturbed and undisturbed forests on the flowers of *Ceiba grandiflora* (Bombacaceae). The study was conducted in the area of the Chamela–Cuixmala Biosphere Reserve in Jalisco, México. *Musonycteris harrisoni* was observed visiting flowers during six nights (88 visits), exclusively in undisturbed forest. This species feeds on the nectar and serves as a pollinator of *C. grandiflora*.

---

### RESUMEN

Determinamos el efecto de la fragmentación del bosque sobre el murciélago trompudo de Harrison (*Musonycteris harrisoni*) observando el comportamiento de forrajeo de esta especie en bosque perturbado y no perturbado en las flores de *Ceiba grandiflora* (Bombacaceae). Se realizó el estudio en la región de la Reserva de la Biosfera Chamela–Cuixmala en Jalisco, México. Se observó *M. harrisoni* visitando flores durante seis noches (88 visitas), exclusivamente en bosque no perturbado. Esta especie se alimenta del néctar y sirve como polinizador para *C. grandiflora*.

*Key words:* bat foraging; forest fragmentation; indicator species; Mexico; *Musonycteris harrisoni*; nectarivore; pollinator; tropical dry forest.

SEVERAL STUDIES HAVE DEMONSTRATED that the composition and abundance of bats are negatively affected by forest fragmentation and perturbation (Fenton *et al.* 1992, Brosset *et al.* 1996, Cosson *et al.* 1999,

---

<sup>1</sup> Received 1 March 2002; revision accepted 7 May 2002.

Law *et al.* 1999, Medellín *et al.* 2000, Schuize *et al.* 2000), while others have demonstrated the importance of corridors that facilitate movements between fragments (Estrada *et al.* 1993). Moreover, habitat fragmentation has been identified as one of the primary elements leading to the disruption of pollinators (Kremen & Ricketts 2000), and some authors have reported that fruit set is reduced in disturbed areas, presumably because of reduced pollinator activity (Powell & Powell 1987, Sih & Baltus 1987, Jennersten 1988, Aizen & Feinsinger 1994, Cunningham 2000, Fuchs *et al.* in press). A change in pollinator activity due to forest fragmentation also has been associated with changes in mating patterns of trees, which can negatively affect the number of sires and offspring quality (Quesada *et al.* 2001, Cascante *et al.* 2002, Fuchs *et al.* in press); however, with the exception of one study on the blossom bat (*Syconycteris australis*) in Australia (Law & Lean 1999), there is a general lack of information concerning the effects of forest fragmentation on the foraging ecology of vertebrate pollinators (Kremen & Ricketts 2000). The current study was designed to identify the frequency and time spent foraging by the nectarivorous Colima long-nosed bat or banana bat (*Musonycteris harrisoni*) in disturbed areas and undisturbed forests through observations of their foraging behavior on the flowers of the tree *Ceiba grandiflora* (Bombacaceae).

*Musonycteris harrisoni* is endemic to the tropical dry forest in west-central Mexico and is restricted to the states of Colima, Guerrero, Jalisco, and Michoacán (Koopman 1993). This species was first described by Schaldach and McLaughlin (1960) 42 years ago. Except for taxonomic, distributional, and morphological descriptions (Winkelman 1962, Goodwin 1969, Jones & Carter 1976, 1979, Ramírez-P. *et al.* 1977, Sánchez 1978, Webster *et al.* 1982, Baker *et al.* 1989, Cifelli 1996), no information exists about the ecology of this species. *Musonycteris harrisoni* is considered a threatened species (Unión Mundial para la Naturaleza 1999), but there is no information on its demography or abundance. Based on anecdotal evidence, this species is thought to consume pollen, nectar, and insects found in banana flowers (Schaldach & McLaughlin 1960, Villa-R. 1966); however, no direct observations of its foraging behavior or diet have been reported. Furthermore, bananas are not native to the Neotropics and are patchily distributed in the region of Colima and Jalisco, occurring only where they are cultivated.

Our study was designed to quantify the effect that forest fragmentation has on the foraging behavior of *M. harrisoni* and to document nectar consumption of this species. Since a few previous studies have shown that pollinators are adversely affected by forest fragmentation (review in Kremen & Ricketts 2000) we hypothesized that the presence and number of *M. harrisoni* visits would be less for flowers found on trees in disturbed habitats than for those found on trees in undisturbed forest.

The study was conducted in the central Pacific coast of Mexico within and surrounding the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve (ca 19°30'N, 105°03'W). This 13,200 ha reserve is located between Puerto Vallarta, Jalisco and Manzanillo, Colima (Ceballos & García 1995). The predominant vegetation in this area is tropical dry forest, which is characterized by a rainy season from the middle of June through October and an extended dry season from November through May. Average annual rainfall is 750 mm and the average temperature is 25°C (Bullock 1995). Two main habitats have been described in this area, upland and arroyo forest (Lott *et al.* 1987).

To examine the effects of forest fragmentation on the foraging behavior of *M. harrisoni*, the flowers of *C. grandiflora* (Bombacaceae), which are known to be visited by several nectarivorous bats (Quesada *et al.* 2001, Stoner in press, Stoner *et al.* in press), was used for observation. Foraging behavior was recorded for flowers found on trees in disturbed habitats and flowers on trees in undisturbed forest. A tree was considered to be in a disturbed habitat if it was surrounded by agricultural fields or pastures, was isolated, or had less than three reproductive conspecifics within an area of 100 × 100 m (1 ha), and was separated by more than 2 km from other conspecifics. Trees in disturbed sites were located along Highway 200 between the towns of Careyes and José María Morelos. Trees from undisturbed areas consisted of groups of ten or more reproductive individuals per hectare surrounded by undisturbed mature forest and were located within the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve. Four undisturbed populations separated from each other by at least 8 km were sampled in different watersheds within the reserve.

*Ceiba grandiflora* Rose (Bombacaceae) is a small tree (<12 m and 60 cm DBH [diameter at breast height]) that is only known from the tropical dry forest in the states of Jalisco and Colima, Mexico (Rose 1895). Cream-colored hermaphroditic flowers are borne at the end of branches and anthesis occurs at sunset. Flowers are perfect, actinomorphic, contain 5 petals (9.8–12.2 cm), 1 style (6–7 cm), and 5 anthers (5–6 cm). Each individual tree produces flowers over a prolonged period in the dry season from December through May.

TABLE 1. Number of trees, flowers, and nights filmed for each habitat condition and number of nights that *M. harrisoni* was observed.

| Condition   | Trees | Flowers | Nights filmed | Nights observed | Total visits |
|-------------|-------|---------|---------------|-----------------|--------------|
| Disturbed   | 15    | 25      | 20            | 0               | 0            |
| Undisturbed | 19    | 34      | 30            | 6               | 88           |

Flowers were videotaped three to four nights each week from February through May 2001, using a Sony Digital Handycam DCR-PC 100 camcorder adapted to a Dark Invader Owl Super Gen 2 pocketoscope with a laser illuminator (MSE, Inc., St. Charles, Missouri). Videotaping began at sunset before anthesis and continued for 4 hours and 30 minutes. For each flower that was filmed, the following information was collected: (1) number of visits; (2) duration of each visit; (3) frequency of contact by the bats to the flower's stigma or anthers; and (4) the form by which they arrived at the flower (hovering or landing). The number of open flowers on the tree filmed and the number of open flowers in conspecifics within a 1 ha area (100 × 100 m) of the filmed tree also were recorded. Although this may appear to be an impossible task, because the number of open flowers per tree was relatively small (1–10) and flowering occurred during the dry season when more than 80 percent of the species were leafless, it was feasible to obtain this information.

The three bat species observed visiting *C. grandiflora* flowers were distinguished based on their relative size and body proportions in comparison to the length of the flower petals and reproductive parts. *Leptonycteris curasoae* weighs 20–30 g with a forearm measuring 46–57 mm (Nowak 1994) and *Glossophaga soricina* weighs 8–11 g with a forearm measuring 36–38 mm (Alvarez *et al.* 1991). Although *M. harrisoni* is similar in weight to *G. soricina* (12–13 g; the forearm is larger (43–49 mm; KES, pers. obs.). The most important diagnostic characteristic of this rare species is the elongated rostrum, which is more than one-half the total length of the skull and longer than the rostrum of any other related genus except for *Platalina* from South America (Nowak 1994).

In addition to night filming, we also evaluated the abundance of *M. harrisoni* in undisturbed forest using mist nets. Ground-level mist net sampling was conducted 2 days per week, for a total of 100 nights from June 2000 through June 2001, in trails and natural openings within the forest of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve. Every 15 days, we sampled in designated areas within upland and arroyo forest, and the remaining sampling nights each month were randomly selected to include different areas within the reserve. One 12 m, one 9 m, and one 6 m mist net were opened for four hours beginning at dusk on each sample night. Both nocturnal videotaping and mist net sampling were conducted on nights with little moonlight due to the potential negative effect of moonlight on bat foraging activity (Morrison 1978a, b).

In 50 nights of video recording (225 hours), 25 flowers from 15 trees were filmed in disturbed areas (90 hours) and 34 flowers from 19 trees were filmed in undisturbed forest (135 hours; Table 1). *Musonycteris harrisoni* was observed visiting flowers during 6 nights in three of the four watersheds, from March through May, for a total of 88 floral visitations (Table 2). This rare nectarivorous bat was found to exclusively forage in flowers on trees in undisturbed forest. *Musonycteris harrisoni* was not observed visiting flowers on trees in disturbed areas during the 20 nights of filming. The sympatric nectarivorous species *G. soricina* and *L. curasoae* also were observed visiting the same flowers. On two nights, however, *M. harrisoni* made up more than 50 percent of the visitations (Table 1). No relationship was observed between the number of bat visits and the number of open flowers on the tree or the number of open flowers on conspecific trees within a 1 ha area (Table 1). *Musonycteris harrisoni* arrived at the flower and hovered in front of it while inserting the entire snout to drink nectar. This species was never observed consuming pollen from the anthers. The duration of each flower visit was 0.51 sec ± 0.21 SD ( $N = 88$ ). In 99 percent of the visits, contact was made with the anthers; in 81 percent, contact was made with the stigma; and in 81 percent, contact was made with the stigma and anther.

During 400 hours of mist netting (1200 net hours), only two *M. harrisoni* were captured, one in upland forest and the other in arroyo forest. One nonreproductive adult female with pollen on its face from the tree *Ipomea* sp. was captured in arroyo forest in February and one nonreproductive adult female with no pollen on its body was captured in upland forest in August.

TABLE 2. Number of bat visits per night (i.e., 4 h 30 min of filming beginning at dusk) for each flower that was visited by *Musonycteris harrisoni*, number of visits for other bat species, number of open flowers on the tree observed, and number of open flowers on conspecific trees within a 1 ha area. All flowers that received visits from *M. harrisoni* were located in trees from continuous forest. *M. h.* = *M. harrisoni*; *G. s.* = *Glossophaga soricina*; and *L. c.* = *Leptonycteris curasoae*.

| Date     | Species      |              |              | F1/tree | F1/ha <sup>a</sup> |
|----------|--------------|--------------|--------------|---------|--------------------|
|          | <i>M. h.</i> | <i>G. s.</i> | <i>L. c.</i> |         |                    |
| 9 March  | 23           | 22           | 1            | 4       | 6                  |
| 13 March | 9            | 37           | 0            | 1       | 1                  |
| 16 March | 5            | 4            | 23           | 1       | 3                  |
| 20 March | 46           | 13           | 26           | 5       | 4                  |
| 22 March | 4            | 12           | 18           | 1       | 0                  |
| 18 May   | 1            | 3            | 1            | 2       | 0                  |
| Total    | 88           | 91           | 69           |         |                    |

<sup>a</sup> Not including open flowers on the filmed tree.

Our study demonstrated for the first time that forest fragmentation negatively affects the foraging behavior of a bat pollinator in the Neotropics. We found that the bat endemic to the tropical dry forest of Mexico, *M. harrisoni*, is limited to forage in undisturbed forest. In contrast, the sympatric nectarivore *G. soricina* has been reported to forage and fly in disturbed areas (Lemke 1984, 1985) and *L. curasoae* is known to migrate latitudinally (Cockrum 1991), presumably passing through and foraging in fragmented landscapes. *Musonycteris harrisoni* apparently differs from these other nectarivorous bats by its being restricted to forage in undisturbed forest.

Our study is the first to describe the feeding activity of *M. harrisoni* under natural conditions. A phylogenetic study of the family Phyllostomidae based on morphological, chromosomal, and biochemical data concluded that *M. harrisoni* is part of the Glossophagini tribe (Baker *et al.* 1989). It has been assumed that this bat is nectarivorous like other species of this taxon. In addition, a comparative study of the mandibular and dental morphology of a sample of New World leaf-nose bats (Phyllostomidae) suggested that the shape of the dental arcade of *M. harrisoni* is comparable to the long, slender snout of nectar-feeding specialists (Cifelli 1996); however, no previous empirical evidence has demonstrated the feeding ecology of *M. harrisoni*. Our data indicate that this species feeds on the nectar and serves as a pollinator of *C. grandiflora*.

Our data from mist netting suggest that *M. harrisoni* is a rare bat (i.e., only two individuals captured in 1200 net hours) in this area; however, more extensive mist netting needs to be conducted to determine if *M. harrisoni* is flying higher than ground level, thus accounting for its very low capture rate in our study. The nectarivorous bat *L. curasoae* is rarely captured in ground-level mist nets at Chamela even when it is quite abundant (Stoner in press). In addition, abundance of *M. harrisoni* should also be evaluated by searching potential roost sites. Since this species is present in the region at least from February through August, coinciding with the period in which the *L. curasoae* population in the Chamela region is lowest (Stoner *et al.* in press), this nectarivore may be an important pollinator for many other species in the tropical dry forest of this region. It has been documented that other nectarivorous bats use more than 20 species of trees and shrubs as nectar resources (and likely serve as pollinators) in the tropical dry forest in the Chamela area (Stoner in press, Stoner *et al.* in press), and it is likely that *M. harrisoni* utilizes many of these species as well.

Although the concept of indicator species (species sensitive to habitat degradation or contamination) has been widely debated (Meffe & Carroll 1994), the fact that *M. harrisoni* is endemic to the area and only found foraging in undisturbed forest suggests that this species may be an appropriate indicator species of the tropical dry forest ecosystem in this region of Mexico. The presence of *M. harrisoni* likely indicates an undisturbed ecosystem; however, the absence of this species does not necessarily indicate a disturbed habitat without extensive sampling (i.e., due to low abundance). Future studies should evaluate nocturnal activity of *M. harrisoni* to determine if foraging activity of this species occurs later at night, thus accounting for the low abundance observed in the nocturnal filming and mist netting (which occurred for 4 hours and 30 minutes after sunset).

The tropical dry forest in Jalisco, Mexico has been identified as a critical geographical region for the conservation of biodiversity based largely on number of endemic species and species richness (Ceballos & García 1995); however, few empirical ecological studies have provided evidence that demonstrates species interactions. To develop a conservation strategy for the protection of dry forests in Mexico, it is important to identify and understand species interactions that contribute to the maintenance of this endangered ecosystem. Our study is the first step in identifying the role of *M. harrisoni* as a pollinator in this endangered ecosystem.

We gratefully acknowledge that this research was supported by grants from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Mexico (to MQ, KES, and JAL (31826-N), the Dirección General de Asuntos del Personal Académico at the Universidad Nacional Autónoma de México (to MQ, KES, and JAL (IN213999), and the International Foundation for Science (to MQ (D/26)17-2). We thank the Fundación Cuixtla A. C. for logistical support. We thank Y. Herrerías, C. Palacios, K. A. O.-Salazar, and R. C. R.-Fernández for valuable assistance in the field. This manuscript was improved by comments from T. H. Kunz, J. Stanford, and R. M. Timm.

- AIZEN, M. A., AND P. FEINSINGER. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330–351.
- ALVAREZ, J., M. R. WILLIG, J. KNOX JONES JR., AND W. D. WEISTER. 1991. *Glossophaga soricina*. Mammal Species 379: 1–7.
- BAKER, R. J., C. S. HOOD, AND R. L. HONEYCUTT. 1989. Phylogenetic relationships and classification of the higher categories of the New World bat family Phyllostomidae. *Syst. Zool.* 38: 228–238.
- BRESEET, A., P. CHARLES-DOMINIQUE, A. COCKLE, J. F. COSSON, AND D. MASSON. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Can. J. Zool.* 74: 1974–1982.
- BULLOCK, S. H. 1995. Plant reproduction in Neotropical dry forest. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*, pp. 277–303. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- CASCANTE, A., M. QUESADA, J. A. LOBO, AND E. J. FUCHS. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree, *Samaná saman*. *Conserv. Biol.* 16: 1–11.
- CERBALLOS, G., AND A. GARCÍA. 1995. Conserving Neotropical biodiversity: The role of dry forests in western Mexico. *Conserv. Biol.* 9: 1349–1353.
- CIFELLI, L. R. 1996. Application of fitted polynomial functions to modeling contours derived from mammalian mandibular and dental morphology. *Am. Midl. Nat.* 136: 367–384.
- COCKRUM, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats *Leptonycteris saburni* Phyllostomidae. *An. Inst. Biol. UNAM, México Ser. Zool.* 62: 181–202.
- COSSON, J. F., J. M. PONS, AND D. MASSON. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 15: 515–534.
- CUNNINGHAM, S. A. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1149–1152.
- ESTRADA, A., R. COATES-ESTRADA, AND D. MERRIT. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rainforest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16: 309–318.
- FENTON, M. B., L. ACHARYA, D. AUDET, M. B. C. HICKEY, C. MERRIMAN, M. K. OHRST, D. M. SYME, AND B. ADKINS. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24: 440–446.
- FUCHS, E. J., J. A. LOBO, AND M. QUESADA. 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.* In press.
- GOODWIN, G. G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico. In the American Museum of Natural History. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 14: 1–270.
- JENNERSTEN, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conserv. Biol.* 2: 359–366.
- JONES, J. K., JR., AND D. C. CARTER. 1976. Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. In R. J. Baker, J. K. Jones Jr., and D. C. Carter (Eds.), *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae*, part 1, pp. 7–38. Special Publications of the Museum 10. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas.
- , AND ———. 1979. Systematic and distributional notes. In R. J. Baker, J. K. Jones Jr., and D. C. Carter (Eds.), *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae*, part 3, pp. 7–11. Special Publications of the Museum 16. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas.
- KOOPMAN, K. F. 1993. Order Chiroptera. In D. E. Wilson and D. M. Reeder (Eds.), *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, 2nd edition, pp. 137–241. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- KREMEN, C., AND T. RICKETTS. 2000. Global perspectives on pollination disruptions. *Conserv. Biol.* 14: 1226–1228.
- LAW, B. S., J. ANDERSON, AND M. CHIDEL. 1999. Bat communities in a fragmented forest landscape on the southwest slopes of New South Wales, Australia. *Biol. Conserv.* 88: 333–345.
- , AND M. LEAN. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. *Biol. Conserv.* 91: 201–212.

- LEWKE, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* 65: 538–548.
- . 1985. Pollen carrying by the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. *Biotropica* 17: 107–111.
- LOFF, E. J., S. H. BULLOCK, AND J. A. SOLIS-MAGALLANES. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228–235.
- MEDALLIN, R. A., M. EQUIHUA, AND M. A. AMIN. 2000. Bat diversity and abundance in Neotropical rainforests. *Conserv. Biol.* 14: 1666–1675.
- MIDGEL, G. K., AND C. R. CARROLL. 1994. Principles of conservation biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MORRISON, D. W. 1978a. Influence of habitat on foraging distances of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. *J. Mammal.* 59: 622–624.
- . 1978b. Lunar phobia in a Neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Anim. Behav.* 26: 852–855.
- NUWAYK, R. M. 1994. Walker's bats of the world. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- POWELL, H. A., AND G. POWELL. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19: 176–179.
- QUEVEDO, M., K. E. STONER, J. A. LOPEZ, E. FUCIN, Y. HERRERIAS, AND V. ROSAS. 2001. Consequences of tropical dry forest fragmentation on pollinator activity, reproductive success and mating patterns of trees in Costa Rica and México. In K. N. Ganeshaiah, R. Uma Shaanker, and K. S. Bawa (Eds.), *Tropical ecosystems: Structure, diversity and human welfare. Proceedings of the International Conference on Tropical Ecosystems: Structure, Diversity and Human Welfare*, pp. 204–206. Oxford and IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi, India.
- RAMIREZ-P., J., A. MARTÍNEZ, AND G. URBANO. 1977. Mamíferos de la Costa Grande de Guerrero, México. *An. Inst. Biol. UNAM, México Ser. Zool.* 48: 243–292.
- ROSE, J. N. 1895. Report on a collection of plants made in the states of Sonora and Colima, Mexico, by Dr. Edward Palmer, in the years 1890 and 1891. *Contrib. U.S. Natl. Herb.* 1: 293–392.
- SANCHEZ, C. 1978. Registro de murciélagos para el Estado de Jalisco, México. *An. Inst. Biol. UNAM, México Ser. Zool.* 49: 249–256.
- SCHALDACH, W. J., AND C. A. McLAUGHLIN. 1960. A new genus and species of glossophagine bat from Colima, Mexico. *Los Angeles County Mus. Contrib. Sci.* 37: 1–8.
- SCHULZE, M. D., N. E. SEAVY, AND D. F. WHITACRE. 2000. A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed Neotropical forest in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica* 32: 174–184.
- SIL, A., AND M. S. BALTUS. 1987. Patch size, pollinator behavior and pollinator limitation in canip. *Ecology* 68: 1679–1690.
- STONER, K. E. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuiximalá. En F. A. Noguera, M. Quesada, J. Vega, and A. García-Aldrete (Eds.), *Historia Natural del bosque caducifolio de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México. In press.
- , K. A. O.-SALAZAR, R. C. R.-FERNÁNDEZ, AND M. QUESADA. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris cursonae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodiv. Conserv.* In press.
- UNION MUNDIAL PARA LA NATURALEZA. 1999. Listas de fauna de importancia para la conservación en Centroamérica y México: listas rojas, listas oficiales y especies en apéndices CITES. Sistema de Integración Centroamericana. Dirección Ambiental, con el apoyo técnico de UICN ORMA y WWF Centroamérica. Ediciones Sanabria, San José, Costa Rica.
- VILLA, R. B. 1966. Los murciélagos de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- WEBSTER, W. D., L. W. ROBBINS, R. L. ROBBINS, AND R. G. BAKER. 1982. Comments on the status of *Misonycteris harrisoni* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Occas. Pap. Mus. Texas Tech Univ.* 78: 1–5.
- WINKELMAN, J. R. 1962. Mammal records from Guerrero and Michoacán, Mexico. *J. Mammal.* 43: 108–109.

Kathryn E. Stoner<sup>2</sup>, Mauricio Quesada, Víctor Rosas-Guerrero

Instituto de Ecología  
Departamento de Ecología de los Recursos Naturales  
Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia  
Apartado Postal 27–3 Xangari  
Morelia, Michoacán, México 58089

and Jorge A. Lobo  
Universidad de Costa Rica  
Escuela de Biología  
San Pedro, Costa Rica

<sup>2</sup> Corresponding author: e-mail: kstoner@oikos.unam.mx

### ANEXO III

Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the Neotropical tree *Ceiba grandiflora*

Mauricio Quesada · Kathryn E. Stoner ·  
Victor Rosas-Guerrero · Carolina Palacios-Guevara ·  
Jorge A. Lobo

## Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*

Received: 2 December 2002 / Accepted: 26 February 2003 / Published online: 28 March 2003  
© Springer-Verlag 2003

**Abstract** In the tropical dry forest of the central Pacific coast of Mexico the pollination and reproductive success of the bombacaceous tree *Ceiba grandiflora* was negatively affected by habitat disruption. Two of the three bat species that function as effective pollinators for this species (*Glossophaga soricina* and *Musonycteris harrisoni*) visited flowers found in trees in disturbed habitats significantly less than trees found in undisturbed habitats. A similar pattern was observed for the effective bat pollinator, *Leptonycteris curasoae*; however the difference was not significant. The three nectarivorous bats that functioned as effective pollinators of *C. grandiflora* also visited flowers to exclusively feed on pollen by biting or pulling off an anther (see Fig. S1 of Electronic Supplementary Material). The number of pollen grains deposited on stigmas from flowers in undisturbed areas was significantly greater than from flowers in disturbed habitats. The greater visitation rate and the greater number of pollen grains deposited on flowers from trees in undisturbed forest resulted in a significantly greater fruit set for trees in these areas. Our study demonstrates the negative effect that habitat disruption has on bat pollinators in tropical dry forest ecosystems and documents the negative consequences for the plants they pollinate.

**Electronic Supplementary Material** Supplementary material is available for this article if you access the article at <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-003-1234-3>. A link in the frame on the left on that page takes you directly to the supplementary material.

**Keywords** Habitat fragmentation · Pollination decline · Phyllostomid bats · Plant reproductive success · Plant–animal interactions

### Introduction

Habitat disruption and forest fragmentation are likely to affect plant–animal interactions at pollination and seed dispersal stages (Feinsinger 1987; Bawa 1990; Aizen and Feinsinger 1994; Ghazoul et al. 1998; Cunningham 2000a; Cascaete et al. 2002). Moreover, forest fragmentation may reduce the population size of plants which often results in the loss of genetic variation and fixation of deleterious alleles due to high levels of genetic drift and inbreeding depression (Charlesworth and Charlesworth 1987; Ellstrand and Elam 1993; Young et al. 1996; Nason et al. 1997).

Animals that move genetic material (pollen or seeds) between fragments can help reduce the negative effects of forest fragmentation (Young et al. 1996). The abundance and movement of animal vectors and density of reproductive trees is expected to affect the quantity and quality of pollen flow and seed dispersal (Nason et al. 1997). This, in turn, is likely to affect the genetic structure and mating patterns of plants in fragmented landscapes, especially in the case of outcrossing species. Therefore, gene flow between fragments promoted by pollinators will reduce the rate of fixation of alleles obtained from genetic drift (Charlesworth and Charlesworth 1987; Ellstrand 1992; Ellstrand and Elam 1993).

M. Quesada (✉) · K. E. Stoner · V. Rosas-Guerrero ·  
C. Palacios-Guevara  
Centro de Investigaciones en Ecosistemas,  
Universidad Nacional Autónoma de México,  
Apartado Postal 27–3 (Xangari), 58089 Morelia,  
Michoacán, Mexico  
e-mail: mquesada@oikos.unam.mx

J. A. Lobo  
Escuela de Biología,  
Universidad de Costa Rica,  
San Pedro, Costa Rica



Bats are especially important pollinators because of their ability to carry pollen over short or long distances resulting in outcrossing between unrelated trees and promoting gene flow in a fragmented landscape (Heithaus et al. 1975; Bawa 1990; Flemming and Sosa 1994). In addition, bats are key pollinators of several economically important species in the neotropics including many species from the families Agavaceae, Bombacaceae and Cactaceae (Nobel and Quero 1986; Casas et al. 1999; Quesada et al. 2001). Several studies that have evaluated the effect of forest fragmentation on the diversity and abundance of bats have concluded that habitat disruption negatively affects bat communities (Brosset et al. 1996; Cosson et al. 1999; Medellín et al. 2000; Schütze et al. 2000; Estrada and Covates-Estrada 2002). However, none of these studies have focused specifically on nectarivorous bats or documented the consequences that the disruption of these pollinators may have on the reproduction of plants.

Many of the studies examining the effect of forest fragmentation on pollinators and reproductive success of plants have worked with herbaceous plants and most of them have been conducted in grasslands, woodlands and shrublands in temperate or subtropical zones (Sih and Baltus 1987; Spears 1987; Jennersten 1988; Aizen and Feinsinger 1992; Ghazoul et al. 1998; Steffan-Dewenter and Tscharntke 1999; Cunningham 2000a, 2000b; Somanathan and Borges 2000; Steffan-Dewenter et al. 2001; Donaldson et al. 2002; Murren 2002). Moreover, the great majority of studies looked at insect-pollinated plants. Studies in the tropics that have evaluated the effect of forest fragmentation on pollinator activity have used genetic estimates of gene flow to infer pollinator behavior. These studies suggest an apparent increase in distance of pollen movement by animal vectors between fragmented habitats. However, the genetic diversity of the progeny of trees in fragments tends to decrease as a result of a reduction in the number of pollen donors (Aldrich and Hamrick 1998; Dayanandan et al. 1999; Sork et al. 1999; Dick 2000; Cascaete et al. 2002; White et al. 2002; Fuchs et al. 2003). Therefore, more studies need to directly relate the behavior and movement of pollinators with plant reproductive success and gene flow of tropical trees.

Our study was designed to document the effect of forest disruption on pollinator visitation and plant reproductive success of the bat-pollinated tropical dry forest tree *Ceiba grandiflora*. Our objectives include: (1) determine the effects of forest disruption on the diversity and abundance of effective pollinators, (2) compare pollinator activity in disturbed areas with undisturbed forest, (3) compare the amount of pollen deposited on flowers found in disturbed and undisturbed forest, and (4) compare the reproductive success of *C. grandiflora* in disturbed and undisturbed forest.

## Materials and methods

### Study area and study species

The study was conducted between February 2001 and April 2002 in the central Pacific coast of Mexico within and surrounding the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve (ca. 19°30'N, 105°03'W). This reserve is located approximately between Puerto Vallarta, Jalisco and Manzanillo, Colima and has an extension of 13,200 ha. The predominant vegetation type in this region is tropical dry forest with an average annual rainfall of 750 mm and a marked dry season from November until June (Bullock 1995).

*Ceiba grandiflora* Rose (Bombacaceae) is a neotropical tree (8–12 m high) endemic to the tropical dry forest of the states of Jalisco and Colima in central western Mexico. This is a deciduous species which begins flowering at the end of the rainy season in December and continues flowering until May or June (Lobo et al. 2003). The flowers are hermaphroditic with five filaments and a single central style. Anthesis occurs at dusk and the flowers last for only one night. Fruits are dehiscent and seeds are wind dispersed (Rose 1895). Each ovary contains 120 (SD 6) ovules. The breeding system of this species is predominately outcrossing, although selfing is possible to some degree (i.e. 3%: Pablos-Guevara 2002).

### Selection of trees

Trees were evaluated in two habitat conditions in our study. A tree was considered in a disturbed habitat if it was surrounded by agricultural fields or pastures, and had less than three reproductive conspecifics per hectare. Trees in disturbed sites were located along Highway 200 between the towns of Careyex and Puerto Vallarta and were separated by a minimum of 5 km. Trees from undisturbed habitat consisted of groups of ten or more reproductive individuals per hectare surrounded by undisturbed mature forest and were located within the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve. Four undisturbed populations separated by at least 8 km were sampled in different watersheds within the reserve.

### Diversity, abundance and visitation rates

The diversity, abundance, and activity of the night visitors were recorded using a Sony Digital Handycam DCR-PC 100 camcorder adapted to a Dark Invasor Owl Super Gen 2 pocketoscope with a laser illuminator (MSE, St. Charles, Mo.). The camera was placed sufficiently close to the flower to allow clear vision of the anthers and stigma. Videotaping began at sunset (right before anthesis) and continued for 4.5 h, which corresponds to peak foraging times of most phyllostomid bats (Fenton and Kunz 1977). The following data were collected for each pollinator visit: (1) species; (2) duration of visit; (3) if contact was made with the stigma or anthers; and (4) if pollen or nectar was fed upon. If the snout of the bat was inserted into the flower corolla we assumed the bat was feeding on nectar. If the anther was bitten or pulled off, we assumed the bat was feeding on pollen. The three bat species observed visiting *C. grandiflora* flowers were distinguished based on their relative size and body proportions in comparison to the length of the flower petals and reproductive parts. *Leptonycteris curasoae* weighs 20–30 g with a forearm measuring 46–57 mm and *Glossophaga virens* weighs 8–11 g with a forearm measuring 36–38 mm (Nowak 1994). Although *Musonycteris harrisii* is similar in weight to *G. soricina* (12–13 g) the forearm is larger (41–43 mm; Nowak 1994). Flowers were filmed for 1–3 nights a week alternating habitat condition (i.e. disturbed and undisturbed) from February to May 2001 and February to April 2002. In 64 nights of video recording (35.1 h), 35 flowers (from 15 trees (1–3 flowers/tree)) were filmed in disturbed habitat (158 h) and 43 flowers (6–3 flowers/tree) from 29 trees were filmed in undisturbed habitat (194 h). To estimate potential pollen resources within the area, each

night the number of open flowers on the focal tree and conspecifics within a 500 m<sup>2</sup> radius were counted.

To compare time spent per flower for each bat species we conducted an analysis of covariance (GLM, SAS 2001) with time per visit as the response variable, species as the independent variable, and the total number of flowers within a 500 m<sup>2</sup> radius as a covariate. To determine if the number of bat visits depended upon habitat condition, the total number of visits of each bat species each night was used as the dependent variable. Because the scale and distribution of this variable does not follow a normal distribution, we used a generalized linear model using a Poisson distribution for the dependent variable and the logarithmic function as a link function using the GENMOD procedure from SAS (Stokes et al. 2000). A scaling parameter was calculated to improve the fit of the residuals to the Poisson distribution because the data were over-dispersed (McCullagh and Nelder 1989). The model used tree condition as the categorical independent variable. The number of visits of other bat species, and the number of open flowers in conspecific trees within a 500 m<sup>2</sup> radius were used as covariates. We used a type III likelihood ratio to determine if habitat condition significantly affected the number of visits per flower per night. In the GENMOD procedure from SAS (Stokes et al. 2000), Type III statistics are calculated for each principal effect as the difference of two log likelihood models with and without the effect. This statistic has a chi-square distribution and the degrees of freedom are calculated as the difference in the number of parameters between models (McCullagh and Nelder 1989; Stokes et al. 2000).

#### Natural pollination and reproductive success

To determine the effect of forest disruption on natural pollination, we collected 39 styles from flowers from 13 trees in undisturbed sites and 49 styles from 16 trees in disturbed sites. Styles were only collected from flowers that initiated fruit development. Styles were preserved in formalin and alcohol (FAA) and then fixed and stained using Martini's (1959) aniline blue technique. Pollen grains on the stigmatic surface were counted with epifluorescent microscopy. Similar to the previous statistical analysis, we conducted a generalized linear model using a Poisson distribution adjusted for over dispersion (Stokes et al. 2000) to assess whether the number of pollen grains deposited on the stigma varied between habitat condition (i.e. disturbed and undisturbed). The model uses tree condition as the independent variable and the number of pollen grains as the response variable.

To evaluate reproductive success of *C. grandiflora*, we estimated fruit set by documenting flower and fruit production from 17 trees in disturbed and 18 trees in undisturbed habitat. We counted the number of flowers and fruits produced by each tree every 7 days. We estimated the total flower production of each individual as the area under the distribution obtained by the number of flowers produced versus time (Fuchs et al. 2003). The total number of fruits produced by each tree was the maximum fruit produced during the fruiting season. Fruit set was calculated for each tree as the number of fruits produced/number of flowers. A binary logistic regression was used to analyze the effect of habitat

condition on fruit set (Stokes et al. 2000). The model uses tree condition as the independent variable and the logit of fruit set as the response variable.

## Results

A total of 1,059 visits in undisturbed habitat were observed and 419 visits in disturbed habitat. Although six flower visitors were observed in undisturbed sites (three species of bats, the marsupial *Marmosa conescens*, and two species of moths), bats made up more than 96.7% of all visits. In disturbed habitat, only two species of bats were observed, accounting for 97.6% of all visits, and one species of moth. *Glossophaga soricina* was the most common bat observed visiting *C. grandiflora* flowers, accounting for 51% of the observed bat visits, followed by *Leptonycteris curasoae* accounting for 43%, and *Musonycteris harrisoni* accounting for 6% ( $n=1,434$  total bat visits).

These three nectarivorous bats were the only effective pollinators because they were the only visitors that made direct contact with the reproductive parts of the flower. Nevertheless, during some visits the bats bit or broke off the anther in a form of "pollinivory" (Table 1; Fig. S1 of electronic supplementary material). In spite of the fact that *G. soricina* spent significantly more time per flower visit than the other two species ( $F_{2, 95}=3.0$ ,  $P<0.05$ ), it did not come in contact with the reproductive parts as often as the other two species (Table 1). The number of open flowers within a 500 m<sup>2</sup> radius did not affect the time spent per visit ( $F_{2, 95}=1.12$ ,  $P=0.29$ ).

There were significantly more visits by *G. soricina* in undisturbed than in disturbed habitat (regression coefficient =1.18,  $\chi^2=18.7$ ,  $df=1$ ,  $P<0.001$ ; Fig. 1), and the number of visits were negatively affected by the number of visits of *L. curasoae* (regression coefficient =-0.04,  $\chi^2=7.5$ ,  $df=1$ ,  $P<0.01$ ). In contrast, although *L. curasoae* was observed visiting flowers more frequently in undisturbed than disturbed habitats, this difference was not statistically significant (regression coefficient=0.31,  $\chi^2=0.9$ ,  $df=1$ ,  $P=0.31$ ). The number of visits by *L. curasoae* was negatively affected by the number of visits by *G. soricina* (regression coefficient =-0.045,  $\chi^2=6.8$ ,  $df=1$ ,  $P<0.01$ ). Similar to *G. soricina*, there were significantly more visits by *M. harrisoni* in undisturbed than in

Table 1 Details of floral visitation on *C. ba. grandiflora* in the region of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Jalisco, Mexico. The frequency that nectar or pollen was fed upon, the

frequency of contact with reproductive parts, and the time spent per flower visit for each of the three bat species ( $n$ =number of floral visits)

| Species                                   | Feeding on nectar <sup>a</sup> (%) | Feeding on pollen <sup>b</sup> (%) | Contact with anthers (%) | Contact with stigma (%) | Time (s/flower/visit) |
|-------------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|--------------------------|-------------------------|-----------------------|
| <i>Glossophaga soricina</i> ( $n=728$ )   | 92                                 | 8                                  | 79                       | 45                      | 0.54±0.02             |
| <i>Leptonycteris curasoae</i> ( $n=614$ ) | 93                                 | 7                                  | 98                       | 83                      | 0.45±0.03             |
| <i>Musonycteris harrisoni</i> ( $n=92$ )  | 99                                 | 1                                  | 98                       | 82                      | 0.49±0.07             |

<sup>a</sup> If the snout of the bat was inserted into the flower corolla we assumed the bat was feeding on nectar

<sup>b</sup> If the anther was bitten or pulled off, we assumed the bat was feeding on pollen

<sup>c</sup> Values are means±SE

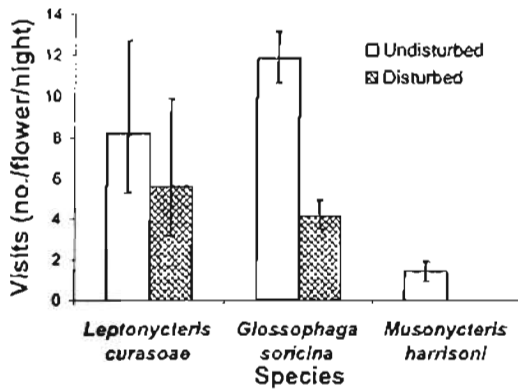


Fig. 1 Average number of bat visits per *Cebu grandiflora* flower per night (LS means  $\pm 95\%$  confidence interval) in disturbed and undisturbed habitat in the region of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Jalisco, Mexico

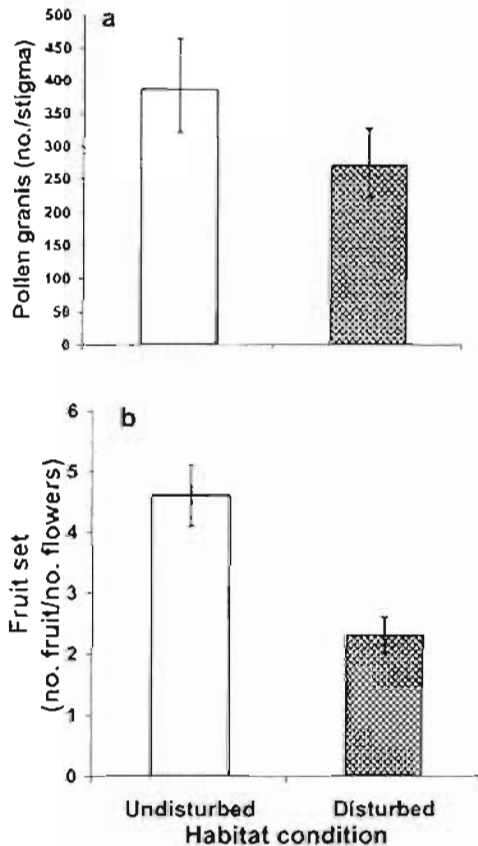


Fig. 2 a Average number of pollen grains deposited onto stigmas (LS means  $\pm 95\%$  confidence interval) and b average fruit set (LS means  $\pm 95\%$  confidence interval) for *Cebu grandiflora* trees found in disturbed and undisturbed habitats in the region of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Jalisco, Mexico

disturbed habitats (regression coefficient  $-27.5$ ,  $\chi^2=8.8$ ,  $df=1$ ,  $P<0.01$ ; Fig. 1); however the number of visits were not affected by either of the other bats.

Significantly more pollen grains were deposited on stigmas from flowers found in undisturbed than those

found within disturbed habitat ( $\chi^2=7.3$ ,  $df=1$ ,  $P<0.007$ ; Fig. 2). Furthermore, fruit set was significantly greater in trees found in undisturbed habitat than in disturbed habitat ( $\chi^2=59.9$ ,  $df=1$ ,  $P<0.0001$ ; Fig. 2).

## Discussion

Our study shows that three nectarivorous bats were the only effective pollinators of *C. grandiflora*. Other nocturnal visitors did not touch the stigma or anthers, and thus cannot be effective pollinators for this species. Several studies have identified other flower visitors as potential pollinators of some bombacaceous trees (Baker et al. 1971; Ayensu 1974; Toledo 1977; Baker 1983; Gribel et al. 1999), nevertheless, our study demonstrates that detailed observations are necessary to better document pollinator behavior and their role in pollination. Moreover, the time spent per visit is not necessarily an indicator of the frequency of contact with reproductive parts, as *G. soricina* spent significantly more time per visit but had less contact with anthers and stigmas than the shorter visits of *L. curasoae* or *M. harrisoni*.

Flowers of *C. grandiflora* found in undisturbed habitat received significantly more pollinator visits than flowers found in trees in disturbed habitat. This observation agrees with some previous studies that have shown that many pollinators are negatively affected by forest fragmentation and that abundance and visitation rates are lower in disturbed areas (Powell and Powell 1987; Aizen and Feinsinger 1994; Cunningham 2000a; Dick 2001; Ghazoul et al. 2001; Steffan-Dewenter et al. 2001; Murren 2002).

The smaller nectarivores, *G. soricina* and *M. harrisoni* were both negatively affected by forest disruption. *Musonycteris harrisoni* was exclusively observed in undisturbed habitat. Although *G. soricina* was observed in disturbed habitat, it was significantly more common in undisturbed areas. The larger nectarivore, *L. curasoae* was found in a similar frequency in disturbed and undisturbed habitats. Even though *L. curasoae* may be the most important effective pollinator (i.e. based on contact with reproductive parts), the reduction in visits by the other two bat species in disturbed habitat appears to have negative consequences on fruit set.

One possible explanation for the foraging differences observed between these bat species is related to the size of home ranges utilized and their capacity to fly, both of which are related to their body sizes. Evidence from the literature indicates that *L. curasoae* is a latitudinal migrant that may cover more than 2,000 km during migration (Cockrum 1991) and may fly as much as 100 km in a single night (Horner et al. 1998). In contrast, *G. soricina* does not migrate (Fleming et al. 1993) and has been reported to use a relatively small home range (2–4 ha, Heithaus et al. 1975; Lemke 1984). Unfortunately, there is no information about home range size or migratory patterns of the endangered endemic bat *M. harrisoni*. Our previous results suggest that this species is

restricted to undisturbed habitat and is found at very low population densities in the study area (Stoner et al. 2002).

Another factor that facilitates the use of *C. grandiflora* flowers in disturbed areas by *L. curasouae* is the fact that this species is a specialist nectarivore and these flowers provide an important resource during the dry season when other bat-pollinated flowers are scarce (Stoner et al. 2003). Each flower produces an average of 600  $\mu$ l nectar per night (Palacios-Guevara 2002), thus, isolated trees may provide valuable sources of food for large-bodied nectar specialists moving between trees in disturbed areas. In contrast, *G. soricina* is a generalist that consumes many other items in the diet besides nectar and pollen and thus allows it to obtain resources within a smaller area. Similar to *L. curasouae*, *M. harrisoni* is a specialist nectarivore, however, its smaller body size likely results in a smaller home range accounting for its absence in disturbed habitat.

In spite of the fact that these three nectarivorous bats are the only effective pollinators of *C. grandiflora*, they also visit the flowers to exclusively feed on pollen. All three species were observed arriving at the flower and biting or pulling off an anther (Table 1; see Fig. S1 of Electronic Supplementary Material). This form of "pollinivory" by bats has not previously been described for any species of plant and it has been assumed that pollen ingestion in nectarivorous bats results from grooming pollen from their face and body (Nowak 1994). Given the importance of pollen in the diet of specialized nectarivores (Howell 1974; Law 1992; Herrera and Martínez del Río 1998), especially to obtain protein, this phenomenon may be common in nectarivorous bats, but previously undescribed. In particular, bombacaceous species are likely an important source of pollen for nectarivorous bats because of the relatively higher percentage of protein compared to other plant families (Roulston et al. 2000).

Our study indicates that habitat disruption negatively affects reproduction in *C. grandiflora*. Significantly fewer pollen grains were deposited on the stigmas of flowers that produced fruits in disturbed than those in undisturbed habitats. Moreover, the probability that a flower produces a fruit was significantly lower in disturbed than undisturbed habitats. These results are similar to those reported by Cunningham (2000a) who found that habitat fragmentation can lead to decline in pollination with subsequent decrease in fruit set in *Acacia brachybotrya* and *Eremophila glabra* in the woodlands of New South Wales, Australia.

One explanation for lower reproductive success in disturbed habitat may be related to the greater number of pollinator visits in undisturbed areas. The pollen deposited resulted from animal-vector dispersion, since the separation and distance between anthers and the stigma rarely allows for self-deposition. Therefore, the greater number of pollen grains deposited on stigmas in undisturbed areas is a result of the greater number of pollinator visits. The flowers of trees in undisturbed areas received an average of 100 pollen grains per flower more than trees in disturbed areas (Fig. 2). Even though flowers within

both habitats received sufficient pollen grains to fertilize all the ovules in the ovary, a greater pollen load size on the stigmas of flowers of undisturbed sites may have resulted in an increase in fruit set. Several studies have demonstrated that the size of the pollen load per pistil is important in determining the probability of fruit abortion and maturation under natural pollination conditions (Sutherland and Delph 1984; Stephenson et al. 1995; Quesada et al. 2001).

Another explanation for lower reproductive success in disturbed habitat may be related to the pattern of pollinator visitation (i.e. the number of trees visited) in disturbed and undisturbed habitats. It has been shown in one hummingbird pollinated plant that pollinators are less abundant in isolated plants, but once the pollinators locate isolated patches they receive more visits (Schulke and Waser 2001). A similar pattern was observed for the bee pollinated tree *Shorea siamensis*, in which bees spent more time foraging in the canopies of isolated trees (Ghazoul and McLeish 2001). Finally, Fuchs et al. (2003) showed that in *Paquiria quinata*, another bombacaceous tree principally pollinated by *G. soricina*, trees within disturbed habitat have a tendency to produce single sired fruits whereas in undisturbed habitat multiple paternity is more common. This suggests that *G. soricina* forages in several different conspecific trees within forests, whereas, in disturbed habitat they concentrate on fewer trees. Since *C. grandiflora* is principally an outcrossing species, visits to flowers in disturbed areas are more likely within isolated individuals that could result in apparently sufficient pollen to produce a fruit, but would result in geitonogamous crosses that are less likely to set fruit. Finally, an alternative explanation for lower reproductive success is that trees in disturbed areas are more resource limited (e.g. areas with soil erosion and decreased water availability) than trees in the forest, and reproductive success might be influenced by environmental factors other than the amount of pollen transferred by pollinators (Stephenson 1992).

Although fruit set is affected by many genetic and environmental factors, our study suggests that reduced pollinator visitation and the consequent reduction in pollen grains deposited on flowers found in disturbed areas may reduce fruit set of *C. grandiflora* by as much as 50%. Moreover, our study demonstrates how forest disruption may differentially affect sympatric pollinator species that are closely related and use the same resource. The endemic dry forest bat *M. harrisoni* and *G. soricina* appear to be vulnerable to habitat disruption. Conservation strategies that involve forest management plans or ecological restoration should consider the changes that habitat disruption may have on the behavior of pollinators and the consequences on the reproductive success and population structure of plants.

**Acknowledgements** We are grateful for support provided by grants from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México, to M.Q., K.E.S. and J.A.L. (31826-N), the Dirección General de Asuntos del Personal Académico at the Universidad Nacional



Autónoma de México to M.Q., K.E.S. and J.A.L. (IN213999), the Programa de Cooperación para el Desarrollo México-Costa Rica to M.Q., K.E.S., and J.A.L. (302CR075), the Vicerrectoría de Investigación at the Universidad de Costa Rica to J.A.L. (III-99-319), and the International Foundation for Science to M.Q. (D/2617-3). V.R.-G. received a scholarship from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y DGEF de UNAM and C.P.-G. received a scholarship from the Programa de Becas para tesis de licenciatura, UNAM. This study was performed in partial fulfillment of the requirements of the M.S. degree of V.R.-G. at the Universidad Nacional Autónoma de México. We thank A. Miranda and M. Valtierra from the Fundación Cufximala A.C. for logistical support and Y. Herrerías, L. Alemán-Figueroa, K.A.O. Salazar, and M.A. Munguía-Rosas for valuable assistance in the field. This manuscript was improved by the helpful comments of two anonymous reviewers.

## References

- Aizen MA, Feinsinger P (1994) Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "chaco serrano". *Ecol Appl* 4:378–392
- Aldrich PR, Hamrick JL (1998) Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281:103–105
- Ayensu ES (1974) Plant and bat interactions in West Africa. *Ann Mo Bot Gard* 61:702–727
- Baker H G (1983) *Ceiba pentandra*. In: Janzen DH (ed) *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago, pp 212–215
- Baker HG, Cruden RW, Baker I (1971) Minor parasitism in pollination biology and its community function: the case of *Ceiba acuminata*. *Bioscience* 21:1127–1129
- Bawa KS (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rainforests. *Annu Rev Ecol Syst* 21:399–342
- Brosset A, Charles-Dominique P, Coekle A, Cosson JF, Masson D (1996) Bat communities and deforestation in French Guiana. *Can J Zool* 74:1974–1982
- Bullock SH (1995) Plant reproduction in neotropical dry forests. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 277–303
- Casas A, Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, Dávila P (1999) Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *Am J Bot* 86:534–542
- Cascante A, Quesada M, Lobo JA, Fuchs EJ (2002) Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conserv Biol* 16:137–147
- Charlesworth D, Charlesworth B (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annu Rev Ecol Syst* 18:237–268
- Cockrum EL (1991) Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats *Leptonycteris saborni* Phyllostomidae. *Ann Inst Biol Univ Nac Auton Mex Ser Zool* 62:181–202
- Cosson JF, Pons JM, Masson D (1999) Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *J Trop Ecol* 15:515–534
- Cunningham SA (2000a) Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proc R Soc Lond Ser B* 267:1149–1152
- Cunningham SA (2000b) Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in mallee woodland. *Conserv Biol* 14:758–768
- Dayanandan S, Dole J, Bawa K, Kesseli R (1999) Population structure delineated with microsatellite markers in fragmented populations of a tropical tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). *Mol Ecol* 8:1585–1592
- Dick C W (2001) Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proc R Soc London Ser B* 268:2391–2396
- Donaldson J, Nanni I, Zachariades C, Kemper J (2002) Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterved shrublands of South Africa. *Conserv Biol* 16:1267–1276
- Ellstrand NC (1992) Gene flow of pollen: implications for plant conservation genetics. *Oikos* 63:77–86
- Ellstrand NC, Elam DR (1993) Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annu Rev Ecol Syst* 24:217–242
- Estrada A, Coates-Estrada R (2002) Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, México. *Biol Conserv* 103:237–245
- Feinsinger P (1987) Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World. *Rev Chil Hist Nat* 60:285–319
- Fenton MB, Kunz TH (1977) Movements and behavior. In: Baker RJ, Jones JK Jr, Carter DC (eds) *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae*, part 2. Texas Tech University Press, Lubbock, Tex., pp 351–364
- Fenton MB, Acharya L, Audet D, Hickey MBC, Merriman C, Obrist MK, Syme DM (1992) Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24:440–446
- Fleming TH, Soxa VJ (1994) Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J Mammal* 75:845–851
- Fleming TH, Nuñez RA, Sternberg LS (1993) Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94:72–75
- Fuchs EJ, Lobo JA, Quesada M (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
- Ghazoul J, McLish M (2001) Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecol* 153: 335–345
- Ghazoul J, Liston KA, Boyle TJB (1998) Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *J Ecol* 86:462–473
- Grübel R, Gibbs EP, Queiroz AI (1999) Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in central Amazonia. *J Trop Ecol* 15:247–263
- Heithaus ER, Fleming TH, Opler PA (1975) Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841–854
- Herrera GL, C Martínez del Río (1998) Pollen digestion by New World bats: effects of processing time and feeding habits. *Ecology* 79:2828–2838
- Horner MA, Fleming TH, Sahley CT (1998) Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curvirostris* (Chiroptera: Phyllostomidae). *J Zool (Lond)* 244:575–586
- Howell DJ (1974) Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comp Biochem Physiol* 48A:263–276
- Jennersten O (1988) Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conserv Biol* 2:359–366
- Law BS (1992) The maintenance nitrogen requirements of the Queensland blossom bat (*Syconycteris australis*) on a sugar pollen diet—is nitrogen a limiting resource? *Physiol Zool* 65:634–648
- Lenke TO (1984) Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* 65:356–363
- Lobo JA, Quesada M, Stoner KE, Fuchs EJ, Herrerías-Dieguez Y, Rojas-Sandoval J, Saborio-Rodríguez G (2003) Phenological patterns of bombacaceous species in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *Am J Bot* (in press)
- Martin LW (1959) Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technol* 34:125–128

- McCullagh P, Nelder JA (1989) *Generalized linear models*, 2nd edn. Chapman and Hall, London
- Medellán RA, Equihua M, Amin MA (2000) Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conserv Biol* 14:1666–1675
- Murren CJ (2002) Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. *J Ecol* 90:100–107
- Nason JD, Aldrich PR, Hamrick JL (1997) Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. In: Laurance WF, Bierregaard, RU Jr (eds) *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp 30–320
- Nobel PS, Quero E (1986) Environmental productivity and indices for a Chihuahuan desert plant *Agave lechuguilla*. *Ecology* 67:1–11
- Nowak RM (1994) *Walker's bats of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland
- Palacios-Guevarra C (2002) Polinización natural, sistema de apareamiento y éxito reproductivo de *Ceiba grandiflora* en un bosque tropical caducifolio de México. Undergraduate thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de estudios superiores Iztacala, Distrito Federal, México
- Powell HA, G Powell (1987) Population dynamics of male englossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19:176–179
- Quesada M, Fuchs EJ, Lobo JA (2001) Pollen load size, reproductive success, and progeny kinship of naturally pollinated flowers of the tropical dry forest tree *Paclura quinata* (Bombacaceae). *Am J Bot* 88:2113–2118
- Rose JN (1895) Report on a collection of plants made in the states of Sonora and Colima, Mexico, by Dr. Edward Palmer, in the years 1890 and 1891. *Contrib US Natl Herb* 1:293–392
- Roulston TH, JH Cane, SI Buchmann (2000) What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? *Ecol Monogr* 70:617–643
- SAS (2001) *SAS user's guide: statistics*, Release 8.2. SAS Institute, Cary, N.C., USA
- Schulke B, NM Waser (2001) Long-distance pollinator flights and pollen dispersal between populations of *Delphinium nuttallianum*. *Oecologia* 127:239–245
- Schulze AD, Neavy NE, Whitacre DF (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* 32:174–184
- Sih A, Baltus M (1987) Patch size, pollinator behaviour, and pollinator limitation in eucalypt. *Ecology* 68:1679–1690
- Somanathan H, Borges RM (2000) Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India. *Biol Conserv* 94:234–256
- Sork VL, Nason J, Campbell DR, Fernandez JF (1999) Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends Ecol Evol* 14:219–224
- Spears EE (1987) Island and mainland pollination ecology of *Centrosoma virginianum* and *Opuntia stricta*. *J Ecol* 75:351–362
- Steffan-Dewenter I, Tschamtkke T (1999) Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121:432–440
- Steffan-Dewenter I, Münzenberg U, Tschamtkke T (2001) Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proc R Soc Lond Ser B* 268:1685–1690
- Stephenson A. G. (1992) The regulation of maternal investment in plants. In: Marshall C (ed) *Environmental physiology and ecology of fruits and seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 151–171
- Stephenson AG, Quesada M, Schlichting CD, Winsor JA (1995) Consequences in variation in pollen load size. In: Hosch C, Stephenson AG (eds) *Experimental and molecular approaches to plant biosystematics*. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Mo., pp 233–244
- Stoner KE, Quesada M, Rosas-Guerrero V, Lobo JA (2002) Effects of forest fragmentation on Colima long-nosed bat (*Myotis harrisoni*) foraging in tropical dry forest in Jalisco, Mexico. *Biotropica* 34:462–467
- Stoner KE, O-Salazar KA, R-Fernández RC, Quesada M (2003) Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodivers Conserv* 12:357–373
- Stokes ME, Davis CS, Koch GG (2000) *Categorical data analysis using the SAS system*, 2nd edn. SAS, Cary, N.C.
- Sutherland S, Delph LJ (1984) On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit set. *Ecology* 65:1093–1104
- Tofedo V, M. (1977) Pollination of some rain forest plants by non-hovering birds in Veracruz México. *Biotropica* 9:262–267
- White GM, Boshier DH, Powell W (2002) Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *Proc Acad Nat Sci USA* 99:2038–2042
- Young A, Boyle T, Brown T (1996) The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol Evol* 11:413–418

#### **ANEXO IV**

**Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat pollinated bombacaceous trees**

## Effects of Forest Fragmentation on Pollinator Activity and Consequences for Plant Reproductive Success and Mating Patterns in Bat-pollinated Bombacaceous Trees<sup>1</sup>

Mauricio Quesada,<sup>2</sup> Kathryn E. Stoner, Jorge A. Lobo,<sup>3</sup> Yvonne Herrerías-Diego, Carolina Palacios-Guevara, Miguel A. Munguía-Rosas, Karla A. O.-Salazar, and Víctor Rosas-Guerrero

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 27-3 (Xangari), Morelia, Michoacán, México 58089

### ABSTRACT

Forest fragmentation and the resulting spatial isolation of tree species can modify the activity of pollinators and may have important implications for the reproductive success and mating systems of the plants they pollinate. The objectives of this study were to (1) evaluate the effect of forest fragmentation on pollinator activity in bat-pollinated bombacaceous trees and (2) determine the effects of forest fragmentation on reproductive success and mating systems of bombacaceous trees. We studied these parameters in three bombacaceous tree species in tropical seasonal forest of Chamela, Jalisco, Mexico, and Osa and Guanacaste, Costa Rica. For *Ceiba aesculifolia*, more visits were observed in fragments by both *Glossophaga soricina* and *Leptonycteris curasoae*. For *Ceiba grandiflora*, *Musonycteris harrisoni* visited flowers exclusively in forest and *G. soricina* visited more flowers in forest than in fragments; no difference was shown by *L. curasoae*. For *Ceiba pentandra* in Chamela, no differences were found in visitation by *G. soricina* between forest and fragments; *L. curasoae* visited significantly more flowers in forest. *Ceiba pentandra* received more visits by *Phyllostomus discolor* than *G. soricina* in Guanacaste, whereas no bat visitors were observed in Osa. Total mean flower production was greater in fragments than forest for *C. aesculifolia*, whereas no difference was observed for *C. grandiflora*. Fruit set was greater in forest than in fragments for *C. grandiflora*, whereas no difference was observed for *C. aesculifolia*. Outcrossing rates were high for *C. aesculifolia* and *C. grandiflora* in Chamela, and for *C. pentandra* in Guanacaste, independent of tree habitat, while *C. pentandra* in Osa showed a mixed-mating system. The effects of forest fragmentation on bat pollinators, plant reproductive success, and mating patterns varied depending upon the bombacaceous species. This variability was associated with the effects that forest fragmentation may have on differences in flowering patterns, bat foraging behavior, and plant self-incompatibility systems.

### RESUMEN

La fragmentación de bosques y el aislamiento espacial, producto de este fenómeno, pueden modificar la actividad de los polinizadores y pueden tener implicaciones importantes sobre el éxito reproductivo y los sistemas de apareamiento de las plantas que polinizan. Los objetivos de este estudio consisten en: (1) evaluar los efectos de la fragmentación de bosque sobre la actividad de los polinizadores de árboles de Bombacaceae, y (2) determinar los efectos de la fragmentación sobre el éxito reproductivo y el sistema de apareamiento de árboles de Bombacaceae. Evaluamos estos parámetros en 3 especies de árboles de esta familia en bosques estacionales en Jalisco, México y Guanacaste y Osa, Costa Rica. Las flores de *Ceiba aesculifolia* fueron más visitadas en fragmentos por *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae*. En *Ceiba grandiflora*, *Musonycteris harrisoni* visitó flores exclusivamente en el bosque y *G. soricina* visitó más flores en el bosque que en los fragmentos mientras que no hubo diferencias para *L. curasoae*. En Chamela, no hubo diferencias en la tasa de visitas de flores entre bosque y fragmentos para *G. soricina* en *Ceiba pentandra* mientras que *L. curasoae* visitó más flores en el bosque. En Guanacaste, *C. pentandra* recibió más visitas de *Phyllostomus discolor* que de *G. soricina* mientras que no hubo visitas por murciélagos en Osa. La producción total promedio de flores fue mayor en los fragmentos que en el bosque para *C. aesculifolia* mientras que no hubo diferencias para *C. grandiflora*. La probabilidad de que una flor produzca fruto fue mayor en el bosque que en los fragmentos para *C. grandiflora* pero no hubo diferencias en *C. aesculifolia*. La tasa de exocruzamiento fue alta para *C. aesculifolia* y *C. grandiflora* en Chamela, y para *C. pentandra* en Guanacaste, mientras que *C. pentandra* en Osa mostró un sistema de apareamiento mixto. Los efectos de la fragmentación de bosques sobre la polinización por murciélagos, la reproducción de plántulas y sus patrones de apareamiento varían dependiendo de la especie de Bombacaceae. Esta variabilidad está asociada a los efectos que la fragmentación de bosques puede tener sobre diferencias en los patrones de floración, el comportamiento de forrajeo de los polinizadores, y los sistemas de incompatibilidad de las plantas.

**Key words:** Bombacaceae; Chamela–Cuixmala Biosphere Reserve; fragmentation; Guanacaste; outcrossing rates; nectarivorous bats; plant reproductive success; tropical dry forest.

<sup>1</sup> Received 24 November 2003; revision accepted 6 February 2004.

<sup>2</sup> Corresponding author.

<sup>3</sup> Universidad de Costa Rica, Escuela de Biología, San Pedro, Costa Rica.



DEFORESTATION IN TROPICAL AREAS, PARTICULARLY IN DRY FORESTS, produces more spatially isolated forest fragments every day, in spite of efforts to create protected areas to buffer this problem (Sanchez-Azofeifa *et al.* 2003, Quesada & Stoner 2004). Forest fragmentation and the resulting spatial isolation of tree species can modify the activity of pollinators by reducing the density of potential food resources and increasing the distance between those resources (Sih & Baltus 1987). The reduction of floral resources results in longer travel distances between resting and feeding areas and often results in pollinators crossing disturbed areas that are dominated by agriculture (Kearns *et al.* 1998). When the distance between plants is greater than the home range of the pollinators, their density will decrease in the disturbed areas and this will result in fewer pollinator visits (Kearns *et al.* 1998). Specialist pollinators that are less flexible in exploiting food resources are the most susceptible to local extinction (Estrada *et al.* 1993, Cosson *et al.* 1999, Stoner *et al.* 2002).

The effects of fragmentation on pollinator diversity and foraging behavior may have important implications for both the reproductive success and mating systems of the plants they pollinate. Because resources in fragmented landscapes may be less abundant and the distance between resources greater, many pollinators invest more time foraging within the same plant or flower, increasing the level of selfing (Mustajärvi *et al.* 2001, Cascante *et al.* 2002, Fuchs *et al.* 2003) or reducing seed set in self-incompatible species (Lamont *et al.* 1993, Aizen & Feinsinger 1994, Costin *et al.* 2001, Steffan-Dewenter *et al.* 2001, Cascante *et al.* 2002, Quesada *et al.* 2003). For example, in the tropical dry forest insect-pollinated tree *Samanea saman*, Cascante *et al.* (2002) showed that seeds produced by different fruits within trees were more likely to be related in isolated trees than trees from continuous populations. Nevertheless, studies on tropical trees have shown that some generalist pollinators are not negatively affected by forest fragmentation and increase pollen movement in open areas (Dick 2001, White *et al.* 2002).

Specialist pollinators are expected to be more susceptible to forest fragmentation because they use flowers from a limited number of plant species that usually occur at low densities, particularly in the tropics. Only a few studies have evaluated the consequences of forest fragmentation on the relationship between specialist pollinators and the reproduction of plants (Law & Lean 1999, Parra-Tabla *et al.* 2000, Murren 2002, Stoner *et al.* 2002, Que-

sada *et al.* 2003). For example, Law and Lean (1999) evaluated the role of bat pollinators within fragmented landscapes in rain forest of north Queensland, Australia, comparing the effectiveness of the common blossom bat (*Synconycteris australis*) with the effectiveness of birds for pollinating the tree *Syzygium corniflorum* in a fragmented landscape. They found that bats carried six times more pollen than birds, but were less frequent visitors to the flowers. They also observed that bats fed for shorter periods within one tree and moved much larger distances between trees than birds. They concluded that bats carry much higher quality pollen than birds in fragmented landscapes; nevertheless, they did not compare the effectiveness of bats as pollinators in fragmented and continuous forests.

A few studies have evaluated the effects of forest fragmentation on both plant reproduction and genetic structure or mating systems of the populations (Aldrich *et al.* 1998, Dayanandan *et al.* 1999, Dick 2001, Cascante *et al.* 2002, White *et al.* 2002, Fuchs *et al.* 2003); however, no studies have simultaneously evaluated pollinator behavior, plant reproductive success, and genetic structure or mating systems in tropical trees. In general, there is a lack of information that directly evaluates the effects of pollinator activity on the reproductive success of plants in fragmented environments. In particular, almost no information exists about bat pollinators (Law & Lean 1999, Stoner *et al.* 2002, Quesada *et al.* 2003). Our study is the first to directly analyze the activity of bat pollinators in relation to reproductive success and mating system of tropical tree species in spatially isolated forest fragments. The objectives of our study were to (1) evaluate the effect of forest fragmentation on pollinator activity at bat-pollinated bombacaceous trees and (2) determine the effects of forest fragmentation on reproductive success and mating systems of bombacaceous trees.

## METHODS

**STUDY SITES AND SPECIES.**—This study was conducted in three seasonal tropical forests on the Pacific coast of Mesoamerica. The first site was located in tropical dry forest on the central Pacific coast of Mexico within and surrounding the Chamaela-Cuixmala Biosphere Reserve (ca 19°30'N, 105°03'W) with an area of 13,200 ha. The second site also consisted of tropical dry forest and was located in the northern Pacific coast of Costa Rica in the province of Guanacaste (10°45'N, 85°30'W) within and surrounding Guanacaste National Park

with an extension of 50,000 ha. The third site was located in seasonal tropical wet forest in the Osa Peninsula in the southern Pacific coast of Costa Rica (88°26'N, 83°83'W) within and surrounding Corcovado National Park with an extension of 50,200 ha. Trees were evaluated in two habitat conditions. A tree was considered in a fragmented habitat if it was surrounded by agricultural fields or pastures and had less than five reproductive conspecifics per hectare, usually distributed in small clumps. *Ceciba pentandra* was only found as isolated individuals. Trees in fragmented habitats were separated from each other by at least 5 km and were at least 10 km from the continuous forest. Trees in forest were found within undisturbed continuous forest in protected areas. We used reproductive trees of similar size (*i.e.*, diameter at breast height) for each species in both tree habitats.

We studied three species from the family Bombacaceae in Jalisco, Mexico (*Ceciba aesculifolia*, *C. grandiflora*, and *C. pentandra*) and one species in Guanacaste and Osa, Costa Rica (*C. pentandra*). All species studied are predominantly self-incompatible, hermaphroditic, and possess chiropterophilic flowers that are principally visited by bats and sphingid moths (Heithaus *et al.* 1975; Haber & Frankie 1989; Quesada *et al.* 2001, 2003; Stoner 2002; Fuchs *et al.* 2003; Stoner *et al.* 2003). Data were collected for one year for each species between 1999 and 2003.

**ACTIVITY OF POLLINATOR VISITS.**—The activity of nocturnal visitors was recorded during the dry season with a Sony digital camcorder (Handycam DCR-TRV18) using the technique of Quesada *et al.* (2003). Videotaping of flowers (inflorescences in *C. pentandra*) began at sunset right before anthesis and continued for 4.5 hours, which corresponded to peak foraging times of most phyllostomid bats (Fenton & Kunz 1977). For inflorescences found higher than 15 m, we used an infrared flash (Sony HVL-IRH2) and a 2x teleconverter (Sony VCL-HG2030X) to improve visibility. The average number of visits for each bat species per hour was calculated for each flower or inflorescence filmed. Bat species were identified based on size differences and snout morphology (Stoner *et al.* 2003). We filmed 26 flowers from 15 trees located in fragmented habitats and 25 flowers from 9 trees in forest for *C. aesculifolia*. For *C. grandiflora*, we filmed 25 flowers from 17 trees in fragmented habitats and 39 flowers from 18 trees in forest. For *C. pentandra* in Chamela, we filmed 10 inflorescences from 5 trees in fragmented habitats and 9 inflores-

cences from 6 trees in forest. For *C. pentandra* in Guanacaste, we filmed 193 inflorescences from 5 trees in fragmented habitats and none in forest (because none could be located) and in Osa, we filmed 100 inflorescences from 5 trees in fragmented habitats and 93 inflorescences from 3 trees in forest.

To determine if the number of bat visits depended upon habitat condition, for each tree species the average number of visits per hour per flower of each bat species each night was used as the dependent variable. Because the scale and distribution of this variable did not follow a normal distribution, we used a generalized linear model using a gamma distribution for the dependent variable and the logarithmic function as a link function using the GENMOD procedure from SAS (SAS 2000, Stokes *et al.* 2000). The model used tree habitat as the categorical independent variable. We used a likelihood ratio test to determine if tree habitat significantly affected the average number of visits per hour per inflorescence per night. This statistic had a chi-square distribution and the degrees of freedom were calculated as the difference in the number of parameters between models (McCullagh & Nelder 1989, Stokes *et al.* 2000).

**ESTIMATION OF REPRODUCTIVE SUCCESS.**—Reproductive success was evaluated as fruit set, which was estimated as the proportion of the total number of fruits over the total number of flowers produced by each individual tree during one flowering season. Flower and fruit production were estimated using the same methodology described by Fuchs *et al.* (2003). We counted the number of flowers produced by each individual every 15 days and estimated the total flower production of each tree as the area under the distribution obtained by the number of flowers versus time. We estimated the production of fruits for each individual tree by counting the total number of fruits produced every 15 days during the fruiting period. The total number of fruits produced by each individual was estimated as the maximum number of fruits produced at the end of the fruiting period. This was a good estimate of total fruit production because all species have dry fruit capsules that remain attached to the mother tree for several months. Flowers and fruits were counted on 20 trees located in disturbed sites and 9 trees in continuous forest for *C. aesculifolia* and on 17 trees located in disturbed sites and 18 trees in continuous forest for *C. grandiflora*. We used an analysis of variance (GLM; SAS 2000) to analyze the effect of habitat condition on total flower production and fruit set. The model

TABLE 1. Average number of bat visits  $\pm$  SE per flower (inflorescence for *Ceiba pentandra*) per hour per night for different bat species in fragmented habitats and forest by tree species in Chamela. The number of flowers or inflorescences filmed for each species in each forest condition is given in parentheses. Each flower or inflorescence was filmed for 4.5 hours after anthesis. Results are from a generalized linear model analysis to determine if tree habitat significantly affected the average number of visits per hour per inflorescence per night (\*  $P < 0.05$ ).

|                           | <i>Glossophaga soricina</i> |                         | <i>Leptonycteris curasoae</i> |                        | <i>Musonycteris harrisoni</i> |                        |
|---------------------------|-----------------------------|-------------------------|-------------------------------|------------------------|-------------------------------|------------------------|
|                           | Fragment                    | Forest                  | Fragment                      | Forest                 | Fragment                      | Forest                 |
| <i>Ceiba aesculifolia</i> | 3.9 $\pm$ 1.9<br>(26)*      | 1.6 $\pm$ 1.2<br>(25)   | 12.9 $\pm$ 3.3<br>(26)*       | 1.9 $\pm$ 0.8<br>(25)  | 0                             | 0                      |
| <i>C. grandiflora</i>     | 1.3 $\pm$ 0.3<br>(25)       | 3.33 $\pm$ 0.5<br>(39)* | 2.4 $\pm$ 0.6<br>(25)         | 2.0 $\pm$ 0.4<br>(39)  | 0                             | 0.5 $\pm$ 0.2<br>(39)* |
| <i>C. pentandra</i>       | 0.9 $\pm$ 0.3<br>(9)        | 1.5 $\pm$ 0.7<br>(7)    | 2.6 $\pm$ 0.9<br>(9)          | 11.5 $\pm$ 2.8<br>(7)* | 0                             | 0                      |

we used considered tree habitat (*i.e.*, forest or fragment) as the main effect. To achieve normality, we transformed the data by using the square root of the arcsine for fruit set and the natural logarithm for total flower production.

**GENETIC ANALYSIS.**—Approximately 10 fruits per tree and 4–10 seeds per fruit were analyzed for the genetic analysis. Mating patterns in the progeny of the trees were determined by analyzing the variation in isozymes (*C. aesculifolia* and *C. grandiflora*) or microsatellite markers (*C. pentandra* in Costa Rica) developed by Brondani *et al.* (2003). We studied variation in six isozymes (AAT1, AAT2, EST, GPI, IGD, and SKDH) and six microsatellites (CP1, CP12, CP13, CP15, CP19, and CP22). The methods of isozymes followed Fuchs *et al.* (2003) and the methods for PCR were the same used by Brondani *et al.* (2003). We estimated multilocus outcrossing rate (*m*) for each tree species by tree habitat using the models proposed by Ritland (1989) and the MLTR computer program (Ritland 2002).

## RESULTS

**EFFECT OF FOREST FRAGMENTATION ON BAT POLLINATOR ACTIVITY.**—The effect of forest fragmentation on the average number of bat visits per hour was variable in Chamela depending on the bat species and the tree species (Table 1). Significantly more visits were observed in fragments by both *Glossophaga soricina* ( $\chi^2 = 3.7$ ,  $P = 0.05$ ) and *Leptonycteris curasoae* ( $\chi^2 = 22$ ,  $P < 0.005$ ) for *C. aesculifolia*. For *C. grandiflora*, *Musonycteris harrisoni* visited flowers exclusively in forest and *G. soricina* visited flowers significantly more in forest than in fragments ( $\chi^2 = 11.7$ ,  $P = 0.0006$ ), while *L. curasoae* showed no difference ( $\chi^2 = 0.31$ ;  $P = 0.57$ ).

No differences were found in visitation by *G. soricina* between forest and fragments for *C. pentandra* in Chamela, whereas *L. curasoae* visited significantly more flowers in forest ( $\chi^2 = 10.8$ ,  $P = 0.0009$ ). No bat visits were observed in forests or fragments in the seasonal tropical wet forest of Osa. No comparisons could be made between forest and fragments for *C. pentandra* in the tropical dry forest of Guanacaste because they are only found in disturbed areas of this region. The inflorescences filmed in Guanacaste received an average of  $2.5 \pm 0.5$  visits/inflorescence/hour/night by *Phyllostomus discolor* and  $0.25 \pm 0.16$  by *G. soricina*.

**CONSEQUENCES FOR REPRODUCTIVE SUCCESS.**—Total mean flower production was significantly greater in fragments than in the forest for *C. aesculifolia* ( $F_{1, 26} = 5.63$ ,  $P = 0.025$ ), while no differences were observed for *C. grandiflora* ( $F_{1, 33} = 0.42$ ,  $P = 0.52$ ; Table 2). Fruit set was significantly greater in forest than in fragments for *C. grandiflora* ( $F_{1, 33} = 5.12$ ,  $P = 0.03$ ), while no differences were observed for *C. aesculifolia* ( $F_{1, 28} = 0.15$ ,  $P = 0.45$ ; Table 2).

**CONSEQUENCES FOR MATING PATTERNS.**—Outcrossing rates were high for *C. aesculifolia* and *C. grandiflora* in both fragmented and forest areas, indicating that these species are predominantly outcrossing (Table 3). Similarly, outcrossing rates for *C. pentandra* populations in fragments at Guanacaste were high but a change to a mixed-mating system was observed in fragments for the Osa population.

## DISCUSSION

The effects of forest fragmentation on bat pollinators, plant reproductive success, and mating pat-

TABLE 2. Least-square means (LSMeans) for total number of flowers and fruit set  $\pm$  SE in two species of bombacaceous trees in fragmented habitats and forest. Fruit set was calculated as the percent of total fruit production over total flower production for each individual tree. Results are from an analysis of variance to evaluate the effect of habitat condition on total flower production and fruit set (\*  $P < 0.05$ ).

|                           | Fragment |                 |                 | Forest |                |                 |
|---------------------------|----------|-----------------|-----------------|--------|----------------|-----------------|
|                           | N        | Flowers         | Fruit set       | N      | Flowers        | Fruit set       |
| <i>Ceiba aesculifolia</i> | 20       | 1130 $\pm$ 245* | 3.7 $\pm$ 1.14  | 9      | 320 $\pm$ 300* | 5.5 $\pm$ 1.7   |
| <i>C. grandiflora</i>     | 17       | 515 $\pm$ 147   | 3.5 $\pm$ 1.24* | 18     | 352 $\pm$ 143  | 6.9 $\pm$ 1.21* |

terns varied depending upon the bombacaceous species. The variable response of bat pollinators to forest fragmentation was likely a consequence of the flowering pattern of each tree species and the availability of other chiropterophilic resources, as well as the foraging patterns of the bats. For *C. aesculifolia*, both *G. soricina* and *L. curacaoe* visited flowers in fragments significantly more than in forest. This may have been due to the fact that *C. aesculifolia* produces between 20 and 100 flowers per night and blooms from May to June when few other chiropterophilic flowers are available (Stoner *et al.* 2003) and because isolated trees in fragments produce twice as many flowers than trees in the forest (Table 2). In contrast, for *C. grandiflora*, which produces only a few flowers (1–3) a night over an extended period (Lobo *et al.* 2003), the small-bodied species of *M. harrisoni* and *G. soricina* visited flowers found in fragments significantly less than forest, while the larger, more mobile *L. curacaoe* showed no difference. Although *G. soricina* may be found in fragmented areas (Lemke 1985), the cost of foraging in trees with very few flowers does not outweigh the benefit, especially when other resources are available within their relatively small home range (Heithaus *et al.* 1975). Finally, the short-term (*ca* 1 mo) massive flowering species *C. pentandra* received significantly more visits from

*L. curacaoe* in forest than fragments while *G. soricina* showed no differences in the tropical dry forest of Guanacaste. This result was likely due to the proximity of the *C. pentandra* individuals in forest to the primary perch of *L. curacaoe* in the region (Stoner *et al.* 2003) and the superabundance of resource at this massive flowering species. Although *L. curacaoe* has the ability to forage over long distances to obtain resources when they are scarce, if long movements are not necessary, they forage as close to their home perch as possible (Horner *et al.* 1998). *Glossophaga soricina* does not forage over long distances, but abundant resources provided from *C. pentandra* would make this an attractive resource in forests as well as fragments (Heithaus *et al.* 1975). The notable lack of bat visits to *C. pentandra* in Osa was likely related to the availability of other chiropterophilic resources in this wet forest.

Our results indicate that fruit set was significantly less in fragments for *C. grandiflora*, a similar trend was observed for *C. aesculifolia*, although this difference was not significant. Trees in fragments produced more flowers than trees in forest, but fruit production was lower in fragments. Because most of these species are self-incompatible, it is likely that pollinators in isolated trees facilitate mostly geitonogamous crosses; this promotes self-

TABLE 3. Outcrossing rates  $\pm$  SE in four species of bombacaceous trees in forest fragments and continuous forest by tree species, habitats (TDF = Tropical Dry Forest and TWF = Tropical Wet Forest), and site. ND refers to no data.

|                           | Fragment |                   | Forest |                   |
|---------------------------|----------|-------------------|--------|-------------------|
|                           | N        | Outcrossing rate  | N      | Outcrossing rate  |
| TDF, Chamela              |          |                   |        |                   |
| <i>Ceiba aesculifolia</i> | 31       | 0.969 $\pm$ 0.060 | 36     | 0.962 $\pm$ 0.048 |
| <i>C. grandiflora</i>     | 18       | 0.913 $\pm$ 0.067 | 12     | 0.896 $\pm$ 0.140 |
| TDF, Guanacaste           |          |                   |        |                   |
| <i>C. pentandra</i>       | 8        | 0.885 $\pm$ 0.041 |        | ND                |
| TWF, Osa                  |          |                   |        |                   |
| <i>C. pentandra</i>       | 7        | 0.400 $\pm$ 0.059 |        | ND                |

ing within individuals, which results in lower fruit set. Pollination with compatible pollen is hindered in fragmented habitats, thereby limiting the ability of individuals to achieve high levels of fruit set. Similar results have been reported for *Paqaira quinata* in Guanacaste, where fruit set is less in fragmented habitats than continuous forest (Fuchs *et al.* 2003). Although bats are visiting flowers in fragmented habitats, and in the case of *C. nesculifolia*, the visitation rate was actually higher than in forest, they may not be moving pollen between fragments as well as in forests, given the spatial isolation of many trees in fragments. Other researchers have found a similar relationship between fruit set and/or seed production and forest fragmentation (Aizen & Feinsinger 1994, Ghazoul *et al.* 1998, Gigord *et al.* 1999, Cunningham 2000, Parra-Tabla *et al.* 2000, Ghazoul & McLeish 2001), but a few studies have found no differences in seed production (Dick 2001, Murren 2002).

Our study also showed that the mating system was not affected by isolation due to forest fragmentation. *Ceiba nesculifolia* and *C. grandiflora* maintained a predominantly self-incompatible system. *Ceiba pentandra* showed a flexible mating system depending upon the forest type (*i.e.*, tropical wet forest or tropical dry forest). Studies on the mating systems and incompatibility mechanisms of the family Bombacaceae suggest that population estimates of outcrossing rates can be influenced by density or spatial isolation (Murawski & Hamrick 1992, Gribel *et al.* 1999, Quesada *et al.* 2001, Fuchs *et al.* 2003). Our study also suggests that the absence of pollinators may change the mating patterns in trees, as observed for *C. pentandra*. Similarly, populations of *P. quinata* located in continuous forest are mainly self-incompatible but trees in isolation tend to be partially self-compatible (Quesada *et al.* 2001, Fuchs *et al.* 2003). Self-incompatibility has been reported for several species of the family Bombacaceae and apparently the incompatibility reaction occurs at the base of the flower style or at the ovary, but self-fertilization is not completely discarded (Baum 1995, Gribel *et al.* 1999, Quesada *et al.* 2001, Gribel & Gibbs 2002). In other species, pleiotropic effects of modifying genes (Levin 1996, Ivey *et al.* 1999, Good-Avila & Stephenson 2003), polyploidy or gene duplication (de Nettancourt 2001), or temporal plasticity in the expression of self-incompatibility (Richardson *et al.* 1990, Vogler *et al.* 1998) can change a strict self-incompatible system to a mixed

mating system in natural populations, as may be occurring in *P. quinata*. Even though the fragmented population of *C. pentandra* in Guanacaste was predominantly outcrossing, the population in Osa and other studies indicate that this species is capable of expressing a mixed-mating system (Murawski & Hamrick 1992, Gribel *et al.* 1999). *Ceiba pentandra* in Osa had a mixed-mating system, possibly associated with the absence of pollinators at this site. A similar flexible breeding system has been observed in dipterocarp trees after forest fragmentation or logging modified the original continuous population (Murawski *et al.* 1994, Lee 2000). In sum, the patterns of visitation of pollinators may modify the mating system of trees from outcrossing to selfing with a possible reduction in the genetic diversity of the remnant populations for certain species.

The experimental design used in our study established a comparison between bat pollinators and plant reproductive success and between continuous forest and nearby fragmented populations. It is likely that the main refuge and resources for some of the bat species come from the continuous forest and that the elimination of this forest would negatively reduce the bat pollinators that we observed in the fragments. Even for long-distance pollinators (*e.g.*, *L. curacaoe*) that can travel up to 100 km a night in search for flowers (Horner *et al.* 1998), this highly gregarious species is found principally roosting in caves within undisturbed areas, which makes it vulnerable to human disturbance (Stoner *et al.* 2003). To evaluate the importance of continuous forest for maintaining bat pollinators, future studies should analyze the movement of bat pollinators and gene flow patterns of the plants they pollinate in corridors and forest fragments at variable distances from continuous forests.

## ACKNOWLEDGMENTS

The authors acknowledge support by grants from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México, to MQ, KES, and JAL (31826-N), the Dirección General de Asuntos del Personal Académico at the Universidad Nacional Autónoma de México to MQ, KES, and JAL (IN213999), the International Foundation for Science to MQ (D/2617-3), and the Vicerrectoría de Investigación from the Universidad de Costa Rica to JAL (111-99-319). We thank E. J. Fuchs, F. Hernández, W. Pineda, J. Rojas, G. Saborio, A. Quesada, J. Breidling, and P. Aguilar for valuable assistance in the field and laboratory. We also thank M. M. Chavarría, F. Chavarría, and R. Blanco from the Área de Conservación Guanacaste for logistical support.

## LITERATURE CITED

- AZEIS, M. A., AND P. FEINSINGER. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330–351.
- AUDRIET, P. R., J. L. HAMRICK, P. CHAVARRAGA, AND G. KOCHERT. 1998. Microsatellite analysis of demographic genetic structure in fragmented populations of the tropical tree *Symphonia globulifera*. *Mol. Ecol.* 7: 933–944.
- BAUM, D. A. 1995. The comparative pollination and floral biology of baobabs (*Adansonia*—Bombacaceae). *Ann. Mo. Bot. Gard.* 82: 322–348.
- BROSNIANI, R. P. V., E. A. GAROTTO, A. A. MISSIAGGIA, M. KIRST, R. GRIHEL, AND D. GRATTAPAGLIA. 2003. Microsatellite markers for *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), an endangered tree species of the Amazon Forest. *Mol. Ecol. Notes* 3: 177–179.
- CASCANTE, A., M. QUESADA, J. LORO, AND E. A. FUCHS. 2002. Effects of dry forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conserv. Biol.* 16: 137–147.
- COISSON, J. E., P. JEAN-MARC, AND D. MASSON. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 15: 515–534.
- COSTIN, B., W. J. MORGAN, AND A. YOUNG. 2001. Reproductive success does not decline in fragmented populations of *Leucochrysum albicans* subsp. *albicans* var. *tricolor* (Asteraceae). *Biol. Conserv.* 98: 273–284.
- CUNNINGHAM, S. A. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1149–1152.
- DAYANANDAN, S., J. DOLE, K. BAWA, AND R. KUSSELL. 1999. Population structure delineated with microsatellite markers in fragmented populations of a tropical tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). *Mol. Ecol.* 8: 1585–1592.
- DE NEFFENCOURT, D. 2001. Incompatibility and incongruity in wild and cultivated plants, 2nd edition. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- DICK, C. W. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 2391–2396.
- ESTRADA, A., R. COATES-ESTRADA, AND D. MERRIT JR. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas México. *Ecography* 16: 309–318.
- FENTON, M. B., AND T. H. KUNZ. 1977. Movements and behavior. In R. J. Baker, J. K. Jones Jr., and D. C. Carter (Eds.), *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*, part 2, pp. 351–364. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas.
- FUCHS, E. J., J. A. LORO, AND 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.
- GHAZONI, J., K. A. LITTON, AND T. J. B. BOWLE. 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *J. Ecol.* 86: 462–473.
- , AND M. McLEISH. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecol.* 153: 335–345.
- GIGORD, L., F. PICOTY, AND J. A. SHYKO. 1999. Effects of habitat fragmentation on *Dombeya acutangula* (Sterculiaceae), a native tree on La Reunion (Indian Ocean). *Biol. Conserv.* 88: 43–51.
- GOOD-ÁVILA, S. V., AND A. G. STEPHENSON. 2003. Parental effects in a partially self-incompatible herb *Campanula rotundifolia* L. (Campanulaceae): Influence of variation in the strength of self-incompatibility on seed set and progeny performance. *Am. Nat.* 161: 615–630.
- GRIHEL, R., AND E. P. GIBBS. 2002. High outbreeding as a consequence of selfed ovule mortality and single vector bat pollination in the Amazonian tree *Pseudobombax munguba* (Bombacaceae). *Int. J. Plant Sci.* 163: 1035–1043.
- , AND A. L. QUEIROZ. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 15: 247–263.
- HARPER, W. A., AND G. W. FRANKIE. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rica dry forest Sphingidae. *Biotropica* 21: 155–172.
- HEIDRUPS, E. R., T. H. FLEMING, AND P. A. OPIER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841–854.
- HÖRNER, M. A., T. H. FLEMING, AND C. T. SAHLEY. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *J. Zool.* 244: 575–586.
- IVY, C. T., S. R. LINDW, AND R. WYATT. 1999. Mating systems and infertility of swamp milkweed (*Aclepias incarnata* ssp. *incarnata* and ssp. *pulchra*). *Heredity* 82: 25–35.
- KEARNS, C. A., D. W. INOUIE, AND N. M. WASER. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83–112.
- LAMONT, B. B., P. G. KUNNHAMER, AND E. T. WITKOWSKI. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii*: A demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94: 446–450.
- LAW, B. S., AND M. LEAN. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rain forest. *Biol. Conserv.* 91: 201–212.
- LIU, S. L. 2000. Mating system parameters of *Dryobalanops aromatica* Gaertn. f. (Dipterocarpaceae) in three different forest types and a seed orchard. *Heredity* 85: 338–345.
- LEMKER, T. O. 1985. Pollen carrying by the nectar-feeding bat, *Glossophaga soricina*, in a suburban environment. *Biotropica* 17: 107–111.
- LEVIN, D. A. 1996. The evolutionary significance of pseudo-self-fertility. *Am. Nat.* 148: 321–332.

- LOBO, J. A., M. QUESADA, K. E. STONER, E. J. FUCHS, AND Y. HERRERÍAS-DIEGO. 2003. Latitudinal variation of phenological patterns of bombacaceous species in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *Am. J. Bot.* 90: 1054–1063.
- MCCULLAGH, P., AND J. A. NELDER. 1989. *Generalized linear models*, 2nd Edition. Chapman and Hall, London, England.
- MURAWSKI, D. A., I. A. U. N. GUNATILLEKE, AND K. S. BAWA. 1994. The effects of selective logging on inbreeding in *Shorea megistophylla* (Dipterocarpaceae) from Sri Lanka. *Conserv. Biol.* 8: 997–1002.
- , AND J. L. HAMRICK. 1992. Mating system and phenology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in central Panama. *J. Hered.* 83: 401–404.
- MURRIN, C. J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollination: Pollinators, pollinia viability and reproductive success. *J. Ecol.* 90: 100–107.
- MUSTAJARVI, K., P. SIKKAMÄKI, S. RYKÖNEN, AND A. LAMMI. 2001. Consequences of plant population size and density for plant–pollinator interactions and plant performance. *J. Ecol.* 89: 80–87.
- PARRA-TARJA, V., C. F. VARGAS, S. MAGANA-RUEDA, AND JORGE NAVARRO. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* Lindley (Orchidaceae) in two contrasting habitat patches: Forest vs agricultural field. *Biol. Conserv.* 94: 335–340.
- QUESADA, M., E. J. FUCHS, AND J. A. LOBO. 2001. Pollen load size, reproductive success and progeny kinship of natural pollinated flowers of the tropical dry forest tree, *Pachira quinata* (Bombacaceae). *Am. J. Bot.* 88: 2113–2118.
- , AND K. E. STONER. 2004. Threats to the conservation of the tropical dry forest in Costa Rica. In G. W. Frankie, A. Mata, and S. B. Vinson (Eds.), *Biodiversity conservation in Costa Rica: Learning the lessons in a seasonal dry forest*, pp. 266–280. University of California Press, Berkeley, California.
- , V. ROSAS-GUERRERO, C. PALACIOS-GUEVARA, AND J. A. LOBO. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats in a dry forest: Implications for the reproductive success of the Neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400–406.
- RICHARDSON, T. E., A. HRINCEVICU, T. H. KAO, AND A. G. STEPHENSON. 1990. Preliminary studies into age dependent breakdown of self-incompatibility in *Campanula rapunculoides*. Seed set, pollen tube growth, and molecular data. *Plant Cell Incompatibility Newsl.* 22: 41–47.
- REITANER, K. 1989. Correlated matings in the partial selfer *Mimulus guttatus*. *Evolution* 43: 848–859.
- . 2002. Multilocus mating system program (MUTR). Version 2.4. Department of Botany, University of Toronto, Toronto, Ontario, Canada.
- SANCHEZ-ÁZURELLA, G. A., M. R. KALACKA, M. QUESADA, K. E. STONER, AND J. L. LOBO. 2003. Phenology of tropical regions. In M. Swartz (Ed.), *Phenology: An integrative environmental science*, pp. 121–137. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.
- SAS. 2000. *SAS users guide: Statistics*. Release 8.02. SAS Institute, Cary, North Carolina.
- SIDI, A., AND M. BALBUS. 1987. Patch size, pollinator behavior and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679–1690.
- STEFFAN-DEWENTER, L., U. MÜNZENBERG, AND T. TSCHARNTKE. 2001. Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 1685–1690.
- STOKES, M. E., C. S. DAVIS, AND G. G. KOCH. 2000. *Categorical data analysis using the SAS system*. 2nd edition. SAS Institute, Cary, North Carolina.
- STONER, K. E. 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chiriquí-Chiriquí. In F. A. Noguera, J. Vega, A. García-Aldrete and M. Quesada (Eds.), *Historia natural del bosque caducifolio de Chiriquí*, pp. 379–395. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, México.
- , K. A. O.-SALAZAR, R. C. R.-FERNÁNDEZ, AND M. QUESADA. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris cursonae*) in Jalisco, Mexico: Implications for conservation. *Biodiv. Conserv.* 12: 357–373.
- , M. QUESADA, V. ROSAS-GUERRERO, AND J. A. LOBO. 2002. Effect of forest fragmentation on Colima long-nosed bat (*Musonycteris harrisi*) foraging in tropical dry forest in Jalisco, México. *Biotropica* 34: 462–467.
- VERGER, D. W., C. DAS, AND A. G. STEPHENSON. 1998. Phenotypic plasticity in the expression of self incompatibility in *Campanula rapunculoides*. *Heredity* 81: 546–555.
- WHITE, G. M., D. H. BOSNER, AND W. POWELL. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: An example from *Sweetenia humilis* Zuccarini. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99: 2038–2042.