

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

ANALISIS DEL SISTEMA DE POLINIZACION DE
Inga vera Subespecie spuria

SERGIO SALAS DURAN

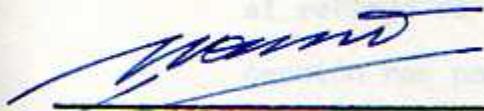
TESIS PARA OPTAR AL TITULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGIA.

1974

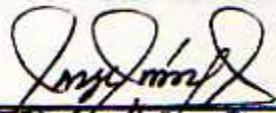
ANALISIS DEL SISTEMA DE POLINIZACION DE
Inga vera subsp. spuria

Tesis presentada a la Escuela de Biología
Universidad de Costa Rica

APROBADA


Luis A. Fournier O., Ph.D.

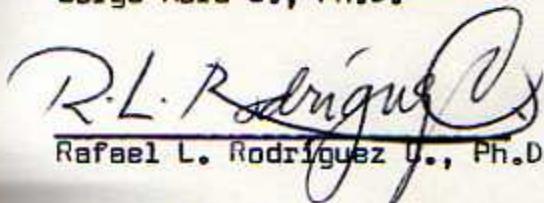
Director de Tesis


Jorge Jiménez J., Ph.D.

Miembro del Tribunal


Jorge Mora U., Ph.D.

Miembro del Tribunal


Rafael L. Rodríguez U., Ph.D.

Miembro del Tribunal


Gary Stiles H., Ph.D.

Miembro del Tribunal

Agradecimientos

A manera de dedicatoria

• Todo aquel que lea este trabajo debe tener presente que fue escrito con el fin de visualizar que el fenómeno aquí analizado es sólo el reflejo de una vivencia interna cuya percepción nos permite entender mejor la casa que el hombre habita: la naturaleza.

Mayo de 1974

Agradecimiento

Doy las gracias a los profesores ante los cuales expongo este trabajo por el asesoramiento en la revisión y corrección del manuscrito, y en especial, al Director de tesis por su estímulo y sugerencias.

Extiendo mi agradecimiento a todas aquellas personas que de alguna manera colaboraron en la realización de esta investigación.

CONTENIDO

Página NO

1. Lista de cuadros.....	vi
2. Lista de figuras.....	vii
3. Introducción.....	1
4. Revisión de Literatura.....	
4.1. Aspecto histórico.....	4
4.2. Síndrome de las flores visitadas por murciélagos.....	10
4.3. Síndrome de los murciélagos que visitan flores.....	12
5. Materiales y Métodos.....	
5.1. Sitios de trabajo.....	17
5.2. Recolección de los murciélagos que visitan I.v. <u>spuria</u>	19
5.3. Observaciones ambientales.....	20
5.4. Dimensiones de las flores de los fenotipos de I.v. <u>spuria</u>	20
5.5. Actividad de otros visitantes.....	21
5.6. Medición de la producción de néctar.....	22
6. Resultados y Observaciones.....	
6.1. Floración.....	23
6.2. Producción de Néctar.....	26
6.3. Descripción de las flores y protección del néctar.....	28
6.4. Tipos de visitantes.....	31
6.5. Relaciones entre los visitantes y la planta.....	35

7.	Discusión y conclusiones	
7.1.	Localización y arribo de los murciélagos a las flores.....	54
7.2.	Mecánica de la polinización.....	54
7.3.	El polinizador y sus tendencias alimen- ticias	56
7.4.	Significado del olor de las flores de I.v. <u>spuria</u>	60
7.5.	Floración.....	67
7.6.	Potencial reproductivo.....	70
7.7.	Factores que afectan la producción de né- ctar	72
7.8.	Relaciones ecológicas entre los visitantes y las flores de I.v. <u>spuria</u>	80
8.	Resumen.....	90
9.	Bibliografía.....	92

I.- LISTA DE CUADROS

Página Nº

Cuadro Nº 1. Dimensiones promedio en mm. de los órganos florales de importancia en la polinización para los fenotipos localizados de Inga vera subsp. spuria..... 38

Cuadro Nº 2. Visitadores más comunes de I.v. spuria y sus dimensiones anatómicas (en mm) de importancia en la recolección de polen o néctar..... 39

Cuadro Nº 3. Variación de la antesis en las flores de Inga vera subsp. spuria en relación con la altitud..... 39

Cuadro Nº 4. Potencial reproductivo en los distintos estados de desarrollo para 4 fenotipos de Inga vera subsp. spuria con base en muestras de área 25x25 cms de follaje continuo..... 40

Cuadro Nº 5. Relación entre la cantidad néctar extraído por los visitadores crepusculares y el disponible a los visitadores nocturnos, con relación el total producido por flor..... 40

Cuadro Nº 6. Daño causado a los diversos fenotipos de Inga vera subsp. spuria por cada uno de los ladrones de néctar, parásitos, enfermedades y otras causas..... 41

Cuadro Nº 7. Comportamiento y horas de actividad de los visitadores de Inga vera subsp. spuria..... 42

II. LISTA DE FIGURAS

	<u>Página</u> Nº
Figura Nº 1. Dimensiones de la flor a tamaño natural de los fenotipos de I.v. <u>spuria</u> , referidos a nivel de la boca del tubo estaminal y usando una forma generalizada para todos los verticilos florales.....	48
Figura Nº 2. Producción de néctar por cuatro fenotipos en localidades de distinta altitud.....	49
Figura Nº 3. Producción de néctar en tres distintos fenotipos localizados en Belén, Heredia.....	49
Figura Nº 4. Patrones de actividad de los principales visitantes de <u>Inga vera</u> subsp. <u>spuria</u>	50
Figura Nº 5. Relación entre la actividad de los murciélagos y producción de néctar en Cañas y Belén.....	50
Figura Nº 6. Producción de néctar en relación con temperatura y humedad relativa en Cañas.....	51
Figura Nº 7. Producción de néctar en relación con temperatura y humedad relativa en Drotina.....	51
Figura Nº 8. Producción de néctar en relación con temperatura y humedad relativa en Turrúcares.....	52
Figura Nº 9. Producción de néctar en relación con temperatura y humedad relativa en Belén.....	52
Figura Nº 10. Esquema del modelo usado para valorar la cantidad de néctar utilizada por los murciélagos, comparando la producción de néctar en flores cubiertas (B) y expuestas (A) a los visitantes.....	82
Figura Nº 11. Producción de néctar en flores expuestas y tapadas a los visitantes de Belén.....	53
Figura Nº 12. Producción de néctar en flores expuestas y tapadas a los visitantes de Turrúcares.....	53
Figura Nº 13. Ambito de dimensiones del tubo estaminal en su relación con polinizador primario (<u>Glossophaea</u>) el secundario (Sphingidae).....	86

3. INTRODUCCION

El fenómeno de la visita de los murciélagos a las flores ha sido conocido desde finales del siglo XVIII, pero aún hoy día sólo se comprende parcialmente. Al principio se acostumbró informar de todos los casos en que se observó a los murciélagos en las flores, con lo cual se perfeccionó el concepto de flor adaptada para para murciélagos o flor quiropterófila.

Así, el mayor esfuerzo de los estudiosos en este campo, ha tenido como objetivo localizar en una región las flores adaptadas a la visita por los murciélagos basándose en el síndrome de la quiropterofilia o bien, tratar de encontrar cuáles eran las flores visitadas por los murciélagos, con base en el análisis del contenido estomacal o en el tipo de polen llevado en el pelaje por estos mamíferos. Es por esto que la ecología de este sistema de polinización no se ha investigado en mayor detalle sino hasta hace pocos años. Estos estudios muestran dos tendencias: una evaluación del sistema a nivel de comunidad, con el fin de comprender la estructura trófica de las poblaciones de murciélagos, su dependencia de la vegetación y su significado en la estabilidad de la comunidad. La otra tendencia trata de penetrar al fondo de la relación murciélago-planta con el fin de comprender el nivel de adaptación y la mecánica del sistema. Con esta información se puede hacer generalizaciones funcionales a nivel de la comunidad. Esta tendencia se inspira en el hecho de que lo que aparece a nivel de

la comunidad tiene su fundamento a nivel de la especie o de interacción entre las especies.

Estas dos tendencias de investigación se aplican lo mismo para los casos de quiropterofilia (quiropterogamia) como de quiropterocoria.

De tal manera que encontrar un murciélago que se alimenta de flores, de polen o de néctar, indica muy poco del funcionamiento del sistema de polinización usado; es también necesario comprender la armonía del sistema con base en la sincronización morfológica y fisiológica del par murciélago-planta escogido. Una vez alcanzado un nivel seguro de certeza de la dependencia de los componentes del par, se puede analizar la efectividad del modo de reproducirse y de su "status" evolutivo. De esta manera se puede investigar, como una unidad ecológica, los datos fenológicos de la planta y todo lo referente al régimen alimenticio y estrategia reproductiva de la población del polinizador.

En este trabajo se trata de ahondar en el aspecto cuantitativo de un caso de quiropterofilia, el de la especie Inga vera Wild subsp. spuria (Wild) J.L. León o Inga spuria H. & B. ex. Wild (Mimosoideae, Leguminosae) en el criterio de otros autores. Esta especie se conoce con el nombre vulgar de "guebo de río o cuajini - quil". Su principal polinizador es el murciélago Glossophaga soricina Gray (Glossophaginae, Phyllostomatidae). El análisis de este binomio Inga-Glossophaga, se llevó a cabo en el Pacífico Nor

te, principalmente en el Valle Central de Costa Rica.

Se escogió esta especie de planta por ser una nueva adición para la quiropteroflora con abundante población y de fácil acceso aún en condiciones de sitios deforestados. Además, la especie posee una variación en la morfología foliar y floral como pocas veces se encuentra entre los árboles y pertenece a una de las cuatro principales familias donde la quiropterofilia está altamente desarrollada.

Este hecho le permite al presente trabajo el carácter de un aporte introductorio al estudio de la reproducción de un grupo de plantas, la familia Leguminosae, que promete mucho para la comprensión de los sistemas de polinización y de dispersión de frutos.

4. REVISION DE LITERATURA

4.1. Aspecto Histórico

En los principales trabajos sobre quiroptelofilia se menciona aproximadamente 26 familias y 70 géneros de angiospermas. Las familias Bombacaceae, Bignoniaceae, Leguminosae y Cactaceae son las que presentan más especies visitadas por murciélagos.

Desde que se llevó a cabo las primeras observaciones en este campo, se ha hecho hincapié en que la visita a las flores por los murciélagos, sea en América, Africa o Asia, es un fenómeno tropical y más representado en las selvas de la tierra baja, sean éstas lluviosas o marcadamente estacionales.

Los aspectos históricos para esta revisión han sido extractados de los trabajos de Baker (7,8) y de van der Pijl (45).

A finales del siglo XVIII, en 1772, De la Nux, un colaborador de Buffon, menciona por primera vez la visita de murciélagos a las flores. Un siglo después, en 1879, Moseley, sugirió que los murciélagos podían ser los polinizadores de Erythrina (Faboidae), en Tonga. Gould en 1863, hace observaciones en Eucalyptus (Myrtaceae), en Australia. Posteriormente, Hard, estudió en Trinidad a Bauhinia (Caesalpinoideae) en 1897 y Eperua (Faboidae) en 1908. Por esa misma época, 1892, Burck, observa la visita de murciélagos a las flores de Freycinetia, (Pandaneaceae) en Java.

En Signoniaceae, Winkler en 1907, observó los murciélagos en Kigelia. El mismo género fue estudiado por Heide en el año 1927 en Java y por McCann en 1932 en India; posteriormente Harris y Baker, en 1958, lo estudian en detalle en África.

En el año 1929, Daner y van Heurn estudiaron Parkia (Mimosoideae) en África, y sus observaciones fueron continuadas por van Leeuwen en 1933.

En 1957, Baker y Harris, aclaran la situación de Parkia, y en 1960, el mismo género es estudiado por Carvalho, en Sur América.

Nell en China, observa visitas de murciélagos en Bombax. Años después, en 1945, Jaeger con Adansonia continúa los estudios de Bombacaceae en África, iniciados por van der Pijl en 1936 en las Indias Orientales, continuados posteriormente por Toxapau en 1950 en Java y por Pynaert en 1953 en Congo Belga. De nuevo, Jaeger en 1954, estudia Ceiba y van der Pijl en 1956 ahonda sus observaciones con Adansonia, en África. Este último autor en el mismo año informa de visitas de murciélagos a las flores de Musa (Musaceae) y logra tomar algunas fotografías.

Por los años de 1928, Cammerloher, y de 1951, Porsch, observaron los murciélagos comiendo las flores de Freycinetia (Pandaceae).

Después de las observaciones de Hart en Trinidad, dudosas para algunos autores, el trópico americano fue prácticamente ignorado. Porch en 1931, después de su viaje por Centro y Sur América, informa de la visita de murciélagos al árbol de "guacal", Crescentia cujeta (Bignoniaceae) en Costa Rica. El autor se refiere también a Parmentiera cerifera, el "árbol de las candelas", como una especie adaptada para murciélagos, pero es muy posible que se trate del "jícaro", Crescentia alata, que es muy abundante en Costa Rica. El aspecto de esta especie es muy semejante al del "árbol de las candelas", que no existe nativo en Costa Rica.

De los varios trabajos anteriormente mencionados y de los estudios de Porch en 1932, Allen en 1940, Vogel en 1958, van der Pijl en 1936 y 1946, se ha recopilado la lista de géneros en los cuales se ha observado visitas o polinización por murciélagos, y que se presenta a continuación.

Malvaceae:

Hibiscus, Mercklea (58)

Bombacaceae:

Adansonia, Bombax, Ceiba, Durio, Gossampinus (Bombax), Haplophragma, Pachira, Pseudobombax, Ochroma, Oroxylon.

Rutaceae:

Erythrochiton (52)

Theaceae:

Pelliciera

Marcgraviaceae:

Marcgravia

Caryocaraceae:

Caryocar

Capparidaceae:

Capparis, Cleome, Crataeva

Proteaceae:

Roupala (4)

Sapotaceae:

Bassia, Madhuca

Gentianaceae:

Chelonanthus, Macrocarpaea, Symbolanthus

Polemoniaceae:

Cobaea (29)

Convolvulaceae:

Ipomoea (60)

Boraginaceae:

Barringtonia, Cordia

Solanaceae:

Markea, Trianaea

Bignoniaceae:

Amphitecna, Crescentia, Enallagma, Markhamia, Permentiera

Geeneriaceae:

Campana, Drymonia

Leguminosae:

Acacia, Albizzia, Alexa, Bauhinia, Calliandra, Gonzattia,
Elizabetha, Eperua, Erythrina, Hymenaea, Inga, Mucuna,
Parkia, Pithecolobium

Myrtaceae:

Eucalyptus, Eugenia

Sonneratiaceae:

Duebanqa, Sonneratia

Malvaceae:

Purpurella

Cucurbitaceae:

Cayaponia

Cactaceae:

Carnegiea, Cenhalocereus, Cereus, Lamaiocereus, Myrtillo-
cactus, Pachycereus, Pilocereus

Pandanaceae:

Freycinettia

Agavaceae:

Agave

Bromeliaceae:

Thecophyllum, Vriesia

Muscaceae:

Musa

Después del período de 1930-50, los estudios de quiropterofilia han continuado principalmente en Africa y América Tropicales. Así, Baker y Harris entre otras especies, estudian en Africa, Kige-lia en 1958 y Ceiba en 1959. Este último ha sido estudiado también por Vogel, en 1958 y en 1968.

En América Tropical, especialmente en Mesoamérica, la quiropterofilia ha merecido tanto la atención de botánicos como de zoólogos. Así, Alcorn y colaboradores, en 1959 y 1962, han estudiado Carnegiea; observaciones similares se han llevado a cabo por Cockrum y Hayward (22), ambos en México, mientras que Carvalho, en 1960 y 1961 en Brasil, y Alvarez y González en 1964 en México, han hecho más hincapié en los hábitos alimenticios de los murciélagos Glossophaginae, incluyendo sus inclinaciones polinívoras (palinofágeas) y nectarívoras (melífagas).

Baker, en 1970, discute la polinización de Mucuna andreana (Faboideae) y de Durio cybetinus (Bombaceae), en Costa Rica y en Honduras respectivamente. El mismo autor estudia actualmente otras especies en Centro América. En 1971, Baker, Cruden y Baker estudian en México las especies Ceiba (acuminata) aesculifolia y su relación con las visitas de múltiples polinizadores.

Por otro lado, Salas (49), menciona la polinización de Inga y de Calliandra por Glossophaga soricina en Costa Rica. Actualmente, Haithaus & Opler (31), en su trabajo sobre los hábitos alimenticios de murciélagos polinívoros, en Guanacaste, Costa Rica, menciona a Bauhinia pauletia. Jiménez (36) analiza los efectos causados por

Glossophaqa soricina en los cultivos de banano, Musa sp. Recientemente, Salas (51) informa de la visita de Anoura geoffroyi a las flores de Tecophyllum irazuensis, y de Hylonycteris underwoodi a las flores de la rutacea Erythrochiton lindeni en Guanacaste, (52). Starrett, en 1969, describe la especie Anoura wercklei, la cual observó que visita las flores de Hibiscus (Wercklea) luteus.

4.2. Síndrome de las flores visitadas por murciélagos

Las flores adaptadas para murciélagos así como para otros grupos de polinizadores, presentan características especiales (9,24, 45) que han permitido a varios autores predecir el tipo de polinizador. Porsch (47), conocido como el "profeta de la quiropterofilia, menciona varias especies americanas adaptadas para murciélagos, en base a ese síndrome. Sin embargo, en la diagnosis de este síndrome no puede separarse entre características absolutas y relativas. En general, las flores adaptadas para la polinización por murciélagos presenta el siguiente conjunto de características:

- 1.- Antesis crepuscular o nocturna. Generalmente la flor dura una sola noche y si dura dos noches es común que en cada una de ellas madura un sólo sexo. Son flores efímeras que si no se polinizan se caen al otro día, pero si la fertilización ocurre se caen los verticilos exteriores del pistilo. Algunas flores se marchitan y persisten en la inflorescencia.
- 2.- Olor fuerte durante la noche, aunque de naturaleza muy variada. Se le describe como olor rancio o fermentado. Otros los señalan como semejante al hedor del pescado o del zorro, o bien un

olor a leche agria o a esencia de pepino o de col fresca, como en Crescentia (46) o en Musa (45). En otras flores se refiere como muy semejante a ácido butírico, ésteres o a almizcle. Se ha sugerido que el olor de estas flores se asemeja al que tienen los murciélagos y que les sirve a éstos en el establecimiento de jerarquías sociales u otras interacciones de grupo, por la semejanza aromática con las feromonas.

Muchas de las flores poseen en su néctar microorganismos del tipo de las levaduras que pueden ser las causantes del olor de estas flores. Las mismas pueden polimerizar el néctar en una sustancia mucilaginosa como ocurre en Musa (45), o darle un olor característico al néctar. En algunas especies toda la planta posee un olor típico (15), en otras alguno de los verticilos florales secreta un olor característico aunque el néctar presente los microorganismos, tal como ocurre en Erythrochiton (52).

- 3.- Producción de gran cantidad de néctar por flor (23), o en su defecto muchas flores. Vogel (61), informa de la producción de 7 cc. de néctar por flores de Ochroma limonensis, en Nicaragua.
- 4.- Período de floración largo, por 1 a 3 meses.
- 5.- Posición peculiar en la superficie del follaje o en otras partes de la planta: flageliflora, penduliflora, superficial, cuspidal o en inflorescencias erectas. También se ha sugerido que

Las especies caducifolias o con ramas en forma de pagoda facilitan el arribo de los polinizadores.

6.- Flores con mucho polen en anteras grandes o con múltiples estambres. En las flores zigomorfas, los estambres, ocupan una posición estratégica (51), que facilita la adherencia del polen al pelaje del murciélago. Son flores nototribas (44).

7.- Algunas flores son grandes, fuertes y con bocas anchas, unidas por un pedúnculo resistente a las ramas o inflorescencias. Cuando son pequeñas se concentran en inflorescencias robustas.

8.- Colores oscuros: verdoso, morado, rojizo, o en su defecto, son claras, crema, rosado, blancas o amarillas.

Dada la amplia variación morfológica y funcional de las flores adaptadas a la polinización por murciélagos, la única característica "per se" del síndrome es la presencia de una esencia típica atrayente del polinizador.

4.3. Síndrome de los murciélagos que visitan flores

Los Microchiroptera del nuevo mundo presentan varias adaptaciones para extraer y digerir el néctar, y para volar alrededor de las flores. Al contrario de las especies polinizadas por murciélagos que se presentan en muchas familias de plantas, los murciélagos todos se encuentran en las subfamilias Glossophaginae y Phyllonicteriinae (Phyllostomatidae).

Las principales características que componen el síndrome de la quiropterogamia en murciélagos son:

- 1.- Animales pequeños y livianos (no más que 25 gramos de peso).
- 2.- Cráneo alargado con gran desarrollo del rostró, por lo cual presentan un hocico aguzado.
- 3.- Ojos grandes y algunas veces con la retina plegada, con muchos bastones y pocas conos, que permite una rápida acomodación.
- 4.- Habilidad de vuelo en un sólo lugar (vuelo cernido). Se pueden voltear en un espacio reducido, así mismo, se sugiere que pueden volar mínimas distancias hacia abajo, arriba, arriba y atrás, al lado y atrás, en igual forma que lo hace un colibrí. Los Glossophaginae se parecen a los Trochilidae en su vuelo veloz y en su capacidad para esquivar rápidamente cualquier obstáculo en su actividad de visitar flores. Sin embargo, estos murciélagos pueden volar a velocidad lenta y arriban flores y frutos de una manera que no puede hacer los colibríes.
- 5.- Buena memoria para las relaciones espaciales.
- 6.- Aparato de sonar con función muy especializada. Son murciélagos susurrantes que usan pulsaciones de baja intensidad ($15 \text{ dinas/cm}^2 = 90 \text{ dB.}$), pero en una escala de frecuencia muy alta (73 a 128 Kc/seg), conjunto especial para la localización de una presa más estacionaria. Poseen una pulsación de frecuencia fundamental acompañada de pulsaciones de frecuencia armónica que varía en cada pulsación (2F, 3F, 4F...) y de du-

ración muy corta (menos de 1 meg.). Este sistema permite una imagen gruesa del panorama espacial y a la vez un refinamiento secundario de la escena más próxima, (19, 30).

7.- Adaptaciones olfatorias

- a.- Lóbulos olfatorios muy desarrollados, (45)
- b.- Olfato más desarrollado que lo usual: cavidad nasal grande y adaptada para orientación a larga distancia con olores definidos, (41)
- c.- Olfacción muy sensible. Estos olores tienen significado social a la vez que sincronizan la actividad del murciélago con la planta

8.- Sistema digestivo modificado a una dieta líquida:

- a.- Lengua muy larga, delgada, extensible, en su extremo libre existen papilas setosas y suaves dirigidas hacia atrás. La lengua se puede proyectar hacia afuera y adentro rápidamente. Algunas especies de Leptonycteris, han desarrollado un surco a cada lado de la lengua, desde la punta hasta la mitad, (62), adaptación útil en la ingestión del néctar. Otras especies de Phyllonycterinae han desarrollado un divertículo dorsal en la región naso-faríngea, que opera como un dispositivo de vacío para producir la succión, (56).
- b.- En algunos géneros tal como Hylonycteris, la mandíbula es más larga que la maxila, lo cual sugiere una mejor habilidad para dirigir la lengua hacia la fuente del néctar.

- c.- Insicivos inferiores muy pequeños o ausentes para favorecer el libre deslizamiento de la lengua.
- d.- Surco labial en el labio inferior para movilizar y dirigir fácilmente la lengua.
- e.- Reducción de las coronas de los molares. Esta característica se puede entender como reducción de un molar frugívoro o como el mantenimiento de la condición del molar insectívoro sin el intermedio del desarrollo de un molar masticador.
- f.- Como la masticación y mordida tienen importancia secundaria, los músculos de la masticación son poco desarrollados. Así, el masetero no alcanza en su inserción superior la cresta sagital.
- g.- Los músculos del piso de la boca (porción anterior del geniohioides y milohioides) muy desarrollados. Ambos ayudan en la deglución.
- h.- Gran poder de retracción y extensión de la lengua:
Retracción: esta se ha desarrollado por la inclusión profunda y ventral del esternohioides dentro de la lengua. La inserción inferior de este músculo ha alcanzado el extremo caudal del esternón.
- i.- Elongación: el geniogloso muy desarrollado. Esta función tomó preponderancia sobre la del hiogloso y de los estiloglósos que tendieron a reducirse para evitar movimientos depresores y elevadores de la lengua.

i.- Eliminación de otros movimientos: los músculos que hacen otros movimientos tienden a insertarse a los lados de la lengua para coadyubar en su movimiento hacia adelante y atrás, tal como ocurre con el estilohioides.

O sea, los músculos propios de la lengua y de la masticación se han reducido mientras que los músculos del hueso hioides se han ampliado, cambiado de inserción, siendo el cambio principal la inserción del hiogloso, estenohioides y geniohioides en un cuerpo tendinoso o rafe basihial, colocado inmediatamente ventral del cuerpo del hueso hioides, (62).

j.- Estructura estomacal apropiada para la digestión de grandes cantidades de alimento líquido, (2, 57).

I. Estómago en forma de saco, debido a un mayor desarrollo de la porción ventral.

II. Capas musculares del estómago sin fibras elásticas.

III. Mucosa gástrica con pocas células principales, pero con gran abundancia de glándulas gástricas tubulares.

5. MATERIALES Y METODOS

5.1. Sitios de Trabajo

Las observaciones de campo se llevaron a cabo durante la estación seca de 1972 y 1973, en los siguientes sitios: Ciudad Universitaria, San José; San Antonio de Belén, Heredia; Turrúcares, Alajuela; Orotina, Puntarenas; y Cañas, Guanacaste.

Descripción de las Localidades:

Ciudad Universitaria: en el campus universitario y alrededor quedan todavía algunos árboles de guabo de río como residuo de los cafetales, los cuales sirvieron como población de estudio. El área a 1200 m. de elevación tiene una precipitación de 2280.2 mm y una temperatura media anual de 19.5°C.

San Antonio de Belén: área deforestada donde se localiza el pueblo de San Antonio. Las poblaciones en estudio son un grupo de árboles localizados a la orilla del riachuelo Quebrada Seca, rodeado de cafetales y localizado a unos 2 Km al noreste del poblado. La especie dominante es *I.v. spuria*, que crece mezclada con algunos árboles típicos del bosque Premontano Húmedo. Aunque es nativa en esa región, se le usa secundariamente para sombra de café.

San Antonio de Belén a 900 m. de elevación posee una precipitación aproximada de 2000 mm. (estaciones pluviométricas de Ojo de Agua: 1951, 1 mm. y de San Joaquín de Flores: 2443.7 mm) (54). La temperatura promedio anual para esas estaciones es de 22.5°C y de 23.0°C, (53) respectivamente. La estación seca sigue el patrón del

Pacífico Norte, extendiéndose la lluviosa desde finales de abril a principios de noviembre.

Turrúcares: la población de Inga está localizada a la orilla de la Quebrada Ochomogo, rodeada de potreros y cañales unos 2 Kms al oeste del poblado. El sitio tiene una elevación de 600 m. y una precipitación de 1919.9 mm; una temperatura media anual de 24.1 °C, (53).

En el área de estudio se localizó algunos parches de bosque, pero donde se colectó los murciélagos, el bosque residual está dominado por "guabo de río". La distribución de la lluvia en esta localidad fue semejante a Belén, pero es más ventosa durante la estación seca.

Drotina: valle aluvional muy cálido, con una temperatura media anual de 22.1°C. Se encuentra a 150 m. sobre el nivel del mar y con una precipitación de 2473.0 mm. En esta localidad es común el aguacero monzónico de la tarde, especialmente durante la segunda mitad de la estación lluviosa.

La población localizada de Inga está a unos 5 Kms. al sur del pueblo, a orillas de la Quebrada Carbón, donde se observó algunos parches de transición a Bosque Tropical Húmedo.

Cañas: a 5 Kms. al noreste de la ciudad de Cañas se localizó otra población de guabo de río, a orillas del río Sandillal. El

bosque residual del sitio es un bosque de galería en la zona de vida Bosque Tropical Seco. Sin embargo, I.v. spuria es el árbol dominante. Cañas está a 100 m. sobre el nivel del mar, con una precipitación anual de 1561.9 mm. y una temperatura media anual de 28.50C. Posee el mismo patrón estacional que Belén y Turrúcares, sin embargo la lluvia procede del viento predominante que es el monzón. Durante la estación seca el sitio es muy ventoso, debido al impacto del alivio.

5.2. Recolección de los Murciélagos

Una vez que se localizó en cada sitio la población de I.v. spuria a estudiar, se escogió los árboles que tenían sólo un lado expuesto al campo abierto y enfrente de ellos se colocó las redes de seda de 9 m. de largo por 3 m. de alto, para atrapar a los murciélagos. Estas fueron cambiadas de lugar o de árbol cada noche.

Una vez que los murciélagos eran atrapados en la red, fueron asfixiados mediante la aplicación de presión con los dedos sobre su pecho. A cada uno de los murciélagos capturados se le hizo las siguientes observaciones:

- a.- sexo y estado reproductivo
- b.- presencia de polen. Con un pincel se quita el polen de su pelaje y se deposita en láminas portaobjeto de vidrio, ligeramente untadas de grasa.
- c.- hora de captura.
- d.- lado de la red en que se capturó.

Fueron fijados en solución de formaldehído al 5-10%. A la mayoría de los murciélagos se les determinó el contenido gástrico, conservando las vísceras en alcohol de 70%.

Después de coleccionar 25 murciélagos, los que se atraparon en la red, se les marcó en el dorso con pintura roja y se les puso en libertad. Algunos de ellos fueron recapturados y puestos de nuevo en libertad. Esto se hizo con la finalidad de no sacrificar más murciélagos de lo necesario.

5.3. Observaciones Ambientales

Se usó termómetros del tipo Celsius para llevar a cabo tres registros de temperatura, uno en las ramas bajas del árbol, otro en las ramas altas y un tercero, en uno de los postes de la red de atrapar murciélagos. En algunos casos los valores de temperatura empleados en la preparación de gráficos corresponde a un promedio de cuatro a seis observaciones.

El porcentaje de humedad relativa del sitio se determinó con un higrómetro manual de tipo Taylor, por lo menos en cuatro diferentes puntos del árbol y cerca de la red.

5.4. Dimensiones de las flores de los fenotipos de I.v. spuria

De cada uno de los fenotipos localizados, y de los cuales se discute más adelante, se midió no menos de 25 flores sanas, recién abiertas y correspondientes a varias recolecciones vespertinas, debido que a veces el daño de los visitantes crepusculares es tan gran

de que es muy difícil encontrar flores sin daño alguno.

También se recogió una muestra de flores dañadas por los visitantes del mismo árbol entre las 8 y 10 del día siguiente y se les seleccionó y clasificó el tipo de daño que presentaban.

De cada uno de los fenotipos se recogió polen que se montó en vacelina transparente para ser medido al microscopio.

La abundancia de las flores en algunos de los fenotipos se determinó mediante varias muestras de una área de 25 x 25 cms., tomadas en varios puntos del árbol. Se contó de cada una los distintos estados de desarrollo de las flores.

5.5. Actividad de otros Visitadores

Para observar la actividad de los visitantes se escogió un árbol entero y se contó el número de individuos que llegó a él cada 15 minutos, especialmente cuando se trataba de visitantes grandes tales como los colibríes. En el caso de visitantes pequeños se escogió una sección pequeña del árbol (1 metro cuadrado) y se contó el número de insectos presentes cada 15 minutos y se anotó también el papel desempeñado por cada uno de los visitantes. De todos estos visitantes se hizo colecciones y se los identificó hasta donde fue posible.

5.6. Medición de la producción de néctar

Las flores en que se midió la producción de néctar, distribuídas en todo el árbol, fueron cubiertas, después de medio día, con bolsitas de malín, a razón de una flor por bolsita.

La cantidad de néctar se determinó cada hora o cada treinta minutos, sin quitar la bolsa de tela, con una jeringa hipodérmica graduada en décimas de mililitro. El extremo de la aguja se forró con un capilar suave de polietileno para evitar en lo posible todo daño.

El volúmen de néctar usado como característica para cada feno tipo, y del cual se informa en el cuadro 1, corresponde a la cantidad de agua inyectada en el tubo estaminal, hasta el nivel donde las flores se llenan de néctar.

6. RESULTADOS Y OBSERVACIONES

6.1. Floración

La población de I.v. spuria inicia la floración a finales de diciembre o en los primeros días de enero. El período de floración se inicia inmediatamente después del cambio de las hojas y las ramitas nuevas y terminales desarrollan rápidamente hojas a la vez que se caen las hojas viejas. Cuando el árbol tiene su nuevo follaje, las inflorescencias inician el desarrollo y en esta misma época las ramitas crecen con rapidez.

El período de floración comprende un lapso que va desde enero hasta mediados de abril o inicios de mayo. Sin embargo, al observar el comportamiento de la floración en poblaciones de I.v. spuria, se nota las siguientes características:

- 1.- En las tierras bajas del Pacífico la floración ocurre antes y es más acelerada que en el Valle Central.
- 2.- A la floración principal sigue uno o dos períodos cortos de floraciones de menor intensidad.
- 3.- Algunos fenotipos poseen una floración corta y poco intensa hacia medio año, a finales de agosto o durante el mes de setiembre.
- 4.- La abundancia de la floración es distinta en algunos de los fenotipos, pero se les puede encontrar a todos en flor en el mismo sitio y al mismo tiempo.

5.- La magnitud de la floración y la cosecha es muy variable de año a año. Puede atrasarse o adelantarse. La cosecha producida y el efecto perjudicial de las plagas varía mucho de un año al otro.

A mediados de febrero se observó que la mayoría de los árboles de guabo de río de los alrededores de Cañas, abrían ya las últimas flores de las inflorescencias proximales, mientras que, en Belén, de 18 árboles, sólo 6 de ellos recién abrían sus primeras flores; 2 tenían su floración muy avanzada, y en el resto, las inflorescencias no alcanzaban la mitad de su desarrollo. De 6 árboles observados en San José, sólo se distinguían las inflorescencias jóvenes.

Durante el período de 1972-73, en los primeros meses de la estación seca, la luminosidad fue muy alta y se inició la floración. Posteriormente se presentó 2 o 3 períodos cortos de lluvia, seguidos de nuevo por una intensa luminosidad. En algunos de los árboles se observó yemas florales a finales de marzo, cuando estaban ya maduras las últimas flores. Estas yemas dieron una floración menor un mes después, durante los meses de abril y mayo.

La duración del período de floración en árboles individuales, fue de 10 a 12 semanas. Pero si se consideran los períodos de floración de la estación seca, y si en la primera mitad de la estación lluviosa la precipitación es muy escasa y la atmósfera es despejada, se puede encontrar todavía flores en junio, especialmente en sitios como San José, localizados en el extremo superior de distribución de esta especie.

4.2. Producción de néctar

También se observó que hay diferencia en la forma y tamaño de las flores y de las inflorescencias. Algunos fenotipos tienen inflorescencia de 10 a 15 cm., pero otras no pasan de 5 cm. En el cuadro 4 se presenta la abundancia de inflorescencias y flores para 4 fenotipos de I.v. apuria, en Belén. Algunos tienen pocas flores y otros son de floración muy profusa.

Se observó que el fenotipo número 3, según cuadro 4, es de abundante floración, llegando a desarrollar una cosecha copiosa. El fenotipo Nº 4 también de abundante floración produce una buena cosecha pero esta es atacada por dípteros que producen agallas en los ovarios. Los fenotipos 1 y 2, de pocas flores, presentan una fructificación pobre.

6.2. Producción de Néctar

Las flores de esta especie de Inga son producidas cada día y du-
ran abiertas de 15 a 18 horas. Después de las 10 a 12 horas, las
que se abrirán esa noche presentan una corola abultada y ligeramen-
te abiertas. De mediodía a las 18 horas adquieren su máxima turgen-
cia, siendo el pistilo el último en estirarse. La producción de néc-
tar se inicia entre las 12 y las 16 horas, y finaliza alrededor de
la media noche, según se observa en la figura 2.

Durante la mañana siguiente se puede mencionar tres hechos im-
portantes:

- 1.- Los estambres comienzan a marchitarse y flexionarse hacia aba-
jo. Después del mediodía las flores cambian de color blanco
a marrón o pardo. El pistilo persiste más tiempo y conserva su
color, como ocurre en muchas otras flores.
- 2.- En una cierta proporción las flores aparecen llenas de néctar,
pero en las flores visitadas la cantidad de néctar sobrante es
muy escaso. De una muestra de cincuenta flores del fenotipo
Nº 9 se obtuvo un promedio de 0,002 ml por flor, lo cual equi-
vale a un 1.6% del volumen promedio de néctar de ese fenotipo.
El porcentaje de flores no visitadas durante la noche no se cal-
culó; fue imposible siquiera apreciarlo debido a la abundancia
de otros visitantes que desde muy temprano recogen el néctar
sobrante.
- 3.- En busca del néctar sobrante vienen al árbol una gran cantidad
de visitantes, cuyo principal efecto en la planta es el alto

daño causado a las flores. Esto se observa en el cuadro 6. En el cuadro 7 se detalla la hora de actividad y el tipo de daño causado por los visitantes ocasionales a las flores. Los gráficos de las figuras 6, 7, 8 y 9 muestran para cada uno de los sitios de estudio la relación entre la apertura de las anteras y la marcha diaria de la temperatura, la humedad relativa y las curvas de producción de néctar.

Se observó que en un mismo sitio, la producción de néctar y las visitas de los murciélagos coincidían en el tiempo, sin importar el fenotipo de flor visitada (Fig. 5).

La figura 2 presenta las curvas de producción de néctar para varios sitios con distinta altitud, que muestran un gradiente de producción con respecto al tiempo. Parece que la producción máxima de néctar ocurre más temprano en los sitios de mayor altitud, sin embargo las condiciones del tiempo existentes en varios de los sitios de trabajo, no permitió obtener curvas de néctar que representan un gradiente altitudinal significativo. El único resultado lógico parece ser que el progreso hacia la temperatura máxima diaria ocurre más temprano a mayor altitud. De tal manera que la canzar el nivel de producción de néctar de 0.2 ml/10 flores en cada sitio, presenta un gradiente con respecto al tiempo y a la altitud (Cuadro 3).

En la figura 3 se presenta las curvas simultáneas de producción de néctar para tres de los fenotipos más diferentes morfológicamente.

- 2.- Corola: Aunque en todos los fenotipos es ensanchada, en su extremo presenta dos variaciones significativas:
- a- poco ensanchada, con lóbulos muy pequeños y flexionados hacia abajo, a veces con una contracción en la base de éstos.
 - b- muy ensanchada, los lóbulos grandes, extendidos hacia arriba, se amplían gradualmente desde la base, aunque la presión ejercida por los lóbulos del cáliz la hacen presentar una garganta irregular.
- 3.- Tubo Estaminal: el tubo estaminal es prácticamente uniforme desde la base hasta su extremo superior. Su diámetro y longitud varía de uno a otro fenotipo.
- 4.- Estambres: la única variación importante en estas estructuras es que en unas flores los estambres son más largos que en otras. Es la estructura que aporta más variación en longitud en cada fenotipo.
- 5.- Polen: el polen se presenta en granos compuestos o polinios. El número de componentes en cada polinio varía en 1-3 unidades; el diámetro de los mismos difiere en cada fenotipo. Según Wodehouse (63) el número de granos por polinio es constante en las especies de Inga; el número básico es de 4, pero las distintas especies varían por sus múltiplos desde 8 a 32.
- Los polinios más grandes son más amarillo y se observan fácilmente en el pelaje de los murciélagos; en el cuadro 1 se presenta el diámetro para cada fenotipo.

6.- Pistilo: en su extremo final se ensancha en forma de copa ancha, con su superficie superior ligeramente pegajosa; ahí se recoge el polen del pelaje del murciélago a manera de bisel. En unos fenotipos es más largo que en los otros y puede o no sobrepasar la longitud de los estambres.

6.3.2. Relaciones entre las piezas florales

- 1.- Envoltura del cáliz-corola: cuando el cáliz es más corto que la corola, ésta puede ser mordida o raegada con más facilidad por avispas o colibríes. Una envoltura completa hace resistir a las avispas y aún a los colibríes de perforar la base de la flor. El tomento abundante en el cáliz y corola puede tener un efecto protector ante el mordisco de los insectos.
- 2.- Relación corola-tubo estaminal: tanto los colibríes (Amazilia spp) como los arragres (Trigona spp), prefieren atacar el tubo estaminal en su parte superior y descubierta. De tal manera que si el tubo estaminal está cubierto por la corola, hasta la altura donde este se abre en un pincel de estambres, le da la máxima protección. A veces estas dos envolturas se presentan parcialmente unidas en la base.
- 3.- Diámetro del tubo estaminal: la forma de la boca del tubo estaminal es un factor importante no sólo en la succión del néctar por el murciélago sino también en la protección del mismo. Un tubo ancho favorece la recolección del néctar por el polinizador, pero permite la entrada libre a las abejas y hormigas. Un

tubo angosto no permite entrar a los insectos grandes, y si es-
tos logran penetrar, no pueden salir, muriendo dentro de la
flor. Los arragres pueden morder alrededor de la boca del tubo
para entrar a la flor, si la boca del tubo es ancha; esto se ob-
servó en la especie Trigona corvina.

4.- Relación estambre-pistilo: el que estas dos estructuras sean
largas o cortas tiene poca importancia para la polinización,
pues se flexionarán más o menos sobre el murciélago, al tratar
éste de succionar el néctar del tubo estaminal. Si tiene im-
portancia que el pistilo sea más largo o igual que los estam-
bres. Un pistilo más largo no se poliniza con pólen de la mis-
ma flor, pero uno de la misma longitud deberá tener un mecanis-
mo de incompatibilidad sexual para favorecer la polinización
cruzada.

6.4. Tipos de visitantes

Los visitantes de I.v. apuria son de dos clases: polinizadores
y no polinizadores.

6.4.1. Polinizadores:

Los polinizadores se denominan primarios cuando llevan a cabo en
forma satisfactoria y regular la polinización, y secundarios si even-
tualmente polinizan las flores, pero en función es más accidental
que efectiva. El polinizador primario de esta especie de Inga es
el murciélago Glossophaga soricina.

En la observación de los polinizadores primarios el principal problema es obtener una muestra representativa de los murciélagos, para determinar la frecuencia de sus visitas a las flores. Sólo en aquellos árboles con las ramas bajas donde la copa está cubierta por un lado y expuesta por el otro, es posible hacer una colección representativa de los polinizadores. En la figura 5 se presentan las curvas de actividad de los murciélagos para los sitios de Cañas y Belén. La primera curva corresponde a una noche de oscilación térmica normal y la segunda, a una noche en que la oscilación térmica fue muy interrumpida.

El inicio de la visita de los murciélagos ocurre cuando la cantidad de néctar producida es de 50 a 75% de la capacidad productora de la flor, y cuando el polen está expuesto en las anteras. De 27 murciélagos capturados, sólo 2 lo fueron antes de la eclosión de las anteras.

Se observó también que el inicio de la visita de los murciélagos era más temprano en San José que en Cañas, lo cual sugiere un gradiente térmica altitudinal de actividad en los polinizadores y en las funciones florales. Es decir que, las mismas condiciones ambientales que disponen la flor para la polinización, afectan la actividad de los murciélagos y se origina así un sistema sincronizado planta-animal. Los murciélagos entran en actividad cuando se ha producido un porcentaje de néctar de 50 en Belén, Heredia, 55 en

Turrúcares, Alajuela y de 74 en Cañas, Guanacaste.

Los polinizadores secundarios son visitantes cuya hora de actividad se traslapa con la de los murciélagos u ocurre en los extremos de la curva de producción de néctar. Este grupo incluye a dos especies de mariposas de Sphingidae. Este tipo de polinizador presenta cierto grado de adaptación correlacionado al de los polinizadores primarios o murciélagos, ya que, los síndromes de esfingofilia y de quiropterofilia se traslapan en algunos aspectos. Evolutivamente, la quiropterofilia ha derivado de las flores adaptadas para mariposas nocturnas o de las flores adaptadas para aves (45).

6.4.2. No polinizadores

Estos animales se clasifican en ladrones y parásitos.

En el cuadro 7 también se presenta la hora de actividad y las funciones de los visitantes que no son polinizadores, esto es, los ladrones o consumidores antófagos. Por otra parte, el cuadro 6 muestra, el tipo de daño que ocasiona cada uno de estos visitantes. Contrario a los visitantes que hacen daño a las flores, están los ladrones que llegan a recoger el néctar sobrante, aunque sin consecuencias positivas directas en la polinización. No hay ladrones de polen.

Todos los ladrones de néctar se pueden clasificar en varias categorías, según sea su forma de extraer esta sustancia de las flores.

1.- Recolectores

Recogen el néctar sin causar ningún daño a las flores. Son el tipo de visitantes que pueden tener algún beneficio secundario para la especie que visitan. En esta categoría están las abejas de los géneros Centris, Ptiloglossus, Apis, Xylocopa, así como las mariposas y moscas de diversos grupos. Su principal característica es presentar una trompa suave, ser diurnos visitando las flores temprano en la mañana o en el atardecer. Son simplemente recolectores de néctar.

2.- Consumidores

Recogen el néctar y causan algún daño a las flores. Este puede oscilar entre una simple ruptura o perforación de las envolturas florales, hasta la destrucción total de las flores. Los zorros, el murciélago Phyllostomus discolor, los colibríes, avispas, aragres, abejones y hormigas, son de esta categoría.

3.- Microrrecolectores

Son insectos muy pequeños que viven dentro de las flores alimentándose del néctar; vuelan de flor en flor o se movilizan de una rama a otra. Se incluyen aquí principalmente a los Thysanoptera y los Coleoptera de las familias Mordellidae y Bruchidae. Estos insectos son eventualmente ingeridos por los murciélagos, al extraer el néctar de las flores.

Parásitos: son todos aquellos insectos cuyas larvas se desarrollan en los brotes florales o en las flores. Incluye tres grupos de insectos: larvas de dípteros que provocan agallas a partir del ovario (familia Cecidomyiidae). Larvas de mariposas que taladran el ovario o roen el interior del tubo estaminal (Lycaenidae, género Thecla). Pupas de microhimenópteros, cuyos adultos perforan los brotes florales al salir. Salen cuando la flor está a punto de abrirse, y causan la caída de gran cantidad de brotes (Familia Eurytomidae).

6.5. Relaciones entre los visitantes y la planta

Esta especie de Inga presenta una gran variedad de tamaños de flores (cuadro 1). Algunos de los fenotipos florales se presentan con una amplia distribución mientras que otros son más restringidos. Dado que la especie es de amplia distribución no se encuentra los mismos visitantes en todos los sitios. Si se compara dos sitios, se puede tener una idea de la variación de los visitantes y la función que hace cada uno de ellos.

El cuadro 7 muestra que en Cañas, durante el día las flores fueron visitadas por 10 especies de mariposas, 3 de colibríes, 2 de abejorros o chiquizás de los géneros Eulaema y Xylocopa. Durante la noche los visitantes fueron un esfíngido o mariposa nocturna, el zorro de balsa (Caluromys derbianus) y 2 especies de murciélagos del género Glossophaga. En Turrúcares las mariposas no fueron abundantes, pero sí las abejas de los géneros Centris (Anthophoridae), Ptiloglossus (Collitidae) y Trigona (Apidae). La especie Trigona corvina es voraz. También se observó en este mismo sitio varios abejo

nes y hormigas. En ambos lugares fue abundante la abeja de casti-
lla Apis melifica, las avispas de los géneros Polistes y Polybia,
así como las hormigas del género Crematogaster. El murciélago
Phyllostomus discolor fue capturado en Belén.

De todos los visitantes anteriormente mencionados, se seleccio-
naron los más relacionados con la producción de néctar, con la ante-
sis y con el número de flores abiertas. La actividad de dichas es-
pecies se muestra en la figura 4.

El cuadro 2 muestra las dimensiones de la cabeza o rostro, así
como la lengua, proboscis o pico, relacionados con la estructura
floral. Se consideró la lengua protracta ya que así tiene efecti-
vidad en la función polinizadora. El tamaño de los animales y su
comparación con los dispositivos para la polinización fue el carác-
ter para seleccionarlos como posibles polinizadores. En el cuadro
1 se presenta las dimensiones florales que tienen importancia con
la estructura de los polinizadores.

Se practicó también un análisis del tubo digestivo de los verte-
brados capturados. A un zorro de balsa se le encontró polen y es-
tambres de I.v. spuria, polen de balsa y otros granos no identifica-
dos. El contenido del tubo digestivo de 24 murciélagos de la espe-
cie Glossophaga soricina se resume a continuación: 5 murciélagos
presentaron restos de insectos no identificados; 15 con escamillas
de microlepidópteros, 4 con tisanópteros; 17 con granos de polen y
9 con huevos de nemátodos. Ningún murciélago presentó el tubo di -

nestivo vacío. Un 8,3% no presentó insectos de ninguna clase; 29,2% careció de polen. En ninguno de ellos se observó polen de Inga. El 10% de los murciélagos, 3 de los 30 atrapados en una noche, fue de tres especies distintas: Glossophaga commissarisi, Carollia perspicillata y Artibeus jamaicensis. Los murciélagos cuyo tracto digestivo contenía polen fueron 17, de los cuales 11 tenían sólo un tipo de polen y 6 con 2 a 4 tipos. Sólo 9 murciélagos portaron polen de Inga en su pelaje. En total se encontró polen de cinco especies de plantas.

Orden	Familia	Especie	Número de individuos	Porcentaje	Presencia de insectos	Presencia de polen	Presencia de <u>Inga</u>
1	10.5	13.3	11.5	38.3	100.0	100.0	100.0
2	11.9	17.0	17.5	58.3	100.0	100.0	100.0
3	12.1	15.0	11.8	39.3	100.0	100.0	100.0
4	7.5	15.8	16.6	55.3	100.0	100.0	100.0
5	14.5	18.2	24.2	80.7	100.0	100.0	100.0
6	8.5	11.7	11.9	39.7	100.0	100.0	100.0
7	12.0	12.8	14.4	48.0	100.0	100.0	100.0
8	9.8	10.8	10.2	34.0	100.0	100.0	100.0
9	8.1	10.6	10.2	34.0	100.0	100.0	100.0
10	7.5	10.5	10.5	35.0	100.0	100.0	100.0
11	6.7	10.5	11.5	38.3	100.0	100.0	100.0

Cuadro 1. Dimensiones promedio en mm. de los órganos florales de importancia en la polinización para los fenotipos localizados de Inga vera subsp. spuria.

Fenotipo	Long. cáliz	Long. corola	Long. tubo es-taminal	Diámetro tubo es-taminal	Diámetro corola	Volumen tubo es-taminal	Long. pistilo	Long. estambres	Diámetro polinos (μ)
1	10.5	19.0	18.1	4.85	8.70	0.180	69.8	71.1	108.0
2	7.9	17.0	17.9	3.68	5.75	0.110	69.9	70.0	129.6
3	9.5	15.7	18.1	4.36	7.23	0.130	73.8	76.3	113.6
4	7.5	15.9	16.4	3.72	5.99	0.074	71.9	59.0	112.0
5	9.5	18.2	24.1	4.32	8.07	0.196	91.6	83.5	126.4
6	8.5	11.0	11.9	3.77	6.82	0.096	63.6	70.4	117.6
7	10.0	17.6	18.8	4.49	7.86	0.161	77.6	85.5	130.4
8	9.8	19.6	20.2	4.25	6.83	0.116	63.6	66.4	121.6
9	8.1	16.4	14.2	4.12	7.24	0.128	66.6	85.0	107.0
10	7.5	12.5	12.9	4.33	6.75	0.067	62.6	79.9	137.6
11	6.7	16.3	18.5	3.23	4.72	0.046	78.0	86.4	111.2

Cuadro 2. Visitadores más comunes de *I.v. spuria* y sus dimensiones anatómicas (mm) de importancia en la recolección de polen y néctar.

ESPECIE	HOCICO O CULMEN	LENGUA O PROBOSCIS
<u>Glossophaga soricina</u>	8	13.5
<u>Glossophaga commissarisi</u>	9	14.0
<u>Amazilia rutila</u>	21	13.0
<u>Amazilia saucerroti</u>	18.2	13.0
<u>Amazilia tzacatl</u>	19.8	13.0
<u>Eulaema cingulata</u>	--	23.0
<u>Xylocopa fimbriata</u>	--	27.0
<u>Sphinx sp.</u>	--	55.0

Cuadro 3. Variación de la antesis en las flores de *I.v. spuria* en relación con la altitud.

Localidad	Antesis	Hora para alcanzar 0.2 cc. de néctar	Altitud (m.)
Ciudad Universitaria	18:30	11:00	1200
Belén	19:00	13:00	900
Turrúcares	19:30	15:00	600
Orotina	20:00	16:00	150
Cañas	20:30	17:00	150

Cuadro 4. Potencial reproductivo para los distintos estados de desarrollo de cuatro fenotipos de I.v. *spuria* con base en muestras de área 25 x 25 cms de follaje continuo.

Fenotipo	Inflorescencias (NR)	Brotos de inflorescencias	Cicatrices florales.	Brotos florales	Flores	Total	Promedio
1	101	30	185	552	0	737	7.29
2	123	42	92	987	13	1092	8.87
3	49	12	58	465	3	523	10.67
4	134	46	319	1424	10	1723	13.08

Cuadro 5. Relación entre la cantidad de néctar extraído por los visitantes crepusculares y el disponible a los visitantes nocturnos, con relación al total producido por flor.

FENOTIPO	CANTIDAD DE NECTAR	TARDE		NOCHE	
		EXTRAIDO	DISPONIBLE	EXTRAIDO	DISPONIBLE
1	ml	0.075	0.100	0.005	0.245
	%	17.6	23.5	1.1	57.6
2	ml	0.080	0.080	0.196	0.264
	%	12.9	12.9	31.6	42.6
3	ml	0.127	0.314	0.128	0.170
	%	17.1	42.4	17.3	23.0
4	ml	0.319	0.328	0.378	0.530
	%	20.5	21.0	24.3	34.1

Cuadro 6. Daño causado a los diversos fenotipos de I.v. spuria por cada uno de los ladrones de néctar, parásitos, enfermedades y otras causas.

Fenotipo	Parte dañado	Synoe-ca	Amazi-lia	Trigo-na	Caluro-mys	Cecido-myli- pase	Hongos	Defor-mes	Otros	Sanas	% Sanas
1	E.P.	0	62	7	0	0	0	0	0	7	54.6
	** P.	0	0	70	0	2	0	2	4		
2	E.P.	2	144	3	5	0	0	0	0	1	0.6
	P.	0	0	8	1	0	0	0	0		
3	E.P.	0	12	15	14	0	1	0	0	21	87.6
	P.	0	0	8	1	0	0	0	0		
4	E.P.	0	0	0	0	45	0	0	0	81	55.6
	P.	0	0	0	2	19	0	0	0		
5	E.P.	54	81	16	3	2	0	0	0	15	13.1
	P.	1	0	0	4	8	0	7	0		
6	E.P.	14	0	15	2	6	0	0	0	7	12.5
	P.	1	0	3	0	2	0	0	0		
7	E.P.	5	1	4	4	0	0	0	0	2	12.5
	P.	0	0	00	0	0	0	0	0		
8	E.P.	2	1	26	0	1	4	0	0	16	37.2
	P.	8	0	0	2	0	0	7	0		
9	E.P.	22	5	52	11	0	0	0	0	18	16.2
	P.	0	0	0	0	0	0	4	0		
10	E.P.	27	11	18	13	8	3	0	0	27	44.2
	P.	46	0	7	3	34	0	0	0		
11	E.P.	1	6	29	0	37	1	0	0	46	33.3
	P.	12	0	4	0	11	0	0	0		

* Daño extrepistilar

** Daño pistilar

Cuadro 7. Comportamiento y horas de actividad de los Visitadores de Inga vere subsp. spuria

Especie	Hora	Lugar	Comportamiento
Papilionidae			
<u>Papilio crespontes</u>	10 a 11	G	Succiona néctar residual. Se posan de lado del tubo estaminal sin tocar las anteras.
<u>Papilio polychroma</u>	9 a 14	G-0-T	
Pieridae			
<u>Phoebia sennee</u>	9 a 13	G,0,T,B.	Estas dos familias se posan de lado o hacia la boca del tubo estaminal. Al igual que los <u>Papilio</u> spp. sus visitas son ocasionales. La única especie que es más constante y con una población grande es <u>Anteos</u> .
<u>Phoebia</u> sp.	10 a 11	G	
<u>Anteos clorinde</u>	9 a 11	G	
Hesperiidae			
<u>Astraptes</u> sp.	8 a 10	G	
Sphingidae			
<u>Sphinx</u> sp.	18 a 23	G,0,T,B.	Por su tamaño y forma frontal de arriba pueden tocar los estambres. Son pocos los observados, y a los especímenes colectados no se les observó polen.
Noctuidae			
	19 a 23	B	Pequeña mariposa de trompa larga; se posa de lado a la corola y succiona el néctar.
Chrysomelidae			
Especie rojo-negro	7 a 9	T	Este pequeño abejón camina entre los estambres; a veces los corta y los come. Puede comer brotes foliares.

Especie	Hora	Lugar	Comportamiento
Especie verde metal	15 a 18	T	Entra al tubo estaminal y pasa ahí el tiempo.
Curculionidae	14 a 16	T	Los gorgojos entran al tubo estaminal y posiblemente toman el néctar pues no dejan huellas de morder.
Formicidae			
Especies pequeñas	6 a 16	G, O, T, B, C. U.	Estas hormigas entran y salen del interior de la flor sin romper; se les observa alineadas alrededor del tubo estaminal.
Especies grandes	15 a 24	T, B.	Entran de frente en el tubo estaminal y llegan hasta el fondo. Algunas de ellas no pueden retroceder y mueren dentro de la flor.
<u>Atta</u> sp	Diurna o Nocturna	T, B.	Las zompopas fabrican galerías cerca a las poblaciones de <u>Inga</u> y llevan a ellas las flores en cualquier estado de desarrollo.
Vespidae			
<u>Polistes</u> sp.	6 a 10 15 a 18	G, O.	Estas avispas se posan en la boca del tubo estaminal y toman algún néctar.

Especie	Hora	Lugar	Comportamiento
<u>Synoecca</u> sp.	6 a 18	G, O, T, B, C. U.	La avista quitarrera inicialmente se posa en la boca del tubo estaminal y toma néctar, luego baja, se coloca de lado y muerde las envolturas florales para extraer más néctar. Otras veces se le observa extraer larvas de insectos que pasan o viven dentro del tubo estaminal.
Apidae			
<u>Xylocopa fimbriata</u>	7 a 10 15 a 18	G, T.	Los chiquizás vuelan a la flor y se posan de lado en el tubo estaminal y succionan el néctar residual.
<u>Eulaema cingulata</u>	7 a 10 15 a 18	G	Al igual que las <u>Xylocopa</u> visitan las flores cuando la cantidad de néctar residual es alta. Registran detenidamente toda la planta.
Anthophoridae	5:30 a 7		
<u>Centris</u> sp.	16 a 18	T	Vuelan rápidamente sobre las ramas y raramente se les ve posarse sobre las flores.
<u>Apis mellifica</u>	5:30 a 18	G, O, T, B, C. U.	Arriban al tubo estaminal de frente y succionan el néctar. Cuando el nivel baja en la flor aprovechan los agujeros que hace <u>Synoecca</u> para extraer más néctar.

Especie	Hora.	Lugar	Comportamiento
---------	-------	-------	----------------

<u>Trigona corvina</u>	6 a 10 14 a 18	T, B	<p>Varias especies de arragres llegan esporádicamente a las flores, pero la especie mencionada se caracteriza por cortar las piezas florales hasta dejar sólo el cáliz y los nectarios. Otras veces sólo hace un hueco circular en la base de los estambres.</p>
------------------------	-------------------	------	--

Trochilidae

Amazilia spp.

G, T, O, B, C, U.

6:30 a 10
16 a 18

Los colibríes de este género pueden succinar el néctar arribando el tubo estaminal de frente, pero sin tocar los estambres. Otras veces rompen el tubo estaminal y en otros casos éste y la corola. La perforación es un agujero en la base de la flor o una rajadura a lo largo de toda la flor, que en algunos casos alcanza a dañar el ovario. Cada individuo defiende un territorio durante la mañana, cuando hay poco néctar en las flores; no así en el crepúsculo cuando la producción de néctar es mayor.

Especie	Hora	Lugar	Comportamiento
Vireonidae			
<u>Hylophilus decurtatus</u>	15 a 17	C, T, O, B, C. U.	Se le observó esporádicamente revolotear entre las ramillas e introducir el pico en algunas flores.
Icteridae			
<u>Icterus galbula</u>	6 a 7 13 a 17	B,	El cacique, en grupos de hasta 15 individuos recorre todas las ramas y ramitas del árbol. Maniobran en las ramitas terminales e inclinan su cabeza para lograr introducir el pico en las flores. Tratan de visitar todas las flores, al mismo tiempo y en forma sistemática, como lo hacen los colibríes. Recogen néctar y posiblemente algunos insectos. Algunos individuos pasan la noche en el mismo árbol.
Cidelphidae			
<u>Caluromys derbianus</u>	19 a 23	G, B.	El zorro de balsa pasa de un árbol a otro. Se cuelga de sus patas posteriores y con las manos se acerca las

Especie	Hora	Lugar	Comportamiento
Phyllostomatidae			
<u>Phyllostomus discolor</u>	19	B	flores al hocico. Mastica las flores sin despegarlas de la inflorescencia o corta los estambres y el pistilo sin llegar a morder el resto de la flor.
<u>Glossophaga soricina</u>	19 a 24	G, T, O, B, C. U.	Se atrapó un espécimen con la boca llena de anteras. Gran cantidad de murciélagos se vio cernerse ante las ramas del árbol. Se acercan a las flores y en un tiempo muy corto la visitan. <u>G. commissarisii</u> se atrapó en las redes rara vez.

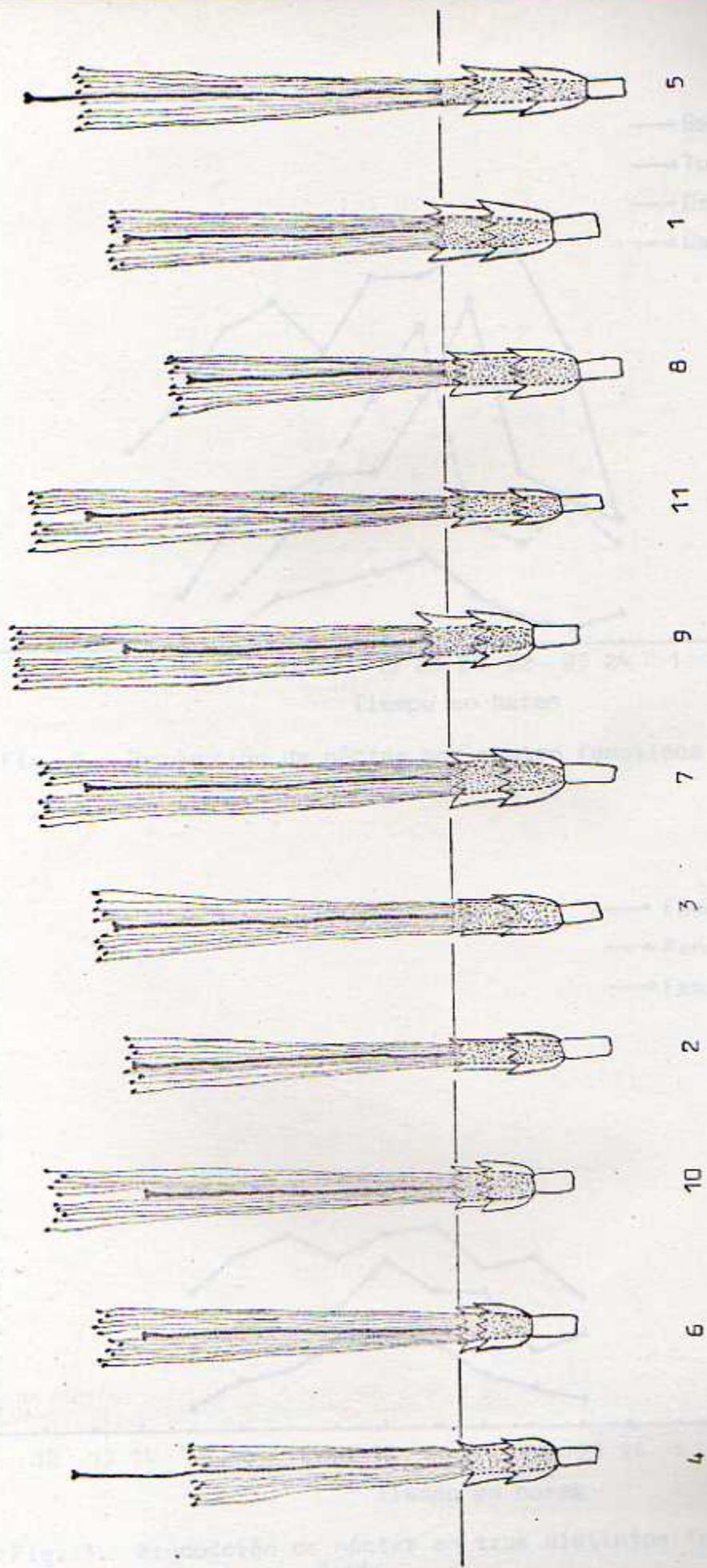


Fig. 1. Dimensiones de la flor a tamaño natural de los fenotipos de I.v. spuria, referidos a nivel de la boca del tubo estaminal y usando una forma generalizada para todos los verticilos florales.

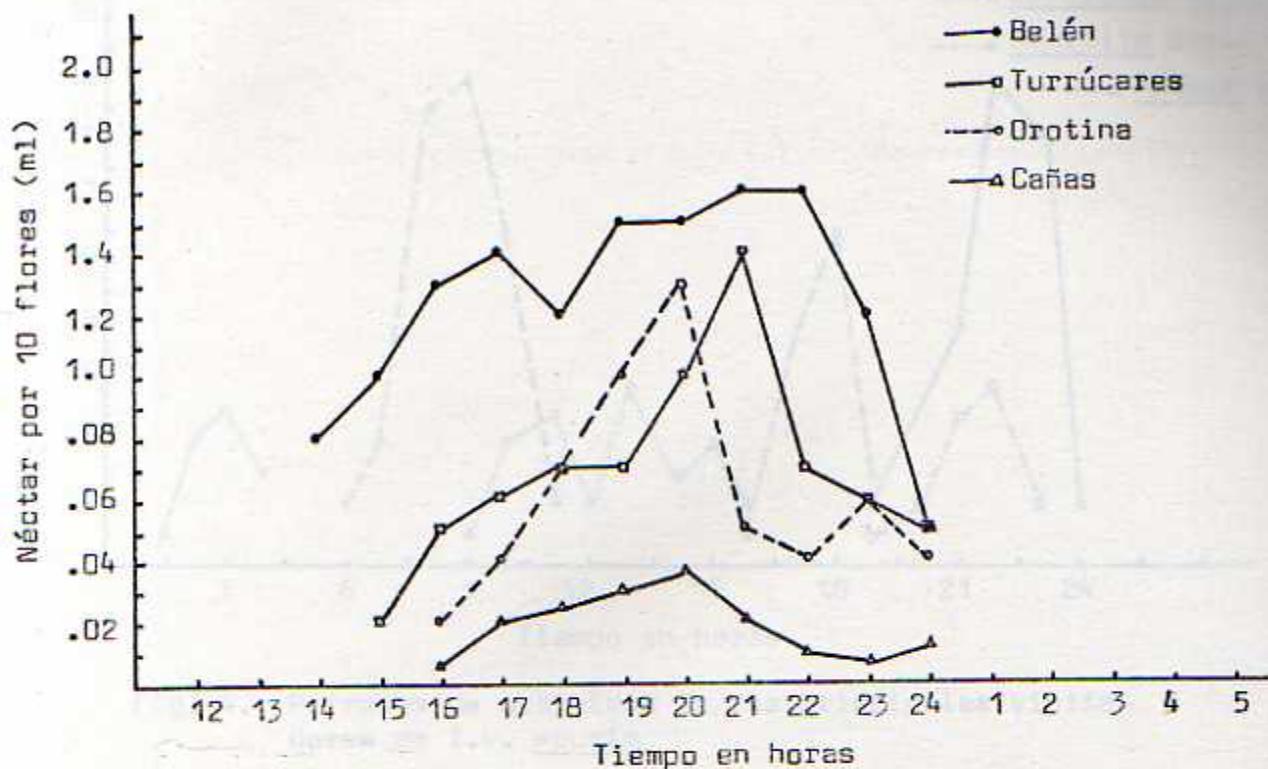


Fig. 2. Producción de néctar por cuatro fenotipos en localidades de distinta altitud.

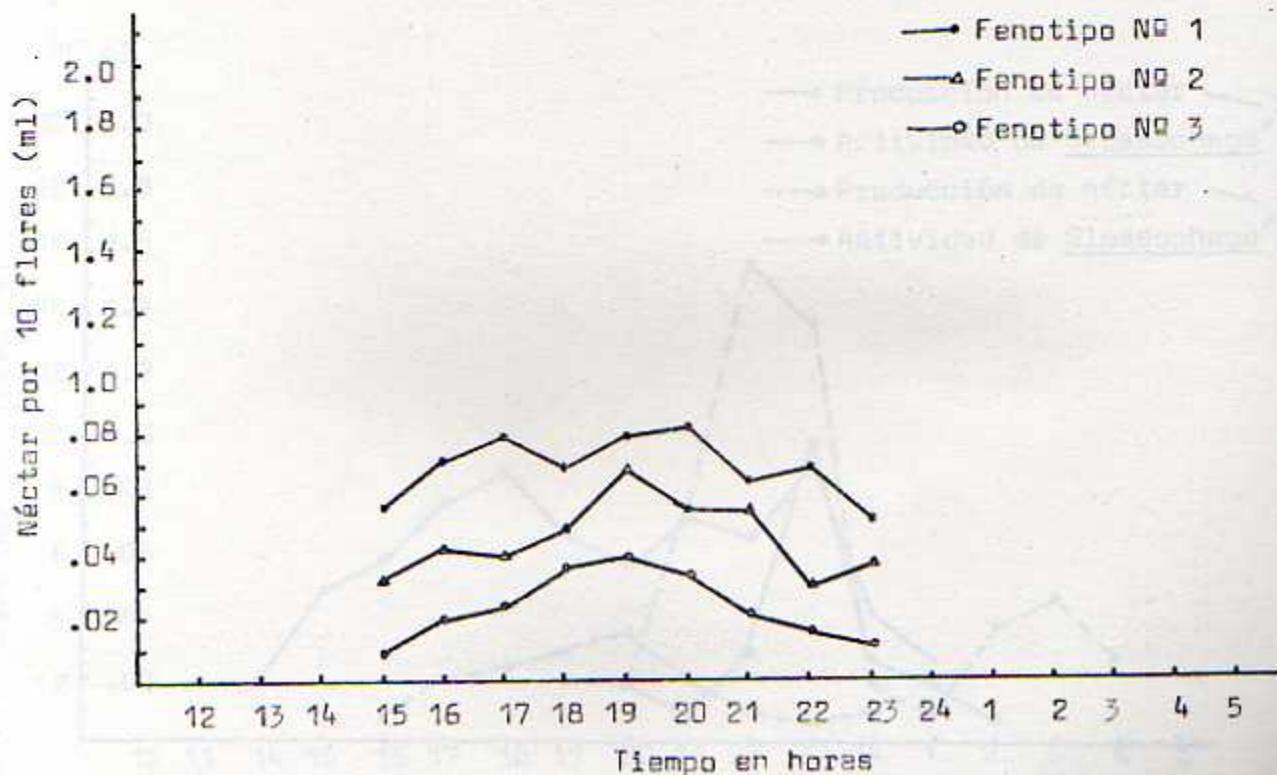


Fig. 3. Producción de néctar en tres distintos fenotipos localizados en Belén.

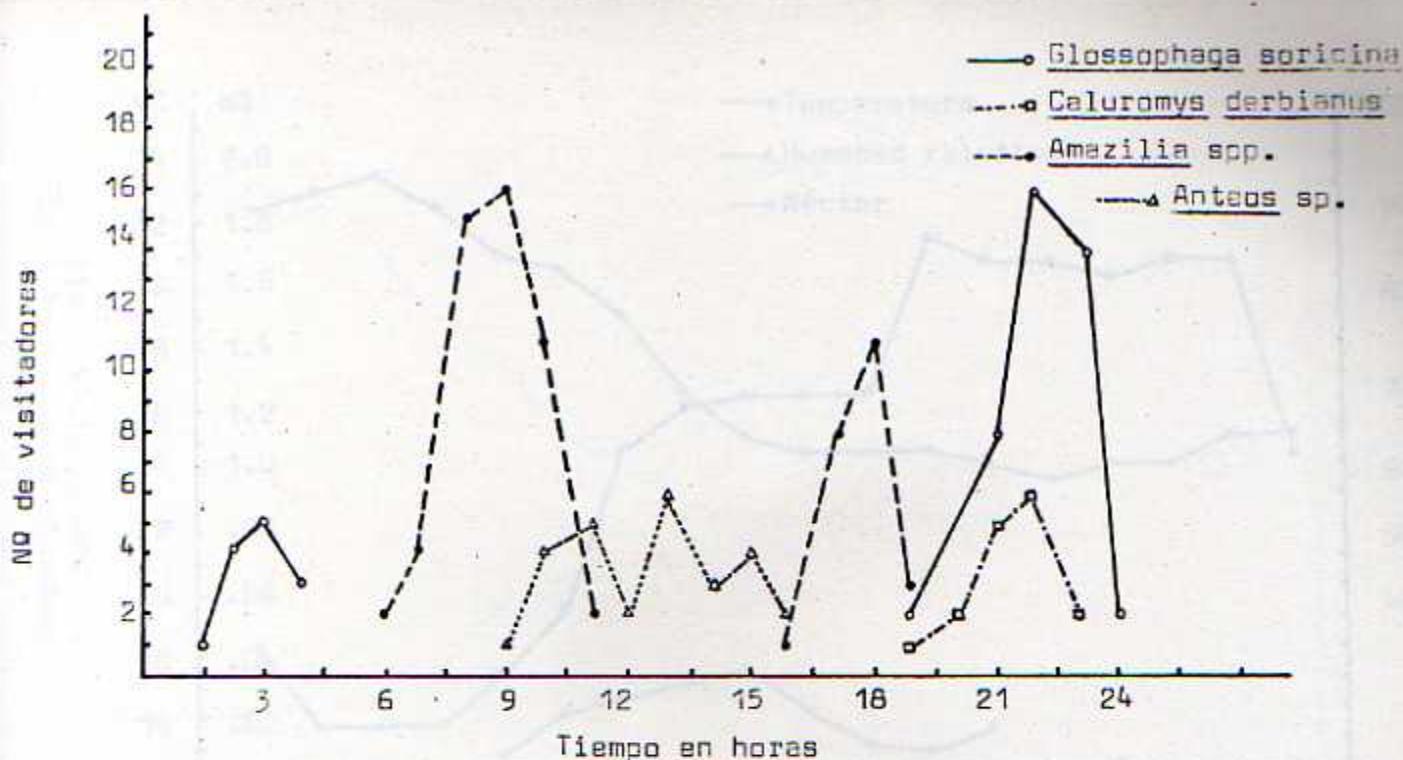


Fig. 4. Patrones de actividad de los principales visitantes de *I.v. spuria*

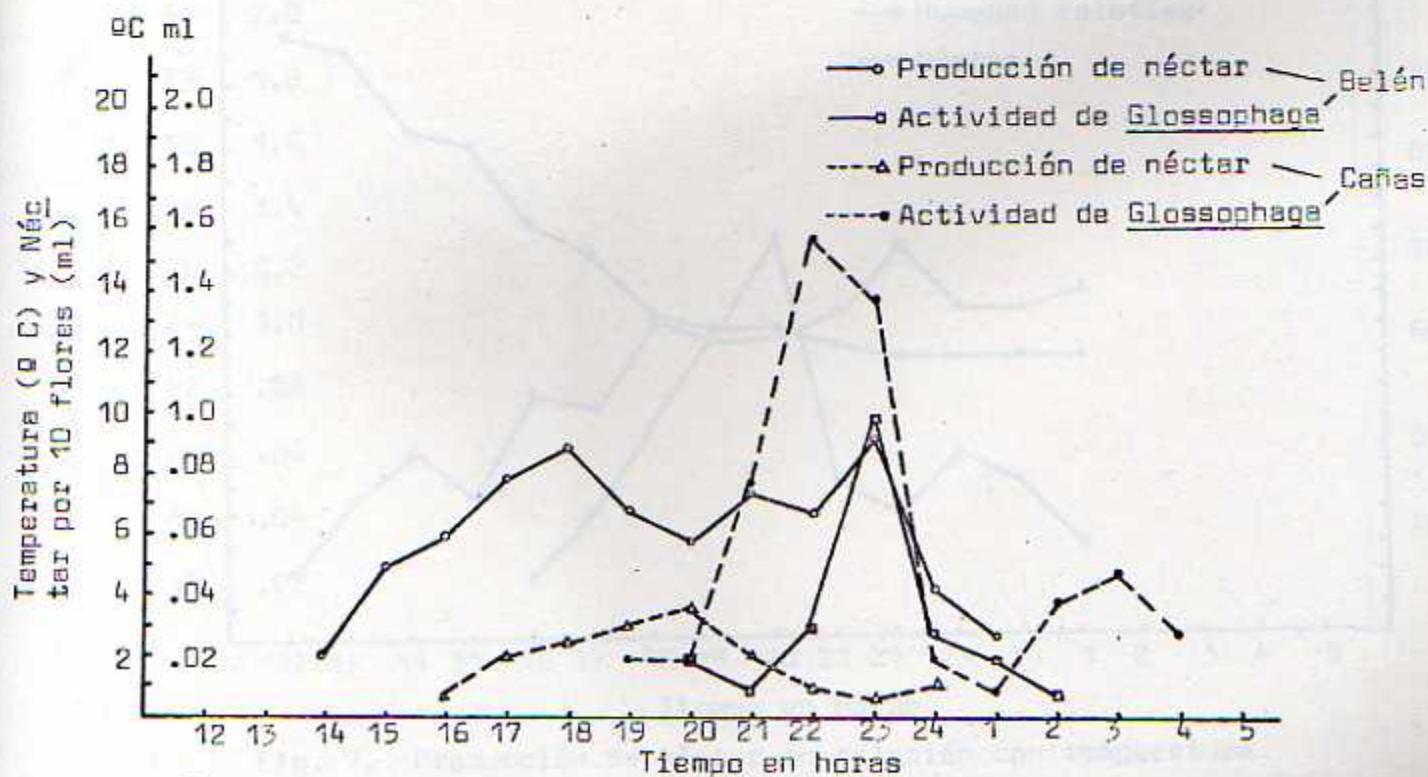


Fig. 5. Relación entre la actividad de los murciélagos y la producción de néctar en Cañas y Belén.

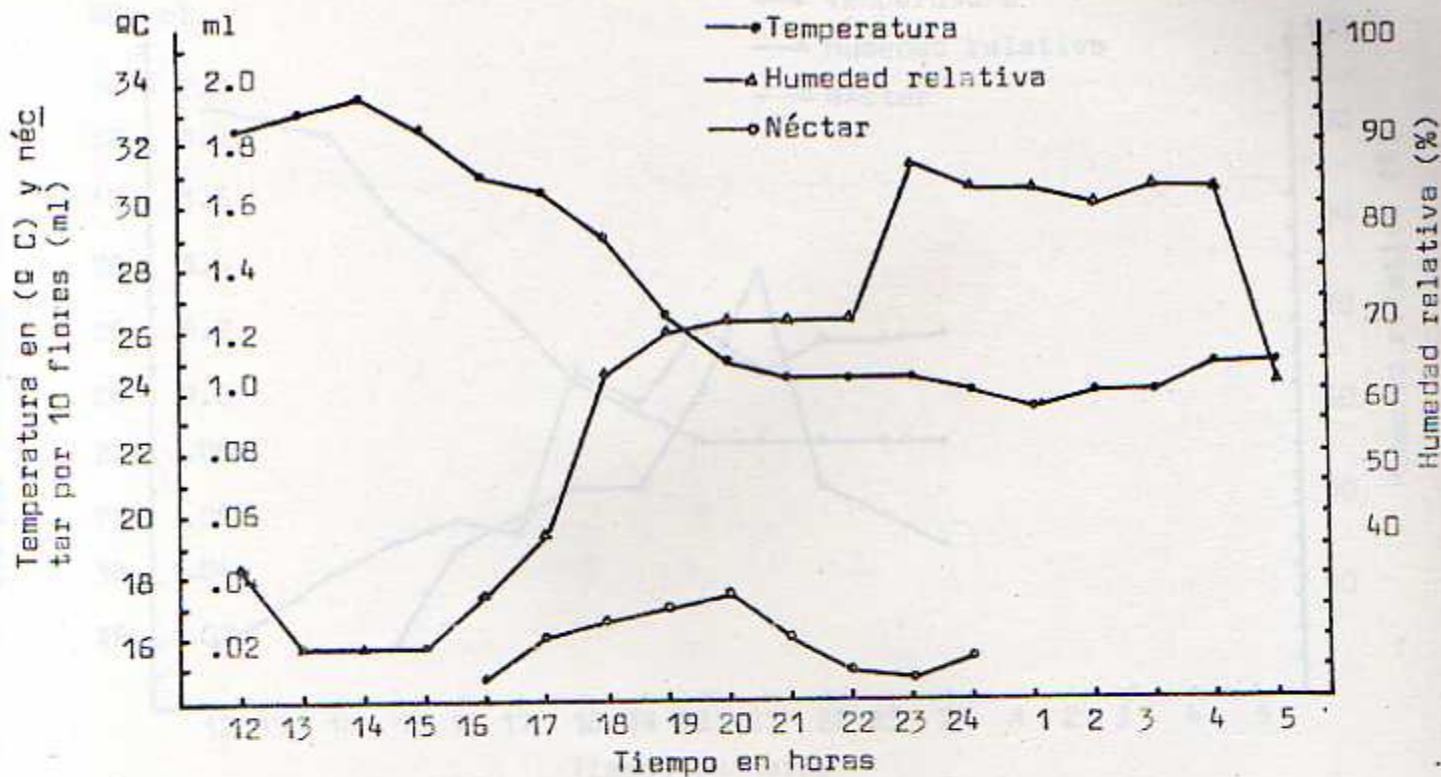


Fig. 6. Producción de néctar en relación con temperatura y humedad relativa en Cañas.

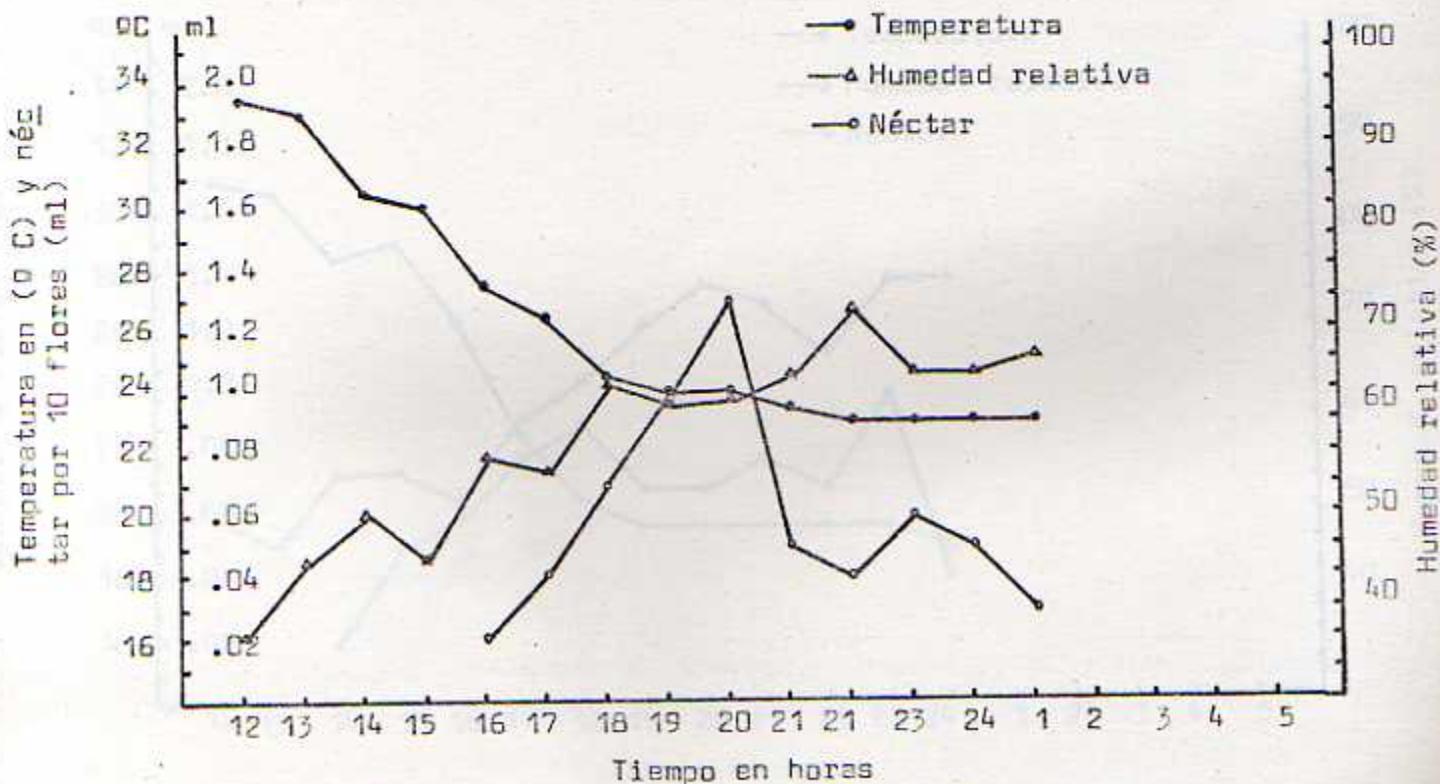


Fig. 7. Producción de néctar en relación con temperatura y humedad relativa en Orotina.

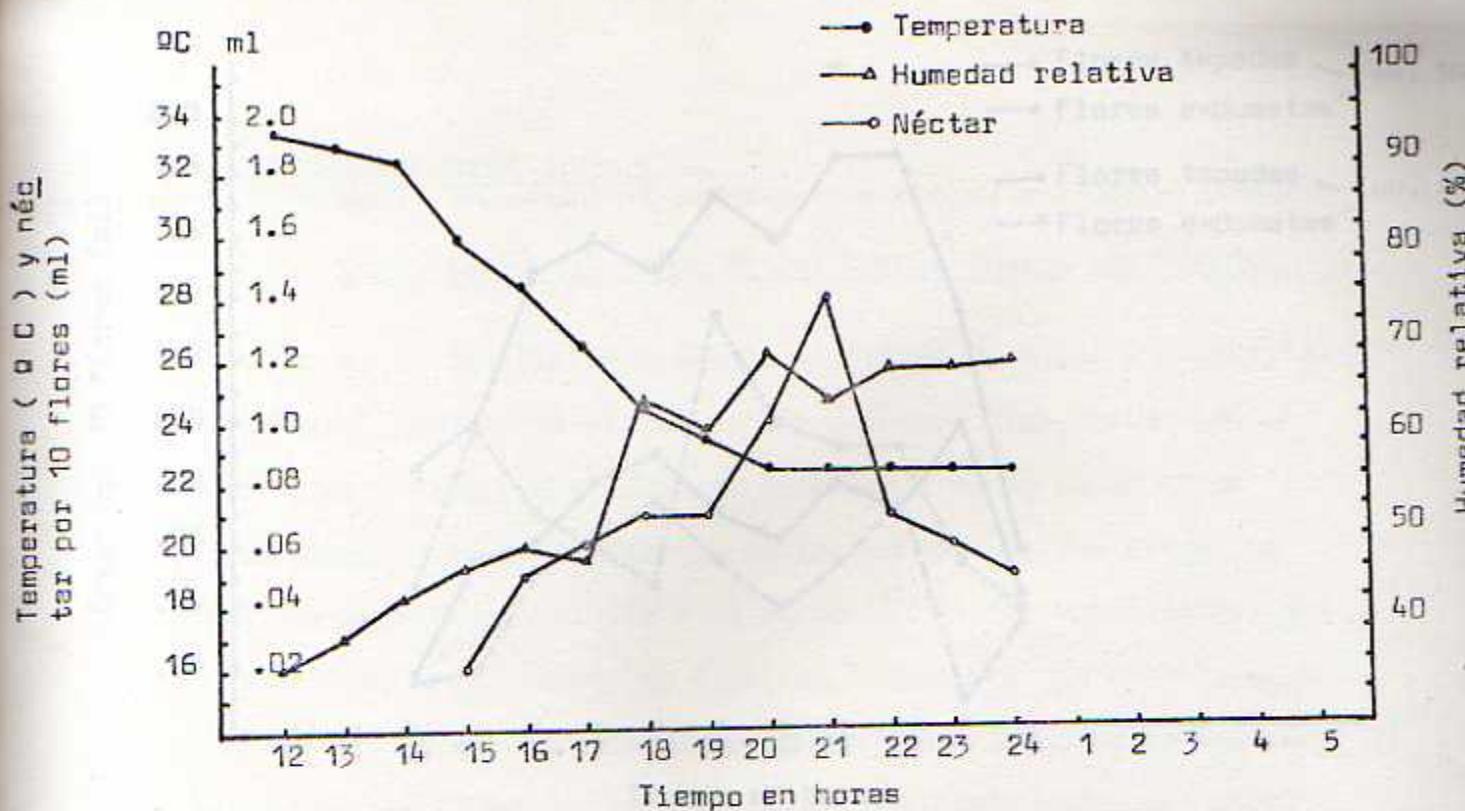


Fig. 8. Producción de néctar en relación con temperatura y humedad relativa en Turrúcares.

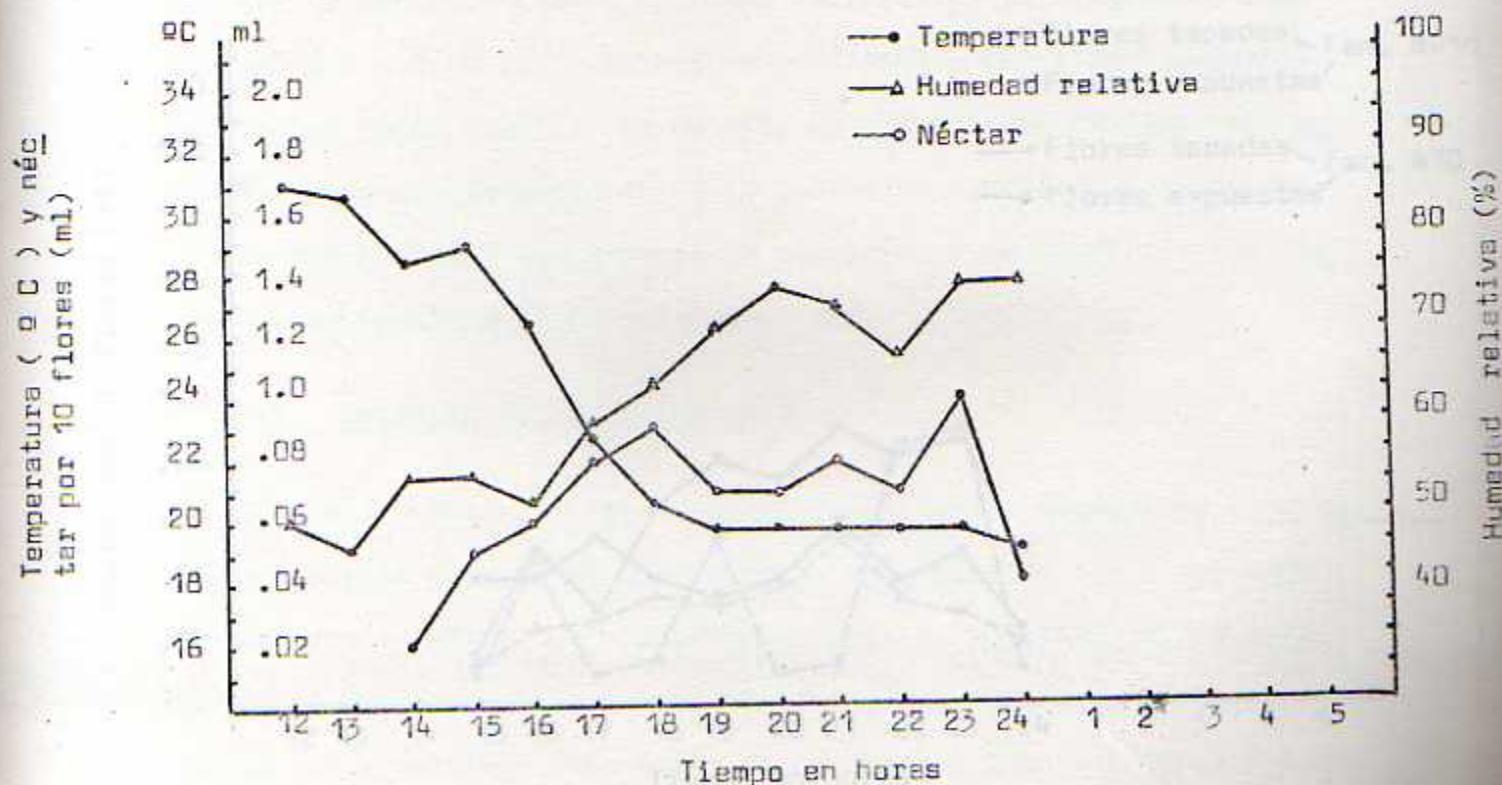


Fig. 9. Producción de néctar en relación con temperatura y humedad relativa en Belén.

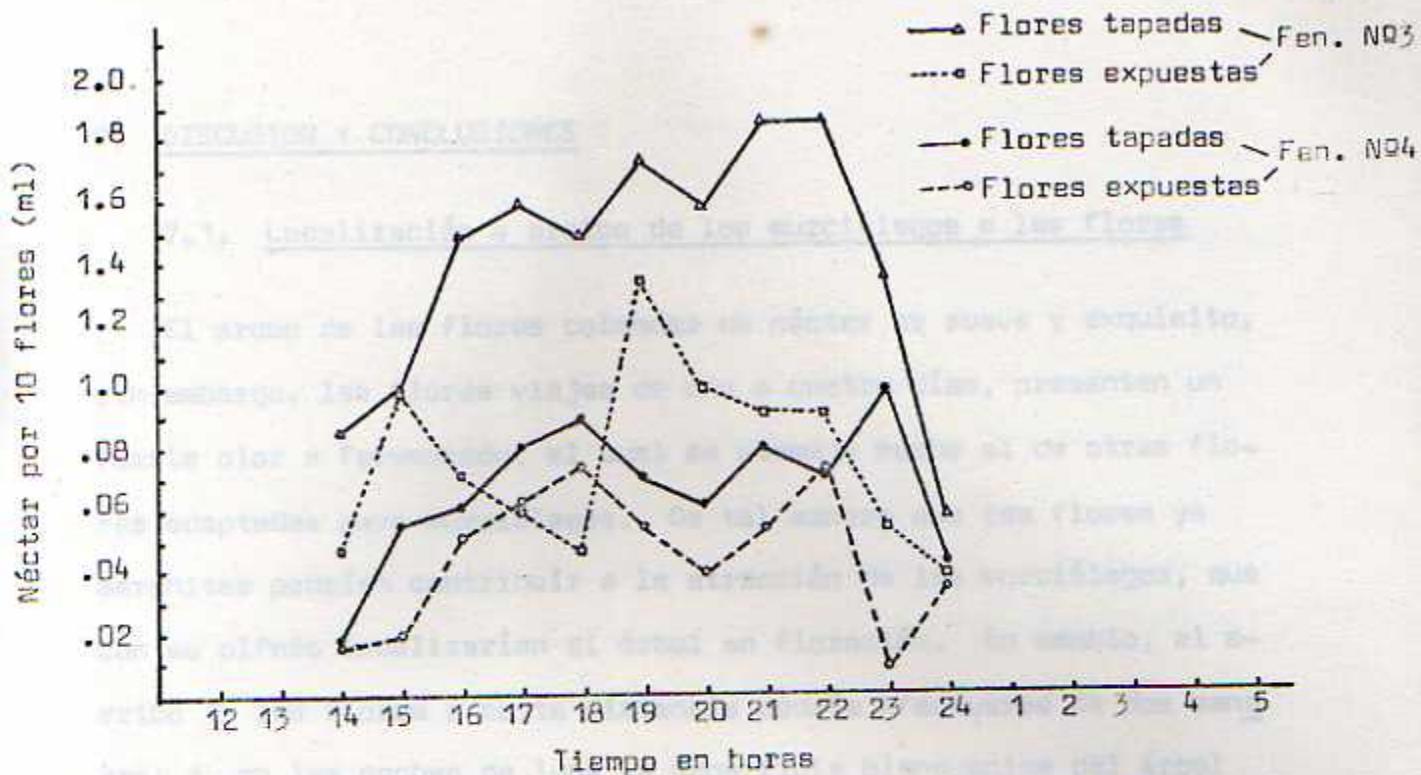


Fig. 11. Producción de néctar en flores expuestas y tapadas a los visitantes en Belén.

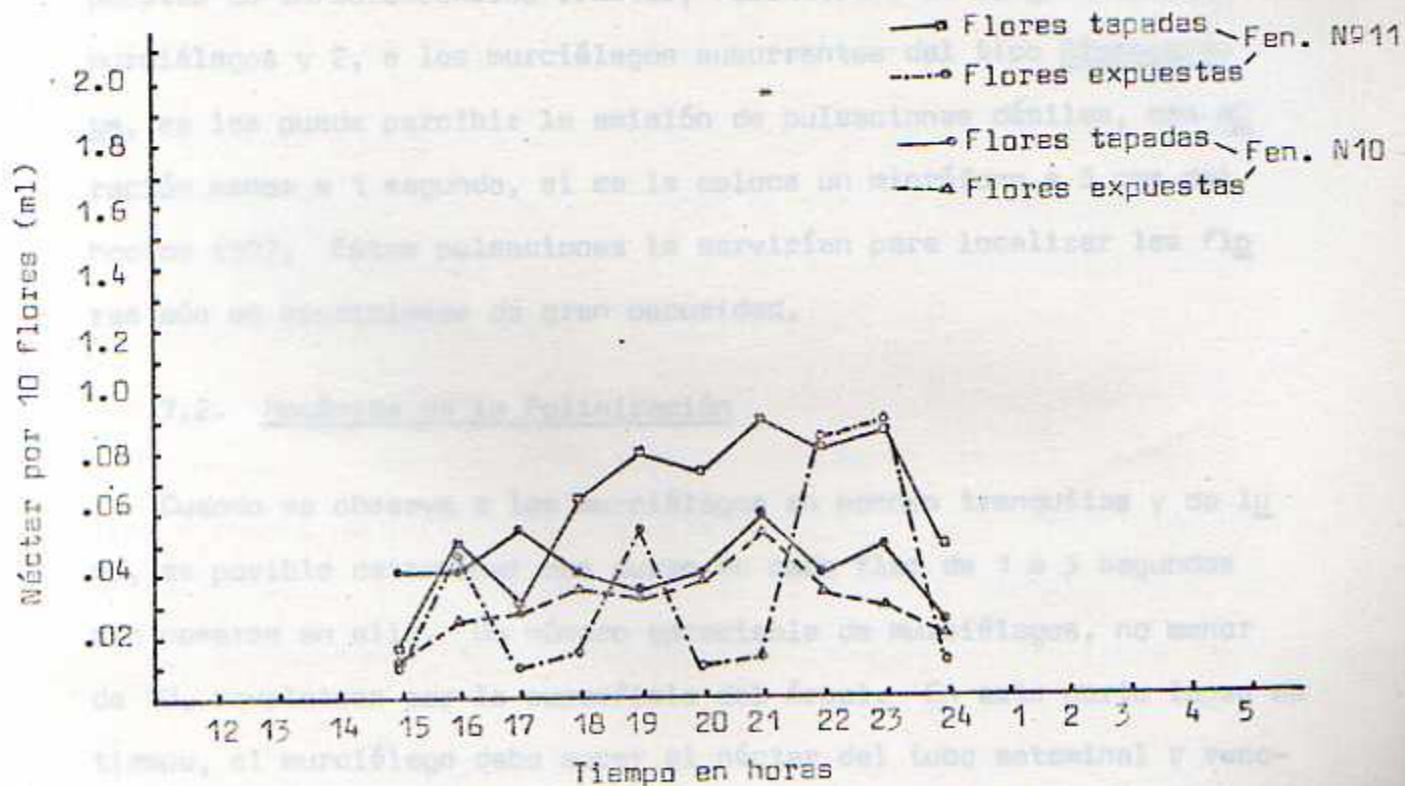


Fig. 12. Producción de néctar en flores expuestas y tapadas a los visitantes en Turrúceres.

7. DISCUSION Y CONCLUSIONES

7.1. Localización y arribo de los murciélagos a las flores

El aroma de las flores colmadas de néctar es suave y exquisito, sin embargo, las flores viejas de uno o cuatro días, presentan un fuerte olor a fermentado, el cual se asemeja mucho al de otras flores adaptadas para murciélagos. De tal manera que las flores ya marchitas podrían contribuir a la atracción de los murciélagos, que con su olfato localizarían el árbol en floración. En cambio, el arribo a las flores a corta distancia podría efectuarse de dos maneras: 1, en las noches de luna la superficie blanquecina del árbol contrasta con la oscuridad del fondo, de tal forma que, la posición de la mayoría de las flores blancas en la superficie de la copa, expuestas en inflorescencias erectas, facilitaría la llegada de los murciélagos y 2, a los murciélagos susurrantes del tipo Glossophaga, se les puede percibir la emisión de pulsaciones débiles, con duración menor a 1 segundo, si se le coloca un micrófono a 5 cms del hocico (30). Estas pulsaciones le servirían para localizar las flores aún en condiciones de gran oscuridad.

7.2. Mecánica de la Polinización

Cuando se observa a los murciélagos en noches tranquilas y de luna, es posible determinar que duran en cada flor de 1 a 3 segundos sin posarse en ella. Un número apreciable de murciélagos, no menor de 10, revolotean por la superficie del árbol. En este corto lapso de tiempo, el murciélago debe sacar el néctar del tubo estaminal y reco-

ger el polen de la flor. Esto sugiere que las dimensiones florales y las del aparato chupador del murciélago, deben coincidir. La suma de las longitudes del rostro y de la lengua extendida es de 30 mm; así, con sólo la lengua protracta el murciélago puede alcanzar el fondo del tubo estaminal. El rostro que no cabe en el tubo estaminal queda entre los estambres, a la base de ellos, que es el sitio más estrecho de la flor. Esto sugiere que los 60 mm de los estambres y los 80 mm del pistilo, si tomamos una flor de los fenotipos que las producen de mayor tamaño, cubrirían la longitud del cuerpo del murciélago. Ahora, si suponemos que la cabeza del murciélago entra a la flor a lo largo del eje longitudinal de su cuerpo, y que las alas permanecen moviéndose hacia arriba y abajo, perpendiculares a ese eje, cuando la lengua alcanza el fondo del tubo estaminal casi todo el murciélago quedaría dentro de la "brocha" de estambres y estos se sacudirían con el movimiento de las alas.

Esto hace pensar que el murciélago podría entrar en una posición más oblicua y que sus alas baten de atrás y arriba hacia adelante y abajo, flexionando los estambres en cada movimiento. Los estambres se adosarían, en lugar de ser sacudidos, al cuerpo del murciélago, y el polen se adhiere al pelaje del animal. Los murciélagos observados con polen, lo llevaban en la cabeza, vientre y alas. En esa posición los estambres estorban poco el movimiento de las alas del murciélago, y al curvarse aquellos hacia su base, la cabeza quedaría más libre de movimientos.

7.3. El polinizador y sus tendencias alimenticias

La alta incidencia de visitas de Glossophaqa soricina a las flores de Iv. spuria lo cataloga como principal polinizador. Tal premisa se confirma al observar la sincronía entre la actividad de los murciélagos y los procesos fisiológicos de producción de néctar y apertura de las anteras. (Fig. 5).

Aunque parece que la planta sólo es polinizada por este murciélago, el polinizador visita varias especies vegetales, al menos arbóreas. La presencia de granos de polen en el contenido gástrico revela que esta especie de murciélago visita las flores de Ceiba pentandra, Ochroma pyramidale, Bauhinia sp, y otras 4 especies no identificadas. Con lo cual Glossophaqa se transforma en un polinizador múltiple para varios grupos de plantas, relacionados o no taxonómicamente, sin que en sus características quiropterogámicas se deba incluir como parte esencial del síndrome, la palinofagia. Según Alvarez y González (4), Glossophaqa soricina es un murciélago poco polínivoro y que visita una gran diversidad de especies con el síndrome de quiropterofilia, esto es, un polinizador eficaz. Lo observado en esta investigación parece coincidir con los autores, pues ningún murciélago presentó granos de polen de I.v. spuria en el estómago y las cantidades de las otras especies son muy pequeñas. El polen presente en el estómago de estos murciélagos posiblemente proviene del pelaje, de donde lo recogen con su lengua y lo tragan. La

ausencia de polen de Inca en su contenido estomacal se debe a que fueron capturados en su llegada al árbol. Las redes fueron colocadas cercando los árboles y la mayoría de los murciélagos se atrapó por el lado exterior de la red. Se capturó 21 murciélagos por el exterior y 6 por el lado interno de la red.

Así, es criterio del autor que la palinofagia, al menos en Glossophaga, es accidental. Según la estructura de las flores que visita, el murciélago saldrá más o menos untado de polen, y proporcional a esa cantidad aparecerá en el tubo digestivo. I.v. spuria permite una buena distribución de polen, ya que con poca cantidad cubre el vientre y las alas del polinizador, mientras que, Ochroma pyramidale, le forma un parche en la cabeza, pero cuando se trata de una cactácea casi todo el cuerpo del murciélago se cubre densamente de polen. En estos casos la producción de polen está en relación con el número de óvulos y no debe considerarse una fuente de alimento para los murciélagos.

Como los materiales obtenidos de las plantas por murciélagos que ingieren flores o sus productos son insuficientes para sostener la nutrición y la reproducción, tenemos que el principal recurso de proteínas no es el polen, sino otras fuentes, tales como: insectos, levaduras y aminoácidos del néctar. Muchas escamillas de microlepidópteros se encuentran en sus estómagos. Estos insectos son abundantes en los bosques tropicales y constituirían un suministro adecuado de proteína para la dieta del murciélago. En el contenido estomacal de algunos murciélagos se encontró hasta 20 tisanópteros y

una gran cantidad de pedazos de coleópteros, posiblemente de la familia Mordellidae. Es muy posible que en el resto de pedazos de insectos no identificados se presentan mosquitos de la familia Chironomidae que revolotean en nubes estáticas a lo largo de los ríos. Estos podrían ser cazados fácilmente por murciélagos no insectívoros, con un sistema de sonar adaptado para presas más estáticas como una rama de flores movidas por el viento o una nube de insectos en vuelo en el mismo lugar. Algunas de las mariposillas llegan a las flores a robar el néctar y ahí son atrapadas.

En el Pacífico Norte, las especies con flores quiropterófilas florecen en su mayoría en la estación seca, entre enero y mayo; por lo tanto, Glossophaga soricina, debe buscar su suministro de azúcares en frutos u otro tipo de flores durante el resto del año. En algunas colecciones realizadas durante la época lluviosa se atrapó murciélagos de esta especie con restos de siconos de Ficus sp. desde agosto a diciembre. La misma observación es indicada por Villa (60) en México, con otras especies de Ficus. Carvalho (21), informa de la presencia de semillas de Cecropia sp. en el contenido estomacal de Glossophaga soricina en Brasil. El autor ha atrapado este murciélago comiendo la fruta del banano en el Valle Central.

Sin embargo, según los resultados de Alvarez y González (4), esta especie de murciélago parece ser más polínivoro de lo aparente, puesto que puede ingerir polen de especies que carecen del síndrome de quiropterofilia tales como Roupala, Albizzia, Cordia y otras, lo cual implica palinofagia, ya que estas flores son muy pequeñas para

que los murciélagos puedan llevar a cabo una polinización sin dañar las. Es posible que estos animales recurran a ellas en las épocas más pobres en floración, sólo para recoger algún néctar y polen y aún los mismos verticilos florales.

Tampoco se excluye la posibilidad de que en especies como Leptonycteris nivalis (4, 22) la abundancia de polen en su contenido gástrico se deba a condiciones accidentales determinadas por la estructura de las flores y por la cantidad de polen producido para polinizar muchos óvulos, condición poco común en el resto de las flores para murciélagos, pero la condición general en la familia Cactaceae.

Los gráficos de la figura 5 sugieren que Glossophaga presenta una sincronía diaria bien establecida durante la época de floración, con la especie vegetal que aquí se discute. Se puede afirmar también que las condiciones de humedad relativa y temperatura afectan por igual la producción de néctar, la antesis y la actividad de los murciélagos de esta especie. Esto sugiere que la quiropterofilia es un fenómeno tropical muy importante y que los ajustes entre los ciclos de vida de las plantas y del polinizador, para dar un par sincronizado de planta-animal, todavía no se conocen bien, criterio que se comparte con otros autores (4). Sin embargo, se considera que los factores ambientales más importantes para la evolución de este sistema de polinización son la temperatura y la humedad relativa más que la altitud y la latitud.

7.4. Significado del olor de las flores de I.v. spuria

La capacidad olfatoria del hombre dista mucho del agudo olfato del murciélago; sin embargo, si se concentra la esencia atrayente del néctar de Inga se puede tener idea de su olor. Se percibe entonces un aroma débil pero de olor desagradable y a fermentado. Si la misma prueba se hace con el néctar de la balsa, Ochroma pyramidale, ese aroma será más fuerte. En algunas flores adaptadas para murciélagos los olores asemejan el almizcle de los mamíferos, presentándose a nuestro olfato muy penetrantes y desagradables. En otras flores el olor es más débil y más perfumado, y se asemeja un poco al de las flores del "guineo" (Musa sp.). Sugiere Grosset (17) que en los murciélagos frugívoros y nectarívoros, la olfacción juega un papel preponderante en la localización y también muy probablemente en la apreciación de la madurez de los frutos y flores.

Esto permite suponer que de los varios olores que presenta la flor, existe alguno que es específicamente diseñado para la atracción del polinizador. Estas esencias están disueltas en el néctar o son secretadas directamente al aire; pueden provenir de glándulas de olor u osmóforos en la base de la corola o ser producidas por glándulas distribuidas independientemente de los nectarios (45). Varios autores (6) mencionan a Inga, Calliandra y Pithecolobium entre las mimosáceas como plantas que poseen los nectarios más desarrollados en la familia Leguminosae pero en ningún caso mencionan olores o glándulas productoras de esencias, que pudieran dar ese atractivo al néctar o al aire que circunda el árbol.

En su defecto, tal olor podría provenir de la fermentación, parcial o total, llevada a cabo por microorganismos que viven en el néctar de las flores. En *I.v. spuria* el néctar comienza a producirse unas 4 horas antes de la visita de los murciélagos y su fermentación podría ser iniciada por microorganismos llevados a las flores frescas por los visitantes de la tarde o por el viento.

El néctar de las flores de balsa, y de guineo, *Musa* sp., se transforma en una noche a un estado mucilaginoso, de tal manera que a la mañana siguiente se observa una gelatina en el fondo de las flores o colmando las flores no visitadas. Esta polimerización del néctar fue conocida desde hace mucho tiempo y se asoció a microorganismos del grupo de las bacterias tales como *Leuconostoc* (28). Sin embargo, el color desarrollado en cultivos del néctar de balsa, sugiere la presencia de levaduras rojas en lugar de bacterias, ya que se observan al microscopio después de 2-3 días de iniciar el cultivo. En *I.v. spuria* se presenta una gran cantidad de levaduras de este tipo después de un tiempo de conservar el néctar a baja temperatura y luego cultivarlo. Sin embargo, si el néctar extraído de las flores se mantiene unas horas a la temperatura ambiente, se presenta fermentación activa y el olor a almizcle aparece muy concentrado.

Brock (16) opina que el interior de las flores es un ambiente transitorio en el cual los microbios pueden crecer, especialmente en los nectarios. El mismo criterio fue externado por Vögel (61) al afirmar que el olor atrayente de muchas flores para murciélagos

provenía de la fermentación parcial, llevada a cabo por microorganismos que vivían en las flores.

También se puede pensar que las levaduras rojas sirven de alimento a los murciélagos, como lo sugiere la presencia de heces gruesas. Las levaduras constituirían así, otra fuente de proteína para los murciélagos, además de los insectos y el polen.

También ha sugerido Brock (16) que muchos insectos hospedan dentro de su intestino levaduras y hongos, los cuales, aunque probablemente no cumplen una función metabólica, podrían sintetizar ciertas vitaminas y factores de crecimiento, requeridos por los insectos, pero que ordinariamente están ausentes de sus alimentos. Este criterio se puede hacer extensivo a los murciélagos.

El transporte de las levaduras de flor a flor lo pueden realizar insectos minúsculos que viven en las flores, tales como Thysanoptera y los abejones de la familia Mordellidae, o bien, los ladrones de trompa suave que visitan las flores tales como las abejas grandes: Xylocopa, Bombus, Eulaema y Apis, y que no tienen consecuencia en el transporte de polen.

En Europa, Schuster, Uehla y Grüss (55) aislaron levaduras de las flores, al principio de este siglo, encontraron microorganismos tales como: Candida, Sporobolomyces, Torulopsis y Cryptococcus, algunos de los cuales producen olor a fermentación.

Cryptococcus albidus fue aislado del tubo succionador de un Bombus que vive a 2000 m en los Alpes Alemanes. Posteriormente Candida tenuis se aisló de abejones de la corteza de árboles, lo que sugirió que las levaduras vivían en forma simbiótica con los abejones que aprovechan los exudados de esos árboles.

Grüss (39) durante 1917 a 1925 trabajó con levaduras de las flores y aisló especialmente Candida reukaufi del néctar de flores de varias plantas. Esta levadura presentó variaciones morfológicas ligeras de flor a flor, pero en cultivos de laboratorio se tornó a la forma de células en reposo (Dauerzellen). Además, observó Grüss que las levaduras pasaban el invierno en el estómago de las abejas Bombus y en la primavera eran transferidas de nuevo a los nectarios de las flores.

En condiciones de laboratorio este organismo fermenta débilmente +Glucosa, +Maltosa y puede fermentar -Galactosa, -Lactosa y -Sacarosa, aunque puede asimilar todos esos azúcares, no se ha observado la presencia de invertasas para la sacarosa ni la producción de pigmentos rojos. En el presente trabajo no se practicó un análisis del tipo de azúcares presentes en el néctar de Inga. Sin embargo, Percival (43) informa con cierto detalle el patrón general del néctar de leguminosas como Sacarosa -Fructosa -Glucosa, con la fracción de Glucosa dominante o bien donde domina la fracción Fructosa -Glucosa.

Estos hongos sacaromicetiformes, como han sido llamados por algunos autores se desarrollan fácilmente en el néctar de las flores y presentan cierta especificidad. Son tan típicos en las flores, que varios autores (28) hablan de la microflora de las flores.

Como apunta Meeuse (40) la sacarosa puede reaccionar fácilmente con el agua para dar glucosa y fructosa, lo cual también ocurriría si el néctar es contaminado con ciertas levaduras, un fenómeno que no es del todo raro en la naturaleza. Existe todo un grupo de levaduras que habitan en el néctar de las flores, y que las hormigas algunas veces llevan de una flor a otra.

Desde este punto de vista, los ladrones producirían un beneficio secundario a las flores de Inga, o a las flores quiropterófilas en muchos casos. Baker, Cruden & Baker (13) sugieren que estos consumidores, clasificados por ellos como polinizadores, sobreviven en virtud de un gasto energético aportado por los árboles, los principales productores del ecosistema. Este aporte a la estabilidad de la comunidad permite la sobrevivencia, en épocas críticas, de los polinizadores secundarios para su especie, que en otros momentos son primarios para otras plantas.

Sin embargo, en muchos de los trabajos clásicos sobre polinización (11, 44) se considera que lo corriente en los sistemas de polinización es que una especie esté adaptada a más de un polinizador. El caso contrario ocurre rara vez, como en los pares Yucca-Tegiticula y Ficus-Agaontidae.

Esto quiere decir que el segundo o tercer polinizador aporta al gún beneficio a la planta: eventual polinización o sencillamente re coger el néctar y el polen sobrantes después de la polinización, pa ra evitar daños de otros consumidores o parásitos. En el caso de T.v. spuria, como se indicó, cierto porcentaje de flores no es visi tado y la última cantidad de néctar producido muchas veces no es a provechado, a pesar de que Glossophaga soricina presenta un segundo período de actividad en la madrugada (Fig. 5).

Este sobrante energético en forma de néctar constituyó un subs trato para la evolución de algunas abejas y levaduras. Indujo a las abejas a mantener una estructura un tanto generalizada que les permite visitar varios tipos de flores, por ejemplo Bombus. Para las levaduras se constituyó en una nueva fuente de alimento loca lizado en el fondo de las flores tubulares y donde no se carecía de medios de dispersión. La localización del sobrante energético es principalmente en las flores debajo de la superficie del árbol, de difícil alcance para los murciélagos.

Esto condujo a una situación de beneficio múltiple para el cuar teto planta, polinizador primario, polinizador secundario o ladrón y las levaduras, de tal forma que el néctar residual de las flores de esta especie sirve para la fermentación y producción de olor, pues las flores frescas tienen un aroma exquisito que dista mucho del olor fermentado que presentan las flores viejas. El olor po dría estar asociado a la producción de ácidos por fermentación

parcial de la glucosa; el ácido butírico es corrientemente producido por algunas levaduras (39). En el género Brettanomyces la producción de ácidos es bien conocida. La sustancia producida por las levaduras debe ser suficientemente volátil como para dispersarse por el aire y cumplir con la función de atracción. Esta condición podría ser satisfecha por ésteres, producidos por las levaduras a partir de la glucosa. La formación de ésteres, como el etil-acetato ocurre en el género Hansenula (39). El mal olor de esta sustancia en I.v. spuria también puede asociarse a una amina de pequeño tamaño de molécula.

De tal manera que el néctar residual en este tipo de flor bien podría ser una inversión para producir olor y poder atraer al polinizador cada noche. En el atardecer o a la mañana siguiente las abejas y aún las aves llevan las levaduras de flor en flor. Los murciélagos se beneficiarían de la levadura, pues visitan la flor cuando está llena de néctar y la población de levaduras se supone es elevada y pueda servir de alimento. Estos microorganismos podrían también ser dispersados por el murciélago a todas las flores quiropterófilas que no tienen olor propio. Las épocas críticas en el ciclo de vida de la levadura podrían ocurrir en el tracto digestivo de las abejas o murciélagos. Es muy posible que su fase sexual, con la producción de hifas y esporas, o todo el ciclo de vida, ocurra en el néctar de las flores.

7.5. Floración

Aunque no es de la incumbencia de este trabajo explicar los factores que determinan la floración, es necesario referirse brevemente a este fenómeno, pues *I.v. spuria* se comporta muy diferente a la mayoría de las especies de la flora del Pacífico Norte. Además, las características de esta fase de reproducción tienen importancia para el fenómeno de la quiropterofilia, sobre todo en la faja de Pre montano, donde las especies visitadas por murciélagos son más escasas que en las regiones bajas.

Es bien conocido que la floración se inicia en algunos árboles en las tierras bajas antes que en los sitios de mayor altitud donde ocurren esas plantas. Esto es fácilmente observable por cualquier persona que viaje durante la estación seca desde los 1000 m. hasta la costa. Fournier (26), ha analizado este fenómeno en detalle en el "roble de sabana", *Tabebuia (pentaphylla) rosea*. El mismo criterio es aplicable a muchas especies arbóreas del litoral del Pacífico Norte. El roble de sabana cuando crece en la orilla de lagunas, en bosques de galería o en terrenos húmedos, presenta una floración más tardía y su aparición no es densa ni uniforme; tampoco se le caen todas las hojas. Estas condiciones ocurren en su mejor expresión cuando la especie crece en regiones con una sequía estacional bien marcada y donde el suelo alcanza un desecamiento fuerte. Tal parece que el grado de humedad del suelo tiene importancia en producir una floración uniforme y copiosa en esta espe-

cie y en aquellas que crecen en regiones estacionales, y que son deciduas. Alvim (5) observó en el café, que el riego seguido de un período seco da un mejor resultado en producir una floración densa y copiosa, que períodos consecutivos de riego. Sin embargo, esta situación no es aplicable a I.v. spuria puesto que esta especie es riparia y su suministro de agua no parece ser afectado por la sequía estacional de la misma manera que en el roble de sabana o en el café.

También se observó que cuando la estación seca se prolonga o la primera parte de la estación lluviosa es poco húmeda, las poblaciones de guabo de río presenta individuos con una floración errática menor hasta el principio de junio, y todo una gama de frutos en diferentes estados de maduración, estos árboles aberrantes no presentan una cosecha de frutos abundante; las cosechas copiosas se observaron en árboles con floración densa y sin extremos en el período de floración. Estos individuos tienen una segunda floración, menos intensa, de finales de agosto a principios de setiembre, o sea poco después de la época del "veranillo" de medio año donde aumenta la luminosidad y disminuye la lluvia.

Al final del año la población de esta especie de Inga pierde su follaje y las ramitas entran en rápido crecimiento y producen nuevas hojas. A continuación se inicia la floración de la estación seca. La planta produce este nuevo follaje para aprovechar al máximo la luminosidad de la estación seca, y así, poder satisfacer la alta

demanda de carbohidratos en forma de néctar, de tan profusa flora ción. Un nuevo cambio de follaje ocurre hasta después de la madu ración y dispersión de los frutos durante el mes de setiembre.

El hecho de crecer a la orilla de los ríos y riachuelos le per mite a esta especie tener agua suficiente para transpirar en ese ambiente tan caluroso, pero a la vez aprovechar más la luminosi dad. Parece ser que no es necesario un período de déficit de hu medad en el suelo previo a la floración. También el hecho de que esta especie no sea caducifolia sugiere que las condiciones edáfi cas y del microclima prácticamente no cambien mucho para ella. El factor ambiental que sí cambia es la cantidad de horas de bril lo solar, que en la estación lluviosa disminuye por la nubosidad y que en la estación seca comprende todo el período diurno. Esto podría sugerir que la planta está sincronizada en la producción de la floración con los cambios del brillo solar.

Esta idea parece tener su fundamento también, al analizar la distribución geográfica de la especie. Según León (38), I.v. spu ria se encuentra desde México a Panamá, en bosques de galería o en sitios con manto freático más superficial, en selvas perennifo lias o subperennifolias. Es de notar que está a lo largo de todo el litoral del Pacífico que presenta una sequía estacional marcada, como un período de luminosidad en esa época de menor o sin ni guna precipitación, como ocurre en el Pacífico Norte y el Valle de El General. Sin embargo, no se encuentra en la región de Gol fito (Costa Rica) región lluviosa todo el año (3).

7.6. Potencial reproductivo

León (38), en su estudio sobre el género Inga, indica que varias especies producen abundante floración pero una escasa fructificación, o sea, su eficacia reproductiva es muy baja. Es criterio de ese autor que esto no significa un bajo grado de adaptación a los polinizadores. En esta investigación se encontró que la principal razón de una pérdida tan alta de flores se debe al daño causado por parásitos y ladrones de néctar. El cuadro 6 muestra que de 0.6 a 67.6%, esto es, un promedio de 33,4% de las flores quedan sin ningún daño, aptas para producir frutos. Al promedio de flores dañadas el cual es de 66,6% debe sumarse el de las flores no visitadas por murciélagos, cantidad que no se calculó por lo difícil de su apreciación. Dentro de la copa del árbol se observa cada mañana siguiente algunas flores colmadas de néctar.

Los consumidores de néctar, polen o partes florales, los fitófagos que atacan los brotes florales y los parásitos del ovario, son los que producen mayor efecto depresivo sobre el potencial biótico. Por el contrario, debe notarse que los polinizadores secundarios, con su trompa suave, no acarrearán ningún daño a las flores, y además, son ventajosos ya que también pueden actuar como distribuidores de microorganismos fermentadores de néctar y como recolectores de residuos de néctar, que podrían servir de estímulo a los consumidores o ladrones de néctar.

Desde este punto de vista debe considerarse la posibilidad de que el efecto negativo de muchos de estos parásitos y consumidores, se pueda deber al grado de deterioro del hábitat de *I.v. spuria* más que a una historia evolutiva común. La escasez de bosques en los alrededores de los riachuelos donde crece esta especie permite que su densidad sea más alta que la de la mayoría de las especies del bosque nativo y que por tal razón muchas de sus plagas subsisten. Así, a pesar de ser una especie de importancia secundaria en producción melífera, su contenido energético alto y su predominio en sitios deforestados la transforma en la principal fuente trófica para muchos insectos, principalmente después de mediados de febrero, cuando la floración de los elementos arbóreos es más escasa. (25, 35). Esta aseveración se refuerza con el hecho de que los fenotipos de tubo estaminal angosto y envolturas florales estrechas están más protegidas contra los consumidores y parásitos, y son las que producen una cosecha abundante.

Sin embargo, la presencia de tal abundancia de parásitos y de predadores tiene un valor evolutivo muy importante, puesto que en algún momento ellos han actuado sobre esta especie, de tal manera que, una floración muy profusa no sólo satisface las necesidades del polinizador, sino que contrarresta el efecto negativo de consumidores y parásitos. La planta ha sobrevivido a ellos por la producción de un exceso de flores, sobre todo si se piensa que *Inga* posee frutos vivíparos y que con pocas semillas podría sostener una población alta. El papel que en esto juega la variabilidad morfológica se discutirá más adelante.

7.7. Factores que afectan la producción de néctar

La relación entre la temperatura y la humedad relativa parece ser el principal factor ambiental que afecta la producción de néctar. En favor de esto hay tres hechos importantes:

- 1.- Las flores en microclimas de humedad relativa alta y constante, como es el de la cercanía a la superficie del agua, producen muy poco néctar.
- 2.- La producción de néctar se inicia después del mínimo diario de humedad relativa y aumenta correlativamente al acercarse al máximo.
- 3.- Los períodos de viento conllevan una interrupción en la producción de néctar. El viento es el principal factor que cambia la humedad relativa.

Al relacionar esta situación con el sistema de polinización de la especie, se tiene lo siguiente: en primer lugar, la humedad relativa es un factor ambiental inmediato que podría afectar el funcionamiento tanto de las flores como de los murciélagos, si ambos están sincronizados a su marcha diaria y a sus variaciones.

Bourlière (18), considera que la humedad atmosférica persistente debajo de 85%, lleva a algunas especie de murciélagos a la desecación de las membranas elares. También afirma ese autor que los sitios usados para hibernar tienen humedad relativa alta, entre 75 y 98%, y que, en los mamíferos imperfectamente homeotermos, la temperatura normalmente baja unos grados cuando reposan en su cueva;

esto ocurre en la noche, después de su período de actividad. De tal manera que, el grado de desplazamiento de la temperatura ambiental con respecto al óptimo térmico del animal, tienen importancia en iniciar el período de actividad, pero no durante ese período, puesto que el murciélago activo sí tiene capacidad total de regular su temperatura corporal.

Taborda y Pine (56), opinan que el letargo nocturno se puede compensar habitando ambientes lo más estables posible, hábito que presentan los Phyllostominae en las cuevas de las Antillas. Los Glossophaga spp. ocupan en las cuevas en Costa Rica los lugares más adentro donde la temperatura oscila menos. Así, es muy probable que la temperatura del medio, fuera el refugio del murciélago, después de cierto valor pasa a ser un factor ecológicamente secundario, mientras que la humedad del aire se torna de primera importancia. Se entiende que la temperatura del medio ambiente, fuera del refugio de los murciélagos, es alta y adecuada para su funcionamiento y no los afectará excepto si baja demasiado.

En condiciones de temperatura y humedad atmosférica altas, se favorece la dispersión de varias esencias o perfumes atrayentes y el funcionamiento perfecto del aparato olfatorio (18).

Por lo tanto, cabe esperar que, cuando la temperatura ambiental llega a cierto nivel, se inicia la actividad de los murciélagos y la producción de néctar en la planta, pero que de ahí en adelante, los cambios en la humedad del aire, determinados por la marcha dia-

ria de la temperatura y por las condiciones del viento, principalmente, son los factores que regulan la actividad del binomio planta-animal.

El mínimo diario de humedad relativa, correspondiente al máximo térmico, produce un déficit de turgencia en la planta y sólo cuando se sobrepasa, se inicia la apertura de las flores y la producción de néctar. O sea, que aunque *I.v. spuria* cruce a la orilla de los ríos, por las características de su fisiología, necesita de un período de reposición de turgencia para iniciar la actividad reproductora diaria.

El período más crítico de tensión ambiental es más tardío o más extenso en la tierra baja y por eso, la apertura de las flores, el inicio de la secreción de néctar y la antesis, son más retrasados si se compara con sitios de mayor altitud. El Valle Central sufre un cambio más acelerado del ritmo térmico diario, que el Valle del Tempisque, y su período crítico ocurre de 11 a 12 del día, mientras que en Cañas, ocurre entre las 11 a 15 horas. Por esta razón, la apertura de las anteras y el máximo de producción de néctar en un lugar como Belén es alrededor de las 19 horas, mientras que en Cañas ocurre alrededor de las 20 horas. Se puede pensar que a altitudes superiores a los 900 m. la fotosíntesis y transpiración no sufren el período de tensión de las temperaturas altas como en la tierra baja, por lo que la planta tiene un menor déficit de humedad arriba de ese límite.

Por otra parte, el crecimiento acelerado de las ramitas conlleva la producción de inflorescencias axilares en cada nueva hoja. Así, aunque en un mismo momento se inicie la fase reproductiva, la floración no es ni regular ni sincronizada. Las yemas florales no tienen un período de reposo; en el mismo árbol hay ramitas en varios estados de desarrollo, unas terminando de florecer y otras apenas con brotes florales, lo cual asegura una floración por un período largo, requisito muy importante para las necesidades energéticas del murciélago y para su aprovechamiento como polinizador.

Así, el hecho de que el porcentaje de humedad relativa influye sobre el funcionamiento reproductivo diario, asegura un sistema delicado de regulación y sincronización con el polinizador.

Se podría argumentar que los factores que afectan la producción de néctar en algunas plantas, no lo hacen por todo el sistema sino directamente a nivel de los nectarios. Según Frey-Wyssling Zimmerman y Maurizio (27), los nectarios son glándulas con un metabolismo activo y al colocar sobre ellos azúcar, tales como fructosa y glucosa, se excreta una gran cantidad de sacarosa. Al agregar glucosa con C^{14} al néctar aparece sacarosa C^{14} , fructosa C^{14} y glucosa C^{14} . De tal manera que los azúcares son transformados por el nectario mediante la acción de una enzima transfructuosidasa. Se ha informado también sobre la presencia de enzimas transglucosidasa.

Esto podría llevar a pensar que el efecto de la temperatura y la humedad del aire sea a nivel de los nectarios y no a nivel foliar. Sin embargo, ya sea que la regulación actúa a nivel de nectarios, de la flor o de las hojas, el volumen de líquido excretado no alcanza a alterar el equilibrio hídrico de la planta. Lo que realmente tiene importancia, es la cantidad de azúcares que entran a formar parte del néctar.

El aumento de luminosidad durante la estación seca podría condicionar el mecanismo fisiológico de la planta para que la energía almacenada o la capturada por la fotosíntesis diaria se dedique a llenar las necesidades de la floración, además de las normales de la planta. Así, esta disponibilidad metabólica de la planta condiciona el desarrollo de dos situaciones. 1) a consecuencia de ese estado metabólico, la planta canaliza hacia las flores una determinada cantidad de azúcar, diariamente, mientras dure la floración, la cual a su vez, es aprovechada por los polinizadores sin importar una regulación delicada de la manera de explotarla. O sea, la planta adquiere un estado fisiológico reproductivo del cual se deriva un suministro bruto de energía para la reproducción. 2) ese estado metabólico conduce a una disponibilidad de azúcar, que se usa según las condiciones imperantes diariamente en el microambiente. Esto es, la manera de aprovecharse el néctar esté bajo una regulación muy precisa. El autor (52) ha encontrado que en las flores de Vriesia cf. pittieri se produce la misma cantidad de néctar tanto en noches con cambio rápido de temperatura como si la temperatura baja

lentamente. La diferencia estriba que en las noches frías el néctar se secreta en un período muy corto y en las noches de temperatura más estable se llega a una producción sostenida. A partir de la energía disponible por la planta, la mayor habilidad de regulación de la secreción de néctar se traduce en una mayor armonía del sistema de polinización. O sea, que la efectividad del modo de polinizarse es una función ambiental que afecta en forma sincronizada la actividad diaria de las flores y de los polinizadores.

De la primera hipótesis deriva lo siguiente: si la cantidad de energía se mantiene estable durante la floración, -lo cual puede llevar a un exceso de producción en los extremos de floración, en las noches en que hay pocas flores, o cuando las condiciones microambientales no son las adecuadas para la fertilización- la demanda de néctar en las flores no se manifiesta como presión energética del número de ellas, sino como necesidad de excretar de la planta. Esta condición implica que la producción de néctar se inicia cuando se sobrepasa un umbral de concentración de azúcar en la savia y se detiene cuando se empieza a sentir la demanda energética para la respiración de la planta. Así se condicionaría la rápida reducción de la producción de néctar en las tierras bajas donde la demanda respiratoria es mayor. Según Mooney y West (42), a altitudes intermedias la demanda respiratoria nocturna, por ser menor la temperatura del ambiente, no alcanza ritmos respiratorios tan altos como cerca del nivel del mar. Esto implica que

en los sitios de la parte más alta del ámbito de distribución de esta especie, la caída de la producción de néctar ocurre más tarde como se observa en la Fig. 1.

Sin embargo, esta regulación de la producción de néctar en función de un ámbito de variación de temperatura y de una cantidad de terminada de energía, que a su vez depende del tamaño de la planta y del estado de desarrollo, no parece ser el único mecanismo que interviene. Este mecanismo exige que los polinizadores aprovechen como mejor puedan, las condiciones reproductivas diarias de la planta.

Una imposición térmica ambiental, dentro de una gradiente altitudinal, no desecha entonces el que exista un mecanismo regulador más preciso puesto que este aseguraría una mejor economía del néctar y un mejor aprovechamiento del polinizador. Esta es la condición necesaria para que se cumpla la segunda hipótesis.

Las Figs. 6, 7, 8 y 9 muestran que el néctar mantiene una producción sostenida cuando la temperatura se estabiliza. Sin embargo, los cambios posteriores en la producción de néctar dependen de la variación de la humedad del aire. Esto sugiere que la producción de néctar, aunque es función del estado metabólico de la planta, depende en última instancia de las condiciones externas y no sólo del número de flores. Así, si las condiciones microambientales no son las adecuadas, aunque la planta tenga disponible la reserva adecuada de azúcar para una noche, esta energía no es suministrada

7.3. Relaciones ecológicas entre los Murciélagos y las Flores
a las flores y por lo tanto, tampoco al polinizador. Esto se tra
duce en una mayor eficacia de polinización puesto que la apertura
de las anteras, el estado receptivo del estigma y la máxima pro -
ducción de néctar, están sincronizados en un momento. Aún más,
hasta que esa condición ocurra es que los polinizadores se presenta
tan en un número suficiente para asegurar una fertilización efecti
va. Sin esta sincronización, el néctar, principal atrayente de
los murciélagos, sobraría cuando las noches son frías, de marcha
térmica irregular o cuando la temperatura se estabiliza muy tarde;
faltaría cuando la noche es tibia, con una estabilización térmica
prolongada.

En síntesis, sólo podemos hablar de armonía en el sistema, cuando
do las adaptaciones morfológicas y fisiológicas están sincroniza -
das en tal forma que el binomio animal-planta presenta una alta efi
cacia reproductiva.

7.8. Relaciones Ecológicas entre los Visitadores y las Flores de I.v. spuria

I.v. spuria produce abundante variedad de flores agrupadas en inflorescencias erectas sobre las ramitas terminales, de tal manera que en la superficie del árbol quedan expuestas a la acción de todos los visitadores. Las flores son blancas con corolas ferrugíneas y maduran a un promedio de 3.5 por noche/inflorescencia, para uno de los fenotipos estudiados. Así, con esta tasa de disponibilidad de flores y suponiendo que la concentración de néctar no varía durante la floración, con base en los datos del cuadro 4 se puede hacer una estimación de la cantidad de néctar producido en una floración.

Si estimamos la producción de néctar para dos fenotipos de los incluidos en el cuadro 4 y para un arbolito con una copa de 3 x 4 metros, se tiene lo siguiente: el fenotipo número 1 que es de baja producción de flores, secreta en su período de floración, sin importar la duración de éste, 19,692 litros de néctar; en cambio el fenotipo número 4 que es de alta producción secretará 35,334 litros. Uno de los fenotipos estudiados en el campo, con un volumen por flor de 0,046 ml produciría en un período de floración de 2¹/₂ meses 30,225 litros de néctar. Esto equivale a 0,403 litros por noche; para los otros fenotipos los valores serían de 0,262 y de 0,471 litros por noche.

Esto muestra que hay una cierta cantidad de néctar disponible para los visitantes de la tarde, ya que la producción de néctar se inicia entre las 12:00 y las 14:00 horas, según sea el sitio. Así, una planta que produce 0,403 litros por noche, le deja a los visitantes crepusculares, hasta las 18:00 horas, la cantidad de 0,040 litros, o sea, un 11,2% de la producción total de néctar por noche. El fenotipo de mayor producción expone a los visitantes un 42,0% o sea 0,190 de la producción total de 0,471 litros. El fenotipo de baja producción 0,262 litros por noche, expone a los visitantes del atardecer la cantidad de 0,100 litros o sea, el 39,8%.

Esto lleva a pensar que existe un porcentaje efectivo de néctar aprovechable por los polinizadores, cuya magnitud depende del sitio y del fenotipo de que se trate. En otras palabras, a la cantidad producida por la planta después de las 18:00 horas debe restársele lo extraído por los ladrones nocturnos y las pérdidas por la acción del viento, para obtener la cantidad disponible para los murciélagos en las condiciones de tiempo imperantes durante esa noche. Esta cantidad tiene dos componentes: las flores visitadas por los murciélagos y las flores no visitadas.

De tal manera que se puede diseñar un modelo para estimar indirectamente la efectividad de los polinizadores. Este método se basa en la medición del néctar en flores expuestas a los visitantes nocturnos comparada con aquella tomada de flores protegidas de toda

visita. Con las dos series de datos se elabora un gráfico como el de la Fig. 10. El gráfico se divide en dos etapas: I) antes y II) después de las 18:00 horas. La curva de producción de néctar para las flores expuestas es la B y la de las flores tapadas es la A.

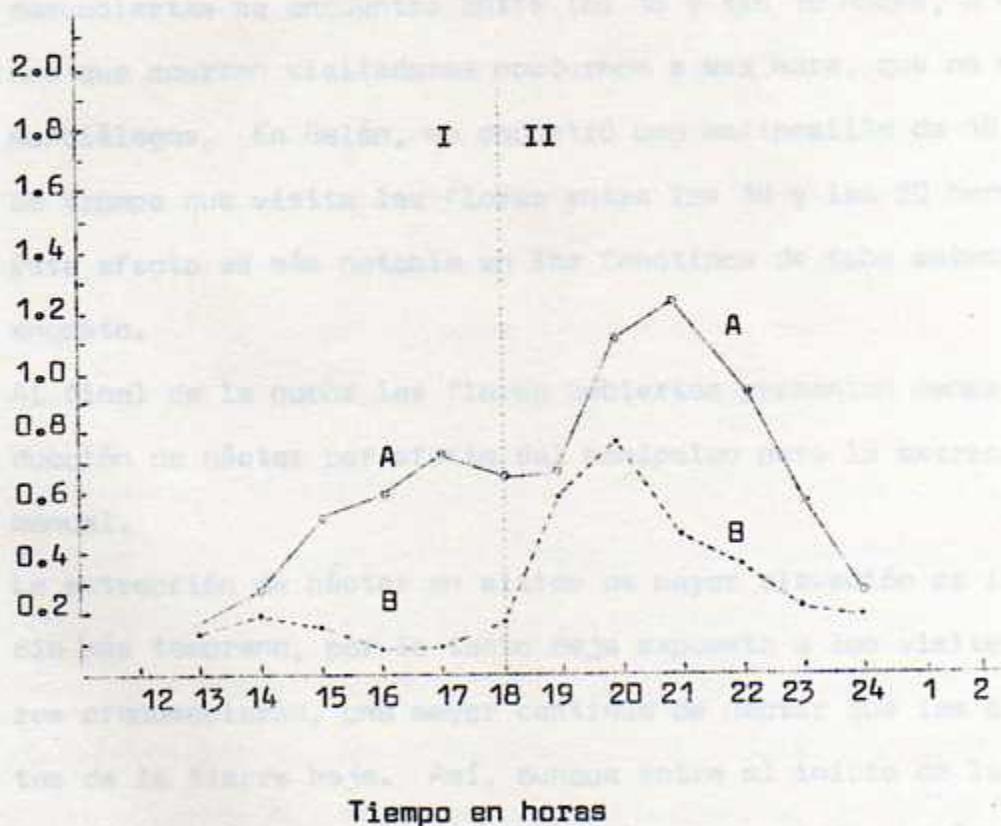


Fig. 10. Esquema del modelo usado para valorar la cantidad de néctar utilizada por los murciélagos, comparando la producción de néctar en flores cubiertas (B) y expuestas a los visitantes crepusculares.

Entonces tenemos:

- I. Producido A - Extraído B = Néctar preparatorio o Residuo I
- II. Producido A + Residuo I - Extraído B = Néctar Sobrante.

Al comparar las observaciones incluídas en el cuadro 5, para los fenotipos empleados, con base en el modelo de la Fig. 10, 11 y 12, tenemos lo siguiente:

- 1.- El máximo de las curvas de néctar de las flores cubiertas y descubiertas se encuentra entre las 18 y las 19 horas, a menos que ocurren visitantes nocturnos a esa hora, que no sean murciélagos. En Belén, se encontró una mariposilla de 18 mm. de trompa que visita las flores entre las 18 y las 20 horas. Este efecto es más notable en los fenotipos de tubo estaminal angosto.
- 2.- Al final de la noche las flores cubiertas presentan menor producción de néctar por efecto del manipuleo para la extracción manual.
- 3.- La extracción de néctar en sitios de mayor elevación se inicia más temprano, por lo tanto deja expuesto a los visitantes crepusculares, una mayor cantidad de néctar que las plantas de la tierra baja. Así, aunque entre el inicio de la producción de néctar y la apertura de las anteras hay un lapso de 5 a 6 horas, en las partes bajas como Guanacaste, se aprovecha mejor el néctar secretado que en sitios de mayor altitud. Los polinizadores tienen la oportunidad de ser más eficaces en las partes bajas por tener disponibles para ello un mayor volumen de alimento en forma de néctar.

4.- El adelanto diario en las funciones reproductivas debido a la variación altitudinal de temperatura, puede ser un factor limitante en la distribución de esta especie, pues a los 2.500 metros de elevación la apertura de las anteras y la máxima producción de néctar sería a las 13:30 horas y quedaría el polen y el néctar expuestos a los ladrones y predadores florales, en detrimento de la polinización por los murciélagos. En esta especie quiropterófila de bosques tropicales, de los 0 a los 800 metros, el sistema de polinización actúa satisfactoriamente, pero arriba de ese límite implica un sacrificio de energía muy alto, alrededor de 50 al 100% de néctar secretado, que hace el sistema ineficaz. Antes de dejar expuesto el 100% del néctar a los ladrones, el polen es perdido por el viento y los murciélagos no podrían polinizar las flores.

Los problemas relacionados con la pérdida de néctar antes de las 18 horas, puede explicar la presencia de tantos fenotipos morfológicos de la flor; es con el fin de proteger el néctar. O sea, la presencia de estos fenotipos en I.v. spuria, no sólo tiene ventajas para armonizar con su polinizador, sino también para evitar situaciones adversas debidas a los demás visitantes, lo cual permite un mejor aprovechamiento del sistema de polinización donde se presentan esos agentes perjudiciales. Por ejemplo, en Turrúcares el fenotipo número 12 fue severamente atacado por el depredador Trigona corvina, lo que redujo la floración a 0 en un período de 3 ho

ras. Sin embargo, los fenotipos números 7 y 10 no sufrieron ningún daño, estando situados a sólo 15 metros de distancia de éste.

El doble valor evolutivo de estos fenotipos puede observarse al comparar los cuadros 1, 4, 5 y 6 con la figura 2. Los fenotipos no tienen diferencias funcionales pero sí exhiben diferentes significados tróficos, pues en los fenotipos con flores de mayor tamaño, la producción será mayor y por lo tanto preferida por los murciélagos ya que satisface más rápida y más fácilmente sus necesidades alimenticias. Sin embargo, los fenotipos de flores pequeñas evitan daño de ladrones o parásitos, sólo que permite minimizar el volumen de néctar, situación que se lleva a cabo desarrollando un tubo estaminal más corto y más angosto.

Este complejo morfológico plantea en sí algunos problemas de índole ecológico evolutivo, dignos de considerarse. La táctica de esta especie es producir flores pequeñas pero en gran cantidad. Las dimensiones óptimas para la polinización por murciélagos glosófagos pueden ser mayores, si se compara a Inga con otras especies polinizadas por ellos; en Costa Rica es una de las flores más pequeñas. Sin embargo, ninguna especie polinizada en este sistema presenta tanta variación morfológica.

Esto parece sugerir que las flores de I.v. spuria no son quiropterófilas solamente, ya que la presencia de fenotipos de flores

pequeñas tiende a limitar la acción del polinizador a la hora de recoger el néctar y los fenotipos de flores grandes aunque lo favorecen, son altamente dañados por otros visitantes. Sólo si las flores son angostas pueden evitar el efecto nocivo de muchos insectos, pero la estructura del tubo estaminal no permitiría al murciélago recoger el néctar. Además de las dos tendencias evolutivas antes mencionadas, puede presentarse una tercera relacionada con los polinizadores secundarios, posiblemente mariposas nocturnas que pueden favorecer esta posibilidad evolutiva al preferir las flores más angostas. Por lo tanto *I.v. spuria* está adaptada a más de un polinizador. Esto se explica mejor si observamos el diagrama de la figura 13.

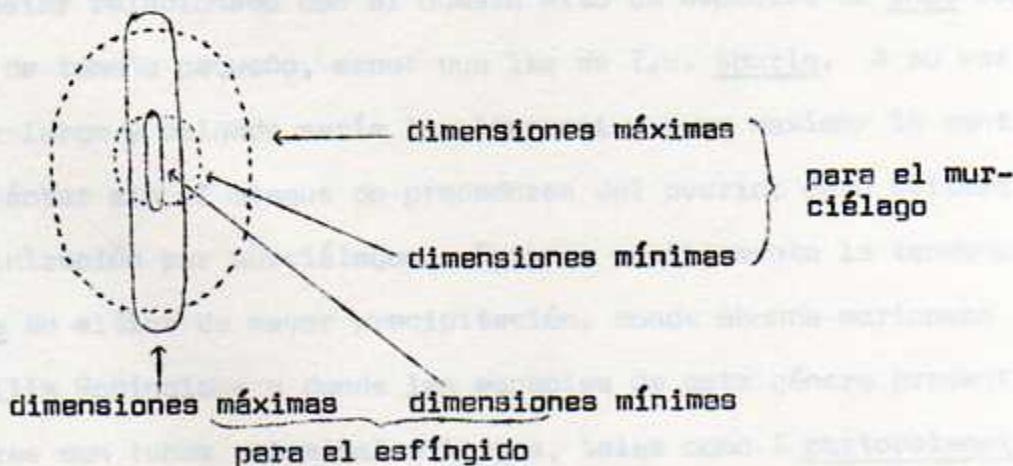


Fig. 13. Ambito de dimensiones del tubo estaminal en su relación con el polinizador primario (Glossophaga) el secundario (Sphingidae).

La selección para mantener la condición quiropterófila ha sido aumentar el tamaño de la flor para ofrecer mayor cantidad de néctar. Esto conlleva un tubo estaminal de boca ancha, pero esta tendencia a aumentar la flor en todas direcciones es obstaculizada por el efecto nocivo de algunos ladrones de néctar, tales como hormigas, avispas y arragres, pues se favorece su entrada. La solución a este problema es favorecer el desarrollo de un tubo estaminal delgado y mediano, del cual todavía el murciélago puede recoger el néctar. Sin embargo, esta alternativa se reduce un poco por el ataque de licénidos del género Thecla, un depredador de los ovarios. Este efecto perjudicial se compensa con una alta producción de flores, condición que llenan los fenotipos 3 y 4.

La situación de minimizar el daño de los ladrones de néctar puede estar relacionado con el número alto de especies de Inga con flores de tamaño pequeño, menor que las de I.v. spuria. A su vez una flor larga y delgada sería la alternativa para maximar la cantidad de néctar sin el ataque de predadores del ovario, pero evitará la polinización por murciélagos. Esta es posiblemente la tendencia de Inga en sitios de mayor precipitación, donde abunda mariposas de la familia Sphingidae y donde las especies de este género presentan flores con tubos estaminales largos, tales como I. portobelensis, I. mucuna e I. goldmani.

De tal manera que el polimorfismo floral de I.v. spuria permite por un lado seleccionar un tamaño medio de flor donde el efecto perjudicial de otros visitantes es relativamente bajo, a la vez que se

minimiza el volumen de néctar con el fin de favorecer la polinización cruzada.

También es de suponer que otras especies de Inga con antesis diurna y con flores de menor tamaño que I.v. spuria tienen polinizadores más pequeños que actúan como ladrones o predadores en las especies de flores más grandes.

Si bien es cierto que los esfingidos no son visitantes esporádicos de flores de I.v. spuria, como ocurre con otras especies de flores quiropterófilas, la distribución de esta especie de Inga traslapa con la de la mayoría de las plantas con flores adaptadas para murciélagos especialmente en las tierras bajas y de clima estacional. Así, la estrategia de producir muchas flores pequeñas es todavía válida, y que la flor más efectiva para la función polinizadora del murciélago no es la del fenotipo más pequeño, pero tampoco necesariamente el de flores más grandes. Sencillamente esta especie minimiza el volumen de néctar lo cual obliga a su polinizador primario a visitar muchas flores y permitir la polinización cruzada, efecto que se ve favorecido con la presencia de algunos fenotipos del pistilo más largo que los estambres. En el cuadro 1 y 6 se observa que los fenotipos de tamaño medio y volumen medio, como el número 4, son las que sufren menos daño de los visitantes. Los parásitos se ven atacados por las avispas y hormigas carnívoras, y por otro lado se evita fuerte daño de los consumidores y ladrones. Por el contrario, las flores angostas como las del fenotipo número 2 y las flores anchas como las del fenotipo número 7 sí son más afectadas.

Las flores de tubo estaminal corto son atacadas por las Trigona, las de tubo ancho y largo son dañadas por los colibríes y las largas y angostas son parasitadas por las larvas de mariposas del género Thecla. Las de dimensiones intermedias, son las que presentan un alto porcentaje de flores sanas para ser efectivamente polinizadas, siempre que no sean parasitadas por Díptera, Cecidomyiidae. Estos fenotipos son también los que producen más frutos.

En la figura 1 se representa los fenotipos de flor más comunes que presenta I.v. spuria, y se considera que el fenotipo que ha sido favorecido por la selección, con el fin de establecer la mejor relación con su polinizador es el número 4.

La habilidad de Blattellus spurius para extraer el néctar de las flores durante la noche, lleva al polen de flor en flor, y la dependencia de su actividad de algunos factores ambientales que lo relacionan con la planta, lo catalogan como su polinizador principal. A lo que la planta se ha adaptado fisiológicamente y fenológicamente al mejor aprovechamiento del polinizador. Con tal finalidad le expone sus flores poliníferas de la estructura floral, que trata de evitar a otros visitantes por medio de los que roban néctar o destruyen estas flores. La sucesión de una especie de insecto a otras superiores a los 1000 m es debido a la falta del polinizador, sino al impacto de los factores del microclima sobre los procesos fisiológicos de la producción del néctar, la apertura y posterior actividad de la fertilización.

8. Resumen

En esta investigación se estudió el sistema de polinización de Inga vera subsp. spuria en cuatro localidades de Costa Rica.

Las observaciones de este trabajo sugieren que es necesario modificar la caracterización del síndrome de quiropterofilia especialmente en lo referente al sonar de los murciélagos y los aromas de las flores que ellos visitan.

La dependencia entre la planta y su visitador se estableció con base en las adaptaciones morfológicas y a la armonía de la actividad fisiológica que presenta las flores para producir el néctar y el polinizador para su explotación. La habilidad de Glossophaga soricina Gray para extraer el néctar de las flores durante la noche, lleva el polen de flor en flor, y la dependencia de su actividad de algunos factores microclimáticos que lo sincronizan con la planta, lo catalogan como su polinizador primario. A su vez la planta se ha adaptado fisiológica y fenológicamente al mejor aprovechamiento del polinizador. Con tal finalidad la especie mantiene un fuerte polimorfismo de la estructura floral, que trata de evitar a otros visitantes perjudiciales que roban néctar o destruyen partes florales. La ausencia de esta especie de Inga a alturas superiores a los 1300 m no se debe a la falta del polinizador, sino al impacto de los factores del microclima sobre los procesos fisiológicos de la producción del néctar, la antesis y posiblemente sobre la fertilización.

5. DISCUSIÓN

Por la forma de producir el néctar y por la presencia de tantos visitantes, la especie estudiada está adaptada a varios tipos de polinizadores, pero a su vez, ha logrado desarrollar una estrategia que le permite mantener un nivel efectivo de atracción de su principal polinizador, Glossophaga soricina. Se encontró una variación gradual desde el nivel del mar hasta el límite superior del área de distribución en cuanto a los principales factores que determinan la armonía de este sistema de polinización. Sin embargo, uno de los aspectos fundamentales de esta investigación es el hacer notar la necesidad de profundizar en los aspectos fisiológicos de este binomio planta-animal, pues sólo de esta manera se logrará entender a fondo la delicada regulación que puede existir para sincronizar a este par de organismos.

7. Baker, H.G. & B.L. Stebbins, 1957. The evolution of Epilobium and its evolutionary profiles. Evolution, 11(4):443-460.
8. 1957. Bat pollination of the Epilobium spp. Epilobium (L.) Steud. (Genus Epilobium), in Mem. Jour. Mex. Bot. Soc. Mex., 3(1):1-9.
9. Baker, H.G. 1957. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. Quart. Rev. Biol., 32(1):54-75.
10. 1967. Evolutionary mechanisms in pollination biology. Science, 156(3838):1077-1083.
11. 1955. A.P.J. Burn, Jr. Intrafloral ecology. Ann. Rev. Entomol., 13:323-414.
12. 1970. No trace of bat pollination in Central America. Ann. Biol. Trop., 17(2):157-157.

9. BIBLIOGRAFIA

1. Alcorn, S.M., S.E. McGregor, G.D. Butler, Jr. & E.B. Huz, Jr.
1959. Pollination requirements of Carnegiea gigantea (Engelm).
Britt & Rose. Cactus. Succ. J., 31:39-41.
2. Allen, G.M.
1940 Bats. Harvard. Univ. Press. Cambridge, Mass. 368 pp.
3. Allen, P.H.
1956. The Rain Forests of Golfo Dulce. Univ. Florida Press.
Gainesville. 417 pp.
4. Alvarez, T. y L. González Q.
1969. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos
Glossophaginae de México. An. Esc. Nac. Cien. Biol.,
18(1-4):137-159.
5. Alvim, P.T.
1960 Moisture stress as a requirement for flowering of
coffee. Science, 132:354.
6. Ancibor, E.
1969. Los nectarios florales en leguminosas mimosoides.
Darwiniana, 15(1-2):128-142.
7. Baker, H.G. & B.J. Harris.
1957. The pollination of Parkia by bats and its attendant
evolutionary problem. Evolution, XI(4):449-460.
8. _____
1959. Bat pollination of the Silk-Cotton tree, Ceiba pentandra
(L) Gaertn (Sensu lato), in Ghana. Jour West-African
Sc. Ass., 5(1):1-9.
9. Baker, H.G.
1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and
crepuscular pollinators. Quart. Rev. Biol.,
36(1):64-73.
10. _____
1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. Science.,
139(3558):877-883.
11. _____ & P.D. Hurd, Jr.
1968. Intrafloral ecology. Ann. Rev. Entomol., 13:385-414.
12. _____
1970. Two cases of bat pollination in Central America. Rev.
Biol. Trop., 17(2):187-197.

13. _____ & R.W. Cruden & I. Baker.
1971. Minor parasitism in pollination biology and its community function: The case of Ceiba acuminata. *Bioscience.*, 21(22):1127-1129.
14. Baker, H.G. & I. Baker.
1973. Insect-flower relationships amino-acids in nectar and their evolutionary significance. *Nature.*, 241:5391.
15. _____
1973 Evolutionary relationships between flowering plants and animal in American and African tropical forests. In. B.J. Meggers, E.S. Ayensu and W.D. Duckworth. (eds). "Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review". Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
16. Brock, T.D.
1966. Principles of Microbial Ecology. Prentice Hall Inc. New Jersey. 306 pp.
17. Brosset, A.
1966. La Biologie des Chiroptères. Masson et Cie. Paris. 240 pp.
18. Bourlier, F.
1964. The Natural History of Mammals. Alfred A. Knopf Inc. U.S.A. 387 pp.
19. Buñel, R.G.
1963. Acoustic Behaviour of Animals. Elsevier Publishing Co. London 933 pp.
20. Carvalho, C.T. de
1960. Das visitas de morcegos às flores. (Mammalia, Chiroptera). *An. Acad. Bras. Cienc.*, 32:359-377.
21. _____
1961. Sobre os hábitos alimentares de phyllostomideos (Mammalia, Chiroptera). *Rev. Biol. Trop.*, 9(1):53-60.
22. Cockrum, E.L. and Hayward, B.
1962. Hummingbird bats. Nectar-drinking Leptonycteris is a cactus pollinating agent. *Natural History*, LXXI(8):38-43.
23. Eisentraut, M.
1950. Die ernährung der fledermäuse (Microchiroptera) Zöbl. Jahrb (Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere). 79:114-177.

24. Faegri, K. & L. Van der Pijl.
1966. The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press.
Toronto. Oxford, London. 230 pp.
25. Fournier, L.A. y S. Sales D.
1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de la flora
ción en el Bosque Tropical Húmedo de Villa Colón.
Rev. Biol. Trop., 14(1):75-85.
26. _____
1967. Estudio preliminar sobre la floración en el roble de
sabana Tabebuia pentaphylla (L) Hemsl. Rev. Biol.
Trop., 15(2):269-282.
27. Frey-Wyssling, A., M. Zimmermann & A. Maurizio.
1954. Über den enzymatischen Zuckerumbau in Nektarien.
Experientia., 10:490-491.
28. Gola, G.; G. Negri y C. Cappelletti.
1965. Tratado de Botánica. Ed. Labor. España. 1160 pp.
29. Grant V. & K.A. Grant.
1965. Pollination in the Phlox family. Columbia University
Press. New York. 176 pp.
30. Griffin, D.R. and A. Novick.
1955. Acoustic orientation of neotropical bats. J. Exptl.
Zool. 130:251-300.
31. Haithaus & Opler, P. Comunicación personal
32. Harris, B.J. & H.G. Baker.
1958. Pollination in Kigelia africana Benth. Jour. West.
Afric. Sc. Ass., 4(1):25-30.
33. _____
1959. Pollination of flowers by bats in Ghana. The Nigerian
Field., XXIV(4):151-159.
34. Jaeger, P.
1954. Les aspects actuels du problème de la cheiroptérogamie
Bull. Inst. Français d' Afrique Noire., 16:796-821.
35. Janzen, D.H.
1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within
the dry season in Central America. Evolution.,
21(3):620-637.

36. Jiménez, J.J.
1963. Daño ocasionado al banano por el murciélago Glossophaga soricina, en el Valle de la Estrella, Limón, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 21(1):69-82.
37. Lang, A.
1952. Physiology of flowering. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 3:265-306.
38. León, J.
1966. Central American and West Indian Species of Inga (Leguminosae). *Ann. Missouri. Bot. Gard.*, 53(3): 265-359.
39. Lodder, J. & N.J.W. Kreger-van Rij.
The Yeasts, a Taxonomic Study. North-Holland Publishing Co. Amsterdam, 713, pp.
40. Meeuse, B.J.D.
1961. The Story of Pollination. The Ronald Press. Co. New York. 243 pp.
41. Moller, W.
1932. Das epithel der Speiserohrenschleimhaut der blütenbesuchender fledermaus Glossophaga soricina im Vergleich zu insektenfressenden Chiroptera. *Zeitschr. f. Mikroskop. Anat. Forsch.*, 29:637-653.
42. Mooney, H.A. & M. West.
1964. Photosynthetic acclimations of plants of diverse origin. *Amer. J. Bot.* 51:825-827.
43. Percival, M.S.
1961. Types of nectar in angiosperms. *New. Phytol.*, 60:235-250.
44. _____
1965. Floral Biology. London, Pergamon Press. 243 pp.
45. Pijl, L. van der.
1961. Ecological aspects of flower evolution. II: Zoophilous flower classes. *Evolution.*, 15:44:59.
46. Porsch, O.
1932. Crescentia-eine fledermausblume. *Oesten. Bot. Zeitschr. Wien.* 80:31-44.

47. 1932a Das Problem Fledermausblume. Anzeiger Akad Wiss. Wien. NO 3. 2 pág.
48. 1941. Ein neuer typus fledermausblume. Biologia Generalis, 15:283-294.
49. 1967. Inga sp. as a bat pollinated tree in Cañas, Costa Rica. Organization for Tropical Studies Project Report, 3 pp. (mimeógrafo).
50. Salas D., S. 1969. Anotaciones Preliminares sobre la Historia Natural de Costa Rica en forma de guías para el campo. NO 3, Págs. 15-31. (Mimeógrafo) U, de Costa Rica.
51. 1973. Una bromeliacea costarricense polinizada por murciélagos. Brenesia, 2:5-10.
52. 1974. Estrategias reproductivas de algunas flores neotropicales visitadas por murciélagos. Brenesia (sin publicar).
53. Servicio Metereológico de Costa Rica (M.A.G.) 1969. Anuario Climatológico 1968. San José, Costa Rica. 40 pp.
54. 1971. Lluvia. Resumen de la década 1960-69. San José, Costa Rica. 91 pp.
55. Schuster, V. und V. Ulehla. Ber. deut. botan. Ges., 31:129. 1913 (Citado por Lodder, J. & N.J.W. Kreger - van Rij. The Yeasts. North Holland Publishing Co. Amsterdam. 713 pp).
56. Silva, T.G. and R.H. Pine. 1969. Morphological and behavioral evidence for the relationship between the bat genus Brachyphylla and the Phyllostominae. Biotropica, 1(1):10-19.
57. Standley, R.G. & B.P. 1970. Comparative gastric histology of five North, and Central American bats. J. Mammal., 51(3):455-472.
58. Starrett, A. 1969. A new species of Anoura (Chiroptera: Phyllostomatidae) from Costa Rica. Los Angeles, Cont. Mus. Nat. Hist., 157:1-9.

59. Tamsitt, J.R. & D. Valdivieso.
1961. Notas sobre actividades nocturnas y estados de
reproducción de algunos Quirópteros de Costa
Rica. Rev. Biol. Trop., 9(2):219-225.
60. Villa, R.B.
1966. Los Murciélagos de México. Univ. Nal. Aut. Mex.
Inst. Biol. 491. pp.
61. Vogel, S.
1958. Fledermausblumen and blumenfledermäuse im
Tropische Amerika., 58, 761-763.
62. Wille, A.
1954. Muscular adaptation of the Nectar - Eating Bats.
(Subfamily Glossophaginae). Trans. Kansas.
Acad. Sc., 57(3):315-325..
63. Wodehouse, R.P.
1959. Pollen grains. Hafner Publishing Co. New York.
573 pp.