

89

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

CAMPUS - IZTACALA

CAMBIOS EN LA ABUNDANCIA Y LA UTILIZACION DE
RECURSOS FLORALES A TRAVES DE UN AÑO EN LOS
MURCIELAGOS NECTARIVOROS DE LA REGION DE
CHAMELA, JALISCO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A N:

KARLA ARGELIA O. - SALAZAR
ROXANA CAROLA R. - FERNANDEZ

IZTACALA

DIRECTORA: DRA. KATHRYN E. STONER

200

288083



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Karla (Flakita)

Este trabajo está dedicado a mi ma', Bichis por TODO su esfuerzo, paciencia y por aguantar tan largas ausencias. A mis hermanos Chiquis, Chiso, Mirmuchu e Israel, al Flaco... a todos por apoyarme y vivir conmigo esta locura de la Biología. A mi gordito Alan porque siempre me alegra el día.

A Katy Stoner porque más que mi tutora de tesis, es mi amiga. Al amigo...Mauricio por todas las enseñanzas y buenos momentos. Formamos una linda familia, GRACIAS a ambos.

A Ojos, por todo lo que compartimos, porque eres tan especial y realmente aprendimos a conocernos...siempre seras mi mejor amiga.

A Jorgy y a Periquito por tanta alegría que nos contagiaban.

A mis cuates de Iztacala que con ellos he compartido y vivido muchas cosas: Toñis, Gil, Patito, Lilus, Beka, More. A ti Magda por tanto amor y por el gusto a los murcis...y aqui seguimos de tercicos. A Iram por el apoyo incondicional en todos sentidos, cuando te necesite siempre estuviste ahí.

A la "banda chamelera" que formamos realmente una familia, nos divertimos y aprendimos juntos:

Yvonchelas, Borre, Dolis, Mari, Marek, Manuel, Chabe y Ojos. A los gatos...principalmente a Erwitzo (Erin) y Paty... porque hiciste que mi estancia fuera más amena.

Al personal que labora en la Estación: la Sra. Eva y Elena por ser tan buenas personas y por tan buenas comidas; a "Joe" Landín por los aventones de Careyes a la estación; a la "Chaparita" por siempre brindar una sonrisa y bueno, a Leonor, la Sra. Margarita, Paz, el señor Marcelino y el Profe por todo.

También quiero agradecer a aquellas personas que en algún momento nos echaron una súper ayuda:

A Manuel (Magister), Maurilio y a los chamelos que cada uno nos acompañó en las salidas al campo...eramos medio mariposas...¡a! A Ferrnando Rosas, César Abarca, Periquito por hechamos un aventón, ir por nosotros y por esperamos cuando todavía teníamos murcis atrapados. A Papa Chava por sacarnos de apuros.

Perdón si omití a alguien pero luego me paso de despistada.

Roxi

A Dios y a mi Abuelo por cuidarme todo el tiempo.

A mi Madre por darme todo en esta vida.

A Car, Rafa y Beti, por toda esta vida juntos.

A Manuel por hacerme tan feliz

A Kali por todo lo que nos diste, tanto intelectual como emocional y sentimentalmente. Gracias por dirigir está tesis, y por tu amistad.

A la Flaca, por todo lo que pasamos.

A todos los amigos de la carrera, Lila, Pelos, Blanquita, Matortí, Carla, Toñis y Rata.

A la Sra. Eva, por su amistad, compañía y regaños.

A todos con los que estuve en la estación, estudiantes, investigadores (por que nos la pasamos muy bien, como una familia) y trabajadores, en especial a Jose You Landín y la Sra. Elena.

A todos los que de una u otra manera participaron en la realización de esta tesis, en especial a Marek, Marizilla, Borre, Dolis, Ponchis, Chabe, Pápa, Periquita, Yordi, Ferrrrr, Cesarín ... y por su compañía y buenos momentos.

Por último a los papas de Chamela, Stoner y Mauricio, ¡por hacemos sentir tan bien, como en casa!

Y no podían faltar los amigos de toda la vida y aunque no: Maricón, Lala y mis 2 niñas, la Vieja, la Teta, Jamón, a mi Edito, Rosi y a quien se me olvide.

A los sinodales Catalina Chávez, Edith López, Patricia Ramírez, Ma. del Coro Arizmendi por las correcciones útiles y provechosas que hicieron a la tesis.

Agradecemos a CONACYT (Proyecto No. 31826-N) y PAPIIT(Proyecto No. IN213999) por el apoyo parcial recibido para realizar esta investigación.

Y no a los menos importantes murcis que cooperaron en las redes y en la obtención de datos, y porque realmente son unos bichos muy interesantes.

ÍNDICE

Resumen	I
Introducción	1
Antecedentes	2
- Estudios de dieta de nectarívoros en BTC	2
- Estudios de forrajeo de nectarívoros en BTC	4
- Estudios de polinización	5
- Estudios poblacionales de nectarívoros	7
- Estudios de nectarívoros en la región de Chamela, Jalisco	9
Objetivos e hipótesis	10
Método	11
- Área de estudio	11
- Especies de estudio	14
- Muestreo de murciélagos	16
+Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala	16
+Isla Don Panchito	17
- Obtención de datos	19
- Muestreo de fenología y hábitat	19
Resultados	20
- Abundancia	20
- Proporción de sexos	22
- Reproducción	24
- Uso de recursos florales	25
- Disponibilidad de recursos	29
Discusión	31
- Abundancia	31
- Reproducción y razón sexual	32
- Uso de recursos florales	34
- Disponibilidad de recursos	35
Conclusiones	36
Sugerencias	37
Literatura Citada	38

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Fig. 1. Ubicación de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala.	13
Fig. 2. Mapa de los senderos de la Estación de Biología Chamela. Ubicación de los sitios para el muestreo de abundancia.	17
Fig. 3. Estructura de la cueva en la Isla Don Panchito, Bahía de Chamela.	18
Fig. 4. Abundancia relativa (murciélagos / m ² de red x hora) de <i>G. soricina</i> en las diferentes estaciones.	21
Fig. 5. Porcentaje estimado de la población de <i>L. curasoae</i> en el refugio de la Isla Don Panchito (basado en el área de percha cubierto por la especie).	22
Fig. 6. Porcentaje de hembras y machos de <i>G. soricina</i> por estación.	23
Fig. 7. Porcentaje de hembras y machos de <i>L. curasoae</i> por mes.	24
Fig. 8. Porcentaje de la condición reproductiva en hembras adultas de <i>G. soricina</i> por mes.	25
Fig. 9. Promedio de las especies de plantas utilizadas por <i>G. soricina</i> y <i>L. curasoae</i> por mes durante el año.	26
Tabla 1. Recursos florales utilizados a través del año por <i>G. soricina</i> y <i>L. curasoae</i> en la región de Chamela.	28
Tabla 2. Especies con síndrome de quiropterofilia en la región de Chamela.	29
Fig. 10. Disponibilidad de recursos para <i>G. soricina</i> y <i>L. curasoae</i> en la región a lo largo del año de estudio.	30

RESUMEN

Los murciélagos nectarívoros son importantes polinizadores en los bosques tropicales, influyendo positivamente en el flujo genético y la unión de hábitats espacialmente separados. En el bosque tropical caducifolio en la región de Chamela, Jalisco no se han realizado estudios que aborden la abundancia de los nectarívoros y la utilización y disponibilidad de los recursos florales a través del año. Debido a esto, se realizó un estudio de la ecología de los nectarívoros en el bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Se plantearon los siguientes objetivos: 1) estimar la abundancia de los nectarívoros; 2) observar si existe relación entre el periodo de reproducción y la disponibilidad de los recursos florales; y 3) documentar los cambios en el uso de los recursos florales y estimar la disponibilidad de estos. El estudio se enfocó en *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae*, las dos especies de nectarívoros más abundantes en el área. La región presenta una estacionalidad muy marcada por las lluvias, y la vegetación que predomina es el bosque tropical caducifolio. El muestreo se realizó de junio de 1999 a junio del 2000 en el bosque de la Reserva y en la cueva de la Isla Don Panchito en la Bahía de Chamela. *G. soricina* y *L. curasoae* estuvieron presentes durante todo el año en la región, aunque su abundancia varió estacionalmente. La abundancia de *L. curasoae* fue mayor durante el pico de disponibilidad de recursos florales (octubre-enero). En contraste *G. soricina* fue más abundante en lluvias, donde no se presentó un pico de disponibilidad, posiblemente incluya en su dieta más frutos e insectos durante esta temporada. Las hembras de *G. soricina* presentaron actividad reproductiva en septiembre-octubre y marzo-abril, mientras que las de *L. curasoae* en diciembre y marzo. Ambas especies presentaron un patrón poliestro bimodal, y un período coincidió con el pico de disponibilidad de flores; mientras que el otro no coincidió. Se sugiere que ante la escasez de recursos se desplazan a sitios donde sea más abundante. La razón sexual varió entre las estaciones para *G. soricina*, se capturaron más hembras que machos en lluvias y postlluvias. En contraste, *L. curasoae* presentó más machos que hembras casi todo el año en el refugio, excepto en los meses de apareamiento que la proporción era casi igual. Se observó actividad de apareamiento de *L. curasoae* en la cueva en noviembre y diciembre y una gran cantidad de juveniles en enero. Los juveniles probablemente provengan de otro refugio cerca de la zona y representen movimientos locales de la población residente de *L. curasoae*. Los recursos florales utilizados por *G. soricina* provienen de 18 especies de plantas y *L. curasoae* utilizó 24 especies. La familia Bombacaceae representó un recurso importante durante gran parte del año para ambas especies. En la región se encontraron 23 especies de plantas con síndrome de quiropterofilia, para estas se calculó un índice de disponibilidad mensual de flores, donde se observa que los recursos florales están presentes durante todo el año. Los picos de floración coincidieron con los reportados para el bosque tropical caducifolio de la región junio-julio y octubre. La estacionalidad de la zona de estudio afecta la producción de recursos, lo cual influye en la abundancia y actividad reproductiva de los murciélagos nectarívoros. Se propone: hacer muestreos en los tipos de vegetación aledaños al bosque tropical caducifolio, para determinar si es que están forrajeando en estos cuando la disponibilidad de recursos es baja; realizar más estudios para esclarecer los patrones reproductivos de *L. curasoae*; coleccionar muestras de heces de *G. soricina* para determinar la importancia de otros componentes en la dieta; y continuar este tipo de investigaciones para determinar la variación entre los años.

INTRODUCCIÓN

Los murciélagos desempeñan papeles ecológicos muy importantes en los bosques tropicales. Los insectívoros favorecen el control de insectos, considerados como plagas; los frugívoros intervienen en la dispersión de semillas de muchas plantas, contribuyendo de esta forma en la reforestación; y los nectarívoros polinizan diversas especies de plantas, influyendo así en el entrecruzamiento genético y la unión de hábitats espacialmente separados (Arita y Ortega 1998; Casas et al. 1999; Heithaus et al. 1974, 1975; Helversen 1993; Horner et al. 1998). Los murciélagos nectarívoros en el Nuevo Mundo incluyen 36 especies de la familia Phyllostomidae, de las cuales 12 se encuentran en México (Arita y Santos del Prado 1999). Estos mamíferos son los principales responsables de polinizar aproximadamente 800 especies de plantas en el Neotrópico (Helversen 1993), principalmente de las familias Agavaceae, Bombacaceae, Cactaceae y Leguminosae (Butanda-Cervera et al. 1978).

La importancia de los nectarívoros en la polinización de muchas plantas es notable, varias de ellas han coevolucionado con los murciélagos y dependen de ellos para su éxito reproductivo (Casas et al. 1999; Eguiarte et al. 1987; Fleming y Sosa 1994; Fleming et al. 1996; Heithaus et al. 1974; Howell 1979; Howell y Schropfer 1981; Nassar et al. 1997; Tschapka y von Helversen 1999; Tschapka et al. 1999; Valiente-Banuet et al. 1996, 1997). Las plantas han desarrollado características especiales en sus flores para ser más atractivas a los murciélagos (síndrome de quiropterofilia), por ejemplo: 1) producir grandes cantidades de néctar y polen; 2) ser de colores pálidos; 3) abrir en la tarde o noche; 4) estar expuestas fuera del follaje; 5) ser robustas y tener forma de campana o cepillo; y 6) presentar olores peculiares (Faegri y van der Pijl 1966; Helversen 1993). De igual forma, los murciélagos nectarívoros presentan una serie de especializaciones morfológicas para su alimentación y polinización como: 1) hocico alargado; 2) lengua protractil con papilas filiformes; 3) escamas divergentes en los pelos para sujetar el polen; y 4) una fisiología especializada para digerir néctar y polen (Faegri y van der Pijl 1966; Howell 1974a; Proctor et al. 1996). Estas características, les permiten alimentarse eficazmente de flores con síndrome de quiropterofilia y a la vez lograr polinizarlas (Fleming y Sosa 1994; Helversen 1993; Proctor et al. 1996).

Un factor importante que puede afectar el comportamiento de forrajeo de los murciélagos polinizadores dentro de un área, es la estacionalidad de la zona. En el bosque tropical caducifolio la estacionalidad es muy marcada debido a las lluvias; la disponibilidad de agua influye en la producción de flores creando épocas con picos de floración y otras en las que hay muy pocas flores (Bullock 1995; Bullock y Solis-Magallanes 1990; Frankie et al. 1974). Esta variación tan marcada en la fenología de las plantas puede provocar cambios en la dieta o migración de los nectarívoros. Por ejemplo, algunas especies migran de un área a otra siguiendo los ciclos de floración de diferentes plantas, como lo reportado para *Leptonycteris curasoae* (Cockrum 1991), los cuales se desplazan cientos o miles de kilómetros durante la época seca en busca de comida (Wilkinson y Fleming 1996). En contraste, los nectarívoros del género *Glossophaga* permanecen en el lugar y cambian su dieta incluyendo más frutas e insectos durante los períodos de pocas flores (Álvarez y González-Quintero 1970; Fleming et al. 1993, Quiroz et al. 1983).

La quiropteroфаuna de México consta de 137 especies, de los cuales 12 son nectarívoros (Medellín et al. 1997). En México los hábitats con mayor riqueza de especies de murciélagos nectarívoros se localizan a lo largo de la costa oeste (Arita y Santos del Prado 1999). En Jalisco, en la región de Chamela, no se han realizado estudios particulares de las especies de plantas de las cuales se alimentan los murciélagos nectarívoros a lo largo del año. Debido a que estos quirópteros son elementos esenciales en el mantenimiento de bosques tropicales por su papel en la polinización, es importante identificar los recursos claves para ellos. Se propone estudiar en un bosque tropical caducifolio los cambios en la abundancia y dieta de los nectarívoros, y la disponibilidad de recursos florales con el fin de determinar como afectan los cambios fenológicos en la dieta y biología reproductiva de estos organismos.

ANTECEDENTES

Estudios de dieta de nectarívoros en bosque tropical caducifolio

Varios estudios han documentado la variación en la dieta de los nectarívoros durante el año. Villa (1966) realizó una de las primeras aportaciones en México identificando algunas de las plantas visitadas por estos murciélagos. Menciona que *Glossophaga soricina*, *Anoura*

geoffroyi, *Leptonycteris nivalis*, *Choeronycteris mexicana* e *Hylonycteris underwoodi*, obtienen néctar de algunas plantas de las familias Agavaceae (*Agave tequilana* y *A. atrovirens*) Bignoniaceae (*Crescentia cujete*), Bombacaceae (*Ceiba aesculifolia* y *C. pentandra*), Convolvulaceae (*Ipomoea* sp.) y Musaceae (*Musa* sp.).

Posteriormente, Álvarez y González-Quintero (1970) identificaron y estimaron la cantidad de granos de polen en los tractos digestivos de *G. soricina*, *Leptonycteris curasoae*, *A. geoffroyi*, *C. mexicana* e *H. underwoodi* en diferentes meses y localidades de México. Para *G. soricina* y *L. curasoae*, obtuvieron datos de enero-julio y de septiembre, en los estados de Guerrero, Hidalgo, Michoacán y Oaxaca. *G. soricina*, se alimentaba en Guerrero de las siguientes plantas: *Cordia* sp., *Acacia* sp., *Conzattia* sp. y *Albizia* sp. en abril; *Ceiba* sp. e *Ipomoea* sp. en julio; y *Conzattia* sp. en septiembre. En Michoacán de *Lemaireocereus* sp., *Roupala* sp., *Agave* sp. y *Ceiba* sp. en mayo; en Morelos de *Ceiba* sp. en marzo y *Agave* sp. e *Ipomoea* sp. en junio; y en Oaxaca de algunas especies de la familia Solanaceae, *Agave* sp. e *Ipomoea* sp. en mayo. Reportan que *L. curasoae* consumía en Guerrero *Pseudobombax* sp., *Ipomoea* sp., *Ceiba* sp. y *Agave* sp. en febrero; *Lemaireocereus* sp., *Ipomoea* sp., *Ceiba* sp., *Agave* sp. y *Pseudobombax* sp. en julio; y *Lemaireocereus* sp., varias especies de la familia Compositae y *Calliandra* sp. en septiembre. En Hidalgo *Ipomoea* sp. y *Pseudobombax* sp. en febrero; *Myrtillocactus* sp., *Agave* sp., *Pseudobombax* sp., *Ipomoea* sp. y *Ceiba* sp. en abril; *Agave* sp., *Ceiba* sp. y *Myrtillocactus* sp. en Mayo; y *Agave* sp. en junio y julio. No encontraron individuos de *L. curasoae* en enero, marzo y septiembre. Los autores proponen a *G. soricina* como un polinófago facultativo, debido a que más de la mitad de los individuos colectados no presentaron granos de polen; en contraste, concluyeron que *L. curasoae* es un polinófago especialista, ya que sólo el 10.7% de los organismos no presentó polen.

En un estudio realizado con *G. soricina* y *L. curasoae* en Guerrero, durante febrero, junio, agosto, septiembre y diciembre (Quiroz et al. 1983), encontraron que *G. soricina* se alimentaba principalmente de *Combretum farinosum* en febrero; *Pseudobombax ellipticum* e *Ipomoea* en junio, de alguna especie de la familia Cactaceae y *Crescentia* sp. en agosto; *Ipomoea* sp., *P. ellipticum*, *Agave* sp. y *Ceiba* sp. en septiembre; y *Bahuinia unguolata*, *Ipomoea* sp. y *Ceiba* sp. en diciembre. *L. curasoae* consumía mucho polen de *P. ellipticum*, *Ceiba* sp. y *B. unguolata*, en febrero; de alguna especie de la familia Cactaceae en agosto; y

de *B. unguolata* en diciembre. Solo se obtuvieron datos para *L. curasoae* en diciembre, febrero y agosto, debido a que no encontraron organismos en la cueva en junio y septiembre. Coinciden con Álvarez y González-Quintero (1970) en que *L. curasoae* depende más del polen como recurso que *G. soricina*, ya que este último consumió pocas cantidades de polen, pero de un gran número de plantas, incluyendo algunos restos de insectos y arácnidos en su dieta.

En otro trabajo realizado en Costa Rica proponen a *G. soricina* como generalista debido a que 66% (n=38) de las muestras fecales contenían insectos (Heithaus et al. 1975). Documentaron que las especies de plantas más importantes para *G. soricina* en el bosque tropical caducifolio fueron *Crescentia* sp., *Manilkara* sp., *Hymenaea* sp., *Ceiba pentandra*, *Ochroma* sp. y *Pseudobombax* sp..

Riechers et al. (1998) estudiaron algunos aspectos de la alimentación de *L. curasoae* mediante la recolección de excretas en una cueva de maternidad de octubre a enero en Chiapas. Observaron que los granos de polen de las especies más abundantes por mes fueron: *Agave* sp., *Bahuinia* sp., *Ipomoea* sp. y *Ceiba aesculifolia* en octubre; *Agave* sp. y *Operculina* sp. en noviembre; *C. aesculifolia*, algunas especies de la familia Compositae, *Bahuinia unguolata* y *Operculina* sp. en diciembre; y *Ceiba pentandra*, *C. aesculifolia*, y *Pseudobombax ellipticum* en enero.

Estos trabajos coinciden en que las familias Agavaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Cactaceae, Convolvulaceae y Leguminosae son las más visitadas por los murciélagos nectarívoros en el bosque tropical caducifolio. Algunos de estos estudios muestran la variación de la dieta a través de diferentes temporadas del año. Sugieren que *L. curasoae* es más especialista en consumir polen, a diferencia de *G. soricina* que su dieta es más amplia, ya que incluye insectos durante ciertas épocas del año.

Estudios de forrajeo de nectarívoros en bosque tropical caducifolio

Los estudios de nectarívoros no sólo se han enfocado en determinar las especies de plantas que consumen, sino también en documentar los patrones de forrajeo de estas especies de murciélagos. Un estudio documenta los patrones de forrajeo de los murciélagos en Costa Rica de mayo a noviembre; encontraron que *G. soricina* forrajea individualmente y

que puede desplazarse 380 m en su área de forrajeo durante una noche (Heithaus et al. 1975). En Costa Rica, se llevó a cabo otro estudio de octubre a diciembre en el cual mostraron que *G. soricina* fue uno de los principales polinizadores de *Bahinia pauletia* (Heithaus et al. 1974). Observaron que aleteaba frente a las flores, lamía el néctar y regresaba a las mismas flores en pequeños intervalos, por ejemplo, en una flor registraron 14 visitas en 30 minutos.

En Colombia, Lemke (1984) describió en un ambiente suburbano, la actividad de forrajeo de *G. soricina* y su relación con la disponibilidad del néctar. Realizó una serie de experimentos alterando la cantidad de néctar en las flores de *Agave desmettiana* para determinar si los hábitos de forrajeo eran afectados por los cambios en la disponibilidad de néctar. Encontró una relación positiva, en la cual el tiempo invertido forrajeando en un parche de flores con néctar abundante era mayor que en uno con poco néctar. Observó dos estrategias de forrajeo: 1) defensa de territorio; y 2) visitando diferentes recursos regularmente siguiendo la misma ruta monitoreando la disponibilidad de recursos a lo largo de la ruta.

En un estudio realizado en Bahía Kino, Sonora, Horner et al. (1998), documentaron el comportamiento de forrajeo de *L. curasoe* con el cactus columnar *Pachycereus pringlei*. Observaron mediante el uso de radiotelemetría y cintas fluorescentes, que este murciélago puede desplazarse hasta 100 km en una noche. Su área de forrajeo fue de 1 km² por noche, en la cual tenía disponibles entre 4,655 y 15,900 flores de cardón por noche. Mencionan que *L. curasoe* mueve el polen entre las poblaciones de cactus desde 100 hasta 500 m, contribuyendo así al entrecruzamiento y flujo génico.

Estudios de polinización

Las investigaciones realizadas sobre las interacciones planta-murciélago han sido diversas y principalmente se han llevado a cabo en hábitats con gran cantidad de cactáceas columnares (Tribu Pachycereeae), de las cuales, aproximadamente el 60% presenta síndrome de quiropterofilia (Valiente-Banuet et al. 1996). En Bahía Kino, Sonora, observaron mediante exclusión de flores la importancia de los polinizadores diurnos y nocturnos para *Pachycereus pringlei*, *Carnegia gigantea* y *Stenocereus thurberi*, también estimaron la posible competencia

entre estos cactus por los polinizadores nocturnos (Fleming et al. 1996). Encontraron que el polinizador más efectivo (i.e. que produce la mayor cantidad de frutos por visita) para *S. thurberi* y *C. gigantea* fue *L. curasoe* y para *P. pringlei*, este murciélago y algunas aves. Los murciélagos fueron los principales polinizadores responsables de la producción de frutos de *P. pringlei* (89%), mientras que para *C. gigantea* y *S. thurberi* la producción fluctuó del 17-54% y del 30-38% respectivamente en los dos años. Concluyeron que no existe competencia fenológica entre las especies, ya que presentan diferentes picos de floración y/o producción de néctar; sin embargo, reportan que existe cierto grado de competencia intraespecífica para *P. pringlei* y *S. thurberi* debido a que el polen está limitado posiblemente por la falta de polinizadores, principalmente murciélagos.

Valiente-Banuet et al. (1996) describieron la biología floral, sistemas de apareamiento y visitantes florales de *Neobuxbaumia tetetzo* en el Valle de Tehuacán, Puebla. Llevaron a cabo varios experimentos para analizar la efectividad de los polinizadores (diurnos y nocturnos). Los polinizadores nocturnos fueron más efectivos, ya que los diurnos no produjeron ninguna semilla. Tres de las 12 especies capturadas fueron murciélagos (*L. curasoe*, *Choeronycteris mexicana* y *Artibeus jamaicensis*); de los cuales, *L. curasoe* y *C. mexicana* fueron los más abundantes durante todo el período de floración de *N. tetetzo*.

En otro estudio en el Valle de Tehuacán, analizaron la biología floral y sistemas de apareamiento en *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. macrocephala* aplicando varios tratamientos a las flores (Valiente-Banuet et al. 1997). El visitante más común fue *L. curasoe* y en menor frecuencia *C. mexicana* y *L. nivalis*. Estos murciélagos principalmente consumían polen y frutos de ambas plantas, aunque también presentaban semillas de *Stenocereus pruinosus*. Las flores visitadas por los polinizadores nocturnos produjeron un mayor número de semillas viables por fruto. El 90% de las semillas de *N. mezcalaensis* se debió a la polinización por murciélagos; en contraste los polinizadores diurnos produjeron una baja cantidad de semillas viables por fruto.

Casas et al. (1999) determinaron en tres poblaciones de *Stenocereus stellatus* (cultivada, silvestre aprovechada y silvestre) si la reproducción era por endocruzamiento, exocruzamiento o ambas, y si su sistema reproductivo se había modificado debido a la domesticación. Siguió la fenología de los cactus y realizaron experimentos de exclusión

en las flores para determinar los principales polinizadores y el sistema reproductivo de estos. Encontraron que *S. stellatus* es una especie autoincompatible y que la producción de frutos dependía de los polinizadores nocturnos (*L. curasoeae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana*). El tiempo de forrajeo de los murciélagos estuvo relacionado con la producción de néctar y la receptibilidad del estigma. La floración de las diferentes poblaciones era asincrónica, pero se sobrelapó en las tres. Las variedades cultivadas presentaron más ramificaciones, mayor número de frutos y flores por noche, y un período de floración más largo.

Eguiarte y Martínez del Río (1987) estudiaron algunos aspectos sobre la biología floral, patrones de forrajeo y efectividad de polinizadores de *Pseudobombax ellipticum* en el bosque tropical caducifolio de Morelos. Reportan que *Leptonycteris sanborni* fue el principal polinizador, seguido de *Choeronycteris mexicana* y *Glossophaga leachii*, presentando cargas mixtas de polen (*P. ellipticum* e *Ipomoea* sp.). Concluyen que los murciélagos son los polinizadores primarios en esa región.

Los estudios aquí descritos enfatizan la importancia de los murciélagos nectarívoros en los ecosistemas tropicales por su papel en la polinización, especialmente en hábitats secos. Sin embargo, un componente poco investigado es cómo puede afectar la estacionalidad de los bosques en la dieta y la abundancia de estos organismos.

Estudios poblacionales de nectarívoros

Una excepción de la carencia de investigaciones sobre como la estacionalidad afecta la abundancia de murciélagos son los trabajos realizados por Rojas-Martínez (1996) y Rojas-Martínez et al. (1999). Rojas-Martínez (1996) mediante muestreos de campo e investigación bibliográfica, evaluó si la disponibilidad de los recursos florales influía en la presencia anual, reproducción y distribución de tres especies de murciélagos nectarívoros (*L. curasoeae*, *L. nivalis* y *C. mexicana*) en el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Balsas. Encontró 19 especies de plantas reportadas con síndrome de quiropterofilia, de las cuales 10 fueron visitadas por *L. curasoeae* durante el año, principalmente de las familias Cactaceae, Agavaceae y Bombacaceae. Documentó que la floración y fructificación de algunas de estas plantas en el centro de México (matorral crassicaule y selva baja caducifolia) es asincrónica y proporciona recursos para los murciélagos durante todo el año permitiendo dos picos reproductivos en la

región uno de marzo-junio y otro de noviembre-diciembre. Propone una migración altitudinal más que latitudinal debido a la presencia anual de estas especies de murciélagos en el centro de México y la disponibilidad de recursos durante el año.

Rojas-Martínez et al. (1999) analizaron los patrones de migración latitudinal de *L. curasoae* utilizando una base de datos de las localidades de captura y reproducción, provenientes de información de 94 años, depositada en colecciones de museo. Los registros fueron integrados en un Sistema de Información Geográfica en el cual incluyeron también los recursos florales; usaron este sistema para crear una imagen de las áreas con registros de captura y tipo de vegetación que provee de recursos a *L. curasoae* en Norteamérica. Con el fin de verificar los registros de captura de museos y obtener más información, realizaron muestreos en el Valle de Tehuacán, el Desierto de Sonora y la Isla Pajarera en la Bahía de Chamela, Jalisco. Definieron la presencia temporal de este murciélago tomando en cuenta dos periodos estacionales, primavera-verano (21 marzo a 20 septiembre) y otoño-invierno (21 septiembre a 20 marzo); y la presencia espacial de acuerdo a tres rangos latitudinales: mayores a 29°N (los recursos existen en primavera-verano), entre 29° y 21°N (la disponibilidad de recursos puede ser continua) y menores a 21°N (los recursos florales están disponibles a lo largo del año). Encontraron que la presencia de los murciélagos a latitudes mayores de los 29°N es principalmente durante primavera-verano y los registros son escasos en otoño-invierno; en la zona transicional se presentan casi todo el año, y por debajo de los 21°N están presentes todo el año.

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y la Cuenca del Balsas muestrearon 3612 horas-noche-red a través del año. *L. curasoae* fue más abundante durante el período de primavera-verano en bosques de cactáceas columnares, y durante el invierno en el bosque tropical caducifolio, aunque en este último tuvieron una presencia anual continua. Capturaron hembras y machos reproductivos entre marzo y junio, y sólo machos reproductivos en otoño. Encontraron 34 especies de plantas que proporcionan recursos a los murciélagos, ya sea flores, frutos o ambos. En Sonora, el esfuerzo de muestreo fue de 432 horas-noche-red durante 8 noches, cuatro en primavera y cuatro en invierno. Capturaron sólo una hembra no reproductiva a principios de febrero y tres en marzo, dos de ellas preñadas. En Jalisco, muestrearon 165 horas-noche-red en tres noches durante la primavera, capturaron cinco

hembras (cuatro no reproductivas y una preñada) y 74 machos no reproductivos. Concluyen que existen dos poblaciones de *L. curasoae*: 1) la que migra latitudinalmente, arriba de los 29°N donde los recursos no son disponibles a lo largo del año; y 2) la residente, en latitudes menores de los 21°N, donde los recursos florales están presentes todo el año.

Estudios de nectarívoros en la región de Chamela, Jalisco

Las investigaciones realizadas en la zona de estudio han sido muy pocas. Ceballos y Miranda (1986) recopilaron información sobre los mamíferos de la región, basándose en observaciones de campo, revisión bibliográfica y consulta de la colección mastozoológica del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Documentaron que existen 33 especies de murciélagos incluyendo cinco nectarívoros en el área de Chamela, Jalisco.

Chemas (1995) realizó un estudio cuya finalidad fue definir y conocer algunos aspectos sobre la biología floral, sistema reproductivo y polinizadores de 12 especies del género *Ipomoea*. Menciona que de las 33 especies que visitaron las flores, solo dos (6.1%) fueron murciélagos, los cuales fueron capturados cerca de *I. ampullaceae*. Las flores de esta especie presentan síndrome de quiropterofilia. *Glossophaga* sp. fue el género observado con más frecuencia, y sólo observó un individuo de *Leptonycteris* sp.

Otro estudio comparó la abundancia y riqueza de los quirópteros a través del tiempo en dos hábitats diferentes en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (Chávez 1996). Documentó 15 especies de murciélagos pertenecientes a tres familias en un muestreo de 72 noches (36 en bosque tropical caducifolio y 36 en selva mediana) durante 18 meses. Concluyó que existe un mayor número de especies en el bosque tropical caducifolio que en la selva mediana, que el número de especies es mayor en los meses de abril, julio y octubre, y que la abundancia varía de un año a otro.

El único trabajo en la región de Chamela que se ha concentrado exclusivamente en una especie de nectarívoro, se realizó en la cueva de la Isla San Andrés en la Bahía de Chamela con *L. curasoae* (Ceballos et al. 1997). Realizaron nueve muestreos entre marzo de 1993 y febrero de 1994. Documentaron los cambios estacionales en el tamaño poblacional por estimación de murciélagos en cuadrantes), razón sexual (por medio de la captura de 10-

25 murciélagos) y dieta (utilizando la técnica de isótopos de carbón estable). Observaron que entre junio y septiembre el tamaño de la población empieza a incrementar cuando miles de murciélagos regresan a la cueva, llegando a un máximo de 75,000 individuos en noviembre. En diciembre se van y la población se reduce aproximadamente a 5,000-10,000 entre marzo y junio. Sugieren que la capacidad de carga del bosque para los murciélagos nectarívoros es más baja en la estación seca que en la húmeda. El número de machos en el refugio es mayor en marzo-abril (6:1), mayo-junio (10:1) y septiembre (6:1); esta proporción disminuye de octubre (3:1) a diciembre (1:1) y en febrero se presenta nuevamente el incremento de machos (9:1). Los machos estaban reproductivos a finales de la temporada lluviosa de octubre a diciembre. De las 32 hembras examinadas sólo encontraron tres reproductivas en febrero y marzo. En cuanto a la dieta, concluyen que es influenciada por la disponibilidad local de los recursos alimentándose principalmente de plantas C3 durante todo el año; sugieren que no se alimentan fuertemente de cactáceas y agaváceas en esta región. Aunque este trabajo preliminar provee información de uno de los nectarívoros en la región, las muestras fueron relativamente pequeñas para calcular la razón sexual y la información de dieta fue deducida por la técnica de isótopos de carbón estable. Concluyen que falta información más específica sobre la dieta de estos nectarívoros en la región de Chamela.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Debido a la importancia que tienen los murciélagos nectarívoros en la polinización y entrecruzamiento genético de muchas plantas del bosque tropical caducifolio y a la carencia de estudios en la región de Chamela donde aborden la abundancia de los nectarívoros, la utilización y disponibilidad de los recursos durante una temporada larga, se plantearon los siguientes objetivos:

1. Estimar los cambios en la abundancia de los murciélagos nectarívoros durante un año.
2. Relacionar el período de reproducción de los nectarívoros con la disponibilidad de los recursos florales.
3. Documentar los cambios en el uso de recursos florales de los murciélagos nectarívoros durante un año.

25 murciélagos) y dieta (utilizando la técnica de isótopos de carbón estable). Observaron que entre junio y septiembre el tamaño de la población empieza a incrementar cuando miles de murciélagos regresan a la cueva, llegando a un máximo de 75,000 individuos en noviembre. En diciembre se van y la población se reduce aproximadamente a 5,000-10,000 entre marzo y junio. Sugieren que la capacidad de carga del bosque para los murciélagos nectarívoros es más baja en la estación seca que en la húmeda. El número de machos en el refugio es mayor en marzo-abril (6:1), mayo-junio (10:1) y septiembre (6:1); esta proporción disminuye de octubre (3:1) a diciembre (1:1) y en febrero se presenta nuevamente el incremento de machos (9:1). Los machos estaban reproductivos a finales de la temporada lluviosa de octubre a diciembre. De las 32 hembras examinadas sólo encontraron tres reproductivas en febrero y marzo. En cuanto a la dieta, concluyen que es influenciada por la disponibilidad local de los recursos alimentándose principalmente de plantas C3 durante todo el año; sugieren que no se alimentan fuertemente de cactáceas y agavaceas en esta región. Aunque este trabajo preliminar provee información de uno de los nectarívoros en la región, las muestras fueron relativamente pequeñas para calcular la razón sexual y la información de dieta fue deducida por la técnica de isótopos de carbón estable. Concluyen que falta información más específica sobre la dieta de estos nectarívoros en la región de Chamela.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Debido a la importancia que tienen los murciélagos nectarívoros en la polinización y entrecruzamiento genético de muchas plantas del bosque tropical caducifolio y a la carencia de estudios en la región de Chamela donde aborden la abundancia de los nectarívoros, la utilización y disponibilidad de los recursos durante una temporada larga, se plantearon los siguientes objetivos:

1. Estimar los cambios en la abundancia de los murciélagos nectarívoros durante un año.
2. Relacionar el período de reproducción de los nectarívoros con la disponibilidad de los recursos florales.
3. Documentar los cambios en el uso de recursos florales de los murciélagos nectarívoros durante un año.

4. Estimar la disponibilidad de recursos florales durante un año en especies de plantas con síndrome de quiropterofilia en el área.

Ya que la estacionalidad en el bosque tropical caducifolio es muy marcada, se plantearon las siguientes hipótesis:

1. Que la abundancia de los murciélagos nectarívoros disminuya y/o cambien su dieta durante las temporadas de pocos recursos.
2. Que la abundancia de *G. soricina* sea más constante durante el año ya que es generalista, mientras que la de *L. curasoae* varíe debido a que es especialista de néctar y polen.
3. Que la época de reproducción de las hembras coincida con el período de mayor disponibilidad de recursos florales.
4. Que ambos murciélagos utilicen recursos florales semejantes, aunque las especies de plantas consumidas cambien a través del año según la disponibilidad.
5. Que los picos de disponibilidad de recursos florales para los nectarívoros coincidan con los picos de floración reportados para el bosque tropical caducifolio de esta región, uno durante el principio de las lluvias en junio-julio y otro en octubre a finales de las lluvias.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala ubicada en la costa oeste de Jalisco, México, entre los 19°22'-19°35' latitud Norte y 104°56'-105°03' longitud Oeste y en una cueva en la Isla Don Panchito, entre las Islas San Andrés y Cocinas a los 19°32' latitud Norte y 105°05' longitud Oeste (INEGI 1998; Fig. 1). La reserva tiene una extensión de 13,142 ha, de las cuales 3,300 están bajo la dirección del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México en la Estación de Biología Chamela (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Se distinguen siete tipos de vegetación en la región, de los cuales dos se presentan en la estación: bosque tropical caducifolio o selva baja caducifolia y bosque tropical semidecídulo o selva mediana. Además de estos hábitats, en el resto de la reserva hay áreas de costa, vegetación riparia, manglar, matorral espinoso y palmar (Lott 1993). El hábitat más común en

4. Estimar la disponibilidad de recursos florales durante un año en especies de plantas con síndrome de quiropterofilia en el área.

Ya que la estacionalidad en el bosque tropical caducifolio es muy marcada, se plantearon las siguientes hipótesis:

1. Que la abundancia de los murciélagos nectarívoros disminuya y/o cambien su dieta durante las temporadas de pocos recursos.
2. Que la abundancia de *G. soricina* sea más constante durante el año ya que es generalista, mientras que la de *L. curasoae* varíe debido a que es especialista de néctar y polen.
3. Que la época de reproducción de las hembras coincida con el período de mayor disponibilidad de recursos florales.
4. Que ambos murciélagos utilicen recursos florales semejantes, aunque las especies de plantas consumidas cambien a través del año según la disponibilidad.
5. Que los picos de disponibilidad de recursos florales para los nectarívoros coincidan con los picos de floración reportados para el bosque tropical caducifolio de esta región, uno durante el principio de las lluvias en junio-julio y otro en octubre a finales de las lluvias.

MÉTODOS

Área de estudio

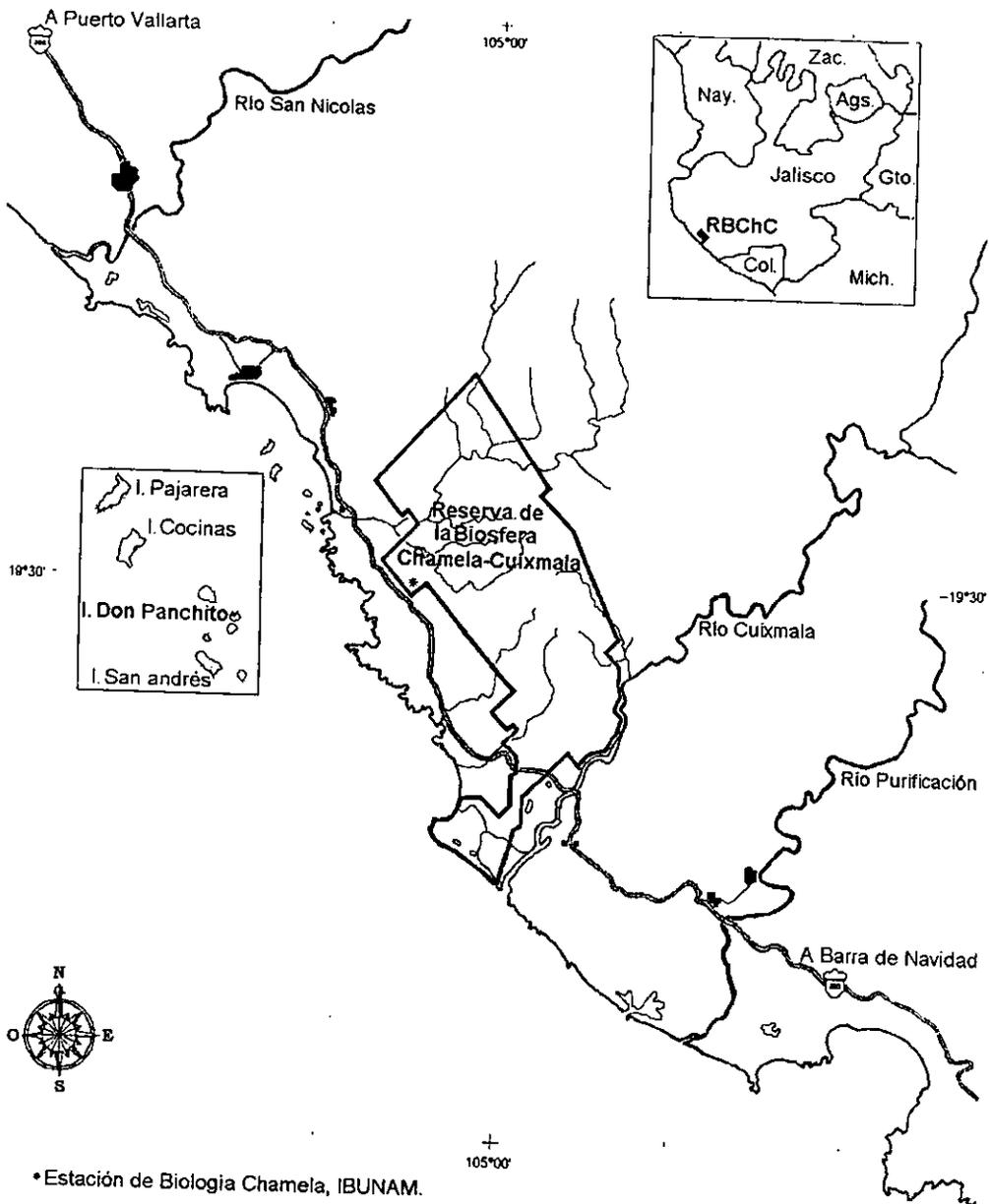
El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala ubicada en la costa oeste de Jalisco, México, entre los 19°22'-19°35' latitud Norte y 104°56'-105°03' longitud Oeste y en una cueva en la Isla Don Panchito, entre las Islas San Andrés y Cocinas a los 19°32' latitud Norte y 105°05' longitud Oeste (INEGI 1998; Fig. 1). La reserva tiene una extensión de 13,142 ha, de las cuales 3,300 están bajo la dirección del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México en la Estación de Biología Chamela (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Se distinguen siete tipos de vegetación en la región, de los cuales dos se presentan en la estación: bosque tropical caducifolio o selva baja caducifolia y bosque tropical semideciduo o selva mediana. Además de estos hábitats, en el resto de la reserva hay áreas de costa, vegetación riparia, manglar, matorral espinoso y palmar (Lott 1993). El hábitat más común en

el área es el bosque tropical caducifolio, el cual se caracteriza por la alta densidad de plantas en el sotobosque y por la pérdida de las hojas en la mayoría de las especies (95%) durante la temporada seca. Los árboles miden menos de 50 cm (dap), tienen una altura de 8 a 15 m y sólo se presenta un estrato arbóreo con las copas poco densas y muy abiertas.

Algunas de las familias más representativas de este hábitat son: Leguminosae, Euphorbiaceae, Compositae, Gramineae y Convolvulaceae; y algunas de las especies más comunes *Caesalpinia eriostachys*, *Amphypterigium adstringens*, *Jatropha malacophylla*, *J. standleyi*, *Bursera* spp. y *Croton* spp.. La zona tiene una topografía de lomeríos con planicies y cañadas a una altitud desde el nivel del mar hasta los 400 msnm (Bullock 1988; Gómez-Pompa y Dirzo 1995; Lott 1993; Rzedowski 1994).

La región presenta una marcada estacionalidad, con un período de lluvias concentrado de junio a octubre y uno largo de sequía de noviembre a mayo. La precipitación media anual es de 707 mm (1977-1988), y presenta fluctuaciones de 400 - 1000 mm en los años secos y húmedos, respectivamente. El clima del área es el más seco de los cálidos subhúmedos con una temperatura media anual de 24.9° C y en el mes más frío 18°C (Bullock 1986, 1988).



• Estación de Biología Chamela, IBUNAM.

Fig. 1. Ubicación de la Reserva de la Biosfera Chamela Cuixmala.
 Fuente: Carta Topográfica Manzanillo, Colima y Jalisco. 1:250,000 (INEGI 1998).

Especies de estudio

En la región de Chamela se encuentran cinco nectarívoros (Ceballos y Miranda 1986, Arita y Santos del Prado 1999):

1. *Choeroniscus godmani*—Solamente se ha colectado un individuo en el área y su abundancia en México es escasa.
2. *Glossophaga commissarisi* —Se han capturado pocos ejemplares en Chamela, pero es muy abundante en otros hábitats de México.
3. *Glossophaga soricina*—Es una de las especies más abundantes en la zona y en México.
4. *Musonycteris harrisoni*—Es endémico de México y reconocido como una especie amenazada (NOM-ECOL-059-1994). Su distribución está restringida a Jalisco, Colima, Michoacán y Guerrero (Medellín et al. 1997).
5. *Leptonycteris curasoae*—Es abundante en la región, principalmente por la colonia grande que existe en la Isla San Andrés cerca de Chamela. A pesar de que es abundante en varias zonas de México durante ciertas épocas del año, está categorizada como una especie amenazada (NOM-ECOL-059-1994).

Aunque existe la posibilidad de capturar todas estas especies, el estudio se enfoca en los dos nectarívoros más comunes de la región, *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae*.

G. soricina presenta una distribución muy amplia, desde Sonora y Tamaulipas en México hasta el sur de Perú, sureste de Brasil y norte de Argentina (Reid 1997). Se encuentra en elevaciones bajas en el centro y oeste de México (Arita 1991). Individuos de esta especie pesan de 8.8-10.5 g y la longitud del antebrazo mide de 34.4 a 36.5 mm en las diferentes subespecies (Álvarez et al. 1991). Son de color pardo grisáceo, presentan el rostro alargado y una lengua protáctil. Sus alas anchas y convexas, les permiten hacer movimientos lentos a través de la vegetación, teniendo la capacidad de revolotear durante algunos momentos cuando se alimentan (Howell 1991). Son gregarios, se refugian en cuevas, túneles, alcantarillas y huecos de árboles (Fischer 1992; Heithaus et al. 1975; Horner et al. 1998; Nowak 1991; Villa 1966). Es omnívoro y su dieta varía estacionalmente dependiendo de la disponibilidad de los recursos; se alimentan de néctar, polen, frutos e insectos (Álvarez y González-Quintero 1970; Fleming et al. 1972; Quiroz et al. 1983). Generalmente forrajean

solos y se ha documentado en Costa Rica que se desplazan al menos 3 km por noche en busca de alimento (Fleming et al. 1972). Tienen un patrón reproductivo poliestro bimodal presentando dos picos de nacimientos al año (Febrero-Marzo y Junio-Julio), con una cría por parto (Fleming et al. 1972).

L. curasoe se distribuye desde Arizona, EUA, hasta Honduras, El Salvador, norte de Venezuela y Colombia e islas adyacentes (Reid 1997). Pesar entre 18-30 gr y la longitud del antebrazo varía de 46-57 mm (Nowak 1991). Varios estudios han descrito que realizan largas migraciones (Arita 1991, Wilkinson y Fleming 1996), determinadas por la floración secuencial de algunas plantas que consumen (Cockrum 1991; Howell 1979), principalmente de las familias Cactaceae y Agavaceae (Fleming et al. 1993). Se han propuesto dos corredores migratorios, uno por la Costa del Pacífico y otro por la Sierra Madre Occidental (Wilkinson y Fleming 1996). En contraste, otros autores (Rojas-Martínez et al. 1999; Rojas-Martínez 1996; Valiente-Banuet et al. 1996) han propuesto una migración altitudinal y la presencia de poblaciones residentes en el centro de México. La migración probablemente responde a requerimientos metabólicos (Fleming et al. 1996) y a la reproducción (Arita y Santos del Prado 1999). Se alimentan de néctar, polen y frutos, pero a veces ingieren insectos por accidente (Cockrum 1991; Nowak 1991; Quiroz et al. 1983). Forman grandes colonias de miles de individuos (Ceballos et al. 1997; Cockrum y Petryszyn 1991; Wilkinson y Fleming 1996) en cuevas, túneles y/o construcciones abandonadas (Nowak 1991; Villa 1966); por lo general perchan en áreas cálidas (Cockrum y Petryszyn 1991). Son más frecuentes en bosque tropical seco y bosque subtropical seco (Arita 1991). Se ha observado que forrajean de manera solitaria o en grupos (Fleming et al. 1996; Helversen 1993; Horner et al. 1998) de ambos sexos volando en círculos arriba de la planta y tomando turnos para bajar a alimentarse. Localizan las flores por visión y olfato, la agudeza e intensidad de su sonar esta reducida en comparación a otros Glossophaginae, debido a que es especialista en su alimentación (Howell 1974b, 1979). Llegan a desplazarse hasta cinco horas por noche, aproximadamente 100 km (Horner et al. 1998), transportando el polen distancias largas. Existen discrepancias en cuanto a su actividad reproductiva, unos mencionan que es poliestro bimodal, con una cría por parto (Rojas-Martínez 1996; Sánchez y Romero 1995); mientras que para otros es monoestro (Ceballos et al. 1997; Sánchez et al. 1996).

Muestreo de murciélagos

Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala

Se realizaron aproximadamente dos muestreos por semana durante un año (junio 1999 a junio del 2000) tomando en cuenta los ciclos de la luna y las lluvias. Con el fin de estimar la abundancia de los nectarívoros en la región, se seleccionaron dos áreas abiertas que los murciélagos utilizan como corredores y se colocaron tres redes de niebla de distintas longitudes dependiendo del espacio disponible en cada sitio (Fig. 2). Ambos lugares fueron muestreados cada dos semanas, las redes se abrían al atardecer antes de que anocheciera y permanecían así aproximadamente 4 horas (La Val 1970). La abundancia relativa de los murciélagos por noche se estimó dividiendo el número de individuos capturados entre los metros cuadrados de red multiplicados por las horas que permanecieron abiertas (murciélagos / m^2 red x hora). Con el fin de determinar si existían diferencias en la abundancia de nectarívoros a través de las estaciones se comparó este índice para la estación de lluvias (16 junio a 15 de octubre), post-lluvias (16 octubre-15 de febrero) y secas (16 de febrero a 15 de junio) utilizando la prueba Kruskal-Wallis (MINITAB 1996; Sokal y Rohlf 1997).

Con el fin de maximizar el número de nectarívoros capturados y coleccionar muestras de polen para determinar la utilización de recursos florales, se realizaron dos tipos de muestreo: 1) Colocando mensualmente una red de seis metros en posición de "L" en la entrada de los sitios de percha (alcantarillas) de *G. soricina*; y 2) colocando varias redes cerca de especies de plantas con flores quiropterofílicas. A los individuos capturados se les colectó una muestra de polen (aunque no fuera evidente) frotando el pelaje y membranas alares con un cubo pequeño de gelatina, glicerina y fucsina (Beattie 1971), y se mantuvieron en bolsas de algodón hasta el momento en que fueron procesados.



Fig. 2. Mapa de los senderos de la Estación de Biología Chamela.
 * Ubicación de los sitios para el muestreo de abundancia.

Isla Don Panchito

Con el fin de obtener más información acerca de la abundancia y dieta de *L. curasoae*, mensualmente se realizaron observaciones y muestreos de la población en la cueva en la Isla Don Panchito. Se estimaron los cambios relativos en la abundancia de *L. curasoae*, observando el área cubierta por ellos en relación con el área potencial de percha. Para esto, se reconocieron una bóveda principal y tres grietas, y en base a su tamaño se les asignó un porcentaje del área total de la cueva (Fig. 3).

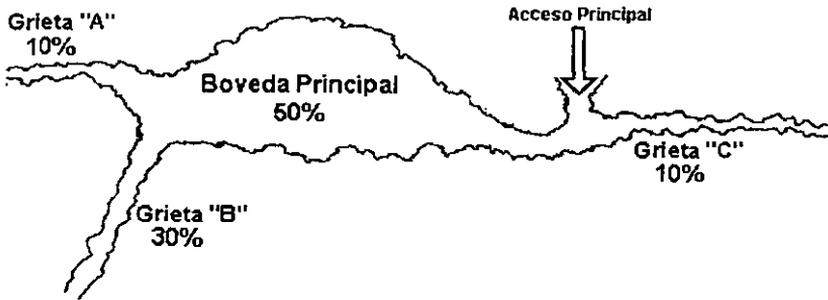


Fig. 3. Estructura de la cueva en la Isla Don Panchito, Bahía de Chamela, Jalisco.

Fuente de la Isla: Fotografía aérea 1:75,000 Zona E13-2-5 Línea 111 (INEGI, SINFA 1996).

Cada mes se calculó el porcentaje cubierto por *L. curasoe* en cada zona, con relación a que el 100% cubierto significaba que en toda el área potencial de percha había individuos de *L. curasoe*. Por otro lado, para documentar mensualmente la dieta, se colectaron aproximadamente 100 muestras de heces de los individuos perchados en la cueva, colocando plásticos sobre el piso. El procesamiento de las heces consistió en diluir la muestra en alcohol al 70%, hasta obtener una mezcla homogénea, la cual se colocaba en un portaobjetos junto con un cubito de gelatina, glicerina y fucsina (Beattie 1971). Por último, con el fin de calcular la razón sexual y registrar el estado reproductivo, se realizaron capturas mensuales de noviembre de 1999 a agosto del 2000. Se colocaron de dos a tres redes de niebla cerca del acceso principal de la cueva y permanecían abiertas aproximadamente dos horas y media. Se empleó una G de Heterogeneidad para determinar diferencias significativas en la proporción de sexos (Sokal y Rohlf 1997).

Obtención de datos

Los murciélagos capturados se identificaron hasta especie siguiendo la clave de Medellín et al. (1997) para México y la de Timm y La Val (1998) para Costa Rica. Posteriormente, se marcaron con un collar de plástico basado en un código de colores (modificado de Gannon 1993) y se le tomaron los siguientes datos: peso, longitud del antebrazo, sexo, edad y estado reproductivo. Solamente a los adultos se les colocó collar, ya que los juveniles están en crecimiento. La edad se determinó iluminando la superficie dorsal del ala extendida, observando el grado de osificación en la superficie ventral (Anthony 1988), los individuos con uniones abiertas fueron considerados como juveniles, con uniones recientemente fusionadas y pelaje característico de juveniles fueron clasificados como adultos jóvenes y con uniones fusionadas sin remanente de recién osificación como adultos. La condición reproductiva de las hembras se determinó por palpación abdominal y observación de pezones, se reconocieron cuatro categorías: 1) no reproductiva, 2) preñada palpable, probablemente esta condición sólo fue reconocida en los últimos meses del período de gestación, 3) lactante y 4) post-lactante (Racey 1988).

El análisis del polen y heces se realizó observando las preparaciones al microscopio, en las cuales se consideró como especie consumida aquella que presentaba tres o más granos de polen por laminilla (Heithaus et al. 1975). Para la identificación del polen se utilizó la colección de referencia de la Estación de Biología Chamela, la colección de polen recolectado de las flores reportadas con síndrome de quiropterofilia en el año de estudio, y la clave de Roubick y Moreno (1991) para Panamá.

Muestreo de fenología y hábitat

Con el propósito de estimar la disponibilidad de los recursos potenciales para los murciélagos nectarívoros, se analizó la información de 23 especies de plantas que presentan flores con síndrome de quiropterofilia en la región. Se siguió la fenología durante el año de estudio a 18 especies y de las restantes se obtuvo información de literatura (Bullock y Solís-Magallanes 1990; Chemas 1995; Lemke 1984, 1985; Lott 1993) y del Herbario de la Estación de Biología Chamela; los datos se complementaron con el polen encontrado en los individuos de *G. soricina* y *L. curasoae*. Como mínimo, se marcaron cinco individuos reproductivos

(tomando en cuenta el diámetro y altura) de cada especie de planta (Frankie et al. 1974), los cuales eran revisados cada dos semanas para estimar la producción de flores por medio de observaciones directas. Con el fin de estimar la abundancia de flores disponibles a través del tiempo, se calculó subjetivamente el número total de flores por especie mediante las siguientes categorías: 1) uno a 99 flores por mes, 2) 100 a 999 flores por mes y 3) más de 1000 flores por mes.

Con el fin de proveer una estimación de la densidad de las especies de plantas quipropterofílicas, se realizaron recorridos en los senderos (transectos largos). Se cuantificó la presencia de individuos reproductivos a ambos lados de la vereda con una distancia de cinco metros a cada lado; en base al área total inspeccionada se calculó el número de individuos de cada especie por hectárea en los lugares donde se encuentran estas especies. Se le asignó una categoría subjetiva del uno al tres a la densidad de cada especie, en donde: 1) uno a 20 individuos por hectárea, 2) 21 a 99 individuos por hectárea y 3) más de 100 individuos por hectárea.

Por último, se combinó la información de densidad y floración de las 23 especies, para calcular un índice de disponibilidad por mes. Este índice se obtuvo sumando los valores resultantes de multiplicar las categorías asignadas para densidad y cantidad de flores por cada especie / mes.

RESULTADOS

Se muestrearon 105 noches, de las cuales 60 fueron en corredores para los muestreos de abundancia haciendo un total de 4,180.8 m² red, 183 horas y 554 horas red. Se capturaron 1309 nectarívoros, de los cuales 774 fueron *Leptonycteris curasoae*, 529 *Glossophaga soricina*, cuatro *Choeroniscus godmani* y dos *Musonycteris harrisoni*. La única especie de nectarívoro reportada en la región que no se capturó fue *Glossophaga commissarisi*.

Abundancia

El patrón de abundancia de los nectarívoros depende de la especie. El nectarívoro que tuvo una presencia constante durante los muestreos de abundancia fue *G. soricina*, el

cual fue capturado durante todo el año de estudio. La abundancia relativa (murciélagos / m² de red x hora) se analizó únicamente para *G. soricina*, ya que no se tuvieron datos suficientes de las otras especies. *G. soricina* mostró diferencias significativas entre las estaciones, siendo más abundante en lluvias (Kruskal-Wallis, H=6.69, g.l. 2, p=0.035; Fig. 4).

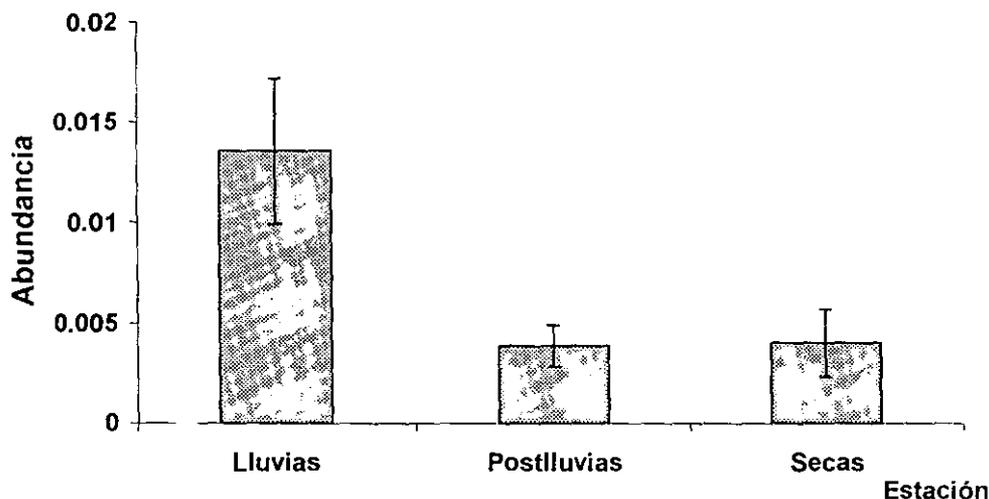


Fig. 4. Abundancia relativa (murciélagos / m² de red x hora) de *G. soricina* en las diferentes estaciones (±EE) (Kruskal-Wallis, H=6.69, g.l. 2, p=0.035).

A pesar de que no se capturaron muchos *L. curasoae* durante los muestreos de abundancia, estuvieron presentes todo el año en la cueva de la Isla Don Panchito, presentando cambios en su abundancia. Se estimó que en noviembre y diciembre la cueva presentó el 100% de cobertura en las áreas potenciales de percha y empezó a disminuir a partir de enero (80%), febrero (50%), marzo (30%), abril (20%), mayo (10%), junio (5%), julio (5%) y menos del 1% de cobertura en agosto. La última vez que se visitó la cueva, fue el dos de septiembre, sólo 15 días después del muestreo de agosto y se observó que el número de *L. curasoae* había incrementado notablemente, aproximadamente un 60% en las áreas potenciales de percha (Fig. 5). En los meses que se observaron pocos individuos de *L. curasoae*, se encontraron *Pteronotus parnelli* preñadas (junio), con crías (julio) y juveniles agosto). Las especies con las que *L. curasoae* comparte el refugio son: *P. parnelli*, *P. personatus*, *P. davyi* y *Mormoops megalophylla*. Se capturaron tres individuos de *G. soricina*

en la Isla Don Panchito, dos juveniles en junio y un adulto joven en julio, los cuales se ignora si provienen del continente o si comparten el refugio con las demás especies.

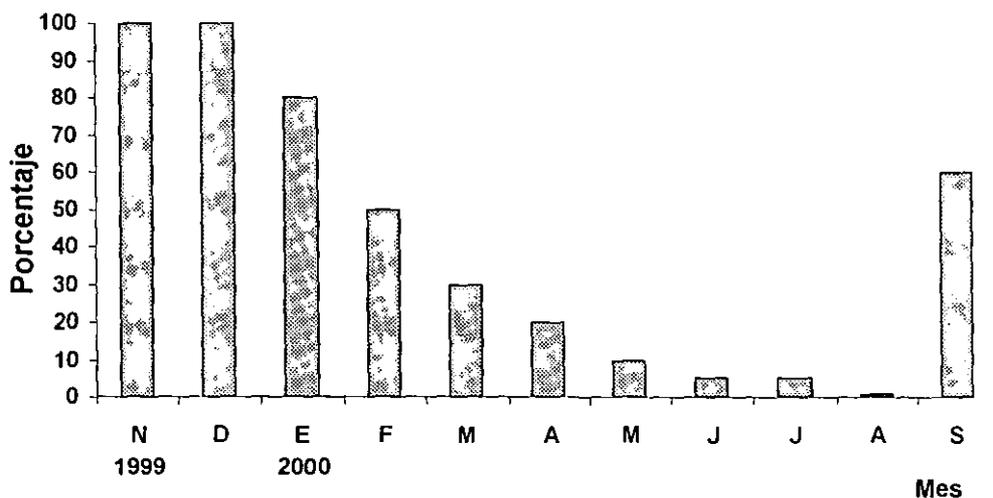


Fig. 5. Porcentaje estimado de la población de *L. curasoae* en el refugio de la Isla Don Panchito (basado en el área de percha cubierto por la especie).

Debido a las pocas capturas de *C. godmani* y *M. harrisoni* sólo se reportan los meses y lugares en que fueron encontrados. Se capturaron cuatro individuos de *C. godmani* enfrente de flores, tres de ellos en *Crescentia alata* (julio, mayo y junio) y uno en *Ceiba aesculifolia* (mayo). Los dos individuos de *M. harrisoni* fueron capturados en agosto y febrero en corredores.

Proporción de sexos

Durante todo el año se capturaron significativamente más hembras (303) que machos (220) de *G. soricina* ($G_{Total}= 40.34$, g.l. 3, $p<0.001$). Se encontraron diferencias en la proporción de hembras a machos entre las estaciones. En lluvias y postlluvias hubo significativamente más hembras y en secas significativamente más machos ($G_{Heterogeneidad}= 7.11$, g.l. 2, $p<0.001$; Fig. 6).

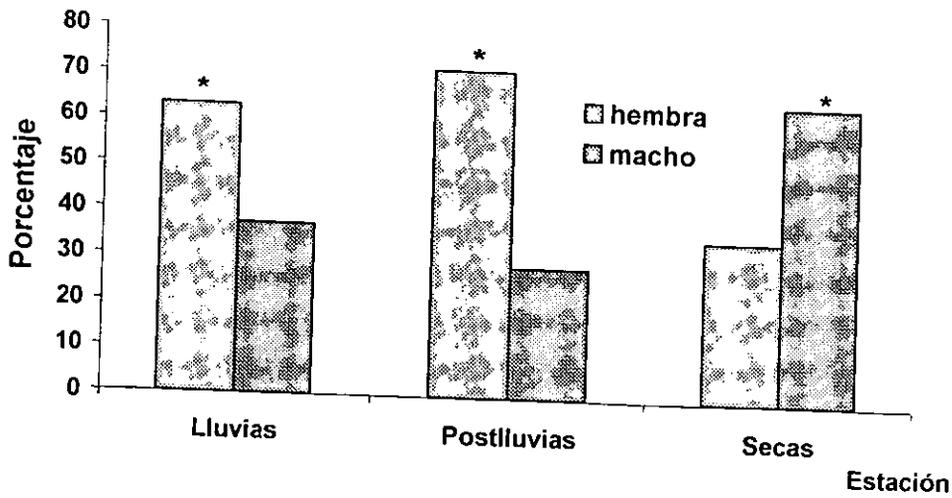


Fig. 6. Porcentaje de hembras y machos de *G. soricina* por estación. * Diferencias significativas en las estaciones.

En contraste con *G. soricina*, *L. curasoe* presentó significativamente más machos (494) que hembras (227) durante el año ($G_{\text{Total}} = 237.82$, g.l. 3, $p < 0.001$), encontrándose diferencias significativas en la proporción hembra a macho por mes a través del año en el refugio de la Isla Don Panchito ($G_{\text{Heterogeneidad}} = 164.42$, g.l. 2, $p < 0.001$). Se capturaron hembras y machos simultáneamente de noviembre a mayo y julio, mientras que en junio sólo se encontraron machos. La proporción de machos a hembras fue significativamente mayor en diciembre y de febrero a julio (Fig. 7).

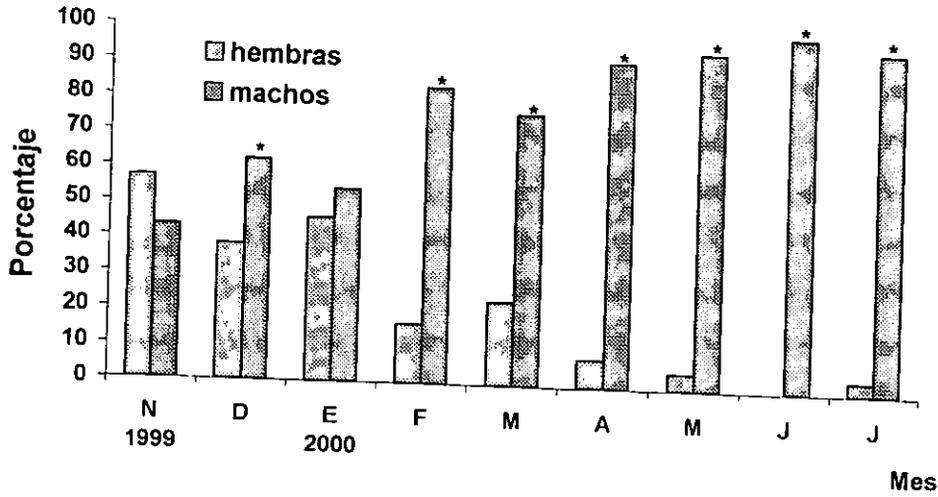


Fig. 7. Porcentaje de hembras y machos de *L. curasoe* por mes. * Diferencias significativas en los meses con la prueba G de heterogeneidad.

Reproducción

Las hembras adultas de *G. soricina* presentaron actividad reproductiva durante ocho meses. De las hembras adultas capturadas (N = 285), el 78% no estaban reproductivas, el 11% estaban preñadas, el 6% lactantes y el 5% postlactantes. Las hembras se encontraban preñadas en septiembre-octubre y marzo-abril; lactantes en junio, julio, enero y abril; y postlactantes en julio, noviembre-enero, abril y junio (Fig. 8). Se capturaron ocho juveniles en junio, uno en agosto y uno en marzo.

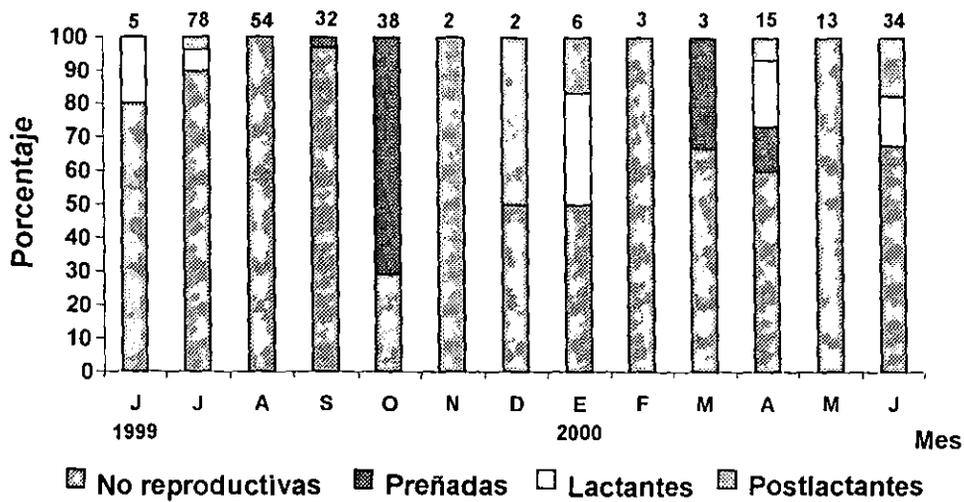


Fig. 8. Porcentaje de la condición reproductiva en hembras adultas de *G. soricina* por mes.

Se capturaron un total de 232 hembras adultas de *L. curasoae* en la cueva, de las cuales solamente seis presentaron actividad reproductiva. Se encontraron dos preñadas en diciembre y tres preñadas en marzo, y una lactante en enero. En enero también se capturaron 117 juveniles en la cueva. Del total de machos adultos (n= 338), el 30% fueron reproductivos en noviembre, diciembre y mayo. Además se observó comportamiento de apareamiento en el refugio en noviembre y diciembre.

Uso de recursos florales

Durante el año de estudio, se les tomó muestra de polen a 430 individuos de *G. soricina* mediante la técnica de Beattie (1971), de los cuales el 52% presentó polen. De *L. curasoae* se colectaron un total de 1028 muestras de heces en la cueva, entre octubre y julio, de las cuales el 99% tenían polen. De los individuos de *G. soricina* el 74% portaba polen de una especie de planta, 19% de dos especies y 8% de tres. En contraste, para *L. curasoae* sólo el 17% presentó polen de una especie, 22% de dos especies, 15% de tres especie, y el porcentaje restante consumieron de cuatro a 12 especies. De noviembre a enero hubo heces que contenían polen de entre 10 y 12 especies de plantas.

El promedio anual de las especies de plantas utilizadas por *G. soricina* fue de una a tres especies y mostró diferencias significativas a través de los meses (Kruskal-Wallis, $H=42.92$, g.l.12, $p<0.001$). En contraste, el promedio anual de las especies de plantas utilizadas por *L. curasoe* fue cuatro y hubo diferencias significativas a través de los meses (Kruskal-Wallis, $H=630.68$, g.l. 9, $p<0.001$, Fig. 9).

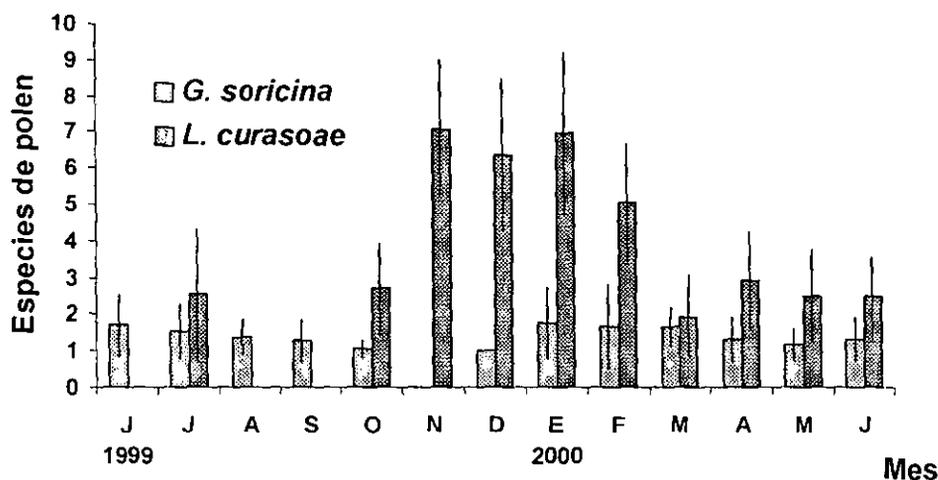


Fig. 9. Promedio de las especies de plantas utilizadas por *G. soricina* y *L. curasoe* por mes durante el año (+DE).

Los recursos florales utilizados por *G. soricina* durante el año de estudio fueron calculados obteniendo los porcentajes mensuales de todas las especies de plantas encontradas en cada preparación. En junio presentaron *Ceiba aesculifolia* (33.3%), alguna especie de la familia Cactaceae (29.17%) y *Helicteres baruensis* (20.83%); en diciembre *Ahuina unguata* e *Ipomoea ampullaceae* (50%); en enero *Ceiba pentandra*, *Combretum rinosum* e *I. ampullaceae* (25%); en febrero *C. pentandra*, *C. farinosum* y *Pseudobombax ellipticum* (28.57%); en marzo *Ceiba grandiflora* (66.6%) y *C. farinosum* (33.3%); y en mayo *C. aesculifolia* (62%) (Tabla 1). La mayoría de las muestras no presentaron polen de julio a noviembre y abril. En las heces, se observó pulpa de *Guapira macrocarpa* (Nyctaginaceae) en julio y semillas de *Ficus* sp. (Moraceae) en agosto.

El análisis de los recursos florales utilizados por mes por *L. curasoeae* se realizó sólo con el polen principal de cada preparación (la especie de la cual se presentaban más granos de polen). Principalmente consumieron *Bahinia pauletia* en octubre (73.91%) y noviembre (61.9%); *C. grandiflora* en diciembre (47.57%); *C. pentandra* en enero (57.25%); *P. ellipticum* en febrero (96.15%) y marzo (91.94%); *C. aesculifolia* en abril (84.69%) y mayo (64.22%); y de dos a tres especies de la familia Cactaceae, posiblemente en junio *Stenocereus standleyi* (64.22%) y julio *S. chrysocarpus* (67.9%) (Tabla 1). En junio (10%) y julio (35%) se encontraron semillas de *Stenocereus* sp. en las heces.

Tabla 1. Recursos florales utilizados por *G. soricina* (G) y *L. curasoeae* (L) en la región de Chamela.

Polen más común en la mayoría de las muestras del mes.

Familia	Especie / Mes	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M
Agavaceae	<i>Agave colimana</i>						L	L	L				
Maranthaceae		L		G							G		
Conjoniaceae	<i>Crescentia alata</i>	G L	G L	G	G	G							G
Mombacaceae	<i>Ceiba aesculifolia</i>	G*L	G L	G	G							L*	G*L*
	<i>Ceiba grandiflora</i>						L	L*	G L		G*	G L	
	<i>Ceiba pentandra</i>								G*L*	G*			
	<i>Pseudobombax ellipticum</i>								L	G*L*	L*	G L	G
Caesalpinaceae	<i>Bahuinia pauletia</i>	G	L			L*	L*	L					
	<i>Bahuinia unguata</i>						L	G*L	L				
Cactaceae**		G*L*	G L*	G			L			L	L	L	G
Capparidaceae**												G	
Combretaceae	<i>Combretum farinosum</i>			G	G				G*L	G*	G	L	
Convolvulaceae	<i>Ipomoea ampullaceae</i>						L	G*L	G*L			L	
Cucurbitaceae	<i>Cucurbita argyrosperma</i>						L						
Simosaceae	<i>Calliandra formosa</i>						L						
	<i>Inga vera</i>										L	L*	
Floraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>						L						
Helicteraceae	<i>Helicteres baruensis</i>	G	G	G	G	G L	L	L					
No identificados	Morfotipo 1												G
	Morfotipo 2												L
	Morfotipo 3						L						
	Morfotipo 4	G											
	Morfotipo 5		L										
	Morfotipo 6	L											
	Morfotipo 7	L									L		
Total		G	G*L	G*	G*	G*	G*		G	G		G*	G
Total	<i>G. soricina</i>	79	74	50	76	43	3	2	5	4	6	37	51
	<i>L. curasoeae</i>	94	91	-	-	22	125	100	125	77	199	94	101

Las posibles especies para la familia Cactaceae son: *Stenocereus standleyi* en junio, *S. chrysocarpus* en julio, agosto y noviembre, y *Pachycereus pecten aboriginum* de febrero a mayo; y para la familia Capparidaceae son: *Comme spinosa* y *Crataeva tapia*.

Disponibilidad de Recursos

En la zona se encontraron 23 especies de plantas con síndrome de quiropterofilia, de las cuales, a 18 (130 individuos) se les siguió la fenología. Las familias mejor representadas fueron Cactaceae (cinco especies) y Bombacaceae (cuatro), el resto está comprendido por una o dos especies por familia. Las especies que presentan un período de floración extenso fueron *C. farinosum* todo el año y *H. baruensis*, la cual florece ocho meses (Tabla 2).

Tabla 2. Especies con síndrome de quiropterofilia en la región de Chamela.

Especie / Mes	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J
<i>Combretum farinosum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cephalocereus purpusii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Acanthocereus occidentalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cleome spinosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Crataeva tapia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Crescentia alata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stenocereus chrysocarpus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Helicteres baruensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Agave angustifolia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cucurbita argirosperma*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Calliandra formosa*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bahinia pauletia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Brosimum alicastrum*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Agave colimana</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bahinia unguolata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Zeiba grandiflora</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Comoea ampullacea*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Zeiba pentandra</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chrycereus pecten-aboriginum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Albizia occidentalis*</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Zeiba aesculifolia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stenocereus standleyi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Especies de las que se obtuvo información de literatura (Bullock y Solís-Magallanes 1990; Lott 1993) y del herbario de la Estación de Biología Chamela.

La densidad de las especies quiropterofilicas en la zona varía desde 10 individuos por hectárea como en *C. farinosum*, *Stenocereus chrysocarpus* y *B. unguolata*, hasta 160 como en *H. baruensis*. Se observó que algunas especies se distribuyen en manchones (*Agave* spp., *H. baruensis*, *B. pauletia* y *B. unguolata*), otras se restringen a los cauces de los arroyos (*C.*

aesculifolia y *C. alata*), y otras están en todo el bosque (Cactaceae). De igual forma la cantidad de flores producidas por especie es muy variable, existen algunas Cactáceas que presentan menos de 100 flores por mes y especies como *C. pentandra* y *C. alata* con una floración masiva de hasta 1000 flores por mes.

Debido a lo anterior, se calculó un índice de disponibilidad. El número de especies con flor por mes presentaron un patrón semejante al del índice de disponibilidad. Mediante el índice se observaron dos picos en la disponibilidad de recursos, uno de octubre-enero y otro de junio-julio. El máximo número de especies con flor fue en noviembre (11) y el mínimo en agosto y septiembre con cinco especies (Fig. 10).

La mayoría de las flores visitadas por *G. soricina* y *L. curasoae* en la región presentaron las siguientes características: colores pálidos, olor fuerte y forma de campana o cepillo. La forma de vida predominante fueron arboles que se presentan en vegetación primaria.

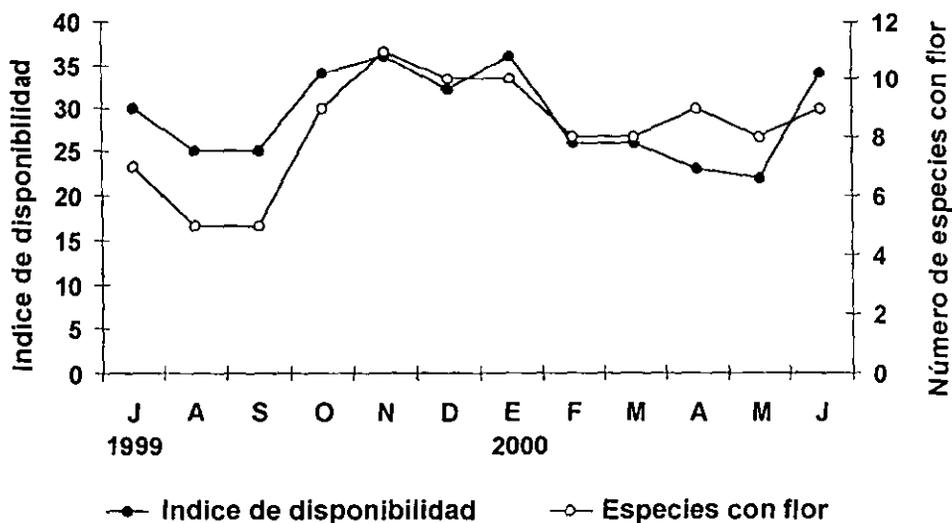


Fig. 10. Disponibilidad de recursos florales para *G. soricina* y *L. curasoae* en la región a lo largo del año de estudio.

DISCUSIÓN

Abundancia

La hipótesis planteada sobre la presencia constante durante un año de *G. soricina* en la región, debido a que es más generalista al utilizar los recursos florales (se alimentan de varias especies de plantas con flor y cuando hay poco recurso cambian su dieta) no fue apoyada debido a que la especie mostró una variación estacional (Fig. 4). Contrariamente a lo esperado, al parecer la abundancia no está influenciada por la disponibilidad de recursos florales en la zona.

La abundancia fue significativamente mayor en lluvias que en las otras dos estaciones, a pesar de que en lluvias no se obtuvo el mayor índice de disponibilidad de flores, sino en postlluvias. Debido a que esta especie es omnívora y no depende tanto del néctar y polen (Álvarez y González-Quintero 1970; Carvalho 1961; Fleming et al. 1972; Gardner 1977; Heithaus et al. 1975; Quiroz et al. 1983), se propone que en la región de Chamela incluyen en su dieta más frutos e insectos durante la época de lluvias; esto se sustenta con los picos de fructificación (Bullock y Solís-Magallanes 1990; Heithaus et al. 1975; Rojas-Martínez 1996) y abundancia de insectos (Beutelspacher 1981; Morón et al. 1988; Noguera et al. 1988; Ramírez-Bautista 1995) reportados para la estación lluviosa en bosque tropical caducifolio. Posiblemente los murciélagos estén moviéndose a otros tipos de vegetación cercanos al bosque tropical caducifolio donde haya mayor disponibilidad de alimento en las épocas en las que esta es baja en el área de estudio. No existen trabajos en bosque tropical caducifolio en donde se haya realizado un monitoreo anual de la abundancia de *G. soricina* como para tener una idea de los movimientos que realiza esta especie, esta investigación es uno de las primeras que documenta sobre la abundancia anual de esta especie en este tipo de hábitat.

L. curasoae estuvo presente todo el año en la cueva de la Isla Don Panchito. Se esperaba que su abundancia disminuyera durante las temporadas de poco recurso debido a que es especialista de néctar, esto concuerda con lo encontrado en este estudio. La menor disponibilidad de flores quiropterofílicas se registró en febrero-agosto y la mayor en octubre-enero. Al parecer la abundancia de esta especie coincide con el pico de disponibilidad de flores en octubre-enero debido a que principalmente depende del néctar y polen (Álvarez y González-Quintero 1970; Fleming et al. 1993; Hayward y Cockrum 1971; Howell 1974a;

Howell 1979; Quiroz et al. 1983). La población empezó a incrementar en septiembre, cuando en el área se presentó un bajo índice de disponibilidad. Se sugiere que ante la escasez de flores en el área cerca de la isla, se trasladan a sitios donde los recursos sean abundantes para alimentarse, ya que tienen la capacidad de desplazarse hasta 100 km por noche (Horner et al. 1998).

Se propone que ante la presencia de recursos florales durante todo el año en la región de Chamela (Fig. 10), la población residente de *L. curacaoe* podría mantenerse con los recursos disponibles que se encuentran en el área. Además, se sugiere que durante los meses con poco recurso existe menos competencia, ya que gran parte de los murciélagos no se encuentran en la región de Chamela y probablemente han migrado al norte (Cockrum 1991; Fleming et al. 1993; Wilkinson y Fleming 1996) o al centro del país (Rojas-Martínez 1996; Rojas-Martínez et al. 1999; Valiente-Banuet et al. 1996).

Reproducción y razón sexual

Algunos trabajos han planteado la posible relación entre la disponibilidad de recursos y la reproducción de los murciélagos (Heithaus et al. 1975; Petit 1997; Rojas-Martínez 1996). En este estudio se planteó la hipótesis que el período reproductivo de las hembras coincide con la mayor disponibilidad de recursos florales. La reproducción de *G. soricina* en septiembre-octubre (lluvias), coincide con un pico de disponibilidad de flores (octubre), mientras que el otro período reproductivo se presentó en marzo-abril (secas), donde la disponibilidad fue muy baja. A pesar de que hubo hembras reproductivas durante la sequía, el número fue muy bajo (n=6) en comparación con las lluvias (n=34), lo cual indica que la principal época de reproducción coincide con la mayor abundancia de recursos florales. *G. soricina* experimenta dos picos de reproducción al año, esta observación concuerda con otros estudios que han identificado a *Glossophaga* spp. como una especie poliestra estacional (Cockrum 1955) o poliestra bimodal (Fleming 1972; Heithaus et al. 1975, 1985; Ruiz et al. 1997).

El hecho de que se capturaron significativamente más hembras que machos en lluvias postlluvias de *G. soricina*, puede deberse a que estas temporadas les brinden recursos suficientes a las hembras para cubrir los costos energéticos de gestación y lactancia (Quiroz

et al. 1983). En contraste, en secas hubo significativamente más machos que hembras y de las hembras adultas que se encontraban en la región, la mayoría no estaban reproductivas (Fig. 8). Una posible explicación para esta observación, pudiera ser que las hembras reproductivas durante la estación seca se van a sitios donde el alimento sea más abundante. Con respecto a las reproductivas que se quedan en el área, como la abundancia de los murciélagos es baja, es posible que no exista tanta competencia por los recursos.

A pesar de que solo se observó actividad de apareamiento en octubre-diciembre en la población de *L. curasoae* en la cueva de la Isla Don Panchito, se capturaron hembras preñadas en diciembre y marzo lo cual indica que posiblemente experimenten dos épocas de reproducción en la región de Chamela. Nuestros resultados concuerdan con otros estudios, los cuales han planteado la posibilidad que *L. curasoae* presentan un patrón de poliestro bimodal (Quiroz et al. 1983; Rojas-Martínez 1996; Sánchez y Romero 1995). En contraste, Ceballos et al. (1997) mencionan que este murciélago presenta solo un período reproductivo en Chamela, teniendo a sus crías durante la primavera en el norte de su distribución. También se ha reportado un solo período reproductivo para *L. curasoae* en Puebla, encontrando hembras preñadas de agosto a noviembre con un pico de nacimientos en octubre y destete en enero (Sánchez et al. 1996).

Varios trabajos han documentado que *L. curasoae* realiza migraciones largas en busca de sitios más favorables para tener a sus crías (Arita y Santos del Prado 1999; Fleming et al. 1996; Fleming et al. 1993; Wilkinson y Fleming 1996), siguiendo los períodos de floración de las plantas que consume (Cockrum 1991; Fleming et al. 1993; Howell 1979). El período reproductivo de las hembras en la región de Chamela en diciembre, coincide con la mayor disponibilidad de recursos en el área, mientras que las de marzo, aunque no coinciden con una alta disponibilidad de flores, podrían presentar algo semejante a lo propuesto para *G. soricina*: como hay menos murciélagos, probablemente no exista competencia por recursos. Además se ha documentado que *L. curasoae* puede desplazarse hasta 100 km por noche (Horner et al. 1998) en busca de sitios con abundante recurso disponible para alimentarse.

Los únicos meses en que la proporción macho a hembra no fue significativamente mayor, fueron noviembre (que es cuando hay actividad reproductiva) y enero. En enero se capturaron 112 juveniles de ambos sexos en el refugio. La presencia de juveniles en enero

coincide con lo reportado para Guerrero (Álvarez y López-Vidal 1996) y Puebla (Sánchez et al. 1996). Como no se capturaron hembras preñadas ni lactantes en noviembre y sólo dos hembras preñadas en diciembre, es difícil explicar la presencia de los juveniles en enero. Una posible explicación es que provengan de otro refugio cerca de la zona y represente movimientos locales de *L. curasoae* residente.

Uso de recursos florales

Con los resultados obtenidos de ambas especies, se corroboró que utilizan recursos florales semejantes, los cuales cambian a lo largo del año. *G. soricina* presentó polen en el 52% de las muestras colectadas, el cual proviene de 18 especies de plantas (Tabla 1). Otro trabajo en bosque tropical caducifolio en Guerrero reporta que *G. soricina* consume 42 especies (Quiroz et al. 1983). La mayoría (74%) de los murciélagos presentaban polen de una especie de planta. Esto difiere con trabajos previos, donde se ha reportado que la mayoría de los individuos portaban cargas mixtas de polen (Heithaus et al. 1974, 1975; Lemke 1985).

La baja presencia de polen en *G. soricina* probablemente se deba a dos razones: 1) como es generalista, la alimentación varía estacionalmente dependiendo de la disponibilidad de recursos, a veces consumiendo pocos recursos florales (Heithaus et al. 1975), complementando su alimentación con frutas e insectos (Álvarez y González-Quintero 1970; Carvalho 1961; Fleming et al. 1972; Gardner 1977; Heithaus et al. 1975; Quiroz et al. 1983); y 2) que la colecta de polen fue del cuerpo y membranas alares, y que la mayoría de las muestras fueron colectadas en las primeras tres a cuatro horas después de oscurecer. Probablemente se hubieran encontrado más muestras con polen e identificado un mayor número de especies consumidas si los muestreos hubieran sido más tiempo o se hubieran colectado muestras de heces.

En contraste con *G. soricina*, *L. curasoae* consumió polen todo el año, principalmente de 24 especies de plantas (Tabla 1). Probablemente se debe a que depende más del néctar polen como recurso (Álvarez y González-Quintero 1970; Howell 1979; Quiroz et al. 1983). Varios trabajos han documentado la especialización de *L. curasoae* al alimentarse del polen de diversas especies de plantas. En un estudio en bosque tropical caducifolio en Guerrero

identificaron que su dieta llegó a estar conformada por 27 especies (Quiroz et al. 1983). Las cactáceas constituyeron uno de los principales recursos en junio y julio, contrariamente a lo reportado por Ceballos et al. (1997), el cual sugiere que no forman parte importante en la dieta de este murciélago en la región de Chamela.

En este trabajo se documenta que ambas especies de nectarívoros dependen gran parte del año de las flores proporcionadas por la familia Bombacaceae. *G. soricina* principalmente utilizó este recurso cinco meses, mientras que *L. curasoae* lo utilizó por seis meses. A pesar de que especies de la familia Bombacaceae han sido identificadas como recursos para murciélagos nectarívoros, este estudio es el primero que documenta la importancia de esta familia en la dieta de ambos murciélagos, ya que los miembros de la familia Bombacaceae les proveen recursos a los nectarívoros durante gran parte del año en la región.

Disponibilidad de recursos florales

Los picos de especies polinizadas por murciélagos se observaron de octubre a enero, y en junio y julio. Estos coinciden con lo reportado para el bosque tropical caducifolio de Chamela de junio-julio y septiembre-octubre (Bullock y Solís-Magallanes 1990). Las diferencias podrían deberse principalmente a las fluctuaciones anuales de precipitación y temperatura provocando cambios en la fenología de las especies de plantas. La época con un máximo de floración en bosque tropical caducifolio ocurre durante las secas (Bullock y Solís-Magallanes 1990; Frankie et al. 1974; Heithaus et al. 1975; Janzen 1967); en este trabajo se presentó en postlluvias, probablemente se trate de la misma estación que reportan los demás estudios, debido a que aquí se manejaron tres estaciones (generalmente reportan luvias y secas).

Por último, se encontró que la floración de las plantas polinizadas por murciélagos en el bosque tropical caducifolio de Chamela es estacional, y los recursos florales están presentes todo el año (Tabla 2), similar a lo reportado para Costa Rica (Heithaus et al. 1975). La mayor presencia de especies con flor ocurrió en noviembre (postlluvias) y la menor en agosto y septiembre (lluvias) (Fig. 10). Esta disponibilidad de flores durante todo el año, proporciona a los murciélagos suficiente recurso. Recientemente se reportó que a latitudes

menores de los 21° los recursos florales están disponibles a lo largo del año en los diferentes tipos de vegetación (Rojas-Martínez et al. 1999). De las especies estudiadas (Tabla 2), *Acanthocereus occidentalis* y *Brosimum alicastrum* no se encuentran reportados en literatura como especies con síndrome de quiropterofilia. *A. occidentalis* presenta las características del síndrome de quiropterofilia, aunque esta reportada como polinizada por esfingidos, y *B. alicastrum* esta reportado con síndrome de zoocoria.

CONCLUSIONES

- La estacionalidad de la zona de estudio afecta la producción de recursos, lo cual influye en la abundancia y actividad reproductiva de los murciélagos nectarívoros.
 - La abundancia de *G. soricina* fue mayor en lluvias (junio-octubre) y la de *L. curasoae* de octubre a enero (postlluvias), ambos estuvieron presentes en la región todo el año.
 - La abundancia de *G. soricina* no estuvo relacionada con la mayor disponibilidad de recursos florales en el área, a diferencia, *L. curasoae* fue más abundante durante el pico de disponibilidad de flores.
 - En la región *G. soricina* y *L. curasoae* presentaron un patrón reproductivo poliestro bimodal, para ambas especies, sólo un período estuvo relacionado con la mayor disponibilidad de recursos.
 - La razón sexual de *G. soricina* varió estacionalmente, en general hubo un mayor número de hembras a lo largo del año.
 - El refugio de la Isla Don Panchito se encuentra ocupado principalmente por machos de *L. curasoae* durante la mayor parte del año.
 - *G. soricina* se considera como generalista, ya que se alimentó de una menor variedad de flores y complementó su dieta con frutos y probablemente insectos.
 - *L. curasoae* es considerado como un especialista en consumir néctar y polen, ya que se alimentó de polen casi todo el año.
- G. soricina* consumió principalmente a lo largo del año especies de la familia Bombacaceae, Combretaceae y Convolvulaceae; mientras que *L. curasoae* principalmente especies de las familias Bombacaceae, Cactaceae y Caesalpinaceae.

menores de los 21° los recursos florales están disponibles a lo largo del año en los diferentes tipos de vegetación (Rojas-Martínez et al. 1999). De las especies estudiadas (Tabla 2), *Acanthocereus occidentalis* y *Brosimum alicastrum* no se encuentran reportados en literatura como especies con síndrome de quiropterofilia. *A. occidentalis* presenta las características del síndrome de quiropterofilia, aunque esta reportada como polinizada por esfingidos, y *B. alicastrum* esta reportado con síndrome de zoocoria.

CONCLUSIONES

- La estacionalidad de la zona de estudio afecta la producción de recursos, lo cual influye en la abundancia y actividad reproductiva de los murciélagos nectarívoros.
- La abundancia de *G. soricina* fue mayor en lluvias (junio-octubre) y la de *L. curasoae* de octubre a enero (postlluvias), ambos estuvieron presentes en la región todo el año.
- La abundancia de *G. soricina* no estuvo relacionada con la mayor disponibilidad de recursos florales en el área, a diferencia, *L. curasoae* fue más abundante durante el pico de disponibilidad de flores.
- En la región *G. soricina* y *L. curasoae* presentaron un patrón reproductivo poliestro bimodal, para ambas especies, sólo un periodo estuvo relacionado con la mayor disponibilidad de recursos.
- La razón sexual de *G. soricina* varió estacionalmente, en general hubo un mayor número de hembras a lo largo del año.
- El refugio de la Isla Don Panchito se encuentra ocupado principalmente por machos de *L. curasoae* durante la mayor parte del año.
- *G. soricina* se considera como generalista, ya que se alimentó de una menor variedad de flores y complementó su dieta con frutos y probablemente insectos.
- *L. curasoae* es considerado como un especialista en consumir néctar y polen, ya que se alimentó de polen casi todo el año.
- *G. soricina* consumio principalmente a lo largo del año especies de la familia Bombacaceae, Combretaceae y Convolvulaceae; mientras que *L. curasoae* principalmente especies de las familias Bombacaceae, Cactaceae y Caesalpinaceae.

- La familia Bombacaceae representa un recurso importante para *G. soricina* y *L. curasoe* durante gran parte del año.
- En la región de Chamela se encontraron 23 especies de plantas polinizadas por murciélagos.
- Los recursos florales están presentes todo el año en la región de Chamela.
- La cueva de la Isla Don Panchito es un refugio importante para el apareamiento y mantenimiento de la población y de un gran número de juveniles de *L. curasoe*, debido a la estructura y ubicación de la cueva, lo cual no permite la perturbación humana.

SUGERENCIAS

- Hacer muestreos en los tipos de vegetación aledaños al bosque tropical caducifolio, para ver si es que están forrajeando en estos, cuando la disponibilidad de recursos es baja.
- Realizar más estudios para esclarecer los patrones reproductivos de *L. curasoe*.
- Colectar muestras de heces de *G. soricina*, para determinar la dieta.
- Continuar este tipo de trabajos, ya que se quedaron varias especies de plantas sin identificar.
- Cuantificar el polen y hacer mediciones del néctar, para hacer una estimación más precisa de la disponibilidad de recursos.

- La familia Bombacaceae representa un recurso importante para *G. soricina* y *L. curasoe* durante gran parte del año.
- En la región de Chamela se encontraron 23 especies de plantas polinizadas por murciélagos.
- Los recursos florales están presentes todo el año en la región de Chamela.
- La cueva de la Isla Don Panchito es un refugio importante para el apareamiento y mantenimiento de la población y de un gran número de juveniles de *L. curasoe*, debido a la estructura y ubicación de la cueva, lo cual no permite la perturbación humana.

SUGERENCIAS

- Hacer muestreos en los tipos de vegetación aledaños al bosque tropical caducifolio, para ver si es que están forrajeando en estos, cuando la disponibilidad de recursos es baja.
- Realizar más estudios para esclarecer los patrones reproductivos de *L. curasoe*.
- Colectar muestras de heces de *G. soricina*, para determinar la dieta.
- Continuar este tipo de trabajos, ya que se quedaron varias especies de plantas sin identificar.
- Cuantificar el polen y hacer mediciones del néctar, para hacer una estimación más precisa de la disponibilidad de recursos.

LITERATURA CITADA

- Álvarez, T. y L. González-Quintero. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. Instituto Politécnico Nacional. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 18:137-165.
- Álvarez, T. S. y J. C. López Vidal. 1996. Estudio de la migración de *Leptonycteris* en el centro de México. En: Memorias del III Congreso Nacional de Mastozoología.
- Álvarez, J., M. R. Willig, J. K. Jones y W. D. Webster. 1991. *Glossophaga soricina*. Mammalian Species 379:1-7.
- Anthony, E. L. P. 1988. Age determination in bats. Pp. 47-58 en Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC. Estados Unidos de Norteamérica
- Arita, H. T. 1991. Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. Journal of Mammalogy 72:706-714.
- Arita, H. T. y J. Ortega. 1998. The Middle American bat fauna: conservation in the Neotropical-Nearctic border. Pp. 6-66 en Bat Biology and Conservation (T. H. Kunz y P. A. Racey, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC. Estados Unidos de Norteamérica.
- Arita, H. T. y K. Santos del Prado. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. Journal of Mammalogy 80(1):31-41.
- Beattie, A. J. 1971. A technique for the study of insect-borne pollen. Pan Pacific Entomologist. 47:82.
- Beutelspacher, C. R. 1981. Lepidopteros de Chamela, Jalisco, México. I. Rhopalocera, II. Sphingidae y Saturnidae. Anales del Instituto de Biología 52. Serie Zoológica (1): 371-406.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. Arch. Met. Geoph. Biocl. ser. B. 36: 297-316.
- Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. Folia Entomológica Mexicana 77(1):5-17.

- Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forest. Pp. 277-303 en *Seasonally Dry Tropical Forests* (S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Gran Bretaña.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22(1):22-35.
- Butanda-Cervera, A., C. Vázquez-Yañes y L. Trejo. 1978. La polinización quiropterofílica: una revisión bibliográfica. *Biotica* 3(1):29-35.
- Carvahlo, C. T. de. 1961. Sobre os hábitos alimentares de Phyllostomídeos (Mammalia, Chiroptera). *Revista de Biología Tropical* 9(1):53-60.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86:534-542.
- Ceballos, G., T. H. Fleming, C. Chávez y J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. *Journal of Mammalogy* 78:1220-1230.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. Los mamíferos de Chamela. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Distrito Federal, México.
- Chávez, C. 1996. Análisis estadístico de la temporalidad de especies de murciélagos en Chamela, Jalisco. Trabajo Final para obtener el Diploma de Especialización en Estadística Aplicada. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Chemas, A. 1995. Biología floral y polinización de 12 especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. Tesis Maestría en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- Lockrum, E. L. 1955. Reproduction in North American bats. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 58:487-511.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

- Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats *Leptonycteris sanborni* Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México, Serie Zoológica* 62:181-202.
- Cockrum, E. L. y Y. Petryszyn. 1991. The long-nosed bat, *Leptonycteris*: an endangered species in the southwest? *Occasional Papers of the Museum Texas Tech University* 142:1-32.
- Eguarte, L., C. Martínez del Rio y H. T. Arita. 1987. El néctar y polen como recurso: el papel ecológico de los visitantes de las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19(1):74-82.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1966. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford. Estados Unidos de Norteamérica.
- Fischer, E. A. 1992. Foraging of nectarivorous bats of *Bahuinia unguolata*. *Biotropica* 24:579-582.
- Fleming, T. H., E. T. Hooper y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology* 53(4):555-569.
- Fleming, T. H., R. A. Nuñez y L. S. L. Sternberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon isotope stable. *Oecologia* 94:72-75.
- Fleming, T. H. y V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75(4):845-851.
- Fleming, T. H., M. D. Tuttle y M. A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist* 41:257-269.
- Frankie, G. W., H. G. Baker y P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919.
- Gannon, M. R. 1993. A new technique for marking bats. *Bat Research News* 34(4):88-90.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350, en *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, Part II* (R. J. Baker, J. K. Jones y D. C. Carter, eds.) *Special Publications Museum Texas Tech University, Lubbock, E.U.A.*

- Gómez-Pompa, A. y R. Dirzo. 1995. Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. Instituto Nacional de Ecología (INE), Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México, Distrito Federal.
- Hayward, B. J. y E. L. Cockrum. 1971. The Natural history of the western long-nosed bat *Leptonycteris sanborni*. Western New Mexico University Research in Science 1(2):75-123.
- Heithaus, E. R., P. A. Opler y H. G. Baker. 1974. Bat activity and pollination of *Bahinia 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.
- Helversen, O. V. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by Glossophaginae bats. Pp. 41-59 en Animal-plant interactions in tropical environments (W. Barthlott, ed.). Museum Alexander Koenig, Bonn, Alemania.
- 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 Zoology. London 244:575-586.
- Howell, D. J. 1974a. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterofily. Comparative Biochemical Physiology 48A:263-276.
- Howell, D. J. 1974b. Feeding and acoustic behavior in Glossophaginae bats. Journal of Mammalogy 55:292-308.
- Howell, D. J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. The American Naturalist 114:23-49.
- Howell, D. J. 1991. *Glossophaga soricina*. Pp. 486-488 en Historia Natural de Costa Rica (D. Janzen, ed.). Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- Howell, D. J. y B. Schropfer R. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. Ecology 62(1):1-7.
- VEGI. 1998. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Carta Topográfica 1:250,000 Manzanillo, Jalisco y Colima. E13-2-5.

- NEGI SINFA. 1996. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Fotografía aérea 1:75,000 Zona E-13-2-5 Línea 111.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-637.
- La Val, R. K. 1970. Banding returns and activity periods of some Costa Rican bats. *The Southwestern Naturalist* 15(1):1-10.
- Lemke, T. O. 1984. Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to the availability. *Ecology* 62(2):538-548.
- Lemke, T. O. 1985. Pollen carrying by the nectar feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. *Biotropica* 17(2):107-111.
- Lott, E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region Jalisco, Mexico. Occasional papers of the California Academy Science, No 148.
- MINITAB 1996. User's Guide. Versión 11 para Windows. State College, Pennsylvania, Estados Unidos de Norteamérica.
- Medellín, R., H. T. Arita y O. Sánchez. 1997. Identificación de los murciélagos de México. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. Publicación especial No. 2.
- Morón, M. A., Deloya, C. y L. Delgado Castillo. 1988. Fauna de coleopteros Melolonthidae, Scarabaeidae y Trogidae de la región de Chamela Jalisco, México. *Folia Entomológica* 77: 313-378.
- Nassar, J. M., N. Ramírez y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84(7):918-927.
- Novoguera, F. A. 1988. Hispinae y Cassidinae (Coleoptera) : Chrysomelidae de Chamela Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 277-311.
- SE-ECOL-059-1994. Secretaria de Desarrollo Social. Norma Oficial que determina las especies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en Peligro de Extinción, Amenazadas, Raras y sujetas a Protección Especial y que establece especificaciones para su protección. *Diario Oficial de la Federación* 488(10):2-60. México, Distrito Federal.

- Nowak, R. M. 1991. Walker's Mammals of the World. Volumen I. 5ª ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Estados Unidos de Norteamérica.
- Petit, S. 1997. The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curacao. *Biotropica* 29:214-223.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. The Natural History of Pollination. Timber Press. Oregon, Estados Unidos de Norteamérica.
- Quiroz, D. L., M. S. Xelhuantzi y M. C. Zamora. 1983. Análisis palinológico del contenido gastrointestinal de los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuena* de las Grutas de Juxtlahuaca, Guerrero. Tesis colectiva para obtener el título de Biología. Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, Distrito Federal.
- Ramírez Bautista, A. 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosa* de la región de Chamela, Jalisco. Tesis que para obtener el grado de Doctor en Ciencias. Universidad Autónoma de México, D.F.
- Racey, P. A. 1988. Reproductive assessment in bats. Pp. 31-45 en *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (T.H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC. Estados Unidos de Norteamérica.
- Riechers, A., M. Martínez-Coronel y S. Gaona. 1998. Hábitos alimentarios de una colonia de maternidad de *Leptonycteris curasoae* de la cueva Los Laguitos Chiapas. En *Memorias del IV Congreso Nacional de Mastozoología*. Xalapa, Veracruz. Del 23 al 27 de Noviembre.
- Reid, F. A. 1997. A field guide to the mammals of Central America & Southeast México. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica
- Rojas-Martínez, A. 1996. Estudio poblacional de tres especies de murciélagos nectarívoros considerados como migratorios y su relación con la presencia estacional de los recursos florales, en el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Balsas. Tesis para obtener el título de Maestría en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.

- Rojas-Martínez, A., A. Valiente-Banuet, M. Arizmendi, A. Alcántara-Eguren & H. T. 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.
- Roubick, D. W. y J. E. Moreno. 1991. Pollen and Spores of Barro Colorado Island. Missouri Botanical Garden. 270pp.
- Ruíz, A., M. Santos, P. J. Soriano, J. Cavelier y A. Cadena. 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de la Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 29(4):469-479.
- Rzedowski, J. 1994. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. 403pp.
- Sánchez, H. C. y M. L. A. Romero. 1995. Mastofauna silvestre del área de Reserva Sierra de Huautla (con énfasis en la región noreste). Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México. 146pp
- Sánchez, Q. A., C. Galindo-Galindo, A. Castro-Campillo y J. Ramírez-Pulido. 1996. Patrón reproductivo de *L. curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) en una cueva del suroeste del Estado de Puebla, México. En *Memorias del III Congreso Nacional de Mastozoología*.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1997. *Biometry*. Ed. Freeman and Company. 3a ed. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 887pp
- Timm, R. M. y R. K. LaVal. 1998. A field key to the bats of Costa Rica. *Occasional Publication Series* (22):1-30.
- Tschapka, M. y O. von Helversen. 1999. Pollinators of Syntopic *Marcgravia* Species in Costa Rican Lowland Rain Forest: Bats and Opossums. *Plant Biology* 1:382-388.
- Tschapka, M., O. von Helversen y W. Barthlott. 1999. Bat pollination of *Weberocereus tunilla*, an Epiphytic Rain Forest Cactus with Functional Flagelliflory. *Plant Biology* 1:554-559.
- 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., A. Rojas-Martínez, M. C. Arizmendi y P. Dávila 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* y *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 84(4):452-455.
- Villa R. B. 1966. Los murciélagos de México. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal. 491pp.
- Wilkinson, G.S. y T.H. Fleming. 1996. Migration and evolution of the lesser long-nosed bat *Leptonycteris curasoae* inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 5:229-339.