



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**COMPOSICIÓN DE LA DIETA DE LOS MURCIÉLAGOS
FRUGÍVOROS Y NECTARÍVOROS (CHIROPTERA:
PHYLLOSTOMIDAE) EN EL PARQUE NACIONAL GRUTAS
DE CACAHUAMILPA, GUERRERO, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**B I Ó L O G A
P R E S E N T A:**

ROCÍO LUMBRERAS RAMOS



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. CORNELIO SÁNCHEZ HERNÁNDEZ
2012**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno
Apellido paterno
Apellido materno
Nombre(s)
Teléfono
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Carrera
Número de cuenta

2. Datos del tutor
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

3. Datos del sinodal 1
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

4. Datos del sinodal 2
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

5. Datos del sinodal 3
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

6. Datos del sinodal 4
Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

7. Datos del trabajo escrito.
Título
Número de páginas
Año

1. Datos del alumno
Lumbreras
Ramos
Rocío
55936068
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
301022806

2. Datos del tutor
Dr.
Cornelio
Sánchez
Hernández

3. Datos del sinodal 1
Dra.
María de Lourdes
Romero
Almaraz

4. Datos del sinodal 2
Dr.
Erick Alejandro
García
Trejo

5. Datos del sinodal 3
M. en C.
Roberto
Márquez
Huitzil

6. Datos del sinodal 4
Biól.
Gabriel
Olalde
Parra

7. Datos del trabajo escrito.
Composición de la dieta de los murciélagos frugívoros y nectarívoros (Chiroptera: Phyllostomidae) en el Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa, Guerrero, México
106 p
2012

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Cornelio Sánchez Hernández y a la Dra. María de Lourdes Romero Almaraz, por su apoyo, sus enseñanzas y sobre todo por su amistad durante este largo camino, su pasión y gran dedicación son objeto de admiración.

Quiero agradecer de manera especial a la Dra. Beatriz Ludlow-Wiechers, por su valiosa colaboración en la identificación del material polínico. Asimismo, agradezco al equipo del Laboratorio de Palinología de la ENAH, a Irán Irais Rivera González y Jorge Ezra Cruz Palma, por su confianza y por las facilidades que me brindaron.

Extiendo un sincero agradecimiento a todas la personas que participaron a lo largo del desarrollo de este trabajo, a la M. en C. Martha Olvera García por su ayuda en la identificación de las semillas, al M. en C. Reyes López Ordaz por su asesoría en los análisis estadísticos, al Biól. Jesús Ricardo de Santiago Gómez por su disponibilidad en el préstamo de ejemplares de herbario y al M. en C. José Luis Bortolini Rosales por proporcionarme el espacio y los materiales necesarios para el análisis de las muestras.

A mis sinodales, Dr. Erick García Trejo, M. en C. Roberto Márquez Huitzil y Biól. Gabriel Olalde Parra, por sus valiosos aportes para mejorar y enriquecer el escrito, así como por su amabilidad y por los conocimientos que compartieron conmigo durante mi formación académica.

Finalmente quiero agradecer a mis compañeras Ivonne y Luz por su grata compañía y apoyo durante el arduo trabajo de campo.

DEDICATORIA

A mi mamá, gracias por haberme dado la oportunidad de conseguir este logro, por estar siempre a mi lado incondicionalmente y por enseñarme a ser una “buena personita”, te quiero y te admiro infinitamente.

A mi hermano, amigo y guía, Guillermo (Monkey), por inculcarme desde pequeña a respetar y valorar el medio ambiente, gracias por tu apoyo constante.

A Mirko por hacerme soñar durante todo este tiempo.

ÍNDICE

	Página
Resumen	1
1. Introducción	3
Los murciélagos filostómidos, diversidad, distribución y hábitos alimentarios	4
Los murciélagos frugívoros	5
Adaptaciones de los murciélagos frugívoros	8
Patrones de forrajeo y detección de los frutos	9
Los murciélagos nectarívoros	11
Adaptaciones de los murciélagos nectarívoros	14
Patrones de forrajeo y detección de los flores	16
Coevolución e importancia de los murciélagos frugívoros y nectarívoros	19
2. Antecedentes	23
3. Objetivos	27
Objetivo general	27
Objetivos particulares	27
4. Hipótesis	28
5. Área de estudio	29
Ubicación	29
Fisiografía	29
Geología y edafología	29

Hidrología	30
Clima	30
Vegetación	31
Fauna	31
6. Material y método	33
Captura de los murciélagos	33
Colecta de excretas	35
Colecta de polen	35
Obtención de contenidos estomacales	35
Análisis de excretas, contenidos estomacales y pelo	35
Análisis estadísticos	36
7. Resultados	39
Análisis de la alimentación	39
Análisis de la alimentación por especies de murciélagos	44
<i>Artibeus hirsutus</i>	44
<i>Artibeus intermedius</i>	47
<i>Artibeus jamaicensis</i>	49
<i>Artibeus lituratus</i>	52
<i>Dermanura tolteca</i>	52
<i>Sturnira lilium</i>	52
<i>Glossophaga commissarisi</i>	52
<i>Glossophaga leachii</i>	55

<i>Glossophaga morenoi</i>	58
<i>Glossophaga soricina</i>	61
Consumo de polen y frutos por murciélagos de la subfamilia stenodermatinae y glossophaginae	61
8. Discusión	66
Diversidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros	66
Alimentación	67
Los frutos del género <i>Ficus</i> , su importancia en la dieta de los murciélagos del género <i>Artibeus</i>	69
Alimentación por especies	70
<i>Artibeus hirsutus</i>	70
<i>Artibeus intermedius</i>	71
<i>Artibeus jamaicensis</i>	71
<i>Artibeus lituratus</i>	72
<i>Dermanura tolteca</i>	73
<i>Sturnira lilium</i>	73
<i>Glossophaga commissarisi</i>	74
<i>Glossophaga leachii</i>	74
<i>Glossophaga morenoi</i>	75
<i>Glossophaga soricina</i>	76
Diferenciación en la dieta de los murciélagos asociada a su condición reproductiva	77
Diferenciación sexual y estacional en la dieta de los murciélagos	77
Consumo de polen y frutos por estenodermatinos y glosofaginos	79

9. Conclusiones	83
10. Literatura citada	85
11. Anexos	102

RESUMEN

Los murciélagos frugívoros y nectarívoros desempeñan un papel fundamental en los ecosistemas tropicales como agentes dispersores y polinizadores al influir directamente sobre la composición, diversidad y dinámica de las comunidades vegetales, así como por su participación en el mantenimiento y regeneración de los bosques. Los murciélagos tienen una interacción mutualista con algunas plantas, de las que obtienen el aporte energético y nutricional necesario para su mantenimiento, crecimiento y reproducción, mientras que las plantas se benefician con los servicios que los murciélagos les proporcionan, como la dispersión de sus semillas y la polinización de sus flores. Este tipo de interacciones se han estudiado principalmente en las zonas húmedas y áridas de México, sin embargo, es poca la información que se tiene para ecosistemas como las selvas bajas caducifolias. Por lo que el objetivo de este estudio fue el de caracterizar la dieta de los murciélagos frugívoros y nectarívoros en el Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa, que se ubica en el estado de Guerrero. Durante un año se realizaron cuatro períodos de muestreo en los meses de febrero, mayo, agosto y noviembre en donde se capturaron 151 especímenes de la familia Phyllostomidae pertenecientes a dos subfamilias, cuatro géneros y 10 especies. En total se obtuvieron 75 muestras positivas provenientes del pelo, contenidos estomacales y excretas en las que se encontraron semillas de cuatro especies del género *Ficus* y polen de 20 taxones de plantas. Las especies de mayor frecuencia y abundancia fueron *Tibouchina* sp., *Ipomoea murucoides* y *Ficus* sp. Se reporta a el polen de *Tabebuia chrysantha*, *T. rosea*, *Tibouchina* sp., *Lepidium* aff. y *Pilea* sp. como nuevos registros en la alimentación de los murciélagos. Con base en los resultados obtenidos se deduce que existe un uso secuencial

de los recursos alimenticios, relacionado con la fenología de las plantas, así como una relación positiva entre la diversidad de los quirópteros y la abundancia de los frutos y las flores. No se observaron variaciones significativas entre la alimentación de las hembras reproductivas de las no reproductivas, pero sí entre la alimentación de las hembras y los machos que mostraron preferencias hacia una especie de planta en particular. Finalmente se concluye que la eficacia y contribución en los procesos de dispersión y polinización realizada por los estenodermatinos y glosófagos se encuentra en función de sus preferencias hacia un recurso específico.

1. INTRODUCCIÓN

Los murciélagos pertenecen al Orden Chiroptera, el segundo grupo más diverso dentro de la Clase Mammalia, con aproximadamente 1116 especies (Simmons, 2005). Los quirópteros se dividen en dos subórdenes: Megachiroptera y Microchiroptera. Los megaquirópteros con 186 especies, se distribuyen en las áreas subtropicales y tropicales del Viejo Mundo: Australia, Oceanía, Asia y África; mientras que los microquirópteros, con 930 especies, se distribuyen en todo el mundo con excepción de los polos (Simmons, 2005).

La gran diversidad de especies de murciélagos no sólo se ve reflejada en la variación del tamaño, morfología, hábitos de forrajeo, formas de vuelo, comportamiento social e historias de vida, sino también en la gran variedad de alimentos que consumen (Simmons y Conway, 2003). Dentro de los microquirópteros hay especies carnívoras, piscívoras, nectarívoras, folívoras, frugívoras, omnívoras, insectívoras y hematófagas; mientras que los megaquirópteros se alimentan exclusivamente de frutos, polen y néctar (Romero-Almaraz *et al.*, 2006). En este sentido, se estima que alrededor de 250 especies de murciélagos (aproximadamente 22%) dependen total o parcialmente de las plantas como recurso para su alimentación, de las que obtienen frutos, néctar, polen y hojas. Asimismo, dispersan semillas y polinizan a más de 1 200 especies de angiospermas (Fleming, 1982; Kunz *et al.*, 2011).

En el neotrópico los murciélagos frugívoros y nectarívoros se incluyen en la familia Phyllostomidae y son considerados como uno de los grupos de vertebrados de mayor importancia como agentes dispersores y polinizadores al influir directamente sobre la

composición, diversidad y dinámica de las comunidades vegetales tropicales, así como por su participación en el mantenimiento y regeneración de los bosques (Faegri y Van der Pijl, 1971; Howell y Burch, 1974; Heithaus *et al.*, 1975).

Los murciélagos filostómidos, diversidad, distribución y hábitos alimentarios

La familia Phyllostomidae es endémica del continente Americano, y se distribuye en las zonas tropicales y subtropicales, desde el sur de Texas hasta el norte de Argentina. (Simmons, 2005). Está representada por más de 150 especies agrupadas en 49 géneros y es la segunda más numerosa del Orden Chiroptera, en México se encuentran 35 géneros y 55 especies (Ramírez-Pulido *et al.*, 2005). La riqueza y diversidad de hábitats a los que se asocia esta familia, ha hecho posible el surgimiento de la mayoría de los hábitos alimentarios descritos para los quirópteros con excepción de la piscivoría (Datzmann *et al.*, 2010).

Los murciélagos frugívoros se incluyen en las subfamilias Phyllostominae, Carrollinae, Stenoderminae y Brachyphyllinae y aunque su dieta se basa principalmente en frutos, suelen complementarla con polen, hojas e insectos. Por otra parte, en la subfamilia Glossophaginae se encuentran los murciélagos que consumen néctar y polen, pero al igual que los frugívoros generalmente complementan su dieta con otros alimentos como frutos e insectos, para cubrir sus requerimientos nutricionales (Koopman, 1981; Heithaus, 1982; Fleming, 1986; Dumont, 2003; Helversen y Winter, 2003).

La flexibilidad que presentan los murciélagos frugívoros y nectarívoros en sus hábitos alimentarios, puede explicarse en parte por factores, tanto extrínsecos como intrínsecos, que

afectan la elección de su alimento. Dentro de los factores extrínsecos se puede citar la estacionalidad, abundancia y diversidad de los recursos, su distribución espacio temporal, las características nutricionales y físicas, como el tamaño de los frutos, así como su accesibilidad. Los factores intrínsecos hacen referencia a las características específicas del murciélago como la especie, el sexo, la edad, condición reproductiva, tamaño, estatus social, características fisiológicas y anatómicas (Fleming, 1986; Gaona, 1997). La conjunción de este gran número de factores influye directamente en el número y especies de murciélagos que explotan cierto recurso alimenticio, mientras que por otra parte la ubicación espacio temporal de las plantas determina de forma parcial la distribución y comportamiento de estos mamíferos (Íñiguez-Dávalos, 2005).

Los murciélagos frugívoros

Los murciélagos frugívoros se alimentan de frutos de plantas neotropicales pertenecientes a 96 géneros de 49 familias como Moraceae, Myrtaceae, Piperaceae, Palmae y Sapotaceae (Gardner, 1979; Fleming, 1986, 1988). Los frutos consumidos por los murciélagos tienen características distintivas o síndromes como resultado de la interacción entre animales y plantas, esto ha conducido a la selección de ciertos atributos físicos y químicos de los frutos, y ha generado presión de una serie de mecanismos anatómicos, fisiológicos y conductuales de sus consumidores principales (Van der Pijl, 1957; Heithaus, 1982; Gaona, 1997). Lo anterior favorece la presencia de síndromes que tienen como finalidad atraer a ciertos tipos de dispersores y excluir a otros, por lo que estas características tienen un efecto sobre el número de especies que se alimentan de ellas (Íñiguez-Dávalos, 2005). Es

importante aclarar que estas relaciones no son absolutas pero sí apuntan hacia un patrón general en la variación del uso de los recursos dentro de los ensambles de murciélagos frugívoros (Dumont, 2003). El síndrome de quiropterocoria, por medio del cual las plantas atraen a los murciélagos para que dispersen sus semillas, se caracteriza por la presencia de frutos expuestos fuera del follaje, de colores inconspicuos, verdes o pardos, con aromas fuertes, rancios o fermentados y con cáscaras suaves (Van der Pijl, 1957; Heithaus, 1982; Fleming, 1988).

Por otra parte, la disponibilidad espacio temporal de los recursos es uno de los factores que tiene una mayor influencia sobre el grado de selectividad en la alimentación de los murciélagos frugívoros (Fleming, 1986). Dependiendo de su disponibilidad, estos mamíferos se alimentan de plantas con un patrón fenológico de tipo “*big-bang*” o sincrónico, que se caracteriza por la producción de un gran número de frutos durante un periodo breve o bien con una fenología tipo “*steady state*” o asincrónica, en donde la producción de frutos es reducida pero continua (Gentry, 1974; Elangovan *et al.*, 1999). Las plantas del género *Ficus* representan al primer tipo, mientras aquellas como *Piper*, *Solanum* y *Cecropia* corresponden al segundo (Dumont, 2003).

Asimismo, es posible diferenciar en una estratificación vertical a los murciélagos (p. ej. *Sturnira* spp. o *Carollia* spp.) que se alimentan en el sotobosque de frutos de alta calidad, bajos en fibra, pero con una gran proporción de nitrógeno, como *Piper* o *Solanum* y aquellos que se alimentan en el dosel de frutos abundantes, de baja calidad ricos en fibra (p. ej. *Artibeus* spp.) como los del género *Ficus* (Bonaccorso, 1979; Dumont, 2003).

En este sentido, la repartición de recursos entre los murciélagos además de estar asociada a factores espacio temporales, se encuentra influenciada por las características

físicas de los frutos como el tamaño y la dureza, debido a que estos elementos tienen una repercusión importante sobre su manejo y selección (Fleming, 1986; Levey, 1987; Gaona, 1997; Herrera y Pellmyr, 2002), por lo que los murciélagos se encuentran limitados en el peso máximo que pueden soportar durante el vuelo, cuyo rango es inferior a los 100 g (Fleming, 1986).

La mayoría de las especies de murciélagos frugívoros tienen dietas amplias, lo que significa que se alimentan de un conjunto variado de frutos; por ejemplo Vázquez-Yanes *et al.* (1975) reportaron para un bosque tropical perennifolio, del estado de Veracruz, el consumo por parte de *Artibeus jamaicensis* de 25 especies de frutos. El consumo de una combinación variada de frutos por parte de los murciélagos no debe interpretarse como un comportamiento oportunista, de hecho, éstos son selectivos y es posible diferenciar una especie núcleo dentro de sus dietas, la cual generalmente está disponible la mayor parte del año y es complementada con frutos de otros taxones para cubrir sus requerimientos nutricionales. En Costa Rica las especies núcleo para *Carollia* sp. y *Sturnira* sp., son las del género *Piper* mientras que para *Artibeus* sp. son *Ficus* y *Solanum* (Fleming, 1986).

Un gran número de autores (p. ej. Ayala y D' Alessandro, 1973; Heithaus *et al.*, 1975; Gardner, 1979; Thomas, 1984) han postulado que los murciélagos frugívoros suplementan su dieta con proteína derivada de los insectos; sin embargo, estudios recientes realizados con *Carollia perspicillata* y *A. jamaicensis* indican que estas especies son capaces de obtener sus requerimientos de proteína con el consumo exclusivo de frutos debido a que sus requerimientos de nitrógeno y energía son bajos (Delorme y Thomas, 1996; Herrera *et al.*, 2001).

Adaptaciones de los murciélagos frugívoros. Los murciélagos poseen adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales para explotar de forma eficiente su nicho alimentario. Una de las más relevantes se ve reflejada en los dientes, que se caracterizan por poseer un patrón único en las cúspides molares. En los murciélagos frugívoros, el paracono y metacono se encuentran dirigidos lingual o labialmente, con una cresta afilada alrededor del perímetro del arco dental y las coronas de los molares son anchas y aplanadas, lo que les permite cortar, sujetar y exprimir los frutos (Freeman, 1988; Romero-Almaraz *et al.*, 2006). Los dientes caninos de las especies de frugívoros más derivadas como *Centurio senex* son reducidos mientras que aquellos como los del género *Artibeus* son grandes y con ellos sujetan los frutos firmemente durante el vuelo. También presentan una superficie mayor en la línea dentaria para alojar a los molares, el paladar es más ancho y las mandíbulas tienen un proceso coronoide alto que les confiere una mayor presión en la mordida (Dumont, 2004; Freeman, 1988).

De forma semejante a la dentición, el aparato digestivo de los murciélagos presenta modificaciones importantes. En los frugívoros el tracto digestivo es de cinco a nueve veces más largo que el cuerpo, un tamaño superior al de los murciélagos insectívoros (Dempsey, 2004). El estómago se compone de un esfínter, que regula y soporta la presión ejercida por el jugo de los frutos ingeridos, y de dos cámaras que consisten en una elongación de la región cardiaca y fúndica del saco estomacal. Esta estructura además de la expansión del duodeno posibilita el movimiento de los contenidos estomacales en lapsos de tiempo breves (Neuweiler, 1998). Por su parte los intestinos están recubiertos de tejido linfoide altamente diferenciado que mejora la asimilación de los nutrientes y en particular de las grasas que son escasas en la alimentación de los murciélagos (Heithaus, 1982).

Las adaptaciones relacionadas con la búsqueda de los frutos se observan en la forma de las alas, que son anchas y que permiten que estos tengan un vuelo lento y maniobrable entre la vegetación cerrada. Asimismo, los bulbos olfativos, están bien desarrollados porque por medio del olfato los murciélagos son capaces de identificar a los frutos maduros (Korine y Kalko, 2005).

Al igual que la morfología y la fisiología, la conducta desempeña un papel importante para optimizar la ingesta de alimento. En este sentido los murciélagos del género *Artibeus*, que suelen alimentarse de frutos duros y fibrosos como los del género *Ficus*, presentan un comportamiento diferente de aquellos (p. ej. *Carollia* sp.) que regularmente se alimentan de frutos suaves y de mejor calidad como los del género *Solanum*. Debido a que los frutos de *Ficus* sp. son duros, los murciélagos los muerden con los dientes posteriores en donde la mandíbula ejerce una mayor presión y evitan el consumo de fibra oprimiendo la pulpa y la cáscara con la lengua en contra del paladar para consumir únicamente el jugo; finalmente escupen el contenido indigerible junto con algunas de las semillas, mientras que otras pasan íntegras por el tracto digestivo. De esta forma consumen sólo los componentes solubles de los frutos y aprovechan de manera eficiente los nutrientes disponibles (Fleming, 1986; Dumont, 1999, 2003).

Patrones de forrajeo y detección de los frutos. Los murciélagos filostómidos forrajean usualmente de forma solitaria, toman un fruto y se alejan para consumirlo en los refugios de alimentación que se localizan en promedio de 5 a 100 m de distancia de la fuente de recursos, con excepción de los frutos demasiado grandes los cuales se consumen *in situ* (Bonaccorso y Gush, 1987). Los murciélagos del dosel (Stenodermatinae) forrajean entre

los 10 y 30 m de altura en bosques primarios principalmente, se alimentan continuamente por períodos de tiempo largos y consumen de 20 a 80 frutos de baja calidad por noche. Por su parte, los murciélagos del sotobosque (Carollinae y Glossophaginae) forrajean a niveles de 0.1 a 10 m de altura, por lo que su abundancia es superior en estados sucesionales tempranos, estos se alimentan generalmente de frutos de alta calidad que son tomados e ingeridos rápidamente hasta alcanzar su capacidad digestiva, después de lo cual reposan en sus refugios nocturnos para digerir y absorber los nutrientes (Bonaccorso y Gush, 1987). Los murciélagos pueden viajar hasta 10 km del refugio diurno al área en donde se encuentran los recursos. Las distancias generalmente están relacionadas proporcionalmente con el tamaño del murciélago, por lo que las especies grandes suelen recorrer distancias largas, mientras que aquellas de menor tamaño poseen un ámbito de forrajeo limitado (Kalko *et al.*, 1996).

Para encontrar los frutos, los murciélagos se orientan usando la ecolocalización en combinación con el olfato. Durante la ecolocalización los murciélagos emiten ondas cortas y multiarmónicas así como numerosas pulsaciones de ondas de frecuencia modulada (FM) de banda ancha, baja amplitud y alta frecuencia, para generar una imagen tridimensional de su entorno. Sin embargo, para detectar, clasificar y encontrar a los frutos, el uso de esta característica no es suficiente, debido a que la vegetación y otros elementos generan interferencia y a que las ondas de alta frecuencia sólo actúan en distancias limitadas (Kalko y Condon, 1998).

Por este motivo, los murciélagos frugívoros utilizan otras pistas para acercarse al alimento, entre estas, las señales olfativas son las más importantes, porque a través de ellas pueden identificar y clasificar a los frutos maduros; en el caso del género *Ficus*, el aroma es

una característica distintiva de cada especie (Kalko *et al.*, 1996). Los murciélagos realizan vuelos repetidos alrededor de las ramas que tienen frutos maduros, seleccionan uno y realizan de 3 a 4 aproximaciones antes de tomar el fruto para después consumirlo en su refugio de alimentación protegidos de los depredadores. De esta forma la ecolocalización desempeña un papel fundamental en la orientación, para evadir obstáculos y localizar las ramas con frutos dentro de una cierta área, mientras que el olfato es determinante para la identificación precisa de los frutos de mejor calidad (Korine y Kalko, 2005).

Los murciélagos nectarívoros

Los murciélagos nectarívoros se alimentan y polinizan a más de 500 especies de 27 familias de plantas, entre las que destacan Cactaceae, Leguminosae, Bombacaceae, Bignoniaceae, Solanaceae, Bromeliaceae, Agavaceae y Musaceae (Marshall, 1983; Fleming, 1988). Al igual que ocurre con los frutos de los frugívoros, las flores de las que se alimentan los nectarívoros presentan síndromes que tienen como finalidad atraer a ciertos polinizadores. Las flores de los murciélagos se caracterizan por tener anthesis nocturna, limitada a una sola noche; colores inconspicuos, generalmente blancos; aromas fuertes o desagradables, flores campanuladas con pétalos rígidos o bien flores peniciladas; alta producción de polen y néctar así como una posición accesible fuera del follaje (Heithaus, 1982; Marshall, 1983; Neuweiler, 1998; Helversen y Winter, 2003). La mayoría de estas características o síndromes de quiropterofilia se encuentran en aproximadamente 60% de las cactáceas columnares que se distribuyen en México, así como un gran número de especies de la familia Agavaceae (Valiente-Banuet *et al.*, 1997).

Las flores polinizadas por murciélagos pueden dividirse de acuerdo a su forma en dos grupos las peniciladas y las campanulares. Las flores peniciladas tienen numerosos estambres más largos que los sépalos y pétalos así como nectarios expuestos y pueden encontrarse agrupadas para formar un racimo denso (Altringham, 1996). La mayoría de las dicotiledóneas con este tipo de flores pertenecen a familias que presentan caracteres primitivos como la presencia de sépalos y pétalos libres, al igual que algunas monocotiledóneas de las familias Agavaceae, Bombacaceae, Caryocaraceae, Fabaceae y Mimosidae. Por otra parte, las flores campanulares con pétalos unidos son más comunes en las familias más avanzadas como Acanthaceae, Bignoniaceae, Curcubitaceae y Rubiaceae (Hill y Smith, 1984).

La forma de campana, en la mayoría de la flores conduce por un tubo estrecho a la base de la flor en donde se localizan los nectarios, mientras que los estambres y los estilos recaen sobre la parte superior o inferior de la corola, por lo que las anteras se localizan en el tubo de la flor o fuera de ella para permitir que el polen se adhiera a la cabeza o a la parte dorsal del cuerpo del murciélago. Dentro de esta categoría es posible diferenciar a las flores que son largas, en donde los murciélagos entra parcialmente a la flor y aquellas cuya corola es del tamaño del rostro de los murciélagos (Heithaus, 1982; Altringham, 1996).

El polen de ciertas flores con quiropterofilia presenta también características que permiten su adhesión al pelo de los murciélagos para que este sea transportado. Los granos generalmente son grandes y ornamentados, mientras que las aperturas por donde germina el tubo polínico presentan diámetros considerables, para permitir una germinación rápida debido al tiempo tan breve con el que el polen es transferido de flor en flor (Robinson, 1996; Stroh, 2000).

Las flores producen de 5 a 10 ml de néctar por noche, que se compone principalmente de agua y azúcares así como de cantidades pequeñas de otras sustancias como aminoácidos, proteínas, lípidos, ácido ascórbico y alcaloides. Tanto la composición como la concentración pueden variar debido a diversos factores como la estación, el estadio floral y la estructura del nectario (Hill y Smith, 1984; Altringham, 1996; Baker *et al.*, 1998; Rodríguez-Peña *et al.*, 2007). El néctar que consumen los murciélagos se caracteriza por estar relativamente diluido con una concentración de azúcares que va de 3 a 33%, y se constituye principalmente de sacarosas y hexosas (glucosa y fructosa) así como de una alta cantidad de aminoácidos (Fleming, 1988; Rodríguez-Peña *et al.*, 2007; Voigt y Speakman, 2007). El polen por su parte, posee una concentración de proteínas de 2.5 a 61%, por lo que representa la mejor fuente de estas moléculas, además de aportar aminoácidos, almidones, esteroides, lípidos y vitaminas (Roulston y Cane, 2000).

Los recursos florales de los que se alimentan los murciélagos tienen variaciones estacionales marcadas, generalmente la época de mayor abundancia se presenta durante la estación seca, por lo que es común que algunas especies tengan un comportamiento generalista estacional como las del género *Glossophaga* (Fleming, 1988). Por ejemplo, *G. commissarisi* en Costa Rica se alimenta durante octubre únicamente de polen y néctar, mientras que en abril su dieta consiste principalmente de frutos. Otras especies como *Leptonycteris yerbabuena* a pesar de consumir polen y néctar de diferentes especies se especializa en el de *Agave palmeri* y *Carnegeia gigantea*. Las poblaciones norteamericanas de estos murciélagos realizan migraciones durante el otoño desde el suroeste de los Estados Unidos hacia la parte central de México, siguiendo la floración de los agaves (Heithaus, 1982; Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

Adaptaciones de los murciélagos nectarívoros. Debido a la estrecha relación que guardan los murciélagos y sus flores, es posible observar características producto de la interacción mutualista entre ambos. En consecuencia, los murciélagos poseen adaptaciones que les permiten beneficiarse y aprovechar de forma óptima los recursos ofrecidos por las plantas. La extracción eficiente del néctar de la flores depende principalmente de las características asociadas al aparato bucal, para esto los murciélagos nectarívoros tienen un rostro elongado y estrecho que les posibilita un mejor acceso a los nectarios, sin embargo, la forma del rostro limita el área de fijación de los músculos por lo que la fuerza de la mordida es débil en comparación con los murciélagos con una dieta diferente (Freeman, 1998; Dumont, 2004).

La superficie dental en los nectarívoros es mínima y ocupa sólo de 8 a 26%, los dientes premolares y molares se encuentran reducidos, así como sus cúspides por lo que su función masticatoria es restringida. Los incisivos superiores con los que rompen las glándulas nectaríferas de las flores son grandes y en general su posición es procumbente, mientras que los incisivos inferiores son reducidos o están ausentes para permitir el paso de la lengua (Hill y Smith, 1984; Neuweiler, 1998).

La lengua es larga y protusible, por ejemplo, *Glossophaga soricina* con una longitud corporal de 48-65 mm tiene una lengua que mide tres veces el tamaño del hocico, mientras que la de *Musonycteris harrisoni* se extiende 76 mm que equivale casi a la longitud corporal del murciélago que es de 80 mm (De la Mar, 2001). Este órgano posee un gran número de vasos sanguíneos debido a que su extensión se realiza por medio de mecanismos musculares y vasohidráulicos, y su superficie se encuentra densamente cubierta por papilas filiformes que forman un tipo de esponja que les permite absorber el néctar por

capilaridad. Además de las papilas, las especies del género *Loncophylla*, *Lionycteris* y *Platalina*, tienen surcos laterales profundos por donde se conduce el néctar a través de movimientos peristálticos (De la Mar, 2001; Winter y von Helversen, 2003).

Tanto la longitud de la lengua como el vuelo sostenido similar al de los colibríes, permite que los murciélagos nectarívoros se alimenten sin acercarse demasiado a las flores, características que son ventajosas para evitar depredadores y para tener acceso a las flores pendulantes y las herbáceas, que son inaccesibles para los murciélagos que consumen ocasionalmente néctar (p. ej. *Carollia* ssp., *Artibeus* ssp.) y que deben posarse sobre las flores (Winter y von Helversen, 2003). Por su parte, la cutícula del pelo de los nectarívoros facilita la recolección de una gran cantidad de polen, debido a que las escamas que la conforman están dispuestas en ángulo agudo a diferencia de los demás murciélagos cuyas cutículas son lisas. El polen adherido en el pelo se transporta a otras flores pero la mayor parte es consumido por los murciélagos al momento de acicalarse (Howell y Hodgkin, 1976).

El tracto digestivo de los nectarívoros es similar al de los frugívoros, sólo que en los nectarívoros la porción cardíaca y los intestinos son de tamaño menor, además de que tiene una concentración alta de la enzima sacarasa que cataliza la hidrólisis de la sacarosa en dos monosacáridos. La gran eficiencia para procesar los azúcares permite a los glosófaginos obtener la mayor parte de su energía de los carbohidratos exógenos y previene la pérdida de glucógeno hepático, lo que ayuda a cubrir las altas demandas energéticas que requieren durante el vuelo (Hill y Smith, 1984; Voigt y Speakman, 2007).

Patrones de forrajeo y detección de las flores. Las flores de las que se alimentan los murciélagos presentan dos patrones fenológicos, el primero comprende la producción sincrónica de un gran número de flores, como *Ceiba pentandra* cuya floración dura aproximadamente un mes (Rojas-Sandoval, 2008); y el segundo caracterizado por la producción asincrónica de una cantidad pequeña de flores, como *Crescentia cujete* que florece durante todo el año (Gentry, 1974). La producción de una gran cantidad de flores por un período breve atrae a los murciélagos y a otros organismos que forrajean de forma oportunista debido a que la disponibilidad del recurso es impredecible en el espacio y tiempo. Por su parte, la producción de cantidades reducidas de flores por un período largo permite que los murciélagos memoricen la ubicación del recurso, lo que posibilita que regresen a él de manera constante y disminuye los costos energéticos de la búsqueda de alimento (Heithaus, 1982; Fleming, 1988).

Los murciélagos pueden forrajear de forma solitaria o en grupos, el forrajeo solitario elimina o reduce la competencia por los recursos dentro de un área de alimentación; mientras que el forrajeo en grupos incrementa la protección a través de la desorientación de los depredadores y permite el intercambio de información sobre la ubicación de los recursos. La distribución espacio-temporal poco variable de los recursos favorece el forrajeo solitario a diferencia de la alta variabilidad que promueve el forrajeo grupal (Fleming, 1982).

Por ejemplo en el sur de Arizona, el murciélago *Leptonycteris yerbabuena* se alimenta de las flores de *Agave palmeri* que se encuentran dispersas en cientos de kilómetros con estadios florales diferentes (Fleming, 1982; Horner *et al.*, 1998), por lo que el forrajeo en grupo bajo estas circunstancias favorece el éxito en la búsqueda y evita el gasto energético

que implica visitar flores de las que ya se han alimentado otros murciélagos (Heithaus, 1982, Fenton, 1983). La competencia entre individuos se reduce porque los grupos de *L. yerbabuena* se alimentan por turnos y se retiran de la planta después de que cada individuo visita aproximadamente 35 flores. Después del forrajeo los murciélagos descansan juntos por alrededor de media hora con lo que reducen el gasto energético causado por la termorregulación y favorece la digestión (Neuweiler, 1998). Por otra parte, *Phyllostomus discolor* y *G. soricina* se alimentan de la misma especie de leguminosa (*Bauhinia pauletia*), pero presentan comportamientos de forrajeo diferentes, *P. discolor* visita las flores e ingiere todo el néctar de la flor, mientras que *G. soricina* toma sólo un poco de néctar de cada flor en ocasiones repetidas (Heithaus *et al.*, 1974).

Durante las noches los murciélagos pueden viajar de 60 a 100 km mientras forrajean, y desde unos cientos de metros hasta kilómetros entre las diferentes plantas siguiendo las señales químicas, acústicas y visuales que las flores emiten para atraerlos (Winter y von Helversen, 2001). Los aromas son las señales de mayor importancia para la detección del alimento, por medio de éstos los murciélagos son capaces de distinguir de entre una gran variedad de compuestos volátiles que se encuentran en el ambiente a aquellos que son emitidos por las flores, lo que facilita su localización desde distancias lejanas. La mayoría de las flores con el síndrome de quiropterofilia se caracterizan por emitir esencias fuertes, determinadas por la alta concentración de compuestos aromáticos derivados del azufre (Helversen *et al.*, 2000). En un estudio realizado en Costa Rica se observó que individuos de *G. commissarisi* eran atraídos por flores falsas impregnadas con dimetil disulfuro y con 2,4-ditiapentano, aunque, algunas flores como *Passiflora galbana* y *P. mucronata* atraen a

los murciélagos con esencias compuestas por terpenos y alcoholes alifáticos (Galarda-Vassin *et al.*, 2008).

A diferencia de las señales químicas, las señales acústicas y las visuales son importantes para determinar la posición exacta del recurso desde distancias cortas (Galarda-Vassin *et al.*, 2008). Las flores maduras de *Mucuna holtonii* (Fabaceae) una liana de Centroamérica, poseen un pétalo erecto que refleja los pulsos emitidos por los murciélagos durante la ecolocalización y funciona como guía para orientarlos hacia el nectario y hacia las estructuras sexuales de las flores. Asimismo, el cefalio de algunas cactáceas columnares además de servir de protección a las estructuras reproductivas de la planta y a las alas de los murciélagos actúa también como un contraste acústico que indica la posición de las flores (Winter y von Helversen, 2001).

Las flores con el síndrome de quiropterofilia envían señales visuales en forma de luz ultravioleta para revelar su posición, aunque los glosófaginos al igual que la mayoría de los murciélagos poseen una visión dicromática y una percepción de colores limitada, son capaces de percibir longitudes de onda que van desde los 310 hasta los 688 nm, que incluye parte del espectro correspondiente a la luz ultravioleta, por consecuencia, los murciélagos pueden distinguir la luz que es reflejada por las flores y por medio de esta pueden localizarlas en la oscuridad y entre la vegetación, o visualizarlas claramente en espacios abiertos como es el caso de las flores de las cactáceas columnares *Neobuxbaumia* y *Stenocereus* (Winter y von Helversen, 2001; Winter *et al.*, 2003).

Coevolución e importancia de los murciélagos frugívoros y nectarívoros

El tipo de interacción que ocurre entre las plantas y sus agentes dispersores y polinizadores es mutualista, debido a que ambos grupos se favorecen. Por una parte, los murciélagos obtienen de las plantas el aporte energético y nutricional necesario para su mantenimiento, crecimiento y reproducción (Íñiguez-Dávalos, 2005), mientras que las plantas se benefician con los servicios que estos les proporcionan, como la dispersión de sus semillas y la polinización de sus flores, por lo que cada grupo (de planta o murciélago) puede ser vista como el recurso de la otra (Futuyma, 1998). Las interacciones entre las especies son una de las fuentes principales de selección natural y han influenciado sobre la evolución de diversos fenotipos y genotipos en la naturaleza, por lo que gran parte de las características de las especies han surgido como adaptaciones a las interacciones con otras especies y con su ambiente (Futuyma, 1998).

En el caso de las interacciones murciélago-planta se ha propuesto un mecanismo de coevolución difusa, en donde las respuestas adaptativas no ocurren entre dos especies únicamente. De tal forma los murciélagos pueden alimentarse de diferentes plantas, mientras que las plantas pueden utilizar a dispersores o polinizadores diferentes (Heithaus, 1982; Futuyma, 1998). Así los murciélagos promueven la diversidad en las comunidades tropicales al contribuir de forma directa a la supervivencia de la plantas e indirectamente a la diversidad de los herbívoros y sus depredadores (Heithaus, 1982).

A través de la dispersión realizada por los frugívoros, las plantas adquieren ciertas ventajas como la colonización de nuevos hábitats, disminución de la competencia entre la

planta progenitora y la semilla dispersada, incremento en el flujo genético, así como la disminución de la mortalidad de las semillas a causa de los depredadores (Heithaus, 1982).

Entre los mamíferos, los murciélagos son considerados como los dispersores de mayor importancia debido a su riqueza, diversidad, comportamiento y amplia motilidad. Asimismo, son dispersores eficaces debido a que las semillas que ingieren son desechadas intactas en lugares propicios para su establecimiento, a diferencia de algunos organismos como los primates que actúan como depredadores de semillas o como las aves que las depositan en áreas donde la competencia interespecífica es alta (Kalko *et al.*, 1996), además el tránsito por el aparato digestivo favorece la germinación de algunas especies (p. ej. *Cecropia peltata*) y disminuye la probabilidad de que sean atacadas por hongos (Morrison, 1980).

Los quirópteros se alimentan principalmente de frutos de plantas pioneras y primarias, por lo que desempeñan un papel fundamental en la composición y estructura de las comunidades vegetales, así como en los procesos de regeneración y sucesión de los bosques. Por otra parte, son los principales dispersores del género *Ficus* cuyas especies son de vital importancia para el mantenimiento de las poblaciones de frugívoros en los trópicos debido a que son una fuente constante de alimento durante el año, pero sobre todo durante las épocas críticas cuando los recursos son limitados (Galindo-González, 1998; Muscarella y Fleming, 2007; Olea-Wagner *et al.*, 2007). De igual forma dispersan semillas de especies de importancia económica como las del árbol del chicle (*Manilkara zapota*), del cual se aprovecha su madera, frutos y savia, o las del capulín (*Trema micrantha*), cuya corteza se utiliza para fabricar un papel similar al amate y para la elaboración de muebles (Kunz *et al.*, 2011).

A través de la polinización los murciélagos nectarívoros ejercen un efecto positivo en las plantas al disminuir la pérdida de polen, mantener la diversidad, incrementar el éxito reproductivo y aumentar el flujo genético entre las poblaciones y en particular, entre aquellas que han sido aisladas por diferentes procesos degradativos como la fragmentación (Waser *et al.*, 1996). La polinización es un servicio ambiental requerido para la reproducción de las plantas y se estima que 80% de las angiospermas son polinizadas por animales (principalmente insectos) de las cuales se calcula que entre 0.3 y 1% son polinizadas por microquirópteros (Daily *et al.*, 1997; Kearns *et al.*, 1998; Neuweiler, 1998).

En este sentido, la polinización es fundamental para la producción de alimentos a escala global y local debido a que un gran número de cultivos dependen de esta. Entre las plantas que los murciélagos polinizan se encuentran especies de importancia alimentaria, económica y cultural como por ejemplo los plátanos (*Musa spp.*), cuyos frutos son consumidos ampliamente; o los agaves (*Agave spp.*), de los cuales se obtienen una gran variedad de bebidas como el tequila cuya industria genera una derrama económica de mil 600 millones de dólares anuales (CRT, 2011). Asimismo, son polinizadores de las ceibas (*Ceiba petandra*) cuyos principales usos se encuentran en la industria textil y en la construcción rural, además de ser uno de los árboles más apreciados dentro de la cosmogonía y cosmovisión maya (Kunz *et al.*, 2011).

Los murciélagos frugívoros y nectarívoros afrontan amenazas que ponen en riesgo su supervivencia, entre otras, la degradación y fragmentación de los ecosistemas representa una de las más relevantes. Al eliminar especies clave de los hábitats naturales, las interacciones entre las plantas y los murciélagos se vuelven inestables a causa de la reducción del número de especies que pueden participar en las relaciones mutualistas. Esto

provoca que la pérdida de un mutualista incremente la probabilidad de que la otra especie desaparezca (Heithaus, 1982; Waser *et al.*, 1996).

El análisis de la dieta de estos organismos permite identificar nuevas interacciones mutualistas y provee de información importante para determinar su vulnerabilidad. Por otra parte, conocer las variaciones temporales en la disponibilidad de los recursos posibilita establecer cómo es que afectan el comportamiento de forrajeo de los murciélagos y cómo influyen en la competencia interespecífica e intraespecífica (Fleming, 2005).

2. ANTECEDENTES

A finales del siglo XIX la dieta de los murciélagos fue de interés para los científicos como medio para su clasificación. Sin embargo, los estudios que caracterizaban de forma específica las plantas de las que se alimentaban surgieron a mediados del siglo XX (Hill y Smith, 1984). Los primeros estudios se enfocaron en describir y documentar la polinización y la dispersión, en busca de características que fueran congruentes entre las plantas y los murciélagos y que se presentaran repetidamente en diferentes sistemas, lo que hizo posible la descripción de los síndromes de la quiropterocoria y quiropterofilia (Van der Pijl, 1957; Faegri y Van der Pijl, 1971). En 1979, Gardner realizó una compilación de los estudios realizados hasta el momento en el neotrópico y encontró que los murciélagos filostómidos se alimentaban de los frutos y polen de por lo menos 179 especies de plantas; asimismo, enfatizó la importancia de estas investigaciones como medio para proporcionar evidencia sobre los movimientos poblacionales, los cambios estacionales en las dietas y la competencia entre especies simpátricas por los recursos.

En México, los estudios realizados para determinar la dieta de los murciélagos frugívoros incluyen el de Dalquest (1953) en San Luis Potosí, en donde reportó el consumo de *Spondias* sp. y *Ficus* sp. por *Artibeus jamaicensis*. Por otra parte, Vázquez-Yanes *et al.* (1975), identificaron por medio del análisis de restos de frutos encontrados en una cueva en los Tuxtlas, Veracruz, a *Cecropia obtusifolia*, *Spondias mombin*, *Poulsenia armata*, *Cynometra retusa*, *Calophyllum brasiliense*, *Brosimum alicastrum*, *Turpina pinnata*, *Solanum* sp., *Dendropanax arboreus*, *Quarararibea funebris*, *Anthurium* sp., *Licania* sp.,

Muntingia calabura, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Rheedia edulis*, así como tres especies de *Ficus* y cinco de *Piper*, como componentes de la alimentación de *A. jamaicensis*.

En un bosque tropical húmedo de la Selva Lacandona en Chiapas, Gaona (1997) comparó la dispersión realizada por las aves y los murciélagos, y encontró que la dispersión hecha por los quirópteros fue de 2 a 7 veces mayor que la efectuada por las aves, y concluyó que en la zona *A. jamaicensis* y *A. lituratus* se especializan en el consumo de frutos de *Cecropia* spp., mientras que *Sturnira lilium*, *G. soricina*, *Carollia brevicauda* y *C. perspicillata* son especies generalistas que se alimentan de una amplia variedad de frutos.

Galindo-González (1998) estudió la importancia de los murciélagos frugívoros como agentes dispersores y su papel en la regeneración de un bosque tropical en los Tuxtlas, Veracruz. Su análisis mostró que estos organismos dispersan especies pioneras como *Cecropia obtusifolia*, *Constegia xalapensis*, *Cordia sapinescens*, *Ficus* spp., *Piper* spp., y *Solanum* spp., de gran importancia en los procesos de sucesión, lo que resalta el papel de los murciélagos en la contribución al mantenimiento de la diversidad vegetal en áreas perturbadas y su efectividad como dispersores en las áreas tropicales.

Herrera *et al.* (2001) evaluaron por medio de isotopos estables la contribución de los frutos e insectos como fuentes de proteína en la dieta de *A. jamaicensis* y *S. lilium* en los Tuxtlas, Veracruz, y encontraron que estos son capaces de alcanzar el aporte proteico necesario exclusivamente con el consumo de frutos como *Piper* spp., *Ficus* spp., y *Cecropia obtusifolia*. Además reportaron que no existía variación estacional en el consumo de frutos por estos murciélagos y que la dieta de las hembras lactantes o preñadas no difería de aquellas sexualmente inactivas.

En la selva Lacandona en Chiapas, Olea-Wagner *et al.* (2007) examinaron la diversidad de frutos que consumen *A. lituratus*, *C. perspicillata* y *S. liliium* en dos tipos de vegetación; acahual joven y selva alta perennifolia, y determinaron el consumo de 19 especies de plantas, 14 de ellas pioneras, siendo las más abundantes *Cecropia peltata*, *Solanum americanum*, *Clidemia* sp., *Piper hispidum* y *P. auritium*. Asimismo, describieron una variación en cuanto a la diversidad y riqueza de especies consumidas entre la estación seca y húmeda, así como entre las diferentes áreas.

García-Estrada *et al.* (2011) en un estudio realizado en cinco plantaciones de café bajo diferentes tipos de manejo y en la selva mediana en el sureste de Chiapas, encontraron en las excretas de 18 especies de murciélagos frugívoros semillas de 42 taxones de plantas, entre las más abundantes hubo especies pioneras como *Cecropia obtusifolia*, *Ficus cookii*, *Piper pseudo-lindenii*, *Piper auritium*, *Solanum chrysotrichum* y *S. diphyllum*. En la selva mediana encontraron que el dispersor más importante fue *Sturnira ludovici* que se alimenta de 10 especies de plantas, mientras que en los cafetales *A. jamaicensis* consumió 27 especies, seguido de *A. intermedius*, *A. lituratus*, *Dermanura phaeotis*, *D. tolteca* y *Sturnira liliium* que se alimentaron de 13 a 16 especies vegetales.

Por lo que respecta a los murciélagos nectarívoros, Álvarez y González-Quintero (1970) registraron en Guerrero, Morelos, Oaxaca y Veracruz que *Glossophaga soricina* consumía 34 especies vegetales, entre las cuales *Agave* sp., *Myrtillocactus geometrizans*, *Ceiba* sp. e *Ipomoea* sp. fueron las más importantes. Quiroz *et al.* (1986) documentaron durante un período de dos años la preferencia de *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuenae* por plantas de *Bombax ellipticum*, *Ceiba* sp., *Bauhinia unguolata*, *Combretum farinosum*, *Crescentia alata*, *Ipomea* sp., *Agave* sp. y diferentes especies de cactáceas, en

una selva baja caducifolia localizada en Juxtlahuaca, Guerrero. Mientras que en el Valle de Tehuacán, Valiente-Banuet *et al.* (1996) identificaron a *Leptonycteris yerbabuena*, *Choeronycteris mexicana* y *A. jamaicensis* como los visitantes nocturnos más abundantes de la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* durante los meses de abril a junio, que corresponden con los períodos de floración y fructificación de esta especie.

Para *Glossophaga soricina*, *G. commissarisi*, *G. leachii* y *G. morenoi*, Sánchez-Casas y Álvarez (2000) realizaron un estudio detallado de su dieta con 1012 contenidos estomacales de diversos estados de México, y encontraron que existe un consumo diferencial entre los sexos de una misma especie, así como una variación estacional y geográfica importante; asimismo, identificaron 36 especies de plantas como parte de la dieta del género *Glossophaga*, entre las cuales las más importantes fueron *Mastichodendron capiri*, *Crescentia alata*, *Pseudobombax ellipticum*, *Cordia alliodora*, *Pithocellobium lanceolatum*, *Ipomoea* sp. y *Bursera* sp.

A pesar de lo anterior, los estudios sobre la dieta de los murciélagos de México son aún escasos y se han enfocado primordialmente en zonas de vegetación árida al norte y de vegetación húmeda en el sureste de nuestro país, por lo que se conoce muy poco acerca de las especies de plantas que consumen los murciélagos en el trópico seco, particularmente en las selvas bajas caducifolias, motivo por el cual este estudio tiene como propósito principal contribuir al conocimiento de los hábitos alimentarios de los murciélagos frugívoros y nectarívoros en este tipo de ecosistemas.

3. OBJETIVOS

General:

Caracterizar la composición de la dieta de los murciélagos frugívoros y nectarívoros pertenecientes a la familia Phyllostomidae, en el Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa, que se localiza en el estado de Guerrero, México.

Particulares:

- 1) Reconocer las especies más importantes en la alimentación de los murciélagos frugívoros y nectarívoros durante las estaciones de sequía y humedad.
- 2) Estimar la diversidad de frutos consumidos por los murciélagos frugívoros.
- 3) Estimar la diversidad de plantas visitadas por los murciélagos nectarívoros.
- 4) Evaluar si existen diferencias significativas entre sexos y condición reproductiva en la alimentación de las diferentes especies de murciélagos.
- 5) Determinar si los murciélagos frugívoros (Stenodermatinae), son consumidores importantes de polen y néctar en el Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa.

4. HIPÓTESIS

- a) Debido a la marcada estacionalidad que caracteriza a la selva baja caducifolia, se espera que la composición de la dieta de los murciélagos estenodermatinos y glosófaginos presente una variación de acuerdo a la disponibilidad de los recursos presentes en las diferentes estaciones, como se ha reportado para los murciélagos frugívoros y nectarívoros (p. ej. *A. jamaicensis*, *G. soricina*) en las selvas secas de Costa Rica (Heithaus *et al.*, 1975; Tschapka, 2004).

- b) Debido a que las especies del género *Ficus* fructifican asincrónicamente y proveen de recursos constantes a los frugívoros de las comunidades tropicales durante todo el año (Kalko *et al.*, 1996), se espera encontrar a estas especies representadas en la dieta de los murciélagos frugívoros y nectarívoros del PNGC, en los cuatro períodos de muestreo.

5. ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación

El Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa (PNGC) se sitúa en los municipios de Pilcaya y Taxco de Alarcón, al norte del estado de Guerrero, entre las coordenadas 18°37'44.85'' y 18°41'39.74'' de latitud norte y 99°31'45.94'' y 99°29'23.59'' de longitud oeste; comprende una superficie total de 1 598 ha y una variación altitudinal que va desde los 960 hasta los 1 800 msnm (Fig. 1; CONANP-SEMARNAT, 2006).

Fisiografía

El parque se localiza en la provincia fisiográfica de la Sierra Madre del Sur y dentro de la subprovincias de la Depresión del Balsas y de las Sierras y Valles Guerrerenses, en donde predominan los lomeríos con mesetas y las sierras altas con cañadas (INEGI, 2008). La principales elevaciones están representadas por el cerro del Jumil al norte, con una altura de 1 740 msnm y por el cerro Temasol al este, con 1 480 msnm (CONANP-SEMARNAT, 2006).

Geología y edafología

El área está compuesta en su mayoría por roca caliza (68%) predominante en la parte centro, este y oeste, originaria del Cretácico inferior, así como por rocas metamórficas (32%) de las que se destacan los esquistos del Jurásico superior (CONANP-SEMARNAT,

2006). Los suelos presentes son de seis tipos, que se encuentran asociados entre sí, estos son: cambisol cálcico, cambisol cálcico + faeozem calcárico, feozem háplico + feozem calcárico, feozem lúvico, litosol + faeozem háplico y litosol + rendzina, esta última asociación es la que cubre la mayor parte del polígono del parque y se caracteriza por su poca profundidad así como por la presencia en su superficie de rocas de gran tamaño (Palacios-Carrillo *et al.*, 2009).

Hidrología

El PNGC se enmarca dentro de la región hidrológica del río Balsas y dentro la cuenca del río Grande Amacuzac. El parque cuenta con tres afluentes principales: el arroyo Las Grutas al noroeste, el arroyo Las Bocas al suroeste y el río Amacuzac que atraviesa al parque en dirección este-oeste. Los ríos Chontacoatlán y San Jerónimo recorren de forma subterránea el sistema de grutas, los cuales vuelven a la superficie en el extremo sur de la Sierra en un punto denominado Dos Bocas, en donde se unen y dan origen al río Amacuzac, el más importante de la zona y tributario del río Balsas (CONANP-SEMARNAT, 2006; Vargas-Márquez, 1997).

Clima

De acuerdo con la clasificación climatológica de Köppen modificada por García (1981), el clima del parque es cálido subhúmedo con lluvias en verano que corresponde a un tipo A(c)W2(w)(i)gw", con una temperatura media anual de 21.6°C, una máxima de 32.5°C y una mínima de 16.4°C y una variación en la precipitación que va desde los 800 a los 1 500

mm anuales, donde junio y diciembre representan los meses con mayor y menor precipitación respectivamente (CONANP-SEMARNAT, 2006; SMN-CONAGUA, 2011; Fig. 2).

Vegetación

La vegetación que se establece en esta zona corresponde a selva baja caducifolia (Miranda y Hernández-X, 1963) o bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978). Dentro del PNGC, este tipo de vegetación ocupa 71% de su área, mientras que el resto es vegetación riparia, pastizales inducidos y zonas de agricultura de temporal. Se han reportado para el área 527 especies de plantas, que corresponden a 362 géneros y 120 familias. Entre las especies más comunes se encuentra *Lysiloma tergemina* (Fabaceae) y varias especies de los géneros *Bursera* (Buseraceae) y *Ceiba* (Bombacaceae; CONANP-SEMARNAT, 2006).

Fauna

Para el PNGC se han reportado ocho especies de anfibios, 71 de reptiles, 64 de aves y 52 de mamíferos con un porcentaje de endemismos de 17.5%. Asimismo, se estima que 40% de la mastofauna registrada para el estado de Guerrero se distribuye dentro del parque, entre estos, los quirópteros representan al grupo más diverso con 25 especies residentes (CONANP-SEMARNAT, 2006; Sil-Berra, 2010) y cuatro visitantes ocasionales (*Leptonycteris yerbabuena*, *Glossophaga leachii*, *Choeronycteris mexicana* y *Myotis velifer*; CONANP-SEMARNAT, 2006).

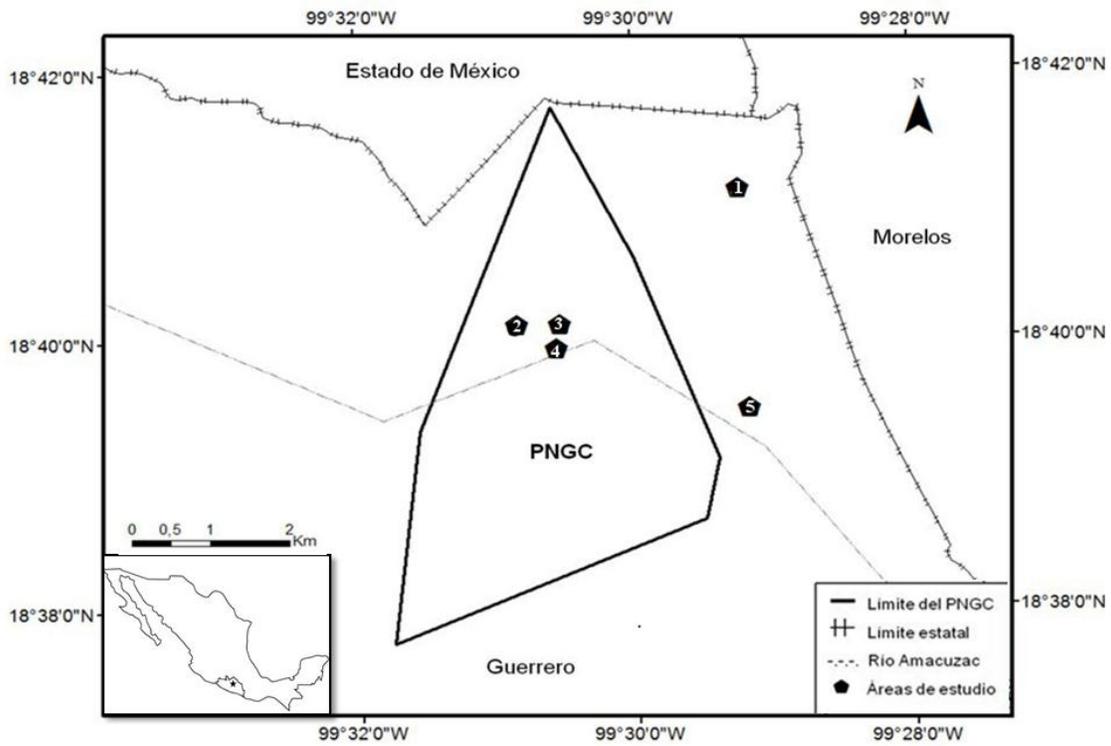


Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio y sitios de captura.

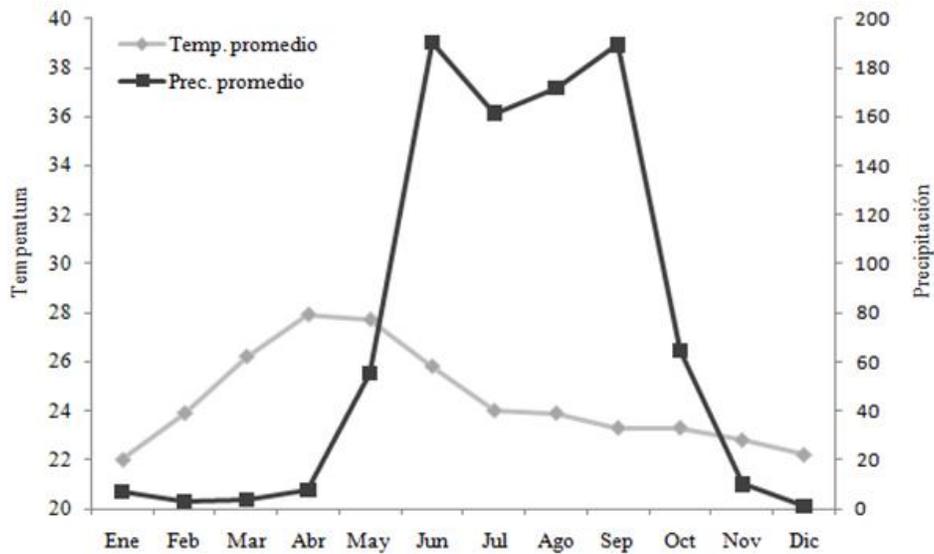


Figura 2. Climograma del área de estudio, con base en los datos registrados en un período de 29 años (1971- 2000), por la estación meteorológica, Dos Bocas Pilcaya (18°40'16" N y 99°30'00" W) (SMN-CONAGUA, 2011).

6. MATERIAL Y MÉTODO

Durante un año se realizaron cuatro visitas al área de estudio con un intervalo de tres meses entre cada una, con el objetivo de obtener datos representativos de las variaciones estacionales. Las capturas se llevaron a cabo los días 22 y 23 de febrero; 14 y 15 de mayo; 28 y 29 de agosto; y 27 y 28 de noviembre del 2008; en cinco localidades del municipio de Pilcaya, cuya ubicación y descripción es la siguiente:

1) Arroyo Santa Teresa, 2.5 km al NE de las Grutas de Cacahuamilpa. $18^{\circ}41'06.9''N$, $99^{\circ}29'14.2''W$, 1105 msnm. Zona altamente perturbada con bosque de galería, vegetación secundaria y potreros.

2) Grutas de Cacahuamilpa. $18^{\circ}40.111'N$, $99^{\circ}30.85'W$, 1101 msnm. Se ubica a la orilla del río Amacuzac, se caracteriza por tener vegetación riparia y selva baja caducifolia.

3) Grutas de Cacahuamilpa, $18^{\circ}40'07''N$, $99^{\circ}30'32.6''W$, 1101 msnm. Zona con vegetación de selva baja caducifolia y perturbación moderada.

4) Grutas de Carlos Pacheco, $18^{\circ}39'56.3''N$, $99^{\circ}30'34''W$, 1091 msnm. Área con vegetación de selva baja caducifolia y perturbación moderada.

5) La Cortina, 2 km dirección SE de Cacahuamilpa $18^{\circ}39.480'N$ y $99^{\circ}29.182'W$, 980 msnm. Se ubica a la orilla del río Amacuzac, con presencia de potreros, vegetación secundaria y selva baja caducifolia.

Captura de los murciélagos. Para la captura de los organismos se colocaron redes de niebla de 9 y 12 m de largo por 2.5 m de ancho, durante dos noches consecutivas. Las redes se abrieron posterior al inicio de la actividad de los murciélagos, con el propósito de capturar a

los organismos después de haberse alimentado. El tiempo de captura por noche fue de aproximadamente dos horas y media, de las 20:00 a las 22:30 h. Los murciélagos capturados fueron removidos inmediatamente de las redes y colocados dentro de sacos de manta, en los que permanecieron hasta la mañana siguiente. Para cada ejemplar se registró la hora de captura, especie, medidas somáticas (longitud total, longitud de la cola, longitud de la pata trasera, longitud de la oreja y el peso), sexo, edad y condición reproductiva (Romero-Almaraz *et al.*, 2000).

Para la determinación de la edad se observó la osificación de las falanges, la coloración del pelo y la condición reproductiva, catalogándolos en cuatro categorías: crías, juveniles, subadultos y adultos. La condición reproductiva se definió para las hembras mediante la observación de la vagina, considerándose como inactivas aquellas con la vagina cerrada, y como receptivas, a las que la presentaban abierta o inflamada. También se revisaron las glándulas mamarias para evaluar si eran hembras lactantes (mamas grandes, sin crecimiento de pelo y con secreción de leche) o postlactantes (mamas medianas, con crecimiento de pelo y sin leche). Adicionalmente y por medio de la palpación se examinó si se encontraban en gestación. Para los machos la condición reproductiva se determinó por medio del tamaño y posición de los testículos (abdominales, inguinales o escrotados) y se consideraron activos aquellos con testículos escrotados (Romero-Almaraz *et al.*, 2000). Algunos individuos capturados se liberaron después del registro de los datos y otros fueron sacrificados con éter o cloroformo, para obtener información a partir del contenido estomacal o para su correcta identificación.

Colecta de excretas. Las excretas se obtuvieron de los murciélagos directamente al momento de la captura o de los sacos de manta en los que fueron colocados durante la noche. Las heces se guardaron en viales de plástico o vidrio con etanol al 70%, debidamente rotulados con el número de identificación del espécimen.

Colecta de polen. Las muestras de polen se tomaron al momento de sacar a los murciélagos de la red con el fin de evitar la pérdida de la carga de polen a causa de la manipulación. A cada murciélago se le limpió el cuerpo y rostro con un hisopo húmedo, que se conservó en un vial con agua (Jiménez-Salmerón, 2008).

Obtención de contenidos estomacales. Los contenidos estomacales se obtuvieron de los organismos que murieron por estrés y de los que fueron sacrificados; a éstos se les extrajo el tracto digestivo completo (lengua, esófago, estómago, intestino delgado y grueso) y se conservó en frascos de vidrio en una solución de etanol al 70%.

Análisis de excretas, contenidos estomacales y pelo. Las excretas se disolvieron en agua destilada y se disgregaron con una aguja de disección. Los tractos digestivos se abrieron por la mitad con un bisturí y se enjuagaron con agua destilada; mientras que los hisopos con los cuales se limpió el pelo se enjuagaron tres veces con agua destilada para remover el polen (Jiménez-Salmerón, 2008).

Las excretas y contenidos estomacales se observaron bajo el microscopio estereoscópico, para identificar y clasificar las semillas según su color, tamaño y textura. Posteriormente se secaron e identificaron en el Herbario Nacional del Instituto de Biología

de la UNAM (MEXU), por comparación con los especímenes catalogados en la colección asociada de semillas, bajo la asesoría de la M. en C. Martha Olvera García.

Para poder estudiar los granos de polen las soluciones de heces, contenidos estomacales y muestras de pelo se purificaron con la técnica de acetólisis de Erdtman (1969) y se montaron tres preparaciones por muestra en gelatina glicerinada (Saenz, 1978). Las preparaciones de polen se observaron bajo un microscopio óptico realizando un barrido horizontal y se consideró la presencia mínima de tres granos del mismo tipo de polen para su inclusión en la muestra. Para su identificación se utilizaron claves especializadas (González-Quintero, 1969; Lewis *et al.*, 1983; Ludlow-Wiechers y Ayala-Nieto, 1983; Punt y Clarke, 1984; Montufar, 1985; Palacios-Chávez *et al.*, 1991; Herrera y Urrego, 1996) y se consultó la colección asociada de polen del MEXU con el apoyo de la Dra. Beatriz Ludlow-Wiechers. Adicionalmente para la determinación de algunas muestras se realizó una colección de referencia de polen de *Pilea hyalina*, *Conostegia xalapensis*, *Miconia laevigata*, *Ipomoea ternifolia*, *Ipomoea dimorphophylla* e *Ipomoea murucoides* que fueron depositadas en la colección del MEXU (Anexo 1).

Es importante señalar que tanto para la caracterización de la dieta como para los análisis estadísticos solo se consideraron a las muestras positivas, es decir aquellas que tenían polen y/o semillas. Asimismo, debido a que es difícil identificar a los murciélagos que visitan a las flores por néctar de aquellos que las visitan por néctar y polen, en este trabajo se agrupan a ambos tipos como nectarívoros.

Análisis estadísticos. Para conocer la diversidad de los murciélagos y de los frutos y polen consumidos se utilizó el índice de Shannon-Wiener H' (Krebs, 1978):

$$H' = -\sum p_i (\log p_i)$$

Donde p_i es la proporción de las observaciones o individuos de la categoría i con respecto al total de la muestra.

Asimismo, para comparar las diversidades de Shannon-Wiener se utilizó una prueba de t de diversidad, en donde p_i es la proporción de las observaciones, S el número de taxones y N el número de individuos.

$$H' = -\sum p_i \log p_i - \frac{S-1}{2N^2}$$

La varianza

$$\text{Var } H' = -\sum p_i (\log p_i)^2 - \sum p_i (\log p_i)^2 \frac{S-1}{2N^2}$$

El estadístico t

$$t = \frac{H'1 - H'2}{\sqrt{\text{VAR } H'1 + \text{VAR } H'2}}$$

Grados de libertad para el estadístico t

$$gl = \frac{(\text{VAR } H'1 + \text{VAR } H'2)^2}{\frac{(\text{VAR } H'1)^2}{N1} + \frac{(\text{VAR } H'2)^2}{N2}}$$

Los cálculos estadísticos de diversidad se realizaron con el software PAST (Hammer *et al.*, 2001). Para analizar las diferencias entre la cantidad de polen consumido y el sexo, condición reproductiva y variación estacional cuando la muestra tuvo un tamaño adecuado, se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis con el programa Minitab15[®] (2007):

$$H = \frac{12}{n(n+1)} \sum_{i=1}^k \frac{R_i^2}{n_i} - 3(n+1)$$

En donde:

n= Total de la muestra

R_i= Rango de la muestra

n_i= Tamaño de la muestra de cada grupo

Para ambas pruebas estadísticas se asumió un nivel de significancia de 0.05. Asimismo, se calculó la frecuencia porcentual de las observaciones (F%), que se refiere al número de veces que se presentó un taxón dentro de la muestra y la frecuencia porcentual numérica (Fn%), que representa la abundancia o el número de granos de polen en la muestra, para las semillas sólo se determinó este tipo de frecuencia en los resultados totales debido a su baja representatividad.

7. RESULTADOS

En los cuatro períodos de muestreo se capturaron 151 ejemplares de murciélagos de la familia Phyllostomidae, pertenecientes a cuatro géneros y 10 especies. En los meses de mayo, agosto y noviembre, el número de capturas total fue similar con 44, 46 y 47 individuos, respectivamente; mientras que en febrero el número de individuos fue de 14. El género *Artibeus* representó 55% de las capturas seguido por el género *Glossophaga* con 38%. Las especies más abundantes fueron *Artibeus hirsutus*, *A. jamaicensis*, *Glossophaga leachii* y *G. morenoi*. Las menos abundantes fueron *A. intermedius*, *A. lituratus*, *Dermanura tolteca*, *Sturnira lilium*, *G. commissarisi* y *Glossophaga soricina*. Las especies que se encontraron en los cuatro períodos de muestreo fueron *A. intermedius* y *A. jamaicensis* mientras que *G. leachii* sólo se capturó en noviembre (Cuadro 1).

La diversidad de murciélagos de acuerdo con el índice de Shannon-Wiener, fue mayor en mayo y noviembre ($H' = 1.77$; $H' = 1.55$) y menor para febrero y agosto ($H = 1.25$; $H' = 1.23$). Mediante la prueba de t de diversidad se comprobaron diferencias significativas en la diversidad observada durante mayo en comparación con febrero y agosto ($t = 2.2$, g.l. = 19.2; $t = 2.8$, g.l. = 78.6, $p < 0.05$), pero no existieron diferencias entre mayo y noviembre ($t = -1.1$, g.l. = 82.7, $p > 0.05$).

Análisis de la alimentación

De los 151 ejemplares capturados se obtuvieron muestras positivas para 75 de los individuos (49%), de las cuales 41 fueron excretas (55%), 17 contenidos estomacales

Cuadro 1. Lista de murciélagos filostómidos capturados durante los cuatro periodos de muestreo.

Especie	Número de individuos				Total
	febrero	mayo	agosto	noviembre	
SUBFAMILIA STENODERMATINAE					
<i>Artibeus hirsutus</i>	0	13	28	6	47
<i>Artibeus intermedius</i>	2	5	1	2	10
<i>Artibeus jamaicensis</i>	8	8	5	3	24
<i>Artibeus lituratus</i>	0	1	1	1	3
<i>Dermanura tolteca</i>	0	0	1	5	6
<i>Sturnira lilium</i>	2	1	0	0	3
SUBFAMILIA GLOSSOPHAGINAE					
<i>Glossophaga commissarisi</i>	1	1	0	1	3
<i>Glossophaga leachii</i>	0	0	0	24	24
<i>Glossophaga morenoi</i>	0	7	8	5	20
<i>Glossophaga soricina</i>	1	8	2	0	11
Total	14	44	46	47	151

(23%), 16 se obtuvieron del pelo (21%) y una fue un registro visual (1%). En total se determinaron 20 taxones a partir del polen, y se identificaron 14 especies y 6 familias (Anexo 2). El polen identificado perteneció en su mayoría a especies arbóreas (45%), seguido de arbustivas-arbóreas (25%), herbáceas (15%), arbustivas (10%) y epífitas-trepadoras (5%). Asimismo se reconocieron semillas de cuatro especies arbóreas del género *Ficus* y un fruto de ciruelo (*Spondias mombin*) que era transportado por un individuo de *A. lituratus* (Cuadro 2).

Los taxones de plantas representados en el polen consumido por los murciélagos fueron diferentes, en febrero los más representativos por su frecuencia (F) o abundancia

(Fn) fueron *Pinus* sp. (F=62.5%, Fn=2.7%) y *Ficus* sp. (F=37.5%, Fn=64.4%); en mayo *Pilea* sp. (F=17.0%, Fn=82.7%) y *Alnus* sp. (F=17.0%, Fn=1.6%); en agosto *Alnus* sp. (F=47.0%, Fn=18.3%) y *Ficus* sp. (F=17.6%, Fn=60.9%) y en noviembre *Tibouchina* sp. (F=69.6%, Fn=90.8%). En las cuatro colectas las especies más importantes fueron *Alnus* sp. (F=36.5%, Fn=0.2%), *Tibouchina* sp. (F=31.1%, Fn=87.6%), *Ipomoea murucoides* (F=17.6%, Fn=9.1%) y *Ficus* sp. (F=10.8%, Fn=1.9%); mientras que los taxones de las familias Cupressaceae/Taxodiaceae y Ulmaceae tuvieron una abundancia menor a 0.01%. Por otra parte, las semillas de *Ficus* sp. 2 fueron las más frecuentes (F=9.4%) y las de *Ficus* sp. 1 las más abundantes (Fn=49.3%; Cuadro 2).

De acuerdo con el índice de Shannon-Wiener, los meses con mayor diversidad de polen fueron mayo y noviembre ($H' = 2,119$ y $H' = 1,939$), seguidos por agosto y febrero ($H' = 1.749$ y $H' = 1.717$), mientras que para las semillas la mayor diversidad se observó en noviembre ($H' = 0.95$) y la menor en febrero y agosto ($H' = 0.69$). Las diferencias no fueron significativas en la abundancia de los taxones consumidos a lo largo del año ($H = 3.48$, g.l.=3, $p > 0.05$).

Las especies de murciélagos que consumieron una mayor diversidad de frutos y polen fueron *Artibeus hirsutus* (n=11), *A. jamaicensis* (n=8), *A. intermedius* (n=6), *Glossophaga leachii* (n=11), *G. morenoi* (n=9) y *G. commissarisi* (n=8); mientras que las que se alimentaron de un menor número de taxones fueron *Dermanura tolteca* (n=4), *Artibeus lituratus* (n=1), *Sturnira lilium* (n=1) y *Glossophaga soricina* (n=4; Cuadro 3). De acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis no hubo diferencias significativas en el número de taxones de polen consumidos por los murciélagos ($H = 8.78$, g.l.=9, $p > 0.05$), ni entre el número de semillas ($H = 7.54$, g.l.=9, $p > 0.05$).

Cuadro 2. Frecuencias mensuales y anuales para el polen y semillas encontrados en el pelo, excretas y contenido estomacal de las diez especies de murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae y Glossophaginae capturados en el PNGC.

Familia	Especie	FC	febrero		mayo		agosto		noviembre		anual	
			F%	Fn%								
POLEN												
Pinaceae	<i>Pinus</i> sp.	A	62.5	2.7	6.0	0.3	5.8	0.5	12.1	***	14.9	**
Taxodiaceae		A					5.8	1.5	3.0	***	2.7	**
Cupressaceae/Taxodiaceae		A					5.8	1.5			1.4	***
Amaryllidiaceae		H			12.0	1.4		10.2			2.7	**
Asteraceae		H					11.7		3.0	***	4.1	**
Apocynaceae/ Betulaceae	<i>Mandevilla foliosa/Alnus</i>	H/A-AR			12.0	0.8					2.7	**
Betulaceae	<i>Alnus</i> sp.	A-AR	50.0	1.7	17.0	1.6	47.0	18.3	36.3	**	36.5	0.2
Bignoniaceae	<i>Tabebuia chrysantha</i>	A			12.0	5.6					2.7	**
	<i>Tabebuia rosea</i>	A	12.5	0.1	12.0	1.8					4.1	**
Bombacaceae	<i>Pseudobombax ellipticum</i>	A	12.5	12.6	6.0	0.3					2.7	0.3
Brassicaceae	<i>Lepidium</i> aff.	H							3.0	**	1.4	**
Cactaceae	<i>Hylocereus</i> sp.	E-T							3.0	**	1.4	**
Convolvulaceae	<i>Ipomoea murucoides</i>	A	12.5	18.0					36.3	8.9	17.6	9.1
Malvaceae	<i>Heliocarpus occidentalis</i>											
	<i>/H. terebinthaceus</i>	AR							9.0	**	4.1	**
Melastomataceae	<i>Tibouchina</i> sp.	AR							69.6	90.8	31.1	87.6
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.	A	37.5	64.4	6.0	5.6	17.6	60.9	3.0	***	10.8	1.9
Rubiaceae		A-AR	12.5	**			11.7	6.1	6.0	**	6.8	**
Ulmaceae		A-AR							3.0	***	1.4	***
Ulmaceae	<i>Ulmus mexicana</i>	A							9.0	**	4.1	**
Urticaceae	<i>Pilea</i> sp.	AR-H			17.0	82.7	5.8	1.0			5.4	0.5
SEMILLAS												
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>	A							3	1*	1.3	0.5
Moraceae	<i>Ficus</i> sp. 1	A							3	107*	1.3	49.3
	<i>Ficus</i> sp. 2	A	12.5	10*	12.5	3*	5.8	4*	9	73*	9.4	40.1
	<i>Ficus</i> sp. 3	A			6.2	5*					1.3	1.4
	<i>Ficus</i> sp. 4	A	12.5	11*			5.8	3*			2.7	8.8

FC= Forma de crecimiento: A=Arbóreo; AR= Arbustivo; E= Epífita; H=Herbácea; T= Trepadora; F%= Frecuencia de observaciones, Fn%= Frecuencia numérica de semillas y polen, *Número de semillas, **Valores inferiores a 0.1, ***Valores inferiores a 0.01.

Cuadro 3. Polen y semillas obtenidas del pelo, excretas y contenidos estomacales en los murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae y Glossophaginae durante los cuatro periodos de muestreo.

Familia/especie	<i>Artibeus</i>				<i>Dermanura</i>	<i>Sturnira</i>	<i>Glossophaga</i>			
	<i>hirsutus</i> n=16	<i>intermedius</i> n=5	<i>jamaicensis</i> n=9	<i>lituratus</i> n=1	<i>tolteca</i> n=3	<i>lilium</i> n=1	<i>commissarisi</i> n=3	<i>leachii</i> n=19	<i>morenoi</i> n=15	<i>soricina</i> n=3
POLEN										
<i>Pinus</i> sp.*	A	F	F, M, N			F	F	N	A	
Taxodiaceae*	A							N		
Cupressaceae/ Taxodiaceae*	A									
Amaryllidiaceae		M,A			A				M	
Asteraceae			N							
<i>Mandevilla foliosa/Alnus</i>							N		M, A	
<i>Alnus</i> sp.	A, N	N	F				N	N	M	
<i>Tabebuia chrysantha</i>									M	
<i>Tabebuia rosea</i>		F					M			M
<i>Pseudobombax ellipticum</i>							F, M			M
<i>Lepidium</i> aff.			N							
<i>Hylocereus</i> sp.								N		
<i>Ipomoea murucoides</i>	N				N		F	N	N	
<i>Heliocarpus occidentalis/</i> <i>H. terebinthaceus</i>			N		N			N		
<i>Tibouchina</i> sp.	N				N		N	N	N	
<i>Ficus</i> sp.	M, A	F, A	F					N		
Rubiaceae	A, N		F,A					N		
Ulmaceae								N		
<i>Ulmus mexicana</i> *	N							N	N	
<i>Pilea</i> sp.							M		M, A	
SEMILLAS										
<i>Spondias mombin</i>				N						
<i>Ficus</i> sp. 1	N									
<i>Ficus</i> sp. 2	M, A		F, N							M
<i>Ficus</i> sp. 3										M
<i>Ficus</i> sp. 4		F								
TOTAL	11	6	8	1	4	1	8	11	9	4

F= febrero, M= mayo, A= agosto, N= noviembre, n= número de individuos capturados,* especies con polinización anemófila, ** para *Sturnira lilium* se registró polen de *Pinus* sp. proveniente de una muestra de pelo y no se incluye como parte de la dieta de esta especie.

Análisis de la alimentación por especies de murciélagos

Artibeus hirsutus

Se analizaron 16 muestras, de las cuales 10 fueron de excretas (62%), tres de contenidos estomacales (19%) y tres de pelo (19%). En estas se identificaron nueve taxones de polen así como semillas de *Ficus* sp. 1 y 2. Las especies más representativas fueron *Alnus* sp. (F=78.0%, Fn=13.9%), *Ficus* sp. (F=33.0%, Fn=59.4%) y *Tibouchina* sp. (F=33.0%, Fn=13.9%) y las semillas de *Ficus* sp. 2 (F=12.5%, Fn=7; Cuadro 4).

Diferenciación sexual de la alimentación. En nueve hembras se encontró polen de seis taxones, de los cuales los más relevantes fueron *Alnus* sp. (F=55.0%, Fn=40.0%) y Rubiaceae (F=22.0%, Fn=24.0%). Asimismo, en las muestras de dos hembras se identificaron semillas de *Ficus* sp. 2 (F=22.0%, Fn=7). Por su parte, siete machos se alimentaron de seis especies de polen de las cuales *Alnus* sp. (F=57.4%, Fn=10.6%), *Ficus* sp. (F=28.5%, Fn=70%) y *Tibouchina* sp. (F=28.5%, Fn=14.6%), fueron las más representativas y comunes para ambos sexos, mientras que *Ulmus mexicana*, *Ipomoea murucoides*, *Pinus* sp. y las semillas de *Ficus* sp. 1 sólo se observaron en las muestras provenientes de los machos (Cuadro 4). No se encontraron diferencias significativas en el consumo total (CT) de polen entre machos y hembras. (H=2.07, g.l.=1, P>0.05) ni en la diversidad (D) (t=-0.29, g.l.=21.3, P>0.05).

Condición reproductiva. De las nueve hembras capturadas se obtuvo la información sobre la condición reproductiva de siete. Del total, 66% fueron hembras inactivas y consumieron

polen de cuatro taxones, principalmente *Alnus* sp. (F=66.6%, Fn=43.7%) y Rubiaceae (F=33.3%, Fn=34.4%), mientras que en la única hembra lactando que se registró, se identificaron semillas de *Ficus* sp. 2 (F=100%, Fn=3). En los machos con testículos inguinales (n=2) se observó polen de *Alnus* sp. y *Pinus* sp., en muy baja abundancia, con un conteo de 3 y 1 granos de polen mientras que en los individuos con testículos escrotados (n=3) se encontraron dos especies de polen, *Ficus* sp. (F=66.0%, Fn=84.5%) y *Tibouchina* sp. (F=33.0%, Fn=15.3%; Cuadro 4). Las diferencias no fueron significativas entre el consumo de los machos con testículos escrotados y aquellos con testículos inguinales (CT: H=2.07, g.l.=1, P>0.05; D: t=0.05, g.l.=4.41, P>0.05).

Variación estacional. En la estación seca (febrero y noviembre), tres individuos capturados consumieron polen de 5 taxones en donde *Tibouchina* sp. tuvo la mayor frecuencia y abundancia (F=100%, Fn=54.0%). En promedio en cada individuo se encontraron 16 granos de polen y en la muestra de un individuo se observaron semillas de *Ficus* sp. 1 (F=33%, Fn=107). Durante la estación húmeda (mayo y agosto) se capturaron 13 individuos (81%) que consumieron seis taxones de polen, con un promedio de 10 granos por muestra. Los taxones de polen más representativos para estos meses fueron *Ficus* sp. (F=23%, Fn=79.8%) y *Alnus* sp. (F=38.4%, Fn=12.9%), asimismo dos individuos se alimentaron de frutos de *Ficus* sp. 2 (Cuadro 4).

El índice de diversidad de Shannon para las taxones consumidos fue de $H' = 1.59$ para los meses de mayo y agosto, y de $H' = 1.49$ para noviembre. Las diferencias no fueron significativas en los dos periodos del año (CT: t=0.36, g.l.=18.25, P>0.05), pero sí difirieron en la cantidad de polen consumido (D: H=0.3, g.l.=2, P< 0.05).

Cuadro 4. Frecuencias de polen y semillas obtenidas del pelo, excretas y contenidos estomacales de *Artibeus hirsutus*.

Familia/especie	frecuencia total n=16		♀ n=9		♂ n=7		hembras						machos				estación			
							inactivas n=6		lactando n=1		sr n=2		inguinales n=2		escrotados n=3		seca n=3		húmeda n=13	
	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%
POLEN																				
<i>Pinus</i> sp.	11.0	0.5			14.2	0.6							50.0	25.0					7.6	0.7
Taxodiaceae	11.0	1.6	11.0	6.6							50.0	23.0							2.3	2.1
Cupressaceae/ Taxodiaceae	11.0	1.6	1.0	8.6			16.6	9.3											7.6	2.2
<i>Alnus</i> sp.	78.0	13.9	55.0	40.0	57.4	10.6	66.6	43.7			50.0	30.7	50.0	75.0			66.0	16.0	38.4	12.9
<i>Ipomoea murucoides</i>	11.0	1.6			14.2	2.0											33.0	6.2		
<i>Tibouchina</i> sp.	33.0	13.9	11.0	8.8	28.5	14.6	16.6	12.5			50.0	46.1		33.0	15.3			100	54.0	
<i>Ficus</i> sp.	33.0	59.4	11.0	13.0	28.5	70.0								66.0	84.5				23.0	79.8
Rubiaceae	22.0	5.9	22.0	24.0			33.3	34.3									33.0	16.0	2.3	2.1
<i>Ulmus mexicana</i>	11.0	1.6			14.2	2.0											33.0	6.2		
SEMILLAS																				
<i>Ficus</i> sp.1	6.2	107*			14.2	107*											33.0	107*		
<i>Ficus</i> sp. 2	12.5	7*	22.0	7*					100	3*	50.0	4							15.0	7*

F= frecuencia de observaciones, Fn= frecuencia numérica de polen y semillas, sr= sin registro, * número de semillas.

Artibeus intermedius

Se capturaron cinco hembras de las que se obtuvieron cinco muestras de excretas y una de pelo, en estas se encontró polen de cinco taxones y 11 semillas de *Ficus* sp. 4. El polen de *Pinus* sp. (F=40.0%, Fn=5.1%) y *Ficus* sp. (F=40.0%, Fn= 92.8%) fue el más representativo en las muestras (Cuadro 5).

Condición reproductiva. Durante febrero se capturó a una hembra inactiva y una con embrión, en la primera se encontró polen de *Pinus* sp. (F=100%, Fn=93.5%) y *T. rosea* (F=100%, Fn=6.5%), y en la segunda, de *Ficus* sp. (F=100%, Fn=99.3%), *Pinus* sp. (F=100%, Fn=0.7%) y semillas de *Ficus* sp. 4 (F=100%, Fn=11); en mayo en una hembra activa se encontró polen de la familia Amaryllidiaceae; en agosto en una hembra lactando, polen de Amaryllidiaceae (F=100%, Fn=13.7%) y *Ficus* sp. (F=100%, Fn=86.2%); en noviembre una hembra adulta de la que no se registró la condición reproductiva tenía polen de *Alnus* sp. (F=100%, Fn=100%; Cuadro 5).

Variación estacional. Durante la estación seca se capturaron tres individuos que consumieron polen de cuatro especies de plantas y frutos de *Ficus* sp. 4. El polen de *Pinus* sp. (F=66.7%, Fn=5.4%) y *Ficus* sp. (F=33.3%, Fn=93.4%) fue el más importante por su frecuencia y abundancia. Los dos individuos capturados en la estación húmeda consumieron polen de la familia Amaryllidiaceae (F=100%, Fn=19.4%) y de *Ficus* sp. (F=50.0%, Fn=80.6%; Cuadro 5). El índice de Shannon para la estación seca fue de $H' = 1.5$, mientras que para la húmeda fue de $H' = 1$, pero las diferencias no fueron significativas (D: $t = 1.07$, g.l.=9.05, $P > 0.05$; CT: $H = 0.21$, g.l.=1, $P > 0.05$).

Cuadro 5. Frecuencias de polen y semillas obtenidas del pelo, excretas y contenidos estomacales de *Artibeus intermedius*.

Familia/especie	frecuencia total n=5		hembras						estación					
			inactivas n=1		activas n=1		gestante n=1		lactando n=1		seca n=3		húmeda n=2	
	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%
POLEN														
<i>Pinus</i> sp.	40.0	5.1	100	93.5			100	0.7			66.7	5.4		
Amaryllidiaceae	40.0	0.8			100	100			100	13.7			100	19.4
<i>Alnus</i> sp.	20.0	0.9									33.3	0.9		
<i>Tabebuia rosea</i>	20.0	0.3	100	6.5							33.3	0.3		
<i>Ficus</i> sp.	40.0	92.8					100	99.3	100	86.2	33.3	93.4	50	80.6
SEMILLAS														
<i>Ficus</i> sp. 4	20.0	11*					100	11*			33.3	11*		

F= frecuencia de observaciones, Fn= frecuencia numérica de polen y semillas, n= número de individuos con muestras positivas, * número de semillas.

Artibeus jamaicensis

De nueve individuos capturados se obtuvieron siete muestras de excretas y dos de contenidos estomacales, en estas se encontró polen de siete taxones y semillas de *Ficus* sp. 2 (F=33.3%, Fn=80), los mejor representados fueron el polen de *Alnus* sp. (F=33.3%, Fn=5.3%), *Pinus* sp. (F=33.3%, Fn=1.3%) y *Ficus* sp. (F=22.2%, Fn=84.0%; Cuadro 6).

Diferenciación sexual de la alimentación. Las hembras (n=4) consumieron polen de cuatro taxones del cual 50% fue de *Ficus* sp. con una abundancia de 93.5%, esta especie se encontró exclusivamente en las muestras de las hembras. Por su parte, en los machos (n=5) se encontró polen de seis taxones y semillas de una variedad de *Ficus*. El polen de *Pinus* sp. (F=40.0%, Fn=11.9%), *Lepidium* aff. (F=20.0%, Fn=41.8%) y las semillas de *Ficus* sp. 2 (F=60.0%, Fn=80) fueron los taxones de mayor importancia, mientras que el polen de *Heliocarpus occidentalis/H. terebinthaceus*, *Lepidium* aff., Asteraceae y las semillas de *Ficus* sp. 2 se encontraron únicamente en las muestras de los machos (Cuadro 6). Las diferencias entre ambos sexos no fueron significativas (CT: H=0.01, g.l.=1, P>0.05; D: t=1.3, g.l.=16.1, P>0.05).

Condición reproductiva. Tres hembras con embrión en febrero consumieron polen de *Alnus* sp. (F=100%, Fn=5.8%), *Ficus* sp. (F=66.7%, Fn=93.8%) y Rubiaceae (F=33.3%, Fn=0.4%); mientras que en una hembra inactiva capturada en mayo, se observó únicamente polen de *Pinus* sp. (F=100%, Fn=2.0%). De los cinco machos capturados dos con testículos abdominales consumieron principalmente polen de *Lepidium* aff. (F=50%,

Fn=46.7%) y *H. occidentalis/H. terebinthaceus* (F=50%, Fn=16.7%); mientras que tres con testículos escrotados se alimentaron en orden de importancia de frutos de *Ficus* sp. 2 (F=66.7%, Fn=74) y de polen de *Alnus* sp. (F=33.3%, Fn=23.0%) y *Pinus* sp. (F=33.3%, Fn=5.4%; Cuadro 6). Las diferencias entre los dos grupos de machos no fueron significativas (CT; H=0.01, g.l.=1, P>0.05; D: t=-1.4, g.l.=8.9, P>0.05).

Variación estacional. El 78% de las capturas se obtuvieron durante la estación seca (n=7), en la que se registró el consumo siete taxones de polen y uno de semillas. Las mejor representadas fueron *Alnus* sp. (F=57.1%, Fn=7.4%) y *Ficus* sp. (F=28.6%, Fn=85.2%), y sólo durante esta época se encontraron semillas de *Ficus* sp. 2 en 42.9% de las muestras. En la estación húmeda se capturaron dos especímenes, uno consumió polen de la familia Rubiaceae (F=50.0%, Fn=82.0%), y el otro de *Pinus* sp. (F=50.0% y Fn=18.0%; Cuadro 6). No se encontraron diferencias en el consumo de polen de la estación seca y la húmeda (CT: H=1.74, g.l.=1, P>0.05), pero sí en la diversidad (D: t=3.1, g.l.=3.2, P<0.05), que fue mayor durante la seca.

Cuadro 6. Frecuencias de polen y semillas obtenidas del pelo, excretas y contenidos estomacales de *Artibeus jamaicensis*.

Familia/especie	frecuencia total n=9		♀ n=4		♂ n=5		hembras		machos				estación			
	F%	Fn%	F%	Fn%	Fn%	Fn%	gestante n=3		abdominales n=2		escrotados n=3		seca n=7		húmeda n=2	
							F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%
POLEN																
<i>Pinus</i> sp.	33.3	1.3	25.0	0.3	40.0	11.9			50.0	6.7	33.3	5.4	28.6	1.0	50.0	18.0
Asteraceae	22.2	3.2			20.0	13.4			50.0	15.0			14.3	1.2		
<i>Alnus</i> sp.	33.3	5.3	75.0	5.8	20.0	4.5	100	5.8			33.3	23.0	57.1	7.4		
<i>Lepidium</i> aff.	11.1	3.5			20.0	41.8			50.0	46.7			14.3	3.6		
<i>Heliocarpus occidentalis/ H. terebinthaceus</i>	11.1	1.3			20.0	14.9			50.0	16.7			14.3	1.3		
<i>Ficus</i> sp.	22.2	84.0	50.0	93.5			66.7	93.8					28.6	85.2		
Rubiaceae	22.2	1.5	25.0	0.4	20.0	13.4	33.3	0.4	50.0	15.0			14.3	0.4	50.0	82.0
SEMILLAS																
<i>Ficus</i> sp. 2	33.3	80*			60.0	80*			50.0	6*	66.7	74*	42.9	80*		

F= frecuencia de observaciones, Fn= frecuencia numérica de polen y semillas, n= número de individuos con muestras positivas, * número de semillas.

Artibeus lituratus

En noviembre se capturó un individuo en la entrada principal de las Grutas de Cacahuamilpa, que transportaba un fruto de *Spondias mombin* (ciruela; Cuadro 3).

Dermanura tolteca

Se obtuvieron muestras de tres machos, uno capturado en agosto presentó testículos escrotados y en las muestras de excretas se encontraron 12 granos de polen de la familia Amaryllidaceae (Fn=9%). En noviembre se capturaron dos, uno con testículos abdominales que tenía seis granos de polen de *Tibouchina* sp. (Fn=5%) y en otro del que no se obtuvo la condición reproductiva, se encontraron 112 granos polen de *Ipomoea murucoides* (Fn=85%) y 2 de *H. occidentalis/ H. terebinthaceus* (Fn=2%; Cuadro 3).

Sturnira lilium

Se obtuvo una muestra de pelo de un ejemplar capturado en febrero, que tenía tres granos de polen de *Pinus* sp., aunque debido al origen de la muestra no se puede concluir que este individuo se alimentó de *Pinus* sp. (Cuadro 3).

Glossophaga commissarisi

Se capturaron tres individuos de esta especie, un macho adulto en febrero, una hembra adulta en mayo y una hembra subadulta en noviembre. En las muestra se identificaron ocho taxones de polen, siendo *Ipomoea murucoides* (F=33.0%, Fn=57.3%) el más

representativo. En el macho se encontró polen de *I. murucoides* (Fn=58.9%) y *Pseudobombax ellipticum* (Fn=41.0%); en la hembra adulta polen de *Pilea* sp. (Fn=28.6%), *Mandevilla foliosa/Alnus* (Fn=14.3%) y *Tabebuia rosea* (Fn=21.4%), mientras que la hembra subadulto se alimentó de *Tibouchina* sp. (Fn=21.4%) y *Alnus* sp. (Fn=14.3%; Cuadro 7).

Variación estacional. Durante la estación seca se encontraron polen de cinco especies, *Ipomoea murucoides* (F=50%, Fn=58.3%) y *Pseudobombax ellipticum* (F=50%, Fn=40.7%) fueron las más importantes seguidas de *Tibouchina* sp. (F=50%, Fn=0.6%), *Alnus* sp. (F=50%, Fn=0.3%) y *Pinus* sp. (F=50%, Fn=0.1%); mientras que en la estación húmeda consumieron tres especies, *Mandevilla foliosa/Alnus* (F=100%, Fn=44.4%), *Pilea* sp. (F=100%, Fn=33.3%) y *Tabebuia rosea* (F=100%, Fn=22.2%; Cuadro 7). Las diferencias no fueron significativas entre ambos períodos (CT: H=0, g.l.= 1, P>0.05; D: t=1.01, g.l.=6.7, P>0.05).

Cuadro 7. Frecuencias de polen obtenidas del pelo, excretas y contenidos estomacales de *Glossophaga commissarisi*.

Familia/especie	frecuencia total n=3		♀ n=2		♂ n=1		estación			
							seca n=2		húmeda n=1	
	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%
POLEN										
<i>Pinus</i> sp.	33.0	0.1			100	0.1	50.0	0.1		
<i>Mandevilla foliosa/Alnus</i>	33.0	0.4	50.0	14.3**					100	44.4
<i>Alnus</i> sp.	33.0	0.3	50.0	14.3*			50.0	0.3		
<i>Tabebuia rosea</i>	33.0	0.6	50.0	21.4**					100	22.2
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	33.0	40			100	41.0	50.0	40.7		
<i>Ipomoea murucoides</i>	33.0	57.3			100	58.9	50.0	58.3		
<i>Tibouchina</i> sp.	33.0	0.6	50.0	21.4*			50.0	0.6		
<i>Pilea</i> sp.	33.0	0.8	50.0	28.6**					100	33.3

F= frecuencia de observaciones, Fn= frecuencia numérica de polen, n= número de individuos con muestras positivas, *hembras subadulta, **hembra adulta.

Glossophaga leachii

Durante noviembre, que fue el único mes en el que se registró a esta especie en el PNGC, se capturaron 19 individuos de los que se obtuvieron 22 muestras. Del total de las muestras, 10 fueron de excretas (46%), nueve de pelo (40%) y tres de contenidos estomacales (14%), en estas encontró polen de 11 taxones de plantas y semillas de *Ficus* sp. 2. El polen de *Tibouchina* sp. fue el mejor representado por su frecuencia (F=68.4%) y abundancia (Fn=94.9%), con un conteo de 101 822 granos de polen; debido a esto, los valores porcentuales de los demás taxones resultaron muy inferiores. Las especies *I. muruoides* (F=31.6%, Fn=4.8%), *Alnus* sp. (F=42.1%, Fn=0.06%) e *Hylocereus* sp. (F=5.3%, Fn=0.05%) fueron relevantes por su frecuencia o abundancia (Cuadro 8).

Diferenciación sexual de la alimentación. Al examinar las muestras se encontró que las cinco hembras capturadas consumieron polen de cuatro taxones y frutos de *Ficus* sp. 2. Las especies más frecuentes fueron *Alnus* sp. (F=60.0%) y *Tibouchina* sp. (F=60.0%), mientras que *Ipomoea muruoides* fue la más abundante (Fn=85.3%). La mayor parte de las muestras fueron obtenidas de los machos (n=14) que se alimentaron de 10 taxones de polen y a diferencia de la hembras no se encontraron semillas de *Ficus* sp. ni polen de *Heliocarpus occidentalis*/*H. terebinthaceus*. La dieta de los machos se conformó principalmente de polen de *Tibouchina* sp. (F=71.4%, Fn=95.7%) e *I. muruoides* (F=28.6%, Fn=4.1%; Cuadro 8). Las diferencias en el consumo de los taxones entre machos y hembras no fueron significativas (CT: H=0.18, g.l.=1, P>0.05; D: t=1.5, g.l.=28, P>0.05).

Condición reproductiva. De las cinco hembras capturadas se registraron tres inactivas, que consumieron polen de cuatro especies, *Alnus* sp. y *Tibouchina* sp. se encontraron en dos de las muestras (F=66.7%) mientras que *I. murucoides* (Fn=86.8%) fue la especie más abundante. De las dos hembras restantes no se obtuvo información sobre la condición reproductiva, pero se determinó que eran individuos adultos que se alimentaron de *Alnus* sp. (F=50.0%, Fn=61.9%), *I. murucoides* (F=50.0%, Fn=19.0%), *Tibouchina* sp. (F=50.0%, Fn=19.0%) y de frutos de *Ficus* sp. 2 (F=50.0%, Fn=3). De los machos capturados cinco con testículos abdominales se alimentaron de polen de cinco taxones, dos con testículos inguinales de tres taxones y seis machos con testículos escrotados consumieron tres taxones. Las especies de polen más representativas para cada grupo fueron *Tibouchina* sp. (F=80.0%, Fn=99.9%), *Ulmus mexicana* (F=50.0%, Fn=50.0%) e *Hylocereus* sp. (F=17.0%, Fn=77.8%), respectivamente. En un macho del que no se obtuvo información reproductiva se encontró una gran cantidad de granos de polen de *I. murucoides* (n=2830) y *Tibouchina* sp. (n=390; Cuadro 8). Las diferencias en la cantidad de granos de polen y la diversidad de los taxones consumidos por las diferentes condiciones reproductivas no fueron significativas (CT: H=1.55, g.l.=2, P>0.05; D: t=0.05, g.l.=6.6, P>0.05).

Cuadro 8. Frecuencias de polen y semillas obtenidas del pelo, excretas y contenidos estomacales de *Glossophaga leachii*.

Familia/especie	frecuencia total n=19		♀ n=5		♂ n=14		hembras				machos							
							inactivas n=3		sr n=2		abdominales n=5		inguinales n=2		escrotados n=6		sr n=1	
	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%
POLEN																		
<i>Pinus</i> sp.	10.5	0.004			14.3	0.004					40.0	0.01						
Taxodiaceae	5.3	0.003			7.1	0.003					20.0	0.01						
<i>Alnus</i> sp.	42.1	0.06	60.0	3.8	35.7	0.02	66.7	2.4	50.0	61.9	40.0	0.05	50.0	40.0	33.0	17.7		
<i>Hylocereus</i> sp.	5.3	0.05			7.1	0.05									17.0	77.8		
<i>Ipomoea murucoides</i>	31.6	4.8	40.0	85.3	28.6	4.1	33.0	86.8	50.0	19.0							100	87.9
<i>Heliocarpus occidentalis</i> / <i>H. terebinthaceus</i>	5.3	0.002	20.0	0.2			33.0	0.2										
<i>Tibouchina</i> sp.	68.4	94.9	60.0	10.7	71.4	95.7	66.7	10.5	50.0	19.0	80.0	99.9	50.0	10.0			100	12.1
<i>Ficus</i> sp.	5.3	0.004			7.1	0.004									17.0	5.6		
Rubiaceae	5.3	0.004			7.1	0.004					20.0	0.01						
Ulmaceae	5.3	0.003			7.1	0.003												
<i>Ulmus mexicana</i>	5.3	0.005			7.1	0.005							50.0	50.0				
SEMILLAS																		
<i>Ficus</i> sp. 2	5.3	3*	20.0	3*					50.0	3*								

F=frecuencia de observaciones, Fn= frecuencia numérica de polen y semillas, n= número de individuos con muestras positivas, sr= sin registro, * número de semillas.

Glossophaga morenoi

De 15 individuos, se examinaron siete muestras de excretas (47%), seis de contenidos estomacales (40%) y dos de pelo (13%). En estas se identificaron nueve taxones, siendo *Tibouchina* sp. (F=33.0%, Fn=13.8%) e *I. muruoides* (F=20.0%, Fn=75.3%) las especies con mayor frecuencia y abundancia (Cuadro 9).

Diferenciación sexual de la alimentación. Las hembras (n=5) consumieron polen de cinco taxones, siendo las más importantes *Pilea* sp. (F=60.0%, Fn=91.8%) y *T. chrysanta*, (F=40.0%, Fn=6.3%), y al igual que *Pinus* sp. (F=20.0%, Fn=0.2%) se encontraron únicamente en las muestras de las hembras. Los machos consumieron polen de seis taxones, cuatro de ellos se encontraron exclusivamente en las muestras de este grupo (Amaryllidiaceae, *M. foliosa/Alnus*, *Ulmus mexicana* e *I. muruoides*) mientras que los más representativos fueron *I. muruoides* (F=33.0%, Fn=84.1%) y *Tibouchina* sp. (F=44.0%, Fn=15.4%; Cuadro 9). Las diferencias entre el polen consumido por las hembras y machos de *G. morenoi* no fueron significativas (CT: H=0.2, g.l.=1, P>0.05; D: t=-0.6, g.l.=16.7, P>0.05).

Condición reproductiva. En noviembre se capturó a una hembra inactiva que consumió polen de *Pinus* sp. (F=100%, Fn=20.0%) y *Tibouchina* sp. (F=100%, Fn=80.0%), mientras que cuatro hembras capturadas en mayo y agosto a las que no se les determinó la condición reproductiva se alimentaron de tres taxones, de los cuales *Pilea* sp. (F=75.0%, Fn=92.6%) fue el más representativo. Tres machos con testículos abdominales consumieron

principalmente polen de *Alnus* sp. (F=33.0%, Fn=44.4%) y *Tibouchina* sp. (F=33.0%, Fn=44.4%), mientras que uno con testículos inguinales y dos con testículos escrotados consumieron principalmente polen de *I. murucoides* (F=100%, Fn=98.3%; F=50.0%, Fn=83.4%, respectivamente). Para cuatro machos no se determinó la condición reproductiva, pero fueron adultos y consumieron tres tipos de polen (Cuadro 9).

Variación estacional. De la estación seca se examinaron muestras de cinco murciélagos y en todas se encontró polen de *Tibouchina* sp. con una abundancia de 5.5% y en tres de las muestras se observó polen de *I. murucoides* (F=60.0%, Fn=84.4%) que representó a la especie más abundante. En la estación húmeda se registró el consumo de cinco taxones por 10 individuos, de los cuales *Pilea* sp. (F=30.0%, Fn=88.3%) fue el más frecuente y abundante (Cuadro 9). Las diferencias entre la cantidad y la diversidad de polen consumido en las dos épocas no fueron significativas (H=0.06, g.l.=1, P>0.05; t=0.7, g.l.=21.1, P>0.05) sin embargo, los taxones consumidos en ambos periodos fueron diferentes.

Cuadro 9. Frecuencias del polen obtenido del pelo, excretas y contenidos estomacales de *Glossophaga morenoi*.

Familia/especie	frecuencia total n=15		♀ n=5		♂ n=10		hembras		machos								estación				
							inactivas n=1		abdominales n=3		inguinales n=1		escrotados n=2		sr n=4		seca n=5		húmeda n=10		
	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%			
POLEN																					
<i>Pinus</i> sp.	7.0	0.02	20.0	0.2			100	20.0									20.0	0.02			
Amaryllidiaceae	7.0	0.1			11.0	0.1							50.0	0.2					10.0	0.9	
<i>Alnus</i> sp.	33.0	0.4	20.0	1.1	33.0	0.4			33.0	44.4							75.0	3.6		50.0	4.4
<i>Mandevilla foliosa</i> / <i>Alnus</i>	7.0	0.03			11.0	0.04			33.0	11.1									10.0	0.3	
<i>Tabebuia chrysantha</i>	13.0	0.6	40.0	6.3																20.0	6.1
<i>Ipomoea murucoides</i>	20.0	75.3			33.0	84.1					100	98.3	50.0	83.4	25.0	48.1	60.0	84.4			
<i>Tibouchina</i> sp.	33.0	13.8	20.0	0.6	44.0	15.4	100	80.0	33.0	44.4	100	1.4	50.0	16.4	25.0	48.1	100	15.5			
<i>Ulmus mexicana</i>	7.0	0.06			11.0	0.1					100	0.3							20.0	0.07	
<i>Pilea</i> sp.	20.0	9.4	60.0	91.8																30.0	88.3

F= frecuencia de observaciones, Fn= frecuencia numérica de polen y semillas, n= número de individuos con muestras positivas, sr= sin registro, * número de semillas.

Glossophaga soricina

De este murciélago se capturaron tres machos adultos en mayo, uno tenía en el pelo polen de *Pseudobombax ellipticum* (n=2); en la excreta de otro, polen de *Tabebuia rosea* (n=8) y tres semillas de *Ficus* sp. 2 y en la excreta del último individuo cinco semillas de *Ficus* sp. 3 (Cuadro 3).

Consumo de polen y frutos por murciélagos de la subfamilia stenodermatinae y glossophaginae

Se obtuvieron muestras positivas de 35 murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae, 20 fueron de excretas (57%); siete de contenidos estomacales (20%), siete de pelo (20%) y una fue un registro visual (3%). El consumo promedio de polen por individuo fue de 79 granos y se alimentaron de 14 taxones de polen, de los cuales *Alnus* sp. (F=35.3%, Fn=3.6%), *Pinus* sp. (F=20.6%, Fn=3.6%), *Ficus* sp. (F=20.6%, Fn=83.3%), *Tibouchina* sp. (F=11.8%, Fn=1.2%) e *I. murucoides* (F=5.9%, Fn=4.3%), fueron los más representativos por su frecuencia o abundancia. Por otra parte, *Lepidium* aff. (F=2.9%, Fn=1.0%), Cupressaceae (F=2.9%, Fn=0.1%) y Asteraceae (F=2.9%, Fn=0.3%) se encontraron exclusivamente en las muestras de esta subfamilia. Los estenodermatinos consumieron también frutos de *Spondias mombin* y *Ficus* sp. 1, 2 y 4, de los cuales *Ficus* sp. 2 fue la más frecuente (F=14.7%) y *Ficus* sp.1 fue de la que se encontró una mayor cantidad de semillas (n=107; Cuadro 10).

Durante la estación seca se alimentaron de 11 taxones de polen y de tres especies de frutos, *Alnus* sp. (F=43.8%, Fn=3.2%), *Pinus* sp. (F=37.5%, Fn=3.8%), *Tibouchina* sp.

(F=25.0%, Fn=1.3%), *Ficus* sp. (F=18.8%, Fn=84.3%) e *I. murucoides* (F=12.5%, Fn=4.6%) fueron las especies mejor representadas. En las excretas se encontraron 107 semillas de *Ficus* sp. 1 (F=6.3%) y 80 de *Ficus* sp. 2 (F=18.8%); asimismo, se capturó un individuo que tenía un fruto de *Spondias mombin*. En la época húmeda se alimentaron de siete taxones de polen y dos de frutos, de los cuales *Alnus* sp. (F=27.8%, Fn=8.0%), *Ficus* sp. (F=22.2%, Fn=71.9%), Amarillydiaceae (F=16.7%, Fn=10.7%) y las semillas de *Ficus* sp. 2 (F=11.1%) fueron los más importantes. La prueba de Kruskal-Wallis no mostró diferencias significativas en el número de semillas en las dos estaciones (H=3.7, g.l.=1, P>0.05) pero sí en el consumo de polen, que fue superior en la estación seca (H=9.2, g.l.=1, P<0.05), por otra parte, la diversidad de polen (t=1.9, g.l.=44, P>0.05) y frutos consumidos fue similar en ambas épocas (t=0.06, g.l.=7.6, P>0.05).

Para las especies de glosófaginos se analizaron en total 46 muestras de 40 murciélagos (46% de excretas, 28% de contenidos estomacales y 26% de pelo). El consumo promedio de polen por individuo fue de 2863 granos. Los taxones de polen consumidos fueron 17, de los cuales los más frecuentes y abundantes fueron *Tibouchina* sp. (F=47.5%, Fn=89.6%), *Alnus* sp. (F=35.0%, Fn=0.08%) e *I. murucoides* (F=25%, Fn=9.2%). Los taxones específicos para esta subfamilia fueron *Mandevilla foliosa/Alnus*, *T. chrysantha*, *P. ellipticum*, *Hylocereus* sp., Ulmaceae y *Pilea* sp. Asimismo, se encontraron seis semillas de *Ficus* sp. 2 y cinco de *Ficus* sp. 3, la última fue consumida únicamente por los glosófaginos (Cuadro 10).

Durante la estación seca consumieron 12 taxones de polen, los mejor representados fueron *Tibouchina* sp. (F=73.1%, Fn=90.2%) e *I. murucoides* (F=38.5%, Fn=9.2%), asimismo, se encontraron 3 semillas de *Ficus* sp. 2 (F=3.8%); mientras que en la estación

húmeda se identificaron 7 taxones de polen, de los cuales *Alnus* sp. (F=35.7%, Fn=4.3%), *Pilea* sp. (F=28.6%, Fn=85.9%) y *T. chrysantha* (F=14.3%, Fn=5.8%) fueron los más frecuentes y abundantes, además se encontraron 3 semillas de *Ficus* sp. 2 y 5 de *Ficus* sp. 3 (Cuadro 10). El consumo de polen fue mayor durante la estación seca (H=10.1, g.l.=1, P<0.05), pero la diversidad de taxones fue similar para las dos estaciones (t=0.6, g.l.=44, P>0.05). Por otra parte, las diferencias no fueron significativas en el número de semillas (H=0.38, g.l.=1, P>0.05) ni en la diversidad de frutos consumidos entre las estaciones (t=1.2, g.l.=2, P>0.05).

Las pruebas estadísticas al comparar a las dos subfamilias no mostraron diferencias significativas en la cantidad del polen ni en la diversidad de taxones consumidos a lo largo del año (H=2.73, g.l.=1, P>0.05; t=0.002, g.l.=111, P>0.05), tampoco se observaron diferencias para la estación seca (H=1.55, g.l.=1, P>0.05; t=1.4, g.l.=77.5, P>0.05) ni para la húmeda (H=0.12, g.l.=1, P>0.05; t=1.4, g.l.=77.5, P>0.05).

Asumiendo que los murciélagos buscan como alimento a la infrutescencia (sicono) de *Ficus* sp. y el polen es una recompensa secundaria, debido a que las flores tanto masculinas como femeninas se encuentran encerradas en esta estructura, se decidió hacer una prueba adicional en donde se eliminó el polen de *Ficus* sp. y se comparó únicamente el polen de las demás especies y como resultado se obtuvieron diferencias significativas entre los dos grupos en la cantidad de polen total (H=9.69, g.l.=1, P<0.05) y en la cantidad de polen registrado para la estación seca (H=4.62, g.l.=1, P<0.05), que fue mayor para los glosófagos. Asimismo, para determinar que subfamilia consumió una mayor cantidad de frutos, el polen de *Ficus* sp. se consideró dentro de los análisis como un indicativo del consumo de la infrutescencia y como resultado se obtuvieron diferencias significativas

entre ambos grupos ($H=3.94$, $g.l.=1$, $P<0.05$), lo que representa un mayor consumo de frutos por parte de los estenodermatinos.

No hubieron diferencias estadísticamente significativas en el número de semillas encontradas ni en la diversidad de taxones en las muestras anuales de los glosófaginos y los estenodermatinos ($H=2.04$, $g.l.=1$, $P>0.05$; $t=1.12$, $g.l.=7.7$, $P>0.05$), ni en las correspondientes a la estación seca ($H=0.2$, $g.l.=1$, $P>0.05$; $t=2.3$, $g.l.=5$, $P>0.05$) y húmeda ($H=0.1$, $g.l.=1$, $P>0.05$; $t=0.05$, $g.l.=4.4$, $P>0.05$).

Cuadro 10. Frecuencias de polen y semillas obtenidas del pelo, excretas y contenidos estomacales de las subfamilias Stenodermatinae y Glossophaginae.

Familia/especie	frecuencia total				estación seca				estación húmeda			
	st n=35		gs n=40		st n=17		gs n=26		st n=18		gs n=14	
	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%	F%	Fn%
POLEN												
<i>Pinus</i> sp.	20.6	3.6	10.0	0.005	37.5	3.8	15.4	0.005	11.1	1.3		
Taxodiaceae	2.9	0.1	2.5	0.003			3.8	0.003	5.6	1.3		
Cupressaceae/ Taxodiaceae	2.9	0.1							5.6	1.3		
Amaryllidiaceae	8.8	0.9	2.5	0.005					16.7	10.7	7.1	0.9
Asteraceae	2.9	0.3			6.3	0.4						
<i>Mandevilla foliosa/Alnus</i>			5.0	0.005							14.3	0.9
<i>Alnus</i> sp.	35.3	3.6	35.0	0.08	43.8	3.2	34.6	0.06	27.8	8.0	35.7	4.3
<i>Tabebuia chrysantha</i>			5.0	0.03							14.3	5.8
<i>Tabebuia rosea</i>	2.9	0.2	5.0	0.01	6.3	0.2					14.3	2.0
<i>Pseudobombax ellipticum</i>			5.0	0.3			3.8	0.3			7.1	0.3
<i>Lepidium</i> aff.	2.9	1.0			6.3	1.1						
<i>Hylocereus</i> sp.			2.5	0.04			3.8	0.04				
<i>Ipomoea murucoides</i>	5.9	4.3	25.0	9.2	12.5	4.6	38.5	9.2				
<i>Heliocarpus occidentalis/</i> <i>H. terebinthaceus</i>	5.9	0.4	2.5	0.002	12.5	0.5	3.8	0.002				
<i>Tibouchina</i> sp.	11.8	1.2	47.5	89.6	25.0	1.3	73.1	90.2				
<i>Ficus</i> sp.	20.6	83.3	2.5	0.003	18.8	84.3	3.8	0.004	22.2	71.9		
Rubiaceae	11.8	0.9	2.5	0.003	12.5	0.4	3.8	0.004	11.1	5.4		
Ulmaceae			2.5	0.003			3.8	0.003				
<i>Ulmus mexicana</i>	2.9	0.1	5.0	0.008	6.3	0.1	7.7	0.008				
<i>Pilea</i> sp.			10.0	0.5							28.6	85.9
SEMILLAS												
<i>Spondias mombin</i>	2.9	1*			6.3	1*						
<i>Ficus</i> sp. 1	2.9	107*			6.3	107*						
<i>Ficus</i> sp. 2	14.7	87*	5.0	6*	18.8	80*	3.8	3*	11.1	7*	7.1	3*
<i>Ficus</i> sp. 3			2.5	5*							7.1	5*
<i>Ficus</i> sp. 4	5.9	14*							5.6	3*		

F=frecuencia de observaciones, F=frecuencia numérica de polen, n=número de individuos con muestras positivas, st=stenodermatinae, gs=glossophaginae, *número de semillas.

8. DISCUSIÓN

Diversidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros

Durante los cuatro períodos de muestreo se capturaron 10 especies de murciélagos de las cuales cinco representan nuevos registros para el PNGC: *Artibeus hirsutus*, *A. intermedius*, *A. lituratus*, *Glossophaga commissarissi* y *G. morenoi*. Por otra parte, las especies *Leptonycteris nivalis*, *L. yerbabuena*, *Choeronycteris mexicana*, *Dermanura azteca* y *D. phaeotis* cuya distribución para esta zona había sido citada previamente (CONANP-SEMARNAT, 2006) no se encontraron durante los muestreos; la ausencia de las tres primeras especies pudo deberse a que son migratorias (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1987; Hensley y Wilkins, 1988; Neuweiler, 1998), mientras que las dos restantes probablemente tengan un uso diferencial del hábitat (Vargas-Contreras y Hernández-Huerta, 2001), por lo que no fueron detectadas en las áreas elegidas para el muestreo.

La mayor diversidad de murciélagos frugívoros y nectarívoros se encontró al final de la temporada de sequía (mayo) y esto puede asociarse a que los picos de abundancia en la floración y fructificación de las especies que se alimentan ocurren durante los períodos de transición de las estaciones de sequía/humedad y humedad/sequía. Esto coincide con lo señalado para un bosque de niebla en Costa Rica en donde la mayor abundancia de plantas quiropterocorias coincidió con los períodos transitorios entre las estaciones (Dinerstein, 1986). Por otro lado, en México se describió para una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco, que la mayor abundancia de *A. intermedius*, *G. soricina* y *L. yerbabuena* ocurrió

durante los picos de floración y fructificación de especies quiropterófilas (p. ej. *Ceiba grandiflora*) durante los periodos transitorios entre épocas (junio y octubre; Stoner, 2002)

Las especies de murciélagos más abundantes fueron *A. hirsutus* y *A. jamaicensis*, que también han sido citadas como las más comunes y numerosas en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco y en la cuenca del río Balsas en el estado de Puebla (Stoner, 2005; Vargas-Miranda *et al.*, 2008; Avila-Cabadilla *et al.*, 2009). *Glossophaga leachii*, cuya distribución es estacional en el PNGC (CONANP-SEMARNAT, 2006), fue una especie abundante pero se capturó únicamente en noviembre a principios de la temporada de sequía, cuando comienza la floración de algunas plantas como *Tibouchina* sp. e *Ipomoea murucoides*, por lo que es probable que esta especie realice movimientos locales en búsqueda de recursos. Además se capturaron dos especies endémicas de México (*A. hirsutus* y *G. morenoi*) y las cuatro especies del género *Glossophaga* que se distribuyen en nuestro país (*G. commisarissi*, *G. leachii*, *G. morenoi* y *G. soricina*).

Alimentación

Durante el estudio se observó un consumo diferencial de los recursos por los murciélagos como resultado de la variación en la floración y fructificación de las diferentes especies de plantas. En febrero, mayo, agosto y noviembre, el polen de *Pinus* sp., *Alnus* sp. y *Ficus* sp. estuvo presente en la dieta de los murciélagos, sin embargo, para varios autores tanto el polen de *Pinus* sp. como el de *Alnus* sp., que se encontró en 15% y 35% de las muestras respectivamente, son consumidos accidentalmente, debido a que estas especies no presentan el síndrome de quiropterofilia y a que su polinización es anemófila (Álvarez y

González-Quintero, 1970; Gardner, 1979; Lewis *et al.*, 1983; Riechers-Pérez *et al.*, 2003). De forma que los murciélagos pudieron adquirir el polen de *Pinus* sp. y *Alnus* sp. al perchar en zonas cercanas al PNGC con vegetación de bosque de pino-encino, o bien su presencia puede deberse a la contaminación en el área de trabajo, ya que el montaje de la mayoría de las muestras se realizó en la ciudad de México durante la época seca (noviembre-abril), cuando el polen de *Pinus* sp. y *Alnus* sp. es común y abundante en el ambiente (González-Lozano *et al.*, 1999). Sin embargo es importante destacar que ambas especies se han encontrado previamente en estudios que analizan la alimentación de los murciélagos (Sánchez-Casas y Álvarez, 2000; Rosas-Guerrero, 2000; Riechers-Pérez *et al.*, 2003; Jiménez-Salmerón, 2008) por lo que sería importante saber si el consumo de polen de estas especies es intencional o accidental.

De los 20 taxones de polen registrados, los mejor representados pertenecen a las familias Melastomataceae (*Tibouchina* sp.), Convolvulaceae (*Ipomoea murucoides*) y Moraceae (*Ficus* sp.) que han sido citadas previamente por ser de gran importancia en la alimentación de los murciélagos estenodermatinos y glosófagos (Gardner, 1979; Fleming, 1982, 1986, 1988; Heithaus, 1982; Muchhala y Jarrin, 2002; Griscom *et al.*, 2007), mientras que cinco especies representan nuevos registros como componentes de la dieta de estos murciélagos (*T. chrysantha*, *T. rosea*, *Tibouchina* sp., *Lepidium* aff. y *Pilea* sp.). *Tibouchina* sp. se encontró únicamente en noviembre pero representó 87% del polen reportado, esto podría deberse a que la floración de algunas especies de este género es masiva y a que producen néctar a partir de tejidos modificados localizados en los filamentos de los estambres (Vogel, 1978), por lo que al alimentarse del néctar, los

murciélagos consumen también el polen de las anteras. *Ipomoea murucoides* se encontró durante la estación seca (noviembre y febrero), de forma similar a lo reportado para una selva baja caducifolia del Estado de México, donde se identificó que los meses de floración de *I. murucoides* ocurren de octubre a febrero, periodo en que *Anoura geoffroyi* se alimenta principalmente de esta especie (Caballero-Martínez *et al.*, 2009).

Se encontró que los meses de mayor diversidad de plantas consumidas fueron mayo y noviembre, cuando ocurre la transición entre la estación seca a húmeda y de la estación húmeda a seca respectivamente; un patrón semejante se reportó para un tipo de vegetación similar en Venezuela (Poulin *et al.* 1992). Estos periodos también coinciden con los meses en que la diversidad de murciélagos fue mayor, por lo que al parecer, existe una correlación positiva entre la cantidad de recursos y el número de especies de quirópteros presentes en el PNGC.

Los frutos del género *Ficus*, su importancia en la dieta de los murciélagos del género *Artibeus*

Como se esperaba, *Ficus* sp. se encontró en la dieta de los murciélagos durante todo el año y fue la especie de mayor importancia para *A. hirsutus*, *A. intermedius* y *A. jamaicensis*, de acuerdo con numerosos autores (p. ej. Heithaus *et al.*, 1975; Gardner, 1979; Morrison, 1980; Fleming, 1986,1988) que han clasificado a estos murciélagos como especialistas de los frutos de *Ficus* sp. Este es el caso de un bosque húmedo en Panamá donde 65% de la dieta de *A. lituratus* y 76% de la de *A. jamaicensis* estuvo compuesta por frutos de *Ficus* sp., con un consumo promedio anual de 28 kg de peso seco por hectárea (Bonaccorso,

1979). Por este motivo los murciélagos del género *Artibeus* son uno de los principales dispersores de las semillas de *Ficus* en los ecosistemas tropicales debido a que además de consumir una gran cantidad de higos, son un grupo diverso y abundante (Kalko *et al.*, 1996).

Los frutos de *Ficus* son fuente valiosa de aminoácidos, minerales y proteínas (Wendeln *et al.*, 2000) y debido a que sus fases fenológicas son asincrónicas, proporcionan de alimento constante a un gran número de animales y son un recurso clave en las épocas de escasez, cuando los recursos son limitados (Kalko *et al.*, 1996). Al igual que lo observado durante este estudio, en donde se notó una preferencia por los frutos de *Ficus* sp. durante los meses de febrero y agosto cuando la diversidad frutos y polen encontrados en las muestras de los murciélagos fue menor.

Alimentación por especies

Artibeus hirsutus. En esta especie de murciélago se registró la presencia polen de nueve taxones y semillas de dos especies de *Ficus* sp. Durante la estación húmeda *Ficus* sp, fue la especie más consumida, debido a que algunas de estas especies, a pesar de ser asincrónicas, fructifican y producen mayor cantidad de frutos durante la época de lluvias (Milton *et al.*, 1982), mientras que para la estación seca, *Tibouchina* sp. fue la más importante. La alimentación de este murciélago endémico ha sido poco estudiada, se ha citado que su dieta es similar a la de *A. jamaicensis* que se alimenta principalmente de higos (Villa-R. 1967; Gardner, 1979) por lo que este estudio representa una nueva contribución al conocimiento de su dieta.

Artibeus intermedius. En esta especie se encontró polen de cinco especies así como semillas de *Ficus* sp; entre las especies de polen se identificó el de *Tabebuia rosea* que no había sido descrito como parte de la alimentación de ninguna especie de murciélago, aunque se ha encontrado que algunos quirópteros se alimentan de otras especies del género como *T. obtusifolia* y *T. platyantha* (Fleming *et al.*, 2009). El 83% de la dieta de esta especie se conformó por especies arbóreas (*Pinus* sp., Amaryllidiaceae *Alnus* sp. *Tabebuia rosea*, *Ficus* sp. y *Ficus* sp. 4), lo que indica que *A. intermedius* forrajea principalmente en el estrato superior de la vegetación. Esto coincide con lo reportado para un bosque subtropical húmedo en Guatemala, en donde 70% de los frutos pertenecieron a plantas arbóreas de las familias Moraceae (*Ficus* spp.), Piperaceae (*Piper* spp.) y Solanaceae (*Solanum* spp.; Lou y Yurrita, 2005).

Artibeus jamaicensis. Esta especie se alimentó de polen de seis taxones, el cual comprendió en 58% a especies arbóreas y en 42% a especies de hábito arbustivo y herbáceo, lo que sugiere un uso similar de los recursos del dosel y del sotobosque, a diferencia de lo reportado para un bosque tropical caducifolio en Costa Rica, donde la dieta de esta especie se conformó en 96% por especies arbóreas (Heithaus *et al.*, 1975).

La hembras y los machos se alimentaron de una cantidad y diversidad de taxones similares, pero en las hembras se observó una preferencia por *Ficus* sp. mientras que los machos se alimentaron principalmente de especies arbustivas-herbáceas, entre las cuales *Lepidium* aff., fue la más importante. Las flores del género *Lepidium* aff. son de tamaño pequeño y es poco probable que este murciélago se alimente de su néctar o polen. La presencia de polen de este género podría indicar que *A. jamaicensis* consume las hojas de la

planta, como se ha observado en Puerto Rico, donde *A. jamaicensis* complementa su dieta con hojas de *Ficus* spp., *Erythrina poeppigiana* y *Calophyllum calaba* (Kunz y Díaz, 1995). Asimismo, el consumo de hojas de *Lepidium sisymbriodes* por mamíferos ha sido citado en Nueva Zelanda (Allen, 2000).

La mayoría de las capturas de este murciélago así como la mayor diversidad de polen se encontró durante la estación seca, cuando la proporción de recursos florales en la selva baja caducifolia es mayor. Si bien la dieta de esta especie está compuesta predominantemente por frutos, se ha observado que *A. jamaicensis* se alimenta de una mayor proporción de recursos florales cuando estos son más abundantes, lo que sugiere que el consumo de los frutos y de los recursos florales varía estacionalmente de acuerdo con su disponibilidad (Heithaus *et al.*, 1975).

***Artibeus lituratus*.** Se observó que un ejemplar capturado en noviembre, transportaba un fruto de *Spondias mombin* (ciruela) para consumirlo posiblemente en el interior de una de las grutas. Debido a que los frutos de *S. mombin* pesan en promedio 6 g y miden de 3 a 4 cm (Silva y Peracchi, 1999), su consumo y traslado se restringe a especies de tamaño grande como *A. lituratus* cuya longitud total es de 100 mm y pesa alrededor de 60 g. Gómez–Pompa y Vázquez-Yanes (1985) citaron el consumo de este fruto por *A. lituratus* en Veracruz, mientras que en la selva lacandona de Chiapas se reportó que este murciélago se alimenta de frutos de *Cecropia* sp., *Ficus* sp., *Solanum* sp. y *Piper* sp. (Olea-Wagner *et al.*, 2007).

Dermanura tolteca. Durante el muestreo se capturaron seis individuos y se obtuvieron muestras positivas de tres. Algunos autores indican que a pesar de ser una especie con un amplio rango de distribución es poco abundante en los ambientes en los que habita (Íñiguez-Dávalos, 1993; Stoner, 2002). *Dermanura tolteca* se alimentó exclusivamente de polen y se observó una dominancia en las muestras de taxones con forma de crecimiento herbáceo-arbustivo (Amaryllidiaceae, *Heliocarpus occidentalis*/*H. terebinthaceus*, *Tibouchina* sp.), aunque la especie más importante por su abundancia fue *I. murucoides* que tiene una estructura arbórea. Lo anterior concuerda con lo descrito para la Sierra de Manantlán, en donde *D. tolteca* tuvo preferencia por frutos del sotobosque como *Conostegia xalapensis* (Hernández-Conrique *et al.*, 1997); mientras que en Costa Rica, se ha señalado el consumo de frutos de especies herbáceas como *Solanum* spp. a lo largo del año, pero una predilección por frutos del dosel durante los picos de fructificación. (Dinerstein, 1986). Estos patrones de forrajeo indican que esta especie tiene una mayor explotación de los recursos que se encuentran en el sotobosque.

Sturnira lilium. Durante el tiempo de muestreo se capturaron tres individuos y se encontró polen de *Pinus* sp. en un individuo, por lo que no se pudo concluir de que especies se alimenta en la zona. Sin embargo se sabe que se alimenta en el dosel y en el sotobosque de especies arbóreas y arbustivas (Bonaccorso, 1979) y que llega a realizar movimientos migratorios locales en busca de sus recursos preferidos (Timm y LaVal, 2000). Asimismo, para un bosque tropical caducifolio en Costa Rica, se reportó que durante la estación húmeda esta especie de murciélago se alimenta de frutos y durante la estación seca de polen y néctar (Heithaus *et al.*, 1975). Por otra parte, en México se ha señalado que este

murciélago consume frutos de *Cecropia* sp., *Piper* sp. y *Solanum* (Olea-Wagner *et al.*, 2007; García-Estrada *et al.*, 2011).

Glossophaga commissarisi. Fue una especie poco abundante, con tres individuos capturados durante los cuatro muestreos que se alimentaron de polen de ocho taxones. No hubo evidencia del consumo de frutos, lo que podría indicar que es una especie que se alimenta principalmente de néctar. Asimismo, se observó que durante los picos de floración se alimentó de una mayor diversidad de taxones, lo que podría indicar que la abundancia de recursos favorece un comportamiento oportunista como lo sugiere Tschapka (2004). Los machos y las hembras se alimentaron de diferentes especies de polen, por lo que posiblemente exista un consumo diferencial entre los sexos, como lo señalan Álvarez y Sánchez-Casas (1999) para este género. Para los machos, la especie más importante fue *I. murucoides*, mientras que para las hembras fue *Pilea* sp., que no había sido reportada como parte de la dieta de ninguna especie de murciélago. Es importante indicar que las especies del género *Pilea* son plantas herbáceas con flores muy pequeñas por lo que es posible que puedan ser consumidas en su totalidad por los murciélagos. El consumo de partes vegetales y la dominancia de recursos florales en la dieta de esta especie han sido descritos por Sánchez-Casas y Álvarez (2000).

Glossophaga leachii. Se registró el consumo de 12 taxones de plantas de las cuales *Tibouchina* sp. e *I. murucoides*, fueron las más importantes. Los recursos florales representaron 91% de la dieta de este murciélago y también consumieron frutos de *Ficus* sp. Se notó que la mayor proporción de las especies de plantas de las que se alimentaron

fueron arbóreas (75%) lo que podría reflejar que *G. leachii* forrajea principalmente en los estratos superiores de la selva. La dominancia de las especies arbóreas en la dieta de este murciélago concuerda con lo descrito en los dos únicos estudios que se han hecho sobre su alimentación. El primero realizado en Morelos cita el consumo de *Pseudobombax ellipticum* e *Ipomoea murucoides* (Eguiarte *et al.*, 1987), mientras que el segundo registró a 18 especies de plantas, entre las cuales *Mastichodendron capiri* y *Ceiba petandra* fueron las más representativas (Sánchez-Casas y Álvarez, 2000).

Glossophaga leachii fue una especie abundante pero se encontró únicamente durante el mes de noviembre. En el Plan de Manejo del PNGC se le describe como no residente, por lo que es probable que a lo largo del año realice movimientos locales en busca de recursos. En este sentido se ha descrito que esta especie es abundante, pero posee una distribución restringida (Arita y Santos del Prado, 1999), sin embargo, no se encontraron estudios adicionales que informen sobre el tipo de movimientos (altitudinales o latitudinales) que realizan estos organismos.

Glossophaga morenoi. En el área de estudio, *G. morenoi* se alimentó exclusivamente de polen de nueve taxones, entre los que destacaron *Tibouchina* sp. e *I. murucoides*, además se obtuvo el registro de *T. chrysantha* que no había sido reportada como parte de la dieta de ninguna especie de murciélago. Se observó una dominancia de las especies arbóreas en un 67%, lo que indica que su ámbito de forrajeo se extiende a lo largo de los estratos de la vegetación de la selva.

Aunque no existieron diferencias en la diversidad y cantidad de polen consumido en los periodos de captura, se observó una preferencia por diferentes especies dependiendo de

la estación, abundancia y disposición de los recursos. Para la estación seca *Tibouchina* sp. e *I. murucoides* fueron los recursos más importantes, mientras que para la estación húmeda fueron *Pilea* sp. y *T. chrysantha*, aunque son especies distintas existe una similitud entre estas, porque en ambas estaciones los murciélagos mostraron predilección por una especie arbórea y una arbustiva. La dieta sobre esta especie, que es endémica de nuestro país, ha sido escasamente documentada, el único estudio realizado con ejemplares de Guerrero, Morelos, Michoacán y Estado de México, cita el consumo de insectos y de polen de 16 especies de plantas de las cuales *Ceiba petandra* y *Myrtillocactus annectens* fueron las más abundantes (Sánchez-Casas y Álvarez, 2000).

***Glossophaga soricina*.** Este murciélago se encontró durante mayo, agosto y noviembre, pero sólo se obtuvieron tres muestras en mayo, que corresponde al periodo en el que se capturó un mayor número de individuos. En las muestras se encontró polen de dos especies arbóreas: *T. rosea* y *P. ellipticum*; aunque en baja abundancia; asimismo, se encontraron semillas de dos especies de *Ficus* que indican el consumo de los frutos. En este estudio no se pudo determinar si *G. soricina* muestra alguna preferencia por un tipo de recurso, debido a la escasa cantidad de muestras obtenidas, pero se ha señalado que es una especie generalista que se alimenta de flores, frutos e insectos (Heithaus et al., 1975; Gardner, 1979; Quiroz et al., 1986; Bonaccorso y Gush, 1987; Fleming et al., 1993; Álvarez y Sánchez-Casas, 1999; Sánchez-Casas y Álvarez, 2000). Asimismo para México, se han reconocido por lo menos 37 especies vegetales como parte de la dieta de *G. soricina*, entre las que destacan *Agave* sp., *Myrtillocactus geometrizans*, *M. capirii*, *Ipomoea* sp., *Cordia alliodora* y *Ceiba petandra* (Álvarez y González-Quintero, 1970; Sánchez-Casas y Álvarez,

2000). Por otra parte, en Chamela, Jalisco, se encontró que su dieta se compone principalmente de frutos (Rosas-Guerrero, 2000), en contraste con lo citado para Costa Rica donde el polen es elemento dominante de su alimentación (Heithaus *et al.*, 1975)

Diferenciación de la dieta de los murciélagos asociada a su condición reproductiva

No existieron para ninguna especie, diferencias significativas en el consumo de recursos entre las hembras lactantes o preñadas y de aquellas que no lo estaban. Lo anterior puede deberse a que en todos los casos el tamaño de la muestra fue reducido, y no se pudo concluir con certeza la forma en como la condición reproductiva influye sobre los patrones de alimentación de las especies estudiadas. Sin embargo, se ha encontrado que las hembras reproductivas de *G. soricina* son capaces de mantener un balance energético positivo al reducir su actividad así como la distancia y duración del vuelo (Voigt, 2003). Asimismo se ha citado que las hembras preñadas de *A. jamaicensis* y *S. liliun* pueden cubrir sus requerimientos nutricionales durante los períodos de gestación y lactancia con el consumo exclusivo de frutos sin aumentar la ingesta de estos, por lo que la dieta de las hembras preñadas de estas especies no difiere de la de hembras no reproductivas (Herrera *et al.*, 2001).

Diferenciación sexual y estacional en la dieta de los murciélagos

No existieron diferencias significativas en la cantidad y diversidad de polen consumido por los machos y las hembras, a excepción de *A. jamaicensis* en donde se encontró una mayor

diversidad en la estación seca. Pero se observó que tanto las hembras como los machos mostraron predilección por una especie de frutos o polen, como en el caso de *G. morenoi* en donde las hembras se alimentaron principalmente de *Pilea* sp., y los machos de *I. muruoides*. De igual forma, algunos de los taxones de polen fueron consumidos exclusivamente por un solo sexo, por ejemplo las hembras de *Glossophaga commissarisi* consumieron polen de *Mandevilla foliosa/Alnus*, *Alnus* sp., *Tabebuia rosea*, *Tibouchina* sp. y *Pilea* sp., mientras que los machos consumieron *Pseudobombax ellipticum* e *Ipomoea muruoides*. La diferenciación alimentaria entre los sexos de las especies del género *Glossophaga* que se distribuyen en México, ha sido descrita también en un estudio previo, donde se observó la existencia de una planta preferida para las hembras y otra para los machos (Sánchez-Casas y Álvarez, 2000). Lo anterior demuestra que los patrones de forrajeo son distintos entre los sexos de una especie y esto puede deberse a que las hembras reproductivas se alimentan en zonas próximas a los refugios para disminuir el gasto energético del vuelo y de la búsqueda de recursos (Voigt, 2003). También es posible que otros factores como la defensa de las áreas de alimentación o la competencia entre los machos por las hembras tengan influencia en el tamaño del ámbito de forrajeo. Por ejemplo, los machos dominantes de *Lampronnycteris brachyotis* se alimentan de insectos cerca del refugio, con la finalidad de defender a las hembras que conforman sus harenes y evitar que otros machos usurpen su lugar (Weinbeer y Kalko, 2004); sin embargo, a la fecha no se conocen referencias en las que se describa un fenómeno similar en las especies frugívoras y nectarívoras.

En un contexto global, la mayor diversidad de taxones de polen consumidos ocurrió durante el periodo de transición entre la estación seca y húmeda, pero al analizar a nivel de

especie se observó que para la mayoría de las especies de murciélagos, la diversidad y la cantidad de polen consumido fue similar para ambos períodos, a excepción de *A. hirsutus* que consumió una mayor proporción de polen durante la estación húmeda y *A. jamaicensis* que se alimentó de una mayor diversidad de taxones durante la estación de sequía. Esto puede deberse a que las muestras no fueron representativas para la otras especies, ya que los análisis son dependientes del tamaño de la muestra. Por otra parte, existió un uso secuencial de los recursos que correspondieron con su disponibilidad en el espacio y tiempo, lo cual ha sido documentado por otros autores (Quiroz *et al.*, 1986; Sánchez-Casas y Álvarez, 2000).

Consumo de polen y frutos por estenodermatinos y glosofaginos

Los murciélagos estenodermatinos son considerados principalmente frugívoros, algunos de ellos especializados en el consumo de higos (p. ej. *A. jamaicensis*), pero pueden alimentarse de polen y néctar cuando sus principales recursos son escasos (Heithaus *et al.*, 1975). La mayoría de los estudios sobre la alimentación de las especies de esta subfamilia se enfocan en determinar los frutos que consumen y su papel en la dispersión de semillas con el objetivo de evaluar su impacto en los procesos de sucesión y regeneración de los ecosistemas (Fleming y Heithaus, 1981; Charles-Dominique, 1986; Fleming y Williams, 1990; Gaona, 1997; Muscarella y Fleming, 2007; Olea-Wagner *et al.*, 2007), pero los estudios que analizan de forma integral la alimentación de estas especies para determinar el papel que desempeñan en otros procesos como la polinización son escasos. Entre los estudios de este tipo se encuentran los realizados por Howell y Burch (1974), Heithaus *et*

al. (1975) y Valiente-Banuet *et al.* (1996) que reportaron el consumo de polen por *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *D. phaeotis* y *S. lilium*.

Uno de los objetivos de este estudio fue evaluar precisamente si los murciélagos estenodermatinos son consumidores importantes de los recursos florales en comparación con los glosófaginos que son especies principalmente nectarívoras. En los estenodermatinos se encontraron 14 morfoespecies de polen mientras que en los glosófaginos se encontraron 17, además se observó una dominancia de las especies arbóreas en un 64% y un 70% respectivamente. La diversidad de taxones consumidos para ambos grupos fue similar, sin embargo se pudo observar que cada uno mostró preferencias hacia un tipo de planta; como se esperaba, *Ficus* sp. fue la especie más importante en la alimentación de los estenodermatinos mientras que para los glosófaginos fue *Tibouchina* sp. Asimismo, ciertas especies fueron consumidas exclusivamente por un grupo, en el caso de los estenodermatinos *Lepidium* aff., Cupressaceae y Asteraceae y para los glosófaginos, *Mandevilla foliosa*/*Alnus*, *T. chrysantha*, *P. ellipticum*, *Hylocereus* sp., Ulmaceae y *Pilea* sp. El consumo de una diversidad semejante de taxones podría indicar que ambos grupos desempeñan un papel similar como visitantes florales y polinizadores.

Durante la estación seca los murciélagos estenodermatinos consumieron una mayor cantidad de polen, lo que refleja la abundancia de los recursos florales. Esto concuerda con lo que ha sido citado para *S. lilium* y *A. jamaicensis*, especies predominantemente frugívoras, que dependen principalmente del néctar y polen durante la estación seca, pero que durante la estación húmeda, cuando las flores son menos abundantes, cambian su dieta hacia el consumo de frutos (Heithaus *et al.*, 1975; Valiente-Banuet *et al.*, 1996).

Al realizar comparaciones de la dieta de ambos grupos no se encontraron diferencias significativas en la diversidad y abundancia de polen y frutos consumidos, lo que haría suponer que las especies de las dos subfamilias cumplen la función de agentes dispersores y polinizadores de forma similar. Este patrón en el uso de los recursos se ajusta al reportado para el sector La Curía, Colombia, en donde *A. jamaicensis*, *A. lituratus* y *G. soricina* presentaron una dieta compuesta por porcentajes similares de frutos y polen (Muñoz-Saba *et al.*, 1997).

Sin embargo, bajo el supuesto de que el recurso que atrae a los murciélagos hacia los árboles de *Ficus* sp. es la infrutescencia y que el polen es una recompensa energética secundaria, se realizó un análisis en el que se consideró que el polen de esta especie indicaba el consumo del fruto, y de esta forma se observó que los estenodermatinos se alimentaron de una mayor cantidad de frutos en comparación con los glosófaginos. Esto coincide con lo reportado por un gran número de autores que han observado que la dieta de los estenodermatinos está compuesta principalmente por frutos y en especial por los del género *Ficus*, por lo que son considerados como sus principales dispersores (Vázquez-Yanes *et al.*, 1975; Bonaccorso, 1979; Bonaccorso y Gush, 1987; Wilson *et al.*, 1991, Kalko *et al.*, 1996). Por otra parte, y bajo el mismo supuesto, se observó que los murciélagos glosófaginos consumieron una mayor cantidad de polen en comparación con los estenodermatinos. En este sentido, se ha descrito que *G. commissarisi* y *G. soricina*, especies predominantemente nectarívoras, complementan sus dietas con frutos o insectos durante la temporada de escasez de recursos florales (Heithaus *et al.*, 1975; Tschapka, 2004).

En general la dieta de los estenodermatinos y glosófagos fue heterogénea, y estuvo conformada por frutos y polen, que para cada grupo tuvieron mayor o menor relevancia según el periodo del año. Asimismo, se encontró que ambos presentaron un uso secuencial de los recursos de acuerdo a su disponibilidad, así como una predilección hacia una especie de planta en particular, que podría indicar una posible repartición de recursos. Se infiere que ambos grupos cumplen con un papel significativo en los procesos de dispersión y polinización de diversas plantas, pero su contribución y eficacia difiere en función de la preferencia y constancia de un grupo hacia un tipo de recurso.

9. CONCLUSIONES

1. Las especies *Artibeus hirsutus*, *A. intermedius*, *A. lituratus*, *Glossophaga commissarisi* y *G. morenoi*, representan nuevos registros para el PNGC.
2. En el pelo, excretas y contenidos estomacales de los murciélagos se encontró polen perteneciente a 20 taxones de plantas, de los cuales *Tibouchina* sp., *Ipomoea murucoides* y *Ficus* sp. fueron los más representativos.
3. En las excretas y contenidos estomacales se encontraron semillas de cuatro especies de *Ficus*, y se obtuvo un registro del consumo de frutos de *Spondias mombin*.
4. Se registran cinco especies nuevas como parte de la dieta de los murciélagos *Tabebuia chrysantha* que fue consumida por *G. morenoi*; *Tabebuia rosea* por *A. intermedius*, *G. commissarisi* y *G. soricina*; *Tibouchina* sp. por *A. hirsutus*, *Dermanura tolteca*, *G. commissarisi*, *G. leachii* y *G. morenoi*; *Lepidium* aff., por *A. jamaicensis* y *Pilea* sp. por *G. commissarisi* y *G. morenoi*.
5. La mayor diversidad de especies de plantas consumidas ocurrió durante la estación seca, así como en la transición entre la estación seca y húmeda. Asimismo, se encontró una relación positiva entre la cantidad de recursos y el número de especies de quirópteros presentes en el PNGC.

6. Existió una diferenciación en la alimentación de las hembras y los machos de *A. hirsutus*, *A. jamaiscencis*, *G. commissarisi*, *G. leachii*, en donde se observó la preferencia de cada sexo por diferentes especies de plantas, lo que sugiere una repartición de recursos entre los individuos de una misma especie.

7. La fluctuación en la disponibilidad espacio-temporal de los recursos tuvo una fuerte influencia en la dieta de los murciélagos frugívoros y nectarívoros, que se caracterizó por la variación estacional en su alimentación y por el uso secuencial de los recursos.

8. Los murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae y Glossophaginae son dispersores y polinizadores de una diversidad similar de plantas en el PNGC; sin embargo, su eficacia y contribución se encuentran en función de sus preferencias alimentarias.

10. LITERATURA CITADA

- Allen, R. B. 2000. *Inland Lepidium recovery plan, 2000-2010*. Department of Conservation, Te Papa Atawhai, New Zeland, 25 p.
- Altringham, J. D. 1996. *Bats: biology and behavior*. Oxford University Press, Oxford, 262 p.
- Álvarez, T. y L. González-Quintero. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 18:137-165.
- Álvarez, T. y N. Sánchez-Casas. 1999. Diferenciación alimentaria entre los sexos de *Glossophaga soricina* (Chiroptera: Phyllostomidae) en México. *Revista de Biología Tropical*, vol.47, n.4.
- Arita, H. T. y K. Santos del Prado. 1999. The conservation of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy*, 80:31-41.
- Arroyo-Cabrales, J., R. R. Hollander y J. K. Jones Jr. 1987. *Choeronycteris mexicana*. *Mammalian Species*, 291:1-5.
- Avila-Cabadilla, L. D., K. E. Stoner, M. Henry y M. Y. Alvarez. 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 258: 986-996.
- Ayala, S. C., y A. D'Alessandro. 1973. Insect feeding behavior of some Colombian fruit-eating bats. *Journal of Mammalogy*, 54:266-267.

- Baker, H., I. Baker y S. Hodges. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica*, 30, 559-586.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum of Biological Science*, 24:359–408.
- Bonaccorso, F. J. y T. H. Gush. 1987. Feeding behavior and foraging strategies of captive phyllostomids fruit bats: an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 56:907–920.
- Caballero-Martínez, L. A., I. V. Rivas-Manzano y L. I. Aguilera-Gómez. 2009. Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Ixtapan del Oro, Estado de México, México. *Acta Zoológica Mexicana*, vol. 25, n. 1.
- Charles-Dominique, P. 1986. Interrelations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana. Pp. 119-135. En: A. Estrada y T. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk, The Hague, The Netherlands, 322 p.
- CONANP-SEMARNAT. 2006. Programa de conservación y manejo parque nacional Grutas de Cacahuamilpa. CONANP, México, 199 p.
- Consejo Regulador del Tequila (CRT). 2011. Acceso el 18 de julio de 2011. <http://www.crt.org.mx/EstaisticasCRTweb/>.
- Daily, G. C., S. Alexander, P. R. Ehrlich, L. Goulder, J. Lubchenco, P. A. Matson, H. A. Mooney, S. Postel, S. H. Schneider, D. Tilman, and G. M. Woodwell. 1997. Ecosystem services: Benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology*. Number 2. Ecological Society of America.

- Dalquest, W. W. 1953. Mammals of the Mexican state of San Luis Potosi. *Louisiana State University Studies, Biological Science Series*,1:1-229.
- Datzmann, T. O. von Helversen y F. Mayer. 2010. Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evolutionary Biology*, 10:165.
- De La Mar, S. 2001. Neotropical nectar-feeding bats (Family Phyllostomidae). Lingual data support a recently proposed molecular phylogeny. *Honors Projects*. Paper 531 p. Acceso el 10 de julio de 2011. http://digitalcommons.iwu.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1004&context=bio_hoproj.
- Delorme, M. y D. W. Thomas. 1996. Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): fruit bats are not nitrogen constrained. *Journal of Comparative Physiology, B. Biochemical, Systematic, and Environmental Physiology*, 166:427–434.
- Dempsey, J. L. 2004. Fruit Bats: Nutrition and Dietary Husbandry. *Nutrition Advisory Group Handbook Fact Sheet 014*. Versión web adaptada de: Dempsey, J. L. 1998. Recent advances in fruit bat nutrition. Pp. 354-360 En: *Zoo and Wild Animal Medicine: Current Therapy 4*. (Fowler, M. E. y R. E. Miller, eds.). W. B. Saunders Co., Philadelphia, PA. Acceso el 12 de febrero de 2011, <http://www.nagonline.net/Technical%20Papers/NAG%20FS014%20FRUIT%20BATS%20AUG%202004.pdf>.
- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18: 307-318.

- Dumont, E. R. 1999. The effect of food hardness on feeding behavior in frugivorous bats (Family Phyllostomidae): An experimental study. *Journal of Zoology*, 248: 219-229.
- Dumont, R. E. 2003. Bats and fruit: an ecomorphological approach. En: *Bat Ecology*. (Kunz, T. H. y M. B. Fenton, eds.). University of Chicago Press. United States of America, 398-429 pp.
- Dumont, E. R. 2004. Patterns of diversity in cranial shape among plant-visiting bats. *Acta Chiropterologica*, 6:59-74.
- Eguiarte, L. E., C. Martínez del Río y H. Arita. 1987. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes de flores de *Pseudobombax ellipticum* (H. B. K.) Dugand. *Biotropica*, 19(1):74:82.
- Elangovan, V., G. Marimuthu y T. H. Kunz. 1999. Temporal patterns of individual and group foraging behavior in the short nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*, in south India. *Journal of Tropical Ecology*, 15:681-687.
- Erdtman, G. 1969. *Handbook of palinology. An Introduction to the study of pollen grains and spores*. Munksgaard, Copenhagen, 486 p.
- Faegri, K., y L. Van der Pijl. 1971. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, New York, 291 p.
- Fenton, M. B. 1983. *Just bats*. University of Toronto Press, Canada, 165 p.
- Fleming, T. H. y E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica*, 13:45-53.
- Fleming, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. En: *Ecology of bats*. (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York, 287-325 pp.

- Fleming, T. H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. Pp. 105-118. En: Estrada, A. y T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers Dordrecht, 322 p.
- Fleming, T. H. 1988. *The short tailed fruit-bat: A study in plant animal interactions*. The University of Chicago Press, Chicago, 365 p.
- Fleming, T. H. y C. F. Williams. 1990. Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 6:163–178.
- Fleming, T. H., R. Núñez y L. Lobo. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia*, 94:72-75.
- Fleming, T. H. 2005. The relationship between species richness of vertebrate mutualists and their food plants in tropical and subtropical communities differs among hemispheres. *Oikos*, 111: 556-562.
- Fleming, T. H., C. Geiselman y W. J. Kress. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany*, 104:1017–1043.
- Freeman, P. W. 1988. Frugivorous and animalivorous bats (Microchiroptera): dental and cranial adaptations. *Biological Journal of the Linnean Society* 33:249–272.
- Freeman, P. W. 1998. Form, function, and evolution in skulls and teeth of bats. Pp. 140–156. En: T. H. Kunz y P. A. Racey (eds). *Bat biology and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., 365 p.
- Futuyma, J. D. 1998. *Evolutionary biology*. Sinauer Associates, Massachusetts, 763 p.

- Galarda-Vassin, I., J. R. Trigo y M. Sazima. 2008. The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136: 139–152.
- Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*, 73: 57-74.
- Gaona, P. O. 1997. *Dispersión de semillas y hábitos alimenticios de murciélagos frugívoros en la Selva Lacandona, Chiapas*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 51 p.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 252 p.
- García-Estrada, C., A. Damon, C. Sánchez-Hernández, L. Soto-Pinto y G. Ibarra-Núñez. 2011. Diets of Frugivorous Bats in Montane Rain Forest and Coffee Plantations in Southeastern Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 1-8.
- Gardner, A. L. 1979. Feeding habits. Pp.293-350. En: R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter (eds.). *Biology of bats in the New World family Phyllostomatidae*. Part II. Special Publications Museum Texas Tech University, Lubbock, 13:1-364.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6: 64–68.
- Gómez-Pompa, A y C. Vázquez-Yanes. 1985. Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. Pp. 2:191-239. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Editorial Alhambra, Mexicana, México, 340 p.

- González-Lozano, M. C., A. Cerezo-Moreno, M. C. González-Macias y L. Salazar-Coria, 1999. Comportamiento de las Partículas Suspensas y Polen en la Atmósfera de la Región Norte de la Zona Metropolitana de la Ciudad de México. *Journal of the Mexican Chemical Society*, 43:005:155-164.
- González-Quintero, L. 1969. Morfología polínica: la flora del Valle del Mezquital, Hidalgo. *Paleoecología 3*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, 185 p.
- Griscom, H. P., E. K. V. Kalko, P. M. S. Ashton. 2007. Frugivory by small vertebrates within a deforested, dry tropical region of Central America. *Biotropica*, 39(2): 278-282.
- Hammer, O., Harper, D. A. T., y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electrónica*, 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Heithaus, E. R., P. A. Opler y H. B. Baker. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*. Plant-pollinator coevolution. *Ecology*. 55:412-419.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming y P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56: 841-854.
- Heithaus, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. Pp. 321-367. En: Kunz, T. H. (ed.). *Ecology of bats*. Plenum Press, New York, 425 p.
- Helversen O von, L. Winkler, H. J. Bestmann. 2000. Sulphur-containing “perfumes” attract flower-visiting bats. *Journal of Comparative Physiology*, 186: 143–153.

- Helversen, O von. y Y. Winter. 2003. Glossophaginae bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. Pp. 347-389. En: Kunz, T. H. y M. B. Fenton (eds.). *Bat Ecology*. University of Chicago Press, United States of America, 779 p.
- Hensley, A. P. y K. T. Wilkins. 1988. *Leptonycteris nivalis*. *Mammalian Species*, 307:1-4.
- Hernández-Conrique, D., L. I. Íñiguez-Dávalos y J. F. Storz. 1997. Selective feeding by phyllostomid fruit bats in a subtropical montane cloud forest. *Biotropica*, 29: 376-379.
- Herrera, L., y L. Urrego. 1996. *Atlas de polen de plantas útiles y cultivadas de la Amazonia colombiana*. Tropembos, Colombia, 462 p.
- Herrera, L. G., K. Hobson, D. Estrada, A. Manzo, G. Méndez y V. Sánchez-Cordero. 2001. The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: evaluating the use of stable isotope models. *Biotropica*, 33: 520-528.
- Herrera, C. M., y O. Pellmyr. 2002. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, England, 326 p.
- Hill, J. E. y J. Smith. 1984. *Bats a natural history*. University of Texas Press. England. 243 p.
- Horner, M. A., T. H. Fleming y C. T. Sahley. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology*, 244:575-586.
- Howell, D. J. y D. Burch. 1974. Foods habits of some Costa Rica bats. *Revista de Biología Tropical*, 21 (2): 281-294.

- Howell, D. J. y N. Hodgkin. 1976. Feeding adaptations in the hairs and tongues of nectar feeding bats. *Journal of Morphology*, 48: 329-336.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2008. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Municipio de Pilcaya y Taxco de Alarcón. Acceso el 29 de Noviembre de 2008. <http://mapserver.inegi.gob.mx/>.
- Íñiguez-Dávalos, L. I. 1993. Patrones ecológicos en la comunidad de murciélagos de la sierra de Manantlán. Pp. 355-370. En: Medellín, R. A y G. Ceballos (eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de mastozoología A.C. México, 464 p.
- Íñiguez-Dávalos, L. I. 2005. *Hábitos alimentarios de murciélagos frugívoros en el bosque mesófilo de montaña de la sierra de Manantlán, Jalisco*. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, 123 p.
- Jiménez-Salmerón, Y. 2008. Relación de la vegetación con los gremios frugívoros y polinívoros (Chiroptera: Phyllostomidae) en Carrizal de Bravo, Guerrero. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, 86 p.
- Kalko, E. K. V., E. A. Herre, y C. O. Handley, Jr. 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the new and old world tropics. *Journal of Biogeography*, 23: 565-576.
- Kalko, E. K. V., y Condon, M. 1998. Echolocation, olfaction, and fruit display: how bats find fruit of flagellichorous cucurbits. *Functional Ecology*, 12:364–372.

- Kearns, C. A., D. W. Inouye y N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 83-112.
- Koopman, F. K. 1981. The distributional patterns of New World nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68: 352-369.
- Korine, C. y E. K. V. Kalko. 2005. Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats (Phyllostomidae): echolocation call design and olfaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59:12-23.
- Krebs, C. J. 1978 Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. New York: Harper & Row Publishers. 678p.
- Kunz, T. H y C. A. Díaz. 1995. Folivory in fruit-eating bats, with new evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica*, Vol. 27, No. 1.
- Kunz, T. H., E. Braun de Torrez, D. Bauer, T. Lobova y T. H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223: 1-38.
- Levey, D. J. 1987. Sugar-tasting ability and fruit selection in tropical fruit-eating birds. *Auk*, 104:173-179.
- Lewis, W. H., P. Vainy y V. E. Zeengre. 1983. *Airborne and allergenic pollen most North America*. Johns Hopkins University Press, Baltimore y Londres, 254 p.
- Lou, S. y C. L. Yurrita. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá Petén, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana*, 21(1):83-94.

- Ludlow-Wiechers, B. y M. L. Ayala-Nieto. 1983. Catálogo palinológico para la flora de Veracruz. Vol. 14. Familia Taxodiaceae. *Biotica*, 3:309-314.
- Marshall, A. G. 1983. Bats, flowers and fruit: Evolutionary relationships in the Old World. *Biological Journal of the Linnean Society*, 20: 115-135.
- Milton K., D. M. Windsor, D. W. Morrison y M. A. Estribi. 1982. Fruiting phenologies of two neotropical ficus species. *Ecology*, Vol. 63, No. 3.
- Minitab Inc. 2007. *Meet Minitab*. State College, P.A. U. S. A., 79 p.
- Miranda, F. y Hernández, X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, Núm. 28, 43 p.
- Montufar, A. 1985. *Estudios palinológicos y paleobotánicos*. Colección Científica. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, 130 p.
- Morrison, D. W. 1980. Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia*, 45:270-273.
- Muchhala, N. y V. P. Jarrin. 2002. Flower Visitation by Bats in Cloud Forests of Western Ecuador. *Biotropica*, 34: 387–395.
- Muñoz-Saba, Y., A. Cadena y J. Rangel. 1997. Ecología de los murciélagos antófilos del sector La Curia, serranía La Macarena (Colombia). *Revista Académica Colombiana de Ciencias*. 21(81): 473-486 pp.
- Muscarella, R. y T. H. Fleming. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*, 82(4): 573-590.
- Neuweiler, G. 1998. *The biology of bats*. Oxford University Press, Oxford, 309 p.
- Olea-Wagner, A., C. Lorenzo, E. Naranjo, D. Ortiz y L. León- Paniagua. 2007. Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera:

- Phyllostomidae) en la selva lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78:191-200.
- Palacios-Carrillo, H., D. Madrigal-Uribe y J. F. Ramírez-Dávila. 2009. Uso potencial del suelo del Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa. *Investigación Ambiental*, 1 (2): 168-178.
- Palacios-Chávez R., B. Ludlow-Wiechers y R. G. Villanueva. 1991. *Flora Palinológica de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México, 321 p.
- Poulin, B., G. Lefebvre y R. McNeil. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology*, 73: 2295-2309.
- Punt, W., y G. C. S. Clarke. 1984. *The North West European Pollen Flora VI*. Elsevier, Netherlands, 365 p.
- Quiroz, D. L., Xelhuantzi, M. S. y Zamora, M. C. 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, México, 51 p.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 21:21-82.
- Riechers-Pérez, A., M. Martínez- Coronel y R. Vidal-López. 2003. Consumo de polen de una colonia de maternidad de *Leptonycteris curasoae yerbabuena* en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoológica*, 74:43-66.

- Robinson, M. 1996. Pollen exine morphology in relation to pollination vector. Pp. 135-144. En: Kevan, G. P. y N. Whitte (eds.). *Sobre las interacciones entre los animales y plantas, especialmente en polinización, de la Estación Biológica de Chamela, Jalisco, México*. Del curso binacional sobre la biología de la polinización. México, 172 p.
- Rodríguez-Peña, N., K. E. Stoner, J. E. Schondube, J. Ayala-Berdon, C. M. Flores-Ortiz y C. Martínez del Río. 2007. Effects of sugar composition and concentration on food selection by Saussure's long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) and the long-tongued bat (*Glossophaga soricina*). *Journal of Mammalogy*, 88(6):1466-1474.
- Rojas-Martínez, A., A. Valiente-Banuet, A. Arizmendi, A. Alcántara-Egúren y H. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography*, 26: 1065-1077.
- Rojas-Sandoval, J., J. A. Lobo y M. Quesada. 2008. Phenological patterns and reproductive success of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in tropical dry and wet forests of Costa Rica. *Revista Chilena de Historia Natural*, vol.81, n.4.
- Romero-Almaraz, M. L., C. Sánchez-Hernández, C. García-Estrada y R. D. Owen. 2000. *Pequeños mamíferos. Manual de Técnicas de Captura, Preparación, Preservación y Estudio*. Facultad de Ciencias, UNAM, Instituto de Biología, UNAM, Centro de Investigaciones Biológicas, UAEM, 151 p.
- Romero-Almaraz, M. L., A. Aguilar-Setién y C. Sánchez-Hernández. 2006. *Murciélagos benéficos y vampiros*. Ed. AGT Editor, S.A., México, 213 p.

- Rosas-Guerrero, V. 2000. *Análisis de la alimentación de Glossophaga soricina (Chiroptera: Phyllostomidae) en Chamela, Jalisco, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma Metropolitana, 54 p.
- Roulston, T. H. y J. H. Cane. 2000. Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution*, 222: 187-209.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México, 432 p.
- Saenz, C. 1978. *Polen y Esporas: introducción a la palinología y vocabulario palinológico*. Ed. Blume, España, 213 p.
- Sánchez-Casas, N. y T. Álvarez. 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana*, N.S. 81:23-62.
- Sil-Berra, L. M. 2010. *Análisis de la dieta de los murciélagos insectívoros del Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa, Guerrero, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 86 p.
- Silva, S. S. P. y A. L. Peracchi. 1999. Visits of bats to flowers of *Lafoensia glyptocarpa koehne* (Lythraceae). *Revista Brasileira de Biología*, Vol.59, N.1.
- Simmons, N. B. y T. M. Conway. 2003. Evolution of ecological diversity in bats. Pp. 493–535. En: Kunz, T. H. y M. B. Fenton (eds.). *Bat Ecology*. University of Chicago Press, Chicago, 798 p.
- Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529. En: Wilson, D. E., y D. M. Reeder (eds.). *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142 p.

- SMN-CONAGUA, 2011. Normales climatológicas 1971-2000 de la estación meteorológica Dos Bocas Pilcaya. <http://www.smn.cna.gob.mx/climatologia/normales/estacion/gro/NORMAL12215.TXT>.
- Stoner, K. E. 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la Reserva de Biosfera Chamela-Cuixmala. Pp. 379-395. En: F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M.Q. Avendaño (eds.). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, México, 568 p.
- Stoner, K. E. 2005. Phyllostomid bat community structure and abundance in two contrasting tropical dry forests. *Biotropica*, 37: 591-599.
- Stroo A. 2000. Pollen morphological evolution in bat pollinated plants. *Plant Systematics and Evolution*, 222: 225–242.
- Thomas, D. W. 1984. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiological Zoology*, 57, 457-467.
- Timm, R. M. y R. K. La Val. 2000. Mammals. Pp. 223-244. En: Nadkarni, N. M. y N. T. Wheelwright (eds.). *Monteverde: Ecology and conservation of a tropical cloud forest*. University Press, New York, Oxford, 608 p.
- 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.
- Valiente-Banuet A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 103-119.

- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Arizmendi, Ma. del C., y Dávila, P. 1997. Pollination Biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments*, 37: 1-11.
- Van der Pijl, L. 1957. The dispersal of plants by bats (Chiropterocory). *Acta Botánica Neerlandica*, 6: 291-315.
- Vargas-Contreras, J. A. y A. Hernández-Huerta. 2001. Distribución altitudinal de la mastofauna en la reserva de la Biosfera “El Cielo”, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 1; 83-109.
- Vargas-Márquez, F. 1997. Los Parques Nacionales de México. SEMARNAP, México, 163-171 pp.
- Vargas-Miranda, B., J. Ramírez-Pulido y G. Ceballos. 2008. Murciélagos del estado de Puebla, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 12: 59–112.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, G. Francois y L. Trejo. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, México. *Biotropica*, 7:73-76.
- Villa-R., B. 1967. Los murciélagos de México. Instituto Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 491 p.
- Vogel, S. 1978. Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. Pp. 89-96 En: Richards, A. J. (ed.). *The Pollination of Flowers by Insects*. Academic Press, London New York, 213 p.
- Voigt, C. C. 2003. Reproductive energetics of the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae). *Journal of Comparative Physiology*, 173: 79–85.

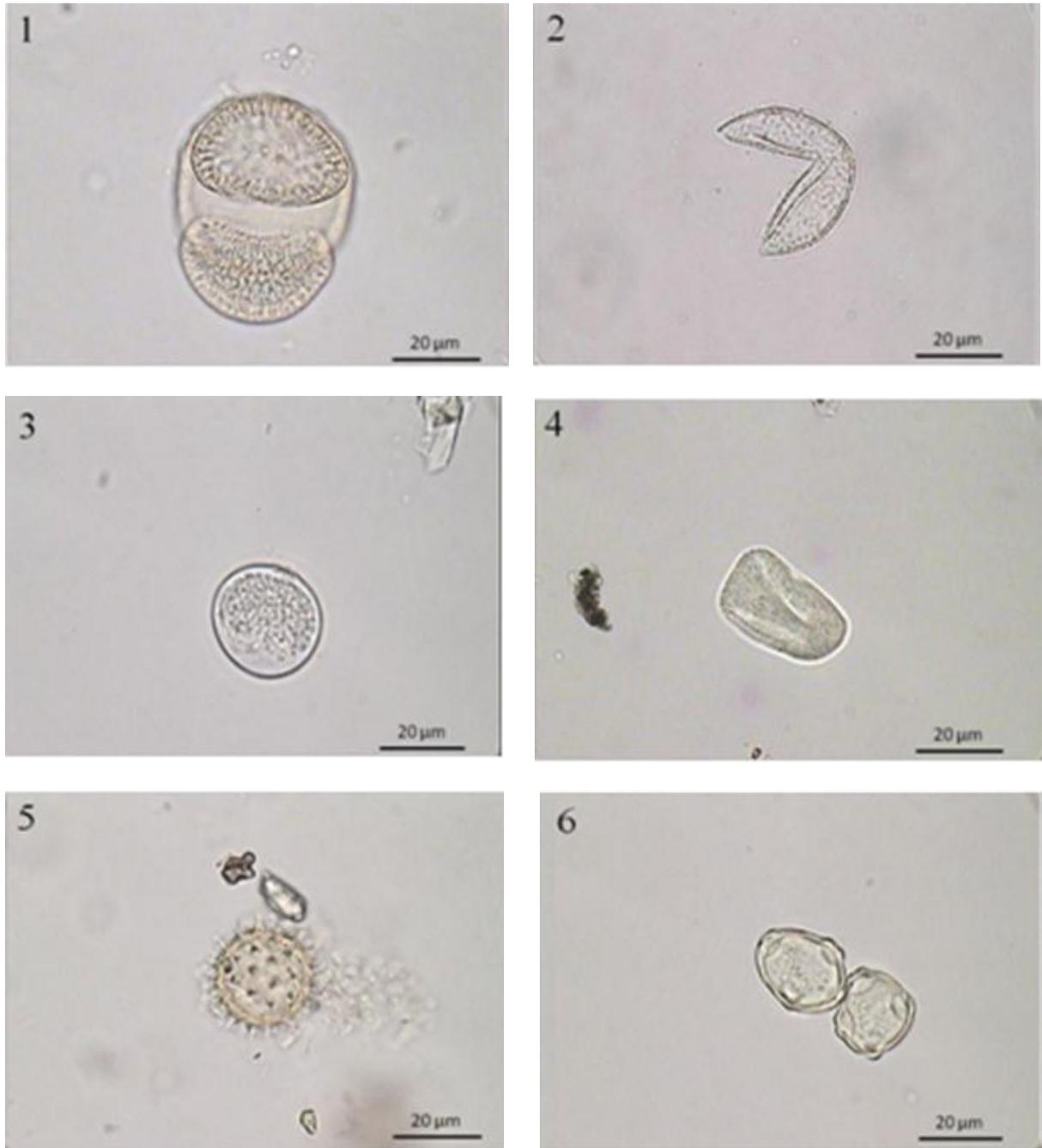
- Voigt, C. C. y J. R. Speakman. 2007. Nectar-feeding bats fuel their high metabolism directly with exogenous carbohydrates. *Functional Ecology*, 21: 913-921.
- Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77: 1043-1060.
- Weinbeer, M. y E. K. V. Kalko. 2004. Morphological characteristics predict alternate foraging strategy and microhabitat selection in the Orange-bellied Bat, *Lamproncycteris brachyotis*. *Journal of Mammalogy*, 85(6): 1116-1123.
- Wendeln, M. C., J. R.. Runkle y E. K. V. Kalko. 2000. Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. *Biotropica*, 32: 489-501
- Wilson, D. E., C. O. Handley, Jr. y A. L. Gardner. 1991. Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama. Washington, DC, Smithsonian Institution Press, 160 p.
- Winter, Y. y O. von Helversen. 2001. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptations. Pp. 148-170. En: Chittka, L. y J. Thomson (eds.). *Cognitive Ecology of Pollination*. Oxford University Press, 358 p.
- Winter, Y. y O. von Helversen. 2003. Operational tongue length in phyllostomid nectar-feeding bats. *Journal of Mammalogy*, 84: 886-896.
- Winter, Y., López, J y O. von Helversen. 2003. Ultraviolet vision in a bat. *Nature*, 425: 612-614.

ANEXOS

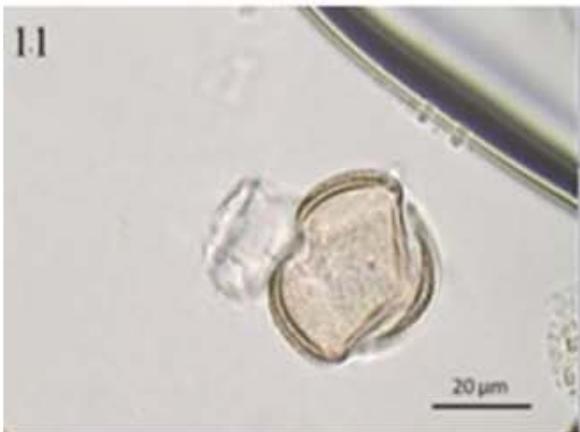
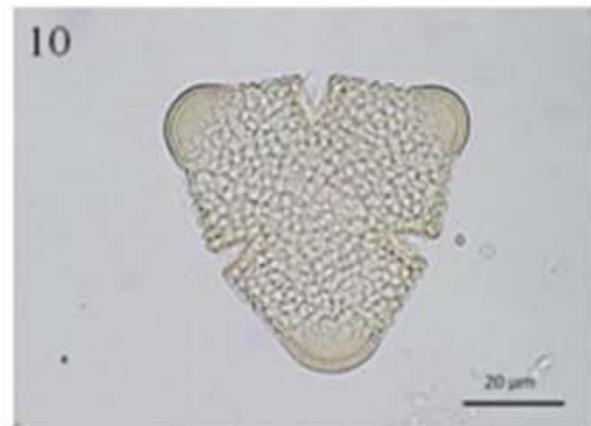
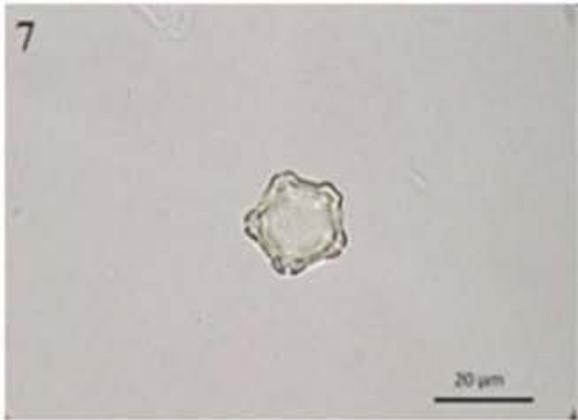
Anexo. 1. Ejemplares de herbario utilizados en la colección de referencia de polen.

Espece	Colector	Número de catálogo MEXU
<i>Pilea hyalina</i>	H. Krube	1414
<i>Conostegia xalapensis</i>	J. L. Contreras	814
<i>Miconia laevigata</i>	J. L. Contreras	6685
<i>Ipomoea ternifolia</i>	J. Rojas	239
<i>Ipomoea dimorphophylla</i>	M. A. Monroy	220
<i>Ipomoea murucoides</i>	S. H. Bullock	2083

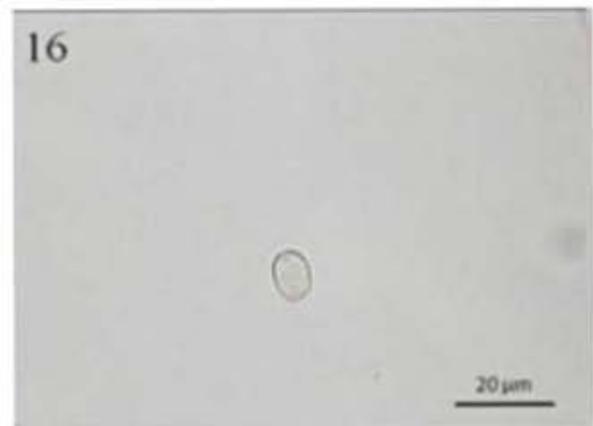
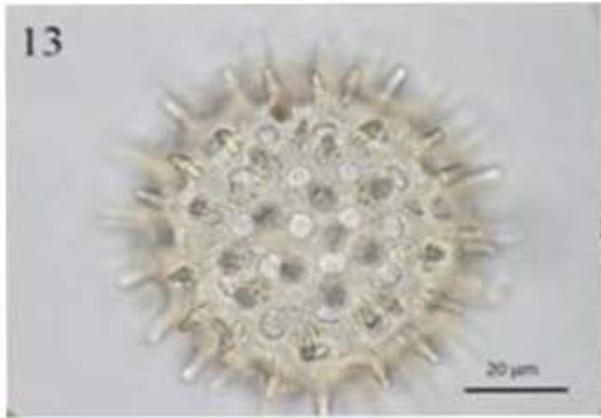
Anexo 2. Tipos de polen encontrado en el pelo, excretas y contenidos estomacales de los murciélagos filostómidos del PNGC.



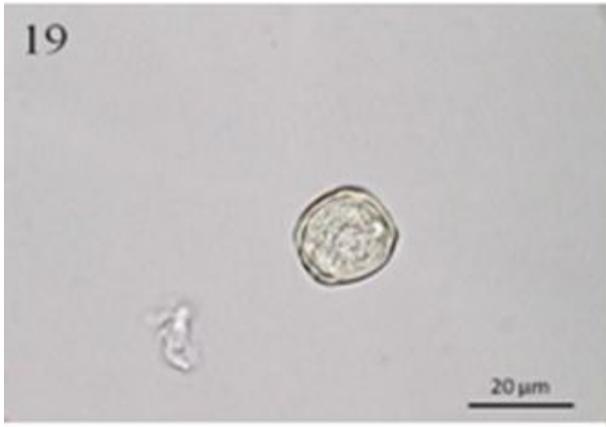
1. *Pinus sp.*, 2. Taxodiaceae, 3. Cupressaceae/Taxodiaceae, 4 . Amaryllidiaceae, 5. Asteraceae, 6. *Mandevilla foliosa*/*Alnus*.



7. *Alnus* sp., 8. *Tabebuia chrysantha*, 9. *Tabebuia rosea*, 10. *Pseudombax ellipticum*, 11. *Lepidium* aff., 12. *Hylocereus* sp.



13. *Ipomoea murucoides*, 14. *Heliocarpus occidentalis*/ *Heliocarpus terebinthaceus*, 15. *Tibouchina* sp., 16. *Ficus* sp., 17. Rubiaceae, 18. Ulmaceae.



19. *Ulmus mexicana*, 20. *Pilea* sp.