

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

DIVISION DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES



“BIOLOGÍA FLORAL Y POLINIZADORES DEL
CUASTECOMATE (*Crescentia alata*, KUNTH,
BIGNONIACEAE) EN LA COSTA DE JALISCO,
MÉXICO.”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
LICENCIADO EN BIOLOGÍA
PRESENTA:

ESIS/CUCBA

DAVID URIBE VILLAVICENCIO

DIRECTORA: DRA. KATHRYN E. STONER
ASESOR: DR. FRANCISCO MARTÍN HUERTA MARTÍNEZ

GUADALAJARA, JALISCO

JULIO 2007



Universidad de Guadalajara
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y
Agropecuarias

Coordinación de Titulación y Carrera de Licenciatura
en Biología

1082/ C. C. BIOLOGÍA

C. DAVID URIBE VILLAVICENCIO
PRESENTE

Manifestamos a usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de: Tesis e Informes opción Tesis con el título: "Biología floral y polinizadores del Cuastecomate, *Crescentia alata* (Bignoniaceae), en la costa de Jalisco, México" para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director / a de dicho trabajo el/la: Dra. Kathryn E. Stoner y el asesor/es es el/la: Dr. Francisco martín huerta martínez.

Sin más por el momento, le envío un caluroso saludo.

ATENTAMENTE
"PIENSA Y TRABAJA"
Las Agujas, Zapopan., 20 de Abril del 2007.


DR. CARLOS ÁLVAREZ MOYA
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN



M en C. ISELA LETICIA ALVAREZ BARAJAS
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

Dr. Fco. Martin Huerta Martínez.
Presidente del Comité de Titulación.
Licenciatura en Biología.
CUCBA
Presente

Nos permitimos informar a usted que habiendo revisado el trabajo de titulación en calidad tesis e informes, opción tesis con el título "Biología floral y polinizadores del Cuastecomate, *Crescentia alata* (Bignoniaceae), en la costa de Jalisco, México" que realizó el pasante David Uribe Villavicencio con número de código 395585809, consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión.

Sin otro particular quedamos de usted con un cordial saludo.

Atentamente

"PIENSA Y TRABAJA"

Las Agujas, Zapopan 06 julio del 2007

Vo Bo
[Signature]
11/07/07

[Signature]

Dra. Kathryn E. Stoner
Directora

[Signature]

Dr. Francisco Martin Huerta Martínez
Asesor

Dr. Alejandro Muñoz Urias

Alejandro Muñoz Urias 06 julio 2007

Ing. Raymundo Ramirez Delgadillo

[Signature] 08/07/07

M. en C. Oscar Reyna Bustos

[Signature] 11/07/2007

Grnel. Dra. Blanca Ramirez Hernández

Blanca C. Ramirez. 06 julio 2007

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por ser como son y apoyarme siempre.

A Celina Solís por su ayuda en el mejoramiento de mi escritura con sus pequeñas lecciones de gramática y redacción, por su exquisita escritura que me dieron el perfecto referente de cómo quiero compartir mis ideas.

A Kathy Stoner por invitarme a participar en su proyecto. A Ivonne Herrerías por su valiosa ayuda en los análisis de datos y sus consejos. Al equipo de trabajo: Seline y Daniel, que compartimos esta aventura; a Paola, y José por haber hecho tan divertido nuestro tiempo en Chamela.

A mi asesor Martín Huerta y sinodales, en especial a Alex Muñoz, por su apoyo, atinados consejos y las cavilaciones interminables. A los todos mis maestros del CUCBA que me formaron profesionalmente. A mi padrino de generación Miguel Carvajal “el ilustre” por sus porras, su tiempo y apoyo con la impresión de ésta tesis.

A la U.deG., Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias por mi formación académica y personal, y por darme la oportunidad de ser parte de esta casa de estudios.

A la U.N.A.M., Centro de Investigaciones en Ecosistemas por haberme adoptado temporalmente como parte de ellos.

A todos mis compas que siempre me acompañaron en el proceso. A las noches nostálgicas de Luna y fantásticos atardeceres de Chamela, a la lluvia revitalizante y al mar hipnotizante. A las dificultades que prueban la fe, a las caídas diarias que son la excusa perfecta para crecer. A la vida que se nos va a cada respiro.

A todos GRACIAS...

Con sincera dedicación a:

A mi familia:

Mi padre “Don Rucko”, me enseñaste el arte de la perseverancia y el empeño aún en los momentos difíciles. Mi madre, “Cherruc”, con tu ejemplo me demostraste que nunca es tarde para alcanzar los sueños. Mis hermanas Angye “Zamanguña” y Clau “Yaya”, sus diferentes modos de ser me han dado elementos para entender muchas cosas y personas. Mi carnal Osvaldo “palito”, que junto a su esposa Sandra “La Cuñis” y mis sobrinos: Alex “Nepu”, Karla “Kyru” y Atziry “Charis”, me han hecho regresar al mundo real muchas veces con una sonrisa y esperanza de progreso gracias a sus bromas y travesuras. A Zuky, al señor Chin y a Pili por tantos días de recibimiento alegre y su compañía fiel.

A Celina:

Contigo aprendí a ser “equipo”, a pensar en tiempo futuro y a escuchar las voces de las letras. A ti te dedique mi segunda “primer palabra” que nació desde dentro, ahora te dedico este trabajo que también es tuyo por haber estado conmigo en las buenas y en las malas, por creer en nosotros, por apoyarme todo momento, por acompañarme en las “causas perdidas”, por haber compartido un cachito de vida a tu lado, por tanto amor, tantas historias compartidas y lecciones aprendidas. Me faltan palabras, pero se que tú me entiendes. Gracias princesita.

INDICE

Resumen

Página

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Características biológicas de las flores	2
1.2 Sistemas de cruzamiento en plantas	3
1.3 Murciélagos como polinizadores	6
1.4 Familia Bignoniaceae	10
2. OBJETIVOS	12
3. HIPOTESIS	12
4. METODOLOGIA	13
4.1 Sitio de estudio	13
4.2 Especie de estudio	15
4.3 Colecta de datos	17
4.3.1 Biología floral	18
4.3.2 Sistema de cruzamiento	19
4.3.3 Visitantes florales	20
5. RESULTADOS	21
5.1 Biología floral	21
5.2 Sistema de cruzamiento	24
5.3 Visitantes florales	28
6. DISCUSIÓN	35
7. CONCLUSIONES	46
8. SUGERENCIAS	48
9. BIBLIOGRAFÍA	49

RESUMEN

Investigué y documenté la biología floral, sistema de cruzamiento y la polinización del cuastecomate (*Crescentia alata*) dentro y en los alrededores de la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala, en la costa de Jalisco. Se realizaron video filmaciones nocturnas, extracciones de néctar y cruza manuales. Los resultados revelaron que el cuastecomate presenta un sistema de cruzamiento xenógamo obligado y es una especie altamente auto-incompatible por lo que necesita un vector para la polinización, se encontró que presenta el síndrome de quiróptero filia y se confirmó que los murciélagos son los polinizadores de ésta especie. Se identificaron a *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae* como los principales polinizadores, y a una palomilla nocturna de la familia Sphingidae como polinizador potencial. También, se documentó que *C. alata* tiene una baja producción de frutos y alta tasa de abortos. Los resultados indican que el cuastecomate presenta una limitación de polen, lo que resulta en un bajo éxito de fructificación. Por su parte, los abortos son debido probablemente al fenómeno de "abortos selectivos" y no por depredación o daño externo al fruto. Además se documentó a *Glossophaga soricina* consumiendo polen directamente de las anteras. Los resultados anteriores sostienen la importancia ecológica del cuastecomate en la selvas bajas caducifolias del pacifico mexicano.

1.- INTRODUCCIÓN

La investigación sobre la diversidad biológica dirige nuestras preguntas hacia el conocimiento biológico de cada especie y el entendimiento de las interacciones planta-animal (Thompson 1989). La diversificación que han experimentado las especies en los trópicos, incluye la intensa simbiosis entre las plantas y animales a lo largo de su historia evolutiva, lo que ha resultado en complejas e indispensables relaciones. Una de las interacciones más complejas es la que tiene que ver con la polinización (Gentry 1974a Proctor 1996). En esta interacción los animales ejercen el papel de “transportadores” de polen, llevándolo hacia plantas conespecíficas y las plantas los recompensan con néctar y polen como un recurso alimenticio (Heithaus *et al.* 1975, Howell 1979, Lemke 1985).

Los animales vectores de polen fueron cruciales en la radiación adaptativa que tuvieron las plantas desde que aparecieron las primeras angiospermas (plantas con flor) hace más de 75 millones de años en el periodo Cretácico (Heithaus 1982). En la actualidad, en las plantas tropicales se exhibe un alto porcentaje de zoofilia (Bawa 1979). Alrededor de 98% de los árboles tropicales xenógamos de bosque lluvioso en tierras bajas son polinizados por animales (James *et al.* 1998).

La transformación evolutiva en la morfología y fenología floral que en las plantas se ha promovido debido a la competencia por polinizadores, ha resultado en una gran diversidad floral y de estrategias de polinización. Esta diversificación ha permitido a las plantas de algunas familias tropicales (p. e. Leguminosae, Bombacaceae, Bignoniaceae) emplear una amplia gama de potenciales vectores de polen dentro de la comunidad tropical como abejas, avispas, polillas, aves y mamíferos (Gentry 1974a, Gentry 1974b, Janzen 1980, Sosa & Dávila 1994, Proctor 1996).

Las estrategias de polinización de las plantas tienen que ver con características florales propias, el sistema de reproducción utilizado y el momento estacional de floración característico de cada especie en la que tiene su producción de flores y néctar durante el año (Gentry 1974b).

1.1.- Características biológicas de las flores

La disponibilidad del recurso de néctar para los visitantes florales dependerá de que las características morfológicas y fenológicas de la flor sean compatibles con ellos. Éstas estarán dirigidas hacia los vectores que le otorguen el mejor servicio de polinización (Gentry 1974a, Bawa 1990). El conjunto de características florales vinculado a animales afines con ellas se definen como síndromes de polinización (Heithaus 1982). Por ejemplo, las características florales que promueven la polinización por murciélagos se define como síndrome de quiróptero filia (Voguel 1969, Gentry 1974a, Heithaus 1982, Lemke 1985, Eguiarte *et al* 1987, Winter & Helversen 2001). La planta invertirá en diferentes estrategias de atracción para sus polinizadores potenciales e implementará otras estrategias para evitar animales robadores de néctar (Podolsky 1992).

Las características morfológicas de las flores de cada especie son el primer filtro de selección de polinizadores (Proctor 1996). Esto no solo se refiere a las proporciones morfométricas de la flor con respecto a sus visitantes, donde el incumplimiento de éstas puede ser la primer causa de exclusión, sino que también abarcan la presencia de caracteres como color y textura de la flor que atraigan a determinado grupo animal (Gentry 1974a, Podolsky 1992).

Las características fenológicas de cada especie dictarán los tiempos del ciclo floral y la apertura de la flor (antesis), periodo en que la flor estará lista para recibir a los polinizadores y ser fecundada. Los patrones de floración pueden variar entre especies

dentro de una misma familia. Se diferencian según la cantidad de energía invertida en la producción floral en determinado tiempo. Cada patrón de floración puede estar fuertemente asociado a uno o más tipos de polinizadores. Por ejemplo, en el patrón “steady state”, la planta produce gran cantidad de flores individuales cada día durante toda su vida reproductiva; este patrón está asociado con abejas y murciélagos como polinizadores. El patrón “cornucopia” produce gran cantidad de flores por día, normalmente inflorescencias, su ciclo floral dura máximo 10 semanas y está asociado con polinizadores como las abejas, colibríes, mariposas, polillas, y algunas veces murciélagos. El patrón “big bang” se caracteriza por tener una producción de miles de flores en un tiempo corto de días, aparentemente atrayendo un espectro generalizado de polinizadores oportunistas (Gentry 1974a, Gentry 1974b).

La cantidad y calidad de néctar ofrecido por la planta es otra característica floral importante para los polinizadores, porque el éxito de los sistemas coevolutivos dependen en gran parte del balance energético entre simbioses (Howell 1979). Los polinizadores sólo pueden sobrevivir en un hábitat en el cual los recursos alimenticios estén disponibles y estos permitan el balance energético diario requerido (Winter & Helversen 2001).

Es importante destacar que se puede realizar una predicción sobre el polinizador de una especie de acuerdo con las características florales que presenta y que pueden coincidir con un determinado síndrome. Sin embargo, esas predicciones tendrán que ser evaluadas realizando observaciones y experimentos dirigidos a la ecología de polinización en particular (Gentry 1974a, Heithaus 1982).

1.2.- Sistemas de cruzamiento en plantas

La competencia por la atracción de polinizadores ha sido una importante fuerza evolutiva que ha modelado los sistemas sexuales de las plantas (Podolsky 1992). Todos los

aspectos de la expresión sexual en plantas afectan la contribución genética a la siguiente generación. El conocimiento de los sistemas de cruzamiento en estudios sobre polinización es esencial para entender los mecanismos de flujo genético dentro y entre poblaciones (Dafni 1992, Barrett 1998). Así como las características florales contribuyen a seleccionar al mejor polinizador, los sistemas de cruzamiento son un sistema genético controlador que selecciona el polen fecundador según su origen (Dafni 1992, Bawa 1979, James *et al.* 1998, Barrett 1998, Badano & Schlumpberger 2001).

Sistemas de cruzamiento generales en plantas

En las plantas con flores hermafroditas existen dos sistemas de cruzamiento generales: 1) la autogamia en el que el(los) óvulo(s) pueden ser fecundados por polen originario del mismo individuo, 2) la xenogamia en el que el polen fecundador tiene que provenir de otra planta (Badano & Schlumpberger 2001). Sin embargo, algunas plantas presentan una plasticidad temporal en su sistema de cruzamiento, tendiendo parcialmente a un sistema mixto (Murawski & Hamrick 1991, Barrett 1998, James *et al.* 1998, Quesada *et al.* 2004).

Los sistemas xenógamos fomentan el flujo e intercambio genético entre conoespecíficos con la polinización cruzada, otorgan la ventaja de mantener la diversidad génica (heterocigocidad) y disminuyen la probabilidad de expresión de genes deletéreos que puedan afectar a la población (Podolsky 1992). Las plantas con sistema de cruzamiento xenógamo dependen totalmente de agentes externos que actúen como vectores para transportar el polen entre individuos (Badano & Schlumpberger 2001). Por lo tanto, el éxito reproductivo de tales especies dependerá, en gran parte, de la disponibilidad de vectores y la eficiencia de éstos al polinizar las flores (Lemke 1985, Eguiarte *et al.* 1987, Valiente-Banuet *et al.* 1996).

Sistemas de cruzamiento en plantas tropicales

Todavía en el siglo pasado se tenía la creencia de que la mayoría de las especies de los bosques tropicales se auto-polinizaban. Esto fue basado en el argumento de asincronía floral y el “limitado” movimiento de polinizadores entre plantas conespecíficas que se encontraban dispersas dentro de la comunidad con grandes distancias y barreras naturales entre ellas (Fedorov 1966). Sin embargo, Janzen (1971) demostró los movimientos de largas distancias de los polinizadores en el trópico, por lo que la teoría de auto-polinización en bosques tropicales fue reconsiderada. Bawa (1979) consideró que el sistema genético de auto-incompatibilidad parece estar confinado a árboles tropicales. Ahora se sabe que la mayor parte de las especies tropicales son auto-incompatibles y exógamas (Bawa 1992, Barret 1998). Estudios realizados por Bawa (1979 y 1992) y James *et al.* (1998) efectuados en bosque lluvioso y bosque seco de Costa Rica respectivamente, han revelado la alta auto-incompatibilidad que tienen los árboles tropicales con flores hermafroditas tropicales ($\geq 80\%$). Bullock (1985) realizó un experimento de auto-incompatibilidad en la flora del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco; encontró que 76 % de las plantas hermafroditas resultaron auto-incompatibles, lo que confirma la teoría de mayor grado de auto-incompatibilidad en plantas tropicales. Sin embargo, se ha confirmado un alto nivel de auto-compatibilidad en algunas especies que fueron descritas originalmente como auto-incompatibles de la familia Bombacaceae como *Ceiba pentandra* y *Cavanillesia platanifolia* (Murawski & Hamrick 1991, Bawa 1992, Quesada *et al.* 2004), por lo que, Murawski & Hamrick (1991), James *et al.* (1998) y Quesada *et al.* (2004), sugieren que la reducción de la abundancia de polinizadores y baja densidad de plantas de una población producida por la fragmentación de hábitat conduce al incremento de la auto-

polinización facultativa, porque en ausencia de polen de otra planta para la exocruza, el sistema puede ser “flexibilizarse” y cambiar de un sistema xenógamo a un sistema mixto.

1.3.- Murciélagos como polinizadores

La polinización por murciélagos es un fenómeno Pantropical, realizado por pequeños Megaquirópteros (Pteropodidae) en el viejo mundo y por Microquirópteros de hoja nasal (familia Phyllostomidae) en el nuevo mundo (Winter & Helversen 2001).

Los murciélagos nectarívoros juegan un papel ecológicamente importante en los ecosistemas tropicales por el servicio de polinización que otorgan a las plantas. Tan solo en el Neotrópico, cerca de 600 especies de plantas son polinizadas por murciélagos (Vogel 1969, Winter & Helversen 2001). El 1% del total de las angiospermas del Neotrópico son polinizadas por murciélagos (Winter & Helversen 2001), mientras que, alrededor de 27 familias neotropicales contienen algunas especies polinizadas por murciélagos de la subfamilia *Glossophaginae* (Lemke 1985). Ejemplo de esas familias son: Agavaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Leguminosae, Sapotaceae y Solanaceae (Voguel 1969, Heithaus 1982). De las 250 especies de murciélagos que tienen interacciones con plantas, 50 especies visitan regularmente flores para consumir néctar (Heithaus 1982, Winter & Helversen 2001).

Adaptaciones coevolutivas planta-murciélago

La polinización por murciélagos probablemente se derivó de murciélagos insectívoros que se adaptaron para aprovechar el nicho abandonado por un antiguo mamífero no volador, polinizador nocturno de flores que data del Cretácico tardío (~100 m.a.a.). La extinción de esos mamíferos coincidió con la radiación de los murciélagos en el Eoceno en el viejo mundo y durante el Mioceno tardío en el neotrópico (Heithaus 1982, Winter & Helversen 2001).

La coevolución entre murciélagos y plantas incluye coadaptaciones en morfología, fisiología y comportamiento de los murciélagos (Heithaus 1982). Por un lado, los murciélagos nectarívoros, presentan un rostro alargado, la dentadura y paladar esta modificado, los molares pueden estar reducidos o ausentes, mientras que los incisivos son ausentes en murciélagos con alto grado de consumo de néctar para permitir el libre movimiento de la larga lengua extensiva que está cubierta con papilas filiformes en forma de “cerdas de cepillo” para lamer el néctar. El pelaje con escamas proyectadas favorece la recolección “involuntaria” de polen que consumen como complemento alimenticio al acicalarse en sus refugios (Heithaus 1982, Lemke 1985, Eguiarte *et al* 1987, Winter & Helversen 2001).

Por su parte, las plantas con polinización asociada a murciélagos presentan el síndrome de quiróptero-filia, que es un conjunto de características afines con ese mamífero: 1) apertura floral nocturna con sólo una noche de duración de la flor (es el primer mecanismo de exclusión para aves y abejas), 2) producción nocturna de grandes cantidades de polen y néctar, 3) corola de colores opacos o pálidos (blanco-amarillento a verde-pálido), 4) producción de olores durante la noche para ser detectados a grandes distancias, 5) morfología floral robusta y cilíndrica con pétalos resistentes, 6) posición estratégica de la flor (libre de follaje) accesible para el murciélago (Voguel 1969, Howell 1979, Heithaus 1982, Lemke 1985, Eguiarte *et al* 1987, Gentry 1990, Proctor 1996, Viana *et al* 2000, Winter & Helversen 2001). Así mismo, una planta puede cumplir las características morfológicas y fenológicas de el síndrome de quiróptero-filia, pero para afirmar que esa planta es efectivamente polinizada por murciélagos se tiene que documentar el fenómeno con mas detalle (Heithaus 1982).

Winter & Helversen (2001) demostraron que con la utilización de la ecolocalización los murciélagos pueden discriminar entre tamaños de flores, su estado de maduración y la cantidad de néctar que contienen. Además, demostraron que algunos murciélagos como *Glossophaga* sp. son sensitivos a la radiación UV, lo que pudiera facilitarles la detección de flores que reflejen éstas emisiones, percibiendo su reflejo blanquecino contrastante con el fondo negro de la noche.

La cantidad y calidad del néctar que la planta ofrece interactúa con el gasto energético del polinizador determinando sus tácticas de forrajeo (Howell 1979). Tanto el néctar como el polen representa una fuente importante de nutrición para los murciélagos (Howell 1974, Winter & Helversen 2001). Las plantas polinizadas por murciélagos suelen producir grandes cantidades de polen y néctar porque los murciélagos son polinizadores con requerimientos energéticos muy altos, por lo que el gasto energético debe ser compensado con el mínimo necesario para fomentar su visita a otras plantas (Eguiarte *et al* 1987, Winter & Helversen 2001). Heithaus (1982), señala que algunos agaves polinizados por murciélagos producen polen con mayor riqueza proteica que los que son polinizados por insectos.

El promedio de gasto de energía diario para un murciélago *Glossophaginae* es 70% mayor que el promedio de cualquier mamífero. Los murciélagos vuelan largas distancias, pueden volar entre 60 y 100 km en una sola noche (Heithaus *et al* 1975, Eguiarte *et al* 1987, Law & Lean 1999, Witer & Helversen 2001). Volar es el mayor gasto de energía para un murciélago, pero es 25% menor que en las aves (Winter & Helversen 2001).

Típicamente una flor quiróptero-filica puede producir entre 100 μ l a 2 ml de néctar en promedio por noche, con una concentración de azúcares de entre 5 a 29%. Winter &

Helversen (2001) observaron en laboratorio que la concentración preferida por murciélagos fue de 55%. En campo un murciélago nectarívoro como *Glossophaga soricina* consume cerca de 30 μ l de néctar con 16% de concentración de azúcares (Winter & Helversen 2001).

Importancia de la polinización por murciélagos

Los beneficios de la interacción planta-murciélago van desde la provisión de alimento, fertilización de óvulos, a la promoción de intercambio genético. El comportamiento y los patrones de forrajeo de los murciélagos determinan los beneficios recibidos tanto para la planta como para el murciélago, porque de este último depende: que va a comer, como lo va a obtener, donde y a donde va después de alimentarse (Heithaus 1982).

Los beneficios que las plantas reciben cuando son polinizadas por murciélagos dependen de la cantidad y fuente del polen depositado (Heithaus 1982, Lemke 1985). Comparativamente con otros polinizadores (e.g. abejas, avispas, aves), los murciélagos son animales muy eficientes para las plantas, porque visitan varias flores durante su forrajeo (alta tasa de visita), acarrear grandes cargas de polen entre árboles (Heithaus *et al* 1975, Howell 1979, Lemke 1985, Eguiarte *et al.* 1987), y puedan desplazarse a largas distancias promoviendo el exo-cruzamiento entre parches de vegetación en hábitats fragmentados (Heithaus *et al.*, 1975, Eguiarte *et al.* 1987, Law & Lean, 1999, Winter & Helversen 2001). Por lo tanto, si la dispersión del polen por los murciélagos promueve el flujo genético, fomentando la diversidad genética de la especie visitada, aun cuando los árboles conespecíficos estén separados por largas distancias, repercute en cierto grado sobre el éxito reproductivo (Heithaus 1982) y estructura poblacional de la planta que polinizan (Heithaus *et al.* 1975, Howell 1979, Sosa & Dávila 1994, Law & Lean 1999; Cajas 2006, Winter & Helversen 2001).

Muchas plantas dependen de los murciélagos para su polinización, pero la dependencia sobre una sola especie de murciélago en específico es rara (Heithaus *et al* 1975). Por su parte entre las especies de murciélagos nectarívoros de la familia Phyllostomidae no existe un confinamiento en la dieta, ninguna especie está restringida completamente al polen y néctar, tampoco se especializan en una especie de planta (Heithaus 1982). Sin embargo, Viana *et al.* (2000) encontraron en los desiertos tropicales relaciones interdependientes entre plantas y murciélagos.

1.4.- Familia Bignoniaceae

La familia Bignoniaceae con más de 800 especies se encuentra entre las diez familias de plantas leñosas más diversas de los ecosistemas neotrópicos y concentra al grupo más importante de lianas de Centroamérica. Se caracterizan por la producción de flores muy vistosas (Gentry 1990). Esta familia tiene especial importancia ecológica por la gran cantidad de relaciones zoofílicas que mantiene, mostrando largas historias coevolutivas con diferentes grupos de animales en el trópico (Gentry 1974a, Gentry 1974b, Correira *et al* 2005).

Estudios sobre la biología reproductiva de las Bignonias están principalmente representados por los trabajos pioneros de Gentry (1974a, 1974b). En el cual documentó que los diferentes patrones de la morfología floral de las Bignonias centroamericanas están vinculados a cinco grupos de vectores de polen (murciélagos, abejas, mariposas, colibríes y polillas) y estas se relacionan con los cinco patrones de fenología floral que también describió. Bawa (1974) y Gentry (1990) coinciden en que la mayor parte de las bignonias son auto-incompatibles y obligadamente xenógamas.

Etnobotánicamente la importancia de las bignonias se sostiene porque muchas de sus especies tienen usos medicinales, artesanales y alimenticios, entre otros. Por ejemplo,

ya desde su segundo día en América, Cristóbal Colon , reporta en su diario personal el uso del exocarpo de *Crescentia* sp. como “achicador” utilizado por los nativos en sus canoas (Gentry 1992).

La tribu *Crescentidae* se caracteriza por sus frutos indehiscentes y el tipo de flor “*Crescentia*”, que Gentry (1974a) describe como flor campanulada de medio tamaño, con textura gruesa, blanquecina y cauliflora. Gentry (1974a, 1974b, 1990) y Heithaus (1982) ubican al género *Crescentia* en el grupo de plantas que probablemente esta asociada con la polinización por murciélagos de acuerdo a sus características generales morfológicas y patrones fenológicos. En Costa Rica, Gentry (1974b) y Heithaus *et al.* (1975) observaron la visita de animales diurnos y nocturnos a *Crescentia* sp., y el primer autor observó la visita de un murciélago nectarívoro *Glossophaga* sp., abejas y palomillas nocturnas; mientras que el segundo autor registró seis especies de murciélagos visitantes de diferentes gremios (nectarívoros, frugívoros, insectívoros), además de algunas polillas nocturnas, colibríes, abejas y avispas. Sugieren que la polinización de las especies de este género probablemente dependerá de una o varias especies de estos visitantes.

Particularmente, *Crescentia alata* presenta algunas características florales quiróptero-filicas como: color, olor y posición estratégica de la flor (Gentry 1974a, Lott 1993, Colin & Monroy 1997, Pennington & Sarukhán 1998); sin embargo, aún no existe un estudio dirigido para documentar la biología floral y el polinizador efectivo de la *C. alata*. Este constituye el primer esfuerzo para aportar información del tema para esta especie Neotropical.

2.- OBJETIVOS

2.1.- Objetivo general

1. Describir la biología floral y polinización de *Crescentia alata* en la costa de Jalisco.

2.2.- Objetivos particulares

1. Generar información sobre la biología floral de *Crescentia alata*.
2. Determinar cuál es el sistema de cruzamiento utilizado por la *Crescentia alata*.
3. Documentar la polinización de la *Crescentia alata* y a su polinizador.

3.- HIPOTESIS

1. *Crescentia alata* presentará un sistema de cruzamiento xenógamo.

Se basa esta hipótesis en el hecho que la mayoría de las Bignoniáceas son xenógamas.

2. Los murciélagos nectarívoros serán los polinizadores de *Crescentia alata*, porque la biología floral de esta planta cumplirá con las características del síndrome de polinización por murciélagos (quiróptero filia).

4.- METODOLOGIA

4.1.- Sitio de estudio

El estudio se realizó dentro y a los alrededores de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (RBCh-Cx) y la estación científica de la Universidad de Guadalajara (Figura 1). La Reserva se localiza en la región Neotropical de la costa central del Pacífico de México, dentro del estado de Jalisco, en el Municipio de La Huerta, aproximadamente a 120 km al norte de Manzanillo, entre el margen norte del Río Cuitzmala y el Arroyo Chamela (19°30' N y 105°03' W). Está comprendida por predios de la Universidad Nacional Autónoma de México (Estación de Biología Chamela, IBUNAM), La Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C., Universidad de Guadalajara y de pequeños propietarios y una porción del ejido Rincón de Ixtán (que comprende el 12% de la superficie). La Reserva fue declarada mediante decreto presidencial, publicado en el Diario Oficial de la Federación el 30 de diciembre de 1993, comprendiendo 13,142 hectáreas. Ha sido creada para proteger, fundamentalmente, el bosque tropical caducifolio y humedales de la costa de Jalisco. El tipo de vegetación principal es la selva baja caducifolia (bosque tropical caducifolio, Bullock 1985). El clima es tropical, calido-subhúmedo, que se caracteriza por una temperatura media anual de 24.9° C y una marcada estacionalidad con periodos de lluvias durante julio-octubre y la sequía se presenta de noviembre-junio, con una precipitación media anual de 750mm (Urias & Rodríguez 1995). Contiene una variada y abundante flora y fauna; existen más de 1100 especies de plantas vasculares (Lott 1993), 420 especies de vertebrados (80 endémicas) y se han descrito más de 80 especies de invertebrados (Ceballos & García 1995).

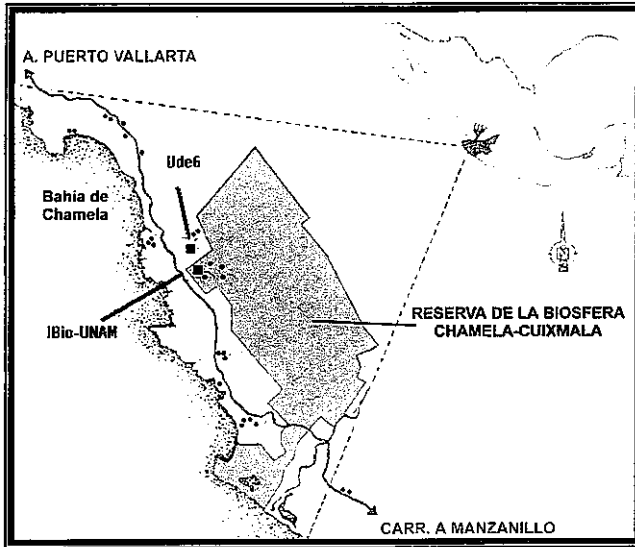


Figura 1.- Área de estudio mostrando con puntos la ubicación de los árboles de *Crescentia alata*.

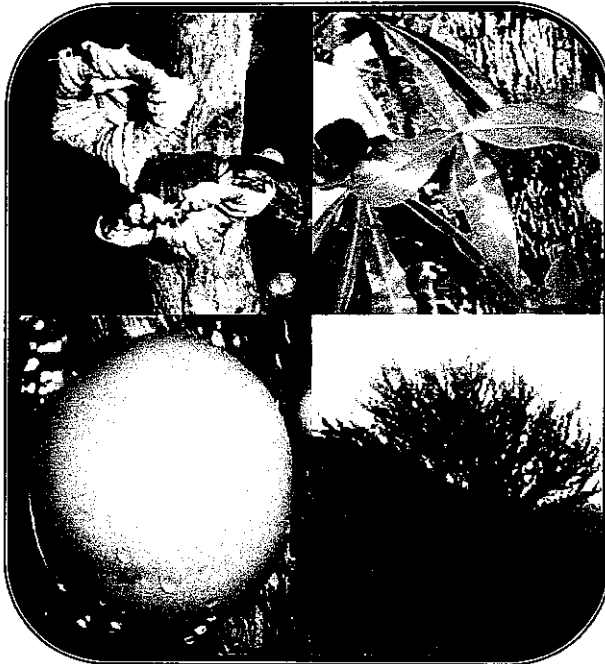


Figura 2.- Flor, hoja, fruto y árbol del cuastecomate (*Crescentia alata*).

4.2.- Especie de estudio

Crescentia alata Kunth (1819), perteneciente a la diversificada familia Bignoniaceae (Gentry 1974), es una especie constitutiva de selvas bajas perenifolias y caducifolias, conspicua en las márgenes de arroyos de la región de Chamela (Figura 2). El “cuastecomate”, como es conocido en la región de Chamela, es una de las dos especies presentes de este género en México y de seis que se distribuyen desde nuestro país hasta la amazonia brasileña (Janzen 1982b, Solares 2004). Presumiblemente, la distribución original de *C. alata* abarcaba desde el Sur de México hasta el Sur de Costa Rica (Janzen 1982a y 1982b), y su principal dispersor posiblemente fueron mamíferos de distribución restringida como perezosos gigantes, gongofterios (Janzen 1982a), o caballos pleistocénicos (*Equus fraternus*, en Janzen 1982b).

La distribución actual del cuastecomate se extiende desde la vertiente del Pacífico mexicano hasta el norte de Colombia (Colin & Monroy 1997). En Costa Rica, Janzen (1982a y 1982b) documentó el consumo de los frutos de *C. alata* por caballos actuales (*Equus caballus*) y observó que las semillas presentes en las excretas fueron dispersadas por diferentes roedores.

El cuastecomate es un árbol o arbusto caducifolio de 4 a 8 metros de altura que no constituye una copa bien definida (Figura 2). Presenta hojas trifoliadas en forma de cruz con el pecíolo alado (Lott 1993, Colin & Monroy 1997, Pennington & Sarukhán 1998), características que lo diferencian de su pariente *C. cujete* que tiene hojas simples y se distribuye por la vertiente del Golfo de México y costa de Caribe (Lott 1993, Pennington & Sarukhán 1998). También es conocido como “Cirián” (Michoacán, Guerrero), “Tecomate” (Sinaloa), “Guaje” (Oaxaca), “Morro” (Chiapas, Guatemala), “Ayal” (Sonora), “Raspa-

guacal” (Costa Rica), “Cutuco” (El Salvador) y “Hoja cruz” (Filipinas) donde fue introducido (Lott 1993).

El cuastecomate presenta flores solitarias hermafroditas o a veces originándose por pares sobre las ramas gruesas o sobre el tronco (Figura 2). La corola mide alrededor de 60 mm de largo que es de color verdoso-purpúreo a blanquecino y con olor característico a rancio. Los sépalos están fusionados en un cáliz copular. Los pétalos están fusionados en una corola tubular penta-lobada con dos pliegues en el piso del tubo que se va estrechando hacia la base. Los filamentos de los cuatro estambres fértiles están fusionados en la parte estrecha de la corola tubular, y se inclinan en pares hacia el exterior sosteniendo a las anteras con la teca paralela al “axis” de la flor. Los dos estambres anteriores son largos y sus anteras están alineadas de frente a las de los estambre posteriores. El ovario esta dentro del cáliz, y debajo esta un disco glandular productor de néctar, por encima se sostiene el estilo, el estigma es sostenido por encima de las anteras con la superficie receptiva mirando hacia la boca de la corola tubular donde los polinizadores son recibidos (Gentry 1974a). En Costa Rica se ha observado que son visitadas por pequeños murciélagos, aves, abejas y palomillas nocturnas; posiblemente para consumir el néctar o polen (Janzen 1982a, Gentry 1974, Heithaus *et al.* 1975).

Los frutos son caulifloros de forma elipsoide con un duro exocarpo indehiscente de color verde-amarillento a beige (Figura 2), tiene un diámetro de 8-15cm, protege la pulpa en el cual las semillas están embebidas (Gentry 1974a). La pulpa del fruto es comida algunos mamíferos (ardillas, mapaches y coatíes, observación personal) y en ocasiones por el hombre (Gentry 1974a, Janzen 1982a, Janzen 1982b, Gentry 1992).

El cuastecomate o cirían es una especie de importante uso tradicional en el Neotrópico (Gentry 1992). En México, su utilización se evidencia desde tiempos

prehispánicos en el código Florentino, donde se menciona el empleo de los “guajes” (exocarpos de *C. alata*) como recipientes (Solares 2004). Actualmente, tiene un destacado uso artesanal, religioso y medicinal (Gentry 1992, Lott 1993). Es una de las especies forestales más importantes de la selva baja caducifolia del centro del país, ocupando el sexto lugar de importancia de uso forestal y treceavo en diversidad de uso (Solares 2004). Se aprovecha la flor, el fruto, la corteza y las hojas para la elaboración de diferentes tipos de artesanías, herramientas, y remedios para enfermedades del sistema respiratorio principalmente (Gentry 1992, Solares 2004). El aprovechamiento del cuastecomate en el país continúa siendo de tipo tradicional utilizando los árboles de poblaciones naturales sufriendo sobreexplotación; tan solo en el estado de Morelos, para la producción artesanal de “maracas”, la demanda de los frutos de esta planta es tan alta que dicho recurso es insuficiente (Gentry 1992, Solares 2004). Solares (2004) documentó el alto potencial de uso integral de todos los elementos de esta planta para un aprovechamiento semiindustrial en plantaciones; además resalta la importancia de *C. alata* en la investigación farmacobiológica por la presencia de fotoquímicos anticancerígenos como las furanonafitoquininas tanto en las hojas como en el fruto.

4.3.- Colecta de datos

El estudio se realizó durante la época de floración de 2006, que se presentó con las primeras lluvias entre junio-agosto. A partir del 1 de junio, se revisó los árboles de *Crescentia alata* en la zona de estudio cada 15 días con el fin de determinar el inicio de la floración. En cuanto comenzó la floración se monitorearon los árboles manteniéndose en la zona de estudio hasta que terminó su ciclo de floración.

4.3.1.- Biología floral

a) **Tiempo de Antesis.** Se determinó la hora de antesis promedio de la flor de *Crescentia alata*. Debido a que no existen estudios detallados que aborden esta característica, al inicio del estudio se observaron las flores de algunos individuos tanto en la mañana como al atardecer para determinar la apertura de la flor (n= 15 flores de N= 15 árboles). Se registró la hora en que ocurrió la apertura floral.

b) **Inicio de producción de néctar.** Se revisaron las flores (n=15) en intervalos de 10 minutos para determinar el momento inicial de producción de néctar. Se registró la hora en que se detectó la presencia de néctar para determinar la hora promedio de inicio de producción de néctar para *Crescentia alata*.

c) **Inicio de producción de polen.** A partir de la observación de las mismas flores (n=15), se continuó la observación para determinar la hora promedio en que las anteras comenzaron a abrir y exponer el polen.

d) **Inicio de receptividad estigmática.** Se documentó el momento promedio en que el estigma comenzó a ser receptivo. Se aplicó una solución de peróxido de hidrógeno al estigma como se describe en Kearns & Inouye (1993). Se esperó la reacción típica de burbujeo (en algunos casos un cambio de color) que indica que el estigma se encuentra receptivo. Se utilizó las mismas flores (n=15).

e) **Duración y abscisión (caída) de la flor.** Se marcaron las 15 flores para conocer la hora promedio de caída floral y determinar la duración promedio de la flor de *Crescentia alata* de la hora de la apertura floral (antesis) hasta que se desprendió del árbol.

f) **Producción de néctar.** Antes de la apertura floral se cubrieron tres flores de diez árboles (n=30 flores) con bolsas para evitar la extracción de néctar por parte de visitantes florales. Una vez así, se colectó el néctar de las flores cubiertas cada hora a partir

de las 21:00 hrs hasta las 05:00hrs. Se utilizaron capilares de vidrio de 10-20 μ l para obtener el néctar de la flor y conocer el volumen de la muestra. Se midió la producción promedio por flor durante una noche para construir la curva de acumulación de néctar.

g) **Concentración de azúcar en néctar.** A partir del néctar obtenido en los muestreos para determinar el volumen de producción de néctar, se registró, con la utilización de un refractómetro, los sólidos solubles totales ($^{\circ}$ Brix) presentes en el néctar que *Crescentia alata* produce. Así se determinó el porcentaje promedio de concentración de azúcares de el néctar para cada flor por noche, tomando en cuenta que 1° Bx = 1% de concentración de sacarosa en 100 g de líquido.

4.3.2.- Sistema de cruzamiento

Para determinar el sistema de cruzamiento de *Crescentia alata* se realizaron 216 cruza manuales por tratamiento en 16 árboles. Los tipos de cruza (tratamiento) que se realizaron en cada árbol fueron: 1) autocruza (Autogamia) con polen de la misma flor; 2) exocruza (Xenogamia) con la flor previamente emasculada (se usó polen de 2-3 donadores de individuos conespecíficos); y 3) el control, se dejó abierto para una polinización natural. Las flores a las que se les realizaron las cruza fueron embolsadas 2 horas antes de la antesis. Una hora después de la apertura de la flor se realizaron las cruza manuales. Las flores a las que se les realizaron las cruza fueron marcadas individualmente indicando la fecha de la cruza y el tratamiento. Se revisaron todas las cruza una vez por semana y se anotó el desarrollo del fruto con las siguientes categorías: a) no hubo iniciación de la fruta (en caso que es la primera semana); 2) fruto creciendo; 3) fruto abortado; o 4) fruto comido por animales. Con esta información se calculó para cada tratamiento producción de frutos en relación al tiempo para cada tratamiento, la tasa de aborto para cada tratamiento

tomando en cuenta los frutos iniciales y frutos finales. Para determinar la probabilidad de que una flor se convirtiera en fruto dentro de cada tipo de cruce, se realizaron conteos de flores y frutos durante todo el periodo de floración. La tasa de fructificación (*fruit set* o asentamientos de frutos) fue estimado como el número de frutos desarrollados dividido por el número de flores producidas para cada uno de los individuos dentro de cada uno de los tipos de cruces.

Además se calculó de la probabilidad de retención de fruto y probabilidad de aborto para cada tratamiento en cada revisión, se empleó un modelo lineal generalizado aplicando un procedimiento GENMOD (SAS 2000). La variable de respuesta fue la producción de frutos (si /no) para cada una de los tipos de cruces. El análisis tiene una función “logit” asociada. La variación asociada con el tamaño del árbol fue controlada usando diámetro a la altura del pecho (DAP) como covariable en el modelo.

Finalmente, se estimó el índice de auto-incompatibilidad (ISI) como tasa de fructificación producida por auto-polinización dividido por la tasa de fructificación producida por la polinización cruzada. Los valores del ISI reflejan la tasa de auto-incompatibilidad, cuando los valores son cercanos a 0 = la planta es completamente auto-incompatible, $0.2 < 1$ = Parcialmente auto-incompatible y > 1 = escasamente auto-incompatible (Dafni 1992).

4.3.3.- Visitantes florales

a) **Riqueza y abundancia de visitantes florales.** Se realizaron filmaciones nocturnas de grupos de flores con cámaras digitales de visión nocturna Sony DCR-TRV27, según la metodología descrita por Stoner *et al.* (2002). La cámara se colocó de tal forma que se pudiera filmar el mayor número posible de flores y que se permitiera observar con claridad las estructuras sexuales de la flor. Las grabaciones iniciaron en el momento de

apertura de la flor y continuaron por cuatro horas y media. Se registró el tipo de visitante y su frecuencia para obtener el número total de visitas a al flor por especie de visitante.

b) **Patrón de visita.** Con el fin de documentar patrones de visita durante toda la noche, se realizaron filmaciones desde al atardecer hasta la caída floral en 33 flores de 10 árboles. La filmación comenzó a las 21:00 hrs hasta las 06:00 hrs. Se registró la especie del visitante, la hora de visita, y el número de visita por especie. Se determinó los promedios de visita por flor/noche y se construyó una curva de frecuencia de visita durante una noche.

c) **Comportamiento de visita y polinizadores.** Se analizaron las mismas filmaciones para describir el comportamiento general de los visitantes florales. Se registró para cada visitante la forma de arribo: aleteando o colgado; y la forma de forrajeo: mete cabeza/cuerpo (contacto con partes sexuales de la flor), robador de néctar o consumidor de polen. Se obtuvo los totales y promedios para cada caso por especie. Se determinó que si existía contacto con las anteras y estigma se trataba de un polinizador natural.

5.-RESULTADOS

5.1.-Biología floral

Antesis

Las flores comenzaron su apertura después del crepúsculo. La antesis ocurrió a las 20:00 hrs (± 0.0017 EE). Al momento de la apertura floral no había indicios de producción de néctar, las anteras todavía se mantenían indehiscentes, y el estigma aun no se encontraba receptivo al no emitir ninguna reacción al peróxido de hidrogeno (Figura 3).

Inicio de Producción de néctar

El néctar comenzó a producirse en promedio 87 minutos después de la antesis, iniciando aproximadamente a las 21:27 hrs (± 0.0023 EE) (Figura 3).

Inicio de producción de polen

La dehiscencia de las anteras y la presencia de polen se detectó en promedio 92 minutos después de la antesis, alrededor de las 21:32 hrs (± 0.0022 EE) (Figura 3).

Inicio de receptividad del estigma

El inicio de la receptividad estigmática se determinó al observarse el burbujeo con la aplicación del peróxido de hidrógeno. La reacción se observó en promedio 142 minutos después de la antesis, a las 22:22 hrs (± 0.0025 EE) (Figura 3).

Duración y abscisión (caída)de la flor

Las flores duraron una sola noche, comenzando a desprenderse del tronco antes del amanecer. En promedio la caída de las flores se registró a partir de las 05:26 hrs (± 0.006 EE). Teniendo una exposición floral promedio (de la antesis hasta la caída de la flor) de 566 minutos = 9.43 horas para los visitantes nocturnos.

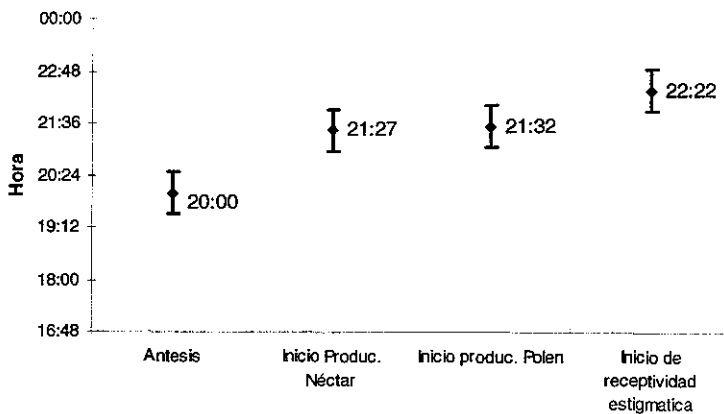


Figura 3.- Aspectos de la biología floral de la *Crescentia alata* (N = 15 flores).

Producción de néctar

En la primer hora en que la flor inicia la producción de néctar el volumen fue muy pequeño (18.46 μ l/flor), pero al transcurrir el tiempo la producción fue aumentando

notablemente (Figura 4). El volumen máximo promedio de néctar fue de 161.93 $\mu\text{l}/\text{flor}$ a las 00 hrs; a la siguiente hora disminuyó hasta 80 $\mu\text{l}/\text{flor}$ para repuntar de nuevo a las 02:00 hrs con 112 $\mu\text{l}/\text{flor}$ de volumen promedio. En las siguientes horas disminuyó la producción paulatinamente, y el volumen de néctar disponible también fue reduciéndose hasta llegar al nivel más bajo a las 05:00 hrs con 10.5 $\mu\text{l}/\text{flor}$ antecediendo la caída floral.

En total se produjo 18,034.5 μl de néctar en las 30 flores muestreadas, en promedio se produjo 601.1 μl de néctar por flor/noche, la oferta de néctar de cada flor por hora en promedio fue de 66.79 μl .

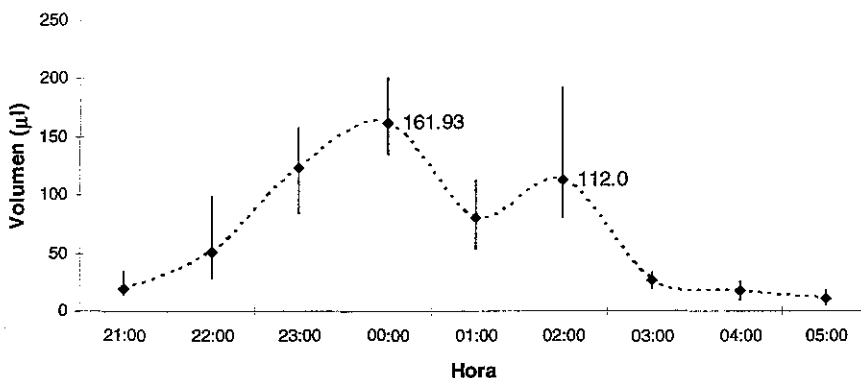


Figura 4.- Volumen promedio de producción de néctar (μl – microlitros) durante una noche en las flores de *Crescentia alata* (n=30 flores. \pm EE).

Concentración de azúcares

Al inicio de la producción de néctar, la concentración de azúcares en el néctar fue de 14.9%, conforme pasaron las horas fue aumentando hasta llegar a su punto máximo a las 00 hrs presentando una concentración de 17.93%. A partir de 00 hrs fue disminuyendo paulatinamente hasta llegar a la mínima concentración registrada a las

05:00hrs de 10.2%. El promedio de concentración de azúcar fue de 14.9% flor/noche (Figura 5).

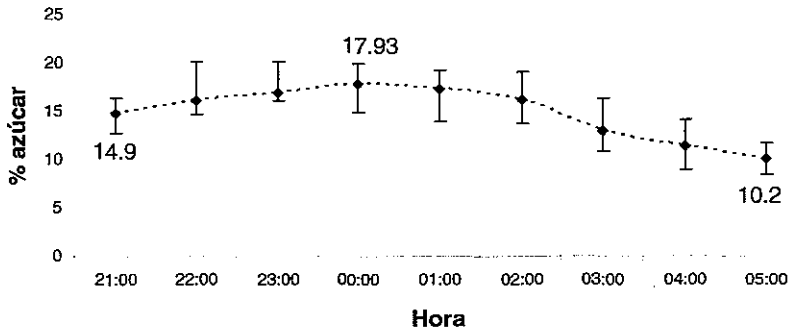


Figura 5.- Concentración de azúcares en néctar durante una noche en las flores de *Crescentia alata* (n=30 flores, \pm EE).

5.2.- Sistema de cruzamiento

Producción de frutos

Se realizaron un total de 216 cruzas por tratamiento (N= 648 flores en total) en 16 árboles. Los experimentos de cruzas manuales dio como resultado en la primer semana 111 frutos iniciales (revisión 1, Figura 6) en total, de los cuales 54 frutos fueron retenidos por la planta y 57 fueron abortados en la segunda semana (revisión 2, Figura 6). En la tercera semana, la planta retuvo sólo 20 frutos finales y fueron abortados 34 frutos más (revisión 3, Figura 6).

Las flores con tratamiento de exocruza produjeron un total de 86 frutos iniciales producidos en la primera semana. En la segunda semana se abortaron 42 frutos

manteniendo 44 frutos en la planta. En la revisión final, se registraron 17 frutos retenidos por la planta y 27 frutos abortados en el transcurso de la semana (figura 6).

Las flores con tratamiento de autocruza produjeron solo 2 frutos iniciales. En la segunda semana se abortó un fruto quedando solo uno en la planta. En la tercera semana no se registraron frutos en la planta habiendo abortado el único fruto retenido en la segunda revisión (Figura 6).

Las flores control produjeron 23 frutos iniciales. En la segunda semana los frutos retenidos fueron 9 y 14 abortados. En la última revisión se registraron 3 frutos finales y 6 frutos abortados (Figura 6).

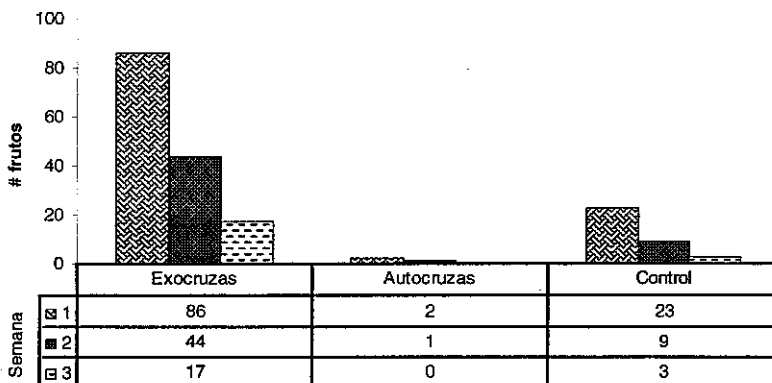


Figura 6.- Número de frutos producidos por tratamiento de cruce y por semana de revisión en *Crescentia alata* (n= 216 flores por tratamiento).

Tasa de aborto y retención de frutos

La tasa de abortos, independientemente del tipo de cruce, fue de un 82% con 91 frutos abortados en total, 18% de los frutos producidos, 20 frutos, fueron retenidos por la planta hasta la tercera semana. El tratamiento de autocruza resultó con un 100% de abortos, porque ninguno de los 2 frutos iniciales fue retenido por la planta hasta la última semana de

revisión. Para las exocruzas se registró una tasa de aborto del 80% al abortar 69 frutos, las plantas retuvieron 17 frutos (20% del total). Las flores control abortaron 20 frutos (87% del total) y retuvieron solo 3 frutos (13% del total; Figura 7). No se encontró ninguna evidencia de que los abortos de frutos fueran causados por depredación o daño externo.

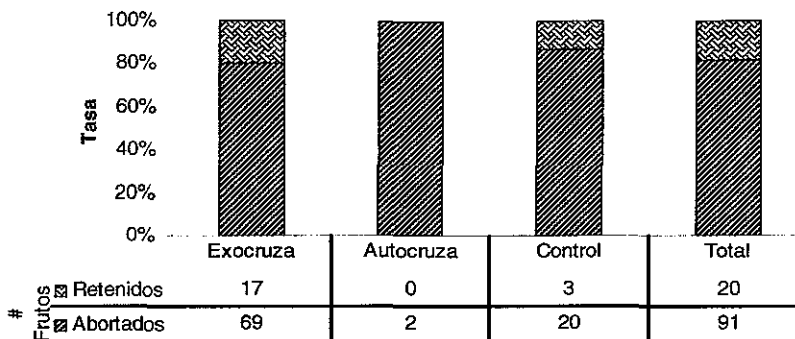
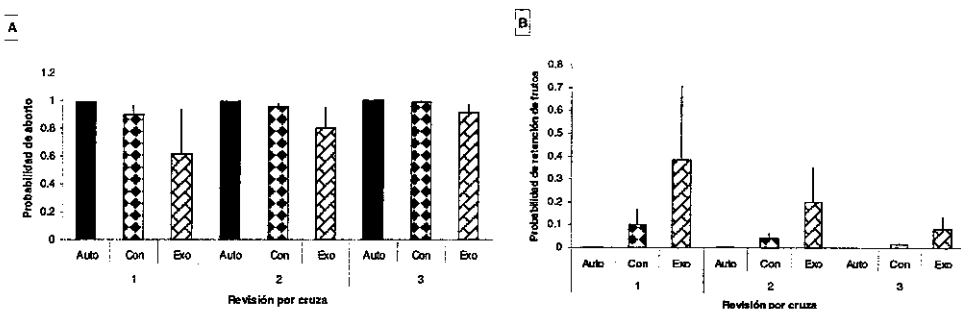


Figura 7.- Tasa de aborto y de retención de frutos finales (%) y número de frutos abortados y retenidos para cada tratamiento de cruas en *Crescentia alata* (n=216 flores por tratamiento).

Probabilidad de aborto y de retención de frutos

En general se registró que la probabilidad de abortar los frutos aumentó con el transcurso del tiempo (a cada semana de revisión) en todos los tratamientos (Figura 8a). En la primer semana, la probabilidad de aborto para las autocruzas fue del 99.5% ($p=0.995$), para las exocruzas del 61.5% ($p=0.615$) y de casi 90 % ($p=0.898$) para las flores control. En la segunda semana de revisión, las autocruzas mantuvieron la misma probabilidad de aborto que en la primer semana. La probabilidad de aborto para las exocruzas aumento a 80% ($p=0.800$) de probabilidad de aborto, mientras que los controles tuvieron casi el 96% ($p=0.958$). Para la tercer semana, las autocruzas tuvieron 100% de probabilidad de abortar, las exocruzas tuvieron una probabilidad de abortar del 91% ($p=0.916$), y los controles finalizaron con una probabilidad de abortar del 98% ($p=0.986$).

La probabilidad de presencia de frutos disminuyó para todos los tratamientos conforme pasaba el tiempo desde que se hicieron las cruzas (Figura 8b). En la primer semana, la probabilidad de que las flores pudieran producir fruto para el tratamiento de las exocruzas fue del 38% ($p=0.384$); para las autocruzas del 0.4% ($p= 0.004$) y del 10% ($p=0.101$) para los controles. En la segunda semana, las autocruzas mantuvieron la misma probabilidad que en la primer semana, las exocruzas resultaron con el 20% ($p=0.199$) y para los controles del 4% ($p =0.416$). En la última semana, las autocruzas tuvieron una nula retención de frutos por lo que la probabilidad de presencia de los frutos fue 0, la retención de los frutos de las exocruzas disminuyeron junto con la probabilidad de su presencia que fue igual a 8% ($p=0.083$), mientras que los controles tuvieron una probabilidad de 1% ($p=0.013$).



Probabilidad de: a) Aborto y b) Presencia de frutos en *Crescentia alata* para cada tratamiento durante las etapas de revisión (\pm EE, $n= 216$ flores por tratamiento).

Tasa de fructificación e índice de auto-incompatibilidad (ISI)

A partir de los resultados de producción de frutos finales se calculó la tasa de fructificación (*fruit set* o asentamiento de frutos) para cada tratamiento (Tabla 1). Para las autocruzas el

resultado fue de 0, las exocruzas resultaron con una tasa de fructificación de 0.0787, mientras que en el control fue de 0.0139. Con los resultados del asentamiento de frutos de las autocruzas y exocruzas se pudo calcular el índice de auto-incompatibilidad (ISI) que fue igual a 0, lo que indica que *Crescentia alata* es completamente auto-incompatible. Además, el haber obtenido una tasa de fructificación mayor en las exocruzas que en las flores control, indica que *C. alata* posiblemente sufre limitación por polen.

Tabla 1.- Frutos finales y tasa de fructificación (*fruit set*) por tratamiento de cruce en *Crescentia alata*.

Tratamiento	# de Flores	Frutos finales	<i>Fruit set</i>
EXOCRUZA	216	17	0.0787
AUOCRUZA	216	0	0
CONTROL	216	3	0.0139

5.3.- Visitantes Florales

Durante 32 noches se filmaron 89 flores de 21 árboles. Se documentaron cuatro tipos de visitantes nocturnos: dos especies de murciélagos y dos especies de palomillas nocturnas (Figura 9). También se observaron visitas de animales diurnos a los botones florales antes de abrir en el atardecer por una especie de colibrí (*Amazilia* sp.) y abejas (*Apis mellifera*). Se observó la presencia de hormigas dentro de las flores y en general en toda la planta. Estas visitas no fueron registradas en video.

Se identifico dos especies de murciélagos visitantes *Glossophaga soricina* (Figura 9 C) y *Leptonycteris curasoae* (Figura 9 D), basándose en la longitud de antebrazo y proporción corporal con respecto a la flor. Las palomillas nocturnas no se lograron identificar hasta especie pero se distinguieron dos morfotipos en base a su tamaño:

Palomilla “A” (Figura 9 A), de tamaño grande respecto con la flor que pertenece a la familia Sphingidae y palomilla “B” (Figura 9 B) de tamaño pequeño.

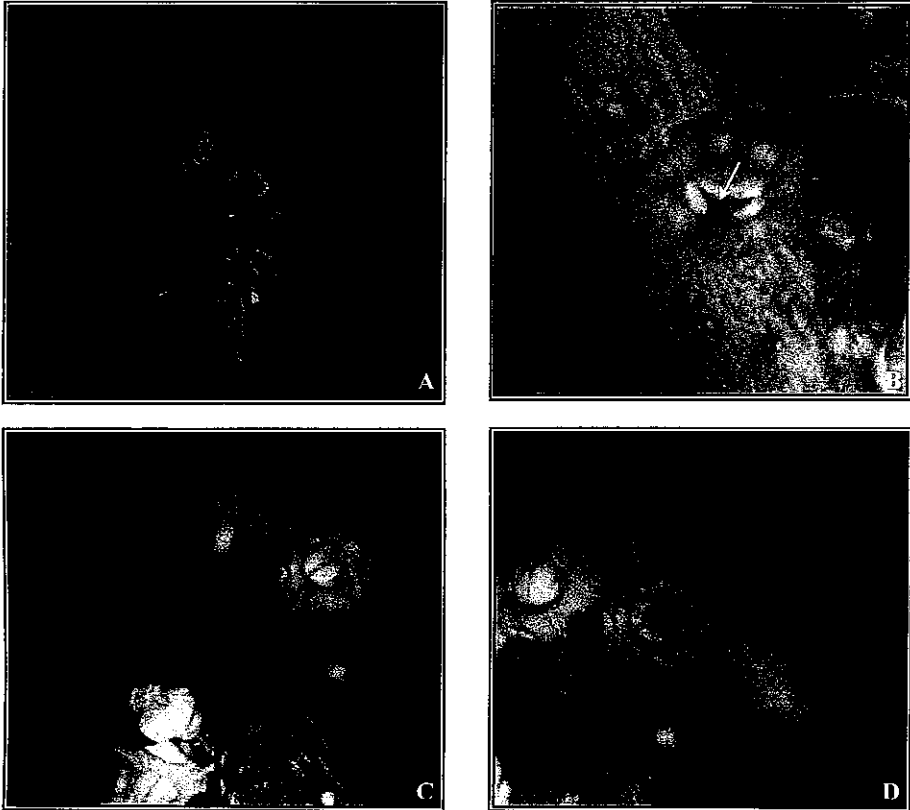


Figura 9.- Visitantes nocturnos de las flores de *Crescentia alata*: A) palomilla “A”, B) palomilla “B”, C) *Glossophaga soricina*, D) *Leptonycteris curasoae*.

Riqueza y abundancia de visitantes florales

Hubo significativamente más visitas de murciélagos que palomillas (U- Mann-Whitney, $P = <0.001$). Se registraron 3,309 visitas nocturnas en total (Tabla 2). Los quirópteros constituyeron el 91% con 3,011 visitas a las flores, mientras que el 9% restante

corresponde a los lepidópteros con 298 visitas. Los visitantes diurnos no fueron tomados en cuenta en el conteo porque se consideró que no eran candidatos para ser polinizadores de *Crescentia alata* ya que la actividad floral comenzaba mucho después de las visitas del colibrí *Amazilia sp.* y de las abejas *Apis mellifera*.

Glossophaga soricina visito significativamente más las flores que *Leptonycteris curasoae* (U- Mann-Whitney, $P = <0.001$) y fue el visitante más frecuente constituyendo el 81% de las visitas en total, con 2688 registros. *Leptonycteris curasoae* se observó en el 10% del total con 323 visitas florales. Le siguió la palomilla “B” al presentar el 6% de las visitas con 185 individuos observados. Por último, la palomilla “A” (Sphingidae), obtuvo el 3% con solo 113 visitas florales.

Tabla 2.- Número de visitas por especie en las flores de *Crescentia alata* (n= 89 flores, N = 21 árboles).

Visitantes nocturnos	Visitas	%
Palomillas nocturnas	298	9
- Palomilla “A”	113	3
- Palomilla “B”	185	6
Murciélagos	3,011	91
- <i>Glossophaga soricina</i>	2,688	81
- <i>Leptonycteris curasoae</i>	323	10
Total de visitantes	3,309	100

Patrones de visita

Los visitantes florales en conjunto tuvieron un patrón de visita muy bien definido (Figura 10). Conforme transcurría la noche aumentaba la cantidad de visitas a las flores llegando a su máximo registro a las 00hrs con 324 visitas en promedio del total de noches. Después ocurrió una disminución de visitas para volver a tener un aumento a las 02:00hrs con 189 visitas. A partir de esa hora comenzó a disminuir paulatinamente hasta obtener el menor número de registros de visitas a las 05:00hrs con solo 40 visitantes florales. Sin

embargo, el gran numero de visitas por parte de *Glossophaga soricina*, en comparación con las otras tres especies, da como resultado que el patrón de visita del conjunto, al ser influenciado por la alta frecuencia de visita de *G. soricina*, sea similar al patrón de visita de este murciélago. Esta patrón muestra dos picos de visitas a las 00hs y 02hrs, de 294 y 172 visitas de *G. soricina* respectivamente.

El murciélago *Leptonycteris curasoae* también presenta su pico máximo de visita floral a las 00hrs con 27 visitas. De igual manera que *Glossophaga soricina* (Figura 10), este murciélago disminuye la frecuencia de visita a las 01:00 hrs para repuntar a las 02:00 hrs con 13 visitas. No obstante, la diferencia entre los dos murciélagos se marca en las horas siguientes, porque mientras la curva de frecuencia de visita por parte de *G. soricina*

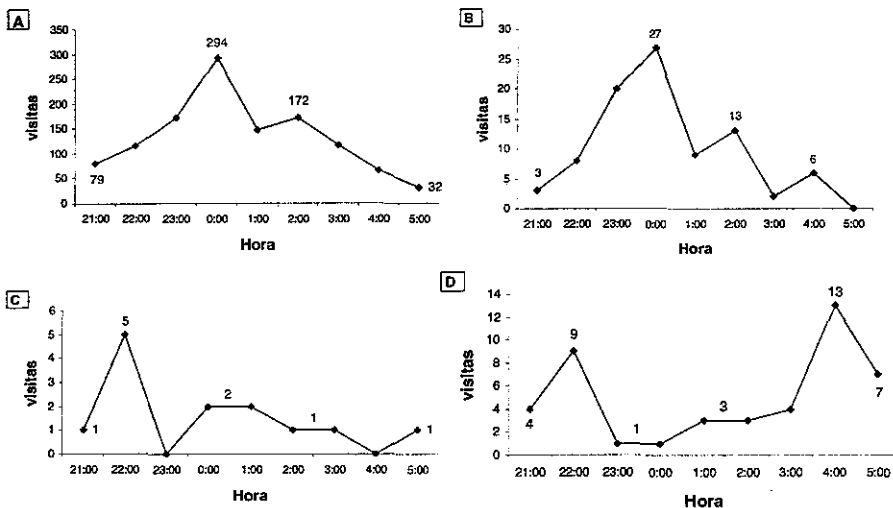


Figura 10.- Patrones de visita durante la noche de A.- *Glossophaga soricina*, B.- *Leptonycteris curasoae*, C.- Palomilla grande (Sphingidae) y D.- Palomilla "A"; en las flores de *Crescentia alata* (n= 33 flores).

disminuye gradualmente conforme pasan las horas, la curva de frecuencia de *L. curasoae* al ir disminuyendo presenta algunas fluctuaciones hasta llegar a las 05:00 hrs donde ya no se obtuvieron registros de su visita (Figura 10).

La palomilla “A” (Sphingidae) presenta su pico máximo de visita muy temprano, a las 22:00 hrs con 5 visitas florales, después disminuye y se mantiene en una constante de 1-2 visitas por hora durante el resto de la filmación. Por su parte, la palomilla “B”, tiene un pico de visita a las 22:00 hrs con 9 registros, disminuye y se mantiene en una constante de 2 visitas promedio por hora hasta llegar a su pico máximo a las 04:00hrs con 13 visitas (Figura 10).

Se obtuvo el índice de correlación lineal (r) entre las visitas de cada una de estas especies y el volumen de producción de néctar para saber si existe una relación positiva entre estas dos variables (Figura 11). Las visitas de los murciélagos *G. soricina* y *L. curasoae* tienen una relación positiva con la producción de néctar de *C. alata* ($r=0.943$,

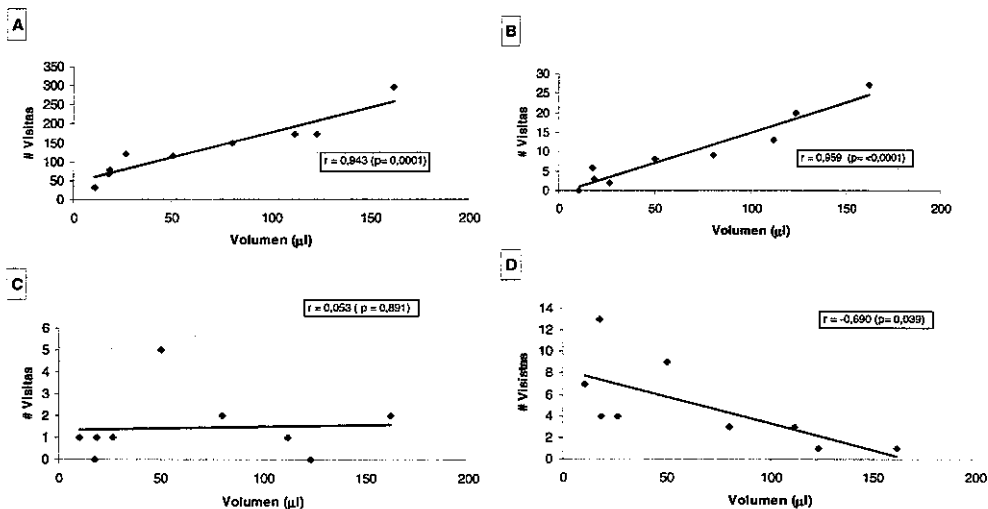


Figura 11.- Índice de Correlación lineal (r) entre las visitas de : A) *Glossophaga soricina*, B) *Leptonycteris curasoae*, C) Palomilla “A” (Sphingidae) y D) Palomilla “B” y la producción de néctar de *C. alata* (n= 33 flores).

$p=0.0001$; $r = 0.959$, $p<0.0001$; respectivamente, Figura 11 A, B). Se encontró una correlación lineal negativa entre las visitas de la palomilla “B” y la producción de néctar (r

= -0.690, $p=0.039$; Figura 11 C) y no hubo una correlación lineal entre las visitas de la palomilla "A" y la producción de néctar ($r = 0.532$, $p=0.891$; Figura 11 D).

Comportamiento de visita y Polinizadores

Antes de que anocheciera por completo y las flores comenzaran a abrir, se observó que las flores eran visitas por una especie de colibrí (*Amazilia sp.*) y por abejas (*Apis mellifera*). Las visitas del ave duraban alrededor de 10 segundos por flor, introducía varias veces su pico para verificar si contenían néctar, luego de no obtener el recurso buscado visitaba otras flores para hacer lo mismo. Por su parte, las abejas llegaban a inspeccionar las flores, solo algunas forzaban la entrada a la flor, se introducían por unos segundos para después abandonarla porque aun no producía néctar.

La palomilla "B" llegaba a la flor posándose en la corola, caminaba hacia la cámara néctaria donde se alimentaba del néctar pudiendo quedarse dentro de la flor durante unos segundos hasta algunas horas si no era expulsada por otra palomilla o por un

Tabla 3.- Número y porcentaje de tipo de forrajeo de los visitantes de las flores de *Crescentia alata* (n=89 flores).

murciélago. La palomilla "B" nunca tuvo contacto con las anteras o el estigma debido a su

Especie	Contacto con partes		Consumidor de polen (%)
	sexuales (%)	Robador de Néctar (%)	
Palomilla "A"	96 (85%)	17 (15%)	--
Palomilla "B"	--	185 (100%)	--
<i>Glossophaga soricina</i>	2604 (97%)	82 (2.9%)	2 (0.07%)
<i>Leptonycteris curasoae</i>	317 (98%)	6 (2%)	--

pequeño tamaño (Tabla 3).

La palomilla “A” (Sphingidae), llegaba revoloteando a la flor sin posarse en ella; algunas veces estos insectos solo “lamían” restos de néctar de la parte expuesta de la corola y volaban a otra flor. La mayor parte de las ocasiones se introducían a la flor para llegar al néctar teniendo un ligero contacto con anteras y estigma. Su visita duraba pocos segundos y cambiaba de flor rápidamente (Tabla 3).

Glossophaga soricina visitaba la flor y se alimentaba con su néctar en fracciones de segundo. En el 71% de sus visitas se alimentaba en pleno vuelo, mientras que en el 29% de las visitas se colgaba de la flor, aprovechando su poco peso y pequeño tamaño para obtener el néctar con mayor eficiencia (figura 12). Se observó que 97% de sus visitas introduce toda la cabeza y parte del cuerpo para alcanzar la cámara néctaria tocando las



Figura 12.- Forma de obtención del néctar de las dos especies de murciélagos visitantes de las flores de *Crescentia alata* (n = 89 flores).

anteras y el estigma. En casi el 3% de sus visitas suele solo lamer los restos de néctar en la parte externa de la corola, robando el recurso sin posibilidad de otorgar el servicio de polinización para la flor (tabla 3). Solo en dos ocasiones se observó el consumo de polen directamente de las anteras al ser arrancadas y masticadas por el murciélago.

Leptonycteris curasoae llegaba a la flor y se alimentaba en pleno vuelo en el 97% de sus visitas porque su mayor peso y tamaño le imposibilitan la misma acción de colgarse en la flor como *G. soricina* lo realizaba; sin embargo en un 3% de las visitas se observó

dicha conducta (figura 12). En el 98% de sus visitas tuvo contacto con las partes sexuales de la flor, mientras que en el 2% solo robaba el néctar, no se observó que consumiera polen directamente de las anteras en ninguna ocasión (tabla 3).

6.- DISCUSIÓN

6.1.- Síndrome floral

Las flores de *Crescentia alata* comenzaron a abrir alrededor de las 20:00hrs, una hora antes del anochecer (21:00hrs), sin embargo no inicio su actividad floral inmediatamente después de la antesis. En un estudio en la misma región de Chamela, se observó con otra especie que florece en la misma época y tiene floración nocturna (*Ceiba aesculifolia*), presenta su que la antesis ocurre después del anochecer alrededor de las 21:30 hrs para excluir visitantes diurnos; simultáneamente a la antesis se inicia la producción de néctar y 25 minutos más tarde el estigma es receptivo (Oceguera-Salazar 2005). La antesis “anticipada” de las flores de *C. alata* con respecto a otras especies con flores nocturnas puede ser debido a una estrategia de promoción temprana, porque desde el momento de la apertura floral, comienza a despedir su fragancia rancia característica que llega a percibirse a varios metros a su alrededor, funcionando como atrayente específico para un polinizador en especial con alta capacidad olfativa, p. e. murciélagos (Podolsky 1992).

La producción de néctar en *C. alata* comenzó 87 minutos después de la antesis, a las 21:27 hrs. Esto funciona como mecanismo de exclusión para animales de hábitos diurnos (colibríes, abejas) que visitan las flores que ya comienzan a abrir en el atardecer buscando néctar, que al no encontrar el recurso en su visita de inspección, terminan por desistir y desplazarse a otra planta. Así, *C. alata* realiza una discriminación entre animales

diurnos y nocturnos, seleccionando a estos últimos como potenciales vectores que proporcionen el servicio de polinización.

Casi en sincronía, 5 minutos después del inicio de producción del néctar, se presentó la dehiscencia de anteras y expusieron el polen copiosamente para aprovechar la visita de los animales nocturnos como vectores polínicos. Sin embargo, la receptividad estigmática ocurrió 50 minutos más tarde, alrededor de las 22:22 hrs. Esta asincronía puede ser una estrategia de selección de polen, porque funciona como un primer intento para evitar el depósito de polen del mismo árbol en los estigmas por los primeros visitantes florales. Teniendo una receptividad estigmática retardada, *C. alata* tendrá una mayor probabilidad de recibir polen externo de un vector que tuvo su primer forrajeo en otro árbol conoespecífico. El máximo promedio de volumen de néctar y concentración de azúcares ocurrió a las 00 hrs.

La actividad floral de *C. alata* fue totalmente nocturna y la flor tuvo una duración de una sola noche desprendiéndose del árbol antes del amanecer, al rededor de las 05:26 hrs., evitando la visita y consumo de néctar por parte de animales diurnos. Esta característica apoya la hipótesis de que la polinización en esta especie es realizada por un visitante floral nocturno, ya que el polen y el néctar producido por una planta es usualmente protegido contra visitantes que no otorgan el servicio de polinización restringiendo el recurso para los polinizadores de la planta (Winter & Helversen 2001).

Los resultados de la biología floral sumados a las adaptaciones características referenciadas en la literatura para *C. alata* están fuertemente asociadas a la polinización por murciélagos porque esas adaptaciones facilitan la visita de estos mamíferos. Por ejemplo, las flores de *C. alata* reflejan la luz UV y despiden olores perceptibles hasta a algunos metros alrededor de la planta, lo que facilita su ubicación e identificación a

distancia. Los murciélagos tienen buena capacidad olfativa y captan un amplio espectro de colores y la luz UV (Heithaus *et al* 1975, Heithaus 1982). El patrón abierto del ramaje y posición floral es estratégica para el arribo de un animal volador grande como los murciélagos porque estos prefieren forrajear en flores a las que se pueda arribar en pleno vuelo sin necesidad de perchar (Heithaus 1982, Winter & Helversen 2001). Además, los individuos de *C. alata* se encuentran dispersos en las márgenes de los ríos y arroyos en el bosque a distancias considerables entre ellos (Gentry 1974a, Janzen 1982a, Janzen 1982b), por lo que requiere un polinizador capaz de recorrer esas distancias. Los murciélagos son aptos para cumplir esa necesidad por su alta capacidad de vuelo y hábito de utilizar los ríos y arroyos como rutas de vuelo (Heithaus *et al.* 1975, Eguiarte *et al.* 1987, Law & Lean 1999, Winter & Helversen 2001).

Los murciélagos son polinizadores con requerimientos energéticos muy altos, y las plantas que ellos polinizan producen grandes cantidades de néctar y polen (Eguiarte *et al* 1987). La producción copiosa de néctar y polen, así como la concentración de azúcares que se encontró en el néctar del Cuastecomate pueden satisfacer la necesidad de alimento y agua a los murciélagos en temporada de secas para contrarrestar al gasto energético diario de forrajeo, porque en promedio se produjo 601µl de néctar por cada flor por noche y una concentración de azúcares del 14.9 % diluido en agua. La necesidad de un murciélago en promedio es de 30µl por noche con una concentración alrededor de 16% de azúcares (Winter & Helversen 2001).

6.2.- Sistema de cruzamiento

Los resultados obtenidos de la prueba de cruza nos reveló la baja producción de frutos que *Crescentia alata* tuvo en proporción con el número de flores tratadas en los experimentos, 648 en total (216 por tratamiento). Tan solo el 17% del total de las flores

utilizadas en la prueba de cruzas produjeron fruto (111 frutos), de los cuales las flores con tratamiento de exocruza fueron las que más aportaron con un 77.5% de frutos iniciados (86 frutos), las flores control con un 20.7% (23 frutos), mientras que las autocruzas aportaron el 1.8% con solo 2 frutos iniciados. La mayor probabilidad de que una flor produjera fruto la obtuvieron las flores con tratamiento de exocruza ($p=0.384$), seguido por el control ($p=0.101$), mientras que las autocruzas tuvieron una muy baja probabilidad de producir fruto ($p=0.004$).

Esto concuerda con lo observado en Brasil por Correira *et al.* (2005) para *Arrabidaeae conjugata* (Bignoniaceae), especie xenógama obligada y completamente auto-incompatible, en la que la producción de frutos fue muy baja en relación con la cantidad de flores utilizadas en la prueba de cruzas, resultando con que solo el 16.5% de las flores produjeron fruto. La probabilidad de producir fruto fue mayor para las exocruzas ($p=0.380$) y nula para las autocruzas.

Gentry (1990), menciona que en general las plantas hermafroditas producen un exceso de flores que no redundaran en frutos, siendo aún mas baja la proporción frutos/flores en especies auto-incompatibles. En particular las bignonias dirigen muchos recursos a la producción de flores y néctar para la atracción de vectores, que no necesariamente se vera reflejado proporcionalmente en la producción de frutos (Gentry 1974b, 1990).

Se observó que con el transcurso del tiempo, la probabilidad de aborto aumenta para cada uno de los tratamientos y por consiguiente la probabilidad de retener los frutos disminuyo. El 82% (91 frutos) de los frutos iniciados en total fueron abortados para la tercer semana de revisión, mientras que el 18% restante (20 frutos), fueron retenidos por *C. alata* hasta la ultima revisión. Las autocruzas tuvieron una tasa de aborto del 100%,

mientras que las exocruzas y el control tuvieron una tasa de aborto alrededor de 80% y 87% respectivamente. La tasa de retención de frutos en la última semana por parte de las autocruzas fue nula, para las exocruzas fue de 20% y 13% para los controles. Esto demuestra que el éxito de fructificación es mayor para las flores que recibieron polen externo (exocruzas) proveniente de la flor de otro árbol conespecífico.

El cálculo del asentamiento de frutos para cada tratamiento reafirma la hipótesis de que *C. alata* es xenógama obligada porque el resultado para las autocruzas fue de 0, mientras que en las flores con tratamiento de exocruza fue de 0.0787. La prueba del índice de auto-incompatibilidad (ISI) nos reveló que el Cuastecomate es una especie completamente auto-incompatible, esto apoya la hipótesis de Bawa (1974) y Gentry (1990) que mencionan que la mayoría de las bignonias son auto-incompatibles y obligadamente xenógamas.

Muchas hipótesis han tratado de explicar el modelo de baja producción de frutos para las bignonias y la alta tasa de abortos (Correira *et al* 2005), se destacan entre ellas: 1) la limitación de polen (o de polinizadores), esto se refiere a que la baja abundancia de polinizadores y/o la baja eficacia de éstos al depositar el polen en cantidad y calidad resulta en que el polen depositado en el estigma no sea suficiente ni compatible para que la fecundación tenga éxito o si esta ocurre no se pueda retener los frutos y sean abortados (Bawa 1991, Barret 1998, Aizen & Harder 2007); 2) La limitación de nutrientes maternos, que por no existir suficientes recursos en el suelo para poder sostener gran cantidad de frutos, la planta opta por “seleccionar” los frutos menos viables y con menor probabilidad de éxito sobre otros y los aborta, a esto se le llama “abortos selectivos” (Sutherland 1987).

Gentry (1974b) concederá que el aborto selectivo de frutos aún pequeños es característico de la familia Bignoniaceae, sugiere que es causado por una sobreproducción

de frutos, que conduce a una alta demanda de nutrientes; esto al sobrepasar la disponibilidad de recursos existentes, imposibilita a la planta a retener toda la producción cuando el éxito de polinización fue alto y muchos frutos fueron iniciados, por lo que la planta aborta frutos con menor probabilidad de éxito.

En el caso de *Crescentia alata*, la baja tasa de fructificación en las flores control comparado con las exocruzadas, en los que se deposita gran cantidad de polen manualmente, indica que la planta experimenta una limitación de polen. Posiblemente es causado por la baja calidad del polen depositado (no por la cantidad) por los polinizadores. Si bien los murciélagos tuvieron una alta frecuencia de visita en *C. alata*, y son capaces de acarrear y transportar grandes cantidades de polen (Heithaus *et al* 1975, Howell 1979, Eguiarte *et al* 1987), es preciso señalar que estos mamíferos no son especialistas y sirven como polinizadores de varias especies de plantas a la vez (Bawa 1979). Se ha documentado la presencia de cargas mixtas de polen en *Glossophaga soricina* (Lemke 1985) y *Leptonycteris curasoae* (Stoner *et al* 2003), que representan la visita a diferentes especies de plantas en una sola noche de forrajeo. Además no se debe descartar la posibilidad de que los murciélagos visiten varias flores en el mismo árbol y que alguna cantidad del polen depositado en los estigmas sea genéticamente auto-incompatible con la flor receptora ya que *C. alata* presenta un sistema de cruzamiento xenogámico obligado. La limitación por la calidad de polen en especies auto-incompatibles es resultado de la depresión genética en la estructura poblacional (Aizen & Harder 2007), no se sabe si esto ocurre en *C. alata* y no se puede descartar. La alta tasa de abortos en *Crescentia alata* no fue debido a la depredación o daño externo del fruto, probablemente esta relacionado con una estrategia de “abortos selectivos”. A pesar de que no se acopió información sobre la cantidad de nutrientes disponibles en los suelos de Chamela, el agua es un evidente recurso limitante en la región.

6.3.- Polinizadores

Los resultados revelan que existe una amplia gama de visitantes florales de *Crescentia alata*. Hay visitantes diurnos (abejas y colibríes) y nocturnos (murciélagos y palomillas), además de la presencia continua de hormigas. Sin embargo no todos tuvieron una frecuencia de visita importante, ni contacto con las estructuras reproductivas de la flor para considerarlos como polinizadores.

El síndrome floral que exhibió *Crescentia alata* fue quirópterofilico, lo que sugiere que el recurso-néctar está dirigido a los murciélagos por ser los vectores apropiados para ofrecer el servicio de polinización. Pero en un sitio con recursos muy limitados, como lo es Chamela en época de estiaje (de abril a junio, Stoner *et al* 2003), la presencia de una planta con concentraciones considerables de néctar en sus flores, se expone a ser utilizada por una gran variedad de organismos que no necesariamente cumplirán la función de polinizadores. En estudios anteriores sobre la actividad polinizadora en diferentes árboles de la región de Chamela, se describió el mismo fenómeno observado en *C. alata*: la visita floral de especies pertenecientes a diferentes taxones (Quesada *et al* 2003, Ocegüera-Salazar 2004, Rosas-Guerrero 2005). En muchas plantas el sistema de polinización puede parecer muy generalista atrayendo una miscelánea de visitantes, pudiendo pertenecer a diferentes taxones, pero solo uno o dos visitantes serán los polinizadores (Bawa 1992). Así, aunque exista un polinizador "ideal", la planta puede ser también polinizada por otro visitante atraído por el néctar, sin embargo la efectividad no será la misma. Eguiarte *et al* (1987), clasificó a cada uno de los visitantes de *Pseudobombax ellipticum* (murciélagos, calandrias, colibríes y abejas) como polinizadores primarios, polinizadores secundarios, comensales o parásitos según la efectividad de polinización (grado de el contacto con las estructuras sexuales de la planta) y la frecuencia de visita.

En *Crescentia alata*, las visitas diurnas del colibrí (*Amazilia* sp.) y las abejas (*Apis mellifera*) se observó que los colibríes podían penetrar las flores todavía cerradas perforando con su pico los botones florales; por su parte las abejas se introducían dentro de la flor a pesar de que aún no se abrían, forzando su entrada. Gentry (1974a), clasifica a estos visitantes diurnos de flores nocturnas como robadores ocasionales de néctar. En Winter & Helversen (2001) se reporta a abejas, colibríes y avispas como robadores de néctar en flores polinizadas por murciélagos. En el caso de *C. alata*, la actividad floral (receptividad estigmática y producción de polen y néctar) aún no comenzaba cuando los animales diurnos visitaron la flor por lo que se les descarta como posibles polinizadores de esta planta. Lo cual también concuerda con lo observado por Eguiarte *et al* (1987), donde los colibríes y abejas nunca tuvieron contacto con las partes reproductivas de la flor, siendo solo especies robadoras de néctar ocasionales.

La presencia de hormigas en *Crescentia alata* se explica como visitantes comensales parte de un efectivo sistema de defensa contra herbívoros. Algunas bignonias tienen un sistema de protección muy peculiar, se trata de un mecanismo especializado que consiste en producir pequeñas secreciones de azúcares para atraer hormigas (Gentry 1974a). Aún no existen estudios que revelen que *C. alata* utilice ese mecanismo, pero Elias & Prance (1978) describieron la presencia de glándulas nectarías extraflorales en *C. cujete*, pariente más cercano del cuastecomate. También se descartan como posibles polinizadores a estos insectos porque siempre se les observó dentro de la cámara nectaría consumiendo néctar cuando estaban en la flor y nunca tocaron las estructuras sexuales. Esto concuerda con lo observado por Correira *et al* (2005), en Brasil para *Arrabidaeae* conjugata (Bignoniaceae) donde la presencia de hormigas se explica por la atracción de estos insectos

por las glándulas extraflorales de la planta, pero no fueron consideradas como polinizadores.

Los visitantes nocturnos fueron los más importantes porque coincidieron con la actividad floral de *Crescentia alata*. Tanto murciélagos como palomillas visitaron la flor durante toda la noche, sin embargo el patrón de visita varió entre cada una de las especies (Figura 10). La curva de visita de las dos especies de murciélagos muestran dos picos máximos a las 00 hrs y 02:00 hrs (Figura 10a y 10b). Estos picos coinciden con los picos máximos de producción de néctar de las flores (Figura 4) y el pico máximo de concentración de azúcar en el néctar (Figura 5). Los picos máximos de visita de la palomilla "A" y la palomilla "B" se presentan alas 22:00 hrs y 04:00 hrs respectivamente (Figura 10c y 10d). Estos patrones muestran que más que buscar el recurso máximo para su consumo, las dos especies de palomillas evitan visitar las flores cuando hay mas visitas de murciélagos para no competir con ellos

El análisis de correlación lineal entre la producción de néctar y las visitas de los murciélagos resultaron positivos (figura 11a y 11b); lo que nos indica que un aumento de producción de néctar durante la noche implica que el arribo de murciélagos a las flores incrementará de forma lineal. Por su parte, las visitas de la palomilla "A" no presentaron relación alguna con la producción de néctar (Figura 11c), mientras que las visitas de la palomilla "B" resultaron tener una relación negativa con la producción de néctar (Figura 11d).

Los murciélagos fueron los visitantes más frecuentes con el 91% del total de las visitas y se les consideró como los polinizadores de *C. alata* porque tuvieron un porcentaje cercano al 100% de contacto con las anteras y estigma de las flores (Tabla 3). Visitaban las flores de frente, chocando con los estambres y el estigma teniendo un contacto franco con

estas estructuras. Esto apoya lo sugerido para el genero *Crescentia*, que presenta características biológicas que pueden estar asociadas a la polinización por murciélagos (Gentry 1974a, 1974b y 1990; Heithaus 1982).

Las especies de murciélagos visitantes fueron identificadas a partir de la discriminación entre las cinco especies de murciélagos nectarívoros reportadas en la región (Stoner 2002). Se utilizó el tamaño y proporción corporal en comparación con la longitud de la flor filmada, además de las características particulares de cada especie (Quesada *et al* 2003, Rosas-Guerrero 2005). De las cinco especies, cuatro de ellas tienen longitudes similares y se consideran murciélagos pequeños (Longitud total 51-79mm, Longitud de antebrazo 33-38mm, Rosas-Guerrero 2005); *Glossophaga soricina* es la especie más abundante de éstas (Stoner 2002, Quesada *et al* 2003, 2004, Rosas-Guerrero 2005). Las otras tres especies pequeñas son poco abundantes. Stoner (2002) capturó sólo cuatro veces en un año a *Choeroniscus godmani*, 2 veces a *Musonycteris harrisoni* y en ninguna ocasión a *Glossophaga commissarisi*. Rosas-Guerrero (2005) observó 92 visitas de *Musonycteris harrisoni* en 64 noches y señala la marcada diferencia morfológica del rostro que es el doble de largo comparado con el de *G. soricina*. Por lo anterior se consideró como *Glossophaga soricina* a todos los murciélagos visitantes con longitudes descrito anteriormente y que no presenten rostros muy largos.

El murciélago *Leptonycteris curasoae* se identifico porque cumplió con las proporciones corporales (Longitud total 72-97mm, Longitud de antebrazo 46-57mm, Rosas-Guerrero 2005) y el característico color claro de su pelaje. Es la especie de murciélago nectarívoro más grande reportada en la región como visitante floral regular (Stoner 2002, Quesada *et al* 2003 y 2004, Rosas-Guerrero 2005).

El murciélago *Glossophaga soricina* fue el visitante más frecuente de *C. alata* con el 81% del total de las visitas y se consideró como el polinizador primario de *C. alata* porque en el 97% de sus visitas tuvo contacto con las partes sexuales de la flor. Esto coincide con lo observado para *C. cujete* donde *G. soricina* es el principal polinizador de esa planta (Lemke 1985). *Leptonycteris curasoae* se consideró como polinizador secundario porque aunque en el 98% de sus visitas tiene contacto con las estructuras sexuales de la flor (Tabla 3), su frecuencia de visita es mucho mas baja comparado con *G. soricina*, tan solo obtuvo el 10% de las visitas totales (Tabla 2).

La forma en que arribaron los murciélagos varió entre las dos especies. *Leptonycteris curasoae* obtuvo el néctar en pleno vuelo en el 97% de sus visitas, mientras que el 3% de las veces logró colgarse de la flor aunque se le complicaba por su gran tamaño (Figura 12). Por su parte, *Glossophaga soricina*, aprovechó su pequeño tamaño y peso para poder forrajear colgado de la flor en el 29% de sus visitas, lo que le permitió meter completamente la cabeza y parte del cuerpo dentro de la flor para obtener mayor cantidad de néctar, con lo que tenía un contacto mas franco con el estigma y las anteras. En el 71% de sus visitas obtuvo el néctar en pleno vuelo (Figura 12).

Las palomillas en conjunto sólo alcanzaron el 9% del total de las visitas (Tabla 2). Sin embargo la palomilla "A" se le consideró como un polinizador potencial porque, gracias a su tamaño, en el 15% de sus visitas tuvo un ligero contacto con las estructuras sexuales de la flor (Tabla 3) y no se puede descartar la posibilidad que otorgue es servicio de polinización a pesar de su baja frecuencia de visita. Por su parte la palomilla "B" nunca tuvo contacto con el estigma y anteras por su pequeño tamaño, se le consideró como un visitante parasito porque llegaba a la flor solo a consumir el néctar sin proporcionar algún

servicio a la flor, si no la expulsaba otro visitante floral se podía quedar durante horas dentro de la flor.

Las visitas de los murciélagos hacia las flores de *C. alata* tuvieron como principal motivo el consumo de néctar en un 99.93% (Tabla 3), pero se documentó el consumo de polen en dos ocasiones por parte de *Glossophaga soricina* que se observó masticando las anteras. El polen es muy importante en la dieta de los murciélagos nectarívoros porque es una fuente rica en proteínas y nitrógeno (Howell 1974, Winter & Helversen 2001). Anteriormente se creía que el consumo de polen solo ocurría por la ingesta involuntaria cuando los murciélagos se acicalaban durante los periodos de percha (Howell 1979, Nowak 1994). Sin embargo, diversos autores resaltan la flexibilidad de dieta que presentan algunos murciélagos. Se ha documentado que *Glossophaga soricina* (Heithaus *et al* 1975, Heithaus 1982, Lemke 1985, Winter & Helversen 2001) y *Leptonycteris curasoae* (Howell 1979, Nowak 1994, Winter & Helversen 2001, Stoner *et al* 2003) consumen frutos e insectos cuando la oferta de néctar disminuye por lo que se consideran animales omnívoros facultativos. Quesada *et al* (2003) reporta en sus observaciones que los murciélagos *G. soricina* y *L. curasoae* en sus visitas florales a *Ceiba grandiflora* mordían las anteras como fuente alternativa de alimento para complementar su dieta con proteínas provenientes del polen. La polinivoría en estas especies de murciélagos nectarívoros, *G. soricina* y *L. curasoae* ha sido reportada también en *Ceiba aesculifolia* (Oceguera-Salazar 2005).

7.- CONCLUSIONES

- *Crescentia alata* presenta un sistema de cruzamiento xenógamo obligado y es una especie completamente auto-incompatible. Por lo que requiere forzosamente el polen de

una flor perteneciente a un árbol conespecífico y la asistencia de un vector que le proporcione el servicio de polinización que tenga alta capacidad de desplazamiento y acarreo de polen para mantener el flujo de genes entre árboles conespecíficos.

- *C. alata* tiene una baja producción de frutos y alta tasa de abortos. Los resultados indican que el cuastecomate presenta una limitación de polen, lo que resulta en un bajo éxito de fructificación. Por su parte, los abortos son debido probablemente al fenómeno de “abortos selectivos” por limitación de recursos en el suelo y no por depredación o daño externo al fruto.

- El cuastecomate tiene una amplia gama de visitante florales, los hay diurnos (abejas y colibríes) y nocturnos (murciélagos y palomillas), además de la presencia continua de hormigas. Sin embargo, el cuastecomate tiene una actividad floral nocturna lo que limita la interacción de polinización con animales de hábitos nocturnos.

- Las flores de *C. alata* presentan el síndrome típico de quiróptero-filia por lo que su polinización esta fuertemente asociada a los murciélagos. Además las flores de *C. alata* producen la cantidad y calidad de néctar necesario para que los murciélagos cubran sus requerimientos energéticos diarios, además de que cubren la necesidad de agua en tiempos de secas.

- Los murciélagos son los polinizadores de *C. alata*. porque fueron los visitantes florales que tuvieron contacto pleno con las partes reproductivas en casi el 100% de sus visitas, además el patrón de actividad de los murciélagos coincide con la actividad floral de *C. alata* como la producción de polen y néctar, así como la receptividad estigmática, fueron los visitantes florales que registraron mayor frecuencia de visita y existe una correlación lineal positiva entre las visitas de murciélagos y la producción de néctar.

- Los murciélagos forrajearon principalmente néctar en pleno vuelo, sin embargo se observó el consumo de polen por parte de *Glossophaga soricina* en dos ocasiones y su hábito de colgarse de la flor en el 30% de sus visitas.

- *Glossophaga soricina* fue el polinizador primario de *C. alata*; *Leptonycteris curasoae* el polinizador secundario por su baja frecuencia; la palomilla “A” (Sphingidae) se consideró como un polinizador potencial por que si presenta ligero contacto con estructuras sexuales pero su frecuencia de visita fue muy baja; la palomilla “B” actuó como parasito por consumir néctar sin proporcionar ningún servicio a la planta.

8.- SUGERENCIAS

- Implementar acciones de conservación del cuastecomate para la utilización de esta especie como parte de “cercas vivas” o como hechaderos (sombra) en potreros ya devastados. Porque *Crescentia alata* es una especie que otorga alimento (Fruto, néctar y semillas) y refugio a diversas especies animales pertenecientes a diferentes taxones; entre ellas se encuentra el murciélago *Leptonycteris curasoae* que esta incluido en la lista roja de especies amenazadas de México (SEDESOL 1994) y en EUA es considerada una especie en peligro de extinción (Stoner *et al* 2003).
- Diseñar un plan de manejo sustentable del cuastecomate fomentando las plantaciones comunitarias como alternativa económica viable, ya que su diversidad de uso la a colocado como una de las especies más importantes etnobotanicamente en México (Solares 2004).

9.- BIBLIOGRAFIA

- Aizen, M. & L. Harder 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology* 88(2):271-281.
- Amela-García, M. & P. Hoc. 1998. Biología floral de *Pasiflora floetia* (Passifloraceae). *Rev. Biol. Trop.* Vol. 46.
- Badano, E. & B. Schlumpberger, 2001. Sistema de cruzamiento y estimaciones en la eficiencia de polinización sobre *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en dos poblaciones del Noroeste argentino. *Gayana Bot.* Vol 52.
- Barrett, S. 1998. Plant reproductive ecology patterns & strategies. Chapter 5: The evolution, maintenance and loss of self-incompatibility systems. Oxford University press, New York USA.
- Bawa, K. S. 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest. *New Zealand Journal of Botany.* 17: 521-524.
- Bawa, K. S. 1992. Mating systems, genetic differentiation and speciation in tropical rain forest plants. *Biotropica* 24 (2b): 250-255.
- Bullock, S. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17 (4): 287-301.
- Cajas 2006. Polen transportado en el pelo de murciélagos nectarívoros en 4 bosques secos de Guatemala. Resumen.
- Colin, H & R. Monroy 1997. Prontuario de árboles de selva baja caducifolia. SEMARNAP México 31-32pp.
- Correia, M. C., M. C. Pinheiro & H. Lima 2005. Biología floral e polinização de *Arrabidaea conjugata* (Vell.) Mart. (Bignoniaceae). *Acta bot. bras.* 19(3): 501-510.

- Ceballos, G. & A. García 1995. Conserving neotropical biodiversity: The role of dry forests in Western Mexico. *Conservation Biology* 9: 1349-1356.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology, a practical approach*. Oxford University Press. 24-58pp.
- Eguiarte, L., C. Martínez & H. Arita. 1987. El néctar y el polen como recursos: El papel Ecológico de los visitantes a la flores de *Pseudobombax ellipticum*. *Biotropica* 19(1): 74-82.
- Eliás, T. & G. Prance 1978. Nectaries on the fruit of *Crescentia* and other Bignoniaceae. *Brittonia* 30(2): 175-181.
- Fedorov, A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in humid tropics. *Journal of Ecology* 54:1-11.
- Gentry, A. H. 1974a. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. Vol. 61. No. 3 pp728-759.
- Gentry, A. H. 1974b. Flowering Phenology and Diversity in Tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6(1):64-68.
- Gentry, A. H. 1990. Evolutionary Patterns in Neotropical Bignoniaceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. Vol. 55
- Gentry, A. H. 1992. A synopsis of Bignoniaceae ethnobotany and economic botany. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79:53-64.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming & P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.
- Heithaus, E. R. 1982. Coevolution between bats & plants. En T. H. Kunz (Editor). *Ecology of Bats*. 327-367pp. Plenum Press, New York, USA.

- Howell, D. J. 1974. Bats & pollen: Physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comp. Biochem. Physiol.* 48: 263-296.
- Howell, D. J. 1979. Flock Foraging in Nectar-Feeding Bats: Advantages to the bats and to the host plants. *The American Naturalist*. Vol. 114 No. 1.
- James, T., S. Vege, P. Aldrich & J. L. Hamrick. 1998. Mating systems of three tropical dry forest tree species. *Biotropica* 30(4):587-594.
- Janzen D. H. 1971. Englossine bees as long distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203-208.
- Janzen, D. H., 1980. Self-and Cross-pollination of *Encyclia cordigera* (Orchidaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Biotropica* 12(1): 72-74.
- Janzen, D. H. 1982a. How and Why Horses open *Crescentia alata* fruits. *Biotropica* 14(2):149-152.
- Janzen, D. H. 1982b. Fruit traits and seed consumption by rodents, of *Crescentia alata* (Bignoneaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Amer. J. Bot.* 69(8)1258-1268.
- Kearns & Inouye 1993. *Techniques for pollination biologist*. University Press Colorado USA 583pp.
- Law & Lean. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. *Biological Conservation*. 91: 201-212.
- Lemke, T. O. 1985. Pollen carrying by the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. *Biotropica* 17(2): 107-111.
- Lott, E. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco, Mexico. *Occasional papers of the California Academy of Sciences*. 60 pp.

- Murawski, D. A. & J. L. Hamrick 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* 67: 167-174.
- Nettancourt, D. 2001. The basic features of self-incompatibility. Incompatibility & incongruity in wild & cultivate plants. Springer Press Germany.
- Nowak, R. 1994. Walker's Mammals of the world. The Johns Hopkins University press, Baltimore, Maryland U.S.A.. 28-51pp.
- Oceguera-Salazar, K. 2005. Tesis de Maestría: Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la actividad de polinizadores y éxito reproductivo de *Ceiba aesculifolia* (Bombacaceae) en Chamela, Jalisco. Ciecو-UNAM.
- Pennington & Sarukhán 1998. Árboles tropicales de México. UNAM-FCE, México.
- Podolsky, R. 1992. Strange floral attractors: Pollinator attraction and the evolution of plant sexual systems. *Science* 258:791-792.
- Proctor 1996. The natural history of pollination. Timber Press.
- 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. Herrerias-Diego, C. Palacios-Guevara, M. A. Murguía-Rosas & V. Rosas-Guerrero 2004. Effect of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceous trees. *Biotropica* 36(2): 131-138.
- Rosas-Guerrero, V. 2005. Tesis de Maestría: Efectos de la perturbación del hábitat sobre la actividad polinizadora y éxito reproductivo de *Ceiba grandiflora* en una selva baja caducifolia. Ciecو-UNAM.

- SAS 2000. SAS users guide: Statistics. Release 8.02, SAS Institute, Cary North Carolina.
- Solares, A. F. 2004. Etnobotánica y usos potenciales del Cirián (*Crescentia alata* HBK) en el estado de Morelos. Polibotánica 18: 13-31.
- Sosa & Dávila 1994. Una Evaluación del conocimiento florístico de México. Ann. Missouri Bot. Gard. 81:749-757.
- Souza, E. & A. Antunes 1995. Aborto natural de botões, flores e frutos em *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae), na região urbana de Curitiba, Parana, Brasil. Acta Biol. Par. Curitiba, 24 (1,2,3,4): 39-48.
- Stoner, K. 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 Avedaño (eds.). Instituto de Biología, UNAM. México. 379-395 pp.
- Stoner, K. E., M. Quesada, V. Rosas-Guerrero & 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. Abstract.
- Stoner, K. E., K. O-Salazar, R. Fernández & M. Quesada 2003. Population dynamics, reproduction and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, México: implication for conservation. Biod & Consserv. 12: 357-373.
- Sutherland, S. 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental testes with *Agave mckelveyana*. Evolution (4): 750-759.
- Thompson. 1989. Natural History of Plant-Animal interactions. Review. Ecology. 70(2), pp517-518.
- Urias, L. & J. Rodríguez. 1995. Atlas de Reservas de la Biosfera y otras áreas naturales protegidas. México.

- Valiente-Bannuet, A., M. del Corro Arizmendi, A. Rojas-Martínez, & L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationship between columnar cacto and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 12(1): 103-119.
- Viana, M. L., P. Ortega-Baes, M. Saravia, E. I. Badano & B. Schlumpberger 2000. Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina.
- Vogel, V.S. 1969. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. *Neue Mitteilungen III. Flora, Abt. B* 158 : 289-323.
- Winter, Y. & O. V. Helversen 2001. Bats as pollinators: Foraging energetic and floral adaptations. *Cognitive Ecology of Pollination Animal Behavior and Floral Evolution*. Cambridge University Press 344pp.

TESIS/CUCBA