



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Factores ecológicos que influyen en la  
estructura de la comunidad de murciélagos  
nectarívoros en Callejones, Colima, México**



**T E S I S**  
**QUE PARA OBTENER EL TITULO DE**  
**B I Ó L O G O**  
**P R E S E N T A:**  
**TANIA PAULINA GONZÁLEZ TERRAZAS**



Director: Dr. Rodrigo A. Medellín Legorreta

México D. F. 2008



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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

1. Datos del alumno  
Apellido paterno: González  
Apellido materno: Terrazas  
Nombre(s): Tania Paulina  
Telefono: 55 85 50 58  
Universidad: Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad o escuela: Facultad de Ciencias  
Carrera: Biología  
No. de cuenta: 401054084

2. Datos del tutor  
Grado: Dr.  
Apellido paterno: Medellín  
Apellido materno: Legorreta  
Nombre(s): Rodrigo Antonio

3. Datos del sinodal 1  
Grado: Dr.  
Apellido paterno: Ceballos  
Apellido materno: González  
Nombre(s): Gerardo

4. Datos del sinodal 2  
Grado: Dr.  
Apellido paterno: Arrollo  
Apellido materno: Cabrales  
Nombre(s): Joaquín

5. Datos del sinodal 3  
Grado: Dra.  
Apellido paterno: León  
Apellido materno: Paniagua  
Nombre(s): Livia

6. Datos del sinodal 4  
Grado: Dr.  
Apellido paterno: Tschapka  
Apellido materno:  
Nombre(s): Marco

7. Datos de la Tesis

Título: Factores ecológicos que influyen en la estructura de la comunidad de murciélagos nectarívoros en Callejones, Colima, México.

No. de páginas: 78

Año: 2008

## **A mis padres**

Ustedes me han enseñado lo más valioso que existe, ha ser feliz

Los quiero muchísimo padres MDMVYDMC

## **Agradecimientos**

A Tona por su amor, compañía y comprensión. Con este trabajo descubrimos el biólogo que llevas dentro jijiji. Gracias por estar en mi vida.

A todos los que me acompañaron al campo: Tona, Kar, Gerbo, Crispix, Memo, Angelica, Karla, Pau, Mariel, Benja, Candy, Leo, Ale, Fernando, Mau, muchas gracias por su ayuda y por hacer tan amenas las estancias en Callejones.

A los habitantes de Callejones que nos recibieron con las puertas abiertas, en especial a la Nena, Eva, Don Javier y Doña Lilia.

A Rodrigo Medellín por compartir su conocimiento, brindarme su confianza y apoyo, e introducirme al increíble mundo de los murciélagos, quien lo iba a decir.

A Marco Tschapka, por su enseñanza, paciencia y amistad.

A mi comité por los buenos consejos y comentarios que mejoraron este trabajo.

A todas las dependencias que hicieron posible este trabajo: Bat Conservation International, CONACYT (proyecto “Ecología y Conservación de Murciélagos Migratorios y Restauración de su hábitat” (C01-0357/A-1), Wildlife Trust, Bioconciencia y PCMM.

A los miembros del Laboratorio de Conservación y Manejo de Vertebrados Terrestres, por toda su ayuda para este y otros trabajos y por los buenos momentos, es un labo divertido. A Osiris por su ayuda en todos esos horribles trámites.

A todos los amigos que de una u otra forma me ayudaron a sacar este trabajo adelante.

Gracias.

## **Estructura de la Tesis**

Para entender la organización y estructura del presente trabajo de tesis y facilitar su lectura, se describen los cuatro capítulos individuales que la conforman y los elementos que le dan articulación y coherencia.

El primer capítulo inicia con una introducción general donde se incluyen los conocimientos básicos necesarios para entender con claridad el contexto del trabajo, el objetivo general y el área de estudio. El segundo capítulo comprende lo referente a la parte de estructura de comunidades y captura frente a diferentes recursos florales. El tercer capítulo es sobre la eficiencia en la extracción de néctar de cada una de las especies de murciélagos nectarívoros presentes en el área y su implicación con el uso de recursos. Por último el cuarto capítulo es un análisis comparativo e integrativo del segundo y del tercer capítulo, dónde se discute las coincidencias de lo obtenido en los experimentos con lo observado en el campo y, se dan recomendaciones para la conservación de los murciélagos nectarívoros y de la selva baja caducifolia. Dada la diversidad temática las referencias bibliográficas se presentan al final de cada capítulo.

## Índice

Resumen	1
1. Capítulo I. Antecedentes y marco teórico	
1.1 Introducción General	2
1.2 Objetivo General	4
1.3 Área de Estudio	5
1.3.1 Vegetación	6
1.3.2 Fauna	7
1.3.3 Clima	8
1.4 Bibliografía	8
2. Capítulo II. Estructura de Comunidades	
2.1 Introducción	13
2.2 Objetivos	16
2.3 Hipótesis	16
2.4 Métodos	17
2.4.1 Selección de sitios de muestreo	17
2.4.2 Colocación de redes de niebla	18
2.5 Resultados	20
2.5.1 Estacionalidad	21
2.5.2 Platanales y vegetación nativa	23
2.5.3 Uso de recursos durante secas y lluvias	24
2.6 Discusión	32
2.6.1 Estacionalidad	32
2.6.2 Uso de los platanales y vegetación nativa durante la época de secas y de lluvias	33
2.6.3 Variación en la abundancia relativa de las especies residentes dependiendo de la época del año	34
2.6.4 Uso de los recursos de la vegetación nativa	36
2.7 Conclusiones	40
2.8 Bibliografía	41

3. Capitulo III. Extracción de néctar	
3.1 Introducción	48
3.2 Objetivos	50
3.3 Hipótesis	50
3.4 Métodos	51
3.4.1 Diseño del experimento	51
3.5 Resultados	54
3.5.1 Capacidad de extracción de néctar	55
3.5.2 Tiempo invertido en la extracción de néctar	57
3.5.3 Eficiencia de extracción de néctar	59
3.5.4 Eficiencia de extracción de néctar y DEE	62
3.6 Discusión	65
3.6.1 Capacidad de extracción de néctar	65
3.6.2 Tiempo invertido en la extracción de néctar	67
3.6.3 Eficiencia de extracción de néctar	67
3.6.4 Eficiencia de extracción de néctar y DEE	68
3.6.5 Uso de recursos y la eficiencia en la extracción de néctar	69
3.7 Conclusiones	71
3.8 Bibliografía	72
4. Capitulo IV. Comparación e integración de la información	
4.1 Conclusiones Generales	75
4.2 Recomendaciones para la conservación de los murciélagos nectarívoros y la SBC	77

## Resumen

Con el fin de caracterizar la estructura de la comunidad de murciélagos nectarívoros en el área de estudio y de conocer el efecto de la estacionalidad en la abundancia relativa y en el uso de recursos de los murciélagos nectarívoros, se realizó un análisis comparativo de la abundancia relativa de cada una de las especies en las distintas épocas del año y frente a diferentes recursos florales; para esto se realizaron dos muestreos en época de lluvias y tres muestreo en época de secas. Las redes se colocaron frente a flores activas de plátano y de otros tres recursos de vegetación nativa, que son potencialmente utilizados por murciélagos nectarívoros. En el área de estudio se encontraron cinco especies de nectarívoros, 3 residentes (*Musonycteris harrisoni*, *Leptonycteris yerbabuena* y *Glossophaga soricina*) y 2 especies no-residentes (*Choeronycteris mexicana* y *Anoura geoffroyi*). Del análisis y discusión de los resultados se puede destacar que la abundancia relativa de murciélagos nectarívoros es significativamente mayor en la época de secas, durante esta época se presenta el pico de floración en la selva baja caducifolia; los platanales, no industrializados, funcionan como refugio alimenticio durante la época de lluvia, y son de especial importancia para *L. yerbabuena*. La vegetación nativa juega un papel muy importante como aporte de recursos para los murciélagos nectarívoros de la zona a pesar de que en los cultivos de plátanos se encuentra una fuente de gran cantidad néctar durante todo el año.

Para conocer la eficiencia en la extracción de néctar y qué implicaciones tiene esto con respecto al uso de recursos, se realizó un experimento dentro de una jaula de vuelo. Se utilizó un bebedero artificial con diferentes niveles de néctar, para conocer el monto extraído y el tiempo invertido por visita, en diferentes profundidades. Para todas las especies conforme aumenta la profundidad, disminuye el monto extraído y aumenta el tiempo invertido por visita; por lo tanto la eficiencia (g/s) también disminuye. Al estandarizar la eficiencia con el gasto energético diario de cada especie, *M. harrisoni* es más eficiente que las otras cuatro especies presentes en la zona de estudio, lo que le permite utilizar un amplio rango de recursos. Para su masa corporal, *L. yerbabuena* es eficiente en la extracción de néctar, principalmente a profundidades de 3 cm o menos. Con los datos de la eficiencia de extracción en las diferentes profundidades, se pudo inferir qué tipo de recursos utiliza cada especie, lo cuál en general coincidió con lo observado en campo para todas las especies.

# Capítulo I. Antecedentes y marco teórico

## Introducción General

Como muchos grupos de plantas y animales, los murciélagos alcanzan su diversidad más alta, tanto ecológica como en número de especies, en los ecosistemas tropicales (Kalko 1997). Los murciélagos son generalmente los vertebrados terrestres más abundantes y diversos a nivel de comunidades locales en el trópico (Fenton 1992; Patterson et al. 2003). Ocupan la mayoría de los hábitats terrestres y zonas climática. Están ausentes únicamente en las regiones polares, desiertos extremos y zonas de alta montaña (Kalko 1997). El orden Chiroptera representa el segundo orden de mamíferos más grande en cuanto a cantidad de especies en el mundo con 1,116 especies, únicamente debajo de Rodentia que contiene alrededor del doble, 2,277 especies (Simmons 2005; Carleton y Musser 2005). Dentro del orden Chiroptera se reconocen 18 familias, las familias que contienen más especies son Vespertilionidae con 407 especies, Pteropodidae (zorros voladores) con 186 especies y Phyllostomidae con 160 especies.

Los filostómidos, endémicos del Nuevo Mundo, tienen la diversidad ecológica más alta dentro de los murciélagos (Kalko 2002). Es la familia más diversa no solo de los quirópteros, sino de los mamíferos en general en cuanto a hábitos alimentarios, (Gardner, 1977; Findley, 1993; Ferrarezi y Gimenez, 1996; Kalko *et al.*, 1996; Freeman, 2000; Wetterer *et al.*, 2000) su dieta va desde frutas, polen, néctar, hojas a insectos, pequeños vertebrados y hasta sangre (Findley, 1993; Kalko, 2002). Debido a su alta biomasa, abundancia, movilidad y diversidad alimenticia los filostómidos juegan un papel importante en los procesos ecológicos como polinización, dispersión de semillas y depredación de insectos y pequeños vertebrados (Findley, 1993; Fleming, 1993; Kalko, 1998). Por ejemplo, en zonas áridas y semiáridas Neotropicales, los murciélagos glosofaginos (Glossophaginae) actúan como polinizadores y dispersores de semillas de varias especies de cactus y agaves (Petit, 1995 y 1997; Sosa y Soriano, 1996; Ruiz *et al.*, 1997; Naranjo *et al.*, 2003; Nassar *et al.*, 2003; Molina-Freaner *et al.*, 2004).

La subfamilia Glossophaginae (Chiroptera: Phyllostomidae) comprende aproximadamente 40 especies de murciélagos que dependen principalmente de néctar y polen de plantas para su alimentación, aunque también pueden llegar a consumir frutas e insectos (Gardner, 1977; Willig, 1983; Gimenez *et al.*, 1996). Todos los representantes de esta subfamilia poseen características relacionadas a sus hábitos alimentarios como una lengua larga y extensible, en la punta cuentan con una gran cantidad de papilas que son utilizadas para extraer el néctar de la flor por capilaridad (von Helversen y von Helversen, 1975). La característica morfológica más obvia de los murciélagos nectarívoros es el rostro alargado que facilita el acceso al néctar dentro de las flores y provee espacio para la larga lengua (Freeman, 1995). Los murciélagos nectarívoros menos especializados como los del género *Glossophaga* presentan solo una moderada elongación del rostro, mientras que los altamente especializados como *Musonycteris harrisoni* han desarrollado un cráneo sumamente alargado (Tschapka y Dressler, 2002). En respuesta a su dieta basada principalmente en líquidos, estos animales muestran una tendencia hacia la simplificación y la reducción de los dientes (Howell y Hodgkin, 1976; Freeman, 1995). Otra característica particular de los glosófaginos es su capacidad de mantenerse en vuelo sostenido mientras extraen el néctar de la flor, lo que les permite visitar un mayor número de flores por unidad de tiempo y, por lo tanto, mejorar su eficiencia de forrajeo (Tschapka y Dressler, 2002).

Los murciélagos nectarívoros se encuentran en los biomas más importantes del Neotrópico, desde las selvas húmedas del Amazonas, los bosques montanos de los Andes hasta hábitats semiáridos del norte de Sudamérica, México y sur de Estados Unidos (Tschapka, 2002).

México cuenta con 137 especies de murciélagos (Medellín *et al.*, 1997) de las cuales 12 son glosófaginos. *Glossophaga morenoi* y *Musonycteris harrisoni* (genero monotípico) son endémicas de México (Arita y Santos del Prado, 1999). Cuatro de las 12 especies de nectarívoros se encuentran dentro de alguna categoría de riesgo, *Leptonycteris yerbabuenae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana* se encuentran como amenazadas y *M. harrisoni* en peligro de extinción según la ley mexicana (Nom-059-2001). *L. yerbabuenae*, *M. harrisoni* y *L. nivalis* también se encuentran dentro de la Lista Roja de IUCN, las dos primeras como vulnerables y la última en peligro.

En México los murciélagos nectarívoros están asociados a diversos hábitats, en particular a la selva baja caducifolia (SBC). Todas las especies de glosófaginos

presentes en el país han sido capturadas en este hábitat, con excepción de *Lichonycteris obscura*, en contraste con la selva húmeda donde únicamente se han capturado cuatro especies (Arita y Santos del Prado, 1999).

Los bosques tropicales secos son reservorios importantes de diversidad de vertebrados, en parte debido a su alto nivel de endemismo. La selva baja del oeste de México y los del Chaco Sudamericano tienen el número más alto de géneros y especies endémicas de vertebrados terrestres, sugiriendo escenarios de aislamiento geológico y ecológico (Ceballos, 1995).

Alrededor del 42% de la cobertura de los bosques tropicales y subtropicales del planeta corresponden a la selva baja caducifolia (Murphy y Lugo, 1995). Este tipo de hábitat es uno de los grandes ecosistemas tropicales más perturbados, utilizados y menos conservados (Quesada y Stoner, 2004). En México únicamente el 27% de la cobertura original de la SBC permanece intacta, representando aproximadamente el 3.5% del área total del país (Trejo y Dirzo, 2000); según Rzedowski (1978, 1990) este tipo de vegetación inicialmente debió de cubrir alrededor el 14% del territorio mexicano.

A pesar de sus grandes extensiones e importancia ecológica la SBC ha sido poco estudiada y poco protegida en comparación con la selva húmeda, que ha recibido mucho más atención en los discursos tanto científicos como populares (Sanchez-Azofeita *et al.*, 2005; Gordon *et al.*, 2006).

Prácticamente no se han hecho estudios de comunidades de murciélagos nectarívoros en la selva baja caducifolia en México. Con este trabajo se pretende ampliar el conocimiento de la estructura de las comunidades de estos animales, conocer aspectos generales de su ecología, saber como la estacionalidad tan marcada de este tipo de hábitat afecta la abundancia de nectarívoros en la zona y conocer si hay un uso diferencial en los recursos entre las especies simpátricas de glosófagos. Además este estudio busca entender cuál es la importancia de la SBC para la sobrevivencia de estos murciélagos y poder empezar a generar planes efectivos para su conservación.

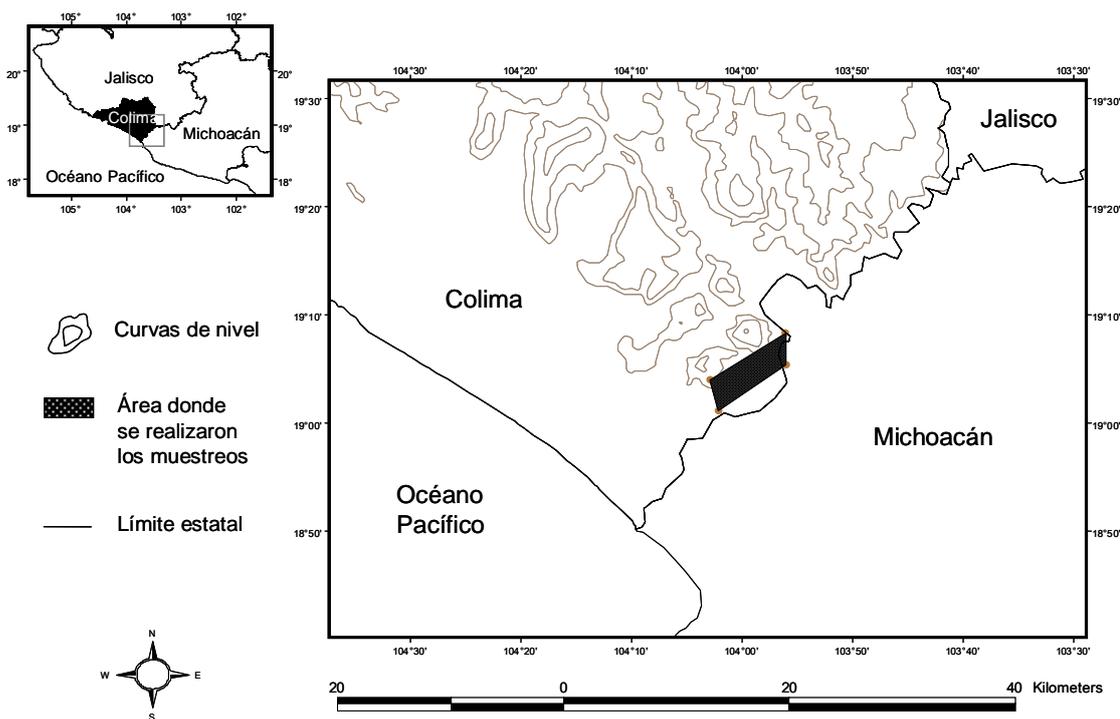
### **Objetivo General**

Caracterizar la comunidad de murciélagos nectarívoros, documentar el uso de recursos de las especies de este gremio y reconocer los factores que determinan la estructura de esta comunidad en el sitio de estudio.

## Área de Estudio

El estado de Colima se encuentra en la región oeste de México, colinda al norte con Jalisco; al este con Jalisco y Michoacán de Ocampo; al sur con Michoacán de Ocampo y el Océano Pacífico; al oeste con el Océano Pacífico y Jalisco. En cuanto a extensión Colima supera al Distrito Federal, Tlaxcala y Morelos, cuenta con una extensión de 5.455 km<sup>2</sup> que representa el 0.3% de la superficie del país (INEGI).

Este estudio se realizó en la zona sureste del estado, en la zona circundante al rancho Callejones (18° 48'52.3" N y 103° 37'59.3" W), prácticamente en la frontera con el estado de Michoacán (Fig. 1). Se encuentra a 18 km. de Cerro de Ortega, la segunda ciudad en importancia del Municipio de Tecoman, después de la cabecera municipal. La carretera está en muy buen estado, recientemente pavimentados los primeros 10 km, y están en construcción los siguientes 8 km.



**Figura 1.** Mapa de la zona de estudio. El polígono muestra el área donde se realizaron los muestreos.

## Vegetación

La vegetación nativa predominante en el estado y en el área de estudio es la selva baja caducifolia (SBC), ocupa el 55.08% de la superficie estatal (INEGI). En la costa del Pacífico este tipo de bosque cubre grandes extensiones, prácticamente sin interrupción, desde el sur de Sonora y el suroeste de Chihuahua hasta Chiapas, a través del Istmo de Tehuantepec (Rzedowski, 1978). En las costas del Golfo esta presente en áreas más aisladas y discontinuas (Trejo y Dirzo, 2000).

En México la SBC presenta una considerable variación en estructura y composición de especies, pero puede ser definida por su estacionalidad, fisonomía y afinidad climática. La característica más evidente en este tipo de vegetación, es la pérdida de hojas en la mayoría de los árboles, al término de la época de lluvias (Bullock y Solis-Magallanes, 1990). Presenta generalmente sólo un estrato arbóreo y sus árboles tienen una altura de 8 a 12 m. (Trejo y Dirzo, 2000). Las copas de los árboles generalmente son convexas, y el dosel es cerrado o semicerrado. La mayor parte de los árboles tienen troncos delgados, con diámetro a la altura del pecho menores a 10 cm. Los troncos son poco ramificados, en la base sus contrafuertes son pequeños y escasos o, no existen. Algunas especies arbóreas más importantes de la SBC son *Amphipterygium* spp., *Bursera* spp., *Ceiba aesculifolia*, *Lonchocarpus* spp., *Lysiloma divaricata*, *Trichilia trifolia*, *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia alliodora* (Lott *et al.*, 1987). En el estrato arbóreo también destacan algunas cactáceas arborescentes como *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Stenocereus chrysocarpus* y *Opuntia excelsa*. Las formas arbustivas que ocupan el sotobosque de la selva baja, no son mayores a cuatro o cinco metros de altura (Duran *et al.*, 2002). Algunos de los géneros arbustivos más conspicuos son *Acacia*, *Acalypha*, *Bauhinia*, *Caesalpinia*, *Capparis*, *Casearia*, *Croton*, *Erythroxylum*, *Indigofera*, *Mimosa*, *Piper*, *Psychotria* y *Senna* (Lott y Atkinson, 2002).

Colima tiene una tasa de deforestación muy elevada; entre 1981 y 1992 hubo una reducción del 25% de la superficie boscosa de su territorio (Florez y Gerez, 1994). Actualmente el 42.6% de la superficie de este estado se encuentra ocupada por terrenos dedicados a la agricultura y asentamientos urbanos (Palacio-Prieto *et al.* 2000).

Un importante cultivo en el estado es el plátano, lo cual es de interés para este estudio ya que la flor de plátano produce grandes cantidades de néctar durante todo el año y puede ser una importante fuente de alimento para los murciélagos nectarívoros en época de escasez de recursos.

## Fauna

El oeste de México tiene un gran número de especies endémicas de anfibios y reptiles, de 173 especies el 43% están restringidas a la SBC (Ceballos, 1995). Algunas de las especies más comunes son *Bufo marinus*, *B. marmoratus*, *Smilisca baudini*, *Hyla smithi*, *Anolis nebulosus*, *Sceloporus utiformis*, *Oxybelis aeneus*, *Salvadora mexicana*, *Manolepis putmani* y *Crocodylus acutus* (Ramirez-Bautista y García, 2002).

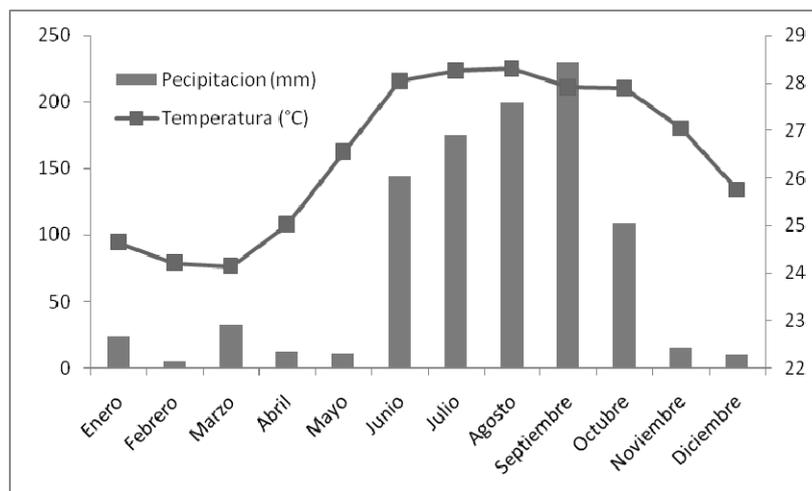
En cuanto a aves algunas de las especies más comunes son *Cacicus melanicterus*, *Uropsila leucogastra*, *Parula pitiayumi*, *Calocitta formosa* y *Trogon citreoelus* (Arizmendi *et al.*, 2002). El endemismo de aves en la SBC es bajo a nivel global excepto en la SBC mexicana donde se encuentran por lo menos 25 especies endémicas (Ceballos, 1995).

En la selva baja caducifolia del occidente de México se encuentra un alto número de especies endémicas de mamíferos, 26 especies; sólo se le acerca el Chaco Sudamericano con 22 especies. El máximo endemismo de mamíferos en la categoría de género se observa en la selva subhúmeda de Jalisco y Colima (Ceballos y Rodríguez, 1993).

En cuanto a mamíferos medianos y grandes en la SBC se encuentran *Odocoileus virginianus*, *Leopardus pardalis*, *Tayassu tajacu*, *Nasua Larica* y *Spilogale pygmaea* (Ceballos y Miranda 1986, Miranda 2002). Entre las especies pequeñas *Liomys pictus*, *Peromyscus perfulvus*, *Oryzomys couesi*, *Xenomys Nelson* y *Sigmodon mascotensis* (Miranda 2002). Con respecto a mamíferos voladores en la SBC se pueden encontrar murciélagos frugívoros como *Artibeus jamaicensis*, *Sturnira lilium*, *Carollia subrufa*; murciélagos nectarívoros como *Leptonycteris yerbabuenae*, *Glossophaga soricina*, *G. morenoi*; murciélagos insectívoros como *Pteronotus parnelli*, *Natalus stramineus*, *Balantiopteryx plicata*, *Mormoops megalophylla* y debido a la actividad ganadera también se puede encontrar muy comúnmente *Desmodus rotundus*, murciélago hematófago.

## Clima

El clima dominante en el estado es el cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw), abarca el 77.8% de la superficie del estado, se presenta en la región costera y en las zonas bajas del valle de Tecoman (INEGI). En el área de estudio el clima presente es el más seco de los subhúmedos (Aw<sub>0</sub>), con una temperatura máxima promedio de 33.3 °C y una temperatura mínima promedio de 19.6 °C y una precipitación mínima mensual promedio de 16.2 mm y una precipitación máxima mensual promedio de 556.8 mm (Estación Meteorológica Callejones 1949-2006). Esta es una zona con una estacionalidad muy marcada, lluvias y secas. La época de lluvias va de Junio a Octubre y la época de secas de Noviembre a Mayo (Fig. 2).



**Figura 2.** Climograma de la zona de estudio

## **Bibliografía**

- Arita H.T. y Santos del Prado K. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* 80: 31–41.
- Arizmendi, M. del C., L. Marquez- Valdelamar y J. F. Ornelas. 2002. Avifauna de la Región de Chamela, Jalisco. Pp. 297–328. En: *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología. F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García y M. Quesada (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Bullock, S. H. y A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a deciduous forest in Mexico. *Biotropica*. 22: 22-35.
- Carleton M. D. y G. G. Musser. 2005. Order Chiroptera, Pp. 745-752. En: *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*, Volumen 2. D.E. Wilson y D.M Reeder (eds.). Johns Hopkins University Press.
- Carta Geológico-Minera Lázaro Cárdenas E13-6-9, Michoacán, Colima, Guerrero y Jalisco. Escala 1:250,000.
- Ceballos, G., 1995. Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forests. En: *Seasonally Dry Tropical Forests*. Bullock, S.H., Mooney, H.A. y Medina, E. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 195±220.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. *Los Mamíferos de Chamela, Jalisco*. Instituto de Biología, UNAM, México, D.F. 486 pp.
- Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de mamíferos de México. II. Patrones de endemidad de mamíferos mexicanos. Pp. 87-108. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Medellín R. A. y Ceballos G. (eds.) Asociación Mexicana de Matozología, A. C., México
- Durán, E., P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, L. A. Pérez-Jiménez, A. Islas y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. Pp. 443-472. En: *Historia natural de Chamela*. F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds.) Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Fenton, M. B. 1992. *Bats. Facts on File*, Inc., New York, EUA.
- Ferrarezi, H. y Gimenez, E. D. A. 1996. Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). *J. Comparative Biol.* 1: 75-94.
- Findley, J. S. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge Univ. Press. 167 pp.
- Fleming, T. H. 1993. Plant-visiting bats. *American Scientist* 81:461-647.
- Flores, V. O. y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo*, 2º edición. Técnico Científicas, México D. F.
- Freeman, P. W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of the Linnean Society* 56(3):439-463.
- Freeman, P. W. 2000. Macroevolution in microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evol. Ecol. Res.* 2: 317\_ 335.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350. En: *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae. Part II*. Baker, R. J., Knox Jones, J. Jr. and Carter, D. C. (eds). Special Publications. Mus. Texas Tech Univ.

- Gimenez, E. A., H. Ferrarezzi, y V. A. Taddel. 1996. Lingual morphology and cladistic analysis of the New World nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Comparative Biology* 1:41–63.
- Gordon J. E., E. Bowen-Jones y M. A. González. 2006. What Determines Dry Forest Conservation in Mesoamerica? Opportunism and Pragmatism in Mexican and Nicaraguan Protected Areas. Pp. 343-358. En: *Neotropical Savannas and Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. Pennington R. T., Lewis G. P. y Ratter J. A. (eds.). CRC Press.
- Howell, D. J. y Hodgkin. 1976. Feeding adaptations in the hair and tongue of nectar-feeding bats. *J. Morphol.* 148:329-336.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. [www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx)
- Kalko, E. K. V. 1997. Diversity in tropical bats. Pp. 13-43. En: Ulrich, H. (ed), *Tropical diversity and systematics*, Proc. Int. Symp. Biodiv. Syst. Tropical Ecosystems, Bonn, 1994. Zool. Forschungsinst Mus. Alexander Koenig, Bonn.
- Kalko, E. K. V. 1998. Organisation and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* 101:281-297
- Kalko, E. K. V. 2002. Neotropical leaf-nosed bats (Phyllostomidae): “whispering” bats or candidates for acoustic surveys? En: *Proceedings of a workshop on acoustic identification of bats*. M. G. Bringham, and E. K. V. Kalko (eds). Austin, Texas
- Kalko, E. K. V., C. O. Handley, Jr., y D. Handley. 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a neotropical bat community. En: M. L. Cody and G. A. Smallwood (eds.). *Long-term studies of vertebrate communities*, Academic Press, Washington, D.C. pp. 503–553.
- Lott, E. J., S. H. Bullock y A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica*, 19: 228-235.
- Lott, E. J. y T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela–Cuixmala, Jalisco. Pp. 83–136. En: *Historia Natural de Chamela*. F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García y M. Quesada (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Medellín, R., H. T. Arita, y O. Sánchez. 1997. Identificación de los murciélagos de México. *Publicaciones Especiales 2*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. Distrito Federal, México.
- Miranda A. 2002. Diversidad, historia natural, ecología y conservación de los mamíferos de Chamela. Pp. 83–136. En: *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología. F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García y M. Quesada (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Murphy, P.G., Lugo, A.E., 1995. Dry forest of Central America and the Caribbean. Pp. 9-34. En: *Seasonally Dry Tropical Forests*. Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Naranjo, M. E., Rengifo, C., Soriano, P. J. 2003. Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *J. Trop. Ecol.* 19, 19–25.
- Nassar, J. M., Beck, H., Sternberg, L. D. S. L., Fleming, T. H. 2003. Dependence on cacti and agaves in nectar-feeding bats from Venezuelan arid zones. *J. Mammalogy.* 84, 106–116.
- Palacio-Prieto J.L., G. Bocco, A. Velázquez, J.F. Mas, F. Takakai Takaki, A. Victoria, L. Luna-González, G. Gómez Rodríguez, J. López-García, M. Palma Muñoz, Irma Trejo-Vázquez, A. Peralta Higuera, J. Prado-Molina, A. Rodríguez-Aguilar, R. Mayorga-Saucedo, F. González Medrano. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000, *Investigaciones Geográficas*, revista del Instituto de Geografía, UNAM, n°43 pp. 183-203 (nota técnica).
- Patterson, B. D., Willig, M. R. y Stevens, R. D. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. pp. 536-579 En: *Bat ecology*. Kunz, T. H. and Fenton, M. B. (eds). Univ. of Chicago Press.
- Petit, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curacao, Netherland Antilles. *Biotropica* 27, 538–541.
- Petit, S. 1997. The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curacao. *Biotropica* 29, 214–223.
- Quesada, M., y K. E. Stoner. 2004. Threats to the conservation of tropical dry forest in Costa Rica. En: *Biodiversity Conservation in Costa Rica: Learning the Lessons in a Seasonal Dry Forest*. pp. 266-280. G.W. Frankie, A. Mata, y S. B. Vinson (eds.) University of California Press, Berkeley, California, pp. 266-280..
- Ramirez-Bautista, A. y Garcia A. 2002. Diversidad de la herpetofauna de la región de Chamela. pp. 251-263. En: *Historia Natural de Chamela*. F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García y M. Quesada (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Ruiz, A., M. Santos, P. Soriano, J. Cavalier y A. Cadena. 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 29, 469–479.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México.
- Rzedowski, J., 1990. *Vegetación Potencial*. Atlas Nacional de México, Sección Naturaleza. Hoja IV.8.2, Vol II. Mapa escala:1:4,000 000. Instituto de Geografía, UNAM, México.

- Sanchez-Azofeifa, G.A., M. Quesada, J. P. Rodríguez, J. M. Nassar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska, L. Fajardo, J. A. Gamon, y P. Cuevas-Reyes. 2005. Research priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*. 37, 477–485.
- Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera, pp. 312-529. En: *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*, Volumen 1. D.E. Wilson y D.M Reeder (eds.) Johns Hopkins University Press.
- Sosa, M., Soriano, P. J. 1996. Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *J. Trop. Ecol.* 12, 805–818
- Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology* 263:7-21
- Tschapka, M., y S. Dressler. 2002. Chiropterophily: On bat flowers and flower bats. *Curtis's Botanical Magazine* (ser. 6) 19 (2): 114-125.
- von Helversen, O. y D. v. Helversen. 1975. *Glossophaga soricina* (Phyllostomatidae) Nahrungsaufnahme (Lecken). *In: Wolf. G. (ed.) Encyclopaedia Cinematographica* Vol. E 1837:3-17. Gottingen.
- Wetterer, A. L., Rockman, M. V. and Simmons, N. B. 2000. Phylogeny of Phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 248: 1200.
- Willig, M. R. 1983. Composition, microgeographic variation, and sexual dimorphism in Caatingas and Cerrado bat communities from northeastern Brazil. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 23:1–131.

## Capítulo II. Estructura de Comunidades

### Introducción

El estudio de las comunidades permite entender cómo individuos de diferentes especies interactúan y cómo se han adaptado a coexistir, también nos ayuda a conocer las probables consecuencias de la alteración de los sistemas con la adición o extracción de especies y la manipulación de factores ambientales (Findley, 1993).

Debido a la necesidad de información básica para guiar los estudios de la pérdida de biodiversidad y su preservación, el interés en la ecología de comunidades ha aumentado en los últimos años (Simberloff, 1988; Pimm 1991; Brown 1995; Medellín *et al.*, 2000; Simberloff, 2004), centrándose en mejorar el entendimiento de los factores que afectan a la diversidad, la organización y la dinámica de los ensambles de especies a corto (ecológico) y largo plazo (evolutivo) (Kalko, 1998).

Dado que los murciélagos juegan un papel clave en los ecosistemas tropicales como dispersores de semillas, polinizadores y controladores de poblaciones de insectos (Findley, 1993; Fleming *et al.*, 1996) y, que se encuentran en grandes números en las comunidades locales, un mejor entendimiento de qué factores contribuyen a su diversidad es crucial (Kalko y Handley, 2001).

En particular el estudio de las comunidades de murciélagos Neotropicales ha sido el foco de varias investigaciones en las últimas décadas (Fleming *et al.*, 1972; Humphrey *et al.*, 1983; Willig, 1983; Brosset *et al.*, 1996; Kalko *et al.*, 1996; Kalko, 1998; Bernard, 2001; Kalko y Handley 2001; Giannini y Kalko, 2004; Sánchez *et al.*, 2007), los cuales se han concentrado principalmente en las selvas lluviosas y, poca atención se le ha puesto a las comunidades de murciélagos en las selvas secas (Fleming *et al.*, 1972; Stoner, 2001; Sánchez *et al.*, 2007).

La mayoría de los estudios de diversidad y estructura de comunidades de murciélagos se han basado en un grupo pequeño de especies y han dejado de lado las especies poco comunes o de difícil captura. Como consecuencia aún desconocemos la biología de muchas especies de murciélagos y nuestro conocimiento de las comunidades, especialmente de las comunidades tropicales ricas en especies, sigue siendo pobre (Kalko, 1997).

No existe una definición universal de comunidad ya que esta es definida artificialmente por el investigador de acuerdo a sus necesidades objetivos y preferencias (Roughgarden y Diamond, 1986; Findley, 1993; Fauth *et al.*, 1996). Prácticamente todas las definiciones de comunidad ecológica incluyen la idea de un conjunto de especies que se encuentran en un lugar en particular (Morin, 1999) y que pueden interaccionar en asociaciones competitivas, tróficas o mutualistas. Estas interacciones ocurren entre las especies que comparten dominios temporales o espaciales (Ricklefs, 1979).

Los ecólogos generalmente estudian subconjuntos de las comunidades ecológicas, como los ensambles y gremios (Peterson *et al.*, 2003). Un “ensamble” se puede definir como un grupo relacionado taxonómicamente que se encuentra en la misma área geográfica (Fauth *et al.*, 1996; Ricklefs y Miller, 2000). Un “gremio” se puede definir como un conjunto de especies que utilizan los mismos recursos de la misma manera (Root, 1967). Este concepto es utilizado cuando un estudio se enfoca en un grupo de especies que usan los mismos recursos, sin restricciones taxonómicas. Una forma de distinguir patrones dentro de una comunidad es ordenar a sus miembros en grupos funcionales como los gremios, ya que esto permite enfocarnos en un grupo específico con relaciones funcionales específicas (Simberloff y Dayan, 1991). Por definición los miembros de un mismo gremio se caracterizan por utilizar el mismo hábitat, forma y tipo de alimentación. Los miembros de gremios diferentes muestran poco o ningún solapamiento ecológico, por lo que la mejor forma de estudiar a fina escala cómo las especies con preferencias ecológicas similares coexisten en una comunidad es dentro de los gremios (Kalko, 1997).

Una definición muy general de comunidad es la dada por Ricklefs y Miller (2000) donde señalan que una comunidad es una asociación de poblaciones de distintas especies que viven en el mismo lugar y en el mismo tiempo. En el actual trabajo utilizamos esta definición general de comunidad, trabajamos con las poblaciones de murciélagos nectarívoros presentes en el área de estudio durante 2006 y principios del 2007.

La riqueza, la diversidad de especies y su abundancia relativa y las relaciones tróficas entre las poblaciones que interactúan en una comunidad, son atributos de la estructura de la comunidad. Dentro de una comunidad local la estructura esta definida por las abundancias relativas y las actividades de los individuos de cada especie: donde viven, donde se alimentan, de que se alimentan. (Ricklefs y Miller, 2000).

Se ha planteado la idea de que procesos determinísticos, especialmente la disponibilidad, la abundancia y la distribución de los recursos, son factores importantes que influyen la organización y dinámica de las comunidades de murciélagos (MacNab, 1971; Kalko *et al.*, 1996). Generalmente los hábitos alimentarios de una especie se deducen directamente de heces o contenidos estomacales, reunidos de varias regiones y en distintos tiempos del año, o indirectamente de datos morfológicos por lo que las interacciones dentro de un ensamble tropical en particular son muy poco conocidas (Heithaus *et al.*, 1975). Algunos estudios han intentado describir la estructura de las comunidades de murciélagos en bosques tropicales basándose en la partición de recursos en términos de gremios tróficos (McNab, 1971; Heithaus *et al.*, 1975).

Los estudios de murciélagos nectarívoros principalmente se basan en el análisis de la dieta (Villa, 1967; Alvarez y González-Quintero, 1970; Quiroz *et al.*, 1983; Alvarez y Sanchez-Casas, 1999; Lou y Yurita, 2005), polinización y algunos estudios de forrajeo (Lemke, 1984; Horner *et al.*, 1998). Existen pocos estudios donde se plantea cómo afecta la estacionalidad a los murciélagos nectarívoros (Rojas-Martínez, 1996; Stoner, 2002; Tschapka, 2004) y el uso de los recursos de varias especies de nectarívoros en la misma zona (Sosa y Soriano, 1993; Muchala y Jarrin, 2002; Tschapka, 2004) y la mayoría de estos estudios son para bosques tropicales húmedos, con algunas excepciones como los de Rojas-Martínez (1996) y Stoner (2002) que se realizaron en selvas bajas caducifolias de México y Costa Rica.

Este trabajo contribuye al conocimiento de las comunidades de murciélagos nectarívoros en la selva baja. Se enfoca en cómo es que cinco especies de nectarívoros usan los recursos de la zona, observar si hay diferencias a lo largo del año y conocer qué efecto tiene la disponibilidad de recursos, ya que la SBC tiene una estacionalidad muy marcada y presenta un pico de floración durante la época de secas (Janzen, 1967; Pennington y Sarukhan, 1968; Frankie *et al.*, 1974; Heithaus *et al.*, 1975; Rendowski, 1978; Borchert, 1996), en la abundancia y la riqueza de estas especies.

Se sabe muy poco de las comunidades de los murciélagos en general y, en particular de los murciélagos nectarívoros en las selvas bajas de México, por lo que estudios donde se generen conocimientos para conocer su biología y nos ayuden a entender como están estructuradas sus comunidades, son sumamente necesarios.

## Objetivos

- Caracterizar la estructura de la comunidad de murciélagos nectarívoros en la zona de estudio.
- Evaluar el efecto de la estacionalidad en la abundancia y uso de recursos de cada una de las especies de murciélagos nectarívoros.
- Comparar la abundancia relativa de los murciélagos nectarívoros entre una zona de cultivo de plátanos, dónde hay néctar disponible prácticamente durante todo el año y, la vegetación nativa, dónde los recursos son estacionales.
- Evaluar la importancia del hábitat original, selva baja caducifolia (SBC), para la conservación de las especies de murciélagos nectarívoros de la zona de estudio, Callejones, Colima.

## Hipótesis

**H<sub>A</sub>**: Debido a que el pico de floración en la selva baja ocurre durante la época de secas, la abundancia relativa de los murciélagos nectarívoros será mayor durante esa temporada.

**H<sub>0</sub>**: La abundancia relativa de los murciélagos nectarívoros va a ser la misma durante todo el año.

**H<sub>A</sub>**: Durante la época de baja disponibilidad de recursos en la selva seca, es decir la época de lluvias, la abundancia relativa de los murciélagos nectarívoros va a ser mayor en los cultivos de plátano, ya que estos producen flores durante todo el año.

**H<sub>0</sub>**: Durante la época de lluvias la abundancia de los murciélagos nectarívoros no será diferente en la vegetación nativa y en los cultivos de plátano.

**H<sub>A</sub>:** Los recursos florales de la vegetación nativa son más utilizados principalmente por las especies más especializadas de la zona como *L. yerbabuena*, mientras que las especies más generalistas como *G. soricina*, van a utilizar con mayor frecuencia los cultivos de plátano.

**H<sub>0</sub>:** Todas las especies van a utilizar de igual manera, tanto los cultivos de plátano como los recursos florales de la vegetación nativa.

## Métodos

El trabajo de campo se realizó en la temporada de secas y de lluvias del año 2006. Las fechas de los muestreos se establecieron con base en el climograma construido con los datos del Meteorológico Nacional, donde se observa que la temporada de secas abarca los meses de noviembre-mayo y la temporada de lluvias de junio-octubre y, los datos bibliográficos de los picos de floración en la selva baja caducifolia (Janzen, 1967; Pennington y Sarukhan, 1968; Heithaus 1975; Rzedowski, 1978; Borchert, 1996).

Los dos muestreos en época de secas se hicieron a finales de Enero y principio de Abril y los dos en época de lluvias a finales de Junio y mediados de Septiembre. Fue necesario hacer una quinta visita, ya que la floración del cactus columnar *Pachycereus pecten-aboriginum*, importante fuente de recursos para los murciélagos nectarívoros (Valiente-Baunet *et al.*, 2004), se retrasó y, en ninguna de las visitas que realizamos durante el 2006 logramos poner redes frente a flores de esta especie. Esta visita se realizó a mediados de Febrero del 2007. Por lo tanto tenemos tres muestreos en secas y dos muestreos en lluvias.

### Selección de sitios de muestreo

Los muestreos se realizaron en plantaciones de plátano (P), las flores de *Musa* spp. son ricas en néctar (Itino *et al.*, 1991; Liu *et al.*, 2002) durante todo el año, por lo que estos cultivos pueden ser una importante fuente de néctar para los murciélagos nectarívoros de la zona; también se trabajó en sitios con recursos florísticos nativos que son potencialmente utilizados por murciélagos que vamos a llamar vegetación nativa.

Para establecer los sitios de muestreo de vegetación nativa (VN) primero fue necesario establecer cuales son las plantas potencialmente utilizadas por murciélagos en el área de estudio, para esto se utilizó el trabajo realizado por Sperr (2004). *Cleome spinosa*, *Pseudobombax ellipticum* y *Pachycereus pecten-aboriginum* son las plantas de la vegetación nativa que más utilizan los murciélagos nectarívoros en esta zona. Ya establecidos los recursos donde se van a colocar las redes, se realizaron caminatas de reconocimiento para localizar sitios donde estuvieran presentes estas plantas y fuera posible colocar las redes de niebla.

Los platanales donde se realizaron los muestreos fueron plantíos cercanos a la SBC, propiedad de los habitantes de Callejones, cabe aclarar que estos platanales son negocios familiares, no son grandes sembradíos industrializados, por lo que se utilizan muy pocos fertilizantes e insecticidas, los frutos y las flores no se cubren con bolsas y, tampoco se acostumbra cortarles la inflorescencia. Durante el día se realizaban caminatas por los platanales para escoger el sitio donde se iban a colocar las redes en la noche, siempre se intentaba colocar las redes en el lugar que tuviera el mayor número de flores activas. Se procuraba no repetir el mismo lugar de colocación de redes, aunque a veces esto no fue posible ya que la cantidad de flores en otros lugares era muy poca.

#### Colocación de redes de niebla

En ambos sitios (vegetación nativa y plantaciones de plátano), las redes se colocaron frente a flores activas. En el caso de la vegetación nativa cuando alguno de los recursos seleccionados estaba en floración, se colocaban las redes frente a estos recursos, que se encuentran dentro de la SBC (*Pachycereus pecten-aboriginum*) o muy cerca de ella (*Pseudobombax ellipticum* y *Cleome spinosa*), también se colocaban en los sitios donde en ese momento no había flores para corroborar que la presencia de los murciélagos en los sitios con flor sea porque están utilizando el recurso y no sólo porque utilizan esa zona como paso. El esfuerzo de muestreo, hablando de número de metros de red, en cada uno de los sitios de selva baja no fue el mismo, porque se intentó que la cantidad de metros de red fuera proporcional a la cantidad de néctar disponible en cada uno de los diferentes recursos. El *P. ellipticum* es un recurso muy localizado, sólo se encontró un individuo en la zona de estudio, con gran cantidad de flores que producen mucho

néctar cada una (Eguiarte *et al.*, 1987); *C. spinosa* se encuentra en zonas inundables cerca de los márgenes del río en grandes cantidades, pero cada flor produce poca cantidad de néctar (Sperr *et al.*, 2004); los cactus columnares están dispersos en toda la SBC, se ha reportado que individuos adultos con muchas ramas producen entre 9 y 11 flores por planta (Molina-Freaner *et al.*, 2004), pero en el área de estudio se observó que por noche abren aproximadamente entre 1 y 4 flores por cactus. Por lo tanto para poder abarcar la misma cantidad de néctar en cada uno de los sitios, se pusieron pocos metros de red en el *P. ellipticum*, en *C. spinosa* se colocaron varios metros de red que abarcaban muchas flores y, en los sitios de cactus columnares fue donde se colocó una mayor cantidad de metros ya que por lo general con una red de seis metros solamente se podían abarcar un máximo de dos flores activas.

Los días y horas de captura en cada uno de los periodos y sitios de muestreo fueron los mismos, lo que varió fue el número de metros de red colocados por noche. Para que los datos fueran comparables entre muestreos y sitios, se estandarizaron los datos dividiendo el número de murciélagos por metro de red por noche (abundancia relativa).

El número de metros de red colocado por noche en los platanales también fue diferente, ya que dependía de la cantidad de flores activas y accesibles en cada una de las noches de muestreo.

En cada uno de los muestreos se colocaron redes de niebla (Avinet) de 6, 9 y 12 metros de largo, frente a potenciales recursos para los murciélagos nectarívoros. Las redes se abrían del atardecer entre las 7:00 y 8:00 p.m., dependiendo de la época del año, hasta las 2:00 a 3:00 a.m. Los cactus columnares de la zona miden aproximadamente entre 4-6 metros de alto, las areolas florísticas se encuentran en la parte superior de las ramas adultas (Bravo-Hollis, 1978), lo que dificulta la colocación de las redes frente a las flores. La colocación de las redes con tubos fue imposible, porque se necesitaba colocar las redes a una gran altura para alcanzar las flores y no se podía mantener estable la red. Para colocar las redes a esa altura se pasó una piola por las ramas de un árbol alto cercano, utilizándola como poste, los tensores de la red se amarraron a la piola, este procedimiento se realizó en los dos extremos de la red, posteriormente se tensaba la red amarrando cada uno de los extremos a un punto fijo en el suelo.

Los períodos de muestreo fueron de 10 días, las redes se colocaron simultáneamente en los sitios de vegetación nativa (VN) y las plantaciones de plátano (P). Las redes en los P se revisaban cada 20 minutos aproximadamente, las colocadas en la VN se revisaban aproximadamente cada hora u hora y media, cuando se observaba que la actividad era alta se revisaban las redes con mayor frecuencia.

Se liberaban todos los murciélagos que no fueran nectarívoros al instante después de sacarlos de las redes de niebla, los murciélagos nectarívoros se guardaban en sacos para posteriormente identificarlos y medirlos.

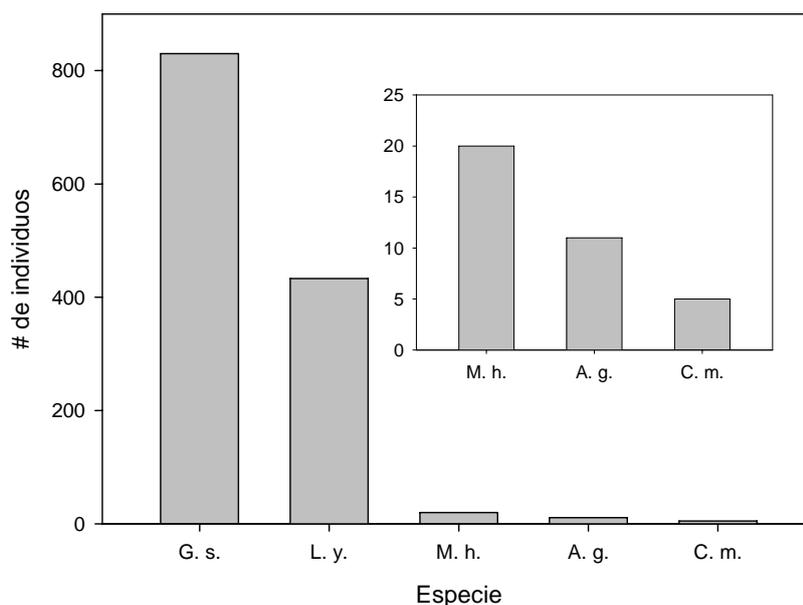
La identificación se hizo en base a la clave de campo para identificación de los murciélagos de Medellín *et al.* (1997). Se tomaron medidas de antebrazo, hocico y longitud total con un vernier (precisión de  $\pm 0.05$ ), también se tomó el peso de cada uno de los individuos con un dinamómetro Avinet (max. 50 g). En cada individuo se verificó el sexo, estado reproductivo y edad. Además se registro el lugar y fecha de captura.

A cada uno de los individuos capturados se le realizó una perforación en el ala derecha para evitar contar varias veces el mismo individuo durante el mismo muestreo, si se capturaba un individuo con la marca en el ala era anotado como recaptura y posteriormente liberado.

## Resultados

En total de los cinco muestreos capturamos 1,299 murciélagos nectarívoros de cinco especies, las especies dominantes son *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuena*, representando el 97% del total de capturas, las otras tres especies *Musonycteris harrisoni*, *Anoura geoffroyi* y *Choeronycteris mexicana* son raras en la zona, representan solo el 3% del total de capturas (Fig 1).

Sumando los metros de red que se colocaron por noche, se colocó un total de 2,343 metros de red durante 630 horas divididas en 90 noches. No se colocaron los mismos metros de red en cada uno de los sitios, pero las horas que se mantuvieron abiertas las redes y la duración de cada uno de los muestreo fueron los mismos, por lo que para estandarizar el esfuerzo de muestreo se obtuvieron las abundancias relativas dividiendo el número de murciélagos capturados entre los metros de red.



**Figura 1.** Total de individuos capturados por especie

### Estacionalidad

La época de mayor abundancia de los murciélagos nectarívoros fue la de secas, con una abundancia relativa de 0.69 murciélagos por metro de red, esto representa el 65% de las capturas totales. Durante la época de lluvias la abundancia relativa de murciélagos nectarívoros fue de 0.38, representando el 35% (Mann-Whitney Rank Sum Test,  $T=1554$ ;  $p<0.001$ ) (Tabla 1 y Fig. 2).

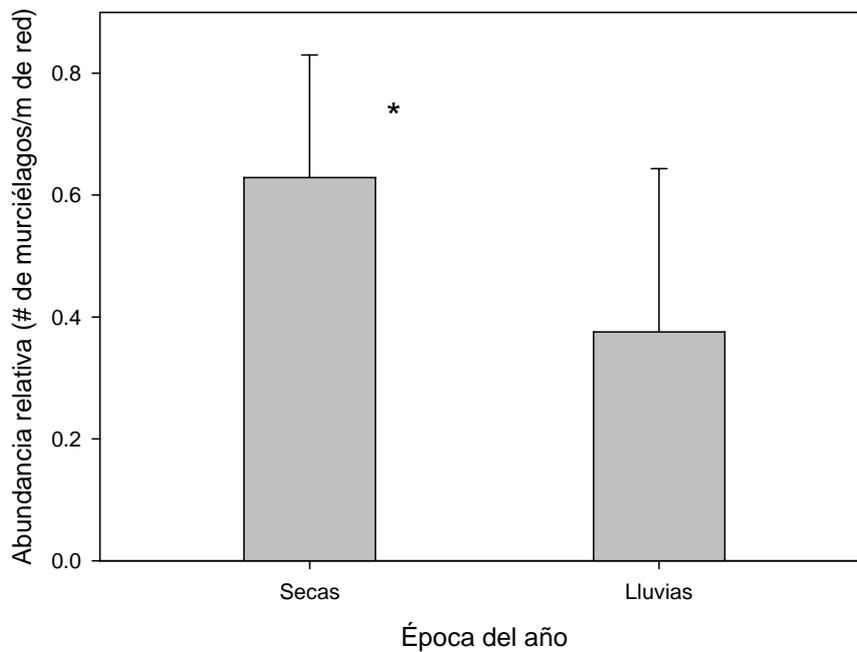
Durante los meses de secas se colocaron 1,350 metros de red (58% del total); en lluvias se colocaron 993 metros lo que equivale al 42% del total de metros colocados, esto se debe a que durante la temporada de secas se realizó una visita más al sitio de estudio.

En general todas las especies son más abundantes durante la época de secas, con excepción de *Anoura geoffroyi* para la que el 86% de las capturas fueron durante la época de lluvias. *G. soricina* presentó una diferencia significativa entre las estaciones (Mann-Whitney Rank Sum Test  $T=1627$ ;  $p=0.002$ ). A pesar de que *L. yerbabuena* también presenta una mayor abundancia durante la época de secas, no hay una diferencia significativa entre secas y lluvias (Mann-Whitney Rank Sum Test  $T=1808.5$ ;

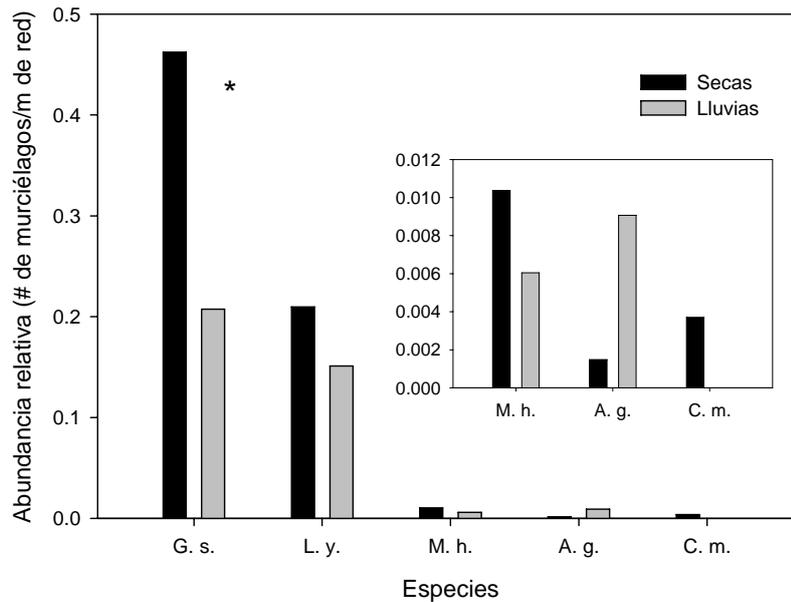
$p=0.067$ ). No se capturó *Choeronycteris mexicana* en la zona durante la estación lluviosa, el 100% de los individuos se capturaron en los meses de sequía (Fig. 3)

**Tabla 1.** Cantidad de metros de red, noches, horas trabajadas y murciélagos capturados en las diferentes épocas del año.

	Secas	Lluvias	Total
M. de Red	1350	993	2343
Noches	30	20	50
Horas	210	140	350
# de Murciélagos	927	373	1300
# Mu/M de Red	0.69	0.38	0.55



**Figura 2.** Abundancia relativa de murciélagos nectarívoros durante secas y lluvias. Los datos que se muestran en la gráfica son media  $\pm$  desviación estándar. \*  $p < 0.001$



**Figura 3.** Abundancia relativa de cada una de las especies de murciélagos nectarívoros capturados durante las distintas épocas del año. \* p=0.002

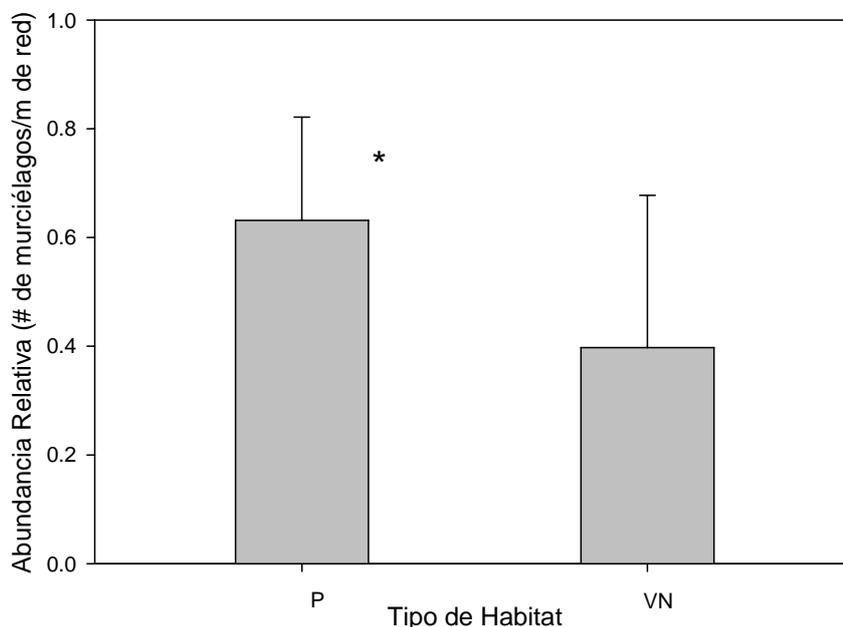
### Platanales y vegetación nativa

En total se obtuvo una mayor abundancia relativa de murciélagos nectarívoros en los platanales que en la vegetación nativa (Mann-Whitney Rank Sum Test  $T=2939.5$ ;  $p<0.001$ ). Se capturaron 861 murciélagos en los platanales y 433 en los diferentes sitios de la vegetación nativa (*Pachycereus pecten-aboriginum*, *Pseudobombax ellipticum* y *Cleome spinosa*). Hablando en abundancias relativas, con los metros de red ya estandarizados, en los platanales se capturaron el 61% de los murciélagos y el resto (39%) repartido en los sitios de la vegetación nativa (Fig. 4).

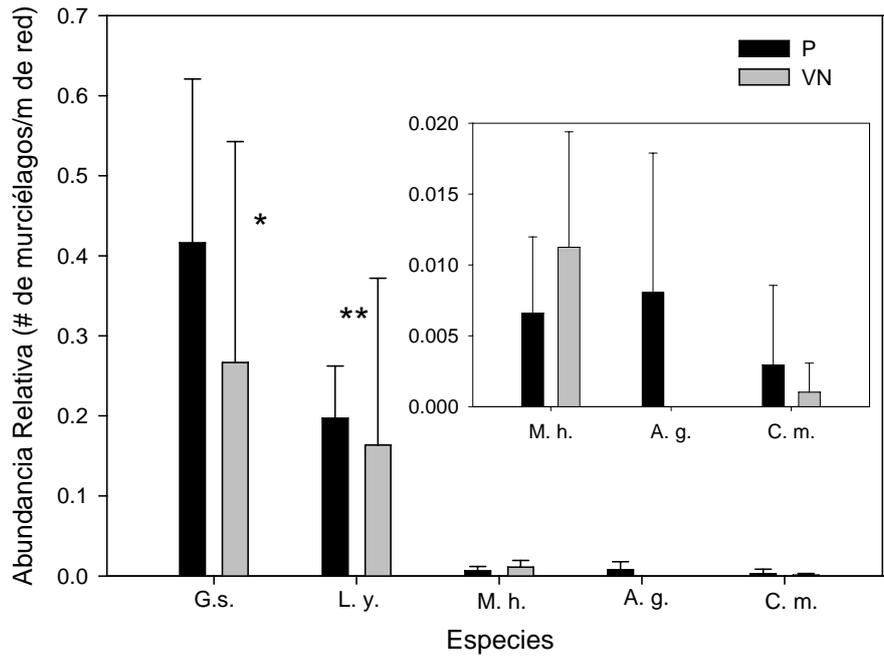
En prácticamente todas las especies, se capturó una mayor cantidad de individuos en los platanales que en la vegetación nativa, con excepción de *M. harrisoni* que en el platanar sólo se capturó el 37 % y el resto (63%) en la vegetación nativa. *Anoura geoffroyi* sólo estuvo presente en los platanales; nunca se capturó un individuo de esta especie en los sitios de vegetación nativa. *G. soricina* (Mann-Whitney Rank Sum Test  $T=3031$ ;  $p<0.001$ ) y *L. yerbabuena* (Mann-Whitney Rank Sum Test  $T=2772$ ;  $p=0.006$ ) presentaron una diferencia significativa en el uso de platanales y vegetación nativa (Fig. 5).

### Uso de recursos durante la época de secas y de lluvias

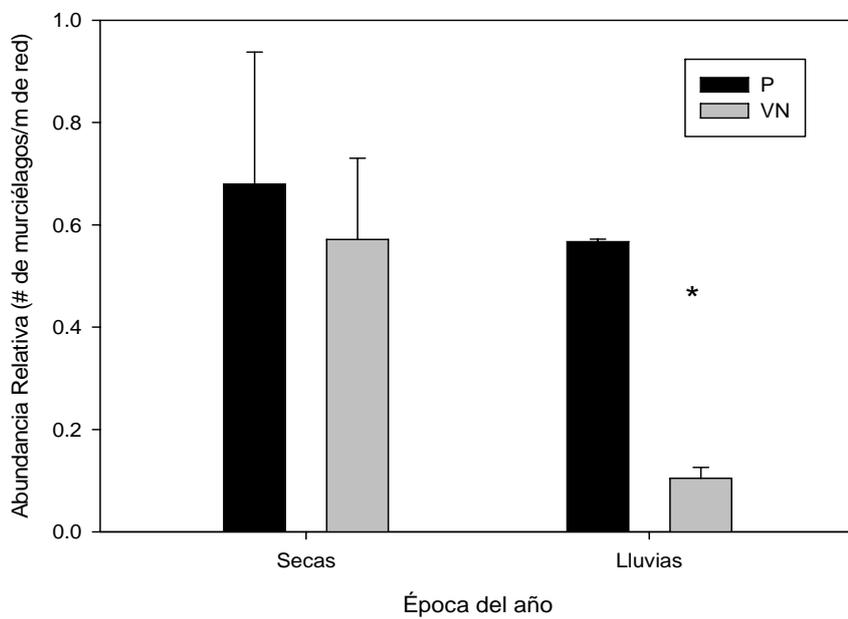
Durante la época de secas los murciélagos nectarívoros utilizan prácticamente de igual manera los recursos en los platanales que en la vegetación nativa (Prueba de T  $t=0.990$   $gl=45$ ;  $p=.327$ ), 54% y 46% respectivamente. En cambio durante la época de lluvias se observa una clara diferencia entre la vegetación nativa y los plantíos de plátano, en estos últimos se capturaron el 86% de los murciélagos capturados durante la época de lluvias (Mann-Whitney Rank Sum Test  $T=312.5$ ;  $p<0.001$ ) (Fig. 6).



**Figura 4.** Abundancia relativa de murciélagos nectarívoros en los diferentes sitios de platanal y vegetación nativa. Los datos que se muestran en la gráfica son media  $\pm$  desviación estándar. \*  $p \leq 0.001$



**Figura 5.** Abundancia relativa, de las cinco especies de nectarívoros presentes en la zona, en platanales y vegetación nativa. Los datos que se muestran en la gráfica son media  $\pm$  desviación estándar. \*  $p \leq 0.001$ , \*\*  $p=0.006$



**Figura 6.** Abundancia de murciélagos nectarívoros en platanales y vegetación nativa durante la época de secas y de lluvias. Los datos que se muestran en la gráfica son media  $\pm$  desviación estándar. \*  $p \leq 0.001$

Durante el segundo muestreo de secas (Abril) se capturó la mayor cantidad de murciélagos por metro de red, tanto en los sembradíos de plátano como en los sitios de vegetación nativa; además la abundancia relativa entre ambos sitios es muy similar, en los plátanos se capturó el 51% y en la vegetación nativa el 49% de las capturas totales de murciélagos nectarívoros durante este muestreo. El tercer muestreo de secas (Febrero del 2007) es el único periodo donde se obtuvo una mayor abundancia relativa en la vegetación nativa (65%).

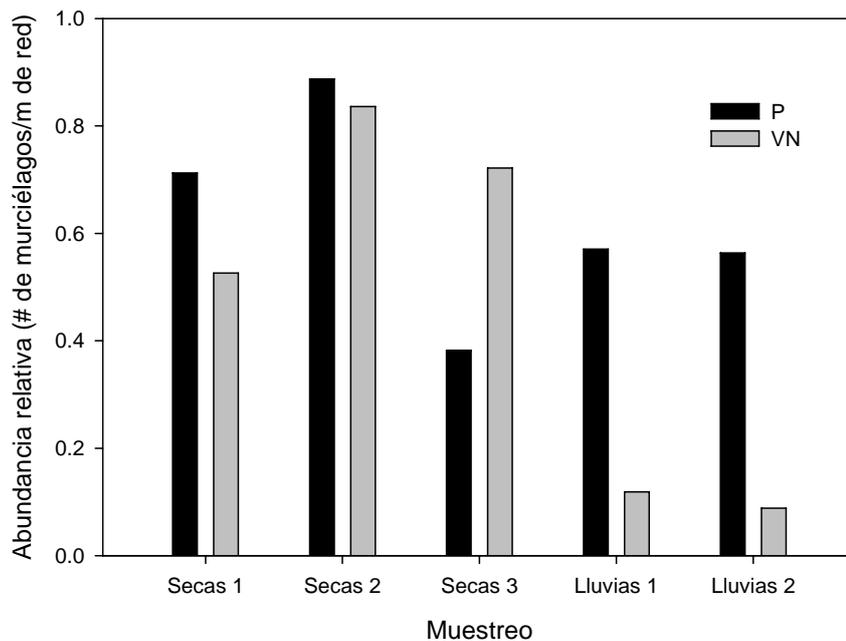
En los dos períodos de lluvias se obtuvieron resultados muy parecidos, en ambos la abundancia relativa en los platanales es mayor al 80% que en la vegetación nativa (Tabla 2 y 3, Fig. 7).

**Tabla 2.** Cantidad de metros de red, noches, horas trabajadas y murciélagos capturados en los platanares en cada uno de los muestreos.

P	Secas 1	Secas 2	Secas 3	Lluvias 1	Lluvias 2	Total
Mes	Enero/Febrero	Abril	Febrero	Junio/Julio	Septiembre	
M. de Red	348	231	204	291	291	1365
Noches	10	10	10	10	10	50
Horas	70	70	70	70	70	350
# de Murciélagos	248	205	78	166	164	861
# Mu/M de Red	0.713	0.887	0.382	0.570	0.564	0.631

**Tabla 3.** Cantidad de metros de red, noches, horas trabajadas y murciélagos capturados en la vegetación nativa en cada uno de los muestreos.

VN	Secas 1	Secas 2	Secas 3	Lluvias 1	Lluvias 2	Total
Mes	Enero/Febrero	Abril	Febrero	Junio/Julio	Septiembre	
M. de Red	171	177	219	219	192	978
Noches	10	10	10	10	10	50
Horas	70	70	70	70	70	350
# de Murciélagos	90	148	158	26	17	439
# Mu/M de Red	0.526	0.836	0.721	0.119	0.089	0.449



**Figura. 7.** Abundancia relativa de murciélagos nectarívoros, en cada uno de los muestreos, tanto en platanal como vegetación nativa

Las especies más abundantes están presentes durante todos los muestreos tanto en los platanales como en la vegetación nativa, aunque su abundancia fluctúa dependiendo de la época y el lugar del muestreo.

No se encontró *M. harrisoni* en el segundo periodo de la época de secas en los platanales ni en el segundo periodo de época de lluvias en la vegetación nativa (Fig. 8 y Fig. 9).

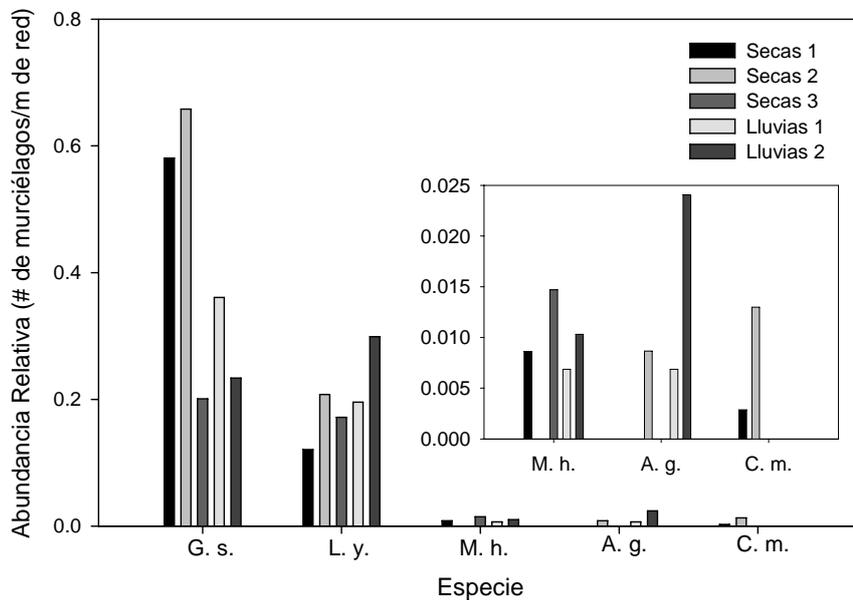
Se puede observar que en la época de lluvias todas las especies presentan una mayor abundancia relativa en los sembradíos de plátano que en los sitios de la vegetación nativa (Fig. 8 y 9).

Con los resultados obtenidos en cada uno de los muestreos por especie se puede observar que especialmente durante la época de secas en la vegetación nativa hay picos donde una especie en particular es muy abundante, por ejemplo el segundo muestreo durante la época de secas (Abril), representa el 52% del total de murciélagos de la especie *Glossophaga soricina* por metro de red capturados en la vegetación nativa, el

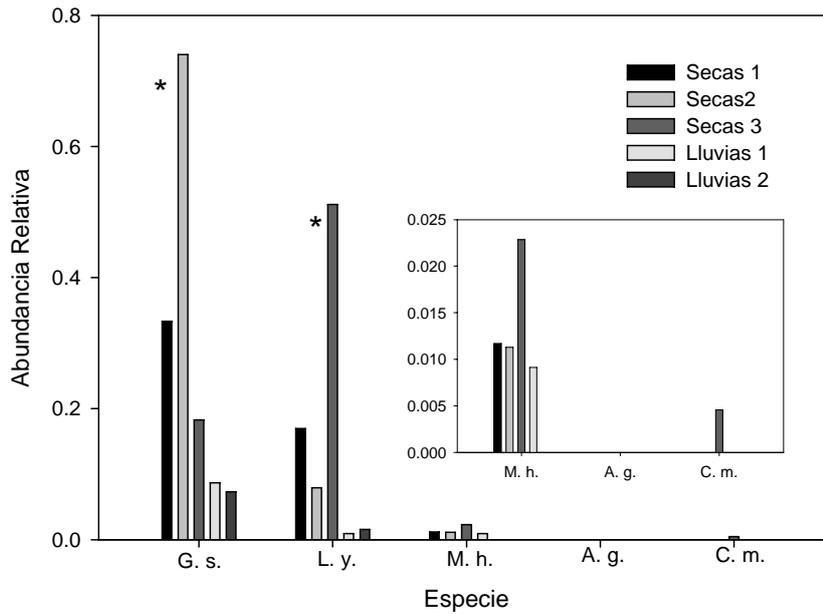
resto esta distribuido en los cuatro muestreos restantes (Kruskal-Wallis One Way ANOVA on Ranks  $H=23.67$   $gl=4$ ;  $p<0.001$ ).

El mayor número de *Leptonycteris yerbabuena* fue capturado en el tercer período de muestreo de secas (Febrero 2007), donde se capturaron el 65% del total de murciélagos de esta especie por metro de red en la vegetación nativa (Kruskal-Wallis One Way ANOVA on Ranks  $H=15.74$   $gl=2$ ;  $p<0.001$ ).

En todos los muestreos, excepto en el segundo muestreo de época de lluvias, *Musonycteris harrisoni* presenta una mayor abundancia en la vegetación nativa que en los platanares, el pico de abundancia de esta especie es durante el tercer periodo de secas (Fig. 9).



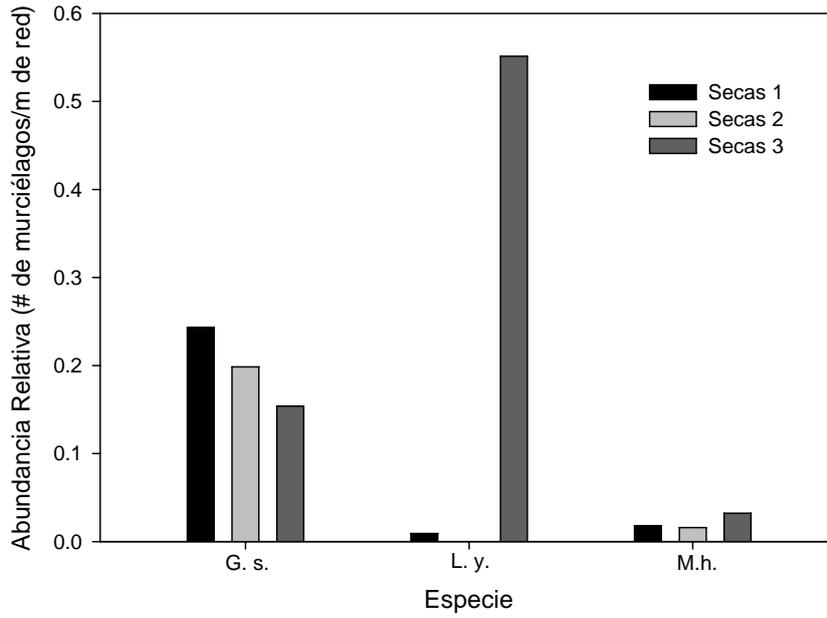
**Figura. 8** Abundancia relativa de cada de las especies de murciélagos nectarívoros de la zona en el platanal, durante los cinco periodos de muestreo.



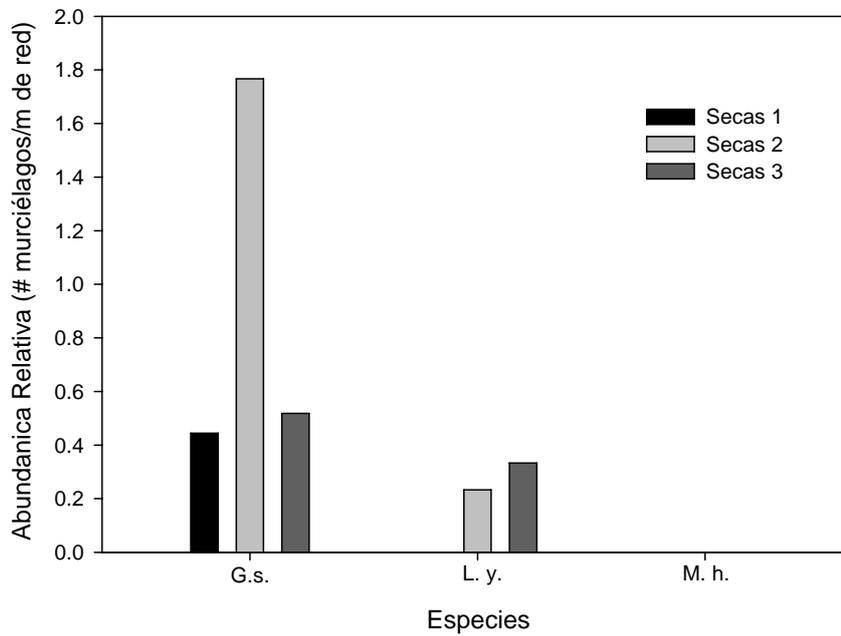
**Figura. 9** Abundancia relativa, de las cinco especies de murciélagos nectarívoros, en la vegetación nativa en cada uno de los cinco periodos de muestreo. \*  $p \leq 0.001$

Para saber si estos picos en la abundancia de una especie en la vegetación nativa durante los muestreos en la sequía se deben a un mayor uso de un recurso en especial se tienen que analizar cada uno de los sitios dentro de la vegetación nativa por separado (Fig. 10, Fig. 11 y Fig. 12).

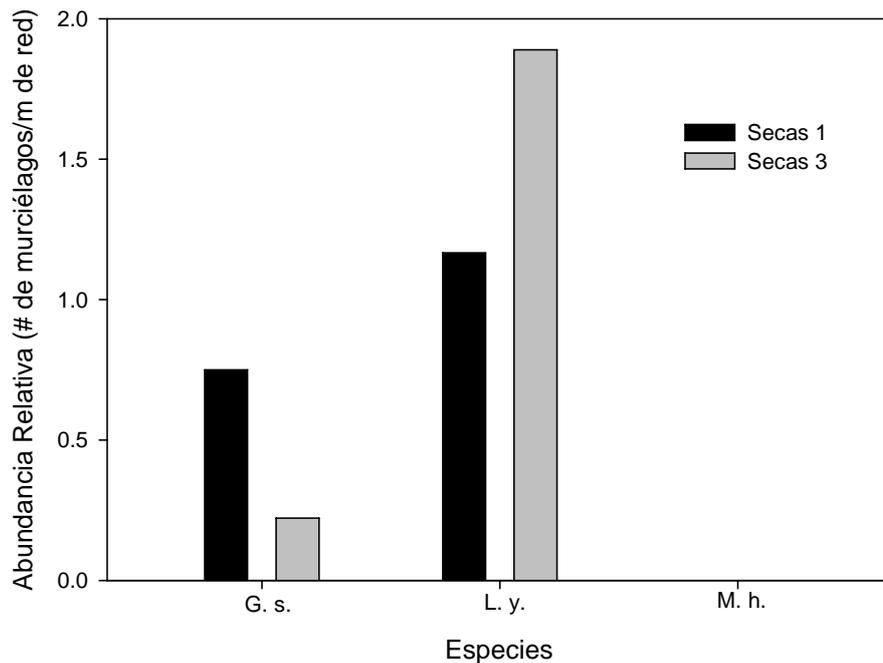
En cada uno de los muestreos uno de los recursos se encontraba en su pico de floración: en el primero *Pseudobombax ellipticum*; en el segundo *Cleome spinosa*, durante toda la época de secas se encontraban algunas flores pero durante este muestreo prácticamente todas las plantas tenían flores y, en el tercero el cactus columnar *Pachycereus pecten-aboriginum* y *Pseudobombax ellipticum* estaban empezando a abrir algunas flores.



**Figura. 10** Abundancia relativa de cada una de las especies en sitios de cactus columnares durante la época de secas.



**Figura. 11** Abundancia relativa de cada una de las especies en sitios de *Cleome spinosa* durante la época de secas.



**Figura. 12** Abundancia relativa de cada una de las especies en sitios de *Pseudobombax ellipticum* durante la época de secas, no se pudo muestrear en este lugar durante el segundo muestreo.

Separando los sitios de vegetación nativa, en las gráficas se puede ver claramente que el pico de *L. yerbabuena* durante el tercer muestreo en secas está asociado con los cactus columnares y *P. ellipticum*, no hay una diferencia significativa en el uso de ambos recursos por esta especie (Mann-Whitney Rank Sum Test  $T=14$ ;  $p=0.914$ ), pero hay que tomar en cuenta que solo se encontró un árbol de *P. ellipticum* en la zona de estudio y está junto a un cactus columnar que tenía una gran cantidad de flores en esta época. *L. yerbabuena* representa el 70% de total de la abundancia relativa de murciélagos nectarívoros en la vegetación nativa durante el tercer muestreo de secas.

El pico de abundancia que muestra *G. soricina* en la vegetación nativa en el segundo muestreo de secas se debe al uso de las plantas de *C. spinosa*; las capturas en este sitio abarcan el 90% de las capturas de *G. soricina* en la vegetación nativa durante este muestreo (Mann-Whitney Rank Sum Test  $T=19$ ;  $p=.044$ ) y el 90% del total de individuos capturados por metro de red durante el segundo muestreo de secas en la vegetación nativa.

En los tres muestreos de secas el 100% de los individuos de *M. harrisoni* se capturaron en los sitios de cactus columnares, no se capturó ningún individuo de esta

especie en los sitios ni de *C. spinosa* ni de *P. ellipticum*. El muestreo donde se obtuvo una mayor abundancia relativa de *M. harrisoni* en la vegetación nativa es en el cual se presenta el pico de floración de los cactus columnares, tercer muestreo en secas (Febrero 2007). Las capturas del muestreo tres abarcan el 46% de las capturas de *M. harrisoni* durante la época de secas en la vegetación nativa, específicamente en los sitios de cactus columnares porque como ya había mencionado esta especie solo fue capturada en esos sitios.

Las otras dos especies presentes en la zona al parecer no utilizan los recursos de la vegetación nativa, no se capturo ningún individuo de *A. geoffroyi* en la vegetación nativa ni en la época de secas ni en la de lluvias, de *C. mexicana* sólo se capturó un individuo en la vegetación nativa durante la época de floración de los cactus.

## Discusión

El número de especies de murciélagos nectarívoros en la zona (n=5) es alto en comparación con otros estudios realizados tanto en SBC como en otros tipos de hábitat (Heithaus *et al.*, 1975; Lemke, 1984; Eguiarte *et al.*, 1987; Tschapka, 2004; Stoner, 2005). En un estudio previo hecho en esta misma área (Tschapka *et al.*, en prensa), se habían registrado cuatro especies de nectarívoros, en este estudio aumentamos una especie más a este gremio en la zona, *Choeronycteris mexicana*; esta especie se distribuye desde el sur de California, norte y centro de México hasta el Salvador y Honduras, el intervalo altitudinal usual de *C. mexicana* es entre los 300 y 2,400 m., se alimenta principalmente de granos de polen y néctar, ha sido capturado en lugares muy diversos desde selva baja caducifolia, bosque espinoso, hasta bosque de coníferas y encino (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1987; Ortega y Arita, 2005). La alta diversidad de nectarívoros se puede atribuir en parte a la abundancia de recursos importantes para estos murciélagos (Stoner, 2002), como miembros de las familias Cactaceae, Bombacaceae y Agavaceae (Eguiarte *et al.*, 1987; Valiente-Banuet *et al.*, 1996b; Ceballos *et al.*, 1997; Arizmendi *et al.*, 2002; Scott, 2004).

### Estacionalidad

La marcada estacionalidad fenológica en la selva baja esta relacionada con la época del año y la precipitación. Los efectos de estos cambios fenológicos en las condiciones

microclimáticas y en la disponibilidad de recursos son muy grandes (Ceballos, 1995). Los cambios estacionales en la disponibilidad y la calidad de recursos alimenticios determinan el comportamiento de forrajeo, los patrones de reproducción y la abundancia de los murciélagos nectarívoros dentro de un área (Fleming *et al.*, 1972; Findley, 1993, Ruiz *et al.*, 1997; Petit *et al.*, 1997; Tschapka, 2004).

En total en este estudio se registró una mayor abundancia relativa en la época de secas que en la de lluvias, este patrón se siguió en todas las especies con excepción de *A. geoffroyi*. El pico en la abundancia de murciélagos nectarívoros coincide con el pico de floración en las selva baja caducifolia (Janzen, 1967; Pennington y Sarukhan, 1968; Frankie *et al.*, 1974; Heithaus 1975; Rendowski, 1978; Borchert, 1996), la principal ventaja para las plantas de florecer en la época seca es que así la floración no interfiere con el proceso vegetativo y se maximiza el uso de polinizadores y agentes dispersores (Janzen, 1967).

Tres de las cinco especies capturadas estuvieron presentes durante todo el año, algunas con variaciones importantes y significativas en su abundancia dependiendo de la época, en cambio dos especies (*C. mexicana* y *Anoura geoffroyi*) sólo estuvieron presentes durante una parte del año y prácticamente todas las capturas fueron en los platanales. Esto sugiere que en la zona de estudios hay especies residentes (*G. soricina*, *L. yerbabuena* y *M. harrisoni*) y especies no-residentes (*C. mexicana* y *A. geoffroyi*), lo cual también ha sido observado en la Estación Biológica La Selva en Costa Rica (Tschapka, 2004).

Las dos especies no-residentes son especies que habitan principalmente zonas altas (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1987; Rojas-Martínez, 2001; Ortega y Arita, 2005), a escala local se ha propuesto que los murciélagos son capaces de explotar los recursos que florecen secuencialmente a diferentes altitudes (Cockrum, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1996a; Rojas-Martínez *et al.*, 1999), podemos suponer que en época de escasez de recursos en las zonas altas estos murciélagos bajan en busca de alimento el cual encuentran en grandes cantidades y durante todo el año en los sembradíos de plátano.

#### Uso de los platanales y vegetación nativa durante la época de secas y de lluvias

La abundancia relativa de murciélagos nectarívoros en la vegetación nativa aumenta significativamente durante la época seca, esto quiere decir que a pesar de que en la zona se encuentran plantíos de plátano, que son una fuente de gran cantidad de néctar segura

durante todo el año, los murciélagos utilizan los recursos de la vegetación nativa cuando estos están presentes. ¿Porque no utilizan los platanales durante todo el año? Posiblemente porque muchas de las variedades cultivadas de plátano carecen de polen y este es una importante fuente de proteínas para los murciélagos nectarívoros (Herrera y Martínez del Río, 1998), especialmente para los murciélagos nectarívoros más especializados que generalmente no incluyen en su dieta insectos que también podrían ser una fuente de proteínas (Herrera *et al.*, 2001).

Durante la época de lluvias la presencia de murciélagos en la vegetación nativa baja considerablemente y gran parte de las capturas son en los platanales. Las plantaciones de plátano no industrializadas son sumamente atractivas para los murciélagos nectarívoros durante la época de lluvias porque en la vegetación nativa prácticamente no hay recursos florales disponibles. Esto quiere decir que los platanales sirven como un refugio alimenticio para los murciélagos nectarívoros durante la época de bajos recursos en la vegetación nativa.

Cabe reiterar que está hablando de platanales no industrializados, esto es importante porque en estos plantíos prácticamente no utilizan agroquímicos; además en los platanales industrializados les cortan la inflorescencia macho, comúnmente llamada “perilla”, y cubren los frutos y las flores con bolsas de plástico, lo que impide que los murciélagos tengan acceso al néctar. Dichas prácticas no se llevan a cabo o, en muy baja escala en los plantíos de Callejones.

#### Variación en la abundancia relativa de las especies residentes dependiendo de la época del año

La abundancia relativa de las especies residentes varía dependiendo de la época del año. En *G. soricina* se observó una disminución significativa en la abundancia durante la época de lluvias, esto no coincide con lo obtenido por Stoner (2002) quien reporta una mayor abundancia de *G. soricina* durante la estación lluviosa. La mayoría de las capturas que se hicieron en la época de lluvias fueron en los sembradíos de plátano. Está reportado en varios estudios que las especies del género *Glossophaga* tienen la capacidad de cambiar de tipo de alimentación hacia frutas o insectos, dependiendo de la disponibilidad de los recursos (Petit, 1997; Herrera *et al.*, 2001; Tschapka, 2004). Lo más probable es que esta variación en la abundancia de *G. soricina* se explique por lo antes mencionado, un cambio en la dieta durante la época de lluvias hacia insectos y/o

frutas y dado que nuestras redes están colocadas frente a flores, las capturas de esta especie bajan ya que los murciélagos están utilizando otro tipo de recursos. Durante la época de lluvias hay muy pocos recursos florales disponibles. La fuente de néctar más segura son las flores de plátano, pero las variedades cultivadas no producen polen, el cual es una fuente importante de proteínas para los murciélagos, por lo que no pueden sobrevivir únicamente de las flores de los platanales sino que tienen que buscar otra fuente de proteínas como pueden ser los insectos.

En varios estudios se ha reportado una fluctuación en el tamaño y la composición de las colonias de *L. yerbabuena* a lo largo del año (Álvarez & González, 1970; Quiroz *et al.*, 1986; Ceballos *et al.*, 1997; Herrera, 1997; Alvarez *et al.*, 1999; Tellez *et al.*, 2000; Tellez-Zenteno, 2001; Stoner *et al.*, 2003). Hay evidencias que sugieren que los cambios estacionales en la disponibilidad de los recursos derivan en cambios estacionales en la distribución, la abundancia y el ciclo reproductivo de *L. yerbabuena* (Fleming y Nassar, 2002).

Al parecer no existe un solo patrón migratorio latitudinal generalizado desde el sur de los Estados Unidos hasta el sur de México (Rojas-Martínez *et al.*, 1999), sino que existen dos poblaciones de *L. yerbabuena* que difieren ampliamente en sus patrones reproductivos y migratorios (Ceballos *et al.*, 1997; Tellez-Zenteno, 2001). Una que migra entre el trópico de México y el Desierto de Sonora, en la cual los nacimientos ocurren en primavera; la otra es una población que se mueve entre el Centro de México y las selvas bajas caducifolias del oeste de país, los nacimientos de esta población ocurren durante el invierno.

En una cueva en Chamela se observó que estos movimientos son realizados por prácticamente todas las hembras y la mayoría de los machos; durante todo el año se observó una colonia residente de machos en esta zona (Ceballos *et al.*, 1997).

En este estudio *L. yerbabuena* no presenta una diferencia significativa en la abundancia relativa entre secas y lluvias. Esto se puede explicar ya que durante todo el año se capturaron mucho más machos que hembras y, como ya mencioné antes, se ha observado que algunos machos son residentes y no realizan movimientos estacionales. Durante la época de secas se capturaron más hembras que durante la época de lluvias y, únicamente encontramos hembras preñada durante la época de secas; esto sugiere que la población de *L. yerbabuena* presente en el área de estudio forma parte de “la población de los nacimientos en invierno”; por lo tanto lo más probable es que las hembras y

algunos machos se muevan hacia el Centro de México durante el periodo de primavera-verano.

Durante todo el año se capturaron individuos de *L. yerbabuena* frente a flores lo que sugiere que esta especie no cambia de dieta en la época de escasez de néctar hacia insectos o frutas como es el caso de *G. soricina*, sino que se alimentan durante todo el año de néctar. En la época de lluvias la mayoría de las capturas fueron en los platanales, lo que indica que el néctar de las flores de la planta de plátano es un recurso muy importante para esta especie durante la época de lluvias. Como ya habíamos mencionado antes los sembradíos de plátano sirven como refugio alimenticio durante la época de bajos recursos en la vegetación nativa y, son de especial importancia para *L. yerbabuena* ya que el 97% de los individuos capturados durante la época de lluvias fueron hallados en los platanales.

*M. harrisoni* está presente en el área de estudio durante todo el año, también presenta cambios en su abundancia relativa durante las temporadas de secas y de lluvias. Presenta el mismo patrón que *G. soricina*, una mayor abundancia relativa durante la temporada de secas y, en época de lluvias la mayoría de los murciélagos capturados estuvieron en los plantíos de plátano. En un estudio previo de la dieta de *M. harrisoni* en esta zona se observó una disminución significativa en el promedio de plantas utilizadas como alimento en la época de lluvias con respecto a la época de secas, las plantas que estuvieron presentes con mayor frecuencia durante lluvias fueron *Helicteres baruensis* y *Agave colimana* (Tschapka *et al.*, en prensa). Es probable que durante la temporada de lluvias los individuos de esta especie estuvieran utilizando estos recursos, y por eso la abundancia relativa durante lluvias disminuye, ya que las redes no se colocaron frente a estos recursos. Esto quiere decir que *M. harrisoni* no solo utiliza la vegetación nativa en secas sino que la utiliza prácticamente todo el año, lo que hace a esta especie mucho más vulnerable que las demás especies presentes en la zona ya que la selva baja caducifolia en México está siendo sumamente afectada por las actividades humanas, particularmente por la agricultura y la ganadería (Trejo y Dirzo, 2000).

#### Uso de los recursos de la vegetación nativa

Las especies más abundantes en el curso de este estudio (*L. yerbabuena* y *G. soricina*), fueron capturadas frente a los tres diferentes sitios en la vegetación nativa, lo

que quiere decir que ambas utilizan estas tres especies de plantas como alimento, pero se observaron diferencias en el uso de estos recursos.

*Cleome spinosa* a pesar de ser utilizada por estas dos especies es utilizada mucho más frecuentemente por *G. soricina*, el pico de esta especie en la vegetación nativa durante el segundo muestreo de secas coincide con el pico de floración de *C. spinosa* (Sperr, 2004). Las flores de *C. spinosa* son flores poco profundas que producen poca cantidad de néctar, pero hay muchas flores en un área relativamente pequeña. Para murciélagos pequeños como *Glossophaga*, incluso pequeñas recompensas de néctar por visita son redituables, en cambio para murciélagos grandes como *Choeronycteris* o *Leptonycteris* no lo son (von Helversen y Winter, 2003). Esto sugiere que *G. soricina* utiliza más frecuentemente las flores de *C. spinosa* porque para esta especie es un recurso de mucho más calidad, hablando energéticamente, que para un murciélago grande como es el caso de *L. yerbabuena*.

No se capturó ningún individuo de *M. harrisoni* en los sitios de *C. spinosa* a pesar de que en el estudio de Tschapka *et al.* (en prensa), se encontró polen de esta especie en aproximadamente el 30% de los individuos en época de secas. Esta especie es una especie rara, por lo tanto capturarla es difícil, además es probable que explote las plantas de *C. spinosa* que se encuentran fuera de los grandes manchones, donde se colocaron las redes, para evitar las grandes concentraciones tanto de *G. soricina* como de *L. yerbabuena*.

Tanto *G. soricina* como *L. yerbabuena* fueron capturadas frente a las flores de *Pseudobombax ellipticum*, pero la especie que fue más abundante en este recurso fue *L. yerbabuena*. Varios estudios han reportado a esta planta como un importante recurso para esta especie (Álvarez y González, 1970; Eguiarte *et al.*, 1987; Arizmendi *et al.*, 2002). *P. ellipticum* tiene flores grandes que producen gran cantidad de néctar (Eguiarte *et al.*) y cada noche abren varias flores por árbol, además tienen estructuras “abiertas” que facilitan su explotación y no es necesario mantener mucho tiempo el vuelo sostenido para extraer una buena cantidad de néctar. Como ya había mencionado antes para murciélagos grandes, como *L. yerbabuena*, únicamente es redituable visitar flores que ofrezcan una alta recompensas de néctar, lo cual coincide con lo obtenido en este estudio ya que *L. yerbabuena* utiliza más flores que producen gran cantidad de néctar, como es el caso de *P. ellipticum* y *P. pecten-aboriginum*.

Sólo se detecto actividad de murciélagos cuando el árbol estaba floreciendo, durante el período donde el árbol no presentaba flores prácticamente no se capturaron murciélagos nectarívoros, lo que nos reafirma que la alta abundancia de murciélagos nectarívoros en esa zona es porque se están alimentando de las flores del *P. ellipticum*. A pesar de que en la zona solo se encontró un árbol de *P. ellipticum*, este era visitado por una gran cantidad de murciélagos durante prácticamente toda la noche. La floración fue durante los muestreos en secas 1 y 3, durante el muestro en secas 1 había más flores abiertas que durante el muestro en secas 3, ya que en este apenas estaba empezando el período de floración y había muchos botones sin abrir, pero durante este muestreo estaban también floreciendo los *Pachycereus pecten-aboriginum* y, había un cactus con muchas flores cerca del árbol de *P. ellipticum*, lo que incremento las visitas durante el muestreo tres.

No se capturó ningún individuo de *M. harrisoni* frente a las flores de *P. ellipticum*, a pesar que en el muestreo de secas 3 si se capturaron individuos de esta especie frente al cactus columnar que esta frente al árbol de *Pseudobombax*.

Frente a las flores de *Pachycereus pecten-aboriginum* capturamos a las tres especies de murciélagos nectarívoros residentes y, un individuo de *Choeronycteris mexicana* (no-residente). Los murciélagos nectarívoros son importantes polinizadores de cactus columnares (Petit, 1995, 1997; Fleming *et al.*, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997; Ceballos *et al.* 1997; Nassar *et al.*, 1997; Horner, 1998, Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005).

*G. soricina*, *L. yerbabuena* y *C. mexicana* están reportadas como cactofílicas según Simmons y Wetterer (2002) y plantean la hipótesis de que debido a la distribución, morfología y la abundancia de productos de cactus en la región *Musonycteris harrisoni* debe de ser una especie cactofílica. Este estudio apoya y confirma esta idea, ya que se capturó a esta especie frente a flores de *P. pecten-aboriginum*. Más aún proporcionalmente hablando esta especie utiliza más los cactus columnares que las otras tres especies que ya habían sido reportadas como cactofílicas anteriormente.

El periodo de floración de este cactus columnar (muestreo secas 3) coincide con un pico en la abundancia relativa en la vegetación nativa de *L. yerbabuena* y *M. harrisoni*. La flor del cactus columnar es una flor profunda, con gran cantidad de néctar y abren aproximadamente de 1 a 4 flores por noche por individuo, los cactus están distribuidos en un área muy grande dentro de la SBC, pero mantienen densidades bajas. Para poder explotar las flores profundas, primero se necesita tener el alcance necesario y que el

costo de explotación no sea mayor que el beneficio. Los costos de forrajeo y de explotación de estas flores son altos (ver Capítulo III), pero la recompensa también es alta si se tienen las características necesarias para alcanzar el néctar, como es el caso de *L. yerbabuena* y *M. harrisoni*. También se capturaron individuos de *G. soricina* pero en mucha menor proporción que las otras dos especies, ya que para estos murciélagos no tan especializados es sumamente costoso explotar flores profundas ya que la recompensa es mínima o nula, además de que las flores de los cactus columnares están dispersadas en grandes áreas lo que aumenta el gasto en el forrajeo.

Cabe aclarar que el número de capturas *M. harrisoni* es menor que *G. soricina* pero proporcionalmente la primera especie utiliza mucho más los cactus columnares, el 100% de las capturas en la vegetación nativa fueron en los cactus y es la única especie que durante los tres periodos de secas el número de capturas en la vegetación nativa sobrepasa a el número de capturas en los sembradíos de plátano.

La SBC es sumamente importante para *M. harrisoni* ya que gran parte del año la abundancia relativa de esta especie es mayor dentro de la selva baja que en los sembradíos de plátano, los cuales son una fuente “ilimitada” de néctar pero deficiente en proteínas, lo que nos sugiere una dependencia de esta especie a los recursos florales de la SBC, principalmente a los cactus columnares. Esto hace que *M. harrisoni* sea la especie de glosófago más susceptible a la pérdida y la destrucción de la SBC. Por lo tanto si queremos proteger y conservar a esta especie, uno de los puntos principales en los planes de manejo se debe enfocar en frenar la destrucción y proteger a lo que resta de SBC.

Hay que recordar que *M. harrisoni* es un género endémico de México y esta considerada como endémica y en peligro por la norma oficial mexicana, por lo que se debe de poner un interés especial para su conservación.

*M. harrisoni* no es el único murciélagos de este estudio que se encuentra dentro de alguna categoría de riesgo, *L. yerbabuena* esta considerado como amenazada según la norma mexicana y como en peligro por la U.S. Endangered Species Act y *C. mexicana* también esta considerada como amenazada por la norma mexicana.

Tres de las cinco especies de murciélagos capturadas en este estudio se encuentran dentro de alguna categoría de riesgo, por lo que esta zona es de gran interés para la conservación de los murciélagos nectarívoros. Con el este trabajo se obtuvo información acerca de la ecología de estas especies, en especial se logró conocer el efecto de la estacionalidad en su abundancia relativa y qué tipo de recursos utilizan las

especies presentes de murciélagos nectarívoros durante las distintas épocas del año. Los resultados de este trabajo van a ayudar a realizar propuestas de conservación tanto de los murciélagos nectarívoros como de la SBC más robustas y reales.

### Conclusiones

En el área de estudio se encontraron cinco especies de murciélagos nectarívoros, tres residentes (*Leptonycteris yerbabuena*, *Glossophaga soricina* y *Musonycteris harrisoni*) y dos no-residentes (*Anoura geoffroyi* y *Choeronycteris mexicana*).

La abundancia relativa de los murciélagos nectarívoros es mayor en la época de secas que en la de lluvias, debido a que en la SBC el pico de floración es durante la época de secas.

La vegetación nativa juega un papel muy importante como aporte de recursos para los murciélagos nectarívoros a pesar de que en el área están presentes amplias extensiones de plantíos de plátano que producen una gran cantidad de néctar durante todo el año.

Los platanales no industrializados funcionan como un refugio alimenticio para los murciélagos nectarívoros en la época de bajos recursos (lluvias) y, son de especial importancia para *L. yerbabuena*.

La abundancia relativa de *M. harrisoni* y *G. soricina* cambia dependiendo de la época del año, lo cual se debe principalmente a un cambio en el uso de los recursos más que a movimientos migratorios.

Hay diferencias en el uso de ciertos recursos de la vegetación nativa. *L. yerbabuena* utiliza más las flores de *Pseudobombax ellipticum* y de los cactus columnares cuando estas están presentes, *G. soricina* explota más las flores de *Cleome spinosa* y *M. harrisoni* visita principalmente las flores de *Pachycereus pecten-aboriginum*.

En el área de estudio coexisten tres especies que están consideradas dentro de alguna categoría de riesgo, lo que la hace de vital importancia para su conservación y estudio.

*M. harrisoni* es la especie de glosófago en la zona que depende más de los recursos florales de la SBC, por lo tanto para poder conservar esta especie es necesario enfocar los esfuerzos en conservar y frenar la destrucción de este hábitat.

### Bibliografía

- Álvarez, T., N. Sánchez-Casas y J. A. Villalpando. 1999. Registro de los movimientos de *Leptonycteris yerbabuena* en el centro de México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México. 45: 9–15.
- Álvarez, T., y T. González. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. 18: 137–165.
- Arizmendi, M. del C., L. Marquez- Valdelamar y J. F. Ornelas. 2002. Avifauna de la Región de Chamela, Jalisco. Pp. 297–328. En: Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología. F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García y M. Quesada (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Arroyo-Cabral, J., R.R. Hollander, y J. Knox Jones Jr. 1987. *Choeronycteris mexicana*. Mammalian Species. 291:1-5.
- Bernard, E., 2001, Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. Journal of Tropical Ecology, 17: 115-126.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. Bulletin of the Florida State Museum. Biological Science. 24:359-48.
- Bravo-Holís. Las cactáceas de México. Vol 1, 2ª. ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Borchert, R. 1996. Phenology and flowering periodicity of neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. Journal of Tropical Ecology 12: 65–80.
- Brosset A, Charles-Dominique P, Cockle A, Cosson JF, Masson D. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. Can J Zool. 74: 1974-1 982
- Brown J. H. 1995. Macroecology. University of Chicago Press, pp 1-29
- Ceballos G., 1995. Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forests. pp. 195-220. En: Seasonally Dry Tropical Forests. Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Ceballos G., Fleming T.H., Chavez C. and Nassar J. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. Journal of Mammalogy 78: 1220–1230.

- Cockrum E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern population of the long nosed bat family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoología*. 62: 181:202.
- Eguiarte, L. C. Martínez del Río y H. Arita. 1987. El Néctar y el Polen como Recursos: El Papel Ecológico de los Visitantes a las Flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19: 74-82.
- Fauth J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resetarits, J. Van Buskirk y S. A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *Am. Nat.* 147: 282-286.
- Findley, J. S. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge Univ. Press. 167 pp.
- Fleming T.H., Tuttle M.D. y Horner M.A. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *Southwestern Naturalist* 41: 257–269.
- Fleming, T. H., E. T. Hooper, y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: Structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology* 53: 555–569.
- Fleming T.H. y Nassar J. 2002. Population biology of the lesser long-nosed bat *Leptonycteris curasoae* in Mexico and Northern South America. En: Fleming T.H. y Valiente-Banuet A. (eds), *Columnar Cacti and their Mutualists*. The University of Arizona Press, Tucson, pp. 283–305.
- Frankie, G. W., H. G. Baker, y P. A. Opler. 1974. Comparative phonological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881–919.
- Giannini, N. P. y E. K. V. Kalko. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*. 105: 209-220.
- Heithaus, E. R., T. H. Flemming, y P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.
- Herrera, L. G. 1997. Evidence of altitudinal movements of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in central Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología* 2: 116–119
- Herrera, L.G., y C. Martínez del Río. 1998. Pollen digestion by New World bats: Effects of processing time and feeding habits. *Ecology* 79:2828-2838.
- Herrera, L. G., K. Hobson, L. Mirón, N. Ramírez, G. Méndez y V. Sánchez-Cordero. 2001. The role of plants and insects in the nutrition of two species of frugivorous bats in a neotropical rainforest. *Journal of Mammalogy* 82:352-361.
- Horner M.A., Fleming T.H. y Sahley C.T. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectarfeeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 244: 575–586.

- Humphrey, S.R., F.J. Bonaccorso & T.L Zim (1983): Guild structure of surface gleaning bats in Panamá. *Ecology*. 64: 284-294.
- Ibarra-Cerdena, C. N., L. I. Iñiguez-Davalos, V. Sanchez-Cordero. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92(3): 503–509.
- Itino, T., M. Kato y M. Hotta. 1991. Pollination Ecology of the Two Wild Bananas, *Musa acuminata* subs. *Halabanensis* and *M. salaccensis*: Chiropterophily and Ornithophily. *Boitropica* 23(2): 151-158.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 626-637.
- Kalko, E. K. V. 1997. Diversity in tropical bats. Pp. 13-43. En: Ulrich, H. (ed), *Tropical diversity and systematics*, Proc. Int. Symp. Biodiv. Syst. Tropical Ecosystems, Bonn, 1994. Zool. Forschungsinst Mus. Alexander Koenig, Bonn.
- Kalko, E. K. V. 1998. Organisation and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* 101:281-297
- Kalko, E. K. V., C. O. Handley, Jr., y D. Handley. 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a neotropical bat community. En: M. L. Cody and G. A. Smallwood (eds.). *Long-term studies of vertebrate communities*, Academic Press, Washington, D.C. pp. 503–553.
- Kalko, Elisabeth K.V. y C. O. Handley Jr. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure and implications for conservation strategies. *Plant Ecology* 153(1-2): 319-333.
- Lemke, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* 65: 538-548.
- Liu, A. Z., Li, D. Z., Wang, H., y W.J. Kress. 2002. Ornithophilous and chiropterophilous pollination in *Musa itinerans* (Musaceae), a pioneer species in tropical rain forests of Yunnan, Southwestern China. *Biotropica*, 34:254-260.
- Lou, S. y C. L. Yurita. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana*. 21:83-94.
- MacNab B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology* . 52: 352-358. Medellín, R., M. Equihua y M. A. Amín. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1666–1675.
- Medellín, R., H. T. Arita, y O. Sánchez. 1997. Identificación de los murciélagos de México. *Publicaciones Especiales 2*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. Distrito Federal, México.

- Molina-Freaner, F., A. Rojas-Martínez, T.H. Fleming and A. Valiente-Banuet. 2004. The pollination biology of *Pachycereus pecten-aboriginum* in northwestern México. *Journal of Arid Environments* 56: 117-127.
- Morin, P. J. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science, Malden, MA. 424 pp.
- Muchhala, N. y P.J. Jarrin-V. 2002. Flower visitation by bats in cloud forests of western Ecuador. *Biotropica* 34:387-395.
- Nassar, J. M., N. Ramírez, y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-27
- Ortega, J. & H. T. Arita. 2005. *Choeronycteris mexicana*. Pp. 213-214. En *Los mamíferos silvestres de México* (G. Ceballos & G. Oliva, compiladores). Fondo de Cultura Económica/ Conabio.
- Pennington, T. D., y J. Sarukhan. 1968. *Árboles tropicales de México*. I. N. I. F., México.
- Patterson, B. D., Willig, M. R. y Stevens, R. D. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. pp. 536-579 En: *Bat ecology*. Kunz, T. H. and Fenton, M. B. (eds). Univ. of Chicago Press.
- Petit, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curacao, Netherland Antilles. *Biotropica* 27, 538–541.
- Petit, S. 1997. The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curac-ao. *Biotropica* 29, 214–223.
- Pimm S. L. 1991. *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. Chicago University Press.
- Quiroz, D. L., M. S. Xelhuantzi, y M. C. Zamora. 1986. Análisis palinológico del contenido gastrointestinal de los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuena* de las grutas de Juxtlahuaca, Guerrero. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Ciudad de México, México.
- Ricklefs, R. E. 1979. *Ecology*. Chiron Press, Newton, Mass.
- Ricklefs, R.E. y G.L. Miller. 2000. *Ecology*, Cuarta Edición. Freeman, New York, NY, EUA.
- Rojas Martínez, A. 2001. Determinación de los movimientos altitudinales estacionales de tres especies de murciélagos nectarívoros (Phyllostomidae: Glossophaginae) en el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Balsas. Tesis para obtener el título de doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Rojas-Martínez, A. 1996. Estudio poblacional de tres especies de murciélagos nectarívoros considerados migratorios y su relación con la presencia estacional de los recursos florales quiropterófilos en el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Balsas, México. Tesis para obtener el título de Maestro en Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM.

- Rojas-Martínez, A., A. Valiente-Baunet, Ma. Del C. Arizmendi, A. Alcantara-Eguren y H. T. Arita. 1999. Seasonal distribution of long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist?. *Journal of Biogeography* 26: 1065-1077.
- Roughgarden, J., y J. Diamond. 1986. Overview: The role of species interactions in community ecology. Pp. 333-344. En: *Community Ecology*. J. Diamond and T. Case (eds.), Harper & Row, New York.
- Ruiz, A., M. Santos, P. J. Soriano, J. Cavelier y A. Cadena. 1997. Relaciones Mutualísticas entre el Murciélago *Glossophaga longirostris* y las Cactáceas Columnares en la Zona Árida de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 29:469-479.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Scott, P.E. 2004. Timing of *Agave palmeri* flowering and nectar-feeding bat visitation in the peloncillos and Chiricahua mountains. *Southwestern Naturalist* 49:425-434
- SEMARNAT. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, protección ambiental—especies nativas de México de flora y fauna silvestres—categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Pp. 1–81 En: *Lista de especies en riesgo*. Diario Oficial, 6 de Marzo, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Ciudad de México, México.
- Simberloff D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Annu Rev Ecol Syst* 19: 473-511
- Simberloff, D., y T. Dyan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22: 115-143.
- Simberloff D. 2004. Community ecology is time to give up?. *The American Naturalist*. 163: 787-789.
- Simmons, N., y A. Wetterer. 2002. Phylogeny and convergence in cactophilic bats. Pp. 87-121 En: *Evolution, Ecology and Conservation of Columnar Cacti and their Mutualists* (Fleming, T. and A. Valiente-Banuet, eds). University of Arizona Press.
- Sperr, E. 2004. Blütenbesucher im Trockenwald: Nahrungswahl und Ökologie der hochspezialisierten Blumenfledermaus *Musonycteris harrisoni* und koexistierender Arten. Diploma Thesis, University of Ulm, Germany.
- Sperr, E.; Caballero Martínez, L. A.; Tschapka, M. 2004. Pollination of *Cleome spinosa*: sphingid moths and glossophagine bats. *Bat Research News*. 45(3). 157-158.
- Stoner, K. E. 2001. Differential habitat use and reproductive patterns of frugivorous and nectarivorous bats in tropical dry forest of northwestern Costa Rica. *Canadian Journal of Zoology*. 79:1626-1633 (1.168).
- Stoner, K. E. 2005. Phyllostomid Bat Community Structure and Abundance in Two Contrasting Tropical Dry Forest. *Biotropica* 37(4): 591–599

- Stoner K.E., Salazar K.A.O., Fernández R.C.R. y Quesada M. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 12: 357–373.
- Stoner, K. E. 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala. En: Noguera, F et al (eds.), *Historia Natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Tellez, G., R. A. Medellín, C. Mora, y G. McCracken. 2000. Evidence of migration of *Leptonycteris curasoae* in the Mexican tropics. *Bat Res. News* 41: 143.
- Tellez-Zenteno, J. G. 2001. Migración de los murciélagos hocicudos (*Leptonycteris*) en el trópico mexicano. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Trejo, I. y R. Dirzo, 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94 133-142.
- Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology, London* 263, 7-21
- Tschapka, M., E. B. Sperr, L. A. Caballero y R. A. Medellín. Diet and cranial morphology of *Musonycteris harrisoni*, a highly specialized nectar-feeding bat in Western Mexico. En prensa,
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martinez, A., Arizmendi, M.C., y Davila, P., 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84, 452–455.
- Valiente-Banuet A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, y L. Domínguez-Canseco. 1996b. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103–119.
- Valiente-Banuet A., Ma. Del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996a. Geographic and ecologic correlates between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., F. Molina-Freaner, A. Torres, M.C. Arizmendi y A. Casas. 2004. Geographic differentiation in the pollination system of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. *American Journal of Botany* 91: 850-855.
- von Helversen O., y Y. Winter. 2003. Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. Pp 346-397 En: *Bat ecology* (Kunz T.H., and B.M. Fenton, eds.) University of Chicago Press, Chicago.
- Villa-R., B. 1967. Los murciélagos de México. Su importancia en la economía y la salubridad-Su clasificación sistemática. Instituto Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 491 pp.

Willig, M. R. 1983. Composition, microgeographic variation, and sexual dimorphism in Caatingas and Cerrado bat communities from northeastern Brazil. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, 23:1–131.

## Capítulo III. Extracción de Néctar

### Introducción

La familia Phyllostomidae tiene la mayor diversidad entre los mamíferos, tanto en morfología como en número de especies, que dependen de flores para su alimentación y contiene a las especies que poseen el grado más extremo de especialización morfológica para la nectarivoría (Koopman, 1981). Las adaptaciones para una dieta basada principalmente en néctar de flores incluyen: un rostro alargado, una lengua larga con papilas en forma de cepillo en la punta que les permite alcanzar el néctar dentro de flores profundas y la reducción del tamaño de los dientes, que probablemente es el resultado del gran tamaño de la lengua (Freeman, 1995). Otra importante adaptación es la habilidad de extraer el néctar de las flores mientras realizan un vuelo sostenido por lo que no necesitan un lugar donde percharse mientras explotan la flor, lo que permite que incluso plantas herbáceas, incapaces de soportar el aterrizaje de un murciélago de entre 10-25 g., puedan adoptar a los murciélagos como su principal polinizador (Machado *et al.*, 1998)

La esencia del vuelo sostenido es la producción de una fuerza vertical para balancear la masa corporal de un animal en contra de la gravitación (Voigt y Winter, 1999). De tres diferentes grupos de animales nectarívoros (glosofaginos, esfíngidos y colibríes), los glosofaginos son los más eficientes en vuelo sostenido (Voigt y Winter, 1999; Dudley y Winter, 2002), pero a pesar de esta alta eficiencia los requerimientos energéticos del vuelo sostenido siguen siendo altos (Voigt, 2004) y entre mayor es la masa corporal, el vuelo sostenido se vuelve más costoso (Voigt y Winter, 1999).

Los murciélagos, al igual que los colibríes, combinan una alta tasa metabólica (Berger y Hart, 1974; Arends *et al.*, 1995) con una forma de locomoción energéticamente costosa como es el vuelo. El promedio del gasto energético diario (DEE por sus siglas en inglés) de los glosofaginos es entre 60% y 70% más del promedio calculado para un mamífero euterio dentro de esta clase de tamaño (Nagy, 1994). Estos requerimientos energéticos tan altos son abastecidos con el consumo de grandes cantidades de néctar. En promedio un murciélago nectarívoro extrae entre 0.01 y 0.3 g. por visita (Nicolay y Winter, 2006), por lo que en general para poder obtener

grandes cantidades de néctar tienen que visitar un gran número de flores por noche. Este estilo de forrajeo tan demandante es probable que seleccione eficiencias altas de forrajeo en los murciélagos nectarívoros y, también se puede esperar que inflencie los patrones de uso de recursos a nivel de gremio (Tschapka, 2004).

La eficiencia de forrajeo de los murciélagos nectarívoros está influenciada por atributos intrínsecos, como las adaptaciones del cráneo para la alimentación (Freeman, 1995), la masa corporal y la morfología de las alas, que afectan los costos del vuelo (Brown, 1989; Winter, 1998; Winter y von Helversen, 1998; Voigt y Winter, 1999; von Helversen y Winter, 2003).

La extracción eficiente de néctar de flores depende del diseño del aparato especializado para la alimentación de néctar, principalmente de la lengua (Winter y Herversen, 2003). La habilidad de utilizar exitosamente los recursos de néctar depende de la capacidad de alimentarse de corolas de diferente tamaño, tanto ancho como largo y, de la eficiencia de extracción de néctar (Nicolay y Winter, 2006), ambas dependen de la extensión de la lengua durante la alimentación. Las diferentes características morfológicas pueden influenciar también los patrones de usos de recursos como en el caso de *Hylonycteris underwoodi* y *Glossophaga commissarisi* en la estación La Selva en Costa Rica (Tschapka, 2004); el rostro más alargado, asociado a una lengua larga, de *H. underwoodi* (Winter y v. Herversen, 2003) puede ayudar a extraer pequeñas cantidades de néctar de flores, lo que nos indica un mayor grado de especialización (Freeman, 1995), esto le permite a esta especie alimentarse de recursos poco atractivos para los murciélagos menos especializados como *G. commissarisi*.

La diversidad morfológica que existe dentro de los glosófaginos lleva a preguntarse cuál es el significado adaptativo de estas diferencias y cómo afectan a la ecología de las especies en cuestión. Las diferencias en la morfología pueden afectar la habilidad para desempeñar una conducta en particular; entender como el desempeño es afectado por la morfología es un paso crucial para poder ligar la forma con la función (Wainwright, 1991 y 1994).

En el área de estudio coexisten cinco especies de murciélagos nectarívoros con grados de especialización diferentes, desde el más generalista como *G. soricina* hasta el más especializado, en cuanto a morfología de rostro, *Musonycteris harrisoni*. Por lo

que es un lugar interesante para estudiar y conocer cómo esta diversidad morfológica afecta en el uso de recursos y desempeño de las diferentes especies.

### Objetivos

- Determinar la capacidad de extracción de néctar en cinco especies simpátricas de murciélagos nectarívoros a diferentes profundidades.
- Comparar la eficiencia en la extracción de néctar entre las cinco especies.
- Si existe diferencia en la eficiencia de extracción de néctar, conocer qué implicaciones tiene esto con respecto al uso de recursos en cada una de las especies.
- Identificar las ventajas que le confiere la morfología del rostro de *Musonycteris harrisoni*, con respecto a las otras especies de murciélagos nectarívoros de la localidad.

### Hipótesis

**H<sub>A</sub>**: Entre más especializado morfológicamente (longitud de rostro) sea el murciélago, va a poder ingerir una mayor cantidad de néctar a profundidades mayores.

**H<sub>0</sub>**: No existe una diferencia significativa en la cantidad de néctar ingerido en relación con la longitud de rostro de las especies estudiadas.

**H<sub>A</sub>**: Un murciélago va a optimizar mejor su energía cuando: el gasto energético diario sea menor y la eficiencia de extracción por visita mayor.

**H<sub>0</sub>**: La optimización de la energía no depende ni del gasto energético diario, ni de la eficiencia de extracción, en ninguna de las especies simpátricas de murciélagos nectarívoros.

## Métodos

Se capturaron murciélagos nectarívoros frente a flores activas en platanales no industrializados y otros recursos como *Pseudobombax ellipticum*, *Pachycereus pecten-aboriginum* y *Cleome spinosa*. La metodología de la captura se explica con detalle en el Capítulo II de esta tesis. Algunos de los murciélagos capturados, generalmente las primeras capturas de la noche, se guardaron para posteriormente introducirlos en la jaula de vuelo donde se realizaron los experimentos.

La jaula de vuelo consiste en una estructura de aluminio de 4 metros de largo por 4 metros de ancho y 3 metros de alto. Para que la jaula contara con condiciones óptimas y los murciélagos puedan permanecer dentro durante el día se cubrió con malla-sombra del 70%. Los experimentos se realizaron en el área de estudio, la jaula se colocó en el patio de una casa en el pueblo de Callejones, por lo que las condiciones ambientales son las mismas a las que los murciélagos están acostumbrados y no se tuvo que manipular la humedad ni la temperatura.

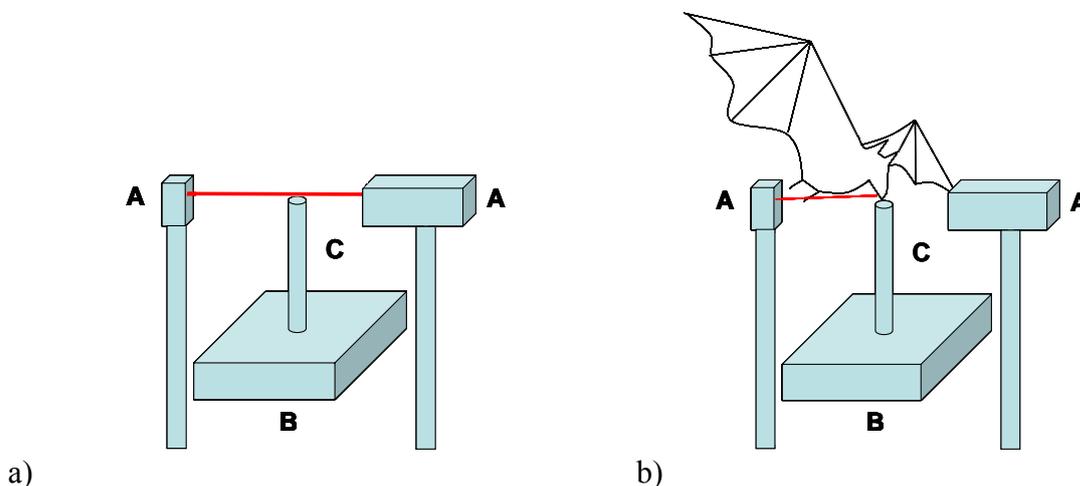
El primer paso fue entrenar a los murciélagos para que se alimentaran de un bebedero artificial. El bebedero artificial consistía de un tubo de ensaye de 15mm de diámetro, cuando estaban en la etapa de entrenamiento y, un tubo de ensaye de 9 mm de diámetro durante el experimento. La duración de la etapa de entrenamiento fue de una a dos noches, dependiendo del murciélago. Una vez que el murciélago aprendió a tomar el néctar del bebedero artificial, se pudo empezar el procedimiento experimental.

### Diseño del experimento

Para comparar la capacidad y la eficiencia de extracción en las diferentes alturas y conocer si existe alguna diferencia entre las cinco especies de nectarívoros es necesario medir la cantidad de néctar extraído por visita y el tiempo que dura cada una de las visitas, para lo cual se realizó lo siguiente:

Se colocó un tubo de ensaye (bebedero artificial) lleno de néctar encima de una balanza analítica. A la altura de la boca del tubo se colocó un foto-sensor o trampa de luz conectado a una computadora donde quedaba registrada la duración de cada visita. Cuando el murciélago se acerca a tomar del bebedero interrumpe el haz de luz, lo que manda la señal de que empezó la visita, cuando el murciélago se retira deja de

interrumpir la señal, lo que indica que la visita terminó (Fig. 1). En cada una de las visitas queda registrado en la computadora la hora inicial y final con una precisión de 10 milisegundos.



**Figura 1.** A) Trampa de luz, B) Balanza Analítica C) Bebedero artificial, a) Haz de luz sin interrumpir, b) Visita del murciélago, al acercarse al bebedero interrumpe el haz de luz y se guarda en la computadora el tiempo de la visita.

Una persona permaneció dentro de la jaula de vuelo durante el experimento, cada que el murciélago ingería néctar del bebedero artificial se anotaba la cantidad de néctar extraído indicado por la balanza analítica y la hora en la que se realizaba la visita. Conocer la hora de la visita era necesario para posteriormente cotejar con los datos obtenidos de la trampa de luz y saber con exactitud la cantidad de néctar y la duración de cada una de las visitas.

Este procedimiento se realizó en siete diferentes profundidades de néctar, el tubo de ensaye estaba marcado cada centímetro desde el 1 hasta el 7. Como mínimo se tomaron los datos de diez visitas en cada una de las profundidades (dependiendo del alcance del murciélago) con cada uno de los individuos de las diferentes especies.

Después de una o dos visitas, se rellenaba el nivel de néctar para mantenerlo al mismo nivel. Ya que se tenían los datos de las diez visitas se pasaba a la siguiente profundidad.

Por lo general solo se trabajaba con un murciélago a la vez, aunque en ocasiones se metieron dos murciélagos dentro de la jaula de vuelo. Para poder reconocerlos, mientras realizaban las visitas, a uno de ellos se le colocaba un collar.

Una hora antes de que se metiera el sol se empezaban a colocar todos los aparatos necesarios, en cuanto los murciélagos empezaban a mostrar actividad (entre 7:00 y 8:00 p.m. dependiendo de la época del año) se comenzaba con el experimento. La duración dependía del murciélago, en cuanto se tuvieran las 10 visitas en todas las profundidades a las que el individuo pudiera tener acceso, se suspendía el trabajo y se liberaba al murciélago. A veces era necesario trabajar con el mismo individuo dos noches porque no se lograban tomar todos los datos en una sola noche.

Con los datos obtenidos en este experimento se va a obtener el monto extraído y el tiempo en vuelo sostenido por visita de cada una de las especies y, se va a calcular la eficiencia de extracción, combinando esto dos datos para obtener una comparación entre el costo (tiempo en vuelo sostenido) y el beneficio (monto extraído de néctar).

El gasto de energía diario o DEE (por sus siglas en inglés) no es el mismo para cada una de las especies, para conocer si una especie es realmente más eficiente que otra no sólo es necesario conocer su eficiencia de extracción sino también estandarizarla con el gasto diario de energía que está fuertemente relacionado con la masa corporal. Para esto se calculó el DEE con la siguiente ecuación (von Helversen y Winter, 2003):

$$1,555 M^{0.755}$$

Donde M es la masa corporal en kg. Posteriormente se dividió la eficiencia de extracción de cada especie entre su respectivo DEE.

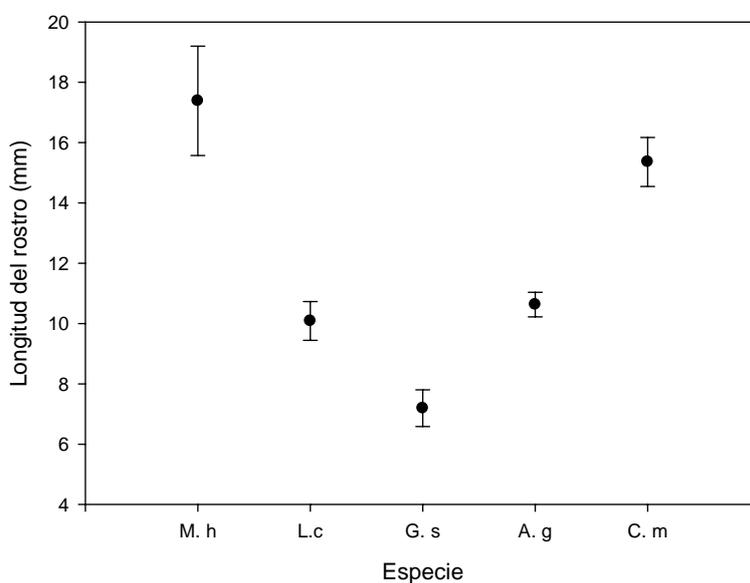
En total se trabajó dentro de la jaula de vuelo con 22 murciélagos nectarívoros, 10 individuos de *M. harrisoni*, 5 de *L. yerbabuena*, 5 de *G. soricina*, 1 de *A. geoffroyi* y 1 de *C. mexicana*. Se tienen los datos de las tres especies residentes, más datos preliminares de las dos especies no-residentes en la zona de estudios (*A. geoffroyi* y *C. mexicana*) que sirven para tener una idea de cómo es su comportamiento, es necesario obtener más datos de estas especies en futuros trabajos.

## Resultados

La longitud del rostro de las cinco especies es significativamente diferente (Kruskal-Wallis One Way ANOVA on Ranks  $H:425.78$ ,  $gl:4$   $p=<0.001$ ) (Fig. 2), en prácticamente todas las especies conforme más largo es el rostro mayor es la profundidad a la que pueden alcanzar el néctar, con excepción de *L. yerbabuena*, que tiene el rostro más corto que *C. mexicana*, pero un mayor alcance.

Las cinco especies tienen diferente alcance, la especie que logró extraer néctar a mayores profundidades fue *M. harrisoni* que alcanzó a ingerir néctar a una profundidad máxima de 7 cm. *L. yerbabuena* y *C. mexicana* son los que le siguen con un alcance máximo de 5 cm., el individuo de *A. geoffroyi* alcanzó extraer néctar a una profundidad máxima de 4 cm., la especie con menor alcance fue *G. soricina* que extrae néctar a una profundidad máxima de 3 cm (Tabla 1).

En general en las cinco especies se observa la misma tendencia, conforme se aumenta la profundidad, la cantidad de néctar extraído por visita disminuye y el tiempo de vuelo sostenido por visita aumenta (Tabla 1).



**Figura 2.** Longitud del rostro de cada una de las especies de murciélagos nectarívoros presentes en el área de estudio. Los datos que se muestran en la gráfica son media  $\pm$  desviación estándar.

**Tabla 1.** Promedio de cantidad de néctar extraído y tiempo por visita en las diferentes profundidades de cada una de las especies de glosófaginos.

Especie	Profundidad (cm)	Número de visitas	Monto tomado por visita (g)	Duración por visita (s)
<i>M. harrisoni</i> (10 individuos)	1	93	0.136 ± 0.046	0.432 ± 0.224
	2	108	0.122 ± 0.042	0.375 ± 0.170
	3	106	0.117 ± 0.045	0.486 ± 0.201
	4	131	0.100 ± 0.047	0.498 ± 0.243
	5	186	0.079 ± 0.034	0.573 ± 0.257
	6	181	0.052 ± 0.037	0.850 ± 0.557
	7	98	0.020 ± 0.014	1.328 ± 0.710
<i>L. yerbabuena</i> (5 individuos)	1	56	0.189 ± 0.052	0.389 ± 0.163
	2	116	0.159 ± 0.045	0.467 ± 0.237
	3	79	0.121 ± 0.038	0.520 ± 0.235
	4	102	0.067 ± 0.037	0.607 ± 0.340
	5	86	0.013 ± 0.147	0.652 ± 0.304
	6	8	0.004 ± 0.005	0.816 ± 0.413
<i>G. soricina</i> (5 individuos)	1	101	0.125 ± 0.053	0.914 ± 0.550
	2	112	0.084 ± 0.047	1.213 ± 0.944
	3	82	0.044 ± 0.028	1.401 ± 0.747
<i>A. geoffroyi</i> (1 individuo)	1	32	0.128 ± 0.042	0.339 ± 0.126
	2	28	0.110 ± 0.035	0.364 ± 0.097
	3	37	0.098 ± 0.028	0.423 ± 0.133
	4	31	0.054 ± 0.025	0.626 ± 0.224
	5	16	0.001 ± 0.002	0.345 ± 0.259
<i>C. mexicana</i> (1 individuo)	1	25	0.169 ± 0.025	0.629 ± 0.231
	2	19	0.146 ± 0.044	0.729 ± 0.223
	3	18	0.143 ± 0.029	0.928 ± 0.257
	4	15	0.108 ± 0.045	0.897 ± 0.380
	5	20	0.060 ± 0.029	1.287 ± 0.658
	6	5	0.002 ± 0.005	1.386 ± 0.413

#### Capacidad de extracción de néctar

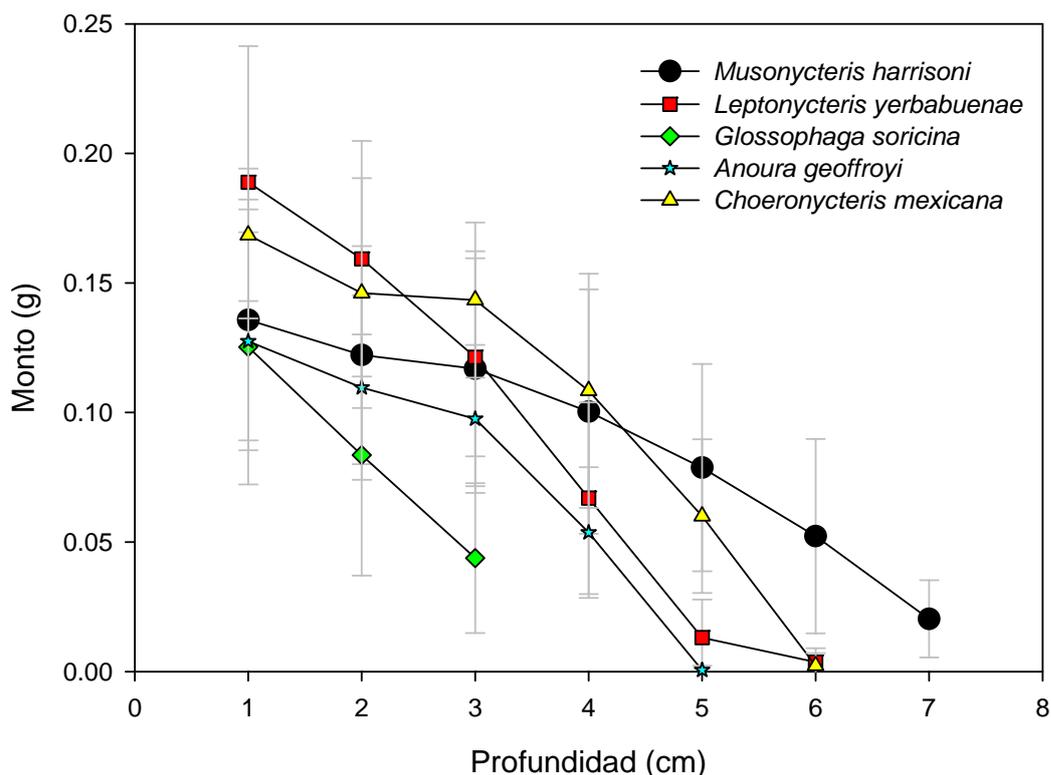
A pesar de que todas las especies siguen el mismo patrón, se pueden observar diferencias en la cantidad de néctar extraído en las distintas profundidades entre las cinco especies. *L. yerbabuena* tiene la capacidad de extraer grandes cantidades de néctar en profundidades pequeñas, entre uno y tres cm, en cuanto se encuentra a una profundidad mayor la cantidad de néctar extraído por visita disminuye drásticamente (Fig. 4): a 1 cm de profundidad, *L. yerbabuena* extrae un promedio de 0.189 g. de néctar por visita y a 4 cm, únicamente 0.067, esto quiere decir que extrae 65% menos

néctar entre el centímetro uno y el cuatro (Kruskal-Wallis One Way ANOVA on Ranks H:332.32, gl:5,  $p < 0.001$ ).

*M. harrisoni* extrae cantidades menores de néctar en las primeras dos profundidades (1cm y 2 cm) comparado con *L. yerbabuena*, entre 30 y 25% menos respectivamente (One Way ANOVA,  $p < 0.001$ , post Hoc análisis método de Holm-Sidak), pero a 3 cm de profundidad la capacidad de extracción es prácticamente la misma (Kruskal-Wallis One Way ANOVA, H:120.81, gl:2,  $p < 0.001$ , post Hoc análisis método de Dunn's). A partir de esa profundidad, *M. harrisoni* extrae una mayor cantidad de néctar por visita (Mann-Whitney Rank Sum Test,  $p < 0.001$ ). La disminución en la cantidad de néctar extraído conforme aumenta la profundidad es mucho menos pronunciada en *M. harrisoni* que en *L. yerbabuena*; *M. harrisoni* sólo extrae 26% menos de néctar entre el primer y el cuarto centímetro (Fig. 3).

*G. soricina* sólo logra extraer néctar en los primeros tres centímetros, en el primero extrae una cantidad de néctar similar a *M. harrisoni* (One Way ANOVA,  $p < 0.001$ , post Hoc análisis método de Holm-Sidak), pero decae rápidamente; a 2 cm de profundidad extrae 32% menos que *M. harrisoni* y 48% menos que *L. yerbabuena*, a 3 cm la diferencia es todavía mayor pues *G. soricina* extrae casi 65% menos néctar que *M. harrisoni* y *L. yerbabuena* (Fig. 3).

En las figuras se muestran los datos preliminares de *A. geoffroyi* y *C. mexicana* para dar una idea de cuál es su comportamiento, pero dado que sólo contamos con un individuo de estas especies, no se realizó alguna prueba estadística ni se van a comparar con las demás especies.



**Figura 3.** Monto de néctar extraído por visita en cada una de las siete profundidades por especie. Los datos que se muestran en la gráfica son media  $\pm$  desviación estándar.

### Tiempo invertido en la extracción de néctar

Los 22 individuos de las cinco especies de nectarívoros con las que se trabajó dentro de la jaula utilizaron el vuelo sostenido mientras extraían el néctar del bebedero artificial en las más de 1,500 visitas documentadas.

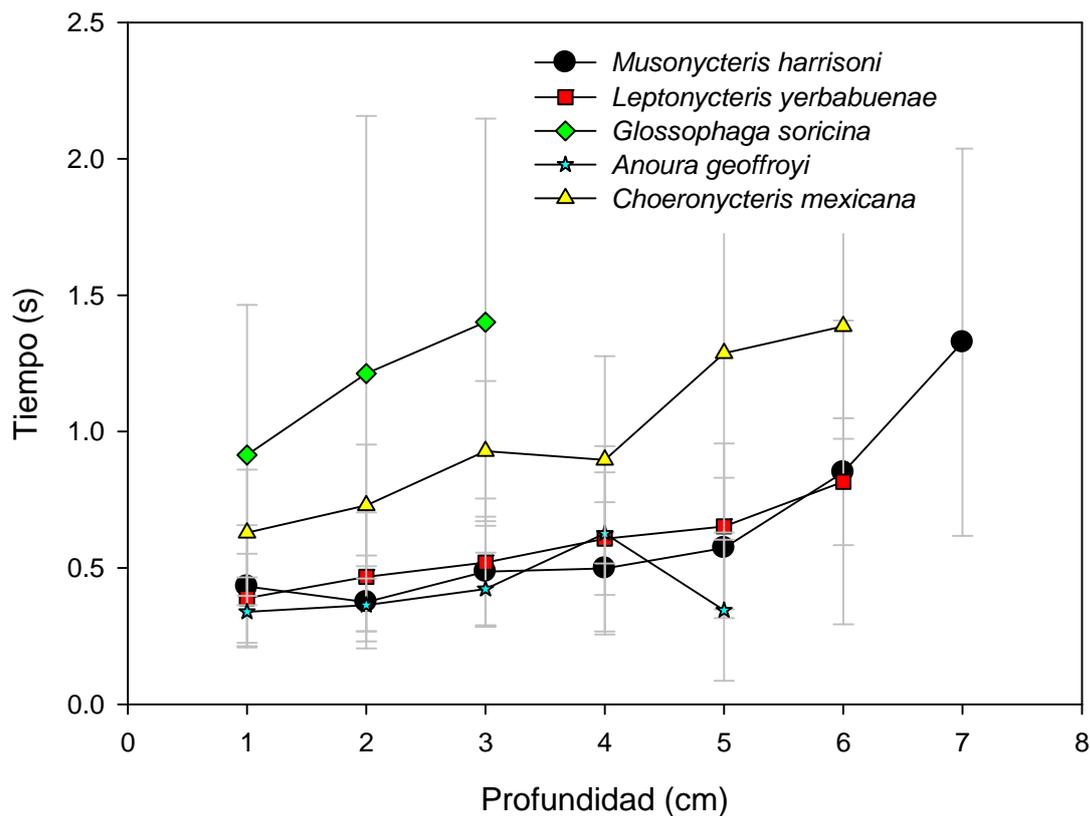
La duración de cada visita en las diferentes profundidades siguió el mismo patrón en todas las especies, conforme aumentaba la profundidad aumentaba el tiempo, pero también se observan diferencias entre especies en cuanto al tiempo promedio invertido por visita en las diferentes profundidades.

*G. soricina* fue la especie en la que se presentaron las visitas más largas, la duración de las visitas a 1 cm profundidad es 53% mayor que para *M. harrisoni* y 57% para *L. yerbabuenae* (Kruskal-Wallis One Way ANOVA on Ranks, H:79.70, gl:2,  $p < 0.001$ ). Mientras mayor es la profundidad más marcada es la diferencia, en la profundidad tres

(3 cm) la visita es 63 a 65% mayor en *G. soricina* que en *M. harrisoni* y *L. yerbabuena* (Fig. 4).

En cuanto a la duración de la visita, *M. harrisoni* y *L. yerbabuena* tienen un comportamiento muy similar, el tiempo que invierten para extraer néctar en cada una de las profundidades varía muy poco entre estas dos especies (Fig. 4). Únicamente se encontraron diferencias significativas a 2 cm (Mann-Whitney Rank Sum Test,  $t:10651$ ,  $p<.002$ ), 4 cm (Mann-Whitney Rank Sum Test,  $t:13134$ ,  $p<.019$ ) y 5 cm de profundidad (Mann-Whitney Rank Sum Test,  $t:12989.5$ ,  $p<.038$ ).

*C. mexicana* al parecer realiza visitas muy largas, lo cual es de llamar la atención ya que esta especie es la segunda especie de nectarívoro más pesada en la zona, por lo que sería muy interesante poder realizar este experimento con más individuos de esta especie.



**Figura 4.** Tiempo que cada una de las especies se mantienen en vuelo sostenido por visita en cada una de las siete profundidades. Los datos que se muestran en la gráfica son media  $\pm$  desviación estándar.

### Eficiencia en la extracción de néctar

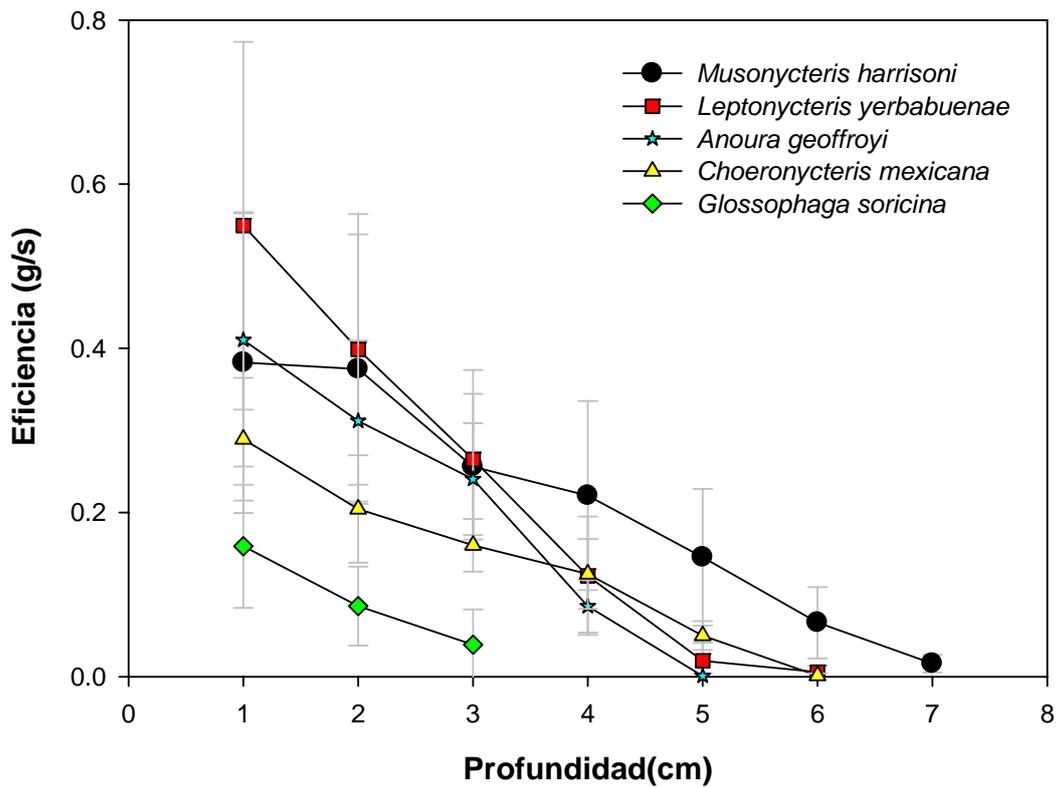
Los resultados mencionados anteriormente muestran cómo se comportan los murciélagos conforme la profundidad aumenta, tanto en la cantidad ingerida como en el tiempo invertido para extraer esa cantidad.

La combinación de estos dos datos nos permite obtener una comparación entre costo (tiempo invertido) y beneficio (cantidad de néctar extraído). La eficiencia de un murciélago en la extracción de néctar depende de la cantidad de néctar extraído y, de la inversión energética que realizan para extraer esa cantidad (tiempo en vuelo sostenido): mientras más néctar se extraiga con menor inversión, más eficiente es el murciélago. Es decir, la eficiencia se mide en gramos de néctar extraídos por segundo (g/s).

Para la eficiencia también todas las especies siguieron la misma tendencia, conforme aumentaba la profundidad, la eficiencia decreció (Tabla 2 y Fig. 5). Esto es lógico si recordamos que conforme aumenta la profundidad la cantidad ingerida de néctar decrece y el tiempo invertido en cada visita aumenta.

**Tabla 2.** Eficiencia en la extracción de néctar por especie en cada una de las profundidades.

Especie	Profundidad (cm)	Número de visitas	Eficiencia (g/s)
<i>Musonycteris harrisoni</i>	1	93	0.383 ± 0.183
	2	108	0.375 ± 0.164
	3	106	0.256 ± 0.089
	4	131	0.221 ± 0.115
	5	186	0.145 ± 0.083
	6	181	0.066 ± 0.434
	7	98	0.016 ± 0.010
<i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	1	56	0.549 ± 0.224
	2	116	0.399 ± 0.165
	3	79	0.265 ± 0.109
	4	102	0.123 ± 0.072
	5	86	0.019 ± 0.022
<i>Glossophaga soricina</i>	1	101	0.159 ± 0.075
	2	112	0.086 ± 0.049
	3	82	0.039 ± 0.043
<i>Anoura geoffroyi</i>	1	32	0.410 ± 0.154
	2	28	0.311 ± 0.099
	3	37	0.241 ± 0.068
	4	31	0.086 ± 0.032
<i>Choeronycteris mexicana</i>	1	25	0.289 ± 0.075
	2	19	0.204 ± 0.065
	3	18	0.160 ± 0.032
	4	15	0.125 ± 0.424
	5	20	0.050 ± 0.018



**Figura 5.** Cantidad de néctar extraído por unidad de tiempo en las diferentes profundidades, para cada una de las especies de murciélagos nectarívoros. Los datos que se muestran en la gráfica son media  $\pm$  desviación estándar.

*L. yerbabuena* extrae el néctar con mayor eficiencia que *M. harrisoni* únicamente a la profundidad de 1 cm (Kruskal-Wallis One Way ANOVA on Ranks, H:137.5, gl:2,  $p < 0.001$ , post Hoc análisis método de Dunn's). A 2 y 3 cm de profundidad no hay una diferencia significativa en la eficiencia de extracción entre estas dos especies (Kruskal-Wallis One Way ANOVA on Ranks, H:208.9, gl:2,  $p < 0.001$ , post Hoc análisis método de Dunn's). A partir de los 4 cm de profundidad *M. harrisoni* es mucho más eficiente que *L. yerbabuena*, (Mann-Whitney Rank Sum Test,  $p < 0.001$ ) y que las otras tres especies (Fig. 5).

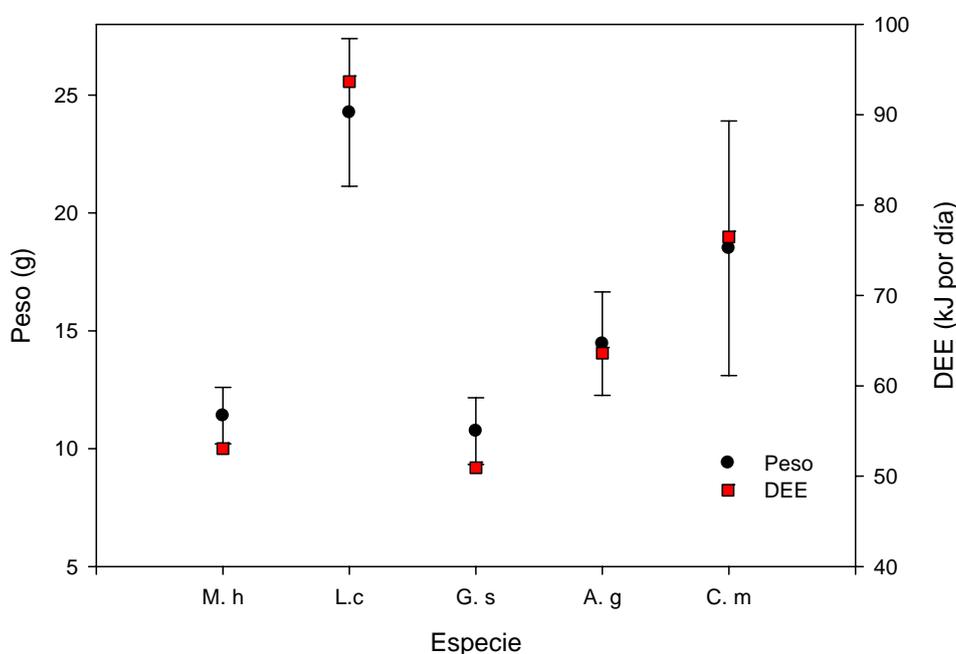
*G. soricina* es el murciélago menos eficiente en la extracción de néctar en todas las profundidades (Fig. 5), en la primera profundidad es 70% menos eficiente que *L. yerbabuena* y 59% menos que *M. harrisoni* (Kruskal-Wallis One Way Analysis of Variance on Ranks, H:137.5, gl:2,  $p < 0.001$ , post Hoc análisis método de Dunn's).

Cabe aclarar que la comparación se presenta principalmente entre *M. harrisoni* y *L. yerbabuena*, porque en un estudio de dieta previo en la misma área (Sperr, 2004), se determinó que estas dos especies son las que tienen el mayor solapamiento en su dieta, además de ser, junto con *C. mexicana*, que es raro en la zona, las especies más especializadas morfológicamente para alimentarse de néctar.

### Eficiencia de extracción de néctar y DEE

Sabemos que el gasto de energía diario no es el mismo para todas las especies, por tanto el mismo monto de energía puede ser más o menos valioso, dependiendo del gasto energético diario de la especie. Considerando esto, se estandarizó la eficiencia por el gasto de energía diario de cada una de las especies (Tabla 3 y Fig. 7).

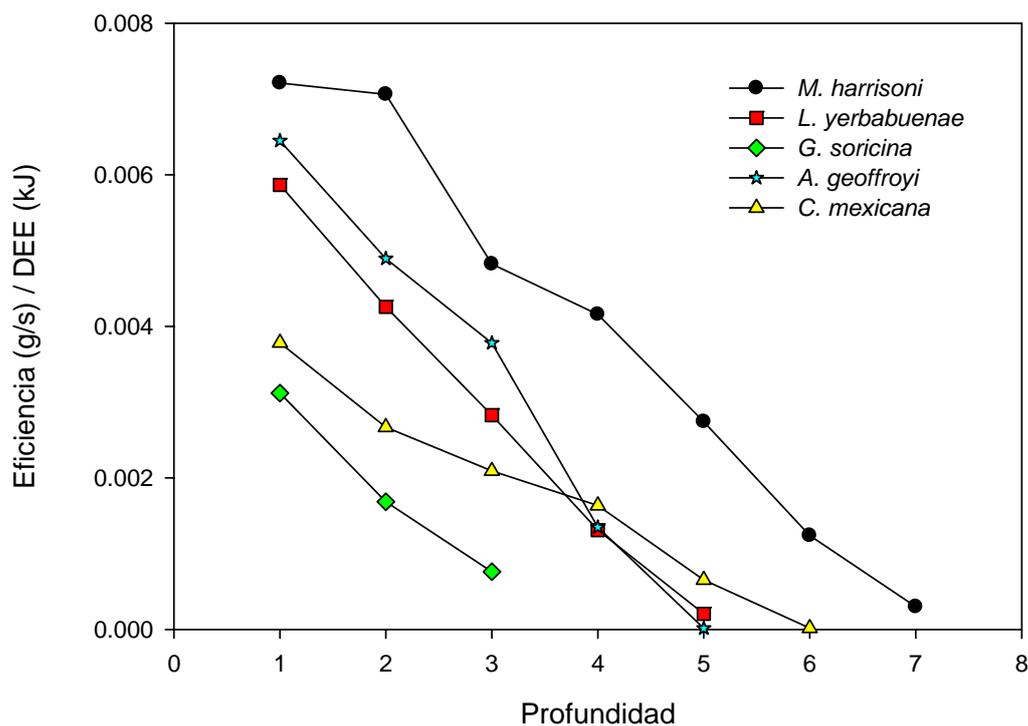
La masa corporal de las cinco especies de murciélagos en estudio varía considerablemente (Kruskal-Wallis One Way ANOVA on Rank, H:557.26, gl:4,  $p < 0.001$ ). El murciélago más pesado es *L. yerbabuena*, 77% más que *G. soricina*, la especie más ligera de los cinco nectarívoros presentes en la zona (Fig. 6).



**Figura 6.** Masa corporal y DEE de las cinco especies de nectarívoros que coexisten en la zona de estudio. Los datos que se muestran en la gráfica son media  $\pm$  desviación estándar.

**Tabla 3.** DEE y la eficiencia estandarizada por el DEE de cada especie en las diferentes profundidades

	Peso (g)	DEE (kJ)	Profundidad (cm)	Eficiencia/DEE ((g/s)/kJ)
<i>M. harrisoni</i>	11.4 ± 1.2	53.051	1	0.0072
			2	0.0071
			3	0.0048
			4	0.0042
			5	0.0027
			6	0.0012
			7	0.0003
<i>L. yerbabuena</i>	24.3 ± 3.1	93.651	1	0.0059
			2	0.0043
			3	0.0028
			4	0.0013
			5	0.0002
			6	0.0001
<i>G. soricina</i>	10.75 ± 1.7	50.929	1	0.0031
			2	0.0017
			3	0.0008
<i>A. geoffroyi</i>	14.5 ± 2.2	63.616	1	0.0064
			2	0.0049
			3	0.0038
			4	0.0013
<i>C. mexicana</i>	18.5 ± 5.4	76.462	1	0.0038
			2	0.0027
			3	0.0021
			4	0.0016
			5	0.0007



**Figura 7.** La cantidad de néctar extraído por unidad de tiempo estandarizada con el DEE de cada una de las especies

Al estandarizar la eficiencia con el DEE todas las especies siguen la misma tendencia, conforme aumenta la profundidad la eficiencia decrece. El cambio más importante es que al tomarse en cuenta el gasto de energía diario *M. harrisoni* es más eficiente que todas las especies, en todas las profundidades. Sin tomar en cuenta el DEE, hablando únicamente de eficiencia como: gramos de néctar extraídos por unidad de tiempo, *L. yerbabuena* es más o igual de eficiente que *M. harrisoni* en las primeras tres profundidades. Pero al tomar en cuenta el gasto energético diario *M. harrisoni* es más eficiente incluso en las primeras profundidades.

En las primeras tres profundidades *M. harrisoni* es en promedio 35% más eficiente que *L. yerbabuena*. Conforme la profundidad aumenta la diferencia es mayor, a una profundidad de 5 cm *M. harrisoni* es 93% más eficiente que *L. yerbabuena*.

Se obtuvieron resultados interesantes de las dos especies que únicamente tenemos datos preliminares (*A. geoffroyi* y *C. mexicana*), es necesario en un futuro repetir este

experimento con más individuos de estas especies para tener resultados confiables y conocer su eficiencia de extracción de néctar.

## Discusión

En los murciélagos nectarívoros, como en otros grupos de animales del mismo gremio trófico, el largo de la lengua es un indicador del grado de especialización para la alimentación de néctar y está en general significativamente relacionado con el alargamiento del rostro (Nicolay, 2001; Winter y von Helversen, 2003). El tamaño de la lengua establece los límites en el tamaño de las flores que puede explotar un murciélago y determina que tan cerca y que tanto tiene que insertar la cabeza dentro de la flor para alcanzar el néctar (Nicolay y Winter, 2006). Esto coincide con los resultados de este trabajo, la especie que tuvo un menor alcance fue *G. soricina*, que es un murciélago con un alargamiento moderado del rostro y conocido como generalista (puede consumir insectos o frutas) y el que tuvo un mayor alcance fue *M. harrisoni* que es la especie, en cuanto a morfología de rostro, más especializada de los glosófaginos (Schaldach and McLaughlin, 1960; Tschapka *et al.*, en prensa). A poca profundidad los murciélagos más especializados no necesitaban insertar por completo la cabeza en el tubo para extraer el néctar, lo que permite que el murciélago esté más alerta y probablemente se disminuye el riesgo de depredación. Un polinizador que pueda mantener la cabeza fuera de la corola mientras extrae el néctar de la flor, debido a la extensión de la lengua, puede mantenerse alerta y observar más fácilmente a los depredadores (Wasserthal, 1993).

### Capacidad de Extracción de néctar

Las cinco especies de murciélagos nectarívoros puestas a prueba en este trabajo siguen la misma tendencia: conforme aumenta la profundidad, la cantidad de néctar ingerido por visita disminuye. Esto mismo fue observado por Nicolay y Winter (2006) en un experimento realizado con murciélagos nectarívoros y frugívoros, aunque en dicho trabajo únicamente se probaron las primeras cuatro profundidades. Al probar con profundidades mayores logramos conocer los límites en el alcance de néctar de cada especie y cómo se va modificando la capacidad y la eficiencia de extracción conforme aumenta la altura.

Existen diferencias en cuanto a la capacidad de extracción de néctar entre especies. A profundidades de 1 y 2 cm, *L. yerbabuena* extrae en promedio 25% más de néctar que *M. harrisoni*, esto quiere decir que *M. harrisoni* necesita visitar un mayor número de flores para obtener la misma cantidad de néctar que *L. yerbabuena* a estas profundidades. La disminución en el monto extraído de néctar conforme aumenta la profundidad es mucho menor en *M. harrisoni* que en las otras cuatro especies. *M. harrisoni* únicamente consume 26% menos entre la profundidad uno y la cuatro, en cambio *L. yerbabuena* consume un 65% menos.

Debido a sus grandes requerimientos energéticos los murciélagos nectarívoros tienen que consumir grandes cantidades de néctar cada noche, obtenidos durante muchas visitas por noche, un glosófago pequeño consume aproximadamente entre 115 y 130% de su masa corporal en néctar por noche (von Helversen & Reyer, 1984; Winter y von Helversen, 1998). Dado que la cantidad de néctar extraído por visita es menor conforme aumenta la profundidad, para obtener estas cantidades de néctar de flores profundas los murciélagos tendrían que hacer un mayor número de visitas. Lo que implica un mayor gasto de forrajeo, este gasto disminuye conforme las especies tengan mejor capacidad de extraer néctar en profundidades grandes, como *M. harrisoni*. Por ejemplo: digamos que *L. yerbabuena* consume  $X$  cantidad de néctar en 1000 visitas a flores con 1 centímetro de profundidad, para que *L. yerbabuena* logre consumir esta misma cantidad  $X$  de néctar visitando únicamente flores con una profundidad de 4 centímetros necesitaría realizar 2857 visitas, 1857 visitas más que visitando flores de un centímetro de profundidad. Estas 1857 visitas más significan que el murciélago tiene que hacer una gran inversión de energía y tiempo para encontrar las flores y, para extraer el néctar.

Si hacemos lo mismo con *M. harrisoni*, supongamos que consume  $X$  cantidad de néctar en 1000 visitas a flores con 1 centímetro de profundidad, para consumir la misma  $X$  cantidad de néctar visitando flores únicamente con una profundidad de 4 centímetros *M. harrisoni* necesitaría realizar 1351 visitas, únicamente 351 visitas más que las realizadas en las flores de poca profundidad. *M. harrisoni* tiene que invertir mucho menos energía y tiempo, al alimentarse de flores profundas, que *L. yerbabuena*. Aunque esta puede ser una manera muy cruda de modelar estos parámetros, esto nos da una idea de las implicaciones de la morfología y la capacidad de extracción de néctar sobre la biología de estos murciélagos.

### Tiempo invertido en la extracción de néctar

Especialmente para los visitantes de flores que se alimentan mientras realizan vuelos de alta demanda energética como el vuelo sostenido, el tiempo que pasan frente a las flores tomando néctar constituye un costo significativamente alto en el “presupuesto” de forrajeo (Grass y Roberts, 1992). Las cinco especies que se pusieron a prueba tardaban más tiempo en extraer néctar a profundidades grandes, esto quiere decir que realizan durante más tiempo el vuelo sostenido cuando explotan flores profundas, por lo tanto explotar flores profundas implica un mayor costo que explotar flores poco profundas para todas las especies de murciélagos nectarívoros de la zona.

El tiempo invertido para extraer el néctar en las diferentes profundidades es muy similar entre *M. harrisoni* y *L. yerbabuena*, pero como se demostró anteriormente la cantidad de néctar extraído, que podemos llamar recompensa o beneficio, no fue la misma. Además *L. yerbabuena* tiene casi el doble de masa corporal que *M. harrisoni*, lo que implica una mayor inversión energética para el vuelo sostenido y para el vuelo a distancia entre flor y flor.

La especie en la que se presentaron las visitas de mayor duración fue *G. soricina* tanto en profundidades bajas como altas, por lo tanto para esta especie la extracción de néctar es energéticamente más costosa que para las otras cuatro especies en todo tipo de flores.

### Eficiencia en la extracción de néctar

Hasta el momento sólo hemos hablado de cantidad de néctar extraído y del tiempo que dura la visita. Esto nos da una idea de cómo se comportan las cinco especies en diferentes profundidades, nos falta hablar de la razón costo-beneficio, a la que vamos a llamar eficiencia. Eficiencia se refiere a la cantidad de néctar extraído (ganancia) por unidad de tiempo, en este caso segundos que dura la visita (costo). Como se había mencionado, la cantidad extraída de néctar disminuye y el tiempo aumenta conforme aumenta la profundidad, esto quiere decir que el costo aumenta y el beneficio disminuye, por lo tanto la eficiencia también baja conforme aumenta la profundidad.

La eficiencia de *L. yerbabuena* es mayor que *M. harrisoni* a una profundidad de 1 cm e igual en 2 y 3 cm de profundidad; a partir de la tercera profundidad la eficiencia

decae sumamente rápido, esta especie es 78% menos eficiente en la profundidad 4 que en la 1. En *M. harrisoni* la eficiencia sí disminuye con la profundidad pero esta especie sigue siendo eficiente a profundidades grandes (es más eficiente a una profundidad de 4 cm que *G. soricina* a 1 cm profundidad). Esto quiere decir que ambas especies son más eficientes a pequeñas profundidades, pero *M. harrisoni* tiene la posibilidad de explotar flores profundas eficientemente, en cambio para *L. yerbabuena* esto es mucho más costoso y con poca recompensa. Por lo tanto si hay una gama de recursos disponibles de diferentes profundidades, para *L. yerbabuena* es más económico explotar las flores menos profundas, mientras que *M. harrisoni* puede explotar todo tipo de flores tanto las profundas como las poco profundas.

### Eficiencia en la extracción de néctar y DEE

El gasto diario energético de un murciélago nectarívoro determina la cantidad total de energía en néctar que requiere un individuo a diario. Se ha demostrado que al someter a los murciélagos a diferentes situaciones, como altas o bajas recompensas de néctar, el DEE siempre se mantiene relativamente constante (von Helversen y Winter, 2003). Por lo tanto, como el DEE es constante el murciélago necesitará más del doble de visitas a flores profundas que a flores poco profundas. El DEE no varía entre individuos pero sí cambia entre especies, cada especie tiene un requerimiento energético diferente, una variable importante es la masa corporal. Los glosófaginos más grandes tienen un DEE mayor que las especies pequeñas (von Helversen y Winter, 2003). Dentro del mismo gremio, las especies de murciélagos están generalmente divididas en varias clases de tamaños, este fenómeno también ha sido observado en otros organismos (Findley, 1993). En el área de estudio las cinco especies de murciélagos nectarívoros tienen masas corporales diferentes. El estandarizar nuestra eficiencia con el DEE, que depende de la masa corporal, hace que nuestros datos sean realmente comparables entre especies.

Después de tomar en cuenta el gasto energético diario de cada una de las especies, los resultados varían. *M. harrisoni* es significativamente más eficiente que las otras especies de murciélagos nectarívoros en todas las profundidades. *L. yerbabuena*, a pesar de ser el murciélago más pesado, tiene una eficiencia muy parecida a la de *A. geoffroyi*, hay que recordar que los resultados de esta especie son preliminares de

únicamente un individuo, que pesa aproximadamente 10 g. menos. La especie que más se acerca a la masa corporal de *L. yerbabuena*, *C. mexicana*, tiene una eficiencia mucho menor en las primeras tres profundidades, aunque en las últimas es ligeramente más eficiente que *L. yerbabuena*. Por lo que se puede decir que para su masa corporal *L. yerbabuena* es eficiente en la extracción de néctar principalmente a profundidades no mayores de tres centímetros. Habría que corroborar esto incrementando en tamaño de muestra de las dos especies no residentes en la zona (*A. geoffroyi* y *C. mexicana*).

Tomando en cuenta el DEE, *M. harrisoni* es prácticamente igual de eficiente al extraer néctar de una flor de 4 cm que *L. yerbabuena* de una flor de únicamente 2 cm. Dado que *M. harrisoni* tiene un DEE menor, puede alcanzar a cubrir su presupuesto diario (DEE) explotando flores de 4 cm. con menos visitas que *L. yerbabuena* alimentándose de flores de la mitad de profundidad.

Los parámetros críticos para la estructuración de ensambles de colibríes son la eficiencia de extracción de néctar y el tamaño corporal, relacionado con los requerimientos energéticos diarios (Brown et al. 1978; Feinsinger, 1987). Estos parámetros energéticos parecen determinar la cantidad mínima de néctar en una flor para que su explotación siga siendo redituable para los polinizadores que la visitan. Las especies de murciélagos que coexisten pueden potencialmente elegir de un grupo de recursos de néctar, plantas que ofrecen diferentes razones de costo-beneficio. Como resultado, la selección de recursos puede estar ligada con características específicas de cada especie relacionadas con su eficiencia de forrajeo (Tschapka, 2004).

#### Uso de recursos y la eficiencia en la extracción de néctar

Las cinco especies de murciélagos nectarívoros en la zona tienen diferente eficiencia de extracción de néctar y diferentes requerimientos energéticos. Al sacar una relación entre la eficiencia de extracción y el DEE, podemos predecir que tipo de recursos van a ser redituables para cada una de estas especies

*L. yerbabuena* es eficiente en la extracción de néctar de flores de menos de 3 cm. de profundidad, por lo que en el área de estudio generalmente van a explotar flores con estas características. El murciélago nectarívoros más abundante en la zona es *G. soricina*, va a explotar las flores con el néctar más accesible ya que es la especie con

menor alcance y eficiencia. *M. harrisoni* tiene la capacidad de extraer néctar eficientemente de flores de varias profundidades, por lo que esta especie puede explotar tanto las especies poco profundas, que también van a ser explotadas por las demás especies o flores profundas, donde sigue siendo eficiente y prácticamente no son utilizadas por las demás especies. Esto sugiere que las flores profundas pueden representar un recurso que reduzca la competencia con otras especies simpátricas de murciélagos nectarívoros.

El rostro y lengua extremadamente alargados de *M. harrisoni*, le permite tener un alcance incluso mayor que el de especies grandes; además, al ser un murciélago pequeño, necesita menos cantidad de alimento para cubrir sus necesidades energéticas diarias. Por estas razones *M. harrisoni* es el murciélago nectarívoro más eficiente en la extracción de néctar. Tener este rostro tan alargado impide a esta especie poder alimentarse de algún recurso que no sea líquido, como frutas e insectos, por lo que no tiene la capacidad de cambiar de dieta si los recursos de néctar son muy escasos. La zona de estudio tiene una marcada estacionalidad y la mayoría de los recursos florales se encuentran en la época de secas. Al mismo tiempo, al ser un murciélago pequeño no tiene la capacidad de sobrevivir por mucho tiempo de sus reservas de grasa (von Helversen y Winter, 2003), por lo que tampoco tiene la capacidad de migrar en busca de recursos. Una forma de superar esta reducción en los recursos, además de su gran eficiencia de extracción de néctar, es que se encuentran en poblaciones muy pequeñas, que pueden sobrevivir con la poca cantidad de recursos disponibles en la zona.

El rostro alargado y el pequeño tamaño corporal de *M. harrisoni* le permiten ser el más eficiente extractor de néctar, pero también lo vuelven mucho menos flexible con respecto al uso de recursos alternativos como frutas o insectos, lo que lleva a que sea una especie con poblaciones locales muy pequeñas y distribución muy restringida.

*L. yerbabuena* es menos eficiente en la extracción de néctar que *M. harrisoni*, porque tiene una menor capacidad de extracción y porque sus requerimientos energéticos diarios son mucho mayores, aunque es más eficiente que especies con una masa corporal, por lo tanto un DEE, mucho menor.

Al ser un murciélago grande tiene la capacidad de volar más lejos y rápido que un murciélago pequeño, lo que le permite explorar y conocer un área más amplia de selva y

pueden explotar recursos ricos en néctar que no son agotados por la población de especies locales pequeñas (von Helversen y Winter, 2003).

Durante periodos en los que la tasa de producción disminuye, el hábitat deja de ser redituable primero para las especies grandes. Por ello, estas especies se ven en la necesidad de moverse para buscar alimento. Las especies de mayor masa corporal tienen la capacidad de sobrevivir por más tiempo de sus reservas de grasa, lo que les permite moverse distancias muy grandes. Se han registrado migraciones a gran escala, donde probablemente van siguiendo los recursos de néctar disponibles (Fleming *et al.*, 1993), para especies grandes de glosófagos como *L. yerbabuena*, *C. mexicana* y, a menor escala, *A. geoffroyi* (Arroyo-Cabrales *et al.* 1987; Fleming *et al.* 1993; Galindo-Galindo *et al.* 2000; Ramírez-Pulido *et al.* 2001).

### Conclusiones

Todas las especies puestas a prueba tienen un alcance de néctar diferente, la especie con mayor alcance es *M. harrisoni* (7 cm.) y la de menor *G. soricina* (3 cm).

En todas las especies disminuye la cantidad de néctar extraído por visita conforme aumenta la profundidad.

Conforme aumenta la profundidad, todas las especies se mantienen más tiempo en vuelo sostenido mientras extraen el néctar de las flores.

Al calcular el costo-beneficio, durante la explotación de las flores (cantidad de néctar extraído/tiempo vuelo sostenido), *M. harrisoni* es más eficiente que las otras cuatro especies en todas las profundidades, excepto a 1 cm de profundidad en la que el murciélago más grande, *L. yerbabuena*, es más eficiente.

Si tomamos en cuenta el gasto energético diario (DEE), *M. harrisoni* es más eficiente que las otras cuatro especies en todas las profundidades.

Para su masa corporal, *L. yerbabuena* es eficiente en la extracción de néctar, principalmente a profundidades no mayores de tres centímetros.

*G. soricina* es la especie con menor alcance y menor eficiencia de extracción de néctar.

Explotar flores profundas es más costoso que explotar flores poco profundas para todas las especies.

El gran alargamiento del rostro de *M. harrisoni* y su pequeño tamaño corporal, le permiten ser el más eficiente extractor de néctar, pero también lo hacen muy poco flexible.

Es probable que al explotar flores profundas ( $\geq 4$  cm.), *M. harrisoni* reduzca la competencia por recursos con las otras especies simpátricas de glosófagos.

La gran eficiencia para extraer néctar de un amplio rango de profundidades le permite a *M. harrisoni* explotar todo tipo de recursos que estén disponibles, lo que le ayuda a poder ser una especie residente en hábitats estacionales, donde hay períodos de escasez de recursos florales.

### **Bibliografía**

- Arends, A., Bonaccorso, F. J. y Genoud, M. 1995. Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from a semiarid thorn forest in Venezuela. *J. Mammalogy*. 76(3): 947–956.
- Arroyo-Cabrales, J., R.R. Hollander, y J. Knox Jones Jr. 1987. *Choeronycteris mexicana*. *Mammalian Species* 291:1-5.
- Berger, M., y J. S. Hart. 1974. Physiology and energetics of flight. En: *Avian biology*, Farner, D., and J. R. Kings, eds., volume 4. Academic Press, New York. Pp. 416–477.
- Brown, J. S. 1989. Coexistence on a seasonal resource. *American Naturalist* 133:168-182.
- Brown, J. H., W. A. Calder III, y A. Kodric-Brown. 1978. Correlates and consequences of body size in nectar feeding birds. *American Zoologist*, 18:687-700.
- Dudley R, y Winter Y. 2002. Hovering flight mechanics of Neotropical flower bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) in normodense and hypodense gas mixtures. *J Exp Biol* 205:2325–2336.
- Findley, J. S. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge Univ. Press. 167 pp. Feinsinger, P. 1987. *Approches to nectarivore-plant interaction in the New World*. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60:285-319.

- Fleming, T.H., R.A. Nunez, L. Da Silveira, y L. Sternberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94:72-75.
- Freeman, P.W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 56: 439-463.
- Galindo-Galindo, C., A. Castro-Campillo, A. Salame-Méndez, y J. Ramírez-Pulido. 2000. Reproductive events and social organization in a colony of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) from a temperate Mexican cave. *Acta Zoologica Mexicana* 80:51-68.
- Gass, C. L., y W. M. Roberts. 1992. The problem of temporal scale in optimization: three contrasting views of hummingbird visits to flowers. *American Naturalist* 140:829–853.
- Koopman, KF. 1981. The distributional patterns of New World nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68: 352-369.
- Machado, I. C. S., I. Sazima, y M. Sazima. 1998. Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata*(Gentianaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* (Wien) 209:231–237.
- Nagy, K. A. 1994. Field bioenergetics of mammals: what determines field metabolic rates. *Australian Journal of Zoology* 42:43-53.
- Nicolay, C. W. 2001. Ecological morphology and nectar-feeding performance in flower-visiting bats. Ph.D. dissertation, Kent State University, Kent, Ohio.
- Nicolay, C. W., y Y. Winter. 2006. Performance analysis as a tool for understanding the ecological morphology of flower visiting bats. En: *Functional and evolutionary ecology of bats*. A. Zubaid, G. F. McCracken, and T. H. Kunz, (eds.) Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Ramírez-Pulido J., C. Galindo-Galindo, A. Castro-Campillo, A. Salame-Méndez, y M.A. Armella. 2001. Colony size fluctuation of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera : Phyllostomidae) and temperature characterization in a Mexican cave. *Southwestern Naturalist* 46:358-362
- Schaldach, W.J., y C.A. MCLAughlin. 1960. A new genus and species of glossophagine bat from Colima, Mexico. *Los Angeles County Museum Contributions in Science* 37:1-8.
- Tschapka, M. 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology* 263:7-21
- Tschapka, M., E. B. Sperr, L. A. Caballero y R. A. Medellín. Diet and cranial morphology of *Musonycteris harrisoni*, a highly specialized nectar-feeding bat in Western Mexico. En prensa,

- Voigt, C. C. 2004. The power requirements (Glossophaginae: Phyllostomidae) in nectar feeding bats for clinging to flowers. *Journal of Comparative Physiology, B. Biochemical, Systematic, and Environmental Physiology*. 174: 541–548
- Voigt, C. C., y Y. Winter. 1999. Energetic cost of hovering flight in nectar-feeding bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) and its scaling in moths, birds and bats. *Journal of Comparative Physiology, B. Biochemical, Systematic, and Environmental Physiology* 169:38–48.
- von Helversen O.V., y Y. Winter. 2003. Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. Pp 346-397 En: *Bat ecology* (Kunz T.H., and B.M. Fenton, eds.) University of Chicago Press, Chicago.
- von Helversen, O. & Reyer, H. U. (1984). Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia* 63: 178–184.
- Wainwright, P. C. 1991. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *Am. Zool.* 31:680±693.
- Wainwright, P. C. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. En *Ecological morphology*: 42±59. Wainwright, P. C. y Reilly, S. M. (eds.). Chicago: The University of Chicago Press.
- Wasserthal L, L. T. 1993. Swing-hovering combined with long tongue in hawkmoths, an antipredator adaptation during flower visits. Pp. 77–87 in *Animal plant interactions in tropical environments* (W. Barthlott, ed.). Museum Koenig, Bonn, Germany.
- Winter, Y. 1998. Energetic cost of hovering flight in a nectar-feeding bat measured with fast-response respirometry. *J. Comp. Physiol. B* 168: 434–444.
- Winter, Y. y O. v. Helversen. 1998. The energy cost of flight: do small bats fly more cheaply than birds? *J. Comp. Physiol. B* 168: 105–111.
- Winter, Y., y O. von Helversen. 2003. Operational tongue length in phyllostomid nectar-feeding bats. *Journal of Mammalogy*, 84: 886-896.

## Capítulo IV. Comparación e integración de la información

### Conclusiones Generales

La estacionalidad de la selva baja caducifolia juega un papel importante en la estructuración de la comunidad de murciélagos nectarívoros en el área de estudio, ya que la escasez de recursos de néctar durante la época de lluvias afecta la abundancia, diversidad, comportamiento de forrajeo y uso de recursos de las especies de nectarívoros de la zona. *G. soricina* se ve obligado a cambiar de dieta, por lo que su abundancia relativa cerca de concentraciones de recursos florales decae significativamente. La población residente en la zona de *L. yerbabuena* durante la época de lluvias depende prácticamente de los cultivos de plátano, antes de que estos cultivos existieran lo más probable es que un mayor número de individuos se vieran obligados a migrar al centro de México en busca de recursos.

La única especie que tiene la capacidad de permanecer en la zona durante la época de escasos recursos y depender de la poca cantidad de néctar disponible en la SBC es *M. harrisoni*, que debido a su gran eficiencia en la extracción de néctar es capaz de sobrevivir en el área con los pocos recursos disponibles, sin depender de los cultivos de plátano. La extrema especialización del rostro le impide poder cambiar a una dieta de insectos o frutas cuando los recursos de néctar son escasos, y al ser una especie relativamente pequeña no tiene la capacidad sobrevivir de sus reservas de grasa, como es el caso de otras especies de murciélagos y colibríes, lo que no le permite migrar en busca de recursos. Por ello para esta especie la eficiencia de extraer la mínima cantidad de néctar se vuelve muy valiosa, ya que es lo que permite su subsistencia en su área de distribución.

El tipo de recursos que cada especie utiliza depende tanto de su eficiencia de extracción de néctar como del gasto energético diario de cada especie, lo obtenido en el experimento coincide con lo observado en el campo para todas las especies.

*G. soricina* resultó ser la especie menos eficiente en la explotación de flores en el área por lo que se espera que se alimente de flores poco profundas y de fácil acceso. Esto coincide con los datos obtenidos, donde de esta especie utilizó mucho más las flores de *Cleome spinosa* que los otros recursos en la vegetación nativa, el néctar de

estas flores es de muy fácil acceso para el polinizador y no tiene mucho volumen de néctar, pero se distribuye en manchones muy grandes y localizados. Esto es ideal para *G. soricina* ya que al ser tan poco eficiente en la explotación su estrategia de forrajeo tiene que ser poco demandante de energía y al explotar manchones tan localizados no necesita gastar mucha energía en moverse de un recurso al otro ni en buscar flores.

*Leptonycteris yerbabuena* es un murciélago grande, eficiente a profundidades menores de 3 cm., aunque puede extraer poca cantidad de néctar hasta una profundidad de 5 cm. Mis resultados muestran que esta especie explota las flores de *Pseudobombax ellipticum*, las flores de este árbol son grandes, de fácil acceso, producen una gran cantidad de néctar y hay muchas flores abiertas por noche, por lo que es ideal para *L. yerbabuena* ya que puede obtener grandes cantidades de néctar, esto es necesario para una especie grande ya que su gasto energético es mayor que el de una especie pequeña. Esta especie también se alimenta de flores de cactus columnares a pesar de que las flores de *Pachycereus pecten-aboriginum* son mucho más profundas, pero dentro de su alcance, y únicamente hay entre 1 y 3 flores abiertas por cactus, lo que aumenta el gasto de energía en la explotación y de forrajeo de estas plantas.

*M. harrisoni* resultó ser el murciélago nectarívoro más eficiente en la extracción de néctar, por lo que se espera que esta especie explote un amplio espectro de flores. Esta especie se capturó únicamente frente a flores de *P. pecten-aboriginum*, que cuenta con flores profundas y dispersas en un área relativamente grande. Esta especie se alimenta de flores con estas características coincide con lo esperado, ya que para *M. harrisoni* es mucho menos costoso explotar flores profundas que para las demás especies de nectarívoros. Lo que es de llamar la atención es que no se capturó ningún individuo de *M. harrisoni* en los demás recursos disponibles en la selva baja, a pesar de que estos recursos pueden ser potencialmente utilizados por esta especie y en un estudio previo de dieta realizado en esta zona se encontró polen tanto de *C. spinosa* como de *P. ellipticum* en las muestras de *M. harrisoni*. Una posible explicación a esto es que esta especie es una especie rara, con una población de pocos individuos, en cambio las otras dos especies que explotan los otros recursos son especies abundantes por lo que hay muchos individuos alimentándose de estos recursos y pueden entrar en competencia por explotación. Una forma de evitar esto es explotar flores que se encuentren fuera de los parches ricos en néctar, por ejemplo a las orillas del río se encuentran individuos aislados de *C. spinosa* y una posibilidad es que *M. harrisoni* explote estas plantas aisladas para evitar explotar el mismo parche que esta siendo explotado por muchos

individuos de las otras dos especies. Otra posibilidad es que por ser una especie poco abundante simplemente no se capturó en las redes.

En conclusión la eficiencia en la extracción de néctar, refiriéndonos a eficiencia como la razón costo-beneficio tomando en cuenta el DEE, impone límites en que tipo de recursos puede potencialmente usar cada especie, por lo que también es un factor fundamental para entender como esta estructurada la comunidad de murciélagos nectarívoros.

Con este trabajo se obtuvieron datos de abundancias relativas, uso de recursos y capacidad de explotación de recursos de cada una de las especies de murciélagos nectarívoros. Se logró conocer cuál es el desempeño en la extracción de néctar de cada una de las especies lo que nos permite establecer una conexión entre la morfología (grado de especialización) y la función (capacidad de explotación de flores). Encontré una relación positiva entre ambas: a mayor grado de especialización morfológica la capacidad de extraer néctar más eficientemente aumenta.

### Recomendaciones para la conservación de los murciélagos nectarívoros y la SBC

Los datos obtenidos en esta tesis pueden ser utilizados como base para generar propuestas de conservación robustas y funcionales. Uno de los resultados más importantes obtenidos en este trabajo para la conservación de las especies de murciélagos nectarívoros, es que todas las especies que se encuentran en la zona dependen para su alimentación en alguna medida de la SBC.

Lo más probable es que la SBC no sea importante únicamente por sus recursos alimenticios, sino que la mayoría de los refugios de estas especies se encuentren dentro de este hábitat. Durante el atardecer, cuando empiezan a salir los murciélagos de sus refugios, claramente se observa que la mayoría vienen de la SBC. Además las características del lugar son ideales, ya que hay muchas formaciones rocosas donde se hacen huecos que pueden ser utilizados como refugios para murciélagos. Falta hacer estudios en la zona para corroborar dónde es que los murciélagos se refugian y cuáles son las características de los estos refugios para poder poner interés especial en la conservación de estos lugares.

Esto quiere decir que los murciélagos nectarívoros son susceptibles a la pérdida o cambios que ocurran en la estructura de este hábitat, hay que recordar que la SBC es uno de los hábitats más amenazados y utilizados en nuestro país y en el mundo. Los resultados de este trabajo demuestran la importancia de conservar y crear más reservas que abarquen este tipo de hábitat para asegurar, en este caso, la supervivencia de los murciélagos nectarívoro y de las plantas que dependen de ellos para su polinización.

En el área coexisten tres especies de nectarívoros que se encuentran dentro de alguna categoría de riesgo (*L. yerbabuena*, *C. mexicana* y *M. harrisoni*). Por lo que es un área de especial interés para la conservación de glosófagos. Una de estas especies, *M. harrisoni*, es la especie más ligada a la selva baja, ya que depende de ella casi por completo para su alimentación. Esta especie es un género endémico de la costa oeste de México, con poblaciones muy pequeñas y especialista estricto en el consumo de néctar, todas estas características la hacen más vulnerable a la extinción y por lo tanto hay que poner un interés especial en generar un plan para la conservación de esta especie. Poco se sabe acerca de la biología de *M. harrisoni*, este trabajo es un aporte importante en el conocimiento de esta especie, pero todavía es necesario conocer dónde se refugia, ciclos reproductivos y estudios de abundancia y alimentación en diferentes sitios de su distribución geográfica, ya los pocos estudios que se han hecho de esta especie, incluyendo este trabajo, han sido en el estado de Colima.