

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

---

"EFECTO DE LA FRAGMENTACION DEL HÁBITAT  
SOBRE LA ACTIVIDAD DE POLINIZADORES Y  
ÉXITO REPRODUCTIVO DE *Ceiba aesculifolia*  
(Bombacaceae) EN CHAMELA, JALISCO"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

P R E S E N T A

BIÓL. KARLA ARGELIA OCEGUERA SALAZAR

Directora: Dra. Kathryn E. Stoner



COORDINACIÓN

m-339828

2005



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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



# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a imprimir en formato electrónico e imprimir al contratador de mi trabajo receptional.

NOMBRE: Karla Argelia Ocegueda Salazar

FECHA: 10 Enero / 2005

FIRMA: [Firma manuscrita]

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

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de octubre 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) **Ocegueda Salazar Karla Argelia** con número de cuenta **95605414**, con la tesis titulada: "Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la actividad de polinizadores y éxito reproductivo de *Celba aesculifolia* (Bombacaceae) en Chamela, Jalisco", bajo la dirección del(a) Dra. Kathryn E. Stoner.

Presidente:	Dr. Alejandro Casas Fernández
Vocal:	Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila
Secretario:	Dra. Kathryn E. Stoner
Suplente:	Dra. Julieta Benítez Málvido
Suplente:	Dr. Gerardo Herrera Montalvo

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 13 de diciembre del 2004

[Firma manuscrita]  
Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

## AGRADECIMIENTOS

Primero que nada quiero agradecer a Dios y a la vida por permitirme llegar a cumplir otra meta, son una serie de sueños que poco a poco se van cumpliendo. A mi familia: mamá y hermanos (Shendel "Peque", Ivan "Chiso", Mirna e Israel), por creer en mí y por formar parte de todo esto. Los quiero mucho.

A Kathy Stoner, por aceptarme nuevamente como alumna, muchas gracias por las enseñanzas, la confianza, la amistad y por la buena vida. A los revisores de la tesis, Dr. Alejandro Casas, Dr. Gerardo Herrera, Dr. Víctor Sánchez-Cordero y a la Dra. Juleta Benítez-Malvido, por sus comentarios y sugerencias al escrito. Gracias al apoyo recibido por parte de CONACyT por la beca otorgada durante mis estudios de posgrado. A la UNAM como la mejor institución para mí, por tantos años y por el amor a mi camiseta, a los pumas. De igual forma, agradezco al personal de la Estación de Biología Chamela y a la Fundación Ecológica Cuixmala, por las facilidades otorgadas para llevar a cabo este trabajo.

Agradezco muy especialmente a Miguel Salinas, por estar tan cerca y pendiente de este trabajo, por escucharme, por ayudarme en todo momento, por tanto amor, felicidad y complicidad. Faltan palabras pero sé que tú me entiendes.

A ti Ojos, ya que directa o indirectamente estuviste en esto. Por ser mi mejor "pretexto" para hacer muchas cosas, por ser mi mejor amiga, por compartir, por las risas y pláticas, por quererme y por ser una parte vital en mi vida, por todo y por el dibujo.

A mis siempre amigos que también trabajan en Chamela: a Rodrigo Nuñez, Alejandro Salinas y Katherine Renton, muchas gracias por tanto cariño demostrado todos estos años, por los buenos momentos, por las risas, por la amistad de siempre, por el apoyo incondicional, por sacarme de la rutina y mucho más.

A la Sra. Eva y familia, los cuales me hacen sentir como si estuviera en casa, muchas gracias.

Agradezco también a Perú Ibarra, Paula Meli, Ale de Villa, Rodrigo (Pelón), Ferchis Alvarado y Quena Bustamante, por las reuniones en "nuestro labo" y por la amistad, los trabajos durante el posgrado nunca fueron tan agradables hacerlos sin su presencia.

Esta tesis en gran parte fue realizada gracias al apoyo de muchos amigos que siempre estuvieron dispuestos a ayudarme en el trabajo de campo, cuando pensaba que era difícil. Muchas gracias a Miguel A. Munguía y Víctor Rosas, también parte del clan Stoner. Un grupo donde teníamos que ayudamos todos, además de compartir la chamba, compartimos buenos momentos.

A los amigos que me ayudaron durante el segundo año de colecta de datos: muchas muchas gracias a Ale de Villa Meza, Caro Palacios, Pau Mell, Toño Flores Rojas, y a Rockdrigo Nuñez. Todos ellos me hicieron más divertida la colecta de datos que dejaba de ser tediosa. Espero no omitir a nadie, y si lo hago, discúlpeme.

A mi gente de Morelia, a la famosa "casa Pérez", en la cual estuve viviendo dos años y que fueron muy padres. A todas las "integrantes" de la casa, cada una de ustedes es muy especial para mí, gracias por todo lo vivido, por los buenos recuerdos y experiencias que me dejan. Muy especialmente a mi Carito, Ana, Erika "Mullix" y Heidi, las quiero mucho, fueron y seguirán siendo como mi familia. A los amigos de Morelia, por las buenas tertullas y más: A Roberto, Eva, Chinito y Ethel.

También quiero agradecer a los amigos desde hace muchos años, que a pesar de mi lejanía están más cerca de lo que creen: A Toño Flores, Evelyn Ríos, Jorge Iram Herrera y Gil García. A Erin Fernández "Erwitzo", por siempre estar al pendiente de mí, gracias.

Y por último, gracias a la selva, la música, la compañía y el amor.

# ÍNDICE

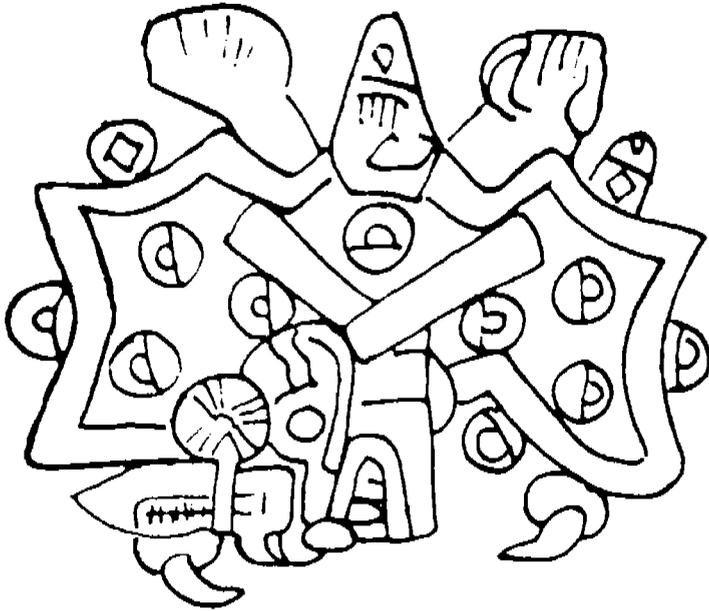
## Resumen

	página
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
1.1 Efecto de la fragmentación sobre la abundancia y diversidad de los murciélagos nectarívoros	3
1.2 Efecto de la fragmentación sobre el éxito reproductivo de las plantas	8
<b>2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS</b>	<b>13</b>
<b>3. MÉTODOS</b>	
3.1 Área de Estudio	14
3.2 Especies de Estudio	
3.2.1 Murciélagos	17
3.2.2 Especie de árbol	19
3.3 Diseño experimental	22
3.3.1 Biología floral <i>Ceiba aescullifolia</i>	24
3.3.2 Registro actividad polinizadora	25
3.3.3 Fenología y Éxito reproductivo	27
<b>4. RESULTADOS</b>	
4.1 Biología floral	30
4.2 Registro actividad polinizadora	
4.2.1 Visitantes florales y patrones de visita	32
4.2.2 Comportamiento de visitas de los murciélagos nectarívoros	37
4.2.3 Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la actividad polinizadora	39
4.3 Fenología y Éxito reproductivo	
4.3.1 Patrones fenológicos	43
4.3.2 Éxito reproductivo	47
<b>5. DISCUSIÓN</b>	
5.1 Visitantes florales y patrones de visita	50
5.2 Comportamiento de visita de los murciélagos nectarívoros	52
5.3 Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la actividad polinizadora	54
5.4 Fenología y Éxito reproductivo	
5.4.1 Fenología	57
5.4.2 Éxito reproductivo	58
<b>6. CONCLUSIONES</b>	<b>64</b>
<b>7. LITERATURA CITADA</b>	<b>66</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Fig. 1	Ubicación de la Reserva de la Biosfera Chamela Cuixmala. Fuente: Carta Topográfica Manzanillo, Colima y Jalisco. 1:250,000 (INEGI 1998).	16
Fig. 2	Precipitación de la Estación de Biología Chamela IBUNAM (Estación Meteorológica EBCh).	17
Fig. 3	<i>Ceiba aesculifolia</i> : a) Botones florales, b) Flor abierta, c) Fruto cerrado, d) Fruto abierto, e) detalle de anteras y estigma.	21
Fig. 4	Bosque no perturbado (BnP) en temporada de secas en Chamela.	23
Fig. 5	Bosque perturbado (BP) en la región de Chamela.	23
Fig. 6	Ubicación de los árboles geoposicionados de <i>Ceiba aesculifolia</i> que fueron marcados en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (delimitada con la línea negra) y a lo largo de la carretera federal 200 Manzanillo-Puerto Vallarta. Los puntos negros son los árboles en la condición de bosque no perturbado (BnP), mientras que los puntos rojos son los árboles en el bosque perturbado (BP).	24
Fig. 7	Estimación de la cantidad de polen observado de manera subjetiva y receptividad del estigma presente en las flores de <i>C. aesculifolia</i> (N = 10 flores).	31
Fig. 8	Producción de néctar ( $\mu$ l - microlitros) y concentración de azúcar (grados brix) a través del tiempo en las flores de <i>C. aesculifolia</i> (N = 10 flores por hora; promedio $\pm$ EE).	32
Fig. 9	Fotografía nocturna con la cámara de video (lente infrarrojo) de <i>Leptonycteris curasoae</i> tomando néctar de <i>C. aesculifolia</i> .	35
Fig. 10	Fotografía nocturna de <i>Glossophaga soricina</i> lamiendo néctar en <i>Ceiba aesculifolia</i> .	35
Fig. 11	Fotografía de video nocturna de un esfingido visitando las flores de <i>Ceiba aesculifolia</i> . Se observa que no existe contacto con las estructuras reproductivas de la flor.	36
Fig. 12	El colibrí ( <i>Amazilia rutila</i> ) visitando las flores de <i>Ceiba aesculifolia</i> para "robar néctar" del nectario en la base del flor.	36
Fig. 13	Fotografía de video nocturna de <i>Leptonycteris curasoae</i> comiendo polen de las anteras de <i>Ceiba aesculifolia</i> .	39
Fig. 14	Promedio de visitas por flor por hora por noche de <i>Leptonycteris curasoae</i> y <i>Glossophaga soricina</i> en cada condición de hábitat durante ambas temporadas de <i>Ceiba aesculifolia</i> (2002 y 2003). El asterisco indica diferencias significativas por especie por condición.	40
Fig. 15	Duración de visita de <i>Glossophaga soricina</i> y <i>Leptonycteris curasoae</i> a las flores de <i>Ceiba aesculifolia</i> en bosque perturbado (BP) y bosque no perturbado (BnP). El asterisco indica diferencias significativas.	41
Fig. 16	Patrón de actividad (número de visitas en 30 minutos dividido por el número total de visitas durante la noche) de	42

<p><i>Glossophaga soricina</i> y <i>Leptonycteris curasoae</i> en las flores de <i>Ceiba aesculifolia</i> en (a) bosque perturbado (BP) y (b) bosque no perturbado (BnP).</p>	
Fig. 17	Proporción de individuos con flor y fruto en <i>Ceiba aesculifolia</i> a través del tiempo. 43
Fig. 18	Número de individuos en el bosque perturbado y no perturbado que presentaron flor (a) y fruto (b) en el 2002 y 2003. 45
Fig. 19	Frecuencia de individuos con flor en el bosque perturbado (BP) y bosque no perturbado (BnP) durante la temporada 2002 y 2003. Las letras representan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). 46
Fig. 20	Frecuencia de individuos con fruto de <i>Ceiba aesculifolia</i> en el bosque perturbado (BP) y bosque no perturbado (BnP) durante la temporada 2002 y 2003. 47
Fig. 21	Promedio $\pm$ EE de flores totales producidas de <i>Ceiba aesculifolia</i> en el bosque perturbado (BP) y bosque no perturbado (BnP) durante la temporada 2002 y 2003. 48
Fig. 22	Promedio $\pm$ EE de frutos totales producidos de <i>Ceiba aesculifolia</i> en el bosque perturbado (BP) y bosque no perturbado (BnP) durante la temporada 2002 y 2003. 49
Fig. 23	Promedio $\pm$ EE de granos de polen depositados en el estigma de las flores de <i>Ceiba aesculifolia</i> en el bosque perturbado (BP) y bosque no perturbado (BnP). 49
Fig. 24	Número promedio $\pm$ EE de frutos desarrollados por número de flores producidas de <i>Ceiba aesculifolia</i> (fruit-set) en el bosque perturbado (BP) y en el bosque no perturbado (BnP) durante el 2002 y 2003. 50
Tabla 1	Número de árboles, flores, noches filmadas y visitas totales por cada condición de hábitat. Bosque perturbado (BP); bosque no perturbado (BnP). 34
Tabla 2	Porcentaje de frecuencia de forrajeo de las recompensas florales (néctar y/o polen) y porcentaje de contacto de los murciélagos con las estructuras reproductivas de la flor. 38
Tabla 3	Número de árboles de <i>Ceiba aesculifolia</i> que florecieron y no florecieron por año y condición de bosque. 44



***Para mi familia, a los amigos y a los buenos momentos  
vividos y los que nos faltan por compartir.***

## RESUMEN

El bosque tropical caducifolio (BTC) en México cubre cerca del 60% del área total de vegetación del país. Actualmente se encuentra en pequeños fragmentos, los cuales albergan solo algunas de las especies que se encontraban en el bosque original. El aislamiento espacial de los árboles puede modificar la actividad de los polinizadores reduciendo la cantidad de recursos potenciales e incrementando la distancia entre esos recursos. Los murciélagos son algunos de los polinizadores más móviles especialmente en hábitat fragmentados ya que actúan como vectores de polen promoviendo el exocruzamiento. A pesar de la importancia de los murciélagos en el ecosistema, poco se sabe acerca de cómo son afectados por la fragmentación. Debido a que los murciélagos son elementos esenciales en el mantenimiento de los bosques tropicales por su papel en la polinización de varias especies de árboles tropicales, es importante determinar el efecto de la fragmentación sobre la actividad de polinizadores y en el éxito reproductivo de *C. aesculifolia*, un árbol característico del BTC. Se determinaron dos condiciones de hábitat para realizar el estudio: el bosque perturbado y el bosque continuo. Se realizaron videofilmaciones en las flores de diferentes individuos de *C. aesculifolia* con la finalidad de registrar los visitantes y determinar si son visitantes efectivos. Se realizó la fenología para determinar los patrones fenológicos y el éxito reproductivo. Los murciélagos nectarívoros fueron los visitantes efectivos de *C. aesculifolia* ya que fueron los únicos visitantes que hicieron contacto con las estructuras reproductivas de la flor. Hubo más visitantes a las flores, pero no tuvieron contacto con las estructuras reproductivas. *Leptonycteris curasoae* visitó significativamente flores del bosque perturbado, esto coincide con la mayor producción total de flores la cual fue en la misma condición de hábitat. Las visitas de *L. curasoae* al bosque perturbado pueden estar relacionadas con la capacidad de desplazamiento, especialización en la dieta, estrategias de forrajeo, y también la disponibilidad de recursos en el área. La variación entre años en cuanto al número de árboles que florecieron fue muy marcada. Existen varios factores que pueden modificar los patrones fenológicos como son abióticos y bióticos. El número de individuos que produjeron flor y fruto fue mayor en el bosque no perturbado que en el perturbado. Sin embargo, la producción total de flores difirió entre las condiciones de bosque, produciendo significativamente más flores en el bosque perturbado. Lo que probablemente ocurre para *C. aesculifolia* en la región es que la mayoría de los individuos que florecen en el bosque no perturbado producen pocas flores, mientras que los árboles del bosque perturbado que florecen aunque sean pocos individuos floreciendo, producen muchas flores. Una posible explicación es que los árboles en la condición perturbada tienden a desarrollar coronas con más ramas reproductivas que los individuos que se encuentran en bosque continuo y por lo tanto produjeron más flores en esta condición de hábitat. El *fruit set* no presentó diferencias por condiciones de hábitat. Cada flor tiene la misma probabilidad de desarrollarse a fruto en el bosque no perturbado que en el perturbado, a pesar de que la mayor producción total de flores fue en el bosque perturbado. Esta situación presentada en el *fruit set* en *C. aesculifolia*, puede deberse a una disminución en los niveles de flujo de polen. La baja proporción de frutos (*fruit set*) puede deberse a limitación en los recursos disponibles para que sean desarrollados los frutos.

## 1. INTRODUCCIÓN

La fragmentación del hábitat es la reducción de un área continua de vegetación, la cual produce una serie de parches de vegetación remanente (Saunders 1991) y es la causa de amenazas significativas al mantenimiento de la biodiversidad en ecosistemas tropicales (Saunders 1991, Janzen 1994, Young *et al.* 1996, Morgan 1999, Trejo & Dirzo 2000). La creación de poblaciones pequeñas puede afectar negativamente las interacciones bióticas y estabilidad del ecosistema (Rathcke & Jules 1993, Steffan-Dwenter & Tschamtke 1999), ocasionando una disminución en la polinización (Aizen & Feinsinger 1994). El aislamiento espacial de los árboles puede modificar la actividad de los polinizadores, reduciendo la cantidad de recursos potenciales e incrementando la distancia entre esos recursos (Sih & Baltus 1987).

Al causar una reducción en el tamaño poblacional, la fragmentación puede provocar que las especies que se encuentran en bajas densidades sean vulnerables a la extinción como resultado de eventos estocásticos (Zuidema *et al.* 1996). Las poblaciones pequeñas favorecen los efectos de la deriva génica, autopolinización y el incremento de la homocigocidad entre las poblaciones, lo que conduce a una pérdida de variación genética y eventualmente a la fijación de alelos deletéreos y depresión por endogamia (Templeton *et al.* 1990, Menges 1991, Ellstrand & Ellam 1993, Young *et al.* 1996).

Los árboles tropicales son particularmente vulnerables a los efectos de la fragmentación debido a sus características demográficas y reproductivas (Cascante 2002), ya que naturalmente se encuentran en densidades muy bajas (Murren 2002). En selvas tropicales una proporción muy alta de las especies son hermafroditas (60-80%), tienen altas tasas de exocruzamiento y sistemas de apareamiento que

involucran complejos mecanismos de autoincompatibilidad, por lo que requieren forzosamente de vectores de polen (Parra-Tabla & Bullock 2002, DICK *et al.* 2003).

Los animales que mueven el material genético (polen y/o semillas) entre fragmentos aislados de vegetación contribuyen a reducir los efectos negativos provocados por la fragmentación. Los murciélagos son algunos de los polinizadores más móviles en hábitat fragmentados (Law & Lean 1999, Law *et al.* 1999) ya que actúan como vectores de polen promoviendo el exocruzamiento (Heithaus *et al.* 1974, Bawa 1990). Su habilidad para volar hace que sean valiosos para estudiar el impacto de la fragmentación del hábitat (Estrada *et al.* 1993). La capacidad de movilidad de los individuos mutualistas es particularmente importante en los ecosistemas tropicales donde la diversidad de plantas es alta y las distancias entre los árboles son extensas (Heithaus *et al.* 1974). La distancia promedio de desplazamiento y el tiempo invertido en un área de forrajeo tienen consecuencias en el flujo génico y puede ser la mayor contribución al número de frutos desarrollados por número de flores producidas (*fruit-set*) en árboles tropicales (Law & Lean 1999).

Una ruptura en las relaciones planta-polinizador y la consecuente pérdida de variabilidad genética puede ser uno de los procesos más amenazantes de la fragmentación del bosque (Bawa 1990, Aizen & Feinsinger 1994, Kremen & Ricketts 2000). Cuando aumenta el aislamiento del hábitat la composición de los visitantes florales también cambia (Steffan-Dewenter & Tschamtko 1999). Al presentarse una reducción en los recursos florales, los polinizadores se ven obligados a viajar grandes distancias entre sus áreas de forrajeo y sus sitios de percha (Keams *et al.* 1998). Muchos aspectos del comportamiento del polinizador

como son cargas de polen, frecuencia de visitas a las flores y la capacidad para desplazarse grandes distancias (Law & Lean 1999, Ghazoul & McLelsh 2001) pueden ser afectados en hábitat fragmentados, lo que a su vez puede influir la efectividad de la polinización y el número de semillas desarrolladas por cada fruto producido (*seed-set*) (Aldrich & Hamrick 1998).

A pesar de la importancia de los murciélagos en el ecosistema, poco se sabe acerca de cómo son afectados por la fragmentación (Bernard & Fenton 2003). Debido a que los murciélagos son elementos esenciales en el mantenimiento de los bosques tropicales por su papel en la polinización de varias especies de árboles, es importante evaluar la relación entre los patrones de forrajeo, efectividad del polinizador y éxito reproductivo de las especies que polinizan y determinar cómo la fragmentación pueda afectar estos parámetros (Aizen & Feinsinger 1994, Fleming & Sosa 1994, Law & Lean 1999).

### **1.1 Efecto de la fragmentación sobre la abundancia y diversidad de los murciélagos nectarívoros**

Algunos estudios se han enfocado en documentar cómo la abundancia y diversidad, así como la respuesta de los murciélagos se ven afectadas por la reducción del hábitat. Estos trabajos han documentado que la composición de especies, riqueza, abundancia, diversidad y actividad de forrajeo de los murciélagos se ven negativamente afectadas por la fragmentación del bosque (Fenton *et al.* 1992, Brosset *et al.* 1996, Law *et al.* 1999, Cosson *et al.* 1999, Medellín *et al.* 2000). Por ejemplo, en la Guyana francesa se encontró que las comunidades de murciélagos en hábitat fragmentados sufren una rápida disminución en diversidad

y abundancia comparadas con las áreas no perturbadas (Cosson *et al.* 1999). En ese mismo sitio, la riqueza de especies de murciélagos filostómidos declinó en áreas deforestadas, mientras que las poblaciones de varias especies que viven en los bosques fueron menos abundantes en áreas deforestadas (Brosset *et al.* 1996). Otras investigaciones coinciden en que la subfamilia Phyllostominae presenta sensibilidad a la perturbación del hábitat y actúan como buenos indicadores de la calidad del hábitat (Fenton *et al.* 1992, Medellín *et al.* 2000).

Sin embargo, investigaciones realizadas en bosques lluviosos y semi-húmedos sugieren que algunas comunidades de murciélagos pueden tolerar los efectos de la fragmentación (Schulze *et al.* 2000, Estrada *et al.* 2003, Estrada & Coates-Estrada 2002). Por ejemplo, en el bosque lluvioso de Los Tuxtlas, Veracruz México, el número de especies capturadas (39 especies en total) fue más alto en el bosque fragmentado (33 especies, N = 1250) que en el bosque continuo (30 especies, N = 902) (Estrada & Coates-Estrada 2002). En el bosque húmedo de Los Tuxtlas Veracruz, en lo que actualmente son fragmentos del bosque original y sitios de agricultura, también existe una alta riqueza de especies de murciélagos en áreas perturbadas (Estrada *et al.* 1993). Sin embargo, es importante mencionar que en el estudio de Estrada y colaboradores (2003), solo se estimó la diversidad de murciélagos en áreas con algún tipo de perturbación humana, sin estimar la diversidad en el bosque. Los dos estudios referidos proponen que la distancia de aislamiento del bosque es una variable importante que influencia la riqueza de murciélagos dentro de un área y sugieren que estos organismos pueden ser capaces de residir en fragmentos aislados de vegetación y explorar otros hábitat para asegurar el abastecimiento de recursos (Estrada *et al.* 1993, Estrada &

Coates-Estrada 2002). En un bosque semi-deciduo de Guatemala (Schulze *et al.* 2000) no encontraron diferencias en la riqueza de especies de filostómidos entre el bosque continuo y los fragmentos de bosque. Es probable que tal ausencia de diferencias encontradas se deba a que los parches de vegetación funcionen como el único refugio de los murciélagos dentro del mosaico agrícola para especies dependientes de bosque maduro (Schulze *et al.* 2000).

La sensibilidad de los murciélagos a la fragmentación es variable entre las, algunas de las cuales son más tolerantes a los cambios causados por la reducción del hábitat (Estrada *et al.* 1993). Las medidas morfométricas son una herramienta que ayuda a predecir cuáles especies son más sensibles a la fragmentación. Los murciélagos que poseen altas tasas de aspecto alar, que son voladores rápidos y que forrajean sobre el dosel y en áreas abiertas o alrededor de los bordes de vegetación tienden a ser tolerantes a la fragmentación. Por su parte, las especies con bajo aspecto alar se alimentan en la zona intermedia entre el dosel y el sotobosque (Law *et al.* 1999). Además, el tamaño del ámbito hogareño (distancia desplazada) del murciélago está relacionado con su tamaño corporal (Fleming *et al.* 1972, Steffan-Dewenter & Tschardt 1999, Cosson *et al.* 1999), y ésta característica, por lo tanto refleja información importante acerca de la historia de vida, así como características fisiológicas y ecológicas que influyen las respuestas de las especies a la reducción del hábitat.

Algunos trabajos proponen que los murciélagos de gran tamaño corporal y alto aspecto alar pueden ser más tolerantes a la fragmentación que las especies pequeñas debido a sus capacidades de desplazamiento a través de la matriz de bosque (Cosson *et al.* 1999, Law *et al.* 1999, Schulze *et al.* 2000). En Guatemala,

existe una notable diferencia en el tamaño corporal de los murciélagos capturados en el bosque y los fragmentos (Schulze *et al.* 2000). En este sitio, los frugívoros de mayor tamaño tienen tasas de captura significativamente mayores en bosque continuo que en fragmentos, mientras que los frugívoros de menor tamaño presentan un mayor índice de captura en sitios fragmentados. La captura de murciélagos frugívoros de mayor tamaño en bosque continuo los autores la atribuyen a la cantidad de especies de árboles con frutos grandes en este tipo de hábitat y a los estados sucesionales de las especies del bosque. Los resultados de este estudio demuestran que los filostómidos frugívoros que viven en el bosque continuo usan remanentes de bosque en cierto grado (Schulze *et al.* 2000). Algunas investigaciones concuerdan que los murciélagos de la subfamilia filostominae son más sensibles a la fragmentación (Fenton *et al.* 1992, Brossset *et al.* 1996, Medellín *et al.* 2000). La casi exclusiva restricción de los murciélagos insectívoros de vegetación de la subfamilia filostominae a hábitat poco perturbados puede deberse a la disponibilidad de alimento (Fenton *et al.* 1992) y a la especialización por el hábitat (Laurance 1994).

A pesar de que la fragmentación del bosque es un fenómeno ampliamente conocido, las investigaciones realizadas sobre el efecto de la fragmentación en la actividad de los polinizadores se ha enfocado principalmente en la polinización por insectos (principalmente abejas) y han usado como modelo de estudio principalmente plantas herbáceas (Jennersten 1988, Aizen & Feinsinger 1994, Steffan-Dewenter & Tschamtko 1999, Donaldson *et al.* 2002), arbustos (Aizen & Feinsinger 1994, Cunningham 2000), unos pocos árboles (Aizen & Feinsinger 1994, Ghazoul & McLeish 2001) y una especie de orquídea epífita (Murren 2002).

La información sobre la interacción planta-murciélago y los efectos que la fragmentación pudiera tener en ésta relación es aún escasa.

Recientemente algunos estudios han evaluado el efecto de la fragmentación sobre la actividad de los murciélagos nectarívoros como polinizadores en el bosque tropical caducifolio de Jalisco, México. Stoner *et al.* (2002), reportaron que uno de los polinizadores efectivos de *Ceiba grandiflora*, el murciélago *Musonycteris harrisoni* visitó flores exclusivamente en bosque continuo, mientras que no encontraron ningún registro de visita en sitios perturbados. Al parecer, *M. harrisoni* es susceptible a los cambios de hábitat ya que no fue encontrado en bosque fragmentado. En el mismo sitio de estudio, se encontró que uno de los polinizadores efectivos, *Glossophaga soricina*, visitó significativamente menos flores de *C. grandiflora* en áreas perturbadas que en bosque continuo, lo cual podría deberse a las capacidades reducidas de desplazamiento (tamaño del ámbito hogareño) de esa especie de murciélago. Una tendencia similar se observó en otro polinizador efectivo de *C. grandiflora* (*Leptonycteris curasoae*), pero no fue significativa (Stoner *et al.* 2002, Quesada *et al.* 2003).

En resumen, la relación mutualista murciélago-planta se ve afectada por la fragmentación. Aspectos del comportamiento del polinizador como son cargas de polen, frecuencia de visitas a las flores y la capacidad de desplazarse distancias largas, pueden ser alterados en sitios fragmentados. La disponibilidad de recursos, el tamaño del individuo (Fenton 1992; Schulze *et al.* 2000) y las estrategias de forrajeo (movilidad/dispersión) (Cosson *et al.* 1999) son algunos de los factores que influyen en las respuestas de los murciélagos a la fragmentación. Se esperaría entonces, que debido a la fragmentación los patrones de forrajeo y la capacidad de

vuelo (distancia desplazada) de los murciélagos se vean afectados en la polinización y esto pueda tener repercusiones en el éxito reproductivo de las plantas que polinizan.

## 1.2 Efecto de la fragmentación sobre el éxito reproductivo de las plantas

El efecto de la fragmentación sobre los polinizadores y el comportamiento de forrajeo puede tener importantes implicaciones en el éxito reproductivo de las plantas que polinizan. En Costa Rica (Quesada *et al.* 2001) la producción total de frutos y semillas de *Paqaira quinata* (Bombacaceae) está directamente relacionada con el tamaño de la carga de polen depositada en los estigmas de las flores y posiblemente con el número de visitas de los polinizadores (*G. soricina* y una especie de esfíngido) (Quesada *et al.* 2001). Por lo tanto, una disminución en el número de polinizadores reduce la cantidad de polen transferido y esto conduce a una reducción en el número de frutos desarrollados por cada flor producida (*fruit-set*) (Cunningham 2000).

En áreas fragmentadas las plantas requieren polinizadores capaces de viajar a través de la matriz del bosque para asegurar el éxito reproductivo de las mismas (Murren 2000). Los murciélagos son mamíferos muy móviles y con capacidad de atravesar hábitat fragmentados (Estrada *et al.* 1993, Law & Lean 1999, Schulze *et al.* 2000, Estrada & Coates-Estrada 2002) lo que podría favorecer un alto exocruzamiento, y por lo tanto, un alto éxito reproductivo de las plantas que polinizan (Ellstrand & Elam 1993).

El éxito reproductivo de las plantas está relacionado con la efectividad del polinizador. Ésta efectividad depende de la cantidad y calidad de polen transferido,

determinados por la carga de polen y la distancia desplazada, respectivamente (Herrera 1987, Stone 1996). Por ejemplo, un estudio en Australia realizado en un bosque fragmentado comparó la efectividad del murciélago *Syconycteris australis* con la efectividad de las aves al visitar el árbol *Syzygium cormiflorum*. Se encontró que los murciélagos portaban seis veces más polen que las aves, a pesar de ser los visitantes menos frecuentes y que se alimentaban por periodos cortos de tiempo en el árbol, debido a que su capacidad de desplazamiento fue mayor. La efectividad relativa del murciélago *Syconycteris australis* como polinizador está relacionada con su movilidad y cantidad de polen que dispersa (Law & Lean 1999).

La disminución de las poblaciones de plantas polinizadas por animales puede reducir la eficacia de los polinizadores (Jennersten 1988, Aizen & Feinsinger 1994), de modo que se ven reducidos los niveles de exocruzamiento y se incrementa la tasa de endogamia (Ellstrand & Elam 1993, Morgan 1999, Cascano *et al.* 2002, Fuchs *et al.* 2003). En un trabajo realizado en Argentina por Aizen & Feinsinger (1994), seleccionaron 16 especies de plantas para evaluar el efecto de la fragmentación sobre el éxito reproductivo. Los polinizadores que principalmente visitaron estas especies de plantas fueron abejas, algunas polillas, colibríes y mariposas. Nueve de las 16 especies estudiadas mostraron una declinación en la polinización y en la producción de frutos y semillas en relación con la disminución del hábitat (Aizen & Feinsinger 1994).

La mayoría de los trabajos que reportan los efectos de la fragmentación sobre el éxito reproductivo de las plantas se han enfocado en el estudio de invertebrados (Aizen & Feinsinger 1994, Steffan-Dewenter & Tschamtko 1999, Cunningham 2000, Ghazoul & McLeish 2001, Donaldson *et al.* 2002), y

recientemente pocas investigaciones se han concentrado en el estudio de murciélagos como polinizadores y sus efectos en el éxito reproductivo de las plantas que polinizan (Stoner *et al.* 2002, Quesada *et al.* 2003, Quesada *et al.* 2004). En un bosque tropical seco de Costa Rica los árboles de *P. quinata* que se ubicaban en condiciones de aislamiento produjeron más flores que los de poblaciones continuas, sin embargo el *fruit-set* fue mayor en poblaciones continuas. El 6% de las flores produjeron fruto en poblaciones continuas, mientras que solo el 3% lo hizo en poblaciones aisladas. La progenie producida por árboles en poblaciones continuas estuvo menos relacionada que la progenie de árboles aislados, además hubo altos niveles de exocruzamiento en poblaciones continuas. Los autores propusieron que el comportamiento del polinizador puede explicar los patrones de apareamiento de *P. quinata*. En hábitat fragmentados o en árboles con el pico de floración al principio o al final, los murciélagos polinizadores son probablemente los promotores del exocruzamiento entre árboles (p.e. geitonogamia) porque es probable que ellos tiendan a forrajear dentro de los mismos árboles donde se concentra el néctar (Fuchs *et al.* 2003).

En la costa oeste de Jalisco, el éxito reproductivo y la polinización de *Colba grandiflora* (Bombacaceae) estuvieron negativamente afectados por la fragmentación del bosque. Los polinizadores efectivos fueron tres especies de murciélagos (*Glossophaga soricina*, *Leptonycteris curasoae* y *Musonycteris harrisoni*) de los cuales dos visitaron significativamente flores de hábitat no perturbados. Los granos de polen depositados en los estigmas de flores en sitios de bosque continuo recibieron más visitas por los polinizadores, lo que conduce a un mayor *fruit-set* en áreas no perturbadas. Una reducción de visitas de los

murciélagos polinizadores puede afectar la adecuación de las plantas polinizadas por los murciélagos (Quesada *et al.* 2003).

Un factor que podría afectar el éxito reproductivo de las plantas visitadas por los polinizadores al modificar la actividad y patrones de forrajeo de sus visitantes es la ubicación y cantidad de flores presentes en los árboles que visitan. La distribución espacial de los árboles con flores de la misma especie tiene una importante influencia sobre la atracción y movimiento del polinizador, su tasa de visita, la cantidad de polen depositado y la cantidad de frutos producidos (Bullock *et al.* 1989, Law & Lean 1999), lo que se traduce en un mayor éxito reproductivo. En la región de Chamela la estacionalidad de la reproducción de las plantas es muy marcada, de tal forma que la polinización se ve afectada tanto por la calendarización de la floración como por su duración. En sitios muy perturbados es posible observar floraciones muy extendidas en el tiempo (hasta seis meses en algunas especies), pero en sitios conservados no es común observar floraciones tan prolongadas (Parra-Tabla & Bullock 2002). El tiempo y duración de la reproducción difiere entre grupos de plantas de acuerdo al tipo de vector de polen que presenten (Bullock *et al.* 1995).

De manera general, una reducción en el número de polinizadores causada por la fragmentación del bosque puede estar relacionada con la intensidad de floración en un área, de tal forma que al incrementarse la distancia entre los árboles con flores, puede disminuir la cantidad de polen (frecuencia de visitas) transferido entre las flores y esto a su vez puede afectar negativamente la adecuación de las plantas. Se menciona que la efectividad del polinizador depende de características tales como frecuencia de visitas y la calidad y cantidad de la transferencia del

polen, los cuales influyen en el éxito reproductivo de las poblaciones de plantas (Herrera 1987, Stone 1996, Cunningham 2000, Quesada *et al.* 2001).

Es notable que para la gran mayoría de las especies de árboles en el bosque tropical caducifolio son inexistentes las observaciones de sus visitantes florales (Parra-Tabla & Bullock 2002) y tampoco existe información sobre cómo cambian los patrones de visita en áreas perturbadas. En el presente estudio se propone documentar el efecto de la fragmentación del bosque sobre la actividad de los polinizadores y sobre el éxito reproductivo de *Ceiba aesculifolia*, un árbol característico del bosque tropical caducifolio.

Se ha propuesto que los árboles tropicales son particularmente susceptibles a la perturbación de bosque ya que se encuentran en bajas densidades, su éxito reproductivo requiere de polinización cruzada (p.e. por ser la mayoría auto-incompatibles) y muchos dependen de animales para la polinización o dispersión de semillas (Bawa 1990, Murawski & Hamrick 1992, Bullock 1995). *Ceiba aesculifolia* es una especie que se presta como modelo para realizar este tipo de estudios, ya que es una especie que es visitada por una miscelánea de visitantes. Para fines comparativos, es encontrada tanto en bosque continuo como en bosque perturbado y se ha documentado que se conoce relativamente poco de la biología reproductiva de esta especie (Lobo *et al.* 2003).

## **2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

### **2.1 Objetivo general**

2.1.1. Determinar el efecto de la fragmentación del bosque tropical caducifolio sobre la actividad de los polinizadores y en el éxito reproductivo de *Ceiba aesculifolia*.

### **2.2 Objetivos particulares**

2.2.1 Identificar los visitantes y determinar cuales pueden ser polinizadores efectivos de *Ceiba aesculifolia* (p.e. tienen contacto con los órganos reproductivos).

2.2.2 Describir los patrones de forrajeo de los visitantes de *C. aesculifolia*.

2.2.3 Documentar la biología y fenología floral de *C. aesculifolia*

2.2.4 Comparar el número de visitas que efectúan los polinizadores en árboles de bosque continuo y en árboles de áreas perturbadas y determinar si el número de flores abiertas en el árbol influye en el número de visitas.

2.2.5 Estimar el número de flores producidas, el número de frutos producidos y el éxito reproductivo (*fruit-set*) de *C. aesculifolia* en sitios perturbados y en bosque continuo.

2.2.6 Comparar el número de granos de polen depositado en el estigma de *C. aesculifolia* en sitios perturbados y bosque continuo.

### **2.3 Hipótesis**

2.3.1 El número de visitas que efectúan los polinizadores a *C. aesculifolia* será mayor en bosque continuo que en sitios perturbados.

2.3.2 La cantidad de flores abiertas por árbol influirá en el número de visitas en ambos sitios.

2.3.3 El éxito reproductivo (i.e. frutos desarrollados/ flores producidas) de *C. aesculifolia* será mayor en el bosque continuo que en los fragmentos de bosque perturbado.

2.3.4 La cantidad de polen depositado en los estigmas será mayor en el bosque continuo que en el bosque perturbado.

### 3. MÉTODOS

#### 3.1 Área de estudio

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Chamela-Culximala ubicada en la costa oeste de Jalisco, México, entre los 19°22'-19°35' latitud Norte y 104°56'-105°03' longitud Oeste (INEGI 1998) (Fig. 1). La reserva cuenta con una extensión de 13,142 ha, de las cuales 3,300 están bajo la dirección del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México en la Estación de Biología Chamela (Gómez-Pompa & Dirzo 1995).

Se distinguen siete tipos de vegetación en la región, de los cuales dos se presentan en la estación: bosque tropical caducifolio o selva baja caducifolia y bosque tropical semidecídulo o selva mediana. Además de estos hábitat, en el resto de la reserva hay áreas de costa, vegetación riparia, manglar, matorral espinoso y palmar (Lott 1993). El hábitat más común en el área es el bosque tropical caducifolio, el cual se caracteriza por la alta densidad de plantas en el sotobosque y por la pérdida de las hojas en la mayoría de las especies (95%) durante la temporada seca. Los árboles miden menos de 50 cm (diámetro a la

2.3.2 La cantidad de flores abiertas por árbol influirá en el número de visitas en ambos sitios.

2.3.3 El éxito reproductivo (i.e. frutos desarrollados/ flores producidas) de *C. aesculifolia* será mayor en el bosque continuo que en los fragmentos de bosque perturbado.

2.3.4 La cantidad de polen depositado en los estigmas será mayor en el bosque continuo que en el bosque perturbado.

### 3. MÉTODOS

#### 3.1 Área de estudio

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala ubicada en la costa oeste de Jalisco, México, entre los 19°22'-19°35' latitud Norte y 104°56'-105°03' longitud Oeste (INEGI 1998) (Fig. 1). La reserva cuenta con una extensión de 13,142 ha, de las cuales 3,300 están bajo la dirección del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México en la Estación de Biología Chamela (Gómez-Pompa & Dirzo 1995).

Se distinguen siete tipos de vegetación en la región, de los cuales dos se presentan en la estación: bosque tropical caducifolio o selva baja caducifolia y bosque tropical semidecídulo o selva mediana. Además de estos hábitat, en el resto de la reserva hay áreas de costa, vegetación riparia, manglar, matorral espinoso y palmar (Lott 1993). El hábitat más común en el área es el bosque tropical caducifolio, el cual se caracteriza por la alta densidad de plantas en el sotobosque y por la pérdida de las hojas en la mayoría de las especies (95%) durante la temporada seca. Los árboles miden menos de 50 cm (diámetro a la

altura del pecho, dap), tienen una altura de 8 a 15 m y sólo se presenta un estrato arbóreo con las copas poco densas y muy abiertas (Bullock 1988).

Algunas de las familias más representativas de la selva baja caducifolia son Leguminosae, Euphorbiaceae, Compositae, Gramineae y Convolvulaceae; y entre las especies más comunes están *Caesalpinia eriostachys*, *Amphypterigium adstringens*, *Jatropha malacophylla*, *J. standleyi*, *Bursera* spp. y *Croton* spp. (Lott 1993). La zona tiene una topografía de lomeríos con planicies y cañadas a una altitud desde el nivel del mar hasta los 400 msnm (Bullock 1988, Rzedowski 1994, Gómez-Pompa & Dirzo 1995).

La región presenta una marcada estacionalidad, con un período de lluvias concentrado de junio a octubre y uno largo de sequía de noviembre a mayo. La precipitación media anual es de 788 mm (1997-2002) (estación meteorológica Estación de Biología Chamela-Culximala, EBCh) y presenta fluctuaciones de 400 - 1000 mm en los años secos y húmedos, respectivamente (García-Oliva *et al.* 2002) (Fig. 2). El clima del área es el más seco de los cálidos subhúmedos con una temperatura media anual de 24.9° C y en el mes más frío de 18°C (Bullock 1986, 1988).

El bosque tropical caducifolio, con menos del 0.1% del bosque original de Mesoamérica, es considerado como uno de los ecosistemas en mayor peligro en los neotropicos (Janzen 1986). Como en la mayor parte de Latinoamérica, la pérdida de bosques en México se debe sobre todo a su conversión en pastizales de pastoreo y agricultura (Maass 1995, Challenger 1998). En México, este bosque cubre cerca del 60% del área total de vegetación del país (Trejo & Dirzo 2000), resguardando extensas áreas en la parte oeste del Pacífico mexicano, desde el sur

de Sonora hasta el norte de Chiapas (Rzedowski 1994). Actualmente se encuentra en pequeños fragmentos, los cuales albergan solo algunas de las especies que se encontraban en el bosque original (Trejo & Dirzo 2000).

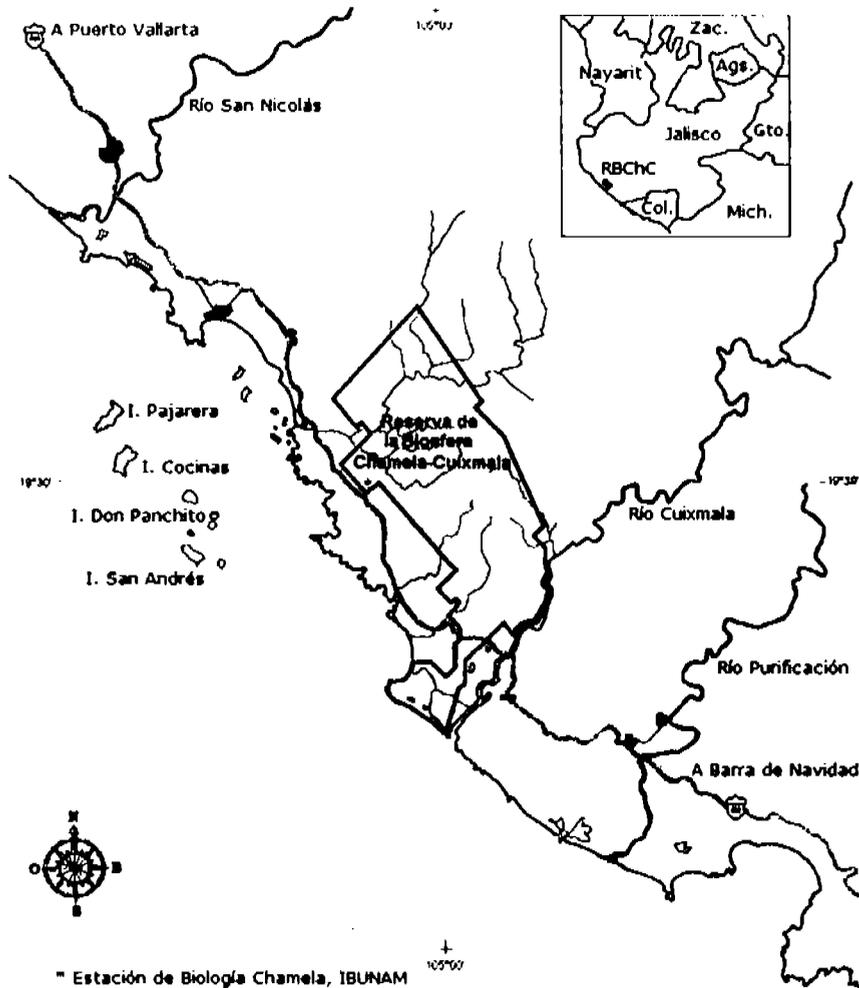


Fig. 1 Ubicación de la Reserva de la Biosfera Chamela Cuixmala. Fuente: Carta Topográfica Manzanillo, Colima y Jalisco. 1:250,000 (INEGI 1998).

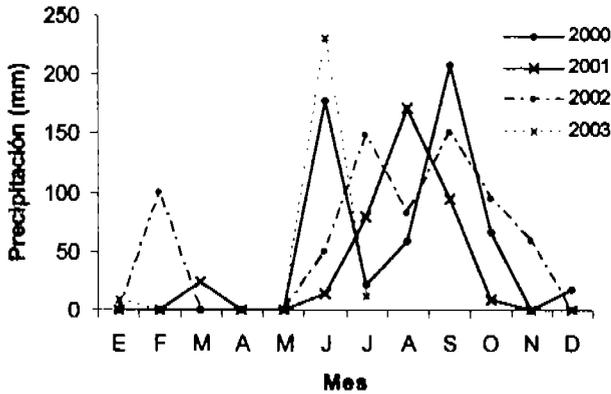


Fig. 2 Precipitación de la Estación de Biología Chamela IBUNAM (Estación Meteorológica EBCh).

### 3.2 Especies de estudio

#### 3.2.1 Murciélagos

En la región de Chamela se encuentran cinco especies de murciélagos nectarívoros: *Choeroniscus godmani*, *Glossophaga commissarisi*, *Glossophaga soricina*, *Musonycteris harrisoni* y *Leptonycteris curasoae* (Ceballos & Miranda 2000, Arita & Santos del Prado 1999, Stoner 2002). El estudio se enfocó en los dos nectarívoros más comunes de la región, *G. soricina* y *L. curasoae*, ya que datos preliminares indican que polinizan especies de la familia Bombacaceae (Egulate et al. 1987, O.-Salazar & R.-Fernández 2000, Stoner 2002, Lobo et al. 2003, Quesada et al. 2003, Stoner et al. 2003, Quesada et al. 2004).

*Glossophaga soricina* presenta una distribución muy amplia, desde Sonora y Tamaulipas en México hasta el sur de Perú, sureste de Brasil y norte de Argentina

(Reid 1997). Se encuentra en elevaciones bajas en el centro y oeste de México (Arita 1991). Individuos de esta especie pesan de 8.8 a 10.5 g y la longitud del antebrazo mide de 34.4 a 36.5 mm en las diferentes subespecies (Álvarez *et al.* 1991). Son de color pardo grisáceo, presentan el rostro alargado y una lengua protractil. Sus alas anchas y convexas les permiten hacer movimientos lentos a través de la vegetación, teniendo la capacidad de revolotear durante algunos momentos cuando se alimentan (Howell 1991). Son gregarios, se refugian en cuevas, túneles, alcantarillas y huecos de árboles (Villa 1966, Heithaus *et al.* 1975, Horner *et al.* 1998). Es omnívoro y su dieta varía estacionalmente dependiendo de la disponibilidad de los recursos; se alimentan de néctar, polen, frutos e insectos (Álvarez & González-Quintero 1970, Fleming *et al.* 1972, Quiroz *et al.* 1983, Herrera *et al.* 2001). Generalmente forrajean solos (Heithaus *et al.* 1974) y se ha documentado que en Costa Rica se desplazan al menos 3 km por noche en busca de alimento (Fleming *et al.* 1972). Tienen un patrón reproductivo poliestro bimodal, presentando dos picos de nacimientos al año (febrero-marzo y junio-julio), con una cría por parto (Fleming *et al.* 1972). Ésta especie visita significativamente más flores de *C. grandiflora* en áreas sin perturbación que en sitios perturbados (Quesada *et al.* 2003); sin embargo, otros estudios han sugerido que *G. soricina* se adapta bien en áreas urbanas con mucha perturbación (Lemke 1985).

***Leptonycteris curasoae*** se distribuye desde Arizona, EUA, hasta Honduras, El Salvador, norte de Venezuela y Colombia e Islas adyacentes (Reid 1997). Pesan entre 18 y 30 g y la longitud del antebrazo varía de 46 a 57 mm (Nowak 1994). Algunos estudios han descrito que realizan largas migraciones (Arita 1991,

Wilkinson & Fleming 1996), determinadas por la floración secuencial de algunas plantas que consumen (Howell 1979), principalmente de las familias Cactaceae y Agavaceae (Fleming *et al.* 1993). Se alimentan de néctar, polen y frutos, pero a veces ingieren insectos por accidente (Quiroz *et al.* 1983, Cockrum 1991, Stoner *et al.* 2003). Forman grandes colonias de miles de individuos (Cockrum & Petryszyn 1991, Wilkinson & Fleming 1996, Ceballos *et al.* 1997) en cuevas, túneles y/o construcciones abandonadas (Villa 1966, Nowak 1994); por lo general perchan en áreas cálidas (Cockrum & Petryszyn 1991). Son más frecuentes en bosque tropical seco y bosque subtropical seco (Arita 1991). Se ha observado que forrajean de manera solitaria o en grupos (Helversen 1993; Fleming *et al.* 1996, Homer *et al.* 1998) de ambos sexos, volando en círculos arriba de la planta y tomando turnos para bajar a alimentarse. Localizan las flores por visión y olfato, la agudeza e intensidad de su sonar es reducida en comparación con otros murciélagos de la subfamilia Glossophaginae, debido a que es especialista en su alimentación (Howell 1974, 1979). Llegan a desplazarse aproximadamente 100 km hasta cinco horas por noche, (Homer *et al.* 1998), transportando el polen distancias largas. Esta especie fue observada visitando más frecuentemente flores de *Ceiba grandiflora* en sitios de bosque continuo que de bosque fragmentado (Quesada *et al.* 2003).

### 3.2.2 Especie de árbol

*Ceiba aesculifolia*, localmente llamado "pochote", es un miembro de la familia Bombacaceae, que se encuentra distribuido en México (Campeche, Chiapas, Jalisco, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, Sinaloa, Tabasco, Veracruz, Yucatán) y

Centroamérica (Belice, El Salvador, Guatemala, Honduras). Son árboles característicos de los bosques tropicales caducifolios, los cuales llegan a medir aproximadamente de 8 a 15 m, presentando espinas cónicas en el tronco de 2.5 a 3 cm de largo, con la punta muy aguda. Sus hojas son digitado-compuestas provistas de 6-8 folíolos y generalmente con el borde aserrado (Avendaño-Reyes 1998). Sus flores son hermafroditas, con pétalos dorado parduscos. Las flores generalmente se ubican en la terminación de las ramas, presentan un olor a ajo, y llegan a medir de 10 a 16 cm de largo (Lobo *et al.* 2003). El estilo mide en promedio 15 cm de largo y los estambres miden de largo de 11 a 13 cm y tienen filamentos de color rosado que están unidos en la base en un tubo corto y grueso. Las anteras son de color amarillo canario y los filamentos de cada individuo pueden ser rojos, rosados o blancos. Sus frutos son en forma de cápsula ovoide de consistencia lefosa con cinco valvas y miden aproximadamente de 10 a 18 cm (Avendaño-Reyes 1998, Lobo *et al.* 2003) (Fig. 3). Es una especie que no presenta su periodo de fructificación inmediato al periodo de floración (Lobo *et al.* 2003). Los frutos son mantenidos en el árbol por varios meses y no como las otras especies de Bombacaceas de la región (*C. grandiflora* y *C. pentandra*) que producen sus frutos seguido del periodo de floración. Presentan en promedio 100 semillas subglobosas por fruto y se encuentran inmersas en algodón, con lo cual se facilita la dispersión por viento. La antésis se presenta en el momento en que empieza a anochecer y permanecen abiertas solo una noche. Sus flores son visitadas principalmente por murciélagos (Álvarez & González-Quintero 1970, Heithaus *et al.* 1975, Eguiarte *et al.* 1987, Stoner 2002, Quesada *et al.* 2004) y presentan las características típicas del síndrome de quiropterofilia: 1) producen grandes cantidades de néctar y polen;

2) son de colores pálidos; 3) abren en la tarde o noche; 4) estar expuestas fuera del follaje; 5) son robustas y tienen forma de campana o cepillo; y 6) presentan olores peculiares semejantes al ajo en algunas especies (Faegri & van der Pijl 1966, Helversen 1993). Producen hojas en la época de lluvias (junio-octubre) y florecen en secas (abril-junio). Su sistema de apareamiento principalmente es exocruzado (Quesada *et al.* 2004, Stoner *et al.* en prensa). Se encuentran tanto en áreas sin perturbación (bosque continuo), como en sitios perturbados (remanentes de bosque) y en algunas ocasiones la especie puede estar restringida a los arroyos (O.-Salazar & R.-Fernández 2000).

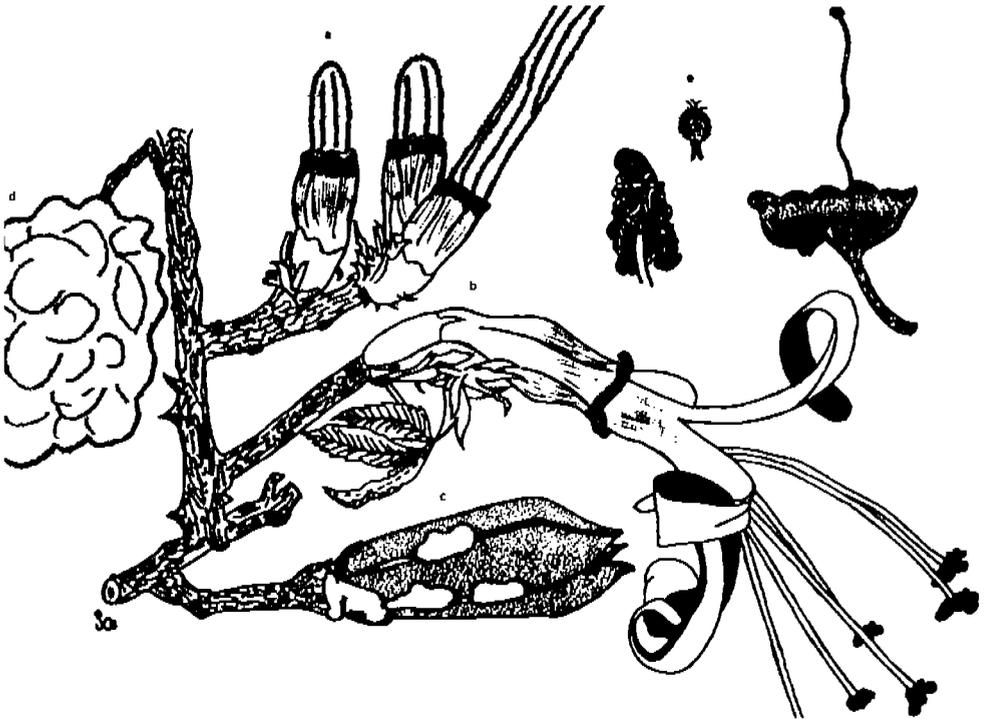


Fig. 3 *Ceiba aescullifolia*: a) Botones florales, b) Flor abierta, c) Fruto cerrado, d) Fruto abierto, e) detalle de anteras y estigma.

### 3.3 Diseño experimental

Mediante un geoposicionador (Garmin GPS 48) se ubicaron y marcaron con placas metálicas 54 árboles de *C. aesculifolia* en bosque no perturbado (BnP) y 53 en bosque perturbado (BP). Se consideró como bosque continuo árboles que se encontraron en una densidad de diez o más individuos reproductivos / ha y rodeados por una matriz de selva madura en áreas protegidas (Fig. 4). El bosque perturbado se consideró de acuerdo con las siguientes características: que los árboles se presentaran en una densidad de menos de cinco individuos reproductivos conoespecíficos por ha, que al menos existiera una distancia entre los conoespecíficos de aproximadamente 5 km y al menos 10 km del bosque continuo, y que los árboles estuvieran rodeados por pastizales o tierras de cultivo (Fig. 5).

Los árboles en la condición de BnP se encuentran en la matriz de bosque de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, mientras que los árboles de BP se encuentran ubicados a lo largo de la carretera federal 200 Manzanillo-Puerto Vallarta desde el km 36 hasta el pueblo La Manzanilla en el km 14 (Fig. 6).



**Fig. 4** Bosque no perturbado (BnP) en temporada de secas en Chamela.



**Fig. 5** Bosque perturbado (BP) en la región de Chamela.

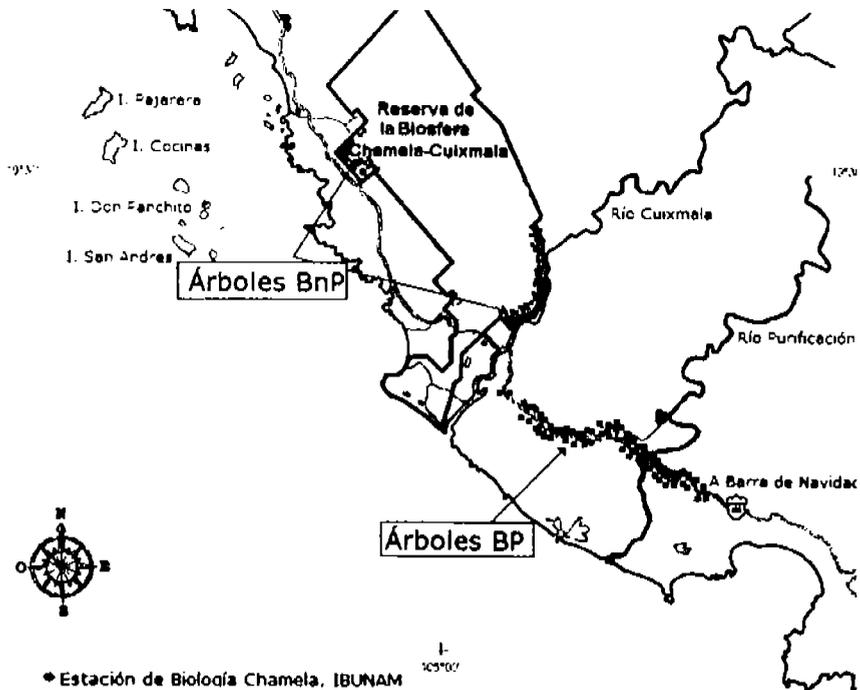


Fig. 6 Ubicación de los árboles geoposicionados de *Celba aesculifolia* que fueron marcados en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (delimitada con la línea negra) y a lo largo de la carretera federal 200 Manzanillo-Puerto Vallarta. Los puntos negros son los árboles en la condición de bosque no perturbado (BnP), mientras que los cuadros con fondo blanco representan a los árboles en el bosque perturbado (BP).

### 3.3.1 Biología floral *C. aesculifolia*

Para describir la biología floral de *C. aesculifolia*, se eligieron 1-2 flores por noche que fueron accesibles para ser embolsadas y de esta forma excluidas a sus visitantes. Las flores se revisaron cada hora para inferir su tiempo de apertura (antésis), periodo de receptividad del estigma y patrón de producción de néctar

durante el tiempo que duraba la flor abierta. La antésis y el polen producido se determinaron mediante observaciones cualitativas, observando la cantidad de polen producido cada hora, durante la noche mediante categorías subjetivas 0 = nada (0%), 1 = poco (1- 25%), 2 = moderado (26-50%), 3 = mucho (> 50%). La receptividad del estigma se realizó a través de la aplicación de una solución de peróxido de hidrógeno cada hora desde que abrió la flor hasta que amaneció. Se ha documentado que la acción del peróxido de hidrógeno, en algunas ocasiones provoca cambio de color o burbujas en el estigma lo que nos indica si el estigma se encuentra receptivo o no (Kearns e Inouye 1993). Se estimó la cantidad de néctar acumulado cada hora, extrayéndolo por medio de microcapilares calibrados. Por último, se determinó la concentración de azúcar cada hora usando un refractómetro de campo (Leica Inc. mod. 10431).

### **3.3.2 Registro de la actividad polinizadora de los murciélagos nectarívoros**

Se realizaron grabaciones nocturnas de flores abiertas en los árboles marcados entre finales de abril a principios de julio del 2002 y 2003. Se utilizaron los árboles que produjeron la mayor cantidad de flores y que además fueran más accesibles para realizar las filmaciones tanto en bosque continuo como en bosque perturbado. Antes de iniciar la filmación se cuantificó el número de flores presentes en el árbol. La cantidad de flores en el árbol se empleó como una covariable que posiblemente influya en el número de visitas a las flores en ambas condiciones de hábitat.

Las filmaciones se llevaron a cabo desde el inicio de la antésis, por cuatro horas por noche, lo que corresponde al pico de forrajeo de la mayoría de los

murciélagos filostómidos (LaVal 1970, Fenton & Kunz 1977); procurando tener el mismo número de noches filmadas tanto en bosque continuo como en bosque perturbado. Las filmaciones se realizaron mediante una cámara de video nocturna (Sony Digital Handycam DCR-PC 100) con lente infrarrojo. Para las flores que se ubicaban muy altas (aproximadamente 10-15m) se utilizó un flash de luz infrarroja (Sony HVL-IRH2) con el fin de mejorar la visibilidad de la imagen. La cámara se colocó de tal forma que se pudiera filmar el mayor número de flores posible y en donde fueran capaces de distinguirse las estructuras reproductivas de la flor. En ambos sitios y para todas las flores grabadas, se obtuvieron los siguientes datos en cada filmación: especie de visitante, número y duración de la visita, comportamiento de forrajeo (forma de vuelo, de qué se alimenta, es decir si de néctar y/o polen, y si presentaba contacto con anteras y/o estigma. Se consideraba que el murciélago forrajeaba de néctar si el hocico del murciélago se insertaba en el nectario de la flor, mientras que se consideraba que forrajeaba de polen si tocaba las anteras directamente con la boca o si las arrancaban. Los murciélagos se identificaron dependiendo de su tamaño y proporción del cuerpo con respecto al tamaño de la flor (Stoner *et al.* 2002, Quesada *et al.* 2003). Se obtuvo el patrón de actividad de los murciélagos, definido como el número de visitas de la especie de murciélago en intervalos de 30 minutos dividido por el número total de visitas de esa misma especie durante la noche.

Con el fin de determinar si existían diferencias entre la condición del hábitat y el número de visitas por flor por hora por noche, se empleó un modelo lineal generalizado univariado. El modelo consideró como variable de respuesta el número de visitas por flor por hora por noche, como factor la condición de hábitat, y

como covariable la cantidad de flores presentes en el árbol. Para determinar si había diferencias en el tiempo de visita (duración) por condición, se utilizó una prueba de U Mann-Whitney para cada especie de murciélago (Zar 1996, SPSS versión 11.0.0, 2001). Por último, para establecer diferencias en el patrón de forrajeo de las recompensas florales (néctar y/o polen), se realizó un modelo lineal generalizado donde las recompensas florales fueron las variables de respuesta y el factor la condición de hábitat (SYSTAT versión 9.0, 2001). Es importante resaltar que esta comparación no toma en cuenta la cantidad total de polen consumido por el murciélago debido a que no considera el polen que consumen cuando realizan acicalamiento.

### 3.3.3 Fenología y éxito reproductivo

Para determinar los eventos fenológicos en *C. aesculifolia*, se registró la fenología de los árboles marcados durante el periodo de floración (abril-Julio) en cada condición de bosque cada 15 días durante dos años (2002 y 2003). De la fenología se obtuvieron los siguientes datos: número de botones florales y estado de desarrollo de los mismos, número de flores abiertas, por abrir y secas; cáliz con estilo; número de frutos verdes, abiertos y cerrados.

Para determinar los patrones de floración y fructificación de *C. aesculifolia*, se comparó la frecuencia de individuos reproductivos en las dos condiciones de hábitat a través de los años. Se determinó la proporción de árboles que produjeron flores y frutos en cada año. Se empleó un modelo lineal generalizado aplicando un procedimiento GENMOD (SAS 2000). El modelo usa como variables independientes categóricas la condición del árbol, año y la interacción de ambas.

Las variables dependientes fueron la proporción de árboles que produjeron flores y frutos. Los análisis emplean una distribución binomial (p.e si o no) y una función "logit link".

Para evaluar el éxito reproductivo en los dos hábitat muestreados, se estimó la producción total de flores y frutos y el *fruit-set* (número de frutos desarrollados/número de flores producidas) de los árboles marcados por cada condición. La producción total de flores de cada árbol se estimó mediante el conteo del número de flores producidas cada 15 días durante la temporada en los dos años. A partir de esos datos para cada árbol se estimó el número de flores producidas vs tiempo mediante un cálculo del área bajo la distribución de la curva (Fuchs *et al.* 2003).

El número total de frutos producidos por individuo fue estimado como el número máximo de frutos producido después de la época de floración. Se ha determinado que *C. aesculifolia* es una especie que no presenta su periodo de fructificación inmediato al periodo de floración (Lobo *et al.* 2003), manteniendo los frutos durante aproximadamente cinco meses. Para esto se realizaron visitas en noviembre y se cuantificó la producción total de frutos. La probabilidad de que una flor se convierta en fruto (*fruit-set*) fue estimado como la proporción del número total de frutos desarrollados dividido por el número total de flores producidas por cada individuo. La proporción del número de semillas desarrolladas por el número de frutos producidos (*seed set*), no fue cuantificado debido a problemas logísticos en la colecta. Como ya se me mencionó los frutos de *C. aesculifolia* permanecen en el árbol varios meses después de que ocurre la floración.

Para determinar si la condición del hábitat afecta significativamente a la producción de flores y frutos y *fruit set* en cada año, se empleó un modelo lineal

generalizado aplicando el procedimiento GENMOD (SAS 2000) para medidas repetidas. El modelo usa como variables independientes categóricas la condición del árbol, año e interacción de ambos. Se emplearon como variables dependientes la producción de flores, frutos y *fruit set*. Debido a que la producción de flores y frutos no sigue una distribución normal se utilizó una distribución de Poisson para estos dos análisis. Estos modelos emplean una función logarítmica. Una distribución binomial y una función "logit link" fueron usadas para el análisis de *fruit set*. Para controlar la variación asociada con el tamaño del árbol, se empleó como covariable el diámetro a la altura del pecho (DAP).

Para determinar el efecto de la perturbación del bosque sobre la polinización, se estimó la carga de polen depositada en flores de bosque continuo y bosque perturbado, colectando los estilos de las flores en las dos áreas. Los estilos fueron colectados aproximadamente 48 horas después de que habían abierto o cuando presentaban evidencias de desarrollo de fruto. Los estilos colectados fueron conservados en una solución de FAA (formaldehído ácido acético, alcohol, y agua) y fijados mediante la técnica de anilina azul de Martín (1959) para su posterior análisis en el laboratorio. A cada estilo colectado se le contó el número de granos de polen depositados en los estigmas con un microscopio de epifluorescencia. Para determinar diferencias en el número de granos de polen depositados en los estigmas de las flores en ambas condiciones, se llevó a cabo un modelo lineal generalizado. El modelo emplea como factor principal la condición del hábitat y como variable de respuesta los granos de polen (SPSS versión 11.0.0 2001).

## **4. RESULTADOS**

### **4.1 Biología floral**

Las flores comenzaron su apertura minutos después de que anochece (a las 21:00 horas) y aproximadamente a las 21:20 y a las 22:00 horas las flores ya estaban completamente abiertas. La antesis varió entre las flores que se encontraban en bosque perturbado y las que se encontraban en bosque continuo. Las flores en árboles de sitios perturbados en promedio abrían un poco más tarde (aproximadamente a las  $21:33 \pm 0.002$  EE) que las que estaban en sitios no perturbados (aproximadamente a las  $21:22 \pm 0.003$  EE).

Al abrir las flores, los pétalos y las anteras se desplegaban. Las anteras en ese momento aún no tenían polen y se observaban pegajosas; el estigma no se encontró receptivo, no se observó abierto (en forma de estrella) ni emitió alguna reacción ante la aplicación del peróxido de hidrógeno. El polen empezó a producirse aproximadamente 25 minutos después de la antesis y disminuyó su producción cuatro horas desde el despliegue de las anteras. El estigma se encontró receptivo a partir de 23:30 hasta aproximadamente las 4:00 horas (Fig. 7).

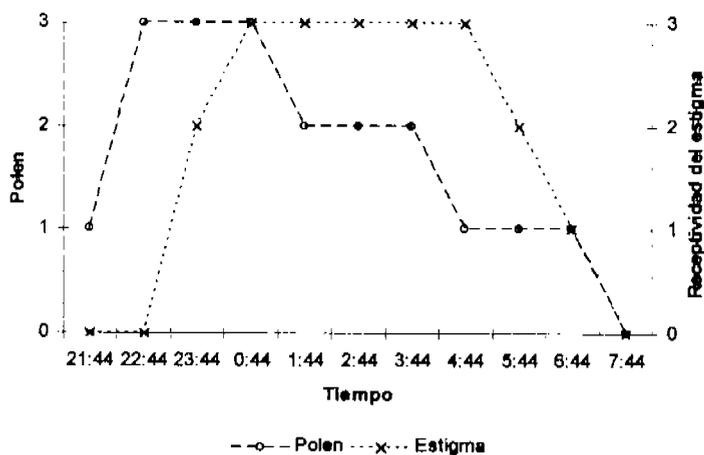


Fig. 7 Estimación de la cantidad de polen observado de manera subjetiva y receptividad del estigma presente en las flores de *Ceiba aesculifolia* (N = 10 flores).

Al momento de la antesis las flores ya producían néctar aunque en cantidades pequeñas (94 $\mu$ l). El máximo promedio de producción de néctar fue de 277 $\mu$ l a las 22:44 h, empezando a disminuir notablemente a las 3:44 h con 94  $\mu$ l (Fig. 8). La máxima concentración de azúcar en el néctar de las flores de *C. aesculifolia* fue del 14% (unidades de equivalentes de sacarosa) en las primeras horas de medición de azúcar y disminuyó notablemente a un 3% al amanecer (~ 7:30). Las flores permanecieron abiertas una sola noche, cayendo la mañana siguiente. Al amanecer las flores tenían la apariencia de estar secas. El estigma se tornó de color oscuro y las anteras no poseían polen.

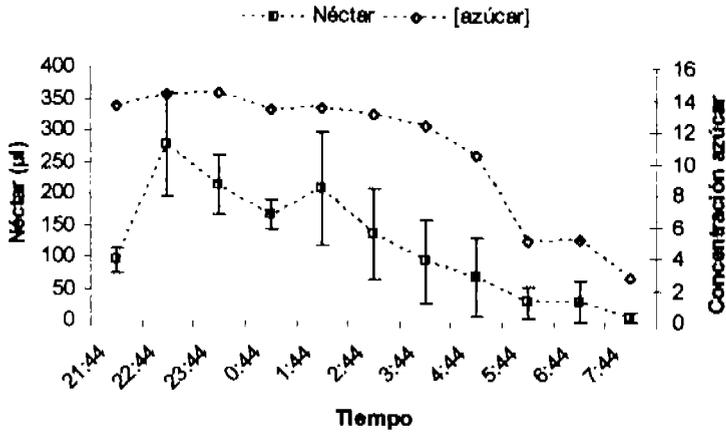


Fig. 8 Producción de néctar ( $\mu\text{l}$  - microlitros) y concentración de azúcar (grados brix) a través del tiempo en las flores de *Ceiba aesculifolia* ( $N = 10$  flores por hora; promedio  $\pm$  EE).

## 4.2 Registro de la actividad polinizadora

### 4.2.1 Visitantes florales y patrones de visita

Durante dos años (2002 y 2003) se siguió la actividad de los visitantes florales de *Ceiba aesculifolia*. Los visitantes nocturnos fueron los murciélagos *Leptonycteris curasoae* ( $N = 1570$ ; Fig. 9), *Glossophaga soricina* ( $N = 579$ ; Fig. 10), polillas de la familia Sphingidae ( $N = 19$ ; Fig. 11) y palomillas ( $N = 20$ ). De las cinco especies de murciélagos nectarívoros reportadas para la región (Stoner 2002), solamente se identificaron esas dos especies de murciélagos visitando las flores de *C. aesculifolia*. Los murciélagos fueron identificados a partir de su tamaño y proporción corporal en relación con el tamaño de la flor y estructuras reproductivas (Stoner *et al.* 2002, Quesada *et al.* 2003).

En las filmaciones no fue posible distinguir *G. soricina* de *G. commissarisi*; sin embargo, es posible suponer que se trató de *G. soricina* porque estudios previos han documentado que esta especie es muy abundante en la región, mientras que *G. commissarisi* es muy poco común (Stoner 2002).

Antes de que anocheciera y las flores abrieran, se observó que las flores de *C. aesculifolia* fueron visitadas por colibríes (*Amazilia rutila*), especie que se alimentaba robando néctar en la base de la corola (Fig. 12). Estas visitas no fueron registradas en video. Las visitas por colibríes al menos duraban 30 segundos por flor y los individuos regresaban varias veces a la misma flor. Unos minutos después de que anocheciera totalmente y la flor estaba abierta, los primeros visitantes fueron unas pequeñas palomillas. Estos insectos nunca tuvieron contacto con las anteras y/o estigma. Se alimentaban introduciendo lentamente la lengua en el nectario. Debido a la forma que forrajeaban, se iban y regresaban continuamente, siendo los visitantes que invirtieron más tiempo en cada visita (hasta 50 segundos). En promedio, los murciélagos empezaron a visitar las flores aproximadamente de 1-26 minutos después de que abrían las flores. Al amanecer (aproximadamente a las 7:00 horas), se observó que las flores fueron visitadas por abejas y por varios colibríes, los cuales tocaban las anteras, sin embargo, las anteras a esa hora ya estaban secas y no contenían polen; mientras que lo estigmas no se encontraban receptivos (Fig. 7).

A pesar de que *C. aesculifolia* fue visitada por otras especies en ambos hábitat como son las polillas, palomillas, abejas (*Apis mellifera*) y una especie de colibrí (*Amazilia rutila*), los murciélagos contribuyeron al 98% de todas las visitas. Además, los murciélagos fueron los visitantes efectivos, ya que fueron los únicos

que hicieron contacto con las estructuras reproductivas de la flor durante el tiempo de receptividad. Por estas razones, la presentación de los resultados se restringe solamente a los murciélagos considerados como especies de polinizadores efectivos.

Se registraron 2149 visitas de murciélagos, de las cuales 1767 visitas fueron en bosque perturbado (BP) y 382 en bosque no perturbado (BnP) en 51 noches de filmación (213 horas totales; Tabla 1). El visitante más frecuente en ambas condiciones de hábitat fue *L. curasoae* con un 73% de todas las visitas, mientras que *G. soricina* presentó un 27% del total de visitas a las flores de *C. aesculifolia*.

Tabla 1. Número de árboles, flores, noches filmadas y visitas totales por cada condición de hábitat. Bosque perturbado (BP); bosque no perturbado (BnP).

Condición	Árboles filmados	Flores	Noches filmadas	Horas filmadas	Visitas totales
BP	10	34	28	107.5	1767
BnP	11	31	25	105.5	382

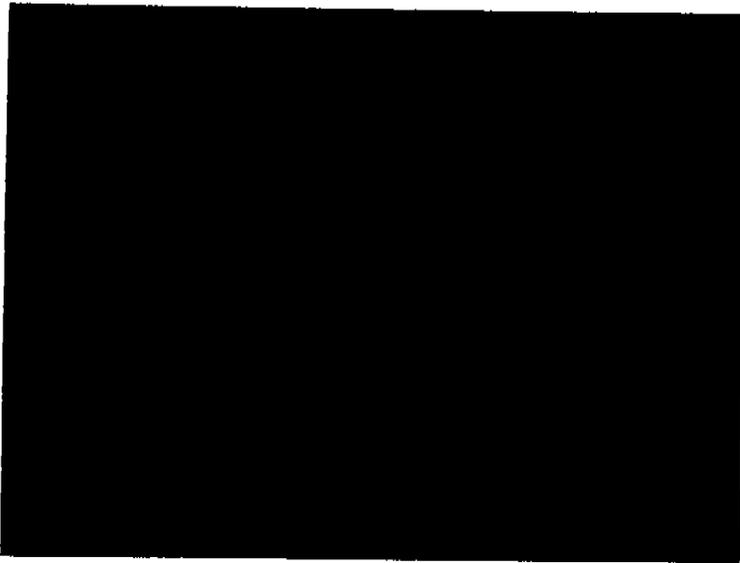


Fig. 9 Fotografía nocturna con la cámara de video (lente infrarrojo) de *Leptonycteris curasoae* tomando néctar de *Celba aesculifolia*.

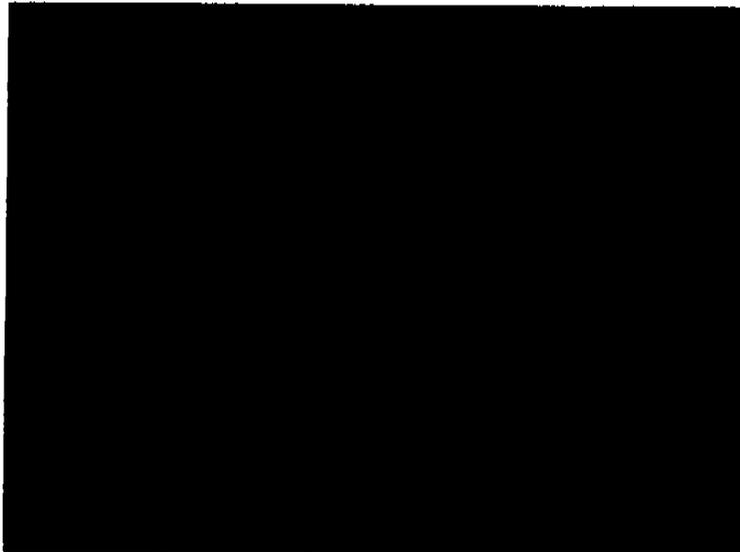


Fig. 10 Fotografía nocturna de *Glossophaga soricina* lamiendo néctar en *Celba aesculifolia*.

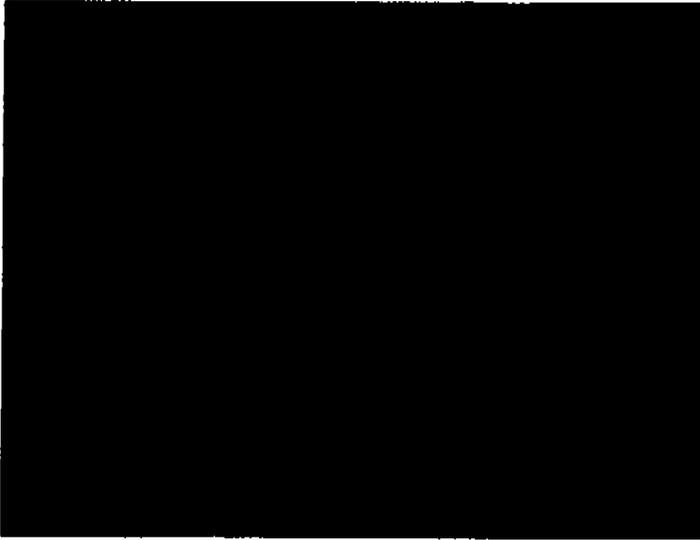


Fig. 11 Fotografía de video nocturna de un esfingido visitando las flores de *Ceiba aesculifolia*. Se observa que no existe contacto con las estructuras reproductivas de la flor.



Fig. 12 El colibrí (*Amazilia rutila*) visitando las flores de *Ceiba aesculifolia* para "robar néctar" del nectario en la base del flor.

#### 4.2.2 Comportamiento de visitas de los murciélagos nectarívoros

El comportamiento de visita más común que presentaron los murciélagos era llegar revoloteando (suspendido) a la flor. El 72% de las visitas de *L. curasoae* fue de esta manera, mientras que para *G. soricina* fue del 66%. Otra forma de llegar a visitar las flores era clavándose en el nectario. *Leptonycteris curasoae* presentó este comportamiento en el 28% de sus visitas, y *G. soricina* en un 34% de las observaciones.

En el 95% de las visitas, *L. curasoae* insertaba su lengua en la flor alimentándose de néctar, mientras que en el 5% de sus visitas forrajeara en las anteras mordiéndolas o arrancándolas directamente para ingerir polen (Fig. 13). Las dos formas de forrajear fueron observadas también en *G. soricina*, 98% de las visitas dedicadas a forrajear néctar y 2% a forrajear polen (Tabla 2). Al forrajear el néctar los murciélagos tocaban las anteras y el estigma con las alas o con el abdomen, mientras que cuando forrajearan polen era menor la probabilidad de hacer contacto con su cuerpo con las partes reproductivas de la flor porque permanecían suspendidos sin tocar otra estructura reproductiva, solo la antera que forrajearan. Sin embargo, sí hubo ocasiones en las cuales los murciélagos tocaban las otras anteras de la flor.

Cuando llegaba a tomar néctar, *L. curasoae* tuvo contacto con las anteras en el 99% de sus visitas y *G. soricina* en un 98% (Tabla 2). El contacto con las anteras lo tenían con varias partes de su cuerpo. En el 58.4% de las visitas de *L. curasoae* presentó contacto con las alas, 27.4% con el abdomen, un 6.2% con las patas y el uropatagio y el 8% restante representa el contacto con el antebrazo, cabeza y espalda. Mientras que *G. soricina* en el 67% de sus visitas tuvo contacto con las

alas, el 30% con el abdomen y el 3% incluyen el contacto con el antebrazo, cabeza, espalda y patas.

El estigma fue muy frecuentemente tocado por ambas especies de murciélagos. *Leptonycteris curasoae* tuvo contacto con el estigma en un 95%, mientras que *G. soricina* en un 87% de las ocasiones (Tabla 2). Del total de visitas de *L. curasoae*, el 62% de los contactos con el estigma fue con las alas, el 31% con el abdomen y el resto (7%) con el antebrazo, cabeza, espalda y patas. En el 68% de sus visitas, *G. soricina* tocó el estigma con las alas, el 29.3% con el abdomen y el 2.64% con el antebrazo, cabeza, espalda y extremidades inferiores (patas y uropatagio). Se encontraron diferencias significativas en las visitas que llegaron a forrajear néctar o polen por especie y por condición de hábitat ( $X^2 = 164.4$ , g.l 6,  $p < 0.001$ ).

Tabla 2. Porcentaje de frecuencia de forrajeo de las recompensas florales (néctar y/o polen) y porcentaje de contacto de los murciélagos con las estructuras reproductivas de la flor.

Especies	Recompensa (%)		Contacto (%)	
	Néctar <sup>a</sup>	Polen <sup>b</sup>	Anteras	Estigma
<i>L. curasoae</i> (n = 1570)	95	5	99	95
<i>G. soricina</i> (n = 579)	98	2	96	87

<sup>a</sup> Si el hocico del murciélago se insertaba en la flor era considerado como alimentándose de néctar.

<sup>b</sup> Si las anteras eran tocadas, arrancadas o directamente comidas se consideraba como ingestión de polen.

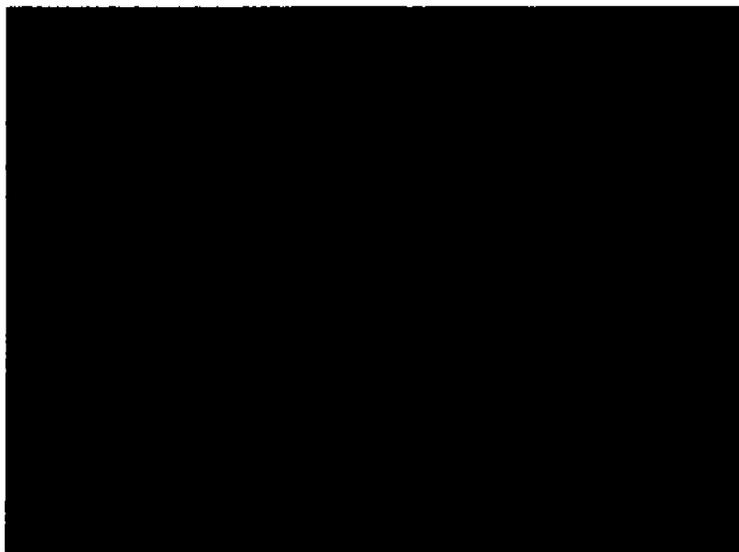


Fig. 13 Fotografía de video nocturna de *Leptonycteris curasoae* comiendo polen de las anteras de *Ceiba aesculifolia*.

#### 4.2.3 Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la actividad polinizadora

*Leptonycteris curasoae* visitó significativamente más flores de *C. aesculifolia* en el bosque perturbado que en el bosque no perturbado ( $F_{1, 48} = 13.304$ ,  $p = 0.001$ ; Fig. 14). Se observó el mismo patrón para *G. soricina*, pero la diferencia no fue significativa ( $F_{1, 48} = 2.192$ ,  $p = 0.145$ ; Fig. 14). El número de flores abiertas en el árbol no influyó en el número de visitas para *L. curasoae* ( $F_{1, 48} = 2.947$ ,  $p = 0.093$ ) y/o *G. soricina* ( $F_{1, 48} = 2.333$ ,  $p = 0.133$ ).

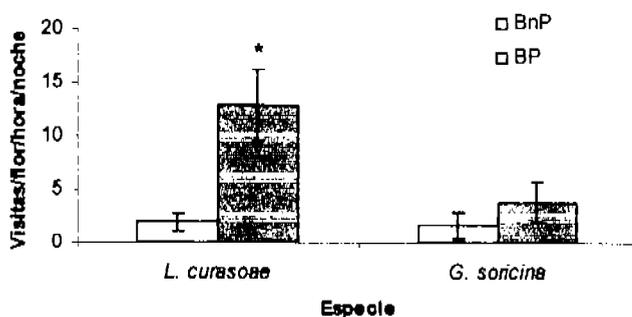


Fig. 14 Promedio de visitas por flor por hora por noche de *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga soricina* en cada condición de hábitat durante ambas temporadas de *Ceiba aesculifolia* (2002 y 2003). El asterisco indica diferencias significativas por especie por condición.

Se encontraron diferencias significativas en la duración de las visitas a las flores de *C. aesculifolia* por *L. curasoae*. Esta especie invirtió más tiempo forrajeando en las flores de sitios perturbados que en las flores del bosque continuo ( $p < 0.05$ , *U* Mann-Whitney). En contraste, la duración de las visitas de *G. soricina* en hábitat perturbados y no perturbados no mostró diferencias significativas ( $p = 0.573$ , *U* Mann-Whitney; Fig. 15).

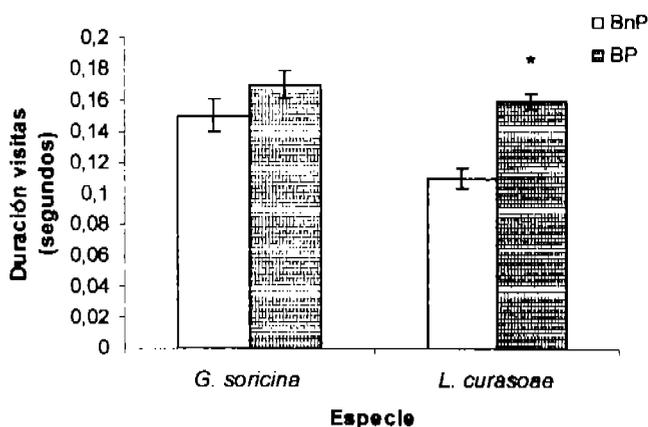
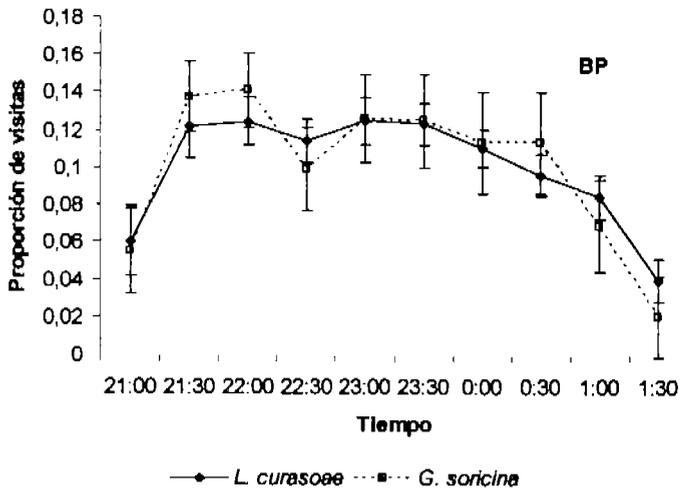


Fig. 15 Duración de visita de *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae* a las flores de *Ceiba aesculifolia* en bosque perturbado (BP) y bosque no perturbado (BnP). El asterisco indica diferencias significativas.

El patrón de actividad (número de visitas de la especie en un intervalo de tiempo de 30 minutos dividido por el número total de visitas de esa misma especie durante la noche) de ambos murciélagos difirió en las condiciones de bosque. En bosque perturbado, tanto *G. soricina* como *L. curasoae* presentaron un patrón similar de visitas a lo largo de la noche a partir del periodo de las 21:30-22:00 y se mantienen las visitas hasta las 0:00-0:30, que es cuando empezaron a disminuir las visitas de las dos especies. En contraste, en el bosque no perturbado, ambas especies tardaron en llegar a su pico de actividad, el cual se presentó a las 22:30 considerado como el primer pico. Ambas especies disminuyeron su actividad alrededor de las 0:00 horas e incrementaron nuevamente las visitas alrededor de la 1:00, cuando mostraron un segundo pico de actividad (Fig. 16).

a



b

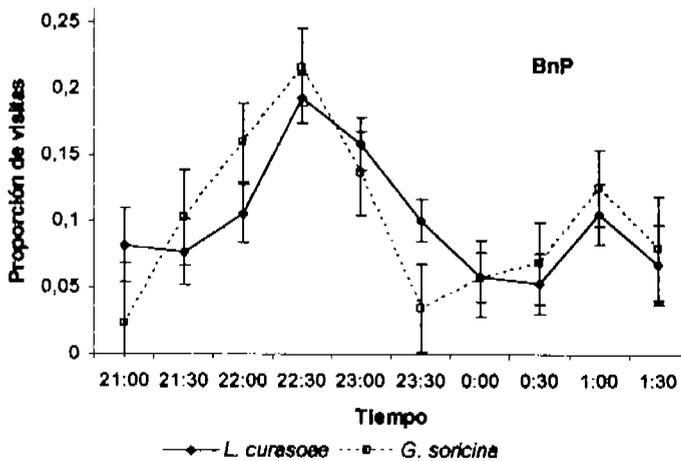


Fig. 16 Patrón de actividad (número de visitas en 30 minutos dividido por el número total de visitas durante la noche) de *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoe* en las flores de *Celba aescullifolia* en (a) bosque perturbado (BP) y (b) bosque no perturbado (BnP).

### 4.3 Fenología y éxito reproductivo

#### 4.3.1 Patrones fenológicos

La fenología de *C. aesculifolia* se llevó a cabo dos años (temporada 2002 y 2003) cada dos semanas desde mediados de marzo a principios de julio. La producción de flores de *C. aesculifolia* por individuo por noche es variable, pudiendo producir de 1 a más de 100 flores durante el pico de floración. En ambas temporadas la proporción de árboles que produjeron flores por mes fue incrementando en mayo y llegó a un pico de Individuos floreciendo en junio. A finales de este mes disminuyó notablemente la proporción de individuos con flor, mientras que para principios de julio había muy pocos individuos que producían de una a dos flores (Fig. 17). La producción de flores en el bosque perturbado comenzó aproximadamente un mes antes que la del bosque continuo. La fructificación de la especie que se muestra en la figura es la que coincide con el periodo de floración.

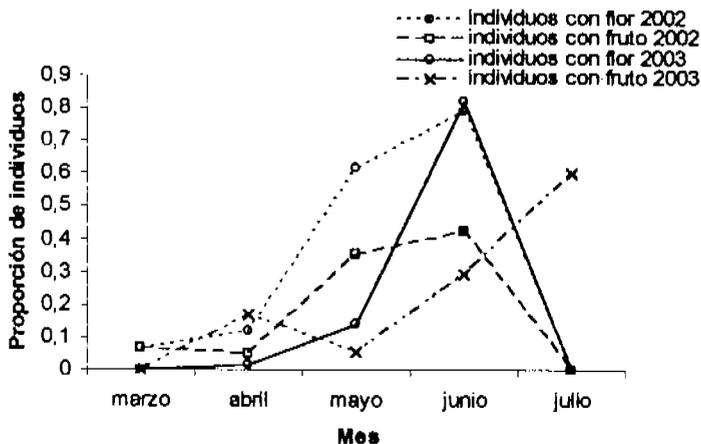


Fig. 17 Proporción de individuos con flor y fruto en *Ceiba aesculifolia* a través del tiempo.

Del total de árboles marcados, muchos no produjeron flores durante las dos temporadas que se observaron. Del total de árboles seguidos en la fenología durante el 2002 (84), el 85.7% de los árboles florecieron en el bosque no perturbado y el 14.28% no produjeron flores en ésta condición de hábitat. En este mismo año, un 54.2% de los árboles florecieron en el bosque perturbado y un 45.7% de los individuos no florecieron.

Durante la temporada 2003, se aumentó el número de árboles en los que se estudio su fenología (107). De estos, el 50% floreció en el bosque no perturbado y otro 50% no floreció en ésta condición. En el bosque perturbado florecieron el 32% de individuos, y un 67.9% de árboles no florecieron (Tabla 3). Como puede observarse la variación entre años y entre los mismos individuos es bastante.

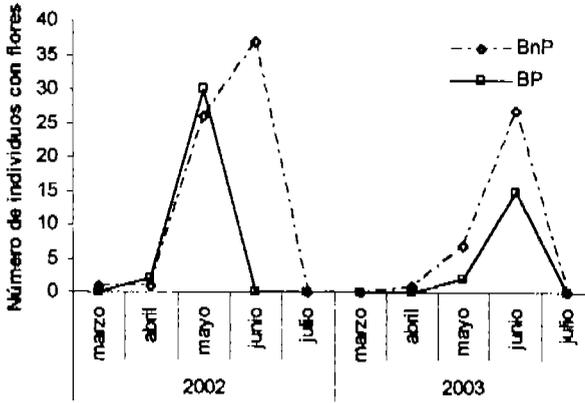
Tabla 3. Número de árboles de *Celba aesculifolia* que florecieron y no florecieron por año y condición de bosque.

Año	condición	# árboles que florecieron	# árboles que no florecieron
2002	BnP (n = 49)	42	7
	BP (n = 35)	19	16
2003	BnP (n = 54)	27	27
	BP (n = 53)	17	36

Durante los dos años de estudio, hubo un mayor número de individuos floreciendo en el bosque no perturbado (BnP) (Fig. 18a). Sin embargo, la producción total de flores fue significativamente mayor en el bosque perturbado

(BP) (Fig. 21). Por otro lado, hubo un mayor número de individuos que produjeron fruto en el bosque no perturbado (Fig. 18b).

a)



b)

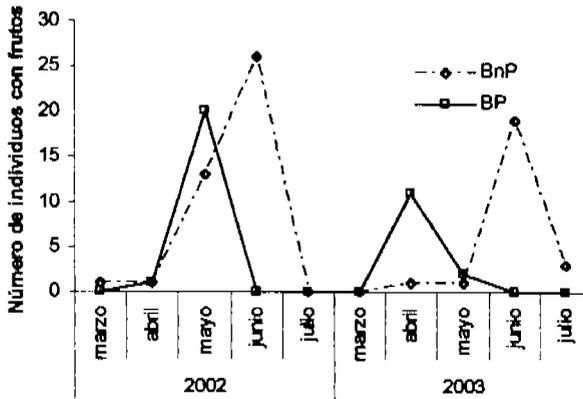


Fig. 18 Número de individuos en el bosque perturbado y no perturbado que presentaron flor (a) y fruto (b) en el 2002 y 2003.

La frecuencia de individuos de *C. aesculifolia* que florecieron varió significativamente entre condiciones de hábitat ( $\chi^2 = 10.1$ , DF = 1,  $p = 0.009$ ) y por año ( $\chi^2 = 18.42$ , DF = 1,  $p < 0.001$ ; Fig. 19), registrándose más individuos floreciendo en el bosque no perturbado en ambas temporadas. No se observaron diferencias significativas entre la interacción de condición y año ( $\chi^2 = 1.77$ , DF = 1,  $p = 0.2343$ ). El tamaño del árbol (evaluado como el DAP) no afectó al número de flores producidas por individuo ( $\chi^2 = 1.95$ , DF = 1,  $p = 0.1629$ ).

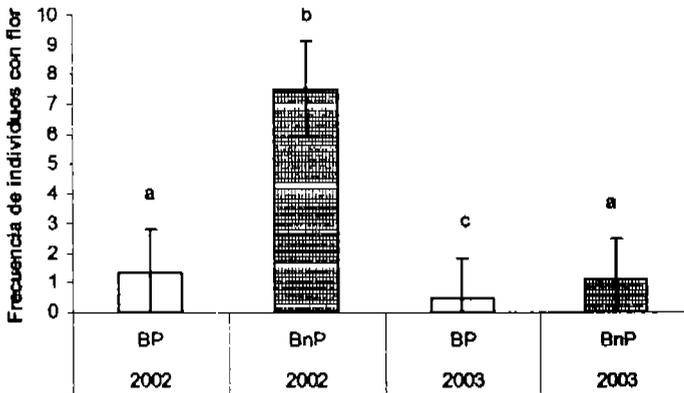


Fig. 19 Frecuencia de individuos con flor en el bosque perturbado (BP) y bosque no perturbado (BnP) durante la temporada 2002 y 2003. Las letras representan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

La frecuencia de individuos de *C. aesculifolia* que produjeron frutos presentó un efecto marginal en la condición de hábitat ( $\chi^2 = 3.35$ , DF = 1,  $p = 0.067$ ; Fig. 20), con más individuos con frutos en bosque no perturbado. No hubo diferencias significativas entre años ( $\chi^2 = 1.80$ , DF = 1,  $p = 0.1793$ ; Fig. 20), ni en la interacción

de ambos factores ( $\chi^2 = 0.89$ , DF = 1,  $p = 0.3464$ ). El tamaño del árbol (DAP) no afectó el número de frutos producidos ( $\chi^2 = 1.95$ , DF = 1,  $p = 0.1629$ ).

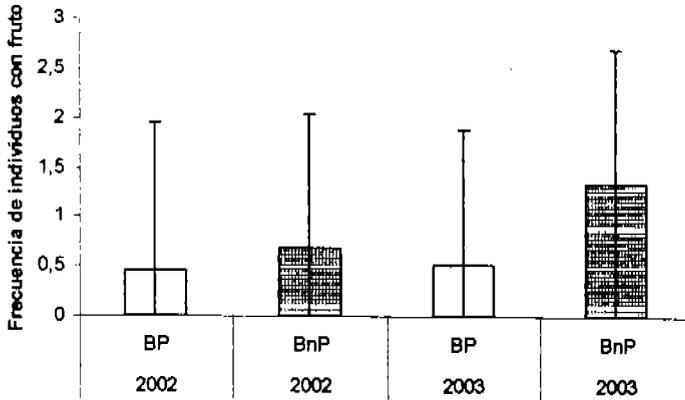


Fig. 20 Frecuencia de individuos con fruto de *Ceiba aescullifolia* en el bosque perturbado (BP) y bosque no perturbado (BnP) durante la temporada 2002 y 2003.

#### 4.3.2 Éxito reproductivo

En la producción total de flores se encontraron diferencias significativas por condición de hábitat, registrándose una mayor producción de flores en árboles del bosque perturbado ( $\chi^2 = 12.30$ , DF = 1,  $p = 0.0005$ ; Fig. 21) y en la interacción de la condición del hábitat y año ( $\chi^2 = 8.68$ , DF = 1,  $p = 0.0032$ ), no así entre años ( $\chi^2 = 0.07$ , DF = 1,  $p = 0.79$ ; Fig. 21). La producción total de flores no se vio afectada por el DAP de los árboles ( $\chi^2 = 2.37$ , DF = 1,  $p = 0.1236$ ).

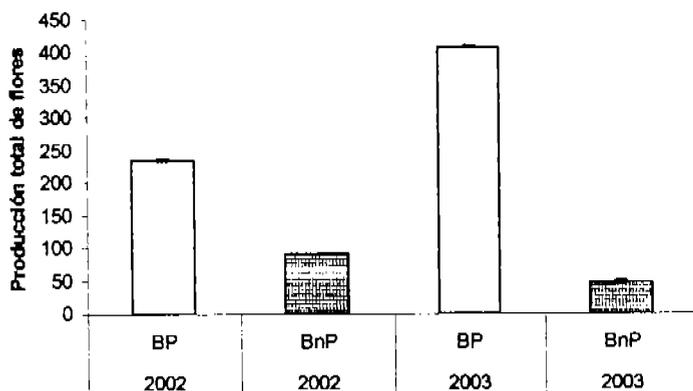


Fig. 21 Promedio  $\pm$  EE de flores totales producidas de *Ceiba aescullifolia* en el bosque perturbado (BP) y bosque no perturbado (BnP) durante la temporada 2002 y 2003.

En cuanto a la producción total de frutos, se encontraron diferencias significativas por condición de hábitat, siendo mayor la producción de frutos en el bosque perturbado ( $\chi^2 = 9.74$ , DF = 1,  $p = 0.0018$ ; Fig. 22). Ésta diferencia se mantuvo a través de los años ( $\chi^2 = 10.42$ , DF = 1,  $p = 12.52$ ; Fig. 22) y en la interacción de condición y año ( $\chi^2 = 4.49$ , DF = 1,  $p = 0.0341$ ; Fig. 22). La producción total de frutos tampoco se vio afectada por el DAP de los árboles ( $\chi^2 = 1.62$ , DF = 1,  $p = 0.2034$ ).

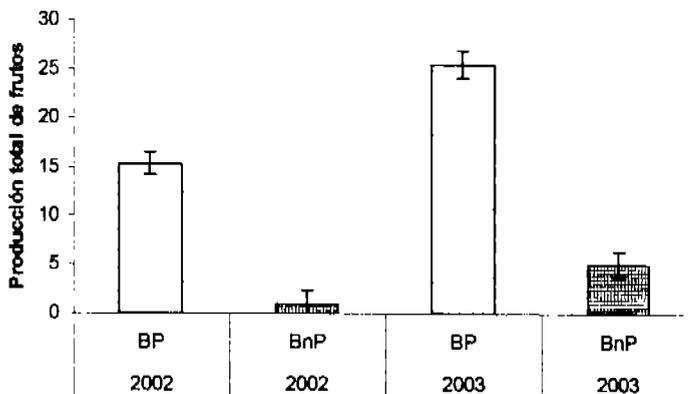


Fig. 22 Promedio  $\pm$  EE de frutos totales producidos de *Ceiba aesculifolia* en el bosque perturbado (BP) y bosque no perturbado (BnP) durante la temporada 2002 y 2003.

En cuanto a la deposición de polen en las flores, no se encontraron diferencias significativas por condición de hábitat ( $F_{1, 52} = 1.75$ ,  $p = 0.191$ ; Fig. 23).

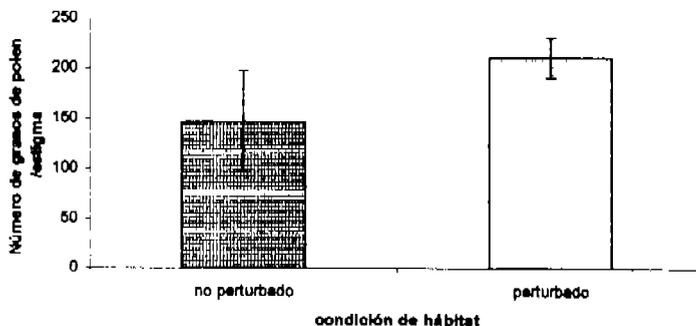


Fig. 23 Promedio  $\pm$  EE de granos de polen depositados en el estigma de las flores de *Ceiba aesculifolia* en el bosque perturbado (BP) y bosque no perturbado (BnP).

No se encontraron diferencias significativas en el *fruit set* entre condiciones de hábitat ( $\chi^2 = 0.36$ , DF = 1,  $p = 0.54$ , Fig. 24), ni en los años estudiados ( $\chi^2 = 0.15$ , DF = 1,  $p = 0.69$ , Fig. 24), ni en la interacción de ambos ( $\chi^2 = 1.65$ , DF = 1,  $p = 0.219$ ). El tamaño del árbol (DAP) no estuvo relacionado al *fruit set* ( $\chi^2 = 0.07$ , DF = 1,  $p = 0.79$ ).

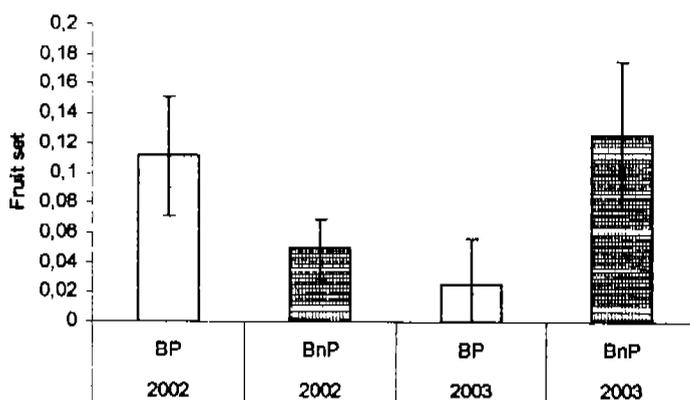


Fig. 24 Número promedio  $\pm$  EE de frutos desarrollados por número de flores producidas de *Celba aesculifolia* (*fruit-set*) en el bosque perturbado (BP) y en el bosque no perturbado (BnP) durante el 2002 y 2003.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 Visitantes florales y patrones de visita

Los resultados muestran que entre los visitantes florales de *C. aesculifolia* se encuentran una miscelánea de visitantes (p.e polillas, palomillas, colibríes), sin embargo, no todos actúan como polinizadores efectivos, ya que algunos no tuvieron contacto con las estructuras reproductivas de la flor. Las polillas y palomillas solamente revoloteaban y se posaban en la base del cáliz para tomar néctar, mientras que las abejas y colibríes actuaban como robadores de néctar. Lo

No se encontraron diferencias significativas en el *fruit set* entre condiciones de hábitat ( $\chi^2 = 0.36$ , DF = 1,  $p = 0.54$ , Fig. 24), ni en los años estudiados ( $\chi^2 = 0.15$ , DF = 1,  $p = 0.69$ , Fig. 24), ni en la interacción de ambos ( $\chi^2 = 1.65$ , DF = 1,  $p = 0.219$ ). El tamaño del árbol (DAP) no estuvo relacionado al *fruit set* ( $\chi^2 = 0.07$ , DF = 1,  $p = 0.79$ ).

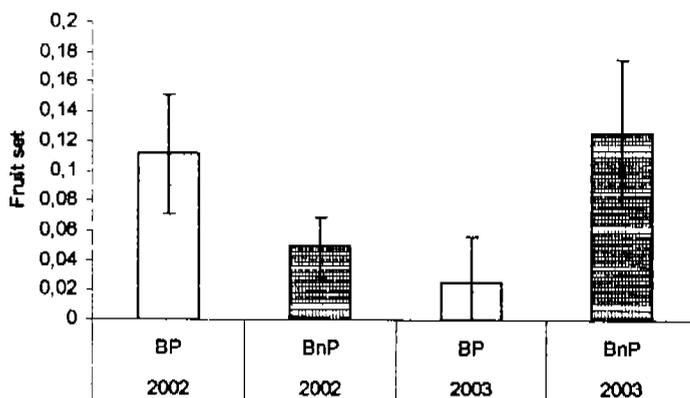


Fig. 24 Número promedio  $\pm$  EE de frutos desarrollados por número de flores producidas de *Celba aesculifolia* (*fruit-set*) en el bosque perturbado (BP) y en el bosque no perturbado (BnP) durante el 2002 y 2003.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 Visitantes florales y patrones de visita

Los resultados muestran que entre los visitantes florales de *C. aesculifolia* se encuentran una miscelánea de visitantes (p.e polillas, palomillas, colibríes), sin embargo, no todos actúan como polinizadores efectivos, ya que algunos no tuvieron contacto con las estructuras reproductivas de la flor. Las polillas y palomillas solamente revoloteaban y se posaban en la base del cáliz para tomar néctar, mientras que las abejas y colibríes actuaban como robadores de néctar. Lo

encontrado para *C. aesculifolia* coincide con las otras dos especies de Ceiba que se encuentran en la región: *C. grandiflora* (Quesada *et al.* 2003) y *C. pentandra* (Munguía-Rosas 2003). Ambas especies de árboles fueron visitadas por polillas, palomillas, abejas, colibríes y un marsupial (*Marmosa canescens*). Éste último mamífero sólo fue encontrado visitando las flores de *C. grandiflora* y ninguno de ellos tuvo contacto con las estructuras reproductivas de la flor.

Se ha reportado para la región que los árboles de la familia Bombacaceae son un recurso importante para los murciélagos nectarívoros en el área (O.-Salazar & R.-Fernández 2000, Lobo *et al.* 2003, Stoner *et al.* 2003). Estos trabajos coinciden en que *Leptonycteris curasoae* es el polinizador más importante empleando recursos de la familia Bombacaceae a través de seis meses, mientras que *Glossophaga soricina* es el segundo polinizador más importante y utiliza el recurso Bombacaceae por cinco meses.

Los murciélagos (*G. soricina* y *L. curasoae*) fueron los principales visitantes, contribuyendo al 98% de las visitas totales y fueron los únicos visitantes que actuaban como polinizadores efectivos a las flores de *C. aesculifolia*, ya que fueron los únicos que tuvieron contacto con las anteras y el estigma de las flores (Tabla 2). Los murciélagos al momento de su llegada para visitar la flor chocan con ella y de ésta manera siempre tocan las anteras y el estigma. Las flores de *C. aesculifolia* presentan el síndrome típico de quiropterofilia (Faegri & van der Pijl 1966, Helversen 1993). Por ejemplo, abren en la noche, son de color blanco, robustas, están localizadas en las puntas de las ramas para facilitar el acceso, y la mayor producción de néctar, polen y receptividad del estigma de sus flores coincide con el patrón de actividad de los murciélagos (Fig. 7, 8 y 16). Cuando amanece la flor parece seca, las anteras no producen más polen y el estigma se torna de color café

oscuro. La flor permanece en el árbol unas horas más después de que amanece y horas después se caen los pétalos o toda la flor. Debido a las características de la flor (p.e síndrome de quiropterofilia, tiempo de receptividad del estigma y polen disponible) y a la forma de forrajeo de los visitantes, es menos probable que otros visitantes sean polinizadores efectivos de las flores de *C. aesculifolia*, a diferencia de los murciélagos que sí presentan contacto con las estructuras reproductivas de la flor.

## 5.2 Comportamiento de visitas de los murciélagos nectarívoros

Tanto *G. soricina* como *L. curasoae* llegaron a forrajear preferentemente néctar que polen (Tabla 2). Nuestros resultados coinciden con lo obtenido para las otras dos especies de Bombacaceas presentes en la región (*C. grandiflora* y *C. pentandra*), en la cual los visitantes llegaron a forrajear principalmente néctar (Munguía-Rosas 2003, Quesada *et al.* 2003). Cada flor de *C. aesculifolia* produce en promedio 121  $\mu$ l de néctar por noche (Fig. 8); por lo tanto, las flores en ambas condiciones de bosque pueden ser importantes fuentes de alimento para las dos especies de murciélagos. Cuando los recursos florales quiropterofílicos disponibles son escasos en la región (de abril a mayo; Stoner *et al.* 2003) la fuente de alimento que proporciona esta especie puede llegar a ser un recurso atractivo para los visitantes y puede que se desplacen donde este recurso sea más abundante para alimentarse.

El néctar floral es una solución diluida de azúcares (principalmente glucosa, fructosa y sacarosa) en agua, que contiene mínimas cantidades de aminoácidos, vitaminas y electrolitos (Baker & Baker 1977, Baker & Baker 1983). Esta recompensa floral puede proveer a los murciélagos nectarívoros de agua en

temporada de secas. Además del néctar, los murciélagos nectarívoros necesitan utilizar fuentes alternativas de alimento para complementar su dieta (p.e. polen), sobre todo para satisfacer sus necesidades proteicas (Studier & Wilson 1983, Herrera *et al.* 2001). Se observó en las videofilmaciones que algunos de los murciélagos al visitar las flores mordían las anteras (Fig. 13). Esta forma de consumo de polen (polinivoría) ha sido reportada para *L. sanborni* en *Ceiba acuminata* (Baker *et al.* 1971) y recientemente para *G. soricina* y *L. curasoae* en *C. grandiflora* (Quesada *et al.* 2003) y en *C. pentandra* (Mungula Rosas 2003). Antes de estos estudios se suponía que los murciélagos nectarívoros ingerían polen solamente cuando se acicalaban el cuerpo o la cara (Nowak 1994).

El porcentaje de contacto de los murciélagos (*G. soricina* y *L. curasoae*) con las estructuras reproductivas de las flores posiblemente este relacionado con el tamaño del organismo. Tanto *G. soricina* como *L. curasoae* presentaron un patrón similar de contacto con las anteras; sin embargo, el contacto con el estigma difirió ligeramente (Tabla 2). El menor contacto con el estigma por parte de *G. soricina* (Tabla 2), puede deberse a que se trata de un murciélago de talla pequeña (pesan de 8.8-10.5 g y la longitud del antebrazo mide de 34.4 a 36.5 mm) (Álvarez *et al.* 1991) y el estilo de la flor es relativamente largo (aproximadamente 15cm; Lobo *et al.* 2003) como para tener suficiente contacto con éste.

La eficiencia de los murciélagos como polinizadores depende parcialmente de sus patrones de forrajeo y su preferencia por los recursos florales disponibles en su ambiente. Los patrones de forrajeo de los murciélagos están determinados entre otras cosas por los patrones fenológicos de las especies de plantas que visitan y por lo tanto, por la cantidad de recurso disponible, el cual puede tener un efecto en el comportamiento de forrajeo de los murciélagos.

### 5.3 Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la actividad polinizadora

La respuesta a la fragmentación por parte de los polinizadores hacia *Ceiba aesculifolia* depende de características tanto de la especie de polinizador como de la planta, tales como la capacidad de desplazamiento (distancia/movilidad), lo que a su vez está ligado al tamaño del polinizador (Heithaus *et al.* 1975, Cosson *et al.* 1999, Steffan-Dewenter & Tschardtke 1999), la especialización en su dieta (generalista o especialista), así como la presencia de otros recursos florales disponibles en la región durante el período de floración de *C. aesculifolia* (Lobo *et al.* 2003, Quesada *et al.* 2004).

La tasa de visita de los murciélagos polinizadores fue mayor en el bosque perturbado que en el bosque continuo (Tabla 1); sin embargo, esta diferencia sólo fue significativa para *L. curasoae* (Fig. 14). En *C. grandiflora* (Bombacaceae) el murciélago nectarívoro *Musonycteris harrisonii* restringió sus visitas a los árboles del bosque continuo, mientras que *G. soricina* visitó significativamente más flores en bosque continuo, y *L. curasoae* no mostró una preferencia significativa entre hábitat (Quesada *et al.* 2003). Esto podría explicarse por las capacidades de desplazamiento y la talla corporal de cada especie de visitante, así como por la disponibilidad de recursos en el área (Quesada *et al.* 2003).

En contraste con lo registrado en el estudio de *C. grandiflora* (Quesada *et al.* 2003), en el estudio actual, se encontró que *L. curasoae* presentó más visitas en el bosque perturbado. En *C. grandiflora*, *G. soricina* fue el murciélago que visitó significativamente más flores en bosque continuo, mientras que *L. curasoae* no mostró diferencias significativas. Una posible explicación para la diferencia encontrada en la tasa de visita de *C. aesculifolia* en comparación con *C. grandiflora* está relacionada con la duración en el período de floración y por lo tanto, con la

cantidad de recurso (p.e recompensa floral) ofrecido en estas dos especies de Bombacaceae. *Ceiba grandiflora* es una especie que presenta un periodo de floración mucho más extenso (diciembre a junio; Lobo *et al.* 2003) que *C. aesculifolia* y, por lo tanto los murciélagos tienen recurso más tiempo y otras especies disponibles durante esos meses. Mientras que cuando *C. aesculifolia* florece, hay pocas especies quiropterofílicas en flor (Stoner *et al.* 2003, Quesada *et al.* 2004), de esta forma, al haber poco recurso disponible en la región puede ser que los murciélagos se desplacen a otros sitios atravesando parches de vegetación.

El mayor número de visitas por parte de *L. curasoae* a las flores de *C. aesculifolia* en el bosque perturbado comparado con las flores del bosque continuo, puede deberse a la capacidad de desplazamiento del murciélago para cruzar áreas abiertas de vegetación. Se ha mencionado una posible relación entre el tamaño del polinizador y la distancia desplazada. A mayor tamaño del polinizador (carga alar), mayor distancia desplazada (Steffan-Dewenter y Tschamtkke 1999). *Leptonycteris curasoae* es un murciélago de talla grande que pesa entre 18 y 30 g y la longitud de su antebrazo varía de 46-57 mm (Nowak 1994). Se ha reportado que llegan a desplazarse hasta cinco horas por noche, aproximadamente 100 km en busca de alimento (Horner *et al.* 1998).

La mayor frecuencia de visita de *L. curasoae* en sitios de bosque perturbado también puede deberse a su dieta especializada (néctar y polen; Quiroz *et al.* 1983) y a la época de floración de *C. aesculifolia* en áreas perturbadas. Como los árboles de áreas perturbadas florecen primero que los árboles del bosque continuo, y la temporada de floración de *C. aesculifolia* coincide con la época con menos recursos quiropterofílicos en la región (Stoner *et al.* 2003), se puede explicar el porque hay más visitas a las flores de *C. aesculifolia* en bosque perturbado. Además, se

encontró que hay una mayor producción de flores en árboles de sitios perturbados que en el bosque continuo (Fig. 21). Ésta situación se presenta probablemente porque estos árboles son capaces de incrementar el volumen de su copa, con una mayor producción de ramas, ya que existe menos competencia por espacio dentro de esas áreas que en los bosques no perturbados (Fuchs *et al.* 2003, Stoner *et al.* en prensa). Debido a esto, las flores que se encuentran en sitios perturbados probablemente sean un recurso atractivo para *L. curasoe*, ya que una especie especialista de néctar y polen, la cual además por posee una alta capacidad de desplazamiento. Recientemente se ha documentado que *L. curasoe* forrajea tanto en hábitat perturbados como en bosques continuos, aún cuando la disponibilidad de flores sea baja (Quesada *et al.* 2004). *Leptonycteris curasoe* invirtió significativamente más tiempo visitando flores de *C. aesculifolia* en el bosque perturbado que en el bosque continuo (Fig. 15), lo que coincide con la mayor cantidad de flores totales producidas en esta condición de hábitat (Fig. 21).

Por otro lado, no se encontraron diferencias en la tasa de visita de *G. soricina* en los dos hábitat. Este resultado podría deberse a que *G. soricina* posee una talla más pequeña que *L. curasoe* (Álvarez *et al.* 1991) y su capacidad de desplazamiento es menor (aproximadamente 3 km) (Fleming 1972). A pesar de la reducida capacidad de movilidad de esta especie, puede ser que se desplace a las áreas perturbadas más cercanas a los sitios de bosque continuo para alimentarse debido a que *C. aesculifolia* es un árbol atractivo por la cantidad de flores abiertas en una noche.

## 5.4 Fenología y éxito reproductivo.

### 5.4.1 Fenología

Los patrones fenológicos presentes en *C. aesculifolia* indican que esta especie empieza a florecer a finales de abril y la floración declina a principios de julio (Fig. 17). Nuestros resultados coinciden con lo registrado por Lobo *et al.* (2003), en cuyo trabajo mencionan que *C. aesculifolia* fue la última de las especies de Bombacaceae que florece en la región de Chamela.

En este trabajo, durante los dos años de seguimiento, los árboles del bosque perturbado florecieron antes (aproximadamente un mes) que los árboles del bosque continuo. También fue muy marcada la variación entre años en cuanto al número de árboles que florecieron. En el bosque no perturbado durante el 2002, el 86% de los individuos florecieron, mientras que en el 2003 en la misma condición de hábitat la mitad de los árboles florecieron y la mitad no floreció. En el bosque perturbado en el año 2002, florecieron un poco más individuos (54%) que aquellos que no florecieron, y para el 2003 florecieron muy pocos árboles en la misma condición (32%) (Tabla 3). Se ha documentado que existen varios factores que pueden modificar los patrones fenológicos en algunas especies de árboles a través de los años (Opler *et al.* 1978, Van Schaik *et al.* 1993, Sakai 2001). Un trabajo de revisión realizado por Sakai (2001), menciona una serie de investigaciones de las cuales se desprenden hipótesis para explicar las causas del porque la fenología reproductiva en los bosques tropicales difiere entre especies. Una de las hipótesis que ha recibido más atención ha sido la de "polinizadores compartidos". Esa hipótesis sugiere que las especies de plantas que comparten polinizadores tienen segregación temporal en la floración, con lo que se minimiza la competencia por polinizadores o bien, la polinización inefectiva. Sin embargo, faltan estudios

experimentales de campo que apoyen estas suposiciones. En un bosque con marcada estacionalidad, los cambios en la disponibilidad de agua y humedad del suelo son factores esenciales que afectan los patrones fenológicos, así como las interacciones bióticas (p.e competencia por polinizadores) entre especies del mismo gremio (Lobo et al. 2003). Los patrones fenológicos de la familia Bombacaceae se deben principalmente a presiones selectivas asociadas a la competencia por polinizadores (Lobo et al. 2003). La variación presentada en los patrones fenológicos de *C. aesculifolia* puede deberse a los diversos factores expuestos anteriormente; sin embargo, faltan aún estudios a más largo plazo sobre estos factores para ver su posible influencia en los patrones fenológicos de esta especie.

#### 5.4.2 Éxito Reproductivo

El número de individuos que produjeron flor y fruto fue mayor en el bosque no perturbado que en el perturbado (Fig. 18 a y b). Sin embargo, la producción total de flores difirió entre las condiciones de bosque, habiéndose registrado significativamente más flores en el bosque perturbado (Fig. 21). Probablemente en la región la mayoría de los individuos de *C. aesculifolia* que florecen en el bosque no perturbado producen pocas flores, mientras que los árboles del bosque perturbado que florecen aunque son pocos, producen muchas flores. Recientemente, en un trabajo realizado en Costa Rica con *Paqaira quinata* (Bombacaceae) se observó un patrón similar a lo encontrado para *C. aesculifolia* en la región de Chamela. Los árboles aislados tendieron a desarrollar coronas con más ramas reproductivas que los individuos que se encontraban en el bosque continuo, y por lo tanto, produjeron más flores en esta condición de hábitat.

Individuos aislados fueron encontrados en áreas abiertas en donde no hay competencia entre los vecinos (Fuchs *et al.* 2003).

Un patrón similar ocurrió con la producción total de frutos, produciéndose significativamente más en el bosque perturbado (Fig. 22). De igual forma, la producción total de flores y el número de granos de polen en los estigmas de las flores fue mayor en los sitios perturbados (Fig. 21 y 23). Sin embargo, a pesar de que se produjeron más flores en el bosque perturbado la proporción en el número de frutos desarrollados por el número total de flores producidas (*fruit set*) no mostró diferencias ni por condición de hábitat ni entre años.

En *C. aesculifolia*, un incremento en la tasa de visitas por parte de los polinizadores se ve reflejado en un mayor número de granos de polen depositados en las flores. Sin embargo, no se ve acompañado por un incremento en el número de frutos desarrollados por cada flor producida (*fruit set*). De acuerdo a los resultados expuestos, cada flor tiene la misma probabilidad de desarrollarse a fruto en el bosque no perturbado que en el perturbado, a pesar de que la mayor producción total de flores fue en el bosque perturbado.

Esta situación presentada en el *fruit set* en *C. aesculifolia*, puede deberse a una disminución en los niveles de flujo de polen. Esto sugiere que los árboles en áreas perturbadas podrían recibir una cantidad menor de polen compatible por visita, lo que podría limitar la habilidad de los individuos de producir altos niveles de *fruit set* (Quesada *et al.* 2004). Se ha mencionado que tanto la calidad como la cantidad de polen compatible depositado en las flores pueden ser factores determinantes en la efectividad del polinizador (Herrera 1987, Stone 1996, Law & Lean 1999). En Costa Rica la producción total de frutos y semillas de *Paquira quinata*, está directamente relacionado con el tamaño de la carga de polen

depositada en los estigmas de las flores y posiblemente por el número de visitas de los polinizadores (Quesada *et al.* 2001). De tal forma que el movimiento de polen entre árboles de sitios perturbados probablemente no sea tan eficiente para que se vea traducido en un mayor *fruit set* (Quesada *et al.* 2004, Stoner *et al.* en prensa).

Otra explicación referente al *fruit set*, puede estar relacionada a que los árboles en ambas condiciones de bosque producen una cantidad de flores mayor a la que pueden desarrollar como fruto, y que la baja proporción de frutos (*fruit set*) puede deberse a limitaciones en los recursos disponibles para que sean desarrollados los frutos (Fuchs *et al.* 2003). En un trabajo realizado con 447 especies de plantas que variaban en compatibilidad, sistemas de apareamiento, formas de vida, tipo de fruto y polinización, el bajo *fruit set* en esas plantas podría estar influenciado por la limitación de recursos (Sutherland 1986). Si la producción de frutos es limitada por recursos y la energía designada a la maduración de frutos es fija, entonces hay un incremento en el costo por fruto, lo que podría resultar en una reducción en el número total de frutos producidos (Sutherland 1986).

Los pequeños polinizadores rara vez se mueven entre fragmentos de bosque y el intercambio genético a través de la polinización predominantemente ocurre entre árboles del mismo fragmento de bosque y siempre con la probabilidad de una baja variabilidad genética en los pequeños fragmentos, lo que lleva a una reducida fecundación y, por lo tanto, a una disminución en la relación fruto/semilla (*seed set*). Si los polinizadores raramente se mueven entre fragmentos entonces es probable que la progenie sea más emparentada (Ghazoul & McLeish 2001).

Se ha documentado que la efectividad de los murciélagos en el exocruzamiento podría depender de las estrategias de floración (asincrónica o sincrónica como *C. aescullifolia*) (Lobo *et al.* 2003, Quesada *et al.* 2003) y de la

biología reproductiva de las plantas, así como de los patrones de forrajeo de los quirópteros (Heithaus, Opler & Baker 1974). Entre los factores que pueden modificar los eventos fenológicos en las plantas se encuentran los últimos y los próximos. Las causas próximas incluyen eventos ambientales a corto plazo que pueden disparar la fenología, mientras que las causas últimas son las fuerzas evolutivas que son las responsables de esos factores. Las causas últimas (p.e. competencia por polinizadores) es quizá uno de los más importantes factores últimos que afectan los patrones fenológicos observados en la familia Bombacaceae (Lobo *et al.* 2003). El uso secuencial de las especies de Bombacaceae (*C. aesculifolia*) por murciélagos está determinado por la fenología y al parecer existe algún tipo de sincronización en la floración de estas especies para evitar así la competencia por polinizadores (Lobo *et al.* 2003).

Los murciélagos considerados como visitantes efectivos del árbol de *C. aesculifolia* difieren en sus patrones de forrajeo, lo que podría influir en la polinización de las flores. Se ha documentado que *L. curasoae* forrajea en grupos para alimentarse, localiza las flores por visión y olfato, y la agudeza e intensidad de su sonar es reducida en comparación con otros murciélagos de subfamilia Glossophaginae, debido a que es especialista en su alimentación (Howell 1974b, 1979, Fleming *et al.* 1996, Helversen 1993, Horner *et al.* 1998). Llegan a desplazarse hasta cinco horas por noche, aproximadamente por 100 km (Horner *et al.* 1998), transportando el polen distancias largas. Esta forma de alimentarse en grupo maximiza la eficiencia de forrajeo en recursos que se encuentran en parches promoviendo de alguna forma el exocruzamiento (Heithaus, Opler & Baker 1974, Heithaus, Fleming & Opler 1975). Es coherente pensar que *L. curasoae*, debido a su comportamiento de forrajeo, promueva el exocruzamiento entre los árboles de *C.*

*aesculifolia*. A pesar de que esta especie de murciélago visitó significativamente con más frecuencia las flores de árboles en hábitat perturbados (Fig. 14), el *fruit set* no mostró diferencias entre condiciones de hábitat. El sistema de apareamiento es la variable más importante que determina la proporción de flor/fruto en especies de plantas autoincompatibles (Sutherland 1986). *Ceiba aesculifolia* es una especie auto-incompatible (Quesada *et al.* 2004, Stoner *et al.* en prensa) que forzosamente necesita un vector de transferencia de polen (p.e murciélago), por lo que probablemente las visitas a las flores de *C. aesculifolia* que se presentaron en el bosque perturbado provenían de cruces geitonogámicos (transferencia de polen del mismo individuo). La geitonogamia es más probable que ocurra en árboles aislados que son distantes de otros donadores potenciales de polen, donde las flores reciben polen proveniente del mismo árbol (Mustajarvi *et al.* 2001, Cascante *et al.* 2002). Un incremento en la densidad floral (como ocurre en el bosque perturbado para *C. aesculifolia* en este estudio) podría atraer más polinizadores e inducir a polinizadores individuales a visitar más flores en un encuentro (Sih & Baltus 1987). Un patrón similar fue reportado para Costa Rica, donde en hábitat fragmentados o en árboles con el pico de floración al principio o final, los murciélagos polinizadores probablemente son los promotores del exocruzamiento entre árboles (p.e geitonogamia) porque es probable que ellos tiendan a forrajear dentro de los mismos árboles donde se concentra el néctar (Fuchs *et al.* 2003). Este pudo haber sido el caso de *L. curasoe*, a pesar de que su comportamiento de forrajeo es el óptimo para promover un mayor exocruzamiento en los árboles, las condiciones que se presentan en los sitios perturbados no son las mejores para que su efectividad como polinizador (cantidad y calidad de polen transferido entre flores) se vea reflejado en un mayor éxito reproductivo para *C. aesculifolia* en este hábitat.

Para el caso de *Glossophaga soricina*, este murciélago se encontró en igual medida visitando árboles de *C. aesculifolia* en sitios perturbados que en bosque no perturbado (Fig. 14). Este quiróptero generalmente forrajea solo y se ha documentado en Costa Rica que se desplazan al menos 3 km por noche en busca de alimento (Fleming *et al.* 1972) realizando breves visitas, lo que podría eficientizar el exocruzamiento de los árboles (Heithaus, Opler & Baker 1974). Un estudio realizado con *Paqura quinata*, menciona que *G. soricina* fue el polinizador principal de este árbol. El murciélago adopta un comportamiento territorial en una sola planta en ambientes perturbados con recursos limitados (Lemke 1985). Este comportamiento probablemente restrinja el número de donadores llevando cargas de polen que los murciélagos mueven entre árboles que se encuentran floreciendo (Fuchs *et al.* 2003), lo que podría promover el exocruzamiento entre los mismos árboles (geitonogamia), como en el caso de *L. curasoe*.

Los patrones fenológicos de *C. aesculifolia* varían mucho a través de los años. Puede ser que una estrategia de la planta para "asegurar" las visitas de los polinizadores sea florecer asincrónicamente entre ambas condiciones de bosque. Como los individuos del bosque perturbado florecen un mes antes que los árboles del bosque no perturbado y los árboles del bosque continuo permanecen hasta el final de la época de floración, puede ser que la tasa de visitas al concentrarse en un tiempo en cierta condición de bosque nivelen el *fruit set* en cada hábitat y por lo tanto no se encuentren diferencias evidentes entre años.

## 6. Conclusiones

- Las flores de *Celba aesculifolia* presentan el síndrome típico de quiropterofilia y este estudio muestra la importancia de los murciélagos como polinizadores efectivos de esta especie y descarta la importancia de otros visitantes en la polinización de este árbol.
- Los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae* son los polinizadores legítimos de *C. aesculifolia* ya que fueron los únicos visitantes que hicieron contacto con las estructuras reproductivas de las flores.
- Tanto *G. soricina* como *L. curasoae* forrajearon en mayor proporción néctar que polen. La polinivoría como forma de consumo por parte de los murciélagos es reportada para esta especie de árbol.
- *Leptonycteris curasoae* presentó significativamente más visitas en bosque perturbado que en el bosque continuo, esto se le atribuye a la capacidad de desplazamiento de esta especie de murciélago. Mientras que *G. soricina* no presentó diferencias en la tasa de visita por condición.
- El patrón de actividad de los murciélagos coincide con la mayor producción de néctar y polen, así como receptividad del estigma de las flores.
- La variación de los individuos que producen flor y fruto a través del tiempo es muy marcada.
- Hubo más individuos en el bosque continuo que florecieron pero produjeron pocas flores por árbol. A pesar de que hubo menos individuos que florecieron en el bosque perturbado, fueron los que produjeron la mayor cantidad de flores durante la temporada de floración.

- No se encontraron diferencias en la deposición de polen en los estigmas por condición.
- El *fruit set* no presentó diferencias por condiciones de hábitat. Lo que sugiere que cada flor tiene la misma probabilidad de producir fruto tanto en el bosque continuo como en el bosque perturbado.
- Es necesario realizar estudios a más largo plazo para comprobar la variación en los patrones fenológicos de *C. aesculifolia*.
- Se propone que estudios futuros analicen los movimientos de los murciélagos polinizadores y los patrones de flujo génico, con la finalidad de evaluar la importancia del bosque continuo en el mantenimiento de las poblaciones de murciélagos polinizadores.

## 7. LITERATURA CITADA

- Aizen, M. A. & P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Aldrich, P. R. & J. L. Hamrick. 1998. Reproductive dominance of pasture trees in a fragmented tropical forest mosaic. *Science* 281: 103-105.
- Álvarez, T. & L. González-Quintero. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. Instituto Politécnico Nacional. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18: 137-165.
- Álvarez, J., M. R. Willig, J. K. Jones & W. D. Webster. 1991. *Glossophaga soricina*. *Mammalian Species* 379: 1-7.
- Arita, H. T. 1991. Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. *Journal of Mammalogy* 72: 706-714.
- Arita, H. T. & K. Santos del Prado. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* 80: 31-41.
- Avendaño-Reyes, S. 1998. Flora de Veracruz. Bombacaceae. Fascículo 107. Instituto de Ecología A. C., Xalapa, Veracruz y Universidad de California, Riverside, C.A.
- Baker, H. G., R. W. Cruden & I. Baker. 1971. Minor parasitism in pollination biology and its community function: the case of *Ceiba acuminata*. *BioScience* 21: 1127-1129.
- Baker, H. G. & I. Baker. 1977. Intraspecific constancy of floral nectar and amino acid complements. *Botanical Gazette* 138: 183-191.
- Baker, H. G. & I. Baker. 1983. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. En: C. E. Jones y R. J. Little (eds.).

- Handbook of Experimental Pollination Biology*. New York, Scientific & Academic. Pags. 131-171.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rainforest. *Annual Review Ecological and Systematics* 21: 399-422.
- Bernard, E. & M. B. Fenton. 2003. Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 35: 262-267.
- Brosset, A., P. Charles-Dominique, A. Cockle, J. F. Cosson & D. Maasson. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal Zoology*. 74: 1974-1982.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives of Meteorology Geophysics and Bioclimatology serie B*. 36: 297-316.
- Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 5-17.
- Bullock, S. H., C. Martínez del Río & R. Ayala. 1989. Bee visitation rates to trees of *Prockia crucis* differing in flower number. *Oecologia* 78: 389-393.
- Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina. 1995. Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press, Gran Bretaña.
- Cascante, A., M. Quesada, J. Lobo & E. A. Fuchs. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and the genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology* 16: 137-147.
- Ceballos, G. & A. Miranda. 2000. Los mamíferos de Chamela. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Distrito Federal, México.

- Ceballos, G., T. H. Fleming, C. Chávez & J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. *Journal of Mammalogy* 78: 1220-1230.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO, IBUNAM, ASM, SC, México.
- Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats *Leptonycteris sanborni* Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México, Serie Zoológica* 62:181-202.
- Cockrum, E. L. & Y. Petryszyn. 1991. The long-nosed bat, *Leptonycteris*: an endangered species in the southwest?. *Occasional Papers of the Museum Texas Tech University* 142: 1-32.
- Cosson, J. F., J. M. Pons & D. Maasson. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15: 515-534.
- Cunningham, S. A. 2000. Depressed pollination in habitat fragment causes low fruit-set. *Proceedings of the Royal Society of London* 267: 1149-1152.
- Dick, C. W., G. Etchelecu & F. Austerlitz. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology* 12: 753-764.
- Donaldson, J., I. Nänni, C. Zachariades & J. Kemper. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in Renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology* 16: 1267-1275.

- Eguiarte, L., C. Martínez del Río & H. T. Arita. 1987. El néctar y polen como recurso: el papel ecológico de los visitantes de las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19: 74-82.
- Ellstrand, N. C. & D. R. Ellam. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada & D. Merrit. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rainforest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16: 309-318.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 103: 237-245.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1966. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford. Estados Unidos de Norteamérica.
- Fenton, M. B. & T. H. Kunz. 1977. Movements and behavior. In *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae*. Part 2. Edited by R. J. Baker, J. K. Jones Jr. & D. C. Carter. Special Publications Museum Texas Tech University # 13. 351-354.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Auolet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist, D. M. Syme & B. Adkins. 1992. Phyllostomid Bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24: 440-446.
- Fenton, M. B. 1997. Science and the conservation of bats. *Journal of Mammalogy* 78: 1-14.

- Fleming, T. H., E. T. Hooper & D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology* 53: 555-569.
- Fleming, T. H., R. A. Nuñez & L. S. L. Sternberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon isotope stable. *Oecologia* 94: 72-75.
- Fleming, T. H. & V. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75: 845-851.
- Fleming, T. H., M. D. Tuttle & M. A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41:257-269.
- Fuchs, E. J., J. A. Lobo & M. Quesada. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17: 149-157.
- García-Oliva, F., A. Camou & J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En: *Historia Natural de Chamela*. Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. Aldrete & M. Quesada Avendaño (eds.). Instituto de Biología, UNAM. México 3-10 p.
- Ghazoul, J. & M. McLelsh. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology* 153: 335-345.
- Gómez-Pompa, A. & R. Dirzo. 1995. Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. Instituto Nacional de Ecología (INE), Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.

- Helthaus, E. R., P. A. Opler & H. G. Baker. 1974. Bat activity and pollination of *Bahinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. *Ecology* 55: 412-419.
- Helthaus, 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: 841-854.
- Helversen, O. V. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by Glossophaginae bats. Pp. 41-59. *In* Animal-plant Interactions in tropical environments. W. Barthlott (ed.). Museum Alexander Koenig, Bonn, Alemania.
- Herrera, C. M. 1987. Components of pollinator quality: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50: 79-90.
- Herrera, M. L. G., K. Hobson, N. Ramírez, L. Mirón, G. Méndez & V. Sánchez-Cordero. 2001. Sources of protein in two species of phytophagous bats in a seasonal dry forest: evidence from stable isotope analysis. *Journal of Mammalogy* 82:352-361.
- Homer, M. A., T. H. Fleming & C. T. Sahley. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal Zoology London* 244: 575-586.
- Howell, D. J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterofily. *Comparative Biochemical Physiology* 48A: 263-276.
- Howell, D. J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *American Naturalist* 114: 23-49.
- Howell, D. J. 1991. *Glossophaga soricina*. Pp. 486-488 en *Historia Natural de Costa Rica* (D. Janzen, ed.). Editorial de la Universidad San José, Costa Rica.
- INEGI. 1998. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Carta Topográfica 1:250,000 Manzanillo, Jalisco y Colima. E13-2-5.

- Janzen, D. H. 1986. The eternal external threat. Pp. 286-302. *In Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. M. E. Soulé (ed.). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Janzen, D. H. 1994. Priorities in tropical biology. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 365-367.
- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2: 359-366.
- Kearns, C. A. & D. W. Inouye. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado. Colorado, USA pp 583.
- Kearns, C. A., D. W. Inouye & N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms, the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- Kremen, C. & T. Ricketts. 2000. Global perspectives on pollinations disruptions. *Conservation Biology* 14: 1226-1228.
- Laurance, W. F. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological and Conservation* 69: 23-32.
- LaVal, R. K. 1970. Banding returns and activity periods of some Costa Rican bats. *Southwestern Naturalist* 15: 1-10.
- Law, B. S. & M. Lean. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. *Biological and Conservation* 91: 201-212.
- 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. *Biological Conservation* 88: 333-345.

- Lemke, T. O. 1985. Pollen carrying by the nectar feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. *Biotropica* 17: 107-111.
- Lobo, J. A., M. Quesada, K. E. Stoner, E. J. Fuchs, Y. Herrerías-Diego, J. Rojas & G. Saborio. 2003. Factors affecting phenological patterns of Bombacaceous trees in seasonal forest in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany* 90: 1054-1063.
- Lott, E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region Jalisco, Mexico. *Occasional papers of the California Academy of Science*. 148: 1-60.
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. In *Seasonally dry tropical forests*. Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (eds.). Crambridge University Press, Cambridge, England.
- Martin, F. W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain techniques* 34: 125-128.
- Medellin, R. A., M. Equihua & M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology* 14: 1666-1675.
- Menges, E. S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in fragmented prairie species. *Conservation Biology* 5: 158-184.
- Morgan, J. W. 1999. Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. *Conservation Biology* 13: 266-273.
- Munguía-Rosas, M. A. 2003. Efecto de la fragmentación de la selva baja de la costa de Jalisco en la actividad de polinizadores de un árbol quiropterofílico de floración masiva (*Ceiba pentandra*): implicaciones para el éxito reproductivo.

- Tesis para obtener el título de Maestro en Ciencias (Biología Ambiental).  
Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal. Pp 85.
- Murren, C. J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. *Journal of Ecology* 90: 100-107.
- Mustajärvi, K., P. Siikamäki, S. Rytkönen & A. Lammi. 2001. Consequences of plant population size and density for plant-pollinators interactions and plant performance. *Journal of Ecology* 89: 80-87.
- 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. *American Journal of Botany* 84: 918-927.
- Nowak, R. M. 1994. Walker's Mammals of the World. Volumen I. 5ª ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- O.-Salazar, K. A. & R. C. R.-Fernández. 2000. Cambios en la abundancia y la utilización de recursos florales a través de un año en los murciélagos nectarívoros de la región de Chamela, Jalisco. Tesis colectiva para obtener el título de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, México, Distrito Federal.
- Opler, P. A., G. W. Frankie & H. G. Baker. 1976. Rainfall as a factor un the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231-236.
- Parra-Tabla, V. & S. H. Bullock. 2002. La polinización en la selva tropical de Chamela. En: *Historia Natural de Chamela*. Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. Aldrete & M. Quesada Avendaño (eds.). Instituto de Biología, UNAM. México 499-515p.

- Quesada, M., E. J. Fuchs & J. A. Lobo. 2001. Pollen load size, reproductive success and progeny kinship of naturally pollinated flowers of the tropical dry forest tree *Paquira quinata* (Bombacaceae). *American Journal of Botany* 88: 2113-2118.
- Quesada, M., K. E. Stoner, V. Rosas-Guerrero, C. Palacios-Guevara & J. A. Lobo. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135: 400-406.
- Quesada, M., K. E. Stoner, J. A. Lobo, Y. Herrerías, C. Palacios-Guevara, M. A. Munguía-Rosas, K. A. O.-Salazar & V. Rosas-Guerrero. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat pollinated bombacaceous trees. *Biotropica*, 36: 131-138.
- Kulroz, D. L., M. S. Xelhuantzi & M. C. Zamora. 1983. Análisis palinológico del contenido gastrointestinal de los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuena* de las Grutas de Juxtlahuaca, Guerrero. Tesis colectiva para obtener el título de Biología. Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, Distrito Federal.
- Rathcke, B. J. & E. S. Jules. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science* 65: 273-277.
- Reid, F. A. 1997. A field guide to the mammals of Central America & Southeast México. Oxford University Press, Nueva York, USA.
- Rzedowski, J. 1994. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. 403p.

- Saunders, D. A., R. J. Hobbs & C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forest. *Population Ecology*. 43:77-86
- SAS. 2000. SAS users guide: Statistics. Release 8.02. SAS Institute, Cary, North Carolina.
- 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: 174-184.
- Sih, A. & M. Baltus. 1987. Patch size, pollinator behaviour and pollinator limitation in Catnip. *Ecology* 68: 1679-1690.
- SPSS version 11.0.0. 2001. Verslon Standard. LEAD Technologies Inc.
- Steffan-Dewenter, I. & T. Tschamtkke. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440.
- Stone, J. L. 1996. Components of pollination effectiveness in *Psychotria suerrensis*, a tropical distylous shrub. *Oecologia* 107: 504-512.
- Stoner, K. E. 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. En: *Historia Natural de Chamela*. Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera, A. N. Aldrete & M. Quesada Avendaño (eds.). Instituto de Biología, UNAM. México 379-395p.
- Stoner, K. E., M. Quesada, V. Rosas-Guerrero & J. A. Lobo. 2002. Effects of forest fragmentation on the Collma Long-nosed bat (*Musonycteris hamisonii*) foraging in tropical dry forest of Jalisco, Mexico. *Biotropica* 34: 462-467.

- Stoner, K. E., K. A. O.-Salazar, R. C. R.-Fernández & M. Quesada. 2003. Population dynamics, reproduction and diet of lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: Implications for conservation. *Biodiversity of Conservation* 12: 357-373.
- Stoner, K. E., J. A. Lobo, M. Quesada, E. J. Fuchs, Y. Herrerías-Diego, M. A. Munguía-Rosas, K. A. O.-Salazar, C. Palacios-Guevara & V. Rosas-Guerrero. En prensa. Efecto de la perturbación del bosque en la tasa de visitas de murciélagos polinizadores y sus consecuencias en el éxito reproductivo y sistema de apareamiento en árboles de la familia Bombacaceae. *En:*
- Studier, E. H. & D. E. Wilson. 1983. Natural urine concentrations and composition in neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology* 75A: 509-515.
- Sutherland, S. 1986. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants. *Evolution* 40: 111-128.
- Trejo, I. & R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Templeton, A. R., K. Shaw, E. Routman & S. K. Davis. 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 13-27.
- Van Schaik, C. P., J. W. Terborgh & S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Villa R. B. 1966. Los murciélagos de México. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal.

- Wilkinson, G. S. & T.H. Fleming. 1996. Migration and evolution of the lesser long-nosed bat *Leptonycteris curasoae* inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 5: 229-339.
- Young, A., T. Boyle & T. Brown. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-418.
- Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Third edition. Prentice Hall, New Jersey, USA.
- Zuidema, P. A., J. A. Sawyer & W. Dijkman. 1996. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Environmental Conservation* 23: 290-297.