

CAPÍTULO 13

EFFECTO DE LA PERTURBACIÓN DEL BOSQUE EN LA TASA DE VISITAS DE MURCIÉLAGOS POLINIZADORES Y SUS CONSECUENCIAS SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTIVO Y EL SISTEMA DE APAREAMIENTO EN ÁRBOLES DE LA FAMILIA BOMBACACEAE

Kathryn E. Stoner, Jorge A. Lobo, Mauricio Quesada, Eric J. Fuchs, Yvonne Herrerías-Diego, Miguel Ángel Munguía-Rosas, Karla A. O. Salazar, Carolina Palacios-Guevara, y Víctor Rosas-Guerrero

RESUMEN. La fragmentación y la perturbación del bosque pueden tener efectos deletéreos sobre el éxito reproductivo y el sistema de apareamiento de los árboles tropicales, además de modificar el compartimiento de sus polinizadores. Los objetivos de este capítulo son: (1) evaluar el efecto de la perturbación del bosque sobre la tasa de visita de los murciélagos a cuatro especies de árboles de Bombacaceas; (2) comparar el éxito reproductivo entre árboles en áreas perturbadas y en bosques continuos; (3) determinar las consecuencias de un cambio en la tasa de visitas de los polinizadores sobre el éxito reproductivo de los árboles; y (4) documentar cómo los patrones de visita de los polinizadores pueden afectar el sistema de apareamiento de las plantas que polinizan. Se estudiaron cuatro especies de árboles de la familia Bombacaceae en los bosques tropicales de Jalisco, México, y en las regiones de Guanacaste y la Península de Osa, en Costa Rica. Los murciélagos nectarívoros fueron los únicos polinizadores efectivos para estas cuatro especies. Las flores de *Ceiba grandiflora* en el bosque recibieron más visitas por parte de *Glossophaga soricina*; no se observaron diferencias en el número de visitas por parte de *Leptonycteris curasoae* y *Musonycteris harrisoni* solo visitó flores dentro del bosque. *Ceiba aesculifolia* presentó una mayor tasa de visitas en los sitios perturbados, tanto por *G. soricina* como por *L. curasoae*. *Ceiba pentandra*, en Chamela, no presentó diferencias en la tasa de visitas de *G. soricina* entre áreas perturbadas y bosque continuo, pero *L. curasoae* visitó una mayor cantidad de flores en bosque continuo. En Guanacaste, *C. pentandra* recibió más visitas de *Phyllostomus discolor* que de *G.*

soricina; y en Osa no se observaron visitas de murciélagos. *Ceiba aesculifolia* presentó una mayor producción de flores en fragmentos y no hubo diferencias en la proporción de frutos por flor (fruto/flor). *Ceiba grandiflora* no presentó diferencias en la producción de flores, pero la razón fruto/flor fue mayor en el bosque. *Pachira quinata* presentó un patrón similar a *C. aesculifolia* en cuanto a la producción de flores, pero la razón fruto/flor fue mayor en los árboles de bosque continuo. Estas cuatro especies de Bombacaceae son predominantemente autoincompatibles. Los niveles de exocruzamiento fueron independientes del tipo de hábitat para *C. aesculifolia*, *C. grandiflora* y *C. pentandra* en Guanacaste; sin embargo, los árboles *C. pentandra*, en la Península de Osa, mostraron un sistema de apareamiento mixto. Los efectos de la perturbación del bosque sobre la polinización por murciélagos, la reproducción de plantas y sus patrones de apareamiento varían según la especie de Bombacaceae y su historia de vida.

Palabras clave: *Ceiba* spp., Costa Rica, flores quiropterofilicas, fragmentación, *Glossophaga soricina*, *Leptonycteris curasoae*, México, *Pachira quintana*

ABSTRACT. Forest fragmentation and disturbance can have negative effects on the reproductive success and mating systems of tropical trees, in addition to modifying the behavior of the pollinators that pollinate them. The objectives of this study are: (1) to evaluate the effect of forest disturbance on bat pollinator activity for four bombacaceous species; (2) to compare reproductive success between trees found in disturbed habitats and continuous forest; (3) to determine the consequences of a change in bat pollinator activity on plant reproductive success; and (4) to document how bat pollinator activity may affect breeding systems in the plants they pollinate. Four species from the Bombacaceae family were studied in the tropical forests of Jalisco, Mexico, and in the areas of Guanacaste and Peninsula de Osa, in Costa Rica. Nectarivorous bats were the only effective pollinators observed for these four species. Flowers from *Ceiba grandiflora* in the forest received more visits from *Glossophaga soricina*. No differences were observed for *Leptonycteris curasoae* and *Musonycteris harrisoni* was only observed visiting flowers in the forest. Flowers from *C. aesculifolia* in fragmented habitats received more visits from both *G. soricina* and *L. curasoae*. For *C. pentandra* in Chamela no differences in visits were observed for *G. soricina* between disturbed areas and continuous forest, but *L. curasoae* visited more flowers in continuous forest. In Guanacaste, *C. pentandra* received more visits from *Phyllostomus discolor* than *G. soricina*, and in Osa no bat visits were observed. *Ceiba aesculifolia* produced more flowers in disturbed areas but no differences were observed for fruit set. *Ceiba grandiflora* showed no differences in flower production but fruit set was greater in the forest. Similar to *C. grandiflora*, *Pachira quinata* showed no differences in flower production, however, greater fruit set was observed in continuous forest. These four bombacaceous species are predominantly self-incompatible. Out-crossing

rates were independent of habitat for *C. aesculifolia*, *C. grandiflora*, and *C. pentandra* in Guanacaste; however, *C. pentandra* trees from the Osa Peninsula showed a mixed breeding system. Our results show that the effects of forest disturbance on bat pollination, plant reproductive success and breeding system varied depending on the bombacaceous species and its life history characteristics.

Keywords: *Ceiba* spp., bat flowers, Costa Rica, fragmentation, *Glossophaga soricina*, *Leptonycteris curasaoe*, México, *Pachira quintana*

Introducción

Los árboles tropicales son particularmente susceptibles a la destrucción y fragmentación de los bosques porque se encuentran en bajas densidades, dependen de la presencia de conespecíficos para su polinización (por ser la mayoría autoincompatibles) y muchos dependen de animales para su polinización o dispersión de semillas (Bawa 1990; Murawski y Hamrick 1992; Bullock 1995). En términos de polinización, la fragmentación del bosque puede reducir el número de individuos reproductivos por unidad de área, lo cual se traduce en una reducción en la cantidad y la calidad del polen transferido entre adultos (Cascante *et al.* 2001; Fuchs *et al.* 2003; Quesada *et al.* 2003). Una reducción en los niveles de polinización afecta de forma directa la producción de frutos y de semillas de árboles tropicales, al igual que la calidad de la progenie producida (Ghazoul *et al.* 1998; Guariguata y Pinard 1998; Cascante *et al.* 2001; Ghazoul y McLeish 2001; Bruna 2002; Fuchs *et al.* 2003).

Los fragmentos de bosque por lo general reciben un menor número de propágulos, ya que se encuentran aislados de fuentes de semillas. Además, la fragmentación del bosque reduce el número de animales que visitan los fragmentos, por lo que la dispersión de semillas producidas por individuos aislados o en fragmentos se ve afectada por una reducción en el número de dispersores. La disminución en el éxito reproductivo, producto de una reducción en el número de donadores de polen, y en el reclutamiento de juveniles, tiene como consecuencia una reducción en la supervivencia a largo plazo de estas poblaciones (Benítez-Malvido 1998; Martínez-Garza y González-Montagut 1999; Graham *et al.* 2002; Guariguata *et al.* 2002; Cordeiro y Howe 2003).

Otros estudios han demostrado que los efectos negativos del aislamiento espacial sobre la polinización y el éxito reproductivo de los árboles tropicales pueden verse compensados por un aumento en el flujo de polen entre individuos, así como por una reducción en la competencia por luz o plasticidad en el sistema de apareamiento de estas especies (White *et al.* 2002; Dick *et al.* 2003; Fuchs *et al.* 2003). Estos resultados muestran que los efectos de la fragmentación pueden variar entre especies, según el comportamiento y la abundancia de sus polinizadores, de la densidad de individuos dentro y fuera de los fragmentos, su despliegue floral y su sistema de apareamiento.

Los efectos negativos de la fragmentación del bosque sobre el éxito reproductivo de especies de árboles tropicales dependen mucho del comportamiento de los polinizadores ante un paisaje fragmentado. La fragmentación del bosque modifica la actividad de los polinizadores, ya que reduce la densidad poblacional e incrementa el aislamiento espacial entre las plantas que les proveen de alimento (Sih y Baltus 1987). Los fragmentos de menor tamaño no poseen suficientes individuos en floración para mantener grandes poblaciones de polinizadores (Murcia 1996), por lo que estos se ven obligados a incrementar sus ámbitos de dispersión con el objeto de abarcar un mayor número de sitios de forrajeo. No obstante, es común que los árboles localizados en parches de bosque experimenten una deficiencia de polinizadores (Kearns *et al.* 1998), ya que muchos evitan los parches pequeños de bosque o las áreas perturbadas que las rodean (Batra 1981). Cuando la distancia entre fragmentos es mayor que el rango de vuelo del polinizador los polinizadores permanecen dentro de los fragmentos y sus poblaciones disminuyen, debido a que existe una cantidad limitada de alimento en comparación con los bosques continuos. Por último, los polinizadores especialistas que no tienen la capacidad de explotar fuentes alternas de alimento son más susceptibles a una reducción poblacional que especies generalistas (Estrada *et al.* 1993; Cosson *et al.* 1999).

Se espera que una reducción en la abundancia de árboles reproductivos altere los patrones de forrajeo de los polinizadores e incremente el número de visitas a una misma planta. Dado que los recursos en sitios perturbados son más limitados y las distancias entre fuentes de alimento son mayores, los polinizadores invierten mucho más tiempo en una misma flor o árbol (Jennersten 1988; Ghazoul y McLeish 2001; Mustajärvi *et al.* 2001). Este cambio en el comportamiento del polinizador puede incrementar los niveles de autofertilización y reducir los niveles de dispersión de polen (Pratt y Stiles 1983; Lee 2000; Ghazoul y McLeish 2001; Dick *et al.* 2003; Fuchs *et al.* 2003). Para especies autoincompatibles un incremento en los niveles de autofertilización puede resultar en una reducción en la producción de frutos y semillas (Lamont *et al.* 1993; Aizen y Feinsinger 1994; Agren 1996; Costin *et al.* 2001; Steffan-Dewenter *et al.* 2001), al igual que un aumento en las tasas de aborto de frutos (Ghazoul *et al.* 1998). Este efecto dependerá del grado de autoincompatibilidad de la especie y de la carga genética que se encuentre segregando dentro de las poblaciones, la cual se hará evidente con el aumento en los niveles de endogamia, producto de la fragmentación de bosque.

La mayoría de estudios acerca del efecto de la fragmentación del bosque sobre la abundancia y la diversidad de murciélagos han concluido que la destrucción del hábitat afecta negativamente a la comunidad de murciélagos (Brosset *et al.* 1996; Fenton *et al.* 1992; Law *et al.* 1999; Cosson *et al.* 1999; Medellín *et al.* 2000). En los paisajes perturbados los murciélagos nectarívoros pueden jugar un papel importante en el flujo de polen entre fragmentos, ya que son capaces de volar largas distancias y cargar grandes cantidades de polen (Heithaus *et al.* 1975; Bawa 1990; Fleming y Sosa 1994; Cosson *et al.* 1999;

Estrada y Coates-Estrada 2002; Stoner *et al.* 2002). Por ejemplo, en el caso del zorro volador, *Siconycteris australis*, este es capaz de llevar una carga de polen seis veces más grande que la de un ave y hasta diez veces mayor que la de un insecto (Law y Lean 1999). No obstante, pocos estudios han evaluado los efectos de la perturbación del bosque sobre el comportamiento y la frecuencia de visitas de los murciélagos nectarívoros a árboles localizados en fragmentos de bosque o en áreas perturbadas. De igual manera, pocos estudios han evaluado el efecto de una reducción en el número de polinizadores sobre el éxito reproductivo de los árboles dentro de estos paisajes fragmentados.

A continuación se presenta un resumen de los resultados obtenidos en varios estudios diseñados para evaluar los efectos de la perturbación del bosque sobre la reproducción de cuatro especies de árboles de la familia Bombacaceae en bosques del litoral pacífico de México y Costa Rica. Estos trabajos comparan diferentes parámetros reproductivos entre árboles localizados en áreas perturbadas o abiertas y árboles localizados dentro de áreas de bosque continuo (Stoner *et al.* 2002; Quesada *et al.* 2003; Fuchs *et al.* 2003; Quesada *et al.* 2004; Lobo *et al.* 2005). En varias de las especies estudiadas el efecto de la perturbación del bosque se ha medido sobre las siguientes variables: tasa de visita por murciélagos, producción de frutos, tasa fruto/flor, tasa de exocruzamiento y diversidad genética de la progenie producida por estos árboles.

Los objetivos específicos de este trabajo son: (1) evaluar el efecto de la perturbación del bosque sobre la tasa de visitas de murciélagos polinizadores a árboles de la familia Bombacaceae; (2) comparar el éxito reproductivo entre árboles en áreas perturbadas y árboles dentro de bosques continuos; (3) determinar las consecuencias de un cambio en la tasa de visitas por parte de los polinizadores en el éxito reproductivo de los árboles, tanto dentro como fuera del bosque; y (4) documentar cómo los patrones de visita de los polinizadores pueden afectar el sistema de apareamiento de las plantas polinizadas.

Métodos

Sitios de estudio

La información para este estudio se recopiló en tres sitios a lo largo de la costa pacífica de Mesoamérica, entre los años 1999 a 2004. El primer sitio es la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala (19° 30' N y 105° 03' O) y alrededores en la costa de Jalisco, México. Este sitio se caracteriza por un clima tropical cálido subhúmedo muy estacional, con una época seca que comprende de noviembre a junio. La precipitación y la temperatura promedio anual son de 731 mm y 24,6 °C, respectivamente (Bullock 1986). El segundo sitio se localiza en el Pacífico Norte de Costa Rica, en la provincia de Guanacaste (10° 45' N y 85° 30' O), dentro del Área de Conservación Guanacaste. Al igual que la reserva Chamela-

Cuixmala, este tiene una marcada estacionalidad. El promedio de precipitación anual es de 1440 mm y la estación seca se extiende desde diciembre hasta abril (Maldonado *et al.* 1995). La vegetación predominante en ambos sitios es el bosque tropical seco (Holdridge 1969). El tercer sitio de estudio se encuentra en la Península de Osa, ubicado en el Pacífico Sur de Costa Rica, dentro del Área de Conservación Osa (8° 26' N y 83° 30' O). Aunque es considerado un bosque estacional, tiene una precipitación anual mayor que los dos sitios anteriores (3000 mm) y una estación seca mucho más corta (diciembre-abril) (Hartshorn 1983). La vegetación de la Península de Osa se considera como bosque tropical húmedo (Holdridge 1969).

En los tres sitios investigados los individuos fueron clasificados en dos categorías según el hábitat en que se encontraban: árboles en hábitats perturbados y árboles en bosque continuo. Los árboles en los hábitats perturbados se encontraban rodeados por pastizales o campos agrícolas y en grupos pequeños (< 5) o completamente aislados. Los árboles en el bosque continuo se ubicaron dentro de áreas protegidas de bosque.

Las especies

Estudiamos tres especies de la familia Bombacaceae en Jalisco (*Ceiba pentandra*, *C. grandiflora* y *C. aesculifolia*), dos especies en Guanacaste (*C. pentandra* y *Pachira quinata*) y una especie en la Península de Osa (*C. pentandra*). Todas las especies, con la posible excepción de *C. pentandra*, son predominantemente autoincompatibles (Palacios-Guevara 2001; Quesada *et al.* 2004; Lobo *et al.* 2005), poseen flores hermafroditas, quiropterofilicas, las cuales en algunos casos pueden ser visitadas por lepidópteros nocturnos de la familia Sphingidae (Alvárez y González-Quintero 1970; Heithaus *et al.* 1975; Eguiarte *et al.* 1987; Haber y Frankie 1989; Gribel *et al.* 1999; Stoner *et al.* 2002, 2003). Las especies se caracterizan por tener hojas compuestas y digitadas, cuya abscisión se da durante la estación seca del año, la misma en la que florecen, y el follaje se renueva en la estación lluviosa (Lobo *et al.* 2003).

Ceiba pentandra es un árbol de distribución pantropical y es el de mayor tamaño dentro de la familia Bombacaceae (60 m de altura en el bosque húmedo; Gribel *et al.* 1999). Las flores miden cerca de tres centímetros de diámetro, son de color rosa y están arregladas en fascículos. La floración es masiva (> 5000 flores/noche) y el período de la misma es relativamente corto (seis semanas de diciembre-enero) (Lobo *et al.* 2003). El sistema de apareamiento de *C. pentandra* se ha reportado como autocompatible en África y Asia (Toxopeus 1950; Baker 1955, 1965), autoincompatible en Brasil (Gribel *et al.* 1999) y mixto en Panamá (Murawski y Hamrick 1992b).

Ceiba grandiflora es el árbol más pequeño de las especies estudiadas (diámetro del tronco menor a 12 cm). Las flores son actinomorfas, solitarias, con pétalos de color crema y localizadas en las puntas de las ramas (Rose 1895). La floración se presenta entre los meses de noviembre a junio y produce de una a

tres flores por noche (Lobo *et al.* 2003). Se ha sugerido que en la población de Chamela existen dos picos de floración, uno en diciembre y otro en febrero (Lobo *et al.* 2003). El sistema de apareamiento es sobre todo autoincompatible (Palacios-Guevara 2001).

Ceiba aesculifolia tiene una talla de alrededor de 18 m y una floración en estado intermedio en cuanto a duración (mayo-junio) y producción de recursos florales (20-100/noche) (Quesada *et al.* 2004). La fructificación se presenta entre los meses de diciembre y enero y es la única de las especies de Bombacaceae estudiadas que no presenta su período de fructificación inmediato al de floración (Lobo *et al.* 2003). Las flores de *C. aesculifolia*, al igual que las de *C. grandiflora*, se encuentran en inflorescencias terminales con flores solitarias o en pares de color blanco o amarillo y con pelos dorado-parduscos que con el tiempo se tornan de color café.

Pachira quinata es una especie capaz de alcanzar una altura promedio entre 20 y 30 m. Esta especie florece desde diciembre hasta finales de marzo, seguida por un período corto de fructificación entre marzo y abril. Las flores se encuentran agrupadas en inflorescencias cimosas, con sépalos pentámeros pubescentes. En Costa Rica es una especie de valor comercial desde los años ocrenta, cuando se cultivó en poblaciones a gran escala para la producción de madera (Kane *et al.* 1993).

Actividad de los polinizadores

La tasa de visita y la conducta de forrajeo de los polinizadores se registró mediante una cámara digital de video con luz infrarroja. Se filmaron flores (*C. grandiflora*, *C. aesculifolia*) o inflorescencias completas (*C. pentandra*) por un período de cuatro a cinco horas por noche, tanto en árboles de hábitats perturbados como en árboles en bosque continuo. Se filmaron un total de veintiseis flores en quince árboles de la especie *C. aesculifolia* localizados en hábitats perturbados y veinticinco flores en nueve árboles dentro del bosque continuo. En *C. grandiflora* se filmaron veinticinco flores de diecisiete árboles en sitios perturbados y treinta y nueve flores de dieciocho árboles en bosque continuo. Para *C. pentandra* en Chamela se filmaron diez inflorescencias de cinco árboles en sitios perturbados y nueve inflorescencias de seis árboles dentro del bosque continuo. Para *C. pentandra* en Guanacaste, se filmaron 193 inflorescencias de cinco árboles localizados en áreas perturbadas, pero no se pudieron localizar árboles en zonas de bosque continuo en esta región. En la Península de Osa se filmaron 100 inflorescencias de cinco árboles de *C. pentandra* en hábitats perturbados y 100 inflorescencias de dos árboles dentro del bosque continuo. Detalles de la metodología de observación pueden encontrarse en Lobo *et al.* (2005) y Quesada *et al.* (2003). Se utilizaron modelos lineares generalizados (GLIM) para determinar si el número de visitas de murciélagos por flor/hora/noche, dependía del tipo de hábitat en que se encontraba el árbol (Quesada *et al.* 2004).

Éxito reproductivo

El éxito reproductivo se estimó para cada especie como la razón entre la producción total de frutos y el número total de flores. Se comparó esta razón entre árboles localizados en hábitats perturbados y árboles en bosques continuos. Se realizaron muestreos de fenología cada dos semanas y se usó la metodología de Fuchs *et al.* (2003) para estimar la producción total de frutos y flores por individuo. Se contaron flores y frutos de veinte árboles en hábitats perturbados y nueve en bosque continuo para *C. aesculifolia*; diecisiete árboles en hábitats perturbados y dieciocho en bosque continuo para *C. grandiflora*; y veintiocho árboles en hábitats perturbados y veinte en bosque para *P. quinata*. Se aplicó un análisis de varianza para analizar el efecto del tipo de hábitat sobre el número total de flores producidas y la razón fruto/flor (SAS 2000).

Niveles de exogamia

El efecto de la fragmentación del bosque sobre los niveles de autofecundación y la diversidad de donadores de polen exogámicos en las progenies de árboles de la familia Bombacaceae se realizó por medio del análisis de isoenzimas en geles de almidón (*P. quinata*, *C. aesculifolia* y *C. grandiflora*) y marcadores microsatélites (*C. pentandra*). Los detalles de la metodología de análisis genético pueden encontrarse en Fuchs *et al.* (2003), Brondani *et al.* (2003) y Lobo *et al.* (2005).

Para cada especie estudiada se determinaron los genotipos multilocus para seis sistemas enzimáticos, en una muestra de semillas provenientes de un mínimo de diez árboles aislados y diez de bosque continuo. Para los microsatélites, se estudió la variación en seis microsatélites en una muestra de la progenie de *C. pentandra* proveniente de Costa Rica. Detalles de la metodología estadística para el cálculo de tasas de exocruzamiento a partir de datos genéticos pueden encontrarse en Ritland (1996). En general, los resultados genéticos se resumen en dos parámetros: la tasa de exocruzamiento multilocus (t_m), que estima la frecuencia de individuos dentro de las progenies de cada árbol que son producto de cruzamientos con polen exógeno al árbol (*i. e.* exocruzamiento), y la correlación de paternidad (r_p), que estima la probabilidad de que dos individuos provenientes de exocruzamientos tengan un padre común. Este valor es 1 entre individuos hermanos completos y toma valores cercanos de 0 cuando son medio hermanos. En progenies con paternidad múltiple el valor de r_p adoptará valores intermedios según la cantidad de donadores de polen en una progenie.

Resultados

Actividad de los murciélagos polinizadores

Las estructuras reproductivas de las tres especies de Bombacaceae estudiadas fueron contactadas exclusivamente por murciélagos nectarívoros; por lo tanto, es posible deducir que son los principales agentes polinizadores de estas especies de árboles. El murciélago nectarívoro *Musonycteris harrisoni*, endémico a la costa de Jalisco, solo fue observado visitando las flores de *C. grandiflora*, *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae*, sin embargo, fueron observados visitando las tres especies de Bombacaceae. La tasa de visita (*i.e.* promedio de visitas/flor/hora/noche) de murciélagos en el bosque tropical seco de Jalisco fue de $10,3 \pm 1,4$ (EE) en *C. aesculifolia*; $5,0 \pm 0,62$ en *C. grandiflora* y $7,6 \pm 1,9$ en *C. pentandra*. En el caso de *C. aesculifolia* el 73% de las visitas fueron realizadas por *L. curasoae* y el 17% por *G. soricina*; para *C. grandiflora* el 64% fue *L. curasoae*, el 32% *G. soricina* y el 4% *Musonycteris harrisoni*; y para *C. pentandra* el 85% fue *L. curasoae* y el 15% *G. soricina*.

Se determinó que el efecto de la fragmentación de bosque en la tasa de visita depende de la especie de Bombacaceae y la especie de murciélago (Figura 1). En *C. aesculifolia* se registró una tasa mayor de visitas por parte de *G. soricina* ($X^2 = 3,7$; $p = 0,05$) y de *L. curasoae* ($X^2 = 22$; $p < 0,005$) en hábitats perturbados. Al contrario, en *C. grandiflora* la tasa de visita de *G. soricina* fue mayor en el bosque continuo ($X^2 = 11,7$; $p = 0,0006$) y el murciélago endémico *M. harrisoni* visitó exclusivamente las flores de *C. grandiflora* ubicadas en el bosque continuo. *Leptonycteris curasoae* mostró el mismo patrón que las otras dos especies de murciélago, con un número mayor de visitas a flores de *C. grandiflora* localizadas en bosque continuo; no obstante, esta diferencia no fue significativa ($X^2 = 0,31$; $p = 0,57$). En Chamela no se encontraron diferencias en la tasa de visitas de *G. soricina* dentro o fuera del bosque, pero el número de flores visitadas por *L. curasoae* fue significativamente mayor en el bosque ($X^2 = 10,8$; $p = 0,0009$).

En el bosque tropical seco de Guanacaste, en Costa Rica, la tasa de visita a árboles de *C. pentandra* en hábitats perturbados fue menor que la reportada en México, con un promedio de $2,74 \pm 0,03$ visitas por inflorescencia por hora por noche. Cerca del 25% de las visitas fueron realizadas por *G. soricina* y del 75% por *Phyllostomus discolor*. No se pudo colectar información de árboles localizados dentro de bosque continuo en la región de Guanacaste, ya que no se encontraron individuos de *C. pentandra* en los escasos remanentes de bosque. En el bosque húmedo de la Península de Osa no se registró ninguna visita por parte de los murciélagos a las flores de *C. pentandra*, tanto en hábitats perturbados como en bosque continuo.

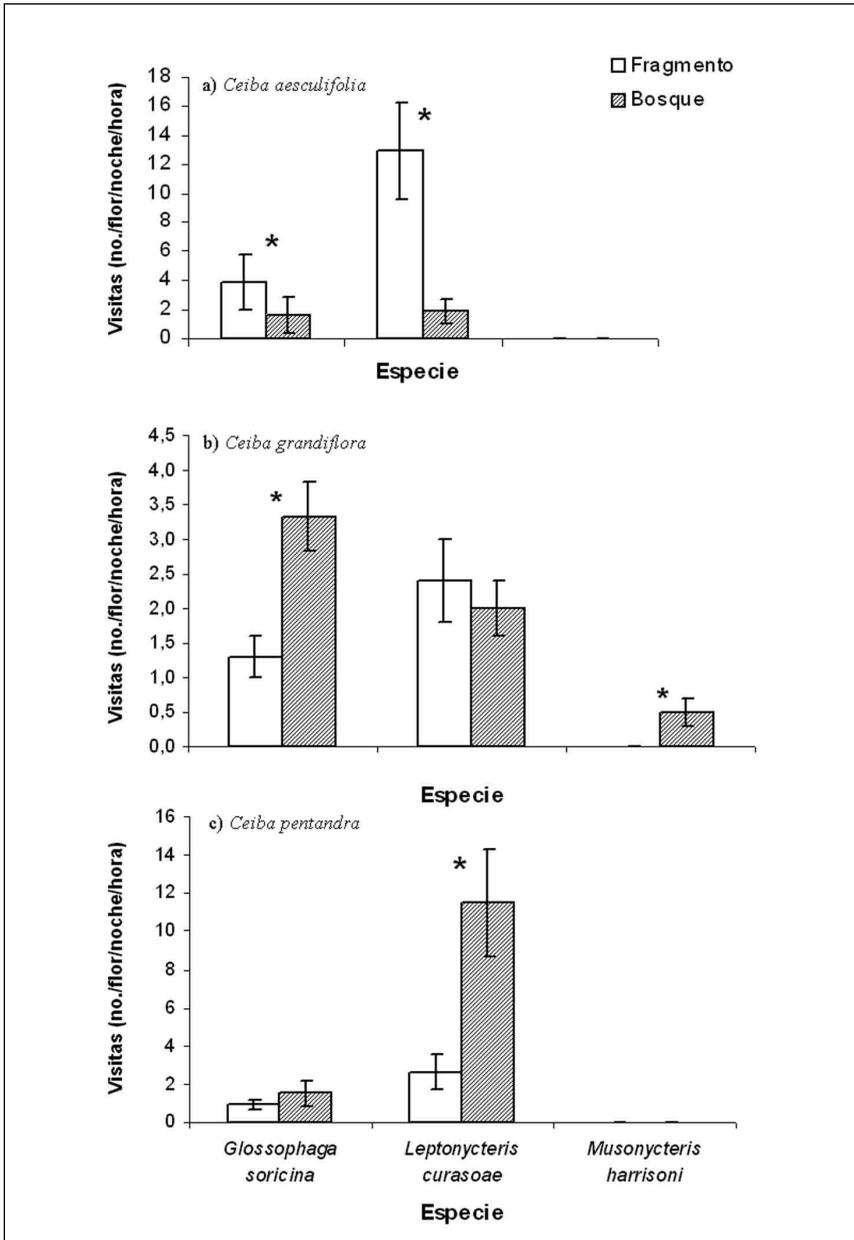


Figura 1. Promedio ($\pm 1EE$) de visitas de murciélagos por noche por flor/inflorescencia por hora, en (a) flores de *Ceiba aesculifolia*, (b) flores de *C. grandiflora* y (c) inflorescencias de *C. pentandra* en hábitats perturbados y bosque continuo en la región de Chamela-Cuixmala, Jalisco, México (datos de Stoner *et al.* 2002; Quesada *et al.* 2003; Quesada *et al.* 2004). Los asteriscos indican los casos en los que las diferencias son significativas ($p < 0,05$).

Éxito reproductivo

El promedio de flores producidas por *C. aesculifolia* fue significativamente mayor para los árboles localizados en fragmentos que aquellos dentro del bosque ($F_{1,26} = 5,63$; $p = 0,025$), pero la proporción de frutos por flor no varió entre sitios ($F_{1,28} = 0,15$; $p = 0,45$). *Paquira quinata*, al igual que *C. aesculifolia*, produjeron un mayor número de flores en sitios aislados ($F_{1,53} = 10,07$; $p = 0,0025$); no obstante, la razón fruto/flor fue mayor para los árboles ubicados en el bosque continuo ($F_{1,53} = 6,20$; $p = 0,0016$; Figura 2). *Ceiba grandiflora* no presentó diferencias en la producción de flores entre los individuos de bosque continuo y aquellos localizados en sitios perturbados ($F_{1,33} = 0,42$; $p = 0,52$; Figura 2); sin embargo, la razón fruto/flor fue mayor para árboles en bosque continuo que para aquellos localizados en sitios perturbados ($F_{1,33} = 5,12$; $p = 0,03$; Figura 2).

Tasa de exocruzamiento y sistema de apareamiento

Los parámetros genéticos fueron estimados con base en el análisis de un grupo de sistemas enzimáticos común para todas las especies (LAP, SKDH, EST, AAT, PGI, ADH), con excepción de *C. pentandra*, cuyo análisis genético se basó en el estudio de marcadores de ADN (microsatélites). El número de loci estudiados por especie fue de siete para *P. quinata*, seis para *C. aesculifolia* y cuatro para *C. grandiflora*. Las variaciones en el número de loci se debieron a que el sistema enzimático LAP no pudo ser analizado en todas las especies y a la presencia en algunas especies de dos loci para la AAT o PGI. La variación genética de *C. pentandra* se estudió con base en el análisis de seis microsatélites (CP1, CP12, CP13, CP15, CP19 y CP22) descritos por Brondani *et al.* (2003). En *P. quinata* la tasa de exocruzamiento multilocus (t_m) y la correlación de paternidad (r_p) indican que esta especie es predominantemente exocruzada y que la proporción de semillas producidas por cruces exogámicos tiende a ser mayor en poblaciones dentro de bosques continuos que en árboles en sitios perturbados (Cuadro 1). Además, la correlación de paternidad estimada sugiere que los árboles en condiciones perturbadas producen una mayor proporción de semillas que comparten un único padre (i.e. hermanos completos), en comparación con los árboles en bosques continuos (Fuchs *et al.* 2003).

En el caso de *C. aesculifolia* las tasas de exocruzamiento obtenidas para los árboles en las diferentes condiciones de aislamiento indican que presenta un sistema de apareamiento predominantemente exocruzado (Cuadro 1), el cual no se ve afectado por el tipo de hábitat. Los mismos resultados fueron obtenidos para *C. grandiflora*.

En el caso de *C. pentandra*, aunque no fueron estudiados árboles en bosque continuo, la tasa de exocruzamiento varió mucho entre sitios perturbados de Guanacaste y la Península de Osa. En Guanacaste las poblaciones de *C.*

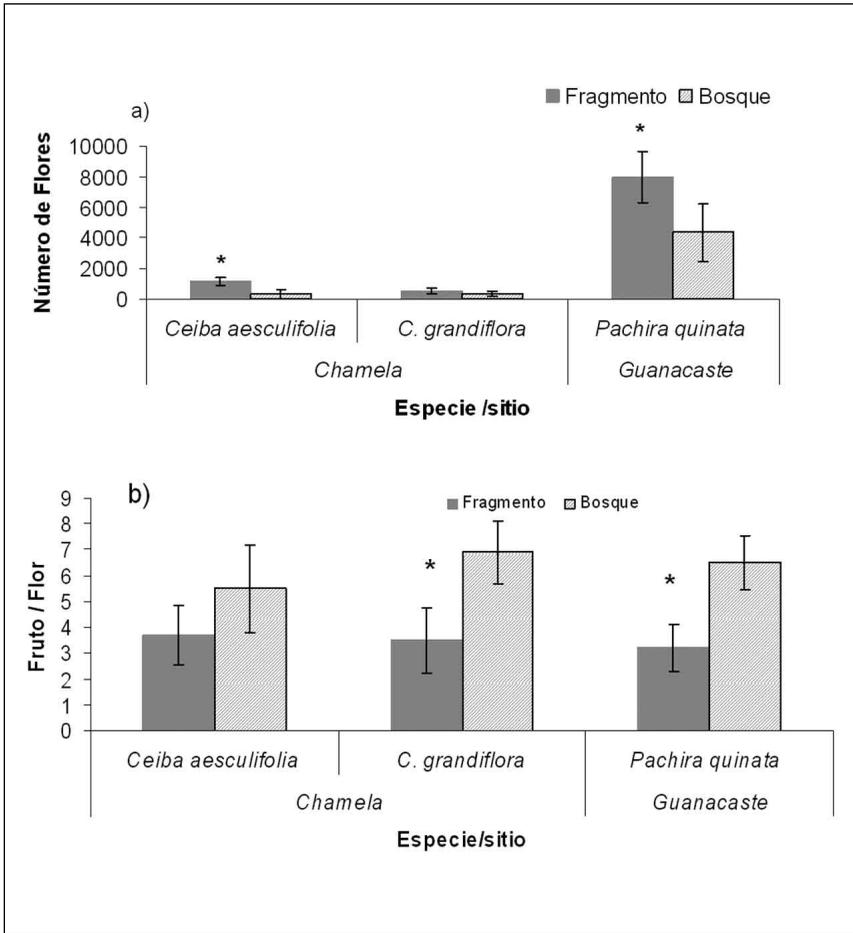


Figura 2. Promedio (± 1 EE) de: a) producción de flores y b) razón fruto/flor para las especies en Chamela-Cuixmala, Jalisco, México, y Guanacaste, Costa Rica, en hábitats perturbados y bosque continuo. Los asteriscos indican los casos en los que las diferencias son significativas ($p < 0,05$).

pentandra se comportaron como predominantemente exogámicas, al igual que las otras especies de *Ceiba* estudiadas. De forma contraria, los árboles aislados de *C. pentandra* en la Península de Osa muestran tasas de exocruzamiento menores, lo que sugiere un sistema de apareamiento mixto en esa región. Al igual que la tasa de exocruzamiento, la correlación de paternidad varía entre las dos regiones. Se observa una mayor cantidad de donadores de polen por fruto en los árboles de Osa, en comparación con las semillas producidas por los árboles de Guanacaste (Cuadro 1).

Cuadro 1. Heterocigocidad, tasa de exocruzamiento y correlación de paternidad de varias especies de Bombacaceae. “Perturbada” se refiere a poblaciones en condición fragmentada o aislamiento y “Continua” se refiere a poblaciones en extensiones amplias y en bosques naturales. Celdas en blanco representan parámetros no determinados para ciertas especies o para ciertas combinaciones de hábitat y especie. En paréntesis errores estándar de los parámetros.

Especie	Heterocigocidad		Tasa de exocruzamiento (tm)		Correlación de paternidad (rp)		No. de árboles estudiados	
	Perturbada	Continua	Perturbada	Continua	Perturbada	Continua	Perturbada	Continua
<i>Pachira quinata</i> ¹	0,400 (0,21)	0,398 (0,26)	0,777 (0,114)	0,915 (0,043)	0,740 (0,118)	0,470 (0,085)	20	20
<i>Ceiba aesculifolia</i> ²	0,377	0,436	0,969 (0,060)	0,962 (0,048)	-	-	31	36
<i>Ceiba grandiflora</i> ²			0,913 (0,067)	0,896 (0,140)	-	-	8	12
<i>Ceiba pentandra</i> ³	0,705 (0,08)	-	0,885 (0,041) ⁴ 0,400 (0,059) ⁵	-	0,354 (0,071) ⁴ 0,611 (0,180) ⁵	-	8	7

1. Fuchs *et al.* (2003); 2. Quesada *et al.* (2004); 3. Lobo *et al.* (2005); 4. Región de Guanacaste; 5. Región de Osa.

Discusión

Actividad de los murciélagos polinizadores

Nuestros resultados muestran que algunas especies de murciélagos pueden responder con mucha flexibilidad al cambio en la distribución y la abundancia de recursos producida por la perturbación y la fragmentación del bosque. Sin embargo, algunas especies se ven más afectadas que otras. Por ejemplo, *M. harrisonii* fue observado forrajeando exclusivamente dentro del bosque continuo, lo cual sugiere que quizá esta especie de nectarívoro sea más sensible a la perturbación del bosque que *G. soricina* y *L. curasoae* (Stoner *et al.* 2002).

Algunos factores que parecen afectar la tasa de visitas por parte de los murciélagos a los árboles de la familia Bombacaceae incluyen el tamaño del murciélago (que afecta el área y la distancia de forrajeo), la dieta (especialista o generalista), la fenología de floración de la especie de árbol de la cual se alimenta (masiva o extendida) y es probable que la disponibilidad de otros

recursos alimenticios durante la floración de las Bombacaceas. Por ejemplo, para *C. aesculifolia*, tanto *G. soricina* como *L. c. meniscourosae* tienden a visitar más las flores de árboles en hábitats perturbados, tal vez porque *C. aesculifolia* florece durante una época del año en la que hay pocos recursos disponibles para murciélagos nectarívoros (Stoner *et al.* 2003). Otra posible explicación al por qué se observan más visitas de murciélagos a las flores de *C. aesculifolia* en sitios perturbados es que la producción de flores es mayor (de 20 a 100 flores por noche) para árboles fuera del bosque (Figura 2). Los árboles fuera de la matriz de bosque son capaces de incrementar el volumen de su copa, con lo que producen un mayor número de flores (Fuchs *et al.* 2003). Por esta razón *C. aesculifolia* en áreas perturbadas es un recurso atractivo tanto para *L. curasoe*, el cual es capaz de desplazarse largas distancias (Horner *et al.* 1998), como para *G. soricina*, con un rango menor de desplazamiento (Heithaus *et al.* 1975).

En el caso de *C. grandiflora*, que produce menos flores por noche que *C. aesculifolia* (1 a 2 flores por noche por árbol), la calidad del recurso en condiciones fragmentadas es mucho menos atractivo. Aun cuando *G. soricina* se encuentre en el área, no invierte energía forrajeando en árboles aislados de esta especie debido a la poca cantidad de recursos disponible, en especial si coincide con otros recursos quiropterofílicos en floración en la región (Stoner *et al.* 2003; Quesada *et al.* 2004). *Leptonycteris curasoe*, no obstante, debido a su dieta especializada, forrajea tanto en hábitats perturbados como en bosques continuos, aun cuando la disponibilidad de flores sea poca (Quesada *et al.* 2004).

Finalmente, en el caso de *C. pentandra*, la floración masiva que experimenta esta especie la convierte en un recurso atractivo tanto para *G. soricina* como para *L. curasoe*, incluso en hábitats perturbados. Sin embargo, en nuestro estudio *L. curasoe* fue observado visitando con mayor frecuencia los árboles localizados dentro del bosque. Una posible explicación está dada por la cercanía del principal sitio de percha de *L. curasoe* en la región (isla Don Panchito). Este sitio de percha se encuentra mucho más cerca de los árboles de *C. pentandra* localizados en el bosque continuo que de los árboles en áreas perturbadas. En enero, durante el período de mayor floración de *C. pentandra*, la isla Don Panchito puede albergar hasta 60 000 individuos de *L. curasoe* (Ceballos *et al.* 1997; Stoner *et al.* 2003). Aunque *L. curasoe* tiene la capacidad de desplazarse largas distancias, la gran cantidad de recursos disponibles a corta distancia le permite forrajear lo más cerca posible de su percha principal (Horner *et al.* 1998).

En Costa Rica *C. pentandra* es un ejemplo de cómo las condiciones climáticas son capaces de afectar la tasa de visitación de los murciélagos a las flores de esta Bombacaceae. Hemos propuesto que el néctar de las flores de *C. pentandra* es más atractivo en Guanacaste que en la Península de Osa, debido a que es un ambiente mucho más seco, donde el agua es un recurso limitante (Lobo *et al.* 2005). En Osa, debido a los altos niveles de precipitación durante la estación lluviosa (más o menos 450 mm/mes) y a la corta duración de la estación seca (cerca de 4 meses), la humedad ambiental se mantiene en niveles altos

(alrededor del 85%) durante todo el año. En Guanacaste, *C. pentandra* florece durante el pico de la estación seca, cuando la falta de humedad ambiental puede hacer de su néctar un recurso muy valioso para los murciélagos, ya sea como fuente alimenticia o como fuente de agua. Otro factor a considerar es la abundancia de recursos alternos, además de las flores de *C. pentandra*, disponibles para los murciélagos de la Península de Osa. Durante la época de floración de *C. pentandra* unas nueve especies quiropterofilicas, que incluyen a *Caryocar costaricense*, *Ochroma pyramidale*, *Parkia pendula* y varias especies de *Inga*, coinciden en su floración (Fleming 1988; Quesada *et al.* 1997).

Éxito reproductivo

Nuestros resultados señalan que la razón fruto/flor fue mucho menor en los sitios perturbados para *C. grandiflora* y *P. quinata* (Fuchs *et al.* 2003). Una tendencia similar fue observada para *C. aesculifolia*, pero esa diferencia no fue significativa. Los árboles en sitios perturbados produjeron una mayor cantidad de flores que los árboles que se encuentran en sitios de bosque continuo; sin embargo, la proporción de flores que desarrollaron un fruto fue menor en los sitios perturbados. Esta reducción en el éxito reproductivo de los árboles de la familia Bombacaceae puede deberse a una reducción en los niveles de flujo de polen o a un incremento en los niveles de autopolinización (Cuadro 1) (Ghazoul *et al.* 1998; Guariguata y Pinard 1998; Cascante *et al.* 2001; Ghazoul y McLeish 2001; Bruna 2002; Fuchs *et al.* 2003).

Varias investigaciones han documentado que existe una relación positiva entre la razón fruto/flor y el tamaño de los fragmentos de bosque (Aizen y Feinsinger 1994; Ghazoul *et al.* 1998; Cunningham 2000). Por ejemplo, Ghazoul *et al.* (1998) determinaron que *Shorea siamensis*, una especie del bosque seco, experimenta una reducción en el razón fruto/flor debido a una transferencia limitada de polen compatible entre individuos que se encuentran a larga distancia. Esto ocurre debido a que la mayoría de estas especies son autoincompatibles y una reducción en la densidad de adultos conlleva un incremento en los niveles de geitenogamia y autogamia.

Si bien los murciélagos visitan las flores de árboles en sitios perturbados, como *C. aesculifolia*, la frecuencia de visita es mayor que en los árboles que se ubican en el bosque; es probable que el movimiento de polen entre los árboles de sitios perturbados no sea tan eficiente como dentro del bosque. Para *C. aesculifolia* un incremento en la tasa de visitación por parte de los polinizadores no se ve acompañado por un incremento proporcional en el éxito reproductivo (Figura 2). Esto sugiere que los individuos en áreas perturbadas reciben una cantidad menor de polen compatible por visita.

Tasa de exocruzamiento y sistema de apareamiento

Existe una gran variabilidad en la tasa de exocruzamiento observada en las especies de la familia Bombacaceae (Murawski y Hamrick 1992a, 1992b; Fuchs *et al.* 2003; Lobo *et al.* 2005). Las especies aquí estudiadas van desde el apareamiento mixto en *C. pentandra*, hasta especies que, en apariencia, son por completo exogámicas, como *C. grandiflora* y *C. aesculifolia*. Algunos estudios realizados en el sistema de apareamiento y en los mecanismos de incompatibilidad de esta familia han encontrado que la tasa de exocruzamiento está relacionada con la densidad de los individuos reproductivos (Murawski y Hamrick 1992; Gribel *et al.* 1999; Quesada *et al.* 2001; Fuchs *et al.* 2003). Nuestro estudio demuestra que el sistema de apareamiento no fue afectado por el aislamiento espacial, excepto en el caso de *P. quinata*. *Ceiba aesculifolia* y *C. grandiflora* mantuvieron un sistema de apareamiento predominantemente exocruzado, tanto en árboles en sitios perturbados como en árboles dentro de bosque continuo. En contraste, *P. quinata* presentó una reducción en la tasa de exocruzamiento en árboles aislados, mientras que *C. pentandra* presentó un sistema de apareamiento flexible que dependía de las condiciones ambientales. Es probable que la respuesta de cada especie dependa de la flexibilidad de su sistema de incompatibilidad y de cómo la fragmentación del bosque afecta la abundancia y la calidad de los recursos florales ofrecidos por cada especie.

Para especies cuyos sistemas de autoincompatibilidad no se ven afectados por la densidad de individuos o los niveles de polinización no se espera observar un efecto de la fragmentación sobre los niveles de exocruzamiento, como en el caso específico de *C. grandiflora* y *C. aesculifolia*. Para especies autocompatibles, o con sistemas de incompatibilidad más flexibles (Quesada *et al.* 2001), una reducción en la densidad de individuos reproductivos puede resultar en cambios en los niveles de exocruzamiento. Este es el caso de *C. pentandra* y *P. quinata*, en las que la fragmentación de bosque deriva en mayores niveles de autocruzamiento, ya sea por una disminución en la frecuencia de visitas por parte de los polinizadores o por un aumento en los niveles de geitonogamia y autogamia. De forma paralela, el aumento en la correlación de paternidad en árboles aislados sugiere que la fragmentación de bosque conlleva una reducción en el número de donadores de polen por fruto y por árbol. Sin embargo, se requieren investigaciones que incluyan observaciones directas de polinizadores (*P. quinata*), o análisis genéticos de árboles localizados dentro de bosques continuos (*C. pentandra*), para confirmar estas hipótesis.

El diseño experimental empleado en nuestros estudios permite comparar los niveles de polinización por parte de los murciélagos y el éxito reproductivo de los árboles localizados dentro del bosque continuo y en poblaciones fragmentadas. El bosque continuo es el principal refugio de los murciélagos y es la mayor fuente de recursos para estas especies. La pérdida de estos bosques puede afectar de manera negativa las poblaciones de murciélagos, lo que afecta el éxito

reproductivo de los árboles, tanto dentro del bosque como en los fragmentos. Incluso para polinizadores que se desplazan largas distancias, la reducción en la disponibilidad de hábitat y alimento afecta su supervivencia a largo plazo. Este es el caso de *L. curasoae*, que, a pesar de poder viajar hasta 100 km en una noche en búsqueda de flores (Horner *et al.* 1998), es una especie gregaria que se encuentra por lo general en cuevas dentro de sitios inalterados. Esto la convierte en una especie muy vulnerable a la perturbación del hábitat (Stoner *et al.* 2003). Por estas razones, es necesario realizar más estudios que evalúen la importancia del bosque continuo en la conservación de las poblaciones de los murciélagos polinizadores, y las implicaciones que diferentes tipos de paisaje fragmentado pueden tener sobre el movimiento de los polinizadores. En esta línea de investigación, sería muy interesante mejorar el conocimiento sobre los patrones de flujo génico de plantas localizadas en corredores o fragmentos de bosque, a diferentes distancias del bosque continuo. Además, nuestros resultados demuestran que los árboles en bosques fragmentados o perturbados continúan funcionando como fuentes de recursos para los polinizadores, además de permitir el flujo génico entre individuos, por lo cual deben ser considerados en futuros planes de conservación.

Agradecimientos

Agradecemos a Celia Harvey por invitarnos contribuir a este libro. Esta investigación fue apoyada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México, para M. Q., K. E. S. y J. A. L. (31826-N), la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México para M. Q., K. E. S. y J. A. L. (IN213999), la International Foundation for Science para M. Q. (D/2617-3) y la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica para J. A. L. (111-99-319). Agradecemos a F. Hernández, W. Pineda, J. Rojas, G. Saborio, A. Quesada, J. Breitling, P. Aguilar y H. Ferrería para asistencia en el campo y laboratorio. Gracias a M. M. Chavarría, F. Chavarría, y R. Blanco de la área de Conservación Guanacaste para apoyo logística.

Referencias

- Agren, J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lytrum salicaria*. *Ecology* 77:1779-1790.
- Aizen, M. A. y P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75:330-351.
- Álvarez, T. y 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.

- Baker, H. G. 1955. Self compatibility and establishment after long-distance dispersal. *Evolution* 9:347-349.
- Baker, H. G. 1965. The evolution of the cultivated kapok tree: a probable West African product. Páginas 185-216 en D. Brokensha, editor. *Ecology and economic development in Africa. Research series # 9.* Institute of International Studies, University of California, Berkeley, CA.
- Batra, S. W. T. 1981. Biological control in agroecosystems. *Science* 215:134-139.
- Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:399-422.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12:380-389.
- Brondani, R. P. V.; F. A. Gaiotto; A. A. Missiaggia; M. Kirst; R. Gribel y D. Grattapaglia. 2003. Microsatellite markers for *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) an endangered tree species of the Amazon forest. *Molecular Ecology Notes* 3:177-179.
- Brosset, A.; P. Charles-Dominique; A. Cockle; J. F. Cosson y D. Maasson. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal Zoology* 74:1974-1982.
- Bruna, E. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132:235-243.
- Bullock H. F. 1995. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17:287-301.
- Bullock, H. F. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives of Meteorology Geophysics and Bioclimatology Series B* 36:297-316.
- Cascante, A.; M. Quesada; J. A. Lobo y E. J. Fuchs. 2001. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology* 16:137-147.
- Ceballos, G; T. H. Fleming; C. Chávez y J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (*Chiroptera: Phyllostomidae*) in Jalisco, Mexico. *Journal of Mammalogy* 78:1220-1230.
- Cordeiro, N. y H. Howe. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:14052-14056.
- Cosson, J. F.; J. M. Pons y D. Maasson. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15:515-534.
- Costin, B.; W. J. Morgan y A. Young. 2001. Reproductive success does not decline in fragmented populations of *Leucochrysum albicans* subsp. *albicans* var. *tricolor* (Asteraceae). *Biological Conservation* 98:273-284.
- Cunningham, S. A. 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee woodland. *Conservation Biology* 14:758-768.

- Dick, C. W.; G. Etchelecu y 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.
- Eguiarte, L.; C. Martínez del Río y H. T. Arita. 1987. El néctar y el polen como recurso: el papel ecológico de los visitantes de las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K) Dugand. *Biotropica* 19:74-82.
- Estrada, A.; R. Coates-Estrada y D. Merritt. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rainforest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16:309-318.
- Estrada, A. y 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.
- Fenton, M. B.; L. Acharya; D. Auolet; M. B. C. Hickey; C. Merriman; M. K. Obrist; D. M. Syme y B. Adkins. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24:440-446.
- Fleming, T. H. 1988. The short-tailed fruit bat: A study in plant-animal interactions. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Fleming, T. H. y V. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75:845-851.
- Fuchs, E. J.; J. A. Lobo y 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.
- Ghazoul, J.; K. A. Liston y T. J. B. Boyle. 1998. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae) a tropical forest tree. *Journal of Ecology* 86:462-473.
- Ghazoul, J. y M. McLeish. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology* 153:335-345.
- Graham, C.; J. Martínez-Leyva y L. Cruz-Paredes. 2002. Use of fruiting trees by birds in continuous forest and riparian forest remnants in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biotropica* 34:589-597.
- Gribel, R.; P. E. Gibas y A. L. Queiroz. 1999. Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 15:247-263.
- Guariguata, M. R.; H. A. L. Claire y G. Jones. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, northeastern Costa Rica. *Biotropica* 34:405-415.
- Guariguata, M. R. y M. Pinard. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: Implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112:87-99.
- Haber, W. A. y G. W. Frankie. 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rica dry forest sphingidae. *Biotropica* 21:155-172.

- Hartshorn, G. S. 1983. Plants. Introduction. Páginas 118-157 en D. H. Janzen, editor. Costa Rican natural history. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Heithaus, E. R.; T. H. Fleming y P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of the bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841-854.
- Holdrige, L. R. 1969. Life zone ecology. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- Horner, M. A.; T. H. Fleming y C. T. Sahley. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllos-tomidae). *Journal of Zoology London* 244:575-586.
- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2:359-366.
- Kane, M.; H. Ureña; W. Dvorak y C. Atehortúa. 1993. The potential of *Bombacopsis quinata* as a commercial plantation species. *Forest Ecology and Management* 56:99-112.
- Kearns, C. A.; D. W. Inouye y N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms, the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:83-112.
- Lamont, B. B.; P. G. Klinkhamer y E. T. Witkowski. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia gooi*: a demonstration of the Allele effect. *Oecologia* 94:446-450.
- Law, B. S. y 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 y 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.
- Lee, S. L. 2000. Mating system parameters of *Dryobalanops aromatica* Gaertn. f. (Dipterocarpaceae) in three different forest types and a seed orchard. *Heredity* 85:338-345.
- Lobo, J. A.; M. Quesada; K. E. Stoner; E. J. Fuchs; Y. Herrerías-Diego; J. Rojas y G. Saborío. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forest in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany* 90:1054-1063.
- Lobo, J. A.; M. Quesada; K. E. Stoner y J. Rojas. 2005. Effects of pollination by bats on the mating system of *Ceiba pentandra* populations in two tropical life zones in Costa Rica. *American Journal of Botany* 92:370-376.
- Maldonado, T.; J. Bravo; G. Castro-S.; Q. Jiménez-Q.; O. Saborío y C. Paniagua-C. 1995. Evaluación ecológica rápida de la región del Tempisque, Guanacaste, Costa Rica. Fundación Neotrópica, Centro de Estudios Ambientales y Políticos, San José, Costa Rica.

- Martínez-Garza, C. y R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures at Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 145:255-265.
- Medellín, R. A.; M. Equihua y M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology* 14:1666-1675.
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and pollination of neotropical plants. Páginas 19-36 en J. Schelhas y R. Greenberg, editores. *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington.
- Murawski, D. A. y J. L. Hamrick. 1992a. The mating system of *Cavanillesia platanifolia* under extremes of flowering-tree density: a test of predictions. *Biotropica* 24:99-101.
- Murawski, D. A. y J. L. Hamrick. 1992b. Mating system and phenology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Panama. *Journal of Heredity* 83:401-404.
- Mustajärvi, K.; P. Siikamäki; S. Rytönen y A. Lammi. 2001. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. *Journal of Ecology* 89:80-87.
- Palacios-Guevara, C. 2001. Polinización natural, sistema de apareamiento y éxito reproductivo de *Ceiba grandiflora* en un bosque tropical caducifolio de México. Tesis para obtener el título de Biólogo. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Distrito Federal, México.
- Pratt, T. K. y E. W. Stiles. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed - implications for seed dispersal. *American Naturalist* 122:797-805.
- Quesada, F. J.; Q. Jiménez-Q.; N. Zamora; R. Aguilar y J. González. 1997. Árboles de la Península de Osa. Instituto Nacional de Biodiversidad, Heredia, Costa Rica.
- Quesada, M.; E. J.; Fuchs y J. A. Lobo. 2001. Pollen load size, reproductive success, and progeny kinship of naturally pollinated flowers of the tropical dry forest tree *Pachira quinata* (Bombacaceae). *American Journal of Botany* 88:2113-2118.
- Quesada, M.; K. E. Stoner; V. Rosas-Guerrero; C. Palacios-Guevara y 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. O.-Salazar y 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.

- Ritland, K. 1996. Multilocus Mating System Program (MLTR), version 1.1. Department of Botany, University of Toronto, Toronto, Canadá.
- Rose, J. N. 1895. Report on a collection of plants made in the states of Sonora and Colima, Mexico, by Dr. Edward Palmer, in the years 1890 and 1891. Contributions of the US National Herbaria. 1:293-392.
- SAS Institute. 2000. SAS user's guide: statistics. Release 8.02. SAS Institute, Cary, North Carolina.
- Sih, A. y M. Baltus. 1987. Patch size, pollinator behavior and pollinator limitation in *Cantnip*. Ecology 68:1679-1690.
- Steffan-Dewenter, I; U. Mnzenberg y T. Tscharrntke. 2001. Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. Proceedings of the Royal Society of London Serie B 268:1685-1690.
- Stoner, K. E.; K. A. O.-Salazar; R. C. R.-Fernández y M. Quesada. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: Implications for conservation. Biodiversity and Conservation 12:357-373.
- Stoner, K. E.; M. Quesada; V. Rosas-Guerrero y J. A. Lobo. 2002. Effects of forest fragmentation on the Colima long-nosed bat (*Musonycteris harrisoni*) foraging in tropical dry forest of Jalisco, Mexico. Biotropica 34:462-467.
- Toxopeus, H. J. 1950. Kapok. Páginas 52-102 en C. J. J. van Hall y C. van de Koppel, editores. Die Landbouw in de Indische Archipel, vol. 3. N. V. Uitgeverij, W. Van Hoeve. Gravenhage, The Hague.
- White, G. M.; D. H. Boshier y W. Powell. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis Zuccarini*. Proceedings of the National Academy of Sciences 99:2038-2042.