

00381



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

40

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DETERMINACION DE LOS MOVIMIENTOS
ALTITUDINALES ESTACIONALES DE TRES ESPECIES
DE MURCIELAGOS NECTARIVOROS
(PHYLLOSTOMIDAE: GLOSSOPHAGINAE) EN EL
VALLE DE TEHUACAN Y LA CUENCA DEL BALSAS.
MEXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)
P R E S E N T A
ALBERTO ENRIQUE ROJAS MARTINEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

Esta tesis la firmo como autor inmerecidamente, porque es el resultado del esfuerzo compartido realizado en compañía de mi esposa Olivia Noguera Cobos. Sin su ayuda, comprensión y amor seguramente no se hubiera logrado. A ella debo la confianza de ausentarme durante las largas temporadas del trabajo de campo, sabiendo que la casa y nuestros hijos estaban seguros bajo su cuidado. A su consejo y oraciones debo el valor y la confianza que me fueron necesarios para enfrentar las situaciones adversas de esta investigación, cuando faltaban los recursos y todo parecía estar en mi contra.

Esta tesis la dedicamos a nuestros hijos Keren Yeyetzi Rojas Noguera y Andrés Mahuistic Rojas Noguera, queremos que sepan que detrás de todo el esfuerzo y tiempo que se invirtió en ella, siempre ha estado el deseo de sus padres de lograr honestamente para ellos las metas más ambiciosas.

**Por eso también se estremece mi corazón, y salta de su lugar.
Oíd atentamente el estrépito de su voz, y el sonido que sale de su boca.
Debajo de todos los cielos lo dirige, y su luz hasta los fines de la tierra.
Después de ella brama el sonido, trueno él con voz majestuosa;
Y aunque sea oída su voz, no lo detiene.
Trueno Dios maravillosamente con su voz;
Él hace grandes cosas, que nosotros no entendemos.
Job 37:1-5**

AGRADECIMIENTOS

La realización de esta tesis no hubiera sido posible sin el apoyo de muchas personas que se encuentran a mí alrededor y que de muchas maneras me ayudaron y alentaron para conseguir esta meta

En el ámbito académico debo agradecer al Dr. Alfonso Valiente Banuet y a su esposa la Dra. María del Coro Arizmendi por haberme invitado en 1993, a investigar en su compañía, diversos aspectos de la polinización de las cactáceas columnares en el Valle de Tehuacán, de donde finalmente se derivó el tema de esta investigación. Sin su apoyo, dirección y amistad esto no se hubiera logrado.

El comité tutorial formado por mi director de tesis Dr. Alfonso Banuet, el Dr. José Ramírez Pulido y el Dr. Rodrigo Medellín Legorreta se esforzaron enormemente para que esta tesis fuera de alta calidad, si no se logró, solo yo soy el responsable. Les agradezco enormemente su amistad, asesoría y consejos. En la revisión final de esta tesis participaron el Dr. José Ramírez Pulido, el Dr. Hector Takeshi Arita Watanabe, el Dr. Alfonso Valiente Banuet, la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, el Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo, el Dr. Fernando Cervantes Reza y el Dr. Rodrigo Medellín Legorreta, sus comentarios y observaciones contribuyeron a mejorar este trabajo, les agradezco su cooperación y buena disposición.

En el mismo contexto deseo darle las gracias a todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Comunidades por el apoyo decidido que me brindaron en todos los momentos adversos que surgieron a lo largo de mi estancia en el laboratorio, sin sus consejos y ayuda todo hubiera sido más difícil. Especialmente por la alegría y buen humor que acompañaban los momentos de la comida y con los que se disipaban las

tensiones del trabajo cotidiano. Al Dr Chano, a los prospectos de doctor y contemporáneos: "Joseja" (Rocío), Ariel, Carlos Silva, a los nuevos prospectos "Fofis" (Adolfo), Noé, Javier, Lety, Amelia, Rodolfo y Poncho, al "che" Pablo A las que quieren ser prospectos: Lugini, Tamara y Olga, finalmente a los recién llegados al laboratorio "Susan" (Juan Pablo) y Roco, todos ellos sobrinos distinguidos del "Tío". Al sobrino Dr. Jorge Ortega a quien le debo un agradecimiento desde la tesis de Maestría, estamos a mano

Sería muy ingrato si no diera un reconocimiento especial a dos personas que me brindaron su ayuda en el campo y que fueron fundamentales para la realización de esa fase de mi investigación, al espeleólogo José Antonio Soriano Sánchez y a la bióloga Olga García Vera. Con la ayuda de Soriano logré resolver todas las imprevistos que ocurrieron en las carreteras y trabajé seguro en las exploraciones de campo y en el trabajo que realizamos en las cuevas. Con Soriano y Olga compartí los desvelos y la desesperación de intentar dormir agobiados por el calor del día, en nuestros improvisados campamentos aislados de la civilización

De Chano, Ariel y Rocío, tengo que decir que sus ideas y las críticas que manifestaron durante las amenas charlas relacionadas con nuestros proyectos, me permitieron hacer ajustes importantes a mi investigación. Al Dr. Pascual Soriano, por sus amables consejos y el intercambio de experiencias que tuvimos en el laboratorio y el campo y que me permitieron tener referencias de lo que ocurre con la polinización de las cactáceas en Sudamérica. A Chano y Lety les agradezco enormemente su ayuda y revisión continua de mis manuscritos, especialmente los de inglés

Por el lado de la familia, debo agradecer a mi esposa Olivia y a mis hijos Keren Yeyetzi y Andrés Mahuistic, que durante todos estos años esperaron pacientemente el día en que esto terminara, para verme en casa en algún lugar diferente a mi escritorio. Gracias al apoyo y a la comprensión de mi esposa logre mantenerme firme en el propósito de terminar, a pesar de las adversidades que ocurrieron en nuestras familias. A mis hermanos y familiares a quienes he visitado muy poco durante este tiempo.

Esta investigación se realizó íntegramente con apoyo de la infraestructura que existe en el Instituto de Ecología de la UNAM, y fue financiada por dos becas proporcionadas por el Programa de Apoyo a Estudiantes de Posgrado. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM (PAEP, proyectos 003361 y 002370) y por el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza (FMCN-A-1-97/36), de manera indirecta por DGAPA, UNAM y CONABIO.

Durante la realización del Doctorado en Ciencias (Biología), tuve el apoyo de una beca crédito otorgada por CONACYT, con ella tuve la oportunidad de sobrevivir durante varios años y conocer lo que son las "tiendas de raya" modernas aplicadas a la ciencia.

Finalmente a los murciélagos nectarívoros y a las cactáceas columnares en flor, sin su cooperación esta tesis llevaría otro nombre.

CONTENIDO

RESUMEN

INTRODUCCIÓN

CAPÍTULO 1

"Análisis comparativo de la quiropteroфаuna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca."

CAPÍTULO 2

"Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America. does a generalized migration pattern really exist?"

CAPÍTULO 3

"Columnar cacti fruits. an important food resource for three nectar-feeding bats in the Tehuacan Valley, Mexico "

CAPÍTULO 4

"Movimientos altitudinales de tres especies de murciélagos nectarívoros en el centro de México "

DISCUSIÓN

RESUMEN

Aunque la mayor parte de la distribución de los murciélagos *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana* (Chiroptera: Glossophaginae) ocurre en México, gran parte de la información que existe sobre la ecología de estas especies ha sido generada hasta ahora en el sudoeste de los Estados Unidos y en el norte de México en condiciones ambientales estacionales donde los murciélagos son migratorios. Esta información ha sido utilizada indistintamente para interpretar lo que ocurre con estos murciélagos, aún en ambientes tropicales donde los recursos florales existen permanentemente y las condiciones climáticas son favorables todo el año. Los tres murciélagos mencionados son considerados los más especializados en el consumo de recursos florales estacionales, tales como néctar y polen, por tanto, la disponibilidad de estos recursos quiropterófilos ha sido reconocida como una de las principales causas que determinan la existencia de los murciélagos a escala local y que impulsan las migraciones. Hasta la realización de esta investigación no se habían realizado estudios que tuvieran como objetivo principal, poner a prueba los supuestos de la migración latitudinal en la parte tropical de la distribución de estos murciélagos. Así como determinar los movimientos poblacionales que realizan estos animales para acceder a los recursos florales que les proporcionan más de 100 plantas en el ámbito local y geográfico, en diferentes tipos de vegetación y el efecto que tienen los recursos vegetales (flores y frutos), disponibles a diferente altitud, sobre la permanencia local de los murciélagos.

Este trabajo se llevó a cabo en el trópico seco del centro de México. En él se proporciona información novedosa acerca de la estructura del gremio de los murciélagos que habitan el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, una zona semiárida perteneciente a esta región. El gremio se encuentra formado por 34 especies de murciélagos que, a diferencia de otras zonas áridas, muestra un alto componente de especies tropicales con hábitos herbívoros y condiciones favorables para la existencia de murciélagos nectarívoros.

En esta región pusimos a prueba la hipótesis de una migración latitudinal total, considerando que si es real, las capturas registradas en la primavera y verano deberían estar concentradas en el norte de México y el sudoeste de los Estados Unidos. Mientras que en el otoño y el invierno deberían estar concentradas al sur del Trópico de Cáncer. Utilizamos los registros de capturas de *L. curasoae*, correspondientes a 94 años de información de capturas, depositada en 22 colecciones mastozoológicas de Norteamérica. Mediante un Sistema de Información Geográfica (GIS) fue comparada la distribución temporal de las localidades con capturas ocurridas durante la primavera y el verano, con respecto al área de la distribución de las cactáceas columnares que florecen y fructifican durante esas estaciones, mientras que las localidades con capturas obtenidas durante el otoño y el invierno fueron comparadas con la distribución de las selvas bajas caducifolias que florecen en esos periodos.

Con relación a la alimentación estacional, proporcionamos información sobre la disponibilidad de fruta de cactáceas en el Valle de Tehuacán y sobre la ingestión de 17 especies de frutos, confirmando que la fruta complementa estacionalmente el consumo de néctar y polen y permite que los murciélagos no resientan escasez de alimento y puedan ser residentes en esta localidad. Finalmente se pone a prueba la hipótesis de que las tres especies de murciélagos son residentes en el centro de México, donde realizan movimientos altitudinales entre las selvas bajas caducifolias que florecen durante el

otoño y el invierno, en altitudes inferiores a los mil metros y los bosques de cactáceas columnares que florecen durante la primavera y el verano en altitudes mayores. En este estudio, se cuantificó la productividad de néctar y de fruta por unidad de área, disponible estacionalmente, para estimar la capacidad de carga de la vegetación con respecto a la reportada para otras latitudes donde habita *L. curasoae*.

Los resultados obtenidos demuestran que hasta ahora solo se había considerado parcialmente la biología de estos murciélagos, para proponer la existencia de una gran migración latitudinal en Norteamérica. La falta de estudios realizados en la región tropical de la distribución de estos murciélagos impidió hasta ahora poner a prueba la validez de los supuestos de la migración a bajas latitudes, tales como la presencia estacional de los murciélagos, el agotamiento estacional de los recursos y la existencia de una vegetación con fenología floral opuesta a la conocida en el desierto Sonorense. El Valle de Tehucán-Cuicatlán representa un lugar especial para la conservación de estos tres murciélagos nectarívoros considerados amenazados en México. En este lugar y en la región cálido seca del trópico de México, los murciélagos son residentes, explotando un mosaico de vegetación que les proporciona néctar, polen y fruta a lo largo del año en diferentes altitudes dentro del trópico. En estas condiciones los murciélagos se mueven entre los parches de vegetación más productivos, consumiendo una gran diversidad de fruta de cactáceas que les permite complementar su alimentación a lo largo del año. La productividad de la vegetación, medida en esta región y comparada con los requerimientos energéticos y nutricionales de los murciélagos, permiten afirmar que en la región tropical cálido seca de Norteamérica, la capacidad de carga es mayor que en el desierto Sonorense y que la mayor producción ocurre en primavera, por lo que la escasez de recursos citada durante esta época, como causa de la migración de los murciélagos hacia el norte no es real. Finalmente considerando que la mayor parte de la distribución de los murciélagos está localizada dentro del trópico, donde se localizan la mayoría de las especies vegetales quiropterófilas, se puede afirmar que la condición de residencia de los murciélagos puede ser la regla y no la excepción como se había propuesto tradicionalmente.

ABSTRACT

Eventhough most of distributional area for *Leptonycteris curasoae*, *L.nivalis* and *Choeronycteris mexicana* (Chiroptera.Glossophaginae) occurs in Mexico, until now, great part of the information that exists about the ecology of these species has been generated in the southwest of the United States and in the north of Mexico, where the bats under seasonal environmental conditions are migratory. This information has been used indistinctly to interpret what happens with these bats in tropical environments, where floral resources are constant and the climatic conditions are favorable year round. These bats are considered the most specialized in the consumption of seasonal floral resources, such as nectar and pollen. Therefore, the geographic offer of chiropterophyllous floral resources has been recognized as one of the main causes of local bat permanency and drive of the latitudinal migrations. Until this investigation, no other studies had been carried out that had as their main goal, to test the assumptions of latitudinal migration in the tropical part of the distribution of these bats. As well as determine at a local level, the movements that bats carry out among different types of vegetation to obtain floral resources, which more than 100 species of plants provide for them. Also the effect that plant resources (flowers and fruits) available at different altitudes, have on the local bat permanency.

This study was carried out in the dry tropics of central Mexico, novel information is provided about the structure of the bat community that inhabits the semi-arid region of Tehuacán-Cuicatlán valley. The bat community is formed by 34 species with a high component of tropical herbivore species, in this site environmental conditions are favorable for the existence of high nectar-feeding bat populations.

In a geographic scale, we tested the existence of a total latitudinal migration, considering that if it were real, the spring and summer capture records should be concentrated on the north of Mexico and the southwest of the United States. While in the fall and winter they should be concentrated to the south of the Tropic of Cancer. We used *L. curasoae* capture records housed along 94 years in 22 mammal museums of North America, to explore the similarity between capture localities and columnar cacti distribution, when the spring-summer bloom and fruit period occur for cacti. Also in the fall-winter period when tropical dry forests are blooming. A Geographic Information Sistem (GIS) was used to compare temporary patterns of capture and seasonal floral resources, along North America.

We provide information about the cacti fruit phenology and of the consumption of 17 species of cacti fruits for bats. Cacti fruit represent an important food supplement when seasonal nectar and pollen are locally scarce, fruit feeding allows the bats to not feel the effect of floral scarcity and allows them to reside in this region. Finally we tested the hypothesis that altitudinal movements allow nectar-feeding bats to reside in central Mexico, where they carry out movements among tropical dry forests that bloom during the autumn and winter in low altitudes, and the columnar cacti forests that bloom during spring and summer in high altitudes. In this study, the seasonal productivity of nectar and fruit was determined in the Tehuacan valley, to estimate bat carrying capacity of the vegetation and compare with other latitudes where *L. curasoae* inhabits.

The results of this study show that in total latitudinal migration hypothesis, the biology of these bats has been only partially considered. Some latitudinal migration

assumptions such as obligated seasonal presence, regional seasonal resources depletion and the existence of tropical vegetation with opposite floral phenology respect the Sonoran Desert, had never been proved inside the tropical region.

The Valley of Tehucán-Cuicatlán represents a special place for the conservation of these three threatened nectar feeding-bats in Mexico. In this place and probably in all the dry warm regions of the tropic of Mexico, bats are residents, moving among a mosaic of vegetation that provides them with nectar, pollen and fruit all year long in different altitudes. Under these conditions the bats move among the most productive patches of vegetation, consuming nectar and pollen and a great diversity of cactus fruits that allow them to supplement their diet during the year. The productivity of the vegetation measured in this region and compared with the energy and nutritional requirements of the bats, allow us to affirm that in the dry warm tropical region of North America, carrying capacity is higher than in the Sonoran desert. In the Tehuacan valley biggest production occurs in the spring, and depletion of resources inferred during this time, as a cause of the migration of bats toward the north, is not real. Considering that most of the distribution of bats and chiropterophyllous plants are located inside the tropic, one can affirm that the condition of residence of the bats in the dry tropic is the rule and not the exception like it had been traditionally intended.

INTRODUCCIÓN

La biología de *Leptonycteris curasoae yerbabuena* Martínez y Villa (= *L. sanborni* y *L. yerbabuena*; Arita y Humphrey, 1988), *Leptonycteris nivalis* (Saussure) y *Choeronycteris mexicana* Tschudi, tres especies de murciélagos altamente dependientes del consumo de recursos florales (néctar, polen y frutos; Alvarez y González, 1970, Herthaus, 1982, Koopman, 1981) y las más adaptadas a los ambientes áridos de Norte América (Koopman, 1981), ha sido interpretada hasta ahora bajo la influencia del fenómeno de la migración latitudinal

Según Dingle (1996) la migración latitudinal, se refiere a los movimientos poblacionales periódicos que realizan los organismos de una especie, desde las regiones tropicales de alimentación invernal, hacia las regiones subtropicales donde se reproducen y crían durante la primavera y el verano. Estos movimientos forman parte de la historia de vida de las especies y mantienen a los organismos migrantes en condiciones ambientales optimas todo el año. En contraste, las especies residentes permanecen todo el tiempo bajo las mismas condiciones ambientales donde se alimentan y reproducen (Dingle, 1996). Sin embargo varias de las especies que realizan migraciones estacionales como la descrita, pueden mantener poblaciones residentes en regiones intermedias a lo largo de sus rutas de migración, en lugares donde los recursos alimenticios existen todo el año (Dingle, 1996) En estos casos las relaciones que mantienen las poblaciones residentes con las migratorias son complejas y frecuentemente implican el intercambio activo de individuos, como se ha observado en el murciélago migratorio *Tadarida brasiliensis* en Norteamérica y en diferentes especies de aves (Dingle, 1996).

La existencia de poblaciones residentes y el tamaño de las mismas, pueden tomarse como un indicador de que el proceso migratorio no está completamente establecido en una especie, lo cual queda reflejado en la existencia de una historia de vida flexible con un periodo de reproducción tropical de invierno y uno extratropical durante la primavera (Cox, 1985)

Los murciélagos nectarívoros *L. curasoae*, *L. nivalis* y *C. mexicana* presentan la mayor parte de su distribución dentro del territorio mexicano. A pesar de lo anterior, estos murciélagos han sido estudiados ampliamente en el límite norte de su distribución, situado en el SW de los Estados Unidos de América y el NW de México (Cockrum, 1991, Easterla, 1972; Fleming *et al.*, 1993; Howell, 1974; Humphrey y Bonaccorso, 1977) y muy poco en la parte tropical de su distribución.

La búsqueda estacional de recursos florales, ha sido considerada la razón más importante para explicar la migración latitudinal de las tres especies nectarívoras (Cockrum, 1991; Fleming *et al.*, 1993; Koopman, 1981)

Esta hipótesis presupone la escasez de recursos alimenticios en la región tropical de México durante la primavera y el verano, por lo cual, los murciélagos se ven obligados a buscarlos en el norte (Arizona y Nuevo México en Estados Unidos y Sonora en México) cuando están disponibles y son abundantes en esa región (Cockrum, 1991, Fleming *et al.*, 1993). De acuerdo con esta afirmación, las especies se alimentan durante su estancia en el norte consumiendo polen y néctar de agaves y cactáceas columnares (Cockrum, 1991, Fleming *et al.*, 1993), mientras que durante su estancia en el trópico de México, consumen polen y néctar de los agaves y cactáceas columnares muy diversificados en bajas latitudes (Arita, 1991, Gentry, 1982; Howell y Roth, 1981; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; 1997) y

además polen y néctar de plantas de las selvas bajas caducifolias (Alvarez y González, 1970; Fleming *et al.*, 1993, Quiroz *et al.*, 1986; Rojas-Martínez, 1996). En el contexto anterior, la escasez estacional de recursos florales quiropterófilos, citada para la región tropical de México, nunca ha sido probada.

Para explicar la migración de *L. curasoe*, Gentry (1982) y Fleming *et al.* (1993) han propuesto la existencia de un "corredor de néctar" que se establece estacionalmente en la costa del Pacífico mexicano, formado por la floración secuencial de agaves y cactáceas columnares, que permitiría el traslado de los murciélagos desde el trópico de México hacia el SW de los Estados Unidos en la primavera, alimentándose de cactáceas columnares y de regreso en el otoño, alimentándose de agaves (Gentry, 1982, Fleming *et al.*, 1993) En el planteamiento de esta hipótesis, no ha sido considerado, que en el centro de México y probablemente en toda la región tropical semiárida, la floración ocurre durante todo el año a diferentes altitudes (Rzedowski, 1978; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997; Rojas-Martínez, 1996) En la actualidad se conocen en lo general las especies de plantas que proporcionan alimento a estos murciélagos en cada región (Alvarez y González, 1970; Hevly, 1979; Quiroz *et al.*, 1986), sin embargo, no existen estimaciones de la producción de recursos para los murciélagos en el ámbito local, ni sobre la capacidad de carga y por tanto se desconoce el efecto que tienen sobre la presencia estacional de estos murciélagos

Se ha propuesto también que la reproducción de las especies de quirópteros mencionadas, está estrechamente asociada con la abundancia de recursos alimenticios durante la primavera en el norte de su distribución (Fenton y Kunz, 1977). Por esta razón, las tres especies deben viajar hacia el norte para tener a sus crías entre los meses de marzo a junio, cuando la floración quiropterófila es abundante en esa región (Cockrum, 1991,

Easterla, 1972, Fleming *et al.*, 1993; Pfrimmer y Wilkins, 1988; Wilson, 1979). Esta afirmación se ha visto reforzado por la existencia de grandes colonias de maternidad, sólo citadas hasta ahora en Arizona para *L. curasoae* (20 000 individuos; Howell y Roth, 1981) y para *L. nivalis* en Texas (10 000 individuos; Easterla, 1972), si bien existe la sospecha de que el tamaño real de estas colonias, actualmente ahuyentadas por la perturbación humana, era menor (Cockrum y Petryszyn, 1991). Sin embargo en la región tropical de la distribución de las especies existe un patrón de reproducción más complejo, pues se conocen colonias de maternidad en invierno (Sánchez y Romero, 1995; Sánchez, 2000) que coinciden con la presencia de una floración quiropterófila abundante en esos meses (Alvarez y González, 1970, Quiroz, *et al.*, 1986; Rzedowski, 1978) y se puede sospechar la existencia de un segundo periodo de reproducción en el trópico, debido a la presencia de recursos florales quiropterófilos y hembras gestantes durante la primavera (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez *et al.*, 1999)

Resulta interesante señalar que los límites geográficos de la migración invernal propuesta no son conocidos (Arita y Martínez del Río, 1990, Ceballos y Miranda, 1986), pero se considera que los murciélagos que regresan del norte podrían llegar hasta las regiones comprendidas entre el centro de México y Guatemala (Hayward y Cockrum, 1971; Cockrum, 1991; Easterla, 1972, Fleming *et al.*, 1993, Ceballos *et al.*, 1997). La ausencia de estudios sobre estos murciélagos en el trópico de México, ha impedido valorar hasta el momento si las hipótesis propuestas sobre la biología de estas especies son consistentes en todo el área de su distribución. Especialmente la de movimientos migratorios y la de escasez de recursos estacionales que hasta ahora han carecido de información tropical (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; 1997, Rojas-Martínez, 1996). Esto ha sido la causa de que la

información que existe sobre estos murciélagos en México resulte contradictoria, a tal grado, que mientras algunos investigadores aceptan la existencia de migraciones latitudinales importantes (Humphrey y Bonaccorso, 1979; Fleming *et al.*, 1993, Wilkinson y Fleming, 1996; Ceballos *et al.*, 1997), otras opiniones sugieren que probablemente sólo las poblaciones del norte son migratorias (Easterla, 1992; Arita y Martínez del Río, 1990, Cockrum y Petryszyn, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; 1997; Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

En diversos trabajos que proporcionan registros sobre la captura de las tres especies de murciélagos nectarívoros en México, se ha considerado que su presencia ocurre de manera estacional (Alvarez y González, 1970; Ceballos y Miranda, 1986, Fleming *et al.*, 1993; Medellín y López, 1986, Quiroz *et al.*, 1986, Sánchez *et al.*, 1985), aunque no existen estudios de largo plazo que confirmen este comportamiento en la región tropical de su distribución.

En el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Río Balsas, localizados en la región semiárida del centro de México, ha sido identificado el centro de mayor riqueza de especies de murciélagos nectarívoros (Familia Glossopaginae; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Arita y Santos del Prado, 1999), así como los centros de diversificación de las principales plantas que les proporcionan alimento: cactáceas columnares (tribu Pachycereeae y tribu Cereceae, Gibson y Nobel, 1986), y agaves (Familia Agavaceae, Gentry, 1982). En esta región existen referencias de capturas de *L. curasoe*, *L. nivalis* y *C. mexicana* durante todo el año (Rojas-Martínez, 1996), además se han identificado 45 de las 70 especies de cactáceas columnares que existen en Norte América, 70% de las cuales muestran el síndrome de polinización por murciélagos (*sensu* Faegri y Pijl, 1979,

Valiente-Banuet *et al.*, 1996) y de aproximadamente 14 especies de agaves paniculados (Dávila *et al.*, 1993).

La presente investigación, tuvo como propósito, evaluar si las propuestas de la migración latitudinal se cumplen también en un ambiente tropical, como el que se presenta en el centro de México, que hasta el presente no había sido investigado. Ante las discrepancias perceptibles con el planteamiento de la migración, exploramos los principales supuestos de la hipótesis migratoria, analizando las evidencias disponibles sobre la distribución estacional de los murciélagos y de sus recursos alimenticios en Norte América. Además, realizamos algunos estudios de caso a escala local, para probar si en el trópico de México existe también una migración masiva, determinada por la falta de alimento estacional.

En el contexto geográfico, realizamos un análisis del comportamiento estacional de las capturas de *Leptonycteris curasoae*, para evaluar las evidencias de una migración generalizada de esta especie, comparando las capturas estacionales, con respecto a los principales patrones de la floración quiropterófila a lo largo de su distribución. Considerando que si la migración latitudinal general existe, entonces ante la presencia de murciélagos y de recursos alimenticios en el norte durante la primavera y el verano, deberá percibirse su ausencia al sur de su distribución. Invirtiéndose el patrón durante el otoño y el invierno. Con estos mismos datos exploramos los patrones de reproducción en el ámbito geográfico, para analizar si la reproducción está restringida en la primavera al norte y en el invierno al sur.

En el contexto local, realizamos capturas sistemáticas a largo plazo (marzo de 1993 a noviembre de 1995) para observar el comportamiento poblacional de las especies

en el Valle de Tehuacán. Como parte de esta investigación presentamos una lista anotada sobre el gremio de los murciélagos presentes en el Valle de Tehuacán. Por otra parte estudiamos la producción de recursos quiropterófilos en dos tipos de vegetación (bosque de cactáceas y selva baja caducifolia), que se desarrollan en diferentes altitudes y que muestran patrones fenológicos distintos a través del año, para relacionar la presencia de los murciélagos con la abundancia de recursos florales y frutales. Por último, estudiamos el contenido de semillas en las heces fecales de estos murciélagos, para evaluar la importancia del consumo de frutos en la alimentación de estos murciélagos y la importancia de la fruta en el mantenimiento anual de las especies en el centro de México.

Los resultados de esta investigación se presentan en cuatro capítulos escritos como artículos independientes, dos de ellos se encuentran publicados y los otros dos serán enviados posteriormente para su publicación. En el primero, publicado en *Acta Zoológica, nueva serie* en 1996, titulado "Análisis comparativo de la quiroptero fauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Puebla-Oaxaca ", se presenta un listado de los murciélagos capturados durante tres años en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Aquí se compara la riqueza obtenida en esta zona árida, con las presentes en los principales desiertos de Norte América y dos localidades tropicales costeras situadas a la misma latitud. Los resultados de este trabajo indican que entre los desiertos, la mayor riqueza de murciélagos se encuentra en el Valle de Tehuacán y que el número de especies que lo habitan es muy similar a la de las localidades costeras con mayor humedad. En este trabajo se demuestra que los murciélagos que habitan en el valle muestran una afinidad tropical muy marcada que se refleja en sus hábitos alimenticios.

En el segundo capítulo publicado en el **Journal of Biogeography** en 1999 y titulado "Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist?", se realizó un análisis del comportamiento estacional de las capturas de *Leptonycteris curasoae*, acumuladas a lo largo de 94 años en 22 colecciones mastozoológicas de Norte América. En este trabajo fueron comparadas las capturas estacionales del murciélago con respecto a los principales patrones de la floración quiropterófila a lo largo de su distribución. Además, analizamos los datos obtenidos en tres años de campo, que incluyen capturas de murciélagos y la fenología de plantas quiropterófilas a escala local. Los resultados muestran que la hipótesis migratoria estaba sustentada en información parcial proveniente de regiones septentrionales, fuertemente estacionales. Al analizar el proceso integralmente, se encontró que los murciélagos están presentes durante todo el año en las regiones tropicales de México, donde los recursos florales se producen durante todo el año y son posibles dos periodos reproductivos. En cambio son migratorios en el extremo norte de su distribución donde los recursos alimenticios son estacionales.

El tercer capítulo titulado "Columnar cacti fruits an important food resource for three nectar-feeding bats in the Tehuacan Valley, Mexico", se aporta información sobre los hábitos de frugivoría que tienen cinco especies de murciélagos filostómidos, incluidos los tres nectarívoros objeto de esta investigación. Las heces fecales recolectadas a partir de ejemplares capturados, así como en el interior de refugios de *L. curasoae*, indican que el consumo de frutos para los murciélagos es común en esta zona árida y que *L. curasoae* se alimenta a lo largo del año de 17 especies de frutos de cactáceas columnares, con los que

complementa su alimentación anual en la zona. Este trabajo será enviado para su evaluación a la revista **Biotropica**.

En el último capítulo titulado "Movimientos altitudinales de tres especies de murciélagos nectarívoros en el Centro de México", se pone a prueba la hipótesis de que los murciélagos son residentes en una región donde los recursos florales están disponibles a diferentes altitudes todo el año. Los resultados de esta investigación demuestran que los murciélagos explotan los recursos de manera secuencial, moviéndose entre los parches vegetales que presentan mayor producción a través del año. En este trabajo se muestra que la productividad de néctar y fruta en esta región sobrepasa a cualquiera de las reportadas previamente en el desierto Sonorense. Este trabajo será enviado para su evaluación a la revista **Journal of Mammalogy**.

REFERENCIAS

- Alvarez, T. y González Q. L. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18: 137-165
- Arita, H.T. 1991. Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. *Journal of Mammalogy* 72: 706-714
- Arita, H.T. y Martínez del Río C. 1990. *Interacciones flor murciélago: un enfoque zoocéntrico*. Instituto de Biología, UNAM México. Publicaciones especiales 4
- Arita H.T. y Humphrey, S.R. 1988. Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Zoologica Mexicana (nueva serie)* 29: 1-60

- Arita H.T. y Santos del Prado K. 1998. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico *Journal of Mammalogy* 80: 31-41
- Arroyo-Cabrales, J., Hollander R.R. y Jones, J K. Jr. 1987. *Choeronycteris mexicana*. *Mammalian Species* 291: 1-5
- Ceballos, G, Fleming T.H, Chávez C y Nassar J 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. *Journal of Mammalogy* 78 1220-1230
- Ceballos, G y Miranda A 1986. *Los mamíferos de Chamela, Jalisco. Manual de campo*. Universidad Nacional de México Instituto de Biología, UNAM, México
- Cockrum, E L 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long nosed bats *Leptonycteris sanborni* family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 62: 181-202
- Cockrum, E L., y Petryszyn Y 1991. The long-nosed bat, *Leptonycteris*: an endangered species in the Southwest? *Occasional Papers Museum. Texas Tech University* 142: 1-32
- Cox, G.W. 1968 The role of competition in the evolution of migration. *Evolution* 22. 180-192
- Cox, G.W. 1985 The evolution of avian migration systems between temperate and tropical regions of the New World *American Naturalist* 126 451-474
- Dávila, P.A., Villaseñor, R.J.L., Medina, L.R., Salinas, T.A., Sánchez-Ken, J. y Tenorio, L.P. 1993 *Listado florístico de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología UNAM, México
- Dingle, R.D. 1996 *Migration: the biology of the life on move*. Oxford University Press, Oxford

- Easterla, D.A. 1972 Status of *Leptonycteris nivalis* (Phyllostomatidae) in the Big Bend National Park, Texas *The Southwestern Naturalist* 17:287-292
- Faegri, K. y Pijl L. van der 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford and New York
- Fenton, M.B. y Kunz T.H. 1977. Movements and Behavior. *In* R.J. Baker, J.K. Jones, Jr., and D.C. Carter (eds). *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. 351-364 Part II. Special Publications. The Museum Texas Tech University, Texas.
- Fleming, T.H., Nuñez R.A. y Stenberg L.S.L. 1993 Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis *Oecologia* 94 72-75
- Fleming T.H. y Sosa V. J. 1994 Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive succes of plants. *Journal of Mammalogy* 75:845-851
- Gentry, H.S. 1982 *Agaves of continental North America*. University of Arizona Press.
- Gibson, A.C. y Nobel P.S. 1986 *The cactus primer* Harvard University Press London
- Hayward, B. y Cockrum E.L. 1971 The natural history of the western long-nosed bats *Leptonycteris sanborni* Wast. *New Mexico University Research Science* 1:75-123
- Heithaus, E.R. 1982 Coevolution between bats and plants. 327-368. *In* Kunz (ed.) *Ecology of bats*. Plenum Press New York
- Hevly, R.H. 1979 Dietary habits of two nectar and pollen feeding bats in Arizona and northern Mexico *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*. 14 13-18
- Howell, D.J. 1974. Bats and pollen physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology* 48: 263-276

- Howell, D.J. y Rojas B.S. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats, the cost of semelparous advertising. *Ecology* 62:1-7
- Humphrey, S.R. y Bonaccorso, F.J. 1979. Population and community ecology 409-441. In R.J. Baker, Jones J.K. Jr y Carter D.C. (eds.) *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae* Part III.,. Special Publications. The Museum Texas Tech University, Lubbock 16: 1- 441
- Koopman, K.F. 1981. The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68:352-369
- Medellín, R. y López W.F.C..1986 Las cuevas un recurso compartido. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 56: 1027-1034
- Pfhammer, H. A. y Wilkins K.T. 1994. *Leptonycteris nivalis*. *Mammalian Species* 307: 1-4
- Quiroz, D.L., Xelhuatzi M.S. y Zamora M.C. 1986 Análisis palinológico del contenido gastrointestinal de los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuena* de las grutas de Juxtlahuaca, Guerrero Instituto Nacional de Antropología e Historia, México
- Rojas-Martínez, A.E. 1996. *Estudio poblacional de tres especies de murciélagos nectarívoros considerados migratorios y su relación con la presencia estacional de los recursos florales, en el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Balsas*. Tesis de Maestría Facultad de Ciencias, UNAM, México
- Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet A., Arizmendi Ma del C., Alcántara-Eguren A., and Arita H.T. 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
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México
- Sánchez, H.C., Chávez C., Nuñez A., Cevallos E., Gurrola M.A. 1985. Notes on distribution and reproduction of bats from Coastal Region of Michoacan, Mexico *Journal of Mammalogy* 66: 549-553
- Sánchez, H.C. y Romero A. M. de L. 1995. *Mastofauna silvestre del área de reserva Sierra de Huautla (con énfasis en la región noreste)*. Centro de Investigaciones Biológicas, Departamento de Biología. Universidad Autónoma del Estado de Morelos
- Sánchez, Q. A. 2000. *Patrón reproductivo de Leptonycteris curasoae (Chiroptera: Phyllostomatidae) en una cueva del suroeste del estado de Puebla, México*. Tesis de Licenciatura. FES-Zaragoza, UNAM
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi M del C., Rojas-Martínez A.E. y Domínguez-Canseco L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico *Journal of Tropical Ecology* 12:103-119
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez A., Casas A., Arizmendi A. Ma. del C. y Dávila A. P. 1997. Floral biology and pollination ecology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, México *Journal of Arid Environment* 37: 331-341
- Wilkinson, G. S. y Fleming T.H. 1996. Migration and evolution of lesser long-nosed bats *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 5: 329-339

Wilson, D.E. 1979 Reproductive patterns. 317-378. *In* Baker R.J , Jones J.K. Jr. y Carter D.C (eds.) *Biology of bats of the New World family Phyllostomida*. Part III.. Special Publications. The Museum Texas Tech University, Lubbock, 16. 1-441

ANÁLISIS COMPARATIVO DE LA QUIROPTEROFAUNA DEL VALLE DE TEHUACAN-CUICATLAN, PUEBLA-OAXACA

Alberto Enrique ROJAS-MARTÍNEZ y Alfonso VALIENTE-BANUET

Centro de Ecología, UNAM Apartado Postal 70-275, C.P. 04510, D.F. MEXICO.

RESUMEN

Este trabajo proporciona un listado de los murciélagos encontrados en la zona árida del Valle de Tehuacán-Cuicatlan, situada entre los estados de Puebla y Oaxaca. Esta lista es el resultado de tres años de colecta así como de la consulta de reportes previos. La riqueza de murciélagos, así como el número de gremios tróficos del Valle de Tehuacán-Cuicatlan, el desierto más tropical de Norte América, fueron comparados con los desiertos del Gran Cañón, Mojave, Chihuahuense, Sonorense, y con la Península de Baja California, así como con dos regiones tropicales costeras de México; Chamela, Jalisco y Los Tuxtlas, Veracruz (Selva Baja Caducifolia y Selva Alta Perennifolia respectivamente).

Los resultados muestran que el Valle de Tehuacán-Cuicatlan tiene una sorprendente riqueza de murciélagos con un alto componente Neotropical. Fueron identificados 34 especies pertenecientes a 5 familias y 25 géneros. Las especies *Centurio senex senex* y *Nycticeius humeralis mexicanus*, son nuevos registros para el estado de Puebla. La comparación de los gremios tróficos entre los diferentes desiertos y las zonas tropicales costeras indican que la riqueza de quirópteros del Valle de Tehuacán-Cuicatlan es más parecida a la de zonas tropicales húmedas que a los desiertos propiamente. La diversidad encontrada puede ser el producto de la migración altitudinal entre los estados colindantes de Oaxaca, Veracruz, Morelos y Guerrero, los cuales son estados con una alta diversidad de flora y fauna. Se discute sobre el posible papel de las interacciones bióticas, reportadas previamente como importantes en otros estudios en el Valle de Tehuacán en el mantenimiento de la diversidad de murciélagos.

Palabras Clave: Murciélagos. Lista anotada, Zonas áridas, Tehuacán, Cuicatlan, Puebla, Oaxaca, Chamela, Jalisco, Los Tuxtlas, Veracruz.

ABSTRACT

A checklist of the bats of the arid Tehuacan-Cuicatlan Valley is presented. This list was obtained from three consecutive years of capture conducted in Puebla and from bat publications consulted in the literature for Puebla and Oaxaca. The bat diversity and the trophic habits of Tehuacan-Cuicatlan Valley, the most tropical North American arid zone, were compared with the northern deserts of Great Basin, Mojave, Chihuahuan, Sonoran and Baja California peninsula. This comparison also considered the coastal tropical zones of Chamela, Jalisco and Los Tuxtlas, Veracruz with Tropical Deciduous Forests and Tropical Rain Forests respectively. The results indicate that the Tehuacan-Cuicatlan Valley, have a surprising high bat diversity with an important neotropical component: 34 species belonging to 5 families and 25 genera were identified. The species *Centurio senex senex* and *Nycticeius humeralis mexicanus* constitute two news records for the Puebla state. The comparison of trophic habits between deserts and coast tropical localities, show that bats in the Tehuacan-Cuicatlan Valley is more similar to the moist tropical coast localities than northern deserts. This high diversity can be related to possible altitudinal movements of bats among the states of Puebla, Oaxaca, Veracruz, Morelos and Guerrero and also to biotic interactions.

Key words: Bats, Checklist, Aridlands, Tehuacan, Cuicatlan, Puebla, Oaxaca, Chamela, Jalisco, Los Tuxtlas, Veracruz.

INTRODUCCION

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, está situado en la porción centro-sur de México entre los estados de Puebla y Oaxaca, es considerado como el desierto más meridional de México, debido a que se encuentra situado al sur de los 20° de latitud Norte (Rzedowski, 1978). Esta zona árida, ha sido reiteradamente reconocida por su sorprendente riqueza vegetal, en la que predominan especies de afinidad neotropical y que incluye un gran número de endemismos (Dávila *et al.*, 1993; IUCN, 1990; Smith, 1965) causados posiblemente por su alto grado de aislamiento (Rzedowski, 1978).

La fauna de vertebrados ha sido escasamente estudiada en esta zona, pero información dispersa en la literatura, así como algunos trabajos recientes, han señalado la elevada diversidad de varios grupos de organismos en esta región. Arizmendi y Espinosa de los Monteros (en prensa), reportan un total de 90 especies de aves, riqueza que es mayor a la de cualquier otro desierto de América. Por otra parte, Flannery (1967), estudió los mamíferos del Valle de Tehuacán, pero desafortunadamente su trabajo no incluyó a los murciélagos, por lo que hasta el momento no existen estudios que brinden una idea clara de la diversidad de especies en este grupo de mamíferos para esta región particular.

Los listados generales más completos y recientes que existen para los quirópteros de los estados de Puebla y Oaxaca, están basados en el trabajo de Goodwin (1969) y en la recopilación de la información dispersa publicada (Hall, 1981; Ramírez-Pulido *et al.*, 1986). Posteriormente se han adicionado a estos trabajos un total de seis especies más para Puebla, todas provenientes del Valle de Tehuacán (Urbano *et al.*, 1987). En suma, los trabajos mencionados reportan un total de 44 especies de murciélagos para este estado y de 83 especies para Oaxaca, lo cual coloca a este último como uno de los más ricos en quirópteros de México.

La ubicación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán entre los estados de Puebla y Oaxaca y adicionalmente su situación geográfica tan particular, hacen que éste sea un desierto muy interesante, debido a que su baja latitud, poca incidencia de heladas y temperaturas máximas en general menores a los 40°C (García, 1981), difieren drásticamente de lo que ocurre en otros desiertos de Norte América, en los cuales la quiroptero fauna es francamente holártica y está dominada por especies insectívoras como ocurre en las altas latitudes en Norte América (Barbour y Davis, 1969; Fleming *et al.*, 1972). Es bien conocido que la riqueza de especies en mamíferos se incrementa conforme disminuye la latitud y que son las especies de murciélagos las que acentúan marcadamente este efecto (Arita, 1993a; Ceballos y Navarro, 1991; Fleming, 1973; Iñiguez y Santana, 1993; McCoy y Connors, 1980; Wilson, 1974). Asimismo, se ha señalado que como consecuencia de la disminución de la latitud los murciélagos muestran una mayor variedad de

hábitos alimenticios (Fleming, 1973; Fleming *et al.*, 1972; Iñiguez y Santana, 1993), pero no se conoce si esto ocurre también en ambientes áridos, tradicionalmente considerados como pobres en especies (Arita, 1993a).

Determinar la composición de especies y los hábitos alimenticios de los murciélagos en un desierto tropical, resulta interesante para discutir cómo los fenómenos anteriores afectan la riqueza de murciélagos en las zonas áridas.

En este trabajo se analiza la riqueza de especies de murciélagos en la zona árida más meridional de México, tomando como referencia lo reportado para otros desiertos situados en latitudes extratropicales y con dos localidades más húmedas, situadas en latitud similar sobre ambas costas de México, Chamela, Jalisco y los Tuxtlas, Veracruz. Adicionalmente se proporciona una lista comentada de las especies capturadas durante un periodo de tres años de trabajo continuo, comprendido entre marzo de 1993 y noviembre de 1995, en la que se proporciona información sobre algunas características de los animales al momento de ser capturados.

AREA DE ESTUDIO

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, está comprendido dentro de la provincia florística que recibe el mismo nombre, localizada entre los 17°48' - 18°58' de latitud N. y 96°40' - 97°43' de longitud W (Fig. 1). Se caracteriza por una abundancia de Matorrales Xerófilos en la parte Poblana, en tanto que hacia el sur en los estados de Puebla y Oaxaca son comunes las comunidades dominadas por arbustos y árboles que constituyen Bosques Espinosos y Selvas Bajas Caducifolias. En todas las variantes de vegetación, las cactáceas columnares constituyen elementos dominantes de gran importancia (Rzedowski, 1978; Valiente-Banuet *et al.*, 1995). El Valle es un área relativamente pequeña del país (10,000 Km²), situada en el sector sureste de Puebla y la región colindante de Oaxaca. Se trata de una región ubicada al sur del paralelo de los 20°, donde la precipitación promedio es de 495 mm y que está aislada de las zonas áridas del Altiplano (Rzedowski, 1978). Su flora se calcula en 2750 especies, siendo 30 % endémicas de esta región (Dávila, *et al.* 1993) y muestra una clara afinidad con la provincia de la Depresión del Balsas (Miranda, 1948)

Sitios de captura

Las localidades de colecta fueron elegidas tomando como referencia los principales tipos de vegetación presentes en el Valle (Matorral Xerófilo, Bosque Espinoso y Selva Baja Caducifolia) procurando realizar capturas en las asociaciones vegetales más representativas. La localización de cada sitio se encuentra señalada en la Figura 1 y a continuación se describen.

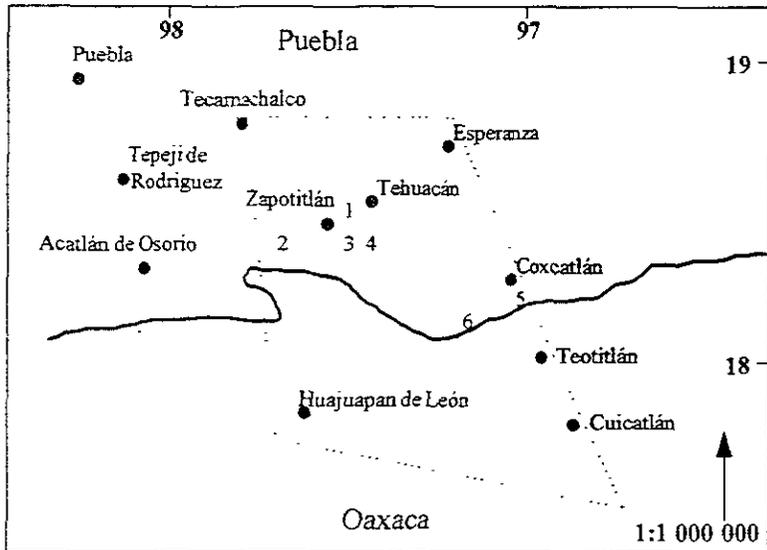


Figura 1

Localización geográfica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y sitios de captura. 1.- 4 Km SW de Santa María Coapan. 2 - 1 Km SW de San Juan Raya. 3 - Jardín Botánico. 4.- Arroyo Zapotitlán. 5.- San Rafael. 6.- Barranca Seca.

1) PUEBLA. Jardín Botánico 1.8 Km E de Zapotitlán Salinas, Mpio. Zapotitlán de las Salinas, 1500 m.

La vegetación en esta localidad corresponde a una "Tetechera" (Miranda, 1948) que se desarrolla en terrenos accidentados y con suelos pedregosos. En esta unidad la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo* es muy abundante y sobresale notablemente del estrato arbustivo alcanzando alturas de 8 m. Las especies arbustivas más características de esta asociación son *Mimosa luisana*, *Acacia coulteri*, *A. constricta*, *Ceiba parvifolia*, *Prosopis laevigata*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Aeschynomene compacta*, *Cordia curassavica*, *Cercidium praecox*, *Stenocereus stellatus*, *Stenocereus pruinosus*, así como *Agave karwinskii*, *A. marmorata* y *Mamillaria collina* (Osorio-Beristain, 1996). En este mismo sitio otro tipo de vegetación común es el "Cardonal", un matorral donde la especie *Cephalocereus roppenstedti* una cactácea columnar que alcanza hasta los 10 m. de alto, es la especie dominante. Otras especies presentes son *Mimosa luisana*, *Morkillia mexicana*, *Castella tortuosa* y *Echinocactus platyacanthus*.

2) PUEBLA. Arroyo Zapotitlán, 2.5 Km E de Zapotitlán Salinas, Mpio. Zapotitlán de las Salinas, (afluente del Río Salado). 1450 m.

Se trata de un arroyo perenne que corre a lo largo de un amplio y profundo lecho rocoso. La vegetación riparia está constituida por mezquiales de *Prosopis laevigata*, mezclados con *Myrtillocactus geometrizans* y *Pachycereus hollianus*.

3) PUEBLA. 4 Km SW de Santa María Coapan, Mpio. Tehuacán. 1700 m.

Esta localidad está situada en la parte alta de los cerros que rodean la zona de San Antonio Texcala. La vegetación es un matorral dominado fisonómicamente por *Mitrocereus fulviceps* una cactácea columnar de hasta 10 metros de alto, así como por los arbustos *Acacia subangulata*, *Yucca periculosa*, *Agave potatorum* y *Morkillia mexicana*.

4) PUEBLA 1 Km SW de San Juan Raya, Mpio. Zapotitlán de las Salinas. 1700 m.

En esta localidad la vegetación corresponde a una "Tetechera" (Miranda, 1948) dominada por las cactáceas columnares *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *Neobuxbaumia macrocephala* las cuales en su conjunto forman densos bosques de cactáceas. Otras especies comunes son *Acacia subangulata*, *Yucca periculosa*, *Euphorbia antisiphylitica* y *Agave peacocki*.

5) PUEBLA. San Rafael, Mpio. Coxcatlán. 1010 m.

La vegetación en esta localidad corresponde a un "Cardonal" de *Pachycereus weberi* (Miranda, 1948) La vegetación muestra una gran similitud con una Selva Baja Caducifolia, en donde los árboles alcanzan alturas hasta de 10 metros. La cactácea columnar *Pachycereus weberi* es la especie dominante, aunque también están representadas otras cactáceas como *Stenocereus pruinosus*, *Pachycereus hollianus* y *Escontria chiotilla*. Las especies arbóreas más características son *Ceiba parvifolia*, *Celtis pallida*, *Bursera morelensis*, *B. fagaroides*, *B. arida*, *Prosopis laevigata*, *Ziziphus amole*, *Mimosa luisana* y *Cercidium praecox*.

6) PUEBLA. Barranca Seca, 35 Km SE de Tehuacán. 1100 m.

Esta localidad es una barranca estrecha y profunda, en la base de la cual corre un arroyo perenne, el lecho es rocoso con una cobertura abundante de vegetación riparia arbórea de afinidad con las Selvas Bajas. La cactácea columnar masiva *Pachycereus weberi* es común en las zonas bajas, pero sobre las pendientes se desarrollan *Neobuxbaumia tetetzo*, *Cephalocereus hoppenstedtii*, *Pachycereus hollianus*, *Polaskia chichipe* y *Myrtillocactus geometrizans*. Las especies arbóreas y matorrales son *Ceiba parvifolia*, *Taxodium mucronatum*, *Bursera arida*, *B. aloexylon*, *Prosopis laevigata* y *Mimosa luisana*.

MATERIAL Y METODOS

Para obtener la información sobre los murciélagos del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se realizaron capturas en la región poblana del Valle, durante un periodo de tres años comprendidos entre marzo de 1993 y noviembre de 1995. Durante todos los meses en cada sitio, se utilizaron cuatro redes de niebla (20 x 3 m), instalándolas en cada ocasión durante dos noches consecutivas, manteniéndolas abiertas desde el anochecer hasta la mañana del día siguiente y revisándolas cada 30 minutos. De todos los ejemplares capturados se registró la especie, el sexo, la condición reproductora (basada en observaciones externas y palpación), se determinó la edad por osificación de las falanges, se tomaron las medidas somáticas y se pesaron.

Un número mínimo de ejemplares de cada especie se sacrificaron y prepararon para colección con fines de identificación, el resto fueron liberados en el mismo sitio de captura después de tomar la información referida. Los ejemplares preservados se encuentran depositados provisionalmente en el Laboratorio de Ecología de Comunidades del Centro de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Los desiertos norteamericanos considerados para comparar con el Valle de Tehuacán-Cuicatlán fueron, el Gran Cañón (localizado en la confluencia de los estados de Idaho, Oregon, Utah y Nevada) y Mojave (que comprende parte de los estados de Nevada, Utah, Arizona y California), ambos situados en Estados Unidos de América. Asimismo con los desiertos Sonorense (que comprende la mayor parte de los estados de Sonora y Baja California Norte y Sur en México así como las partes colindantes de California y Arizona en Estados Unidos) y Chihuahuense (que ocupa principalmente parte de los estados de Chihuahua, Coahuila, Durango, Nuevo León, Zacatecas y San Luis Potosí en México, así como las partes colindantes de Nuevo Mexico y Texas en Estados Unidos). Los límites de los desiertos considerados (Fig. 2) se establecieron tomando como referencia los mapas que proporcionan varios autores (Dávila, *et al.*, 1993; MacMahon, 1990; MacMahon y Wagner, 1985; Rzedowski, 1978).

Para obtener las listas de murciélagos previamente citados para la zona árida del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y los principales desiertos de Norteamérica, se consultó el trabajo de MacMahon (1990), la distribución que proporciona Hall (1981), los listados y literatura que proporcionan Ramírez-Pulido *et al.* (1986) y se revisaron trabajos sobre algunos de los principales estados comprendidos dentro de los desiertos de Norte América (Anderson, 1972; Baker y Greer, 1962; Cockrum y Bradshaw, 1963; Findley *et al.*, 1975; Gallina *et al.*, 1991; Matson y Baker, 1986; Goodwin, 1969; Huey, 1964; Findley *et al.*, 1975). En todos los casos solo se incluyeron especies con registros publicados, eliminando aquellas

de distribución dudosa. La península de Baja California, con fines comparativos, se consideró como unidad independiente al desierto Sonorense, considerándose la predominancia del clima árido y el aislamiento, condiciones que comparte con la zona árida de Tehuacán-Cuicatlán. Se determinó el número de familias, géneros y especies para cada desierto, así como la afinidad biogeográfica de las especies, con propósitos de comparación.



Figura 2

Localización de las principales zonas áridas de Norte América y las dos localidades tropicales costeras.

Las especies en cada zona considerada, fueron agrupadas de acuerdo con su afinidad biogeográfica (Ceballos y Miranda, 1986; Ferrusquia-Villafranca, 1978; Iñiguez y Santana, 1993), y por sus hábitos alimenticios "dominantes" (Ceballos y Miranda, 1986; Gardner, 1977, Iñiguez y Santana, 1993; Sánchez, 1984)

Finalmente se incluyó el análisis de los murciélagos de dos localidades tropicales más húmedas que Tehuacán, situadas en latitudes similares, una correspondiente a una Selva Baja Caducifolia en Chamela, Jalisco (Ceballos y Miranda, 1986;

Sánchez, 1984) y otra en una Selva Alta Perennifolia en los Tuxtlas, Veracruz (Coates-Estrada y Estrada, 1986), para comparar la afinidad biogeográfica de sus murciélagos con Tehuacán.

Se utilizó el índice de riqueza relativa (Iñiguez y Santana, 1993), para comparar la riqueza en los desiertos. Este índice permite eliminar el efecto del tamaño de las regiones comparadas y expresar el número de murciélagos presentes por cada 10,000 Km².

RESULTADOS

LISTA ANOTADA DE LAS ESPECIES DE MURCIÉLAGOS DEL VALLE DE TEHUACAN-CUICATLAN

Familia Emballonuridae

Subfamilia Emballonurinae

Balantiopteryx plicata plicata Peters

Ejemplares examinados (1): Puebla: Barranca Seca 35 Km SE de Tehuacán. Se trata de una hembra adulta no reproductiva. Capturada el 5 de febrero de 1995 en un claro junto a un arroyo con vegetación riparia arbórea en una noche con luna creciente. La especie es considerada como rara (localmente abundante, pero con distribución restringida en el Neotrópico) (Arita, 1993b).

Familia Mormoopidae

Mormoops megalophylla megalophylla Peters

Ejemplares examinados (3): Puebla: Jardín Botánico 1.8 Km E de Zapotitlán Salinas, (2). 1 Km SW de San Juan Raya, (1). Se trata de un macho y dos hembras adultos no reproductivos. Los ejemplares de Zapotitlán fueron capturados el 18 de junio y el 5 de noviembre de 1994, el otro ejemplar se capturó el 16 de marzo de 1995. Todos los ejemplares se capturaron en redes situadas entre la vegetación. La hembra obtenida en marzo se colectó en una noche con luna. La especie es considerada vulnerable (localmente rara y con distribución restringida en el neotrópico) (Arita, 1993b).

Pteronotus parnellii mexicanus (Miller)

Ejemplares examinados (1): Puebla: 4 Km SW de Santa María Coapan. El ejemplar fue un macho adulto inactivo. Fue capturado el 18 de marzo de 1995, en una red situada entre la vegetación y paralela a una cañada, en noche con luna llena.

Pteronotus personatus psilotis (Dobson)

No capturado, citado por Smith (1972) para el Valle. Arita (1993b) la considera como una especie rara (localmente escasa y con amplia distribución)

Familia Phyllostomidae.

Subfamilia Phyllostominae

Macrotus waterhousii mexicanus Saussure

No capturado, citado por Anderson y Nelson (1965) para el Valle.

Micronycteris megalotis mexicana Miller

Ejemplares examinados (1): Puebla: 1 Km E San Rafael. El ejemplar es una hembra adulta no reproductiva. Fue capturada en compañía de otra hembra en lactancia, el 26 de julio de 1995 en una noche sin luna y lluviosa.

Subfamilia Glossophaginae

Glossophaga soricina handleyi Webster y Jones

Ejemplares examinados (1) Puebla: 1 Km E San Rafael. El ejemplar es una hembra adulta no reproductiva capturada el 7 de octubre de 1995, en una noche con luna llena a la sombra de la vegetación. Este murciélago probablemente se alimentaba de polen y néctar de flores de *Cerba parvifolia*, que son muy abundantes en la zona.

Anoura geoffroyi lasiopiga Gray

Ejemplares examinados (1): Puebla: 1 Km SW de San Juan Raya. Se trata de un macho adulto con testículos escrotados de 5x4. Se capturó el 30 de abril de 1995 en una red situada entre la vegetación, en una noche sin luna, mientras se alimentaba de néctar y polen de cactáceas columnares. Representa el segundo registro para Puebla y la primera observación de la especie al SE del estado en una zona árida.

Choeronyctens mexicana Tschudi

Ejemplares examinados (10): Puebla: Jardín Botánico 1.8 Km E de Zapotitlán Salinas, (9). Arroyo Zapotitlán 2.5 Km E de Zapotitlán Salina, (1). Cinco machos y cinco hembras. La hembra capturada el 30 de abril de 1993 presentaba evidencias de ovulación. El resto de las hembras se encontraron inactivas y eran adultas. El único macho con testículos escrotados de 3x3 fue capturado el 1 de mayo de 1993. Los restantes presentaron testículos abdominales de 1x1. Nueve de estos ejemplares fueron capturados en redes situadas entre la vegetación, solo uno se capturó en el lecho pedregoso y descubierto del arroyo, la mayoría se capturaron en noche de baja luminosidad lunar. Poco se conoce sobre el comportamiento de esta especie en las zonas áridas del centro del país, los ejemplares se capturaron entre la primavera y el verano. Esta especie ha sido considerada en peligro en Estados Unidos (USFWS, 1986) y amenazada en México (Ceballos y Navarro, 1991; SEDESOL, 1994). Sin embargo no existen trabajos que sustenten estas afirmaciones. La especie ha sido ampliamente señalada como migratoria (Cockrum, 1991, Koopman, 1981).

Leptonycteris curasoae yerbabuena Martínez y Villa

Ejemplares examinados (3) Puebla: 1 Km SW de San Juan Raya, (1). Jardín Botánico 1.8 Km E de Zapotitlán Salinas, (2). Dos machos y una hembra. El ejemplar capturado el 23 de abril de 1994 en San Juan Raya tenía testículos escrotados de 2x2. El macho y la hembra restantes capturados el 30 de abril de 1993 y el 13 de mayo de 1995, no presentaron actividad reproductiva. Se capturaron en redes tendidas entre la vegetación, en noches con poca luna, alimentándose de néctar y polen de cactáceas columnares. La especie es considerada en peligro en los Estados Unidos (USFWS, 1986) y amenazada en México (Ceballos y Navarro, 1991, SEDESOL, 1994); sin embargo, no existen estudios en México que sustenten estas afirmaciones. La especie es considerada como migratoria (Cockrum, 1991, Koopman, 1981).

Leptonycteris nivalis (Saussure)

Ejemplares examinados (2): Puebla: 1 Km SW de San Juan Raya. Dos machos, con testículos escrotados de 3x2 y 4x3. Fueron capturados en abril de 1994 en redes colocadas entre la vegetación, alimentándose de polen de cactáceas columnares. Existe poca información de esta especie en el estado de Puebla y se conoce poco sobre este murciélago en México. La especie está considerada en peligro en los Estados Unidos (USFWS, 1986) y como amenazada en México (Ceballos y Navarro, 1991; SEDESOL, 1994); sin embargo, no existen estudios en México que sustenten estas afirmaciones. Esta especie también es considerada migratoria (Humphrey y Bonaccorso, 1979; Koopman, 1981).

Subfamilia Sturnirinae

Sturnira lilium parvidens Goldman

Ejemplares examinados (2): Puebla: Arroyo Zapotitlán 2.5 Km al E de Zapotitlán Salinas, (1). Barranca Seca 35 Km SE de Tehuacán, 1. Una hembra y un macho. La hembra era joven no reproductiva, el macho era un adulto con testículos escrotados de 4x4, fueron capturados en febrero de 1995. Ambos fueron atrapados en redes tendidas sobre arroyos perennes. La distribución que proporciona Hall (1981) excluye la presencia de este murciélago de esta zona árida. Estos ejemplares representan el segundo registro para Puebla y el primero para zonas áridas, confirma su presencia 228 Km al SE dentro del estado.

Subfamilia Stenoderminae

Artibeus intermedius J. A. Allen

Ejemplares examinados (1): Puebla: 1 Km E San Rafael. El ejemplar es un macho adulto con testículos escrotados de 5x5, fue capturado el 25 de noviembre de 1995 en una red colocada entre la vegetación, en una noche sin luna.

Artibeus jamaicensis yucatanicus J.A. Allen

Ejemplares examinados (1): Puebla: Arroyo Zapotitlán 2.5 Km E de Zapotitlán Salinas. Una hembra no reproductiva. La distribución que proporciona Hall (1981) excluye la presencia de este murciélago de esta zona árida. Esta especie fue reportada por primera vez para Puebla dentro del Valle (Alvarez y Ramírez-Pulido, 1972). El ejemplar representa el segundo registro para este ambiente, por lo que se confirman los hábitos xéricos de la especie. Las defecaciones de este murciélago en la zona contienen abundantes semillas de *Ficus* sp. que aparentemente consume en las Selvas Bajas que rodean al Valle y que están situadas a distancias aproximadas de 15 a 20 Km de Zapotitlán, la especie es conocida por la considerable distancia que recorre para alimentarse (Tuttle, 1968).

Centurio senex senex Gray

Ejemplares examinados (2): Puebla: Jardín Botánico 1.8 Km E de Zapotitlán Salinas, (1). Arroyo Zapotitlán 2.5 Km E de Zapotitlán Salinas, (1). Un macho y una hembra. La hembra capturada en mayo de 1994 no estaba reproductiva y presentaba evidencias de lactancia terminada, fue capturada en una red situada entre la vegetación. El macho capturado en diciembre 1994 presentó testículos escrotados de 4x2 y fue atrapado en una red tendida

sobre un arroyo perenne en un lugar carente de vegetación. Se conoce poco sobre la reproducción de la especie pero se considera que ocurre entre febrero y agosto (Snow, et al., 1980). No se identificó lo que come esta especie en la zona, pero en mayo existen frutos de varias cactáceas disponibles (Rojas-Martínez, obs. pers.). La especie no está citada para el estado de Puebla, ni para ambientes áridos, sin embargo, su presencia era esperada pues está presente en los estados vecinos. El presente registro confirma la distribución de la especie 70 Km al SW de Orizaba, Veracruz (Hall y Dalquest, 1963). Es considerada una especie vulnerable (localmente rara y con distribución restringida en el neotrópico) (Arita, 1993b).

Chiroderma salvini scopaeum Handley

Ejemplares examinados (2): Puebla: Barranca Seca 35 Km SE de Tehuacán. Dos machos adultos con testículos escrotados de 5x3 y 4x4. Fueron capturados en febrero de 1995 en redes colocadas sobre un arroyo perenne. Representan el segundo registro de la especie para Puebla y extiende su presencia 175 Km al SW dentro del estado. La especie es considerada como rara (localmente abundante pero con distribución restringida en el Neotrópico) (Arita, 1993b).

Vampirops helleri Peters

No capturado, citado por Sanborn (1955) para el Valle.

Subfamilia Desmodontinae

Desmodus rotundus murinus Wagner

Ejemplares examinados (2): Puebla: 1 Km SW de San Juan Raya, (1). Arroyo Zapotitlán 2.5 Km al E de Zapotitlán Salinas, (1). El ejemplar de San Juan Raya fue una hembra adulta gestante, fue capturada el 23 de abril de 1994 en una red situada entre la vegetación. El otro ejemplar fue un macho joven capturado el 4 de diciembre de 1994. La especie se reproduce todo el año (Sánchez, 1984). La abundancia de ganado caprino en el Valle aparentemente favorece a este murciélago

Familia Vespertilionidae

Subfamilia Vespertilioninae

Eptesicus fuscus miradorensis (H. Allen)

Ejemplares examinados (1): Puebla: Jardín Botánico 1.8 Km E de Zapotitlán Salinas. Un macho adulto con testículos escrotados de 6x4. Fue capturado en un claro entre la vegetación después de una lluvia torrencial el 4 de junio de 1994. La especie es migratoria (Hill y Smith, 1984). Arita (1993b) considera que la especie es vulnerable (localmente rara y con distribución restringida en el neotrópico).

Idionycteris phyllotis (G.M. Allen)

Ejemplares examinados (2): Puebla: 1 Km SW de San Juan Raya. Dos hembras adultas. Ambas se encontraron gestantes, los fetos midieron de la coronilla a los cuartos traseros 13x9 y 7x6 mm respectivamente. Se les capturó por separado en una red tendida a través del cauce de un arroyo seco al ocultarse la luna, el 21 de abril de 1994. Representan el segundo registro de la especie para el estado.

Lasiurus borealis teliotis (H. Allen)

No capturado, citado por Urbano *et al.* (1987) para el Valle. Es una especie que realiza amplios movimientos migratorios (Hill y Smith, 1984).

Lasiurus cinereus cinereus (Palisot de Beauvois)

Ejemplares examinados (1): Puebla: Jardín Botánico 1.8 Km E de Zapotitlán Salinas. Un macho adulto no reproductivo. Se le capturó entre la vegetación el 3 de junio de 1993, en una noche iluminada por la luna. Representa el segundo registro para la especie en el estado. Los movimientos migratorios estacionales de esta especie son bien conocidos (Hill y Smith, 1984). Arita (1993b) considera que la especie es vulnerable (localmente rara y con distribución restringida en el neotrópico).

Lasiurus ega (Gervais)

No capturado, citado por Urbano *et al.* (1987) para el Valle. Arita (1993b) la considera como una especie rara (localmente escasa y con amplia distribución).

Lasiurus intermedius intermedius H. Allen

Ejemplares examinados (2): Puebla: Jardín Botánico 1.8 Km E de Zapotitlán Salinas, (1). Arroyo Zapotitlán 2.5 Km E de Zapotitlán Salinas, (1). Se trata de dos machos adultos, ambos con testículos escrotados de 5x3, capturados en noviembre y diciembre de 1994, en redes tendidas en claros próximos a cauces de arroyos en noches de poca luminosidad lunar. Representan el segundo registro de esta especie para el estado. Arita (1993b) considera que la especie es vulnerable (localmente rara y con distribución restringida en el neotrópico).

Myotis californicus californicus (Audubon y Bachman)

No capturado, citado por Urbano, *et al.* (1987) para el Valle.

Myotis nigricans nigricans (Schinz)

Ejemplares examinados (1): Puebla: Arroyo Zapotitlán 2.5 Km E de Zapotitlán Salinas. Se trata de un macho no reproductivo. Fue capturado el 5 de mayo de 1995 en una red situada sobre una pequeña corriente de agua, en noche sin luna.

Myotis velifer (J.A. Allen)

No capturado, citado por Urbano *et al.* (1987) para el Valle

Nycticeius humeralis mexicanus Davis

Ejemplares examinados (1): Puebla: Jardín Botánico 1.8 Km E de Zapotitlán Salinas. Se trata de un macho adulto con testículos escrotados de 2x1, sus medidas (LT 81, CV 37, PT 6, O 17 antebrazo 31, peso 4 gr) fueron menores a las citadas por Hall (1981). El cráneo fue destrozado por los derméstidos y solo se conservan los maxilares y la mandíbula. Se capturó al ocultarse la luna el 17 de junio de 1994. Representa el primer reporte para el estado de Puebla y el registro más sureño para la especie, extendiendo su distribución 290 Km al sur de Tuxpan, Veracruz (Hall y Dalquest, 1963).

Plecotus mexicanus (G.M. Allen)

No capturado, pero citado por Handley (1959) para el Valle. La especie es mencionada como endémica del eje Neovolcánico (Fa y Morales, 1991; Ceballos y Rodríguez, 1993), sin embargo tiene una distribución más amplia en México (Hall, 1981).

Rhogeessa alleni Thomas

Ejemplares examinados (2): Puebla: 1 Km SW de San Juan Raya, (1). Jardín Botánico 1.8 Km E de Zapotitlán Salinas, (1). Dos machos. El ejemplar de San Juan Raya tenía testículos escrotados de 3x2 en abril de 1994, se capturó entre la vegetación en noche sin luna. El ejemplar de junio de 1995 no mostró actividad reproductora. La especie es citada como endémica del eje neovolcánico (Ceballos y Rodríguez, 1993; Fa y Morales, 1991), sin embargo tiene una distribución más amplia en México (Hall, 1981).

Rhogeessa gracilis Miller

Ejemplares examinados (1): Puebla: Jardín Botánico 1.8 Km E de Zapotitlán Salinas. El ejemplar es un macho con testículos abdominales, se capturó en noche iluminada por la luna, en una red situada entre la vegetación. La especie es mencionada como endémica del eje Neovolcánico (Fa y Morales, 1991; Ceballos y Rodríguez, 1993), sin embargo tiene una distribución más amplia en México (Hall, 1981)

Familia Molossidae

Promops centralis centralis Thomas

No capturado, citado por Urbano *et al.* (1987) para el Valle. Arita (1993b) considera que la especie es vulnerable (localmente rara y con distribución restringida en el neotrópico).

Nyctinomops aurispinosus (Peale)

No capturado, citado por Urbano *et al.* (1987) para el Valle.

Tadarida brasiliensis mexicana (Saussure)

Ejemplares examinados (4): Puebla: Arroyo Zapotitlán 2.5 Km E Zapotitlán Salinas, (2). Jardín Botánico 1.8 Km E de Zapotitlán Salinas, (2). Una hembra adulta y un macho joven, se capturaron en una red colocada a través de un arroyo cerca de un paredón de arcilla, en noviembre de 1994. Volaban juntos, la noche fue oscura y al parecer se trata de una madre con su cría. Los ejemplares del Jardín Botánico, capturados en 1 de mayo de 1995, también eran una pareja y volaban juntos. El macho era adulto con testículos escrotados de 3x2, la hembra se encontraba gestante con un feto que midió 4 mm desde la coronilla hasta la grupa. Es una de las pocas especies en las que sus movimientos migratorios han sido monitoreados (McCracken *et al.*, 1994). Arita (1993b) la considera especie rara en el neotrópico (Localmente escasa y con amplia distribución).

Análisis comparativo de los quirópteros del Valle de Tehuacán-Cuicatlán

Se capturaron un total de 483 murciélagos pertenecientes a cinco familias, 19 géneros y a 23 especies. Once especies adicionales han sido citadas dentro de los límites del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, por lo que la fauna de murciélagos del Valle consta de un total de 34 especies pertenecientes a 5 familias y 25 géneros.

Las especies *Centurio senex senex* y *Nycticeius humeralis mexicanus* son nuevos registros para el estado de Puebla y aumentan a 46 la lista de murciélagos para esta entidad.

Varias de las especies capturadas durante este estudio no son comunes o esperadas en zonas áridas como *Sturnira liliium parvidens*, *Artibeus jamaicensis yucatanicus*, *Centurio senex senex* y *Anoura geoffroyi lasiopyga*.

El gremio de los murciélagos en esta zona árida tropical mostró una marcada estacionalidad, con el mayor número de especies presentes en la primavera (Fig. 3).

Diez y ocho de las especies de murciélagos (53 %) presentes en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán entran dentro de alguna categoría de rareza, vulnerabilidad, amenazadas o endémicas para la región central de México, o bien se considera que pueden realizar movimientos migratorios estacionales importantes.

La comparación entre zonas áridas mostró un claro efecto latitudinal, con aumento de especies hacia el trópico y en donde el Valle de Tehuacán resultó la zona árida que presentó el mayor índice de riqueza relativa (34 especies/10,000 Km²), el resto de las zonas comparadas obtuvieron valores inferiores a dos especies presentes por cada 10,000 Km² (Cuadro 1). También la región bajo estudio resultó ser la que mayor número de géneros y especies presentó (25 y 34 respectivamente), por encima de desiertos de gran extensión como el Chihuahuense, el Sonorense y aún la península de Baja California. En el número de familias, Baja California presentó una más que el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (6 y 5 respectivamente) y ambos difirieron claramente de los desiertos que presentaron cuatro familias o menos (Cuadro 2).

Con relación a la afinidad biogeográfica de las especies que componen la fauna quiropterófila de las zonas áridas comparadas (Cuadro 3), se observó una mayor presencia de especies con afinidad Holártica en altas latitudes como el Gran Cañón y Mojave (77% y 67% respectivamente), así como en el desierto Chihuahuense y la península de Baja California (68% y 63% respectivamente) resultando el desierto Sonorense y Tehuacán-Cuicatlán con el menor porcentaje de estas especies (54% y 38% respectivamente). Con relación a las especies de afinidad neotropical, el Valle resultó el de mayor representación (50%) y el menos influido por especies de afinidad pantropical (12%), el desierto del Gran Cañón, por el contrario, presentó el mayor porcentaje de estos murciélagos (23%).

En cuanto a los hábitos alimenticios (Fig. 4), el Valle de Tehuacán-Cuicatlán es el más diversificado con seis tipos distintos, en los que predominan los insectívoros aéreos (18 especies), los frugívoros (6 especies) y los nectarívoros (5 especies). La península de Baja California y el desierto Sonorense presentaron cinco tipos de alimentación, pero al igual que en las otras zonas áridas, claramente dominan los insectívoros y existe poca representación de especies provenientes del trópico que utilizan recursos vegetales como parte de su alimentación.

La comparación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán con las localidades situadas en latitudes tropicales similares (Cuadro 2), reveló que el número de taxa presentes en esta zona árida es menor que los presentes en Chamela y Los Tuxtlas a todos los niveles comparados. A pesar de lo anterior el Valle es muy similar a Chamela Jalisco, donde predominan las Selvas Bajas Caducifolias y Medianas Subperennifolias. Con respecto a la afinidad biogeográfica, el porcentaje de especies holárticas fue notablemente mayor en esta zona árida, mientras que el porcentaje de especies tropicales fue menor (Cuadro 3).

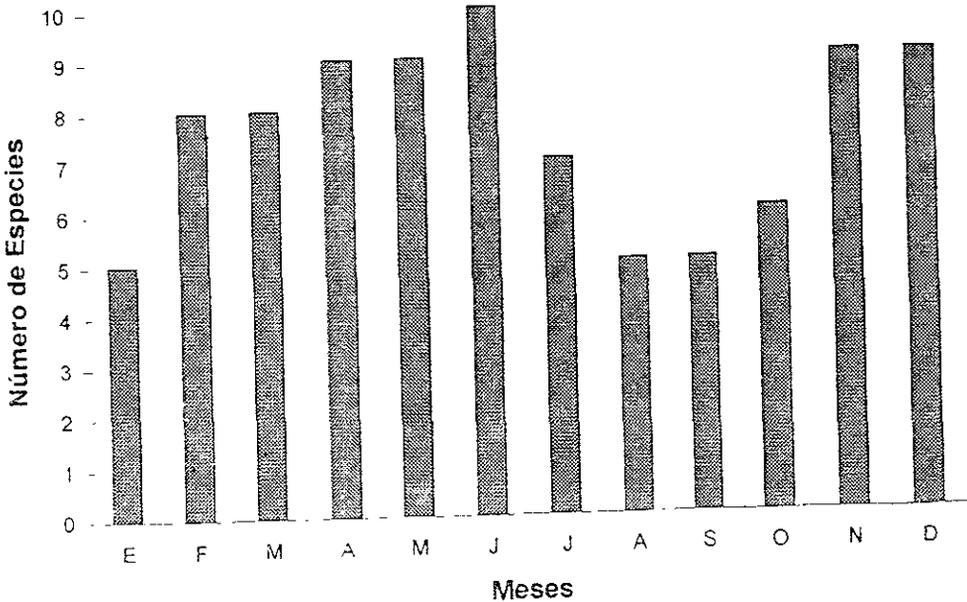


Fig. 3
Abundancia estacional de especies de murciélagos en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Cuadro 1

Composición de la quiropterofauna de los diferentes desiertos de norte américa, con relación a su extensión y riqueza relativa a 10,000 Km²

Localidad	Area (Km ²)	No. especies	Relativa a 10,000 Km ²
Gran Cañón	409,000	9	0.22
Mojave	140,000	9	0.64
Chihuahuense	453,000	25	0.55
Sonorense	275,000	26	0.94
Baja California	143,396	27	1.88
Tehuacán- Cuicatlán	10,000	34	34.0

Cuadro 2

Riqueza de murciélagos en los desiertos de norte américa y dos regiones tropicales sub-húmeda y húmeda de México.

Localidad	Familias	Géneros	Especies
Gran Cañón	2	7	9
Mojave	3	7	9
Chihuahuense	4	13	25
Sonorense	4	15	26
Baja california	6	15	27
Tehuacán-Cuicatlán	5	25	34
Chamela	7	27	37
Los Tuxtlas	8	31	39

Cuadro 3

Afinidad Biogeográfica porcentual de los quirópteros de los desiertos de norte américa y dos localidades tropicales sub-húmeda y húmeda de México.

Localidad	Holártica	Neotropical	Pantropical
Gran Cañón	77	0	23
Mojave	67	11	22
Chihuahuense	68	16	16
Sonorense	54	27	19
Baja California	63	22	15
Tehuacán-Cuicatlán	38	50	12
Chamela	16	60	24
Los Tuxtlas	10	80	10

Con relación a los tipos de alimentación (Fig. 4), Tehuacán-Cuicatlán y Chamela presentaron seis tipos de alimentación y más de la mitad de sus murciélagos fueron insectívoros. En cambio, Los Tuxtlas presentó ocho tipos de alimentación con menos de la mitad de sus especies con hábitos insectívoros y el mayor número de especies frugívoras (14), siendo Tehuacán-Cuicatlán el menos representado en este aspecto (6). El componente de especies nectarívoras se observó mejor representado en Chamela y Tehuacán-Cuicatlán (6 y 5 especies respectivamente), a diferencia de Los Tuxtlas (3 especies). Finalmente Los Tuxtlas fue la única de estas localidades comparadas que presentó especies con hábitos carnívoros.

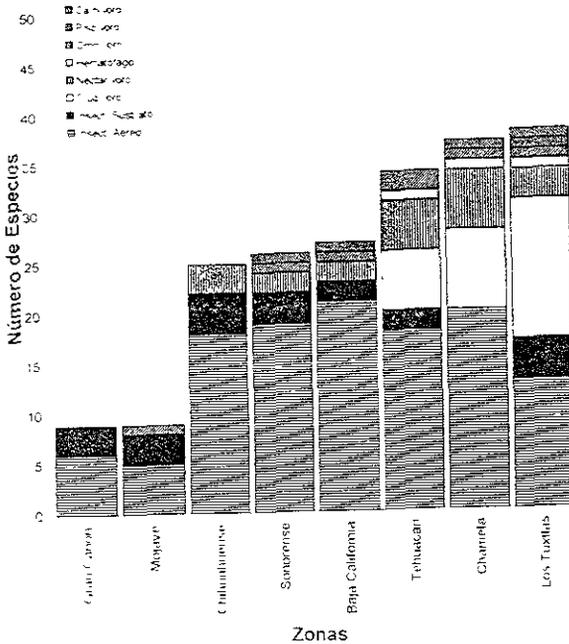


Figura 4

Número de murciélagos que ocupan los diferentes niveles tróficos en los principales desiertos de Norte América y en dos localidades tropicales costeras de México

DISCUSION

Por la riqueza de especies de murciélagos así como de gremios alimenticios, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán es más parecido a las localidades tropicales costeras

comparadas, que a los desiertos extratropicales de Norte América. Particularmente a Chamela, Jalisco donde la vegetación predominante es Selva Baja Caducifolia (Ceballos y Miranda, 1986; Sánchez, 1984).

El sorprendente parecido que presenta el Valle de Tehuacán-Cuicatlán con las localidades costeras más húmedas, revela que la aridez por si misma no es un factor que determíne el empobrecimiento en quirópteros de una región. El Valle tiene una serie de particularidades climáticas que lo hacen diferente de los desiertos extratropicales, las más sobresalientes parecen ser su estabilidad térmica (García, 1981) y su predecibilidad pluvial estacional (Valiente, 1991). Estos factores generan una dinámica ambiental que favorece el establecimiento de plantas xerófilas perennes y una escasa presencia de especies anuales, a diferencia de otras zonas áridas donde más de 50% de las especies vegetales son anuales (Valiente, 1991). La presencia de este tipo de vegetación, su diversidad y su complejidad estructural (Dávila *et al.*, 1993) deben generar condiciones similares a las que favorecen la riqueza de quirópteros en zonas tropicales más húmedas.

La riqueza de esta región también puede deberse, a la comunicación que presenta con zonas colindantes de mayor humedad situadas en los estados de Puebla, Oaxaca, Veracruz, Morelos y Guerrero. El Valle de Tehuacán-Cuicatlán pertenece a la cuenca hidrográfica del Papaloapan y autores como Alvarez y Ramírez-Puliido (1972), han señalado la alta probabilidad de que exista una comunicación efectiva para los murciélagos que habitan ambientes más húmedos en Veracruz, de donde podrían provenir algunas especies estacionales.

El gremio de los murciélagos en el desierto de Tehuacán-Cuicatlán, mostró una amplia influencia de la estacionalidad, asociada con los periodos de floración y fructificación masiva de las cactáceas columnares que ocurren entre la primavera y el verano (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). En estos meses se presentó el mayor número de especies de murciélagos, lo que indica un periodo favorable para ellos.

Varias especies poco conocidas como habitantes de zonas áridas o bien que no se habían observado antes en este ambiente, fueron capturadas en este trabajo, no de manera accidental sino como habitantes estacionales o permanentes. En este aspecto llama la atención la abundante presencia de especies de hábitos herbívoros como los frugívoros y los nectarívoros, que no son comunes en desiertos de latitudes mayores y que son un componente típico del trópico y de condiciones de mayor humedad (Fleming *et al.*, 1972).

La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán ampliamente dominada por cactáceas columnares y matorrales presenta una alta productividad anual de flores, frutos y tejidos suculentos. Esta característica al parecer, permite que algunos murciélagos de hábitos herbívoros sean residentes permanentes en el Valle (Rojas-Martínez, obs. pers.; Valiente-Banuet *et al.*, 1996).

La alta productividad local es un factor que ha sido considerado importante para explicar el mantenimiento de la diversidad de los quirópteros (Arita, 1993a).

En estudios previos en el Valle, se ha considerado que la ocurrencia de interacciones mutualistas como la polinización y la dispersión de semillas en cactáceas por murciélagos, podría ser un aspecto importante a considerar para explicar el mantenimiento de las especies nectarívoras y frugívoras. Valiente-Banuet, *et al.* (1996) han determinado que entre las cactáceas columnares y los murciélagos nectarívoros existe una estrecha relación que favorece la alta diversidad de cactáceas, debido a que su polinización y dispersión está fuertemente ligada a los murciélagos. La productividad vegetal debe favorecer también la abundancia de artrópodos en el Valle, de manera que este recurso está disponible también para murciélagos que se alimentan de ellos, pero la carencia de estudios específicos no permite por el momento llegar a interpretaciones fundamentadas.

La comparación de los desiertos de Norte América, reveló en todos los aspectos tomados como referencia, un claro efecto latitudinal como el que describen otros autores (Arita, 1993a; Fleming, 1973; Iñiguez y Santana, 1993; Wilson, 1974), mostrando un mayor número de taxa y hábitos alimenticios en la menor latitud en que está situado el Valle. Por otra parte, la afinidad biogeográfica de las especies de murciélagos que habitan estos desiertos también se ajustó a la influencia de la latitud, mostrando una mayor representación de especies holárticas en el norte y tropicales hacia el sur. Cabe señalar que el desierto Sonorense muestra una influencia tropical muy importante pero con un componente muy pequeño de especies con hábitos herbívoros.

La zona árida de Tehuacán-Cuicatlán ha sido propuesta reiteradamente para su conservación con base en argumentos florísticos. Este sería el primer argumento justificado para su conservación con base en su sobresaliente riqueza de mamíferos voladores, por la importancia de las interacciones que se establecen entre ellos y la vegetación, así como por la importante presencia de especies de murciélagos (53%), consideradas: raras, vulnerables, amenazadas, endémicas o migratorias, que lo habitan.

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, a pesar de sus escasas dimensiones, alberga al 74% de las especies de quirópteros conocidas para el estado de Puebla y al 41% de las reportadas para el estado de Oaxaca. Arita (1993a) ha sugerido que las estrategias de conservación de especies de murciélagos deben concentrarse en la búsqueda de sitios que favorezcan la alta diversidad, por lo cual el Valle de Tehuacán-Cuicatlán es ideal en este aspecto

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a María del Coro Arizmendi todo el apoyo brindado durante las salidas al campo y el trabajo editorial. De la misma manera a dos revisores anónimos, por las sugerencias aportadas para el mejoramiento de este trabajo. Esta investigación ha sido apoyada por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM, Proyecto Dgapa-IN207993; así como por la Comisión Nacional para el Uso y Manejo de la Biodiversidad (CONABIO), Proyecto G0101 durante 1995.

LITERATURA CITADA

- Alvarez, T. & J. Ramírez-Pulido. 1972. Notas acerca de murciélagos mexicanos. *Anls Esc. Nat. Cienc. Biol. México*, 19:167-178
- Anderson, S. 1972. Mammals of Chihuahua taxonomy and distribution. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 148:149-410
- Anderson, S., & C.E. Nelson. 1965. A systematic revision of *Macrotus* (Chiroptera). *Amer. Mus. Novit.*, 2212:1-39
- Arita, H.T. 1993a. Riqueza de especies en la mastofauna de México. In Medellín R.A. y G. Ceballos (eds). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Publicaciones Especiales. Asoc. Mex. Mastozool. A.C., México. 1:109-128
- 1993b. Rarity in neotropical bats: correlations with phylogeny, diet, and body mass. *Ecol. Applic.*, 3:506-517
- Arizmendi, M.C. & Espinosa de los Montero (en prensa). Avifauna de los bosques de cactáceas columnares en el Valle de Tehuacán-Puebla. *Acta Zoológica Mexicana*.
- Baker, R.H. & J.K. Greer. 1962. *Mammals of the mexican state of Durango*. Publications of Museum of Michigan State University. Biological Series, 2:29-154
- Barbour, R. & W.H. Davis. 1969. *Bats of America*. University Kentucky Press. Lexington. 286 pp.
- Ceballos, G. & A. Miranda. 1986. *Los mamíferos de Chamela, Jalisco. Manual de Campo*. UNAM Instituto de Biología. México. 436 pp.
- Ceballos, G. & D. Navarro L. 1991. Diversity and conservation of mexican mammals. In Mares, M.A., and D.J. Schmidly (eds). *Latin american mammalogy . History, biodiversity and conservation*. University of Oklahoma Press. pp. 167-198.
- Ceballos, G. & Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México. II. Patrones de endemividad. In: Medellín, R.A. y G. Ceballos (eds). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Publicaciones especiales. Asoc. Mex. Mastozool. A.C., México. 1:87-108.
- Coates-Estrada, R. & A. Estrada. 1986. *Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtlas"*. UNAM. Instituto de Biología. 151 pp
- Cockrum, E.L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the nosed bats family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zool.* 62:181-202
- Cockrum, R.H. & G. van R. Bradshaw. 1963. Notes on mammals from Sonora, Mexico. *Amer. Mus. Novit* 2138:1-9

- Dávila, P.A., J.L. Villaseñor R., R. Medina L., A. Ramírez R., A. Salinas T., J. Sánchez-Ken & P. Tenorio L. 1993. Estado florístico de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. UNAM. Instituto de Biología. 195 pp.
- Fa, J.E., & L. Morales. 1991. Mammals and protected areas in the trans-mexican Neovolcanic Belt. In Mares, M.A., and D.J. Schmidly (eds). *Latin American mammalogy. History, biodiversity and conservation*. University of Oklahoma Press. pp. 199-226.
- Ferrusquia-Villafranca, I. 1978. Distribution of cenozoic vertebrate fauna in Middle America and problems of migration between North and South America. In: *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica*. Bol. Inst. Geografía, UNAM México, pp. 193-329.
- Findley, J.S., A.H. Harris, D.E. Wilson & C. Jones. 1975. *Mammals of New Mexico*. University of New Mexico Press. Albuquerque, 360 pp.
- Flannery, K.V. 1967. Vertebrate fauna and hunting patterns. In: Douglas S. Byers (ed). *The prehistory of the Tehuacán Valley. Vol I. Environment and subsistence*. pp. 132-177
- Fleming, T.H. 1973. Numbers of mammals species in North and Central America communities. *Ecology*, 54:555-563
- Fleming, T.H., E.T. Hooper & D.E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology*, 53:555-569
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Instituto de Geografía, UNAM, Mexico 239 pp
- Gallina, T.P., S. Alvarez C., A. González R. & S. Gallina T. 1991. Aspectos generales sobre la fauna de vertebrados. In Ortega A. y L. Arriaga (eds.). *La reserva de la Biosfera el Viscaíno en la península de Baja California*. pp 177-209
- Gardner, 1977. Feeding habits. In: Baker, R.J., J.K. Jones, Jr and D.C. Carter (eds). *Biology of bats of the new world family Phyllostomatidae. Part. II*. Special Publications Museum. Texas Tech. University. pp 293-350
- Goodwin, G.G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca. Mexico, in the American Museum of Natural History *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 141:1-269.
- Hall, E.R. 1981. *The mammals of North America*. John Wiley and Sons, New York. 1 xv + 1181 + 90
- Hall, E.R. & W.W. Dalquest. 1963. The mammals of Veracruz. *University Kansas Publications, Museum Natural History*, 14:165-362
- Handley, C.O., Jr. 1959. A revision of american bats of genus *Euderma* and *Plecotus*. *Proceedings of the United States National Museum*, 110: 95-246.
- Hill, J.E., & J.D. Smith. 1984. *Bats. A natural history*. University of Texas Press. 243 pp.
- Huey, J.M. 1964. The Mammals of Baja California, Mexico. *Trans San Diego Society of Natural History*, 13:85-168
- Humphrey, S.R., & F. Bonaccorso. 1979. Population and community ecology. In: Baker, R.J., J.K. Jones, Jr, and D.C. Carter (eds). *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae Part 3*. Special Publications Museum., Texas Tech University pp. 409-441
- Iñiguez, D.L.I. & E. Santana C. 1993. Patrones de distribución y riqueza de especies de los mamíferos del Occidente de México. In: Medellín, R.A. y G. Ceballos (eds) *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Publicaciones especiales. Asoc. Mex. Mastozool. A.C. México, 1:65-86

- IUCN. 1990. *Centres of plant diversity. An introduction to the project with guidelines for collaborators*. Parchment (Oxford) Ltd., Kew, Inglaterra. 31 pp.
- Koopman, K.F. 1981. The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68:352-369
- McCracken, G.F., M.K. McCracken, & A.T. Vawter. 1994. Genetic structure in migratory populations of the bat *Tadarida brasiliensis mexicana*. *J. Mammalogy*, 75:500-514
- McCoy, E.D., & E.F. Connors. 1980. Latitudinal gradients in the species diversity of North American Mammals. *Evolution*, 34:193-203
- McMahon, J.A. 1990. *Deserts. A comprehensive field guide fully illustrated with color photographs to the wild flowers birds, reptiles, insects, and other natural wonders of North America deserts from Oregon to Mexico*. The Audubon Society Nature Guides. Alfred A. Knopf, 638 pp.
- MacMahon, J.A. & F.H. Wagner. 1985. The Mohave, Sonoran and Chihuahuan deserts of North America. In: Noy-Meir Y. M.e. y D.W. Goodall (eds.). *Hot deserts and arid shrublands*, A. pp 105-202
- Matson, J.O. & R.H. Baker. 1986. Mammals of Zacatecas. *Special Publications of Museum Texas Tech University*. 24:1-88
- Miranda, F. 1948. Datos sobre la vegetación de la cuenca alta del Papaloapan. *Anales del Instituto de Biología*. UNAM, México, 19:333-364
- Osorio-Beristain, O. 1996. Descripción de la vegetación en los alrededores del Cerro Cutác, Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias, UNAM. 60 pp.
- Ramírez-Pulido, J., M.C. Britton, A. Perdomo & A. Castro. 1986. *Guía de los mamíferos de México*. Univ. Aut. Metropol. Iztapalapa. México. 720 pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. LIMUSA. México. 432 pp.
- Sanborn, C.C. 1955. Remarks on the bats of the genus *Vampyrops*. *Fieldiana, Zoology*, 37:403-413.
- Sánchez, H.C. 1984. Los murciélagos de la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión de Chamela, Jalisco, México. *II Reunión Iberoamericana. Conservación y Zoología de Vertebrados*. Memorias, 385-399.
- SEDESOL. 1994. Norma oficial mexicana. NOM-059-ECOL-1994. Que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestre 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, Organó de Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos*. Tomo CDLXXXVIII, No. 10.
- Smith, J.D. 1972. Systematics of the chiropteran family Mormoopidae. *Miscellaneous Publications, Museum of Natural History, University Kansas*, 56:1-132
- Smith, Jr., C.E. 1965. Flora, Tehuacán Valley. *Fieldiana Botany*, 31:101-143
- Snow, J.L., J.K. Jones, Jr., and Wm. D. Webster. 1980 *Centurio senex. Mammalian Species*, 138:1-3
- Tuttle, M.D. 1968. Feeding habits of *Artibeus jamaicensis*. *J. Mammalogy*, 49:787
- Urbano-Vidales, G., O. Sánchez-Herrera, G. Téllez-Girón & R.A. Medellín. 1987. Additional records of Mexican mammals. *Southwest. Naturalist*, 32.134-137
- USFWS. 1986. *Endangered and threatened wildlife and plant* Department of interior United States. Fish and Wildlife Service Washington, D C 30 pp

- Valiente, B.L. 1991. Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacán, Puebla México. *Tesis de Licenciatura* Facultad de Ciencias, UNAM. 61 pp.
- Valiente-Banuet, A., M. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez & L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop Ecol.*, 12:1-17
- Wilson, J.W., III. 1974. Analytical zoogeography of North American Mammals. *Evolution*, 28:124-140

Recibido: 11 de octubre de 1995
Aceptado: 14 de febrero de 1996

Capítulo 2

"Seasonal distribution of the long-nosed bat
(*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized
migration pattern really exist?"



Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist?

Alberto Rojas-Martínez¹, Alfonso Vahente-Banuet¹, María del Coro Aizmendi², Arcadio Alcántara-Figueroa¹ and Hector T. Ariza³ ¹Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, México 04510 D.F., ²Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos-FNEP-Aziacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. de los Barrios sin Los Reyes Iztaacala, Tlalnepantla 54090, Ido. de México, and ³Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Apartado Postal 27-3 Xangari, C. P. 58089, Morelia, Michoacan

Abstract

Aim This paper examines the migration of the tropical nectarivorous bat *Leptonycteris curasoae* considered as a latitudinal migrant that breeds in south-west United States and northern Mexico in spring and migrates southward during fall. We tested the hypothesis that the latitudinal migration occurs only locally given by the local availability of bat resources, leading to migratory movements in zones with seasonal scarcity of resources and to resident bat populations where resources are available throughout the year.

Localization We analysed the presence of *L. curasoae* along its distribution range in North America (between 14°N and 33°N). Study cases were also conducted in three Mexican localities: the Tehuacan Valley (17°48'–18°58'N and 96°48'–97°43'W), Sonoran Desert (28°41'N and 110°15'W), and the coast of Jalisco (19°32'N and 105°0'W).

Methods Geographic evidence for latitudinal migration of *L. curasoae* was analysed using 94-year capture records housed in twenty-two collections of North America. Records were analysed using a Geographical Information System (GIS) in which floral resources, the capture records were integrated. Monthly captures in the Tehuacan Valley were conducted during three years and bats abundance and reproductive status were correlated with the phenology of bat resources. Bat captures were also conducted during two consecutive years in an extratropical desert during winter and spring, and during one spring in the coast of Jalisco.

Results The latitudinal migration of *L. curasoae* in North America only occurs at latitudes near 30°N, whereas bats may be residents at latitudes lower than 21°N. Captures were associated always to the availability of floral resources in both geographical and local scales.

Main conclusions The existence of resident populations in the tropics with two reproductive events support the hypothesis that migration only occurs at the northern distribution limit of this species feeding bat.

Keywords

Floral-bat resources, *Leptonycteris curasoae* migration, reproduction, Mexico

Correspondence: Alberto Rojas-Martínez, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, México 04510 D.F.

Resumen

Objetivo Este trabajo examina la migración del murciélago nectarívoro *Leptonycteris curasoae*, considerado como un migratorio latitudinal que se reproduce durante la primavera y el verano en el SW de los Estados Unidos y el norte de México, y que regresa hacia el sur durante el invierno. Nosotros analizamos la hipótesis de que la migración latitudinal ocurre solo localmente, debido a la disponibilidad diferencial de los recursos florales a lo largo de su área de distribución. Esto provoca movimientos migratorios en zonas temporales con escasez estacional de recursos y la existencia de poblaciones residentes en lugares donde los recursos florales están disponibles todo el año.

Localización En este trabajo analizamos la presencia estacional de *Leptonycteris curasoae* a lo largo de su distribución geográfica en Norte América (entre los 14°N y 33°N). Analizamos estudios de caso en tres localidades mexicanas: en el Valle de Tehuacán (17°28'–18°58'N y 96°48'–97°43' W), en el desierto de Sonora (28°41'N y 110°15' W) y la costa de Jalisco (19°32' N y 105°07' W).

Metodo Las evidencias geográficas sobre la migración latitudinal de *Leptonycteris curasoae* fueron analizadas utilizando 94 años de registros de captura acumulados en 22 colecciones de Norte América. Los registros fueron analizados utilizando un Sistema de Información Geográfica (SIG), en el cual los recursos florales y los registros de captura fueron integrados. En el Valle de Tehuacán realizamos capturas mensuales durante tres años en los cuales registramos la abundancia y la condición reproductiva de los murciélagos, datos que fueron relacionados con la fenología de los recursos florales quiropterófilos. Además llevamos cabo capturas durante dos años consecutivos en un desierto extratropical durante el invierno y la primavera, y durante la primavera en la costa de Jalisco.

Resultados La migración latitudinal de *L. curasoae* en Norte América sólo ocurre en latitudes cercanas a los 30°N, mientras que los murciélagos son residentes en latitudes menores a los 21°N. Las capturas de este murciélago están asociadas siempre a la existencia de recursos florales tanto a nivel geográfico como local.

Conclusiones principales La existencia de poblaciones residentes en el trópico y en otros dos periodos de reproducción, apoyan la hipótesis de que la migración sólo ocurre en los límites norteños de la distribución de este murciélago nectarívoro.

Palabras clave

Leptonycteris curasoae, migración, murciélago nectarívoro, reproducción, quiropterófilos, México

INTRODUCTION

Migration is a term used to describe movements and defined as the changes in habitat, periodically recurring and alternating in direction, which tend to secure optimal environmental conditions at all times (Thomson, 1928). In North America many animals, such as birds, butterflies and bats, migrate from their northern breeding grounds or winter southwards to feeding/wintering grounds in tropical America. Explanations to this behaviour have been related to several non-mutually exclusive factors, such as the length of the day, seasonal changes in the availability of food resources and the presence of adverse climate (Dingle, 1986). In all the cases the residence status of any species is related to its presence and its feeding substrate.

The tropical long-nosed bat *Leptonycteris curasoae* Merriam & Allen, is considered an endangered species (SFWA, 1986; SEDESOL, 1992), highly specialized to feeding on floral

resources in arid and semi arid environments of North America (Alvarez & Gonzalez, 1970; Fenton & Kunz, 1977; Hummer & Bonaccorso, 1979; Koopman, 1981; Herthaus, 1982). Nectar and pollen of columnar cacti, and plants of the genus *Prosopis* constitute its principal feeding resources (Alvarez & Gonzalez, 1970; Arria, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997; Arzoumanoff *et al.* unpublished data). This bat has been considered as a generalized latitudinal migrant, thus occurring throughout all its distribution range in North America (Hummer & Bonaccorso, 1979; Arria, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Koopman, 1981; Cockrum, 1991; Fleming *et al.*, 1993). The literature on *L. curasoae* indicates that migration of this bat may be explained by three main postulates. (1) Individuals are forced to migrate during spring to higher latitudes, as far north as the SW of the United States and during fall to feeding grounds in tropical regions of Mexico, in order to find

resources and suitable environmental conditions (Cockrum, 1991; Fleming *et al.*, 1993). If the migration then is possible because a latitudinal sequential bar-blooming resources occurs along North America (Gentry, 1982; Cockrum, 1991; Fleming *et al.*, 1993), and if as a consequence of migration, a spring and summer reproduction only occurs in the Sonoran Desert (Howell & Roth, 1981; Cockrum, 1991; Cisillos *et al.*, 1997).

Since migration of *L. curasoae* was proposed in 1954 (Cockrum, 1991) it has been widely accepted as a fundamental ecological feature of the species. However, most of the studies have been conducted in the northern regions of its range and little is known about the ecology of the species in tropical Mexico, where the most extensive distributional area occur (Villa, 1967; Hall, 1981; Koopman, 1981; Valente-Bonnet *et al.*, 1996) and where floral food resources are abundant throughout the year (Rojas-Martínez, 1996; Valente-Bonnet *et al.*, 1996, 1997b).

Evidence of the possible resident status of this bat species in Mexico, has been provided for Sierra de la Laguna, Baja California Sur (Woloszyn & Woloszyn, 1982) and for South-Central Mexico (Valente-Bonnet *et al.*, 1996, 1997b). However, these studies have not addressed the significance of resident bat populations in terms of ecological significance (a geographical perspective, as for other bat species; Meeker *et al.*, 1994). Residence might be based on the seasonal availability of food resources promoting local movements among different vegetation units. For example, at the Sierra de la Laguna in Baja California, vegetation is characterized by presenting a mosaic of plant communities including xerophytic shrublands, tropical deciduous forests, red pine-oak forests, which provide food to the bats in different seasons of the year (Rzedowski, 1978; Valente-Bonnet *et al.*, 1996) whereas in south-central Mexico (including the Balsas River Basin) and the Tehuacan Valley, besides the presence of heterogeneous vegetation types with abundant canopy epiphyllous resources, this zone is considered as a centre of diversification of groups of Diptera (tribes Pachycreceae and Cereceae) and pteridaceous gaves (Gentry, 1982; Valente-Bonnet *et al.*, 1996; Valente-Bonnet & Arizmendi, 1998).

The purpose of this work is to test the hypothesis that the latitudinal migration of this neotropical species is conditioned by the changes in the seasonal availability of floral resources. If this hypothesis is true, the latitudinal migration can not be regarded as a generalised phenomenon throughout the distribution range of the species, but in terms of the local conditions generated by the resource availability throughout the year producing changes in the biology of each population. We studied the seasonal presence and reproductive condition of *L. curasoae* in three of the North American latitudes analysing 94-years of capture records contained in museums in the seasonal availability of bat-floral resources along the distribution range of *L. curasoae* and case studies on the abundance and reproduction of the bats during a tropical desert in Mexico, correlated with the abundance of the floral species used by them, and with the abundance of this bat in an extratropical locality in the Sonoran desert, Mexico during winter and spring and in a tropical region located in the Pacific coast of Mexico during spring.

METHODS

Geographical analysis

To analyse the distribution for *L. curasoae* in its North American range, we used the data base of Arita & Humphrey (1988) which contains records for a total of twenty-two North American mammal collections (Appendix 1). This data base was complemented with recent information from the Mexican collections: Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (ENCB), Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (FCUNAM) Instituto de Biología, UNAM (IBUNAM) and Universidad Autónoma Metropolitana, Ixtapalapa (UAM-I). The data analysed represent a 94-years sample, in which species identity has been rigorously revised by Arita & Humphrey (1988) and in Mexico by the authors. Data consisted of capture localities with dates, and reproductive condition considering information on young bats and pregnant or lactating females. Reproduction data were complemented with information obtained from Cockrum (1991) and Rojas-Martínez (1996). Each capture locality was georeferenced using a topographic map 1:1 000,000 (SPP, 1980).

In order to have a geographical pattern of capture records with respect to time of the year, the latitudinal records were plotted against seasons. The purpose was to examine firstly if the latitudinal clustering of capture records have a distributional presence according to the migration hypothesis (i.e. spring and summer presence in the North and absence in the South, and fall-winter presence in the South and absence in the North).

A Geographic Information System (IDRISI-Windows V2; Eastman, 1997; Jones, 1997) was used to create a raster image with the areas covered with the vegetation types which provide resources for *Leptonycteris curasoae* in North America. These vegetation areas were selected according to the vegetation map of Mexico and south-west U.S.A. (Rzedowski, 1978; Brown, 1982) always with respect to the distribution range of *L. curasoae* (Gentry, 1982; Gibson & Nobel, 1986; Arita, 1991; Valente-Bonnet *et al.*, 1996). These vegetation areas included tropical deciduous forests and xerophytic shrublands and their areas were calculated in km².

Also we calculated the total surface of the contour of Mexico added with the area of bat resources in the SW of the United States (Howell & Roth, 1981; Gentry, 1982; Gibson & Nobel, 1986; Cockrum, 1991).

Phenological information (time of flowering and fruiting) of the chiropterophilous plant species of families Agavaceae, Bombacaceae, Bignoniaceae, Coctaceae (tribes Pachycreceae and Cereceae), Convolvulaceae and Leguminosae was obtained from different studies (Rzedowski, 1978; Gentry, 1982; Quiroz *et al.*, 1986; Loefer, 1993; Valente-Bonnet *et al.*, 1996, 1997a, b; Arizmendi *et al.* unpublished data; Appendix 2). Accordingly, phenological information was grouped in spring-summer and fall-winter seasons of blooming to be analysed in a geographical and temporal context.

The temporal presence of bats in North America was analysed making two maps of captures in spring and summer and during fall and winter. The seasonal periods were defined as follows: spring-summer (21 March to 20 September), and

fall-winter period with the rest of the year. Localities of capture were rasterized localizing and counting them over vegetation maps.

In order to relate captures along the range of distribution of *L. curasoae* with annual floral resources, a binomial test normal approximation (Fleiss, 1981) was used to compare the observed frequency of bat capture records over area of vegetation that offer floral resources, with a null distribution based on the proportion of captures expected from a random distribution over the territory covered by the vegetation considered. The captures were split into two groups, those which coincided with the area of the vegetation and those which did not. Deviation from the null distribution would suggest a non random distribution of *Leptonycteris curasoae* in terms of vegetation area offering resources.

Considering that *L. curasoae* depends exclusively on floral resources for feeding (Alvarez & Gonzalez, 1970) we defined three latitudinal ranges in order to represent floral offer conditions according to Rzedowski (1978). First, the extratropical range was located at latitudes higher than 29°N where only spring and summer resources exist (Cockrum, 1991; Fleming et al., 1993). A transitional range including the Northern boundary of the tropical vegetation located between 29° and 21°N, where food availability might be continuous. A third tropical range was located at latitudes lower than 21°N, where floral offer is year-round continuous (Rojas-Martinez, 1996; Valiente-Banuet et al., 1996, 1997b). Each latitudinal area was measured in km².

To test if the seasonal captures are associated with the area occupied by the vegetation offering abundant floral resources for bats in each latitude, we applied a χ^2 test. We calculated the expected number of captures in the area of each one of the geographical regions previously defined, by multiplying the proportion that occupies the area of each latitudinal zone (of the total surface that offer resources), by the total seasonal capture dividing by 100. Null hypothesis considered that if a random capture exists, seasonal presence of bats along the distribution should be proportional to the magnitude of the latitudinal area. Standardized residuals were used to analyse the differences between the seasonal captures to each latitudinal region (Geog-Smith, 1983).

Study cases

To verify the capture records at different latitudes, field studies were conducted in the Tehuacán Valley, one locality in the Sonoran desert, and in the Chamela region (Fig. 1).

The Tehuacán Valley is located in South-Central Mexico at 17°22'–18°58' N and 96°48'–97°23' W at elevations ranging between 1000 and 1500 m a.s.l. It has been considered to be an important region for conservation of nectar feeding-bats (Rojas-Martinez & Valiente-Banuet, 1996; Valiente-Banuet et al., 1996). The Valley is an isolated arid-semiarid region (10–40 km²) located in the south-east boundary of the state of Puebla and north-east of the state of Oaxaca. It is considered to be the most tropical and zone of North America (Rzedowski, 1978).

This region owes its aridity to the rain shadow produced

by the eastern Sierra Madre (Smith, 1965). Average rainfall is 495 mm per year, and annual mean temperature of 21 °C, with very rare frosts (García, 1978). The Valley flora is constituted by about 2750 plant species, 30% of them being endemic to the area (Dávila et al., 1993). In the Tehuacán Valley and the Balsas River Basin a total of forty-five columnar cacti species have been reported, and more than the 50% of them show xerochrotophyllous syndrome (Valiente-Banuet et al., 1996). In the northern part of the Valley, columnar cacti produce flowers between spring and summer (Valiente-Banuet et al., 1996). These plants constitutes cacti forests with densities as high as 1800 individuals ha (Valiente-Banuet et al., 1997a). In the southern part of the Valley, tropical deciduous forests are the most common vegetation type with a significant number of species blooming between fall and winter.

The study site in the Sonoran Desert is located at Ranch San Francisco situated 80 km SE of Hermosillo (28°41' N and 110°15' W), at 450 m a.s.l. The vegetation in the site is a thorn scrub dominated by the columnar cacti *Stenocereus thubertii* (Engelm.) Bus., *Pachycereus pecten-aboriginum* Britt. & Rose and *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britt. & Rose. Average rainfall is 346 mm per year, and annual mean temperature of 23.5 °C (García, 1978).

The study site in the Chamela Region is located at Isla Pajarero, located in the Chamela Bay at (19°32' N, 105°07' W) at elevations of less of 150 m. The mean annual rainfall in the Estacion de Biología, Chamela is 748 mm with 80% falls from July to October, and annual mean temperature of 24.9 °C (Bullock & Solís-Magallanes, 1990). The vegetation in the island is a tropical deciduous forest in which *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Cratogeomys tapia* (L.) Gaertn., and *Condalia elegnoides* DC., are the dominant species.

Bat captures in the Tehuacán Valley

We conducted monthly captures of *Leptonycteris curasoae* in five different localities during three years (1994–96) in columnar cacti forests and tropical deciduous forests. Three nets (3 m high, 20 m length) distributed in one ha were opened during all night (1900 to 600 h), by two consecutive nights. To reduce net-avoidance by bats, netting sites were changed each night.

The columnar cacti forests were sampled in two localities of the state of Puebla (1.8 km E Zapotitlan Salinas and 2 km SW San Juan Raya), at altitudes ranging between 1500 and 1700 m a.s.l. The total sampling effort in these sites was 1812 h-night-net in the spring-summer period and of 648 h-night-net in autumn-winter. Tropical deciduous forest was sampled in three localities San Rafael and Barranca Seca, 4 km SE of Tehuacan city in the state of Puebla and in Chinameca in the state of Oaxaca, at altitudes between 900 and 1100 m a.s.l. The total capture effort was of 576 h-night-net in spring-summer and of 576 h-night-net in autumn-winter.

Bat captures were pooled in two seasonal periods: spring-summer and fall-winter, and the relation bat/h²night-net² was employed to compare the annual bat point index in the Tehuacan area. Bats captured were also examined in order to determine their reproductive condition, considering the

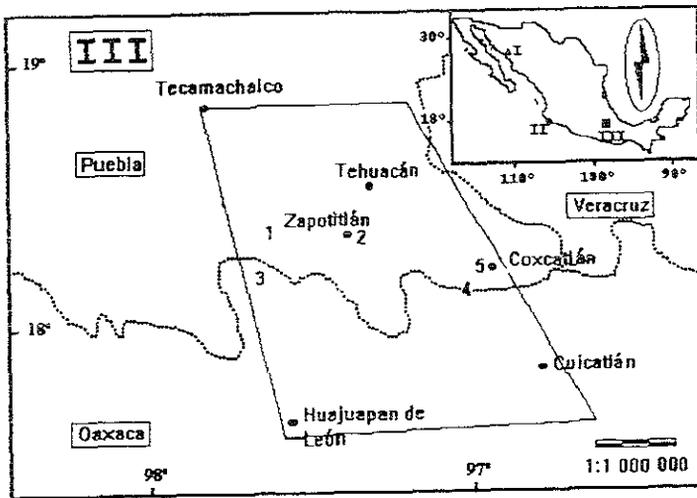


Figure 1 Study site location: I = Rancho San Francisco, 5 km SW Tecuacalco, Soconusco, Soconusco, 18° 2' N, 97° 53' W; III = Cerro de San Mateo, Tehuacan Valley is delimited by the polygon. The dotted line represents the state boundary between Puebla and Oaxaca. I, 600 m, 10.2 km W San Juan River, Puebla; 2, 1.8 km E Zapotitlán, 3 km S, Puebla; 3, Chango, Oaxaca; 4, 30 km E, Soconusco, 35 km SE of Tehuacan; 5, San Rafael, Puebla.

position for males and pregnant or lactating conditions for females.

Localities of bat capture were surveyed every month during three years to identify plant species with chiropterophilous and chiropterocome syndromes (Flegel & Van der Poort 1979; Romano *et al.*, 1991; Ahente-Banuet *et al.*, 1997b). Presence or absence of flowers and fruits were recorded. Information on the temperature (Quiroz *et al.*, 1986; Lott, 1993) was considered for chiropterophilous plants present in the Tehuacan and the Balsas River Basin.

Bat captures in the Sonoran Desert

Two capture periods were conducted at this locality. The first sampling was in spring, from 2 to 22 March 1997, during the flowering of *S. theobroma* and *P. pecten-dominica*. We used four nets which height 3 m high, 20 m long, during 10 nights. Total capture effort was of 192 h of gill-nets. A second sampling was conducted in winter, from 3 to 6 February 1998. Gill-nets were used for the whole night, 3 m high, 20 m long, during four nights in the flowering time of *P. pecten-dominica*. Total capture effort was of 240 h night net.

Bat captures in the Chamela region

One sampling period was conducted at the beginning of the spring season, from 2 to 22 March 1998, during the flowering time of *Pisonotus* spp. and *Chorizanthe*. A total of 165 gill-nets were used for the whole night, 3 m high, 20 m long, during three nights. Capture effort was of 165 h of gill-net.

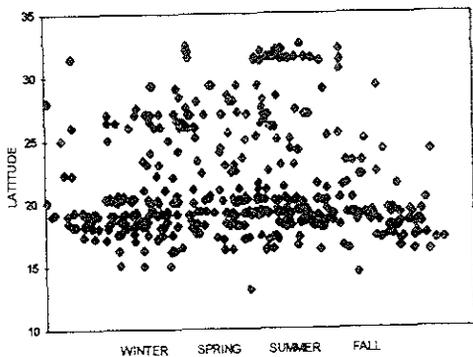


Figure 2 Location of 99 captures of *L. curassoe* with respect to the four seasons of the year (n = 160). From twenty-two North American collections (N = 88) capture records: Spring–summer season captures between 20 March and 20 September and fall–winter captures during the rest of the year.

RESULTS

Geographical analysis

Geographic captures of *L. curassoe* along its range of distribution (Fig. 2), showed a spring–summer bias (captures in latitudes above 29°N) and scarce records during fall and winter, an almost continuous capture system in the greater part of region

Table 1 Seasonal capture localities of *Leptonycterus curvicae* in three latitudinal regions that offer floral resources. Data obtained from twenty-two North American collections (N = 319 capture localities). Upper ±n numbers are observed localities, numbers in parenthesis are expected localities. Numbers in italics are standardized residuals. *Standardized residual > 1.9 are significant ($\chi^2 = 262.76$, d.f. = 5, $P < 0.001$).

Region	Fall-Winter	Spring-Summer
Extratropical (> 29° N, 264637 km ²)	1 (33.02) -8.63*	10 (60.19) +4.53*
Transitional (21° - 29°N, 357458 km ²)	18 (44.6) -1.94*	63 (81.31) -3.17*
Tropical (< 21°N, 28358130 km ²)	94 (35.38) +10.64*	133 (64.5) +9.30*

Table 2 Numbers of female reproductive records along the range of distribution of *Leptonycterus curvicae* obtained from twenty-two North American collections (N = 1801 records) and literature review. Information in parenthesis indicates the number of localities (see Appendix 3).

Latitude region	Reproduction signs	Season	
		Fall-Winter	Spring-Summer
Extratropical	Pregnant	-	8 (4)
	Lactating	-	5 (4)
> 29°N	Young	1 (1)	22 (14)
Transitional	Pregnant	2 (2)	22 (7)
	Lactating	-	5 (2)
21°N to 29°N	Young	-	27 (8)
Tropical	Pregnant	10 (8)	0 (8)
	Lactating	3 (2)	-
< 21°N	Young	12 (4)	6 (4)

between 21°N and 29°N and a year-round presence in regions below 21°N. Therefore, the number of captures is differentially distributed throughout the year and with respect to the latitude ($\chi^2 = 262.76$, d.f. = 5, $P < 0.001$, Table 1). Standardized residuals were significant in the three zones, being the tropical (below 21°N), the area containing a higher annual proportion of captures than expected, and the two other regions with lower number of captures than expected by season.

We defined a total of eighty-four plant species offering floral resources to *L. curvicae* along its range of distribution in North America (Table 3, Appendix 2). The geographical centres of *L. curvicae* are positively associated with the geographical area of the vegetation that offers floral resources (binomial test: $Z = 33.79$, $P < 0.001$, $n = 460$). Therefore, captures of *L. curvicae* during spring-summer coincide with all the seasonal areas of distribution in North America (Fig. 3). In these seasons columnar cacti (cylindropuntias, cholla) and Cereaceae and agaves provide floral resources to the bats. During the fall-winter period, capture area is reduced and is practically restricted to the Mexican territory (Fig. 3). Geographically the records are grouped mainly to the Pacific slope of Mexico and

the Balsas River Basin that coincide with the area of distribution of the tropical deciduous forests in Mexico.

Pregnant and lactating female records were found in the three latitudinal regions analysed. However in the tropics, reproductive events were detected during spring-summer and fall-winter seasons (Table 2, Appendix 3).

Study cases

In the Tehuacan Valley and the Balsas River Basin, thirty-five chiropterophyllous plant species can offer floral food resources throughout the year (thirteen offer only flowers, four offer fruits and seventeen both flower and fruits) (Table 3). Twenty-two plant species are cited by first time as chiropterophyllous plants, seventeen of them are columnar cacti and five are agaves.

Most species offer food resources for bats between March and August. In this period seventeen types of flowers and fourteen fruit species may be simultaneously offered to the bats. Low resource offer occurs during fall-winter.

Leptonycterus curvicae was captured year-round in the Tehuacan Valley (Table 4), being more abundant during the months of spring-summer. During winter, the species is scarce in the cacti areas, but in the tropical deciduous forest bat showed an annual continuous presence. A total of ninety-nine males and forty-six females were caught (Table 5). Females were not captured during fall. Evidence of reproduction was observed in males and females between March and June. The second period was represented only by males with scrotal testes in the fall.

Bat captures conducted in the Sonoran Desert, confirmed low presence of *L. curvicae* in early February in high latitudes (> 29°N (one female, (41 bats/(h* night-net)*100). Late March captures were low with three females (1.56 bats/(h* night-net)*100), two of them pregnant.

Bat captures in the Chamela region indicated an abundance presence of *L. curvicae* within the tropics with 47.88 bats/(h* night-net*100) during spring. One pregnant, four lactating females and seventy-four males were captured.

DISCUSSION

A complete generalized latitudinal migration of *Leptonycterus curvicae*, has been extensively accepted without knowing the magnitude of geographical migration, and assuming a seasonal bat permanence in tropical Mexico (Cockrum, 1991; Fleming et al., 1993; Wilkinson & Fleming, 1996). The analysis of 94 years of capture records questions the existence of generalized bat migratory behaviour in North America. Rather the results suggest a seasonal extra-tropical region and migratory bat populations at latitudes above 29°N, and an intertropical region with annual continuous bat-presence at latitudes below 21°N. Although the fall-winter absence of *L. curvicae* in high latitudes can be related to differences in temperature effort throughout its distribution (Cockrum, 1991) has documented the seasonal absence of *L. curvicae* in the north-western part of its distribution (Arizona, Nuevo Mexico, Sonora, and Chihuahua). According to an exhaustive revision

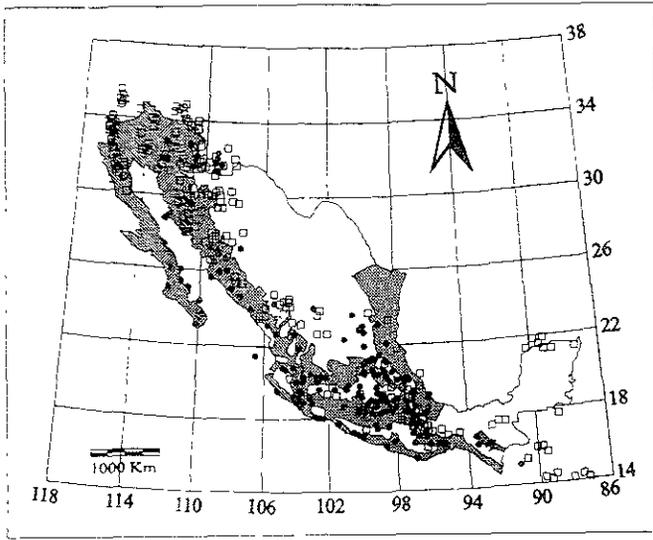


Figure 3 Capture records of *Leptonectes curvicae* in Mexico and SW United States during spring and summer over 9 years. The dashed area corresponds to the distribution of characteristic columnar cacti. Squares indicate the distribution of agave species blooming during spring and summer: *A. angustifolia*, *A. americana*, *A. brissonii*, *A. chrysantha*, *A. tesottii*, *A. durangensis*, *A. flexuosa*, *A. portiflora*, *A. karwinskii*, *A. kerchovei*, *A. micrantha*, *A. palmeri*.

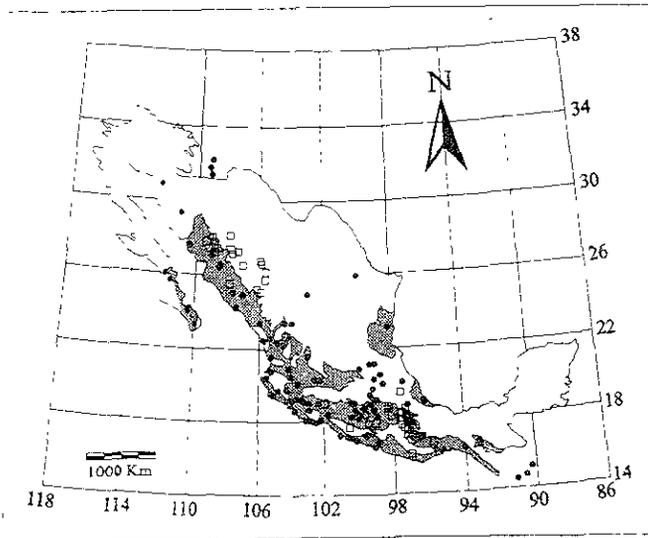


Figure 4 Capture records of *Leptonectes curvicae* in Mexico and SW United States during fall and winter. The dashed area corresponds to the tropical deciduous forest distribution in Mexico. In fall and winter, the sprines indicate the distribution of active species flows during fall and winter: *A. acuminata*, *A. macrocarpa*, *A. pedunculata*, *A. portiflora*, *A. rotundifolia*.

Table 3 Flower and fruiting phenology of thirty-four bat plants in the South Central Mexico. Flowers are indicated by thin lines, fruits are indicated by bold lines

Plant species	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Agave macroscanta</i> Zucc.						—	—					
<i>Agave variegata</i> Rouz.		—	—	—	—							
<i>Agave karwinskii</i> Zucc.												
<i>Agave Lerchoveri</i> Lem.												
<i>Agave peacockii</i> Croucher.		—	—	—	—							
<i>Agave potatorum</i> Zucc.						—	—					
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britt. & Baker	—	—	—	—	—	—	—					
<i>Ceiba pentifolia</i> Rose	—	—	—	—	—	—	—					
<i>Cephaelis columna-trajana</i> (Weber) Schuman										—	—	—
<i>Cephaelis purpurea</i> Britt. & Rose										—	—	—
<i>Escortia chiotilla</i> (F.A.C. Weber) Rose										—	—	—
<i>Hyloteleium undatum</i> (Haw.) Britt. & Rose										—	—	—
<i>Ipomoea arborescens</i> G. Don	—	—	—	—	—	—	—					
<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (C. Martius) Console	—	—	—	—	—	—	—					
<i>Neobuxtonia microcephala</i> (Weber) Dawson										—	—	—
<i>Neobuxtonia mexicana</i> (Bravo) Backeb.										—	—	—
<i>Neobuxtonia tetraza</i> (Weber) Backeb.										—	—	—
<i>Paemotus fiducipes</i> (Weber) Backeb.										—	—	—
<i>Pachycereus hollianus</i> (Weber) Buxb.										—	—	—
<i>Pachycereus necten-abognum</i> Britt. & Rose										—	—	—
<i>Pachycereus weberi</i> (Coulter) Backeb.	—	—	—	—	—	—	—					
<i>Parmentera caulis</i> D. C.										—	—	—
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i> (Weber) Britt. & Rose										—	—	—
<i>Polyscias cheula</i> (Gosselin) A. Gibson & K. Horak										—	—	—
<i>Polyscias chichibue</i> (Gosselin) Backeb.										—	—	—
<i>Pseuderanthemum ellipticum</i> H. B. K.	—	—	—	—	—	—	—					
<i>Stereocereus chrysocephalus</i> Sanchez-Mejorada										—	—	—
<i>Stereocereus dumortieri</i> (Scheidt.) Buxb.										—	—	—
<i>Stereocereus tricus</i> Sanchez-Mejorada										—	—	—
<i>Stereocereus marginatus</i> (D.C.) Berger & Buxb.										—	—	—
<i>Stereocereus patulosus</i> (Otto) Buxb.										—	—	—
<i>Stereocereus stanleyi</i> (Gonzalez-Ortega) F. Buxb.										—	—	—
<i>Stereocereus stellatus</i> (Pfeiffer) Riccob.										—	—	—
Total Flowers	9	11	13	16	16	15	13	10	—	5	8	
Total Fruits	2	3	4	8	14	13	12	2	5	2	1	

Table 4 Seasonal captures of *Leptonycteris curasoae* in the cacti forests and in the tropical deciduous forests in the Tehuacan Valley, Mexico, 1994-96 (N = 145)

Vegetation	Fall-Winter	Spring-Summer
Cacti forest	1	93
Bats * (gnt-net) * 100 index	0.15	5.15
Tropical deciduous forest	16	35
Bats * (gnt-net) * 100 index	2.22	6.07

conducted by him, embracing a 58-years period of published and unpublished data, as well as field notes including information about the seasonal occupation in caves, availability of floral resources, and collectors, he concluded that *L. curasoae* is present during winter at these latitudes. Our results obtained by the samplings accomplished by us in the Sonoran Desert, the Chamela region and in the South Central Mexico, support

Table 5 Reproductive condition of *Leptonycteris curasoae* in Tehuacan Valley, 1994-96, (N = 145).

Reproductive signs	Winter	Spring	Summer
Males			
Abdominal rests	1	36	12
Testes in scrotum	1	33	—
Females			
Inactive	4	21	9
Pregnant	2	9	0
Lactating	0	1	0
Total	8	100	28

a seasonal bat presence and a latitudinal migration of the northern limit of the distribution of this nectarivorous

At the same time, sequential blooming that may provide space-temporal predictable nectar corridors, proposed to be the mechanisms that may be used by bats to move thro-

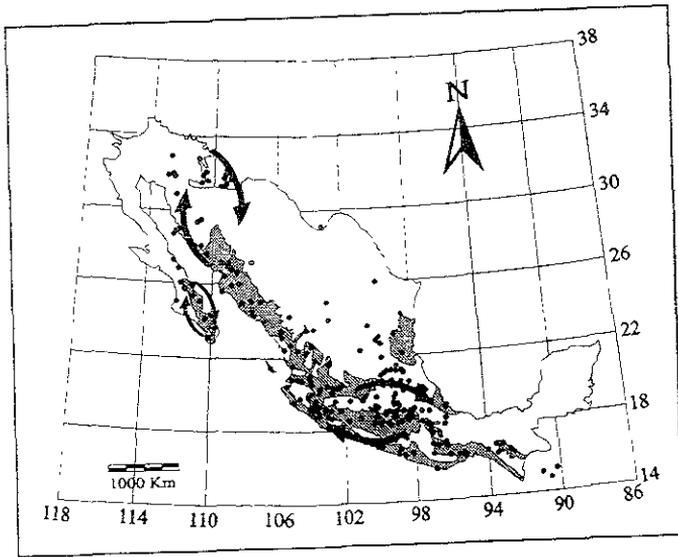


Figure 5 North American distribution of *Leptonycteris curassoe*. The shaded area corresponds to vegetation zones with chlorophyllous floriferous plants proposed in this study and by Fleming *et al.* (1993) as the records of dots. N=1881 records in 460 localities. The dashed rectangle corresponds to the area where *L. curassoe* is available throughout the year. Arrows indicate the geographic location of Baja California.

... latitudinal distribution is not clear when total biological information is analysed (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; this study). Columnar cacti and agave blooming is proposed as a principal element of this process. Howler (1974), Gentry, 1982; Ariza, 1993; Fleming *et al.*, 1993; Fleming *et al.*, 1996. However, the geographical examination of columnar cacti that bloom in North America, does not support the idea of a sequential latitudinal phenology for these plants, because they bloom almost synchronously in spring along the latitudinal distribution range (Valiente-Banuet *et al.*, 1996).

The presence of *Leptonycteris curassoe* during spring in the United States corresponds with the totality of the distribution range known to this bat in North America, which also is closely related to the geographical area of blooming columnar cacti (at least *Agave* species, extensively distributed in Mexico (Rzedowski, 1978; Gentry, 1982; Valiente-Banuet *et al.*, 1996). During fall and winter columnar cacti, high density of 27 tropical species of the genus *Agave* and many species of trees of the tropical deciduous forests offer food resources to the bats (Ariza & González, 1970; Healy, 1979; Quiroz *et al.*, 1988; Fleming *et al.*, 1993) in this part of the year but not in the United States. No *L. curassoe* are recorded to the areas of distribution of tropical deciduous forests in the Pacific coast of Mexico and Central Mexico (the dense and Balsas River Basin of the Tehuacan Valley).

In the Tehuacan Valley, year round capture of *L. curassoe* was observed. Here columnar cacti, agaves and species of the tropical deciduous forest have a continuous structure in the

offer continuous annual food resources for bats (Rojas-Morán, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Under these conditions, altitudinal bat movements ranging from 900 to 1700 m a.s.l., rather than latitudinal migration may be enough to find floral food resources throughout the year (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Herrera, 1997). Therefore we propose that the contiguous position of xerophytic shrublands dominated by columnar cacti and agaves, as well as tropical deciduous forests, is the condition to maintain *L. curassoe* populations throughout the year (Fig. 5). This condition occurs also for the Sierra de La Laguna in Baja California Sur where *L. curassoe* has been reported as resident (Woloszyn & Woloszyn, 1982).

Additional evidence of year round bat presence in the Tehuacan Valley, is supplied by pollination studies of columnar cacti species which indicate that bats are the sole pollinators of the densest columnar cacti that bloom during spring-summer such as *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. macrocephala* and *N. zacatlantensis* (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997a) or during fall-winter, *Polyscias lutea* and *Pilosocereus canthos* (Valiente-Banuet *et al.*, 1997b). The high specialization to bat pollination observed in most of the tropical columnar cacti in Mexico and Veracruz (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, 1997b; Nasar *et al.*, 1997) might be a plant response to stable and continuous pollination coexistence in the and species which only may occur if the patterns of this mutualistic relationship are predictable through time as a condition to create mutual beneficial relationship (Wolf & Stiles, 1989).

The high fruit set shown by these cacti species, the continuous captures of *L. curasoae* and the cacti pollen loads obtained from the bodies (Arizmendi unpublished data), are all evidences that this bat is consuming the pollen of local species allowing its permanence throughout the year in South Central Mexico. Valiente-Banuet *et al.* 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1997a,b. Also, a total of thirty-four plant species were identified as chiropterophilous, offering flowers and fruits sequentially in space and time to *L. curasoae*. This bat species can be considered as a sequential specialist that moves altitudinally to obtain food (Howell, 1974; Herhaus, 1982; Cockrum, 1991; Sosa & Soriano, 1993). Considering its high capacity of long-distance flight (Sabey *et al.*, 1993) these movements are possible. By analysing faeces of the long-nosed bat in the Tehuacan Valley (Rojas-Martínez *et al.* unpublished data), the seeds of seventeen species of columnar cacti fruits consumed by this bat were identified indicating that the fruits of these cacti are important food resources for *L. curasoae* in dry Central Mexico. Fruit as a food has been commonly considered to be of low importance for Glossophaginae bats (Howell, 1974; Gardner, 1977), however, different studies have reported that cactus fruits are crucial seasonal resources for *Glossophaga longirostris* and *Leptonycteris curasoae* (Soriano *et al.*, 1991; Sosa & Soriano, 1993; Fleming & Sosa, 1994).

According with the results of this study, latitudinal migration of *L. curasoae* appears to occur only in the northern region out of the limit of the tropical deciduous forest, and where resources are not produced throughout the year. Considering this, we propose that probably bat populations migrate only from the xerophytic shrublands of Arizona and New Mexico (USA) to the tropical deciduous forest of Sinaloa, Mexico (Fig. 5), as it has been proposed by Arta & Martínez del Río (1990). In this context, a low gene flow may occur between extratropical and intertropical regions as has been observed by Wilkinson & Fleming (1996), who detected two geographical clades in levels of mtDNA of *L. curasoae*, with a high 3% sequence divergence between bats of Northern and Southern roost sites in North America.

L. curasoae is considered to be an endangered species in North America, due to the decreasing numbers observed in populations of the south-west of the United States and the lack of knowledge of this bat in Mexico (SEDESOL, 1994; USFWS, 1986). However, environmental conditions observed in South Central Mexico do not support this status, because it was assigned only with information from the Northern part of the distribution of the species, and not considering the tropics (Cockrum & Petryzn, 1991; Hoyt *et al.*, 1994).

In short, our results strongly suggest that only a partial view of the biology of *L. curasoae* has been considered to propose a generalized migration pattern. If the residence status of a migratory species implies breeding behaviour, the occurrence of two reproductive events of *L. curasoae* in South-Central Mexico as well as its year round presence, we argue that there are not insights of a generalized latitudinal migratory pattern of this bat species in North America.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Fernando Cervantes, José Ramírez-Pulido, Ticol Alvarez, and Livia Leon, for the facilities to consult the

mammalian collections. To B. D. Patterson and one anonymous reviewer for their valuable comments which improved the manuscript. Alejandro Casas read the manuscript, provided important suggestions, Olga García Vera helped with the analysis of the capture records and Enrique Ramírez helped with Chamela floral phenology. This study was supported by the Dirección General de Asuntos del Personal Académico (UNAM (DGAPA IN-207798), Programa de Apoyo a Estudios de Posgrado, Tesis Doctoral, UNAM (PADEP, project: 01/97) and Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza (FMCN, Project. A-1-97-36).

REFERENCES

- Alvarez, T. & Gonzalez, T. & (1970) Analisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *An. Es. Cienc. Biol.* 18, 137-165.
- Arta, H.T. (1991) Spatial segregation in long-nosed bats. *Leptonycteris curasoae*, in México. *J. Mammal.* 72, 706-714.
- Arta, H.T. & Humphrey, S.R. (1988) Revisión taxonomica de murciélagos magueros del genero *Leptonycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Zool. Mex. N.S.* 29, 1-60.
- Arta, H.T. & Martínez del Río, C. (1990) Interacciones flor murciélagos en un enfoque zoocéntrico. *Publicaciones especiales Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 4, 1-35.
- Brown, D.E. (1982) Biotic communities of the American Southwest. United States and Mexico. *Desert Plants*, 4, 1-342.
- Bullock, S.H. & Solis-Magallanes, A. (1990) Phenology of canopy fruits of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22, 22-30.
- Ceballos, G., Fleming, T.H., Chavez C. & Nassar, J. (1997) Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *J. Mammal.* 78, 1220-1230.
- Cockrum, E.L. (1991) Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats family Phyllostomidae. *Am. Ins. Soc. Univ. Nat. Auton. Mex. Ser. Zool.* 62, 181-202.
- Cockrum, E.L. & Petryzn, Y. (1991) The long-nosed bat, *Leptonycteris curasoae*, an endangered species in the Southwest. *Oecologia* 104, 1-32.
- David, P.A., Villaveñor, R.J.L., Medina, L.R., Salinas, T.A., Sánchez, J. & Tenorio, L.P. (1993) *Listado Florístico de México. Flora Del Valle de Tehuacán-Cuicuilán*, 193 pp. Instituto de Biología UNAM, México.
- Dingle, H. (1996) *Migrate: on the biology of life on the move*. Oxford University Press, Oxford.
- Eastman, J.R. (1997) *IDRISI for windows, user guide*, 158 pp. University, Worcester.
- Eguarte, L.E. & Burquez, A. (1987) Reproductive ecology of *Mastomys brachystachia*, an iteroparous species of Agavaceae. *Southwest. Nat.* 32, 169-178.
- Faegri, K. & Van der Pijl, L. (1979) *The principles of pollination ecology*, 3rd rev. edn, 248 pp. Pergamon Press, Oxford.
- Fleming, M.B. & Kunz, T.H. (1977) Movements and behavior of bats of the New World family Phyllostomidae. Part II. *Journal of Mammalogy*, 58, 351-364. S. S. Publications, The Museum Texas Tech University, Lubbock.
- Fleiss, J.L. (1981) *Statistical methods for rates and proportions*, 2nd edn. John Wiley & Sons, Chichester.
- Fleming, T.H., Nunez, R.A. & Stemberg, L.S.L. (1993) Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia*, 94, 72-78.

- King, T.H. & Sosa, A.J. (1994) Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J. Mammal.* **75**, 45–851.
- King, H.T., Tuttle, M.D. & Horner, M.A. (1996) Pollination biology and the relative importance of 'nectar' and 'fruit' pollinators in three species of Sonoran desert columnar cacti. *Southwest. Nat.* **41**, 257–269.
- León, E. (1978) *Modificadores y sistema de clasificación climática de Köppen*, 217 pp. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Madner, A.L. (1977) Feeding Ecology. *Biology of Birds of New World Families Phyllostomidae* (Part 1), ed. by R.J. Baker, J.K. Jones and D.C. Carter, pp. 293–350. Special Publications, The Museum of Texas Tech University, Lubbock.
- Mattis, H.S. (1982) *Agaves of Central North America*, 670 pp. University of Arizona Press, Tucson.
- Mayson, A.C. & Noble, P.S. (1986) *The cactus flora of Texas*. Harvard University Press, Cambridge.
- May-Smith, P. (1985) *Quantitative plant ecology*, ed. by D.J. Atkinson, P. Grace-Smith and F.A. Baskin. University of California Press.
- Miller, F.R. (1981) *The mammals of North America*, Vol. 1, 600 pp. John Wiley and Sons, New York.
- Orbach, R.L. (1982) Coevolution between bats and plants. *Ecology of Bats* (ed. by T.H. Kunz), pp. 327–367. Plenum Press, New York.
- Ortega, M.I.C. (1997) Evidence of dietary differences of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Central Mexican Rev. Mex. Museo Zool.* **2**, 116–119.
- Ortiz, R.H. (1979) Dietary habits of two species of pollen feeding bats in Arizona in the northern Mexico. *J. Arizona Acad. Sci.* **14**, 13–18.
- Ortiz, D.J. (1974) Bats and their physiological aspects of the syndrome of euryprothallism. *Comp. Biochem. Physiol.* **48**, 263–276.
- Ortiz, D.J. (1979) Clock foraging and nocturnal diurnal advantages to the bats and the host plants. *Nat.* **114**, 25–29.
- Ortiz, D.J. & Rojas, B.S. (1985) Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats, the cost of serivorous advertising. *Ecology*, **62**, 1–7.
- Ortiz, R.A., Alvarado, B.S. & Ortiz, D.J. (1996) Observations of long-nosed bats, *Leptonycteris*, in New Mexico. *Southwest. Nat.* **41**, 175–179.
- Ortiz, S.R. & Boeckmann, J. (1979) Population and community ecology. *Biological Conservation*, ed. by R.J. Baker, D.C. Carter and D.H. Miller, pp. 336–344. Jones & Bartlett, Inc., Carter, pp. 309–344. Special Publications, The Museum of Texas Tech University, Lubbock.
- Ortiz, J.R. (1997) *FOUCA* (1984–85 version), 22–180. Clark University Graduate School of Geography, Worcester, Massachusetts.
- Ortiz, K.F. (1984) The distribution of nectarivorous and frugivorous feeding bats. *Am. Midl. Nat.* **68**, 352–369.
- Ortiz, F.F. (1992) A floristic survey of the vascular flora of the hemel-Bavajegua Biosphere Reserve, Chiapas. *Chil. Acad. Sci.* **48**, 16–17.
- Ortiz de la Riva, C. & Aguilar, L. (1987) Bat roosting in *Agave salmiana* complex systems among different seasonal flowering buds. *Conserv. Biol.* **89**, 357–363.
- Ortiz de la Riva, C., Martínez, M.S. & Vázquez, J. (1994) Coexistence in nectarivorous species of the pair *Leptonycteris curasoae*. *J. Mammal.* **75**, 513–514.
- Ortiz, J.M., Ramírez, N. & Torres, O. (1997) Comparative pollination biology of *Agave* (Cyperaceae) and the role of nectar feeding bats in the species' reproduction. *Am. Midl. Nat.* **84**, 918–927.
- Ortiz, D.J., Nabholz, M.S. & Zampieri, M. (1986) *Análisis palinológico del contenido gástrico intestinal de los murciélagos Glossophaga soricina y Leptonycteris curasoae de las grutas de Juchitán, Oaxaca*, 51 pp. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Rojas-Martínez, A. (1996) Efecto sobre el vital 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 Cuena del Balsas. MSc. Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Rojas-Martínez, A. & Valcárcel-Bertrán, A. (1996) Análisis comparativo de la quimioecología del Valle de Tehuacán-Cuicuilán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zool. Mex.* **33**, 67–72.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*, 352 pp. Limusa, México.
- Sánchez, C.I., Horner, M.A. & Fleming, T.H. (1993) Flight speeds and mechanical power outputs of the nectar feeding bat *Leptonycteris curasoae* Phyllostomidae: Glossophaginae. *J. Mammal.* **74**, 594–600.
- SEDESOL (1994) Norma oficial mexicana NOM-059-ECOL-1994 Que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, en peligro de extinción, amenazadas, raras y sueltas y protección especial y establece especificaciones para su protección. *Diario Oficial de la Federación*, Organismo del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. CDLXXXVIII, no. 10.
- Smith, C.F. (1965) Flora Tehuacan. *Vegetación de México* **31**, 10–145.
- Soriano, P.J., Sosa, M. & Rojas, O. (1994) Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los estados venezolanos. *Rev. Biol. Trop.* **39**, 267–272.
- Sosa, M. & Soriano, P.J. (1993) Hábitos alimentarios de dos especies *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris*. *Manifiesto Científico*, *Rev. Biol. Trop.* **41**, 529–532.
- SPP (1980) Carta de uso del suelo y cobertura terrestre 1:100,000. Carta Tijuana, La Paz, Chihuahua, Morelos, Guadalupe, México y Baja California Sur. Secretaría de Programación y Presupuesto, Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística Geográfica e Informática, México.
- Thomson, A.L. (1926) *Problems of Animal Waterways*, London.
- USFWS (1986) *Fedtinged List of Threatened and Endangered Species that are Fish, Wildlife, or Plants*. Department of Interior, United States Fish and Wildlife Service, Washington, DC.
- Vázquez, A., Martínez, M.S. & Rojas-Martínez, A. (1996) Relaciones ecológicas entre el columnar cactus y nectarivorous bats. *Mexico Trop. Ecol.* **12**, 103–119.
- Vázquez, A., Rojas-Martínez, A., Arzobandi, A. del Ma. C. & Davila, P. (1997) Pollination ecology of two columnar cacti *Neobuxbaumia megelans* and *Neobuxbaumia concinna* in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *Am. Midl. Nat.* **84**, 452–455.
- Vázquez, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Arzobandi, M. del C. & Davila, P. (1997b) Florivory and pollination ecology of two winter-flowering giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, Mexico. *J. Arid Environ.* **37**, 75–84.
- Vázquez, A. & Martínez, M.S. (1998) El escenario ecológico del Valle de Tehuacán y Cuicuilán. *Tebeo del Horizonte del Teuacan*, pp. 55–61. Centro de Investigaciones y Promoción de Historia, CEA, México.
- Vázquez, R.B. (1967) *Los Murciélagos de México*, 499 pp. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Wilson, G.S. & Fleming, T.H. (1994) Phylogenetic evolution of nectar feeding bats: a case of convergent evolution from autozooidal DNA. *Mol. Biol. Evol.* **11**, 27–39.
- Wolf, L.L. & Spies, F.G. (1989) Comparative ecology and evolution of specialized mammivorous species. *Am. Midl. Nat.* **121**, 1–10.

young, 20-Jan-68 (BUNAM) 15 km S, 10 km E Amatepec, 860 m, 2 young, 6-Feb-80 (ENCB) Guerrero: Mexicana, 4.3 km N Teloloapan, 7 young, 27-Feb-65 (BUNAM) Jibco Francisco Villa 1 gestant female, 3-Feb-73 (BUNAM) Michoacan km 258 carretera Uruapan-Playa Azul, 1 gestant female, Feb-82 (Rojas-Martinez, personal observation) Oaxaca Tequisistlan 1 young, 9-Mar-69 (MVZ) SPRING Guerrero 8 km SW Teloloapan, 1 young, 23-Mar-70 (BUNAM) Cerro de la Cruz, 2 young, 24-Mar-70 (BUNAM) Oaxaca 6 mi NW Matequilla, 1 young, 6-May-60 (TCWC) SUMMER Distrito Federal Cerro Tizimil, 2.8 m, NNW Milpa Alta, 2600 m, 3 gestant females, 19-Aug-57 (ICZ) Estado de México Tultitlan, 1 gestant female, 14-Aug-69 (BUNAM) Guerrero 10 km S Mezcala 2 young, 2-Aug-69 (KL) Grutas de Juxtlahuaca, 4 mi E Colotlan 3200 ft 1 gestant female, 27-Aug-82 (BUNAM) Michoacan Lake Patzcuaro Island of Janitzo 2 gestant females, 26-Aug-57 (ICZ) Queretaro 2.5 km N, 5 km E Tequesquitlan 1 gestant female 14 Aug 83 (ENCB) Morelos 3.4 km S Tequesquitlan, 1 gestant female, Sep-66 (Villa 1967) Cuernavaca, 1.3 km S, Lago de Tequesquitlan, 1 gestant female 7-Sep-66 (BUNAM) ELL, Estado de Mexico Puerta de Simulco, 1 gestant female Nov-66 (Villa, 1967) 3 km S Puerta de Simulco, 1 gestant female Dec-66 (Villa, 1967) Guerrero Atlixo Michoacan, 7 km N Teloloapan, 1 gestant female, 7-Nov-59 (BUNAM) 58 km NW de Tecpan 1 gestant and 2 lactating female Dec-86 *Quirroz et al* 1986) Pilo Blanco, 3 gestant females Dec-82 (Rojas-Martinez, personal observation) 4 km N,

8 km e Petacalco, 1 lactating female, 15-Dec-79 (ENCB). Veracruz 3 km W Boca del Rio, 25 ft., 1 gestant female 4-Nov-62 (BUNAM)

BIOSKETCHES

This study constitutes part of the PhD thesis work of Alberto Rojas-Martinez who has been analysing the biology of the nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* for six years in dry-tropical Mexico. The ecology of this bat and its role on the pollination and seed dispersal of giant columnar cacti in Mexico, constitute one of the research programs of the Community Ecology Laboratory at the Instituto de Ecología, UNAM, which is currently directed by Alfonso Valiente-Banuet. Ariel Alacantara is a PhD student working with Geographical Information Systems in the same laboratory. María del Coro Arizmendi is a research ecologist at UBIPRO, UNAM-Itzamal, UNAM working with birds and bats feeding interactions in central Mexico, and Héctor Arta is a mammalogist working at the Instituto de Ecología, UNAM, interested in the ecology and biogeography of bats.

Alberto Rojas-Martínez

Instituto de Ecología, UNAM

Ap Postal 70-275, Coyoacán 04510 México, D.F.

Tel. (5) 6.22.90.10 Fax (5) 6 22.89 95 and 6 16.19 76

e-mail arojas@miranda.ecologia.unam.mx

**COLUMNAR CACTI FRUITS: AN IMPORTANT FOOD RESOURCE FOR
THREE NECTAR-FEEDING BATS IN THE TEHUACAN VALLEY, MEXICO.**

Alberto Rojas-Martínez¹, Héctor Godínez-Alvarez¹, Alfonso Valiente-Banuet¹, Ma. del
Coro Arizmendi² and Antonio Soriano Sánchez¹

¹Instituto de Ecología, UNAM. Apartado Postal 70-275 Coyoacán 04510 México, D F.

²UBIPRO-ENEP-Iztacala. UNAM Av de los Barrios s/n, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla,
Edo de México. C.P 54090

Suggested running head Cacti frugivory in phyllostomid bats

ABSTRACT

The three larger species of the nectar-feeding bats (Phyllostomidae. Glossophaginae), Leptonycteris nivalis, L. curasoae verbabuenae, and Choeronycteris mexicana, are considered highly specialized to nectar and pollen consumption. Consequently population dynamic and geographic presence of these bats are narrowly bounded to the geographical patterns of availability and abundance of nectar and pollen. However these bats also may consume cacti fruit, nevertheless, in North America are unknown the species of cacti that may produce bat-edible fruits and the geographic function that fruit resources have in the diet of bats, that are migrant as consequence of food depletion. The purpose of this study was to determine the species of columnar cacti that produce edible fruits for bats. A field study was conducted in the Tehuacán Valley, a tropical dry environment located in the south-central part of Mexico, where Leptonycteris nivalis, L. curasoae verbabuenae, Choeronycteris mexicana and several phyllostomid fruit-bats co-occur with 19 species of columnar cacti that produce fleshy fruits. We identify seeds found in feces obtained from mist-netted bats and in some bat-roosts located in different points of the Tehuacán Valley. The three species of nectar-feeding bats and two fruit-feeding bats consumed the fruits of 19 columnar cacti in the Tehuacan Valley of which, fourteen species are reported for the first time as consumed by bats. We discussed the role of phyllostomid frugivory in the context of seed dispersion and nectar-feeding bats migration in dry environments of North America

Key words. Frugivorous-bats. Columnar cacti-fruits; Phyllostomidae; Glossophaginae, Migration.

INTRODUCTION

New World plant-visiting bats (Phyllostomidae family) live using patching resources quite variable in space and time (Heithaus, 1982; Fleming, 1992). These species eat fruits, nectar and pollen and move periodically toward new environments when local resources have been depleted (Fleming, 1988). In the tropics, such habitats shifts generally involve movements among habitats along successional and altitudinal gradients (Karr, 1989, Karr and Brawn, 1990), whereas in temperate regions, seasonal decrease in the feeding resources and nesting requirements, influence latitudinal migrations (Karr and Brawn, 1990).

The reproductive phenology that present chiropterophyllous plants at local and regional level, establishes a predictable environment to which bats that eat fruits or pollen and nectar should adjust (Fleming, 1992) Consequently, the regional reproductive pattern of the plants is capable of regulating the behavior and other population parameters of the plant-visiting bats, such as the seasonal movements, local abundance, sex ratio and the birth period (Heithaus, 1982, Fleming, 1988; Soriano, Sosa and Rosseil, 1991; Fleming, 1992)

Nectar-feeding bats (Phyllostomidae: Glossophaginae), are particularly susceptible to food scarcity because production of nectar and pollen is highly seasonal and variable in space and time (Fleming, 1992). The three larger species of the Glossophaginae subfamily, Leptonycteris nivalis (Saussure), L. curasoae yerbabuenae Martínez and Villa, and Choeronycteris mexicana Tschudi, are considered highly specialized to nectar and pollen consumption (Alvarez and González, 1969, Gardner, 1977) Therefore population dynamics and geographic presence of these bats are narrowly bounded to the geographical patterns of availability of the floral products (Fleming et al , 1993, Rojas-Martinez et al , 1999). Nectar and pollen consumption of different plants by these bats has been accurately documented

throughout their geographical distribution, and at least 84 species of plants are known to provide resources for them in North America (Rojas-Martínez et al., 1999). Consequently, it is possible to establish a geographic picture, where the seasonal availability of nectar and pollen determines the existence of latitudinal migratory movements in temperate regions with a strong seasonal climatic contrast (Cockrum, 1991, Fleming et al., 1993; Rojas-Martínez et al., 1999). On the other hand, minimal tropical climatic variations and permanent floral resources produced to different altitudes allow bats reside in the tropics (Rojas-Martínez et al., 1999). However, these animals also may consume fruit (Howell, 1974; Gardner, 1977; Cockrum, 1991, Sosa and Soriano, 1993; Godínez-Alvarez and Valiente-Banuet, 2000), and has it been proved that fruit may constitute an important part of its seasonal diet (Soriano, Sosa and Rossell, 1991; Sosa and Soriano, 1993; Ruiz et al., 1997). In North America, the distribution of these three nectar-feeding bats is overlapped with the distributional area of 70 columnar cacti species (Valiente-Banuet et al., 1996). All these species produce fleshy fruits (Rojas-Martínez, unpublished data), and some of them have been cited as part of the diet of these bats (Dalquest, 1953; Villa, 1967, Fleming and Sosa, 1994; Gardner, 1977, Valiente-Banuet et al., 1996). Nevertheless in North America, the species of cacti that may produce bat-edible fruits are unknown, as well as their importance within the cycles of seasonal availability of resources in a geographical level. Also the consequences that have fruit resources availability for bat populations that are migratory as result of food depletion are unknown.

The scarce understanding of this processes as previously described is a consequence of the lack of information about temporal bat diet components (Gardner, 1977, Fleming, 1992) and of the patterns of productivity and temporal abundance of plant resources, at

local and regional levels (Fleming, 1992; Rojas-Martínez et al., 1999). The lack of this information has prevented, to determine how some aspects of population dynamics of the three nectar feeding bats can be explained by the reproductive phenology of the plants that offer resources in each region (Rojas-Martínez et al., 1999).

For example in seasonal environments in which the number of chiropterophyllous plants is low and floral resources are seasonal, as occurs in temperate latitudes (Cockrum, 1991, Fleming, 1992), some bats as Leptonycteris curasoae and Choeronycteris mexicana should migrate annually between the Sonoran desert and the tropic of Mexico to obtain plant resources across the year (Cockrum, 1991, Fleming, 1992; Fleming, Nuñez and Sternberg, 1993, Ceballos et al., 1997). In the referred case, the available information in the Sonoran desert, indicates that these bats are migrant (Cockrum, 1991; Fleming et al., 1993). While from latitudes less than 21 °N, data indicate that these bats are resident, because plant resources as pollen and nectar are present all year round (Valiente-Banuet et al., 1996, Rojas-Martínez et al., 1999, Rojas-Martínez, unpublished data).

In the Tehuacán Valley, Leptonycteris curasoae, L. nivalis, Choeronycteris mexicana, and 12 other phyllostomid bats (Hall, 1981; Ramírez-Pulido and Castro-Campillo, 1992; Rojas-Martínez and Valiente-Banuet, 1996; Valiente-Banuet et al., 1996) co-occur with 19 species of columnar cacti (Dávila et al., 1993, Valiente-Banuet et al., 1996). During spring an increase of the relative abundance of Glossophaginae bats coincides with the blooming peak. However this abundance is maintained with fruit production time of columnar cacti (Rojas-Martínez, 1996, Rojas-Martínez and Valiente-Banuet, 1996; Rojas-Martínez, unpublished data). These coupled abundance strongly suggest that nectar feeding bats may consume cacti fruits, and also that fruits might be an important item in the annual diet for

bats in south-central Mexico. At the same time, the edible cacti-fruit could influence the seasonal behavior of the three migratory nectar-feeding bats that inhabit all year round in the valley (Rojas-Martínez and Valiente-Banuet, 1996, Rojas-Martínez et al., 1999).

The purpose of this study was to determine the species of cacti fruit eaten by Glossophaginae bats and the fruiting phenology of columnar cacti species that produce edible fruits for phyllostomid bats in the Tehuacán Valley. We conducted a field study in the Valley in order to detect cacti-frugivory in a tropical environment with a high diversity of columnar cacti fruits. We identified seeds found in feces of mist-netted bats and in bat-roost located in different points of the Tehuacán Valley, to consider as the annual consumption of the fruit can affect the annual presence of nectar-feeding bats in the zone.

STUDY AREA AND METHODS

The study was conducted in the semiarid region of the Tehuacán Valley (18° 20' N, 97°28' W) located in the southern part of the state of Puebla, and the northern part of the state of Oaxaca (Fig 1) Mean annual rainfall is ca. 400 mm with an average temperature of 21°C (García, 1973) The region presents a high number of columnar cacti species with 19 out of the 45 reported for south-central Mexico (Valiente-Banuet et al., 1996), being the dominant elements of different vegetation types (Rzedowski, 1978; Valiente-Banuet et al., 1996). In this region the densest columnar cacti forests have been reported ranging between 1200 and 1800 ind ha⁻¹ (Valiente-Banuet et al., 1997a,b)

The region of the Tehuacán Valley also has 15 species of phyllostomid bats, a high diversity compared with extratropical deserts (Rojas-Martínez and Valiente-Banuet, 1996) Frugivory and nectarivory are two of the most common feeding habits found in this region

for phyllostomid bats (Rojas-Martínez and Valiente-Banuet, 1996; Rojas-Martínez, unpublished data), being L. curasoae, C. mexicana and Artibeus jamaicensis Leach the more abundant species (Rojas-Martínez and Valiente-Banuet, 1996).

Bat captures - The captures were carried out in four different localities of the Tehuacán Valley from April 1993 to December 1994. The selected localities were San Juan Raya, Zapotitlán Salinas, San Antonio Texcala and San Rafael, in the state of Puebla (Fig. 1). In each locality we conducted monthly captures by using three mist nets of 3 x 21 m that were opened since sunset through sunrise, nets were located near the fruiting plants and checked every 30 minutes during two consecutive nights. Captured bats were identified and maintained in cloth bags for a period of one hour to obtain their feces, after this, bats were released (Sosa and Soriano, 1993, Thomas, 1988). Collected feces were put in glassine bags recording the date, locality and bat species. Glassine bags were stored in a dry place until seed identification.

Bat-roosts - In order to complement the information obtained from the bat captures, a total of six bat-roosts were identified and visited monthly to identify the bat species and collect the feces found in these places. Bat-roosts were located in San Juan Raya, Zapotitlán Salinas, San Rafael, and Coatepec in the state of Puebla as well as San Juan Bautista Cuicatlán, and San Juan Oileras in Oaxaca (Fig. 1). In each roost, seeds were collected only from the walls in order to avoid seeds that could be transported by other vectors such as the ring tailed (Basariscus astutus Lichtenstein) and the gray fox (Urocyon cinereoargenteus Schreber). Collected feces were treated in the same method as described for feces obtained during bat capture.

Seed identification - All the collected feces were air-dried at ambient temperature and seeds were obtained by dissection. Seeds were identified using a stereoscopic microscope and compared with a reference seed collection of 21 columnar cacti species that inhabit the region. For each feces we recorded only the presence of the different species of columnar cacti, data on frequency was not considered.

Fruiting phenology - The fruit periods of giant cacti that offer edible fruit for bats at the Tehuacán Valley were monthly observed along this study and only fruit presence or absence was recorded. For that, we realize 1 km walk, in each of the four study localities and road travel across the valley, to record the cacti species that produce fruit. This information was used for plotting the monthly fructification of the columnar cacti.

RESULTS

Bat captures - A total of 47 individuals of three nectar-feeding bats species were captured and their feces analyzed (Table 1). Leptonycteris curasoae and Choeronycteris mexicana were the species with the highest number of samples with 28 and 17 respectively, whereas for L. nivalis only two samples were obtained. Of all the samples obtained, 37 contained seeds of columnar cacti. Also, seed of cacti were detected in feces of Artibeus jamaicensis and Sturnira lilium (E. Geoffroy).

Seeds of nine species of cacti were identified in feces obtained from mist-netted bats (Table 1). Fruits of Hylocereus undatus (Haw.) Britt. and Rose, Myrtillocactus geometrizans (C. Martius) Console, Pachycereus fulviceps (Web.) Backeb., P. hollianus (Web.) Buxb., P. weberi (Coulter) Backeb., Stenocereus dumortieri (Scheidw.) Buxb. and S. pruinosus (Otto) Buxb., are reported for the first time as food for phyllostomid bats. Seeds were found in bat

feces from March to November with the highest richness of species in June (Table 1). During these months many individuals of A. jamaicensis, L. curasoae and L. nivalis were captured with the rostrum and wings red-colored indicating the consumption of red columnar cacti fleshy-fruits, however seeds were not found in their feces. The highest diversity of seeds was found in the feces of L. curasoae.

Bat-roosts - All visited roosts in the Tehuacán Valley were used by L. curasoae (Table 2), insectivorous bats such as Mormoops megalophylla (Peters), Pteronotus parnellii (Gray) and Tadarida brasiliensis (L. Geoffroy) and by the blood eater bat Desmodus rotundus (E. Geoffroy). Seeds of fourteen species of columnar cacti were identified in roost, seven of them were different to those seeds found in feces of mist-netted bats and represent the first report of these fruits as food for bats (Cephalocereus columna-trajani (Web.) Schuman, Myrtillocactus schenkii (J.A. Purpus) Britt and Rose, Neobuxbaumia macrocephala (Web.) Dawson, Pilosocereus chrysacantus (Web.) Britt and Rose, Polaskia chende (Gosselin) Gibson and Horak, P. chichipe (Gosselin) Backeb. and Stenocereus marginatus (D.C.) Berger and Buxb.)

Fruiting phenology - Nineteen columnar cacti species were monitored at the Tehuacán Valley (Table 3). Cacti-fruits were available all year to bats, yet in fall few species produce fruits and at November only one species had fruits. In contrast in winter, spring and summer cactus fruits were common in the valley and in May 14 cacti species were fruiting.

DISCUSSION

Phyllostomidae bats in the subfamily Stenodermatinae are well known for their frugivorous habits (Gardner, 1977; Ruíz et al., 1997). However our results indicate that

glossophagine bats are the species that mainly consumed fruits of columnar cacti in dry environments. Previous studies on food habits have suggested that bats of the subfamily Glossophaginae are specialized eaters of nectar and pollen (Alvarez and González, 1970, Howell, 1974; Hevly, 1979; Humphrey and Bonacorso, 1979; Koopman, 1981) and occasional fruit consumers (Villa, 1967; Gardner, 1977; Howell, 1980; Sánchez, 1984, Cockrum, 1991, Fleming and Sosa, 1994; Valiente-Banuet et al., 1996). The diversity of edible cacti-fruits found in their feces and the seasonal coupled abundance between nectar feeding bats and fruits availability (Rojas-Martínez and Valiente-Banuet, 1996), suggest that fruits of cacti could be an important seasonal food resource for North American glossophagine bats as occurs in South America for G. longirostris and L. curasoae (Soriano et al., 1991, Sosa and Soriano, 1993, Ruiz et al., 1997).

Of all bat species captured in the Tehuacan Valley, L. curasoae showed the highest diversity of seeds found in its feces (Table 4). Ninety columnar cacti fruits are consumed by this bat in North America and two in South America (Table 4).

Nine phyllostomid bats have been cited in the literature consuming columnar cacti fleshy-fruits (Table 4). Cited bats belong to five subfamilies of the family Phyllostomidae (i.e. Phyllostominae, Lonchophyllinae, Glossophaginae, Stenodermatinae and Carolliinae).

Artibeus jamaicensis, Macrotus californicus Baird, Choeronycteris mexicana, Leptonycteris curasoae and L. nivalis are cacti-fruit consumers in North America and seven cacti-fruit species are cited as part of their diet (Table 4). In South America Carollia perspicillata (Linnaeus), Glossophaga longirostris, L. curasoae, Platalina genovesium Thomas and Sturnira lilium are known as cacti-fruit eaters and three columnar cacti offer edible fruits for them (Table 4).

Before this study ten species of columnar cacti fruits were previously known as food resource for phyllostomid bats. However our results suggest that the number of fruit species consumed by these bats in America could be up to 24 species. Our records indicate that five species of phyllostomids consume the fruits of 17 of the 19 species of columnar cacti reported for the Tehuacán Valley (Dávila et al., 1993) indicating that cacti fruits are an important food resource for bats as it has been reported in Venezuela (Sosa and Soriano, 1993) and with has been suggested in the Sonoran desert at North of Mexico (Fleming and Sosa, 1994)

The importance of phyllostomid bats as dispersers is well known in wet tropics of the American continent (Heithaus, 1982), Artibeus jamaicensis, Carolia perspicilata and Sturnira lilium are well known as dispersers in these environments (Heithaus, 1982; Fleming, 1988) These bats may disperse thousands of seeds per fruiting season to potential safe sites, because they are high-quality dispersal agents (Bonaccorso and Humphrey, 1984, Fleming and Sosa, 1994; Godínez-Alvarez and Valiente-Banuet, 2000) Its known that dispersal services of these bats permit that plants with fruits containing large numbers of small seeds will be successfully dispersed (Bonaccorso and Humphrey, 1984) In dry environments this phenomenon has not been considered important because fleshy fruits are considered scarce (Silvius, 1995). However this effect could be specially important for cacti in arid zones of south central Mexico, where 45 columnar cacti species are present (Valiente-Banuet et al., 1996) Productivity of cacti fruit in the Tehuacan Valley has been estimated as 815 kg/ha in spring-summer and as 1100 kg/ha in fall-winter periods (Rojas-Martínez et al , in this work). Because seeds contained in fleshy fruits require to arrive to safe sites below shrub shade (Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991), the bats L. curasoae, C. mexicana and Artibeus

jamaicensis, the three most abundant species in the Tehuacán Valley (Rojas-Martínez, unpublished data), could disperse the seeds to a wide range of environmental conditions, contributing to small seed will be successfully dispersed while feeding on the fruit of columnar cacti (Godínez-Alvarez and Valiente-Banuet, 2000).

The nectar-feeding bats Leptonycteris curasoae, L. nivalis and Choeronycteris mexicana are considered migrant species (Humphrey and Bonaccorso, 1979; Cockrum, 1991, Fleming et al., 1993). According to this, bats are obligated to migrate in spring to higher latitudes in order to find food and breed, when resources are scarce in the Mexican tropics (Humphrey and Bonaccorso, 1979; Cockrum, 1991, Fleming et al., 1993, Ceballos et al., 1997). In the Tehuacán Valley the majority of species of cacti-fruits were found in feces in the spring and summer, when cacti fruits are abundant there (Rojas-Martínez et al., in this work), also in this time chiropterophyllic flowers were available and abundant too (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999). This do not agree with resource scarcity cited in this season in the tropics (Cockrum, 1991, Fleming et al., 1993) Abundant fruit offered by tropical columnar cacti in spring and summer in central México (Rojas-Martínez et al., in this work) might be an important item in the annual diet of the plant visiting-bats, specially by the three migratory nectar feeding-bats. Fruit, together with flowers offered by columnar cacti, agaves and tropical trees can provide food throughout all year by nectarivorous bats (Rojas-Martínez et al., 1999, in this work).

Tropical flora, including cacti, constitutes patchy environments in the Valley and in central Mexico (Rzedowski, 1978, Rojas-Martínez et al., 1999, Rojas-Martínez et al., unpublished data). Nectar feeding-bats and frugivorous-bats have the possibility to use these patchy environments because fruit and floral resources can occur nearby in the space, but

separated in altitude and time, so that the altitudinal movements can permit the access of bats to feeding resources in a continuous sequenced time (Rojas-Martínez, 1996; Valiente-Banuet et al., 1996; Rojas-Martínez et al., 1999; Rojas-Martínez et al., unpublished data). In this context, populations of nectar-feeding bats in the dry tropics do not have to move northward in search for food during the spring and summer

In conclusion our results indicate that cacti-frugivory is an important feeding habit for phyllostomid bats in the Tehuacán Valley. Columnar cacti fruits represent a diverse food resource that is consumed by these bats in tropical dry environments of south central Mexico. Finally that tropical fruit phenology of cacti can influence the population dynamics of phyllostomid bats providing food resources in times when flowers and other fruits are scarcer or not available. In the case of nectar-feeding bats, contributing to the continuous resources existence and the annual bat residence in central Mexico

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Jerónimo Reyes for help in doing the reference collection of columnar cacti seeds. Rodolfo Clemente Reséndiz Melgar and Olga García Vera for their laboratory and field assistance. This study was supported by Dirección General de Apoyo al Personal Académico (DGAPA IN 208195), Programa de Apoyo a Estudiantes de Posgrado (PAEP, Project No : 003361 and 002370) and Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza (FMCN-A-1-97/36)

REFERENCES

- Alvarez, T , and L. González Q. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18: 137-165.
- Beatty, L.D. 1955. *Autoecology of the long-nosed bat, Leptonycteris nivalis (Saussure)*. Thesis (M.S.) University of Arizona Tucson
- Bonaccorso, F J , and S.R. Humphrey. 1984. Fruit bat niche dynamics: their role in maintaining tropical forest diversity Tropical-rain forest: *The Leeds Symposium*. Pp. 169-183
- Ceballos, G , Fleming, T H, Chávez, C and Nassar J. 1997 Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, México. *Journal of Mammalogy* 78: 1220-1230
- Cockrum, E.L. 1991 Seasonal distribution of northwestern populations of the nosed bats, family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoología* 62: 181-202
- Dávila, A.P , J L Villaseñor, L R. Medina , R.A. Ramírez, T.A. Salinas, J Sánchez-Ken, and L P. Tenorio 1993. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Listados florísticos de México X*. Instituto de Biología, UNAM, México
- Dalquest, W W 1953. Mammals of the Mexican state of San Luis Potosi. Louisiana State University Studies, *Biological Science Series* 1.1-229
- Fleming, T H. 1988 *The short-tailed fruit bat*. University of Chicago Press, Chicago.

- Fleming, T H. 1992. How do fruit-and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? p. 355-391 In Hunter, M D , Ohgushi T , and Price P.W (eds) *Effects of resource distribution on animal-plant interactions* Academic Press, Inc.
- Fleming, T H and V J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants *Journal of Mammalogy* 75.845-851.
- Fleming, T.H , R. A Nuñez and Sternberg, L S 1993 Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94 72-75
- García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Gardner, A L 1977 Feeding habits In Baker, R.J , J K. Jones, Jr and D.C Carter (eds) *Biology of bats of the new world family Phyllostomidae Part II. Special Publications Museum., Texas Tech University* 13 293-350
- Godínez-Alvarez, H and A Valiente-Banuet 2000 Fruit-feeding behavior of the *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments consequences for dispersal of columnar cactus seeds *Biotropica* 32: 552-556
- Hall, E R. 1981 *The Mammals of North America*. John Wiley and Sons, N.Y., 1·xv+600+1-90
- Heithaus, R.H 1982. Coevolution between bats and plants. In Kunz T H (ed). *Ecology of Bats*. Plenum Press New York and London. 327-361
- Hevly, R H. 1979 Dietary habits of two nectar and pollen feeding bats in Arizona and Northern Mexico *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science* 14:13-18

- Howell, D J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily *Comparative Biochemical and Physiology* 48: 263-276
- Howell, D J. 1980. Adaptative variation in diets of desert bats has implications for evolution of feeding strategies. *Journal of Mammalogy* 61:730-733.
- Humphrey, S R and F J Bonaccorso 1979. Population and community ecology. In R.J. Baker, J.K. Jones y D C Carter, (eds) *Biology of bats of the new world family Phyllostomidae, parte III. Special Publication. Museum Texas Tech University* 16: 409-441
- Karr, J R. 1989. Birds. In H Lieth and M J. A Werger (eds). *Tropical rainforest ecosystems* Elsevier Science, Amsterdam, 401-416
- Karr, J R , and J D. Brawn 1990. Food resources of understory birds in central Panama. Quantification and effects on avian populations *Studies on Avian Biology* 13: 58-64
- Koopman, K F 1981. The distributional patterns of the new world nectar-feeding bats *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68 352-369
- Ramírez-Pulido, J and A Castro-Campillo 1992 *Regionalización Mastofaunística. Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía. UNAM, México. Biogeografía, IV 8.8
- Rojas-Martínez, A E 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*. Thesis (M S) Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Rojas-Martínez, A.E. and A Valiente-Banuet 1996. Análisis comparativo de la quiroptero fauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán con respecto a las zonas áridas y dos

- localidades tropicales costeras de Norte América. *Acta Zoológica Mexicana, nueva serie* 67:1-22
- Rojas-Martínez, A., A. Valiente-Banuet, Ma. del C Arizmendi, A. Alcantara-Eguren and 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
- Rojas-Martínez, A., y A. Valiente-Banuet. (in this work) Movimientos altitudinales de tres especies de murciélagos nectarívoros en el centro de México
- Ross, A. 1967 Ecological aspects of the food habits of insectivorous bats *Proc. Western Found. Vertebrate Zoology*, 1 205-264
- Ruiz, A., M. Santos, P J Soriano, J Cavalier and A. Cadena 1997. Relaciones mutualistas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de La Tatacoa, Colombia. *Biotropica*, 29 469-479
- Rzedowski, J 1978 *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México
- Sánchez, H C. 1984 Los murciélagos de la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión "Chamela", Jalisco, México *II reunión Iberoamericana. Cons. Zool. Vert.* 385-399
- Shaley, C T. 1996 Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae) *American Journal of Botany* 83 1329-1336
- Silvius, K M. 1995 Avian consumers of cardón fruits (*Stenocereus griseus* Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotrópica* 27.96-105.

- Soriano, P.J., M. Sosa and O. Rossell. 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes Venezolanos. *Revista de Biología Tropical* 39:263-268
- Sosa, M. and P.J. Soriano 1993 Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). *Revista de Biología Tropical* 41:529-532.
- Thomas, D.W. 1988. Analysis of diets of plant-visiting bats p 211-220 In T.H. Kunz (ed). *Ecological and behavioral methods for the study of bats* Smithsonian Institution Press USA
- Valiente-Banuet, A., and Ezcurra E. 1991 Shade as a cause of the association between cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79 961-971
- Valiente-Banuet, A., M del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez and L. Domínguez-Canseco 1996 Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12 103-119
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., M del C. Arizmendi, A., and P. Dávila 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84 452-455
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, M. del C. Arizmendi and P. Dávila 1997b. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37.331-341

Table 1 Number of feces sampled with columnar cacti seeds found per month in mist-netted phyllostomid bats in the Tehuacán Valley. Months not shown in the table are those in which seeds were not found in the feces

Bat species	Columnar cacti seed species	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Sep	Nov
<u>Artibeus jamaicensis</u>	<u>Stenocereus stellatus</u>							1
<u>Choeronycteris mexicana</u>	<u>Pachycereus hollianus</u>					2		
	<u>Stenocereus stellatus</u>					2		
	<u>Stenocereus dumortieri</u>			2	2			
<u>Leptonycteris curasoae</u>	<u>Myrtillocactus geometrizans</u>					3		
	<u>Neobuxbaumia tetetzo</u>				2			
	<u>Pachycereus hollianus</u>				1			
	<u>Pachycereus weberi</u>	2						
	<u>Stenocereus pruinosus</u>		3	1				
	<u>Stenocereus stellatus</u>				1		4	
<u>Leptonycteris nivalis</u>	<u>Hylocereus undatus</u>				1			
<u>Sturnira lilium</u>	<u>Pachycereus fulviceps</u>				1			
Total cacti seed species foun per month		1	1	2	6	3	1	1

Table 2 Columnar cacti seeds found in *Leptonycteris curasoae* roosts located in the Tehuacán Valley. Only presence of the seeds in the roosts were recorded (*).

Columnar cacti species	Zapotitlán Salinas	San Rafael	Coatepec	San Juan Raya	San Juan Olleras	San Juan Bautista Cuicatlán
<u>Cephalocereus columna-trajani</u>				*		
<u>Myrtillocactus schenkii</u>			*	*	*	
<u>Neobuxbaumia macrocephala</u>	*	*	*	*		
<u>Neobuxbaumia tetetzo</u>		*				*
<u>Pachycereus fulviceps</u>	*		*			*
<u>Pachycereus weberi</u>	*	*	*	*	*	*
<u>Pilosocereus chrysacanthus</u>	*	*				*
<u>Polaskia chende</u>			*			*
<u>Polaskia chichipe</u>	*			*		
<u>Stenocereus dumortieri</u>	*	*	*	*	*	
<u>Stenocereus griseus</u>				*		
<u>Stenocereus marginatus</u>	*					
<u>Stenocereus pruinosus</u>	*	*	*	*	*	*
<u>Stenocereus stellatus</u>					*	
Total number of species recorded	9	6	7	8	5	6

Table 3- Fruiting phenology of 19 columnar cacti plants in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. Fruit availability are indicated by shade areas

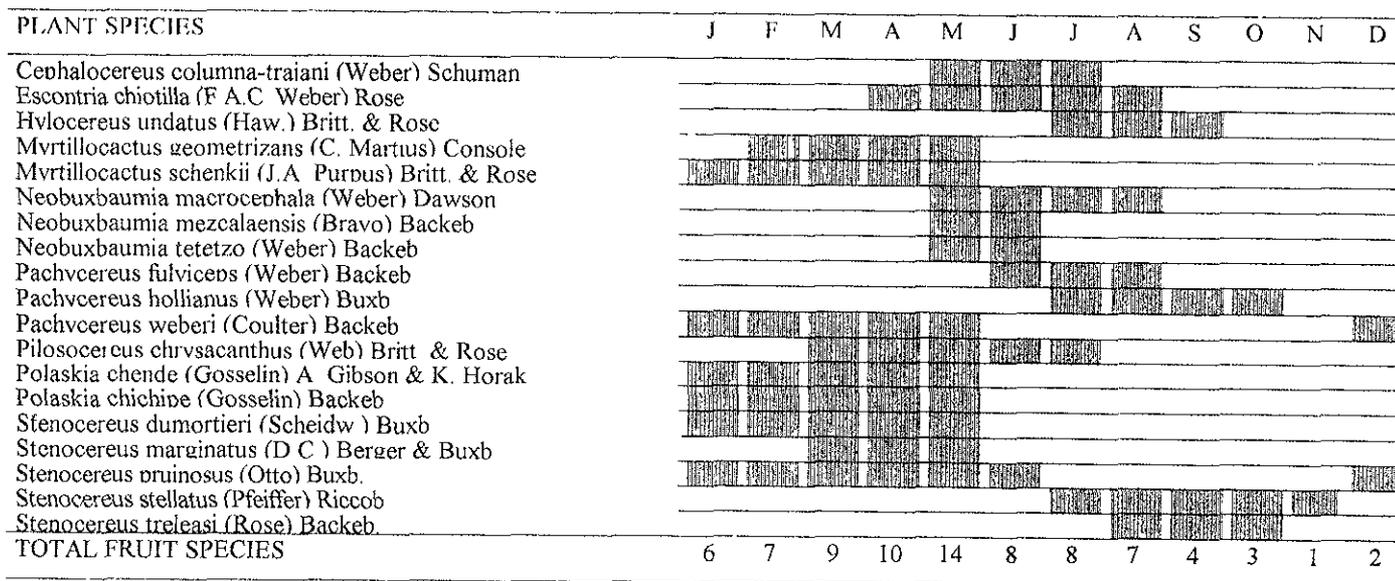
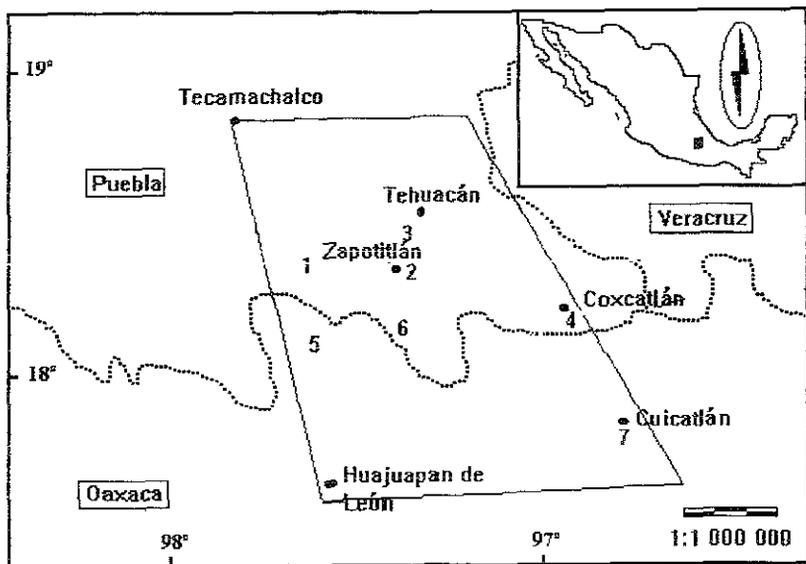


Table 4. Phyllostomid bats and columnar cacti fruits cited as food in the American continent.

<u>Phyllostomidae bat species</u>	<u>Columnar cacti fruit species</u>	<u>Reference</u>
<u>Artibeus jamaicensis</u>	<u>Stenocereus stellatus</u> (Pfeiff) Riccob.	Valiente-Banuet et al., 1996
<u>Carollia perspicillata</u>	<u>Stenocereus griseus</u> (Haw) Buxb	Ruiz et al., 1997
<u>Choeronycteris mexicana</u>	<u>Stenocereus pecten-aboriginum</u> Britt. & Rose <u>Stenocereus stellatus</u>	Sánchez, 1984; Valiente-Banuet et al., 1996
<u>Glossophaga longirostris</u>	<u>Pilosocereus tillianus</u> Gruber et Schaltz <u>Stenocereus griseus</u> <u>Subpilocereus repandus</u> (L.) Backeb	Soriano et al., 1991; Sosa and Soriano, 1993; Silvius, 1995, Ruiz et al., 1997
<u>Leptonycteris curasoae</u>	<u>Carnegiea gigantea</u> (Engelm.) Britt. & Rose <u>Neobuxbaumia tetetzo</u> (Web.) Backeb <u>Pachycereus pringlei</u> (Watson) Britt. & Rose <u>Stenocereus griseus</u> <u>Stenocereus pecten-aboriginum</u> <u>Stenocereus stellatus</u> <u>Stenocereus thurberi</u> (Engelm.) Buxb <u>Subpilocereus repandus</u>	Dalquest, 1953, Beatty, 1955; Ross, 1967; Villa, 1967; Gardner, 1977; Howell, 1980, Sánchez, 1984, Sosa and Soriano, 1993; Fleming and Sosa, 1994; Silvius, 1995; Valiente-Banuet et al., 1996; Ruiz et al., 1997
<u>Leptonycteris nivalis</u>	<u>Carnegiea gigantea</u>	Dalquest, 1953; Beatty, 1955
<u>Macrotus californicus</u>	<u>Pachycereus pringlei</u>	Ross, 1967
<u>Platalina genovesium</u>	<u>Weberbauerocereus weberbaueri</u>	Shaley, 1996
<u>Sturnira lilium</u>	<u>Stenocereus griseus</u>	Ruiz et al., 1997

Legends to figures.

Figure 1 Study site, map showing the selected localities in the Tehuacán Valley: San Juan Raya (1), Zapotitlán Salinas (2), San Antonio Texcala (3), San Rafael (4), San Juan Olleras (5), Coatepec (6) and San Juan Bautista Cuicatlán (7).



Encabezado: Movimientos altitudinales murciélagos nectarívoros

MOVIMIENTOS ALTITUDINALES DE TRES ESPECIES DE MURCIÉLAGOS
NECTARÍVOROS EN EL CENTRO DE MÉXICO

Alberto Rojas-Martínez y Alfonso Valiente-Banuet

Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado Postal 70-275, Coyoacán, C P 04510
México, D.F.

RESUMEN

Leptonycteris curasoae, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana* (Phyllostomidae:

Glossophaginae), son murciélagos especializados al consumo de néctar, polen y frutas de cactus, que habitan en zonas áridas y semiáridas de Norteamérica. Se considera que las tres especies migran masivamente desde el trópico hacia latitudes templadas cada año, en busca de floraciones abundantes. Recientemente se ha descubierto que la migración es un fenómeno parcial y que grandes poblaciones permanecen todo el año en latitudes tropicales. Para explicar esta situación se ha propuesto la hipótesis de que en el trópico, diferentes tipos de vegetación proporcionan recursos quiropterófilos a diferentes altitudes y que los murciélagos nectarívoros pueden tener acceso a ellos. En este trabajo, ponemos a prueba esta hipótesis, para ello estudiamos dos selvas bajas caducifolias, que florecen durante el otoño y el invierno en altitudes menores a los 1000 m y dos bosques de cactáceas que florecen durante la primavera y el verano en elevaciones mayores a los 1500 m. Censamos las plantas que producen flores nocturnas y frutos en áreas de 6000 m² por tipo de vegetación. En cada localidad, cada dos meses y de manera simultánea, instalamos 8 redes de niebla (80 m de red/noche) durante dos noches seguidas (320 m red por tipo de vegetación) para capturar murciélagos. Contamos el número de flores y frutos que estuvieron disponibles cada noche de captura, producidos por las plantas censadas, para relacionarlos con la captura obtenida. Además cada dos meses, durante un año, contabilizamos el número de botones, flores marchitas, frutos inmaduros y secos, para calcular la productividad anual de recursos por tipo de vegetación. La temporada de floración y fructificación de los bosques de cactáceas resultó significativamente opuesta a la que ocurre en las selvas bajas ($\chi^2=69575.5$, $gl=1$, $p<0.001$, $N=87127$ flores, $\chi^2=3284.3$, $gl=1$, $p<0.001$, $N=113690$ frutos) y esto determinó que la captura de murciélagos durante la primavera estuviera concentrada en los bosques de cactáceas y durante el invierno en las selvas bajas ($\chi^2=122.3$, $gl=1$, $p<0.001$, $N=139$). *L. curasoae* y *C. mexicana* se concentraron en las localidades con mayor productividad de recursos disponibles por noche ($r^2=0.8997$, $F=212$, $gl=24$, $p<0.001$ y $r^2=0.63$, $F=37.28$, $gl=24$, $p<0.001$). Los resultados obtenidos indican que los murciélagos son residentes en el centro de México y que realizan movimientos altitudinales para obtener recursos florales y fruta a lo largo del año. La productividad de flores y fruta por unidad de área, resultó mayor a las conocidas para otras localidades de Norteamérica, lo que implica una mayor capacidad de carga en esta región tropical. Con los resultados obtenidos se discute la existencia de la migración latitudinal masiva en la región tropical seca de centro de México.

INTRODUCCIÓN

Leptonycteris curasoae Miller, *Leptonycteris nivalis* (Saussure) y *Choeronycteris mexicana* Tschudi, son tres especies de murciélagos tropicales consideradas amenazadas en México (SEDESOL, 1994) y adaptados para habitar en ambientes áridos y semi-áridos de Norteamérica (Humphrey y Bonaccorso, 1979; Koopman, 1981; Arita y Santos del Prado, 1998). Las tres especies tienen su principal área de distribución en México, pero durante la primavera y el verano extienden su presencia hasta el SW de los Estados Unidos (Koopman, 1981). En estos ambientes se alimentan de néctar y polen de algunos árboles tropicales, agaves y cactáceas columnares (Alvarez y González, 1969; Quiroz, Xelhuanzi y Zamora, 1986). De estas últimas además consumen los frutos (Soriano, Sosa y Rossell, 1991, Fleming y Sosa, 1994; Sosa y Soriano, 1996; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 2000; Rojas-Martínez *et al.*, en este trabajo).

Las tres especies de murciélagos son altamente dependientes de los recursos florales, por lo que su presencia geográfica ha sido explicada por la existencia local de néctar, polen y frutos. Se ha sugerido que debido a que los eventos de floración en las plantas quiropterófilas son estacionales, los murciélagos migran latitudinamente siguiendo la floración secuencial de la vegetación (Gentry, 1982; Fleming, Nuñez y Stemberg, 1993, Wilkinson y Fleming, 1996). En la actualidad son conocidas poblaciones residentes de *L. curasoae* y *C. mexicana* en Baja California Sur (Woloszyn y Woloszyn, 1982) y en el centro de México (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, Rojas-Martínez *et al.*, 1999), lo que implica que en estas regiones existen recursos alimenticios todo el año y que los murciélagos tienen acceso a ellos. Ambas regiones se caracterizan por presentar bosques tropicales y matorrales xerófilos contiguos (*sensu* Rzedowski, 1978), que en conjunto producen recursos florales a lo largo de todo el año (Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

A escala local se ha propuesto que los murciélagos son capaces de explotar los recursos que florecen secuencialmente a diferentes altitudes (Cockrum, 1991, Valiente-Banuet *et al.*, 1996, Rojas-Martínez *et al.*, 1999), pero se desconoce cómo la productividad altitudinal de los diferentes tipos de vegetación quiropterófila, influyen sobre el comportamiento anual de los murciélagos nectarívoros y determinan que las poblaciones sean residentes o migratorias.

En el extremo NW de la distribución de *Leptonycteris curasoae*, los recursos quiropterófilos ocurren a diferentes altitudes, de manera que el murciélago se alimenta de flores de saguaro (*Carnegiea gigantea*) durante la primavera y de diversas especies de *Agave* presentes en las montañas de Arizona durante el verano. A principios del otoño, cuando las flores se han agotado migran al sur (Cockrum, 1991). En el centro de México ha sido documentada la presencia permanente de *L. curasoae* (Rojas-Martínez *et al.*, 1999) En esta región 33 especies de plantas producen recursos quiropterófilos. El 75% de ellas constituyen elementos fisonómicamente dominantes de la vegetación y florecen secuencialmente a diferentes altitudes durante el año (Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Los patrones de floración altitudinal de las plantas quiropterófilas, podrían explicar la existencia de murciélagos nectarívoros residentes y los movimientos altitudinales que realizan en el centro de México para obtener su alimento (Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Estos movimientos han sido planteados con anterioridad, sin embargo no han sido documentados (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, Herrera, 1997; Rojas-Martínez *et al.*, 1999)

La existencia de poblaciones residentes en el trópico de México y de recursos permanentes no concuerda con las predicciones de la hipótesis de la migración latitudinal (Cockrum, 1991; Fleming *et al.*, 1993), que sugieren que ante el agotamiento de los recursos florales, los murciélagos se trasladan al desierto Sonorense en el norte durante la primavera y que regresan al sur del Trópico de Cáncer durante el otoño (Easteria, 1972, Howell, 1974; Gentry, 1982, Fleming, *et al.*, 1993). La información reciente proveniente del centro de México, indica que en esta región las causas que generan la migración no existen, a diferencia de lo que se había sugerido previamente (Rojas-Martínez *et al.*, 1999)

En el contexto anterior, la fenología floral de las plantas es uno de los indicadores geográficos más relevantes para inferir los movimientos migratorios en busca de alimento (Gentry, 1982; Fleming *et al.*, 1993) Sin embargo, la mayoría de la información relacionada con la disponibilidad geográfica de recursos se limita a identificar el número de especies de plantas que les proporcionan alimento a los murciélagos a diferentes latitudes (Alvarez y González, 1969, Quiroz *et al.*, 1986, Cockrum, 1991, Fleming *et al.*, 1993) El número de especies que florecen por temporada no es un buen estimador de la abundancia de recursos disponibles para los murciélagos, debido a que no evalúa la productividad de la vegetación y

no explica la calidad y la atracción que pueden tener algunas regiones para que los murciélagos estacionalmente se concentren en ellas. En este sentido, la determinación de los requerimientos energéticos de los murciélagos nectarívoros, así como la productividad de recursos por unidad de área (Petit y Pors, 1996; Horner, Fleming y Shaley, 1998), son mejores indicadores para analizar la presencia local y geográfica de estos murciélagos, debido a que permiten estimar la capacidad de carga regional y estacional de la vegetación y proporciona nuevos criterios para analizar los posibles movimientos de los murciélagos.

En este trabajo ponemos a prueba la hipótesis de que la floración secuencial altitudinal en el trópico, caracterizada por la floración de las selvas bajas (otoño-invierno) en altitudes inferiores a los 1000 msnm y de los matorrales (primavera-verano) en zonas más elevadas, producen recursos continuos en el centro de México. Asimismo, esperamos que si los murciélagos son residentes en esta región, entonces la productividad de la vegetación deberá ser constante a lo largo del año y tan importante durante la primavera, como la que ocurre en regiones subtropicales y que se considera que atrae a los murciélagos que migran hacia el norte (i.e. desierto Sonorense). En el centro de México, los murciélagos nectarívoros podrán ser residentes, desplazándose estacionalmente entre los diferentes tipos de vegetación para obtener su alimento.

En este trabajo analizamos la presencia temporal de los murciélagos *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana* en el Valle de Tehuacán, con relación a la disponibilidad y abundancia de los recursos quiropterófilos que producen estacionalmente los bosques de cactáceas y las selvas bajas caducifolias. Asimismo, estimamos el número de murciélagos que pueden vivir a partir del néctar, polen y fruta que se producen en esta región y discutimos estos resultados en el contexto de la hipótesis de la migración latitudinal y el agotamiento estacional de recursos florales.

MATERIALES Y MÉTODO

Área de estudio

El Valle de Tehuacán está localizado en el centro-sur de México entre los 17°48' - 18°58' N y 96°48' - 97°43' W (Fig. 1) la altitud varía de los 900 a los 1700 msnm y está considerado como una de las regiones más importantes para la conservación de murciélagos

nectarívoros (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996, Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Se trata de una región semiárida (10 000 km²), aislada por levantamientos montañosos, localizada entre el límite sudeste de Puebla y el nordeste del estado de Oaxaca y es considerada la zona árida más meridional de Norte América (Rzedowski, 1978)

La región debe su aridez a la sombra de lluvia producida por la Sierra Madre Oriental (Smith, 1965). El promedio de precipitación es de 495 mm por año, y el de temperatura es de 21°C, con poca probabilidad de heladas (García, 1978). La flora del Valle está constituida por 2 750 especies vegetales, siendo 30 % de ellas endémicas del área (Dávila *et al.*, 1993). En el Valle de Tehuacán y la cuenca del Río Balsas, un total de 45 cactáceas columnares están presentes y más de la mitad muestra el síndrome de quiropterofilia (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). En la parte norte del valle, por arriba de la cota de los 1500 msnm, las cactáceas columnares florecen durante la primavera y el verano (Valiente-Banuet *et al.*, 1996) Estas plantas forman bosques de cactáceas con densidades de hasta 1800 individuos ha⁻¹ (Valiente-Banuet *et al.*, 1997a) Al sur del valle, las selvas bajas caducifolias localizadas por debajo de la cota de los 1500 msnm de altitud constituyen el tipo de vegetación predominante que mantiene un número significativo de especies quiropterófilas que florecen durante el periodo otoño-invierno (Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

Método

Para probar la hipótesis de que los murciélagos nectarívoros pueden ser capturados anualmente a diferentes altitudes, en lugares donde existen recursos alimenticios, elegimos cuatro localidades separadas entre sí por 40 km de distancia en promedio (Fig 1, Tabla 1) Dos bosques de cactáceas columnares que florecen exclusivamente durante la primavera y el verano, fueron muestreados en San Juan Raya (1700 msnm) y Zapotitlán Salinas (1500 msnm) Las plantas quiropterófilas presentes en estos lugares fueron: AGAVACEAE *Agave kerchovei* Lem, *A. salmiana* Otto y Salm-Dyck, *A. marmorata* Roezl, *A. karwinski* Zucc, *A. macroacantha* Roezl, *A. peacockii* Lem CACTACEAE *Myrtillocactus geometrizans* (C Martius) Console, *Neobuxbaumia macrocephala* (Web) Dawson, *N. mezcalaensis* (Bravo) Backeb y *N. tetetzo* (Web) Backeb Dos selvas bajas con cactáceas columnares que

producen recursos todo el año, fueron muestreados en las poblaciones de San Rafael (1000 msnm) y San Pedro Tetitlán (900 msnm). En estas localidades las plantas quiropterófilas presentes fueron: AGAVACEAE : *Agave karwinskii* Zucc, *A. macroacantha* Roezl, BOMBACACEAE: *Ceiba parvifolia* Rose, CACTACEAE: *Escontria chiotilla* (Web.) Rose, *Myrtillocactus geometrizans* (C. Martius) Console, *N. tetetzo* (Web.) Backeb, *Pachycereus holliamus* (Web) Buxb, *P. weberi* (Coulter) Backeb, *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxb y *S. stellatus* (Pfeiffer) Riccob

Captura de Murciélagos

Las cuatro localidades fueron visitadas de manera simultánea cada dos meses a lo largo de un año, para medir la abundancia de murciélagos nectarívoros y la producción de recursos florales quiropterófilos. En cada una de las localidades instalamos 8 redes de 10 m de largo por x 3 m de ancho (80 m de red) a nivel del suelo, colocando las redes entre la vegetación durante dos noches consecutivas (320 m red/noche por tipo de vegetación). Permanecieron abiertas desde el ocaso, hasta el amanecer (1900 h a 0600 h) y las revisamos al menos cada 30 minutos. Todos los muestreos fueron realizados durante la fase oscura del ciclo lunar.

Productividad de flores y frutos

Para determinar la producción de recursos florales, en cada una de las localidades establecimos tres transectos de mil metros cuadrados cada uno (3000 m² por localidad y 6000 m² por tipo de vegetación). Dentro de estas áreas todas las plantas quiropterófilas fueron marcadas (i. e. que producen flores nocturnas o frutos con características quiropterocóricas). En cada transecto se contaron diariamente las flores que abrieron durante las dos noches. Con el conjunto de datos obtenidos a lo largo de este estudio, determinamos la producción estacional y anual por ha para cada tipo de vegetación, expresada en términos de flores y frutos. Determinamos la fenología reproductora de las plantas identificadas como quiropterófilas en las localidades de trabajo, registrando su comportamiento reproductivo a lo largo de este estudio y complementando estas

observaciones con la información existente para la zona (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez *et al.*, 1999)

Con los datos de producción de flores por tipo de vegetación, construimos una tabla de contingencia de dos por dos, bajo la hipótesis nula de que la productividad de flores observada a diferentes altitudes (entre los bosques de cactáceas y las selvas bajas caducifolias) fue similar en el tiempo. Para ello agrupamos la producción de flores observada en cada par de localidades (con el mismo tipo de vegetación), con relación a los periodos de primavera-verano y otoño-invierno; señalados como importantes en el proceso de la migración latitudinal (Fleming *et al.*, 1993; Rojas-Martínez *et al.*, 1999). El incumplimiento de la hipótesis nula indicaría que la productividad altitudinal es diferente a lo largo del año. Utilizamos residuales estandarizados ajustados para comparar las diferencias observadas y probar si la producción de flores se concentró en los bosques de cactáceas durante la primavera y verano y en las selvas bajas caducifolias durante el otoño y el invierno. Para analizar la producción de fruta se aplicó el mismo procedimiento.

Productividad de néctar y polen

La producción estacional de néctar y fruta de las plantas quiropterófilas en los bosques de cactáceas y en las selvas bajas caducifolias fue determinada consultando la información publicada relacionada con la producción promedio de néctar por flor y el peso de los frutos en cactáceas columnares (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; 1997a, 1997b; Casas *et al.*, 1999; García-Vera, 2000; Pérez-Villafana, 2000; Godínez-Alvarez, 2000), así como datos no publicados depositados en el Laboratorio de Ecología de Comunidades del Instituto de Ecología de la UNAM (Valiente-Banuet, Osorno y Medina, com. personal), los datos obtenidos fueron utilizados para calcular la productividad por tipo de vegetación. Para cada especie con flores quiropterófilas multiplicamos el número promedio de flores producidas por individuo, por la cantidad promedio de néctar producido por flor y finalmente por la densidad de las plantas de cada especie, obtenidas en los 6000 m² muestreados para cada tipo de vegetación. La productividad por tipo de vegetación se obtuvo sumando la producción de néctar de todas las especies presentes en el área

muestreada. Para determinar la productividad de fruta por tipo de vegetación se procedió de la misma forma.

Capacidad de carga

Para estimar la capacidad de carga, fueron utilizados los datos que proporcionan Horner *et al.* (1998), relacionados con los requerimientos diarios de energía de *L. curasoae* en el desierto Sonorense y estimados en 40.2 kJ según la ecuación de la tasa metabólica de Nagy (1987; kJ necesarios por individuo por día = $(3.35) * (\text{peso en gramos de la especie})^{0.813}$), e hicimos uso de la información sobre cantidad de alimento consumido por noche, que se conocen hasta ahora para estos murciélagos (Howell, 1974; Pardo, Santos y Rojas, 1999).

Movimientos locales de murciélagos

Con los datos de captura estacional de murciélagos por tipo de vegetación, se construyó una tabla de contingencia de dos por dos para probar la hipótesis nula de que la captura de murciélagos nectarívoros en bosques de cactáceas localizados en altitudes mayores a los 1500 msnm y las selvas bajas caducifolias localizadas en altitudes menores a los 1000 msnm, es similar en el tiempo. El incumplimiento de la hipótesis nula indica que la presencia de los murciélagos entre los bosques de cactáceas y las selvas bajas caducifolias, difiere en el tiempo. Para ello agrupamos las capturas obtenidas en cada par de localidades (con el mismo tipo de vegetación), con relación a las temporadas de primavera-verano y otoño-invierno, señalados como importantes en el proceso de la migración latitudinal (Fleming *et al.*, 1993; Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Utilizamos residuales estandarizados ajustados para comparar las diferencias observadas y probar si la captura se concentró durante la primavera y verano en los bosques de cactáceas y en otoño-invierno en las selvas bajas.

Con la finalidad de detectar movimientos locales en el área de trabajo e interpretar algunas estrategias de forrajeo, todos los murciélagos capturados en las cuatro localidades fueron marcados con un collar y una clave de colores antes de ser liberados. Simultáneamente durante cada salida de trabajo fueron marcados murciélagos en varias

cuevas habitadas por *L. curasoeae*, situadas a una distancia promedio de 50 km de las localidades de trabajo. En total fueron marcados 1164 *Leptoncyteris curasoeae*, 59 *L. nivalis* y 175 *Choeronycteris mexicana*. Las recapturas obtenidas fueron agrupadas en las siguientes categorías: 1) recapturas ocurridas en la misma noche o en noches consecutivas, 2) recapturas obtenidas en meses distintos del mismo año, 3) recapturas ocurridas en la misma vegetación en años diferentes, 4) recapturas ocurridas entre lugares de forrajeo y cuevas, 5) recapturas ocurridas en la misma cueva y finalmente 6) recapturas ocurridas en cuevas diferentes.

Relación de capturas y productividad de recursos

Aplicamos regresiones lineales simples a los datos de captura obtenidos en las cuatro localidades y a la producción de recursos quiropterófilos, obtenidos durante cada noche de muestreo en cada localidad (3000 m²), para analizar si el número de capturas depende de la producción nocturna de recursos quiropterófilos

RESULTADOS

Fenología floral

En los bosques de cactáceas, tres especies, ofrecieron recursos florales y frutales durante la primavera y el verano (tabla 1), mientras que en el periodo de otoño e invierno sólo lo hizo *Myrtillocactus geometrizans*, un cactus que presenta flores polinizadas por insectos, pero que produce fruta zoocórica. Por otra parte, en las selvas bajas caducifolias durante la primavera y el verano, cuatro cactáceas columnares produjeron recursos y durante el otoño y el invierno lo hicieron cinco cactáceas y una especie de árbol (tabla 1)

Productividad de la vegetación

La producción anual de néctar y fruta por ha, fue abundante en los bosques de cactáceas, a pesar de que sólo estuvieron disponibles en la temporada de primavera-verano. Las selvas bajas fueron más productivas durante la temporada de otoño-invierno cuando los bosques de cactáceas no ofrecieron recursos (tabla 2 y 3) y en general produjeron recursos todo el año

La producción anual de flores por hectárea, resultó distinta y opuesta entre los dos tipos de vegetación que se desarrollan a diferentes altitudes ($\chi^2= 69575.5$, g.l.=1, $p<0.001$, $n= 87127$ flores), lo mismo ocurrió con la producción de frutos ($\chi^2= 32843.9$, g.l.=1, $p<0.001$, $n= 113690$ frutos) (Tabla 4 y 5). Los residuales estandarizados revelaron que las localidades con bosques de cactáceas produjeron más recursos de los esperados durante la primavera y el verano, mientras que las localidades con selvas bajas caducifolias mostraron mayor producción de la esperada, durante el otoño y el invierno.

Captura de murciélagos por temporada

Los murciélagos nectarívoros estuvieron presentes todo el año en el Valle de Tehuacán. Fueron capturados 139 murciélagos forrajeando en las localidades de trabajo (99 *Leptonycteris curasoae*, 34 *Choeronycteris mexicana* y 6 *L. nivalis*). La captura conjunta entre los dos tipos de vegetación por estación del año fue distinta ($\chi^2= 122.53$, g.l.= 1, $p<0.001$, $n=139$) y opuesta (Tabla 6). El 76 % de las capturas ocurrieron durante la primavera en los bosques de cactáceas y resultó mayor de la esperada. En esta temporada, solo 3.2 % de las capturas ocurrieron en las selvas bajas caducifolias. El patrón se invirtió durante la temporada de otoño e invierno, cuando todas las capturas se obtuvieron en las selvas bajas caducifolias, que representaron al 20.8 % del total y resultaron más de las esperadas para esta vegetación en esta temporada.

Relación de capturas y productividad de recursos

La abundancia del murciélago *Leptonycteris curasoae* capturado en el Valle de Tehuacán resultó directamente relacionada con la productividad floral ($r^2= 0.89$, $F= 212$, $p<0.001$; g.l.= 24, fig. 2), por lo que las capturas fueron altas cuando la producción de flores y frutos fueron abundantes. En el caso de *C. mexicana* la relación también fue significativa, pero baja ($r^2= 0.63$, $F= 37.28$, g.l.= 24, $p<0.001$). En *L. nivalis* la escasa captura en las localidades de trabajo (6 individuos y dos recapturas) no puede explicarse en función de la abundancia de los recursos presentes en la zona.

Movimientos locales de murciélagos

Durante este trabajo fueron recapturados 28 *Choeronycteris mexicana*, 10 *Leptonycteris curasoae* y 2 *L. nivalis*. Seis recapturas de *C. mexicana* y tres de *L. curasoae* ocurrieron en la misma noche o en noches consecutivas en sitios con recursos abundantes. Trece *C. mexicana* y un *L. curasoae* fueron recapturados en meses distintos (2 a 6 meses después de su captura) consumiendo recursos diferentes en el mismo tipo de vegetación. Ocho *C. mexicana* y un *L. curasoae* fueron recapturados consumiendo los mismos recursos en el mismo mes en años consecutivos. Dos *L. curasoae* fueron marcados en zonas de forrajeo y recapturados posteriormente en cuevas, una de ellas representó un desplazamiento de 40 km. y la otra de 180 km. (medidas en línea recta sobre un mapa topográfico escala 1/50000; Alvarez *et al.*, 1999). Finalmente registramos tres recapturas de *L. curasoae* y una de *C. mexicana* varios meses después de ser marcados en las mismas cuevas (de 3 a 7 meses), sólo obtuvimos una recaptura de *L. curasoae* que representó un desplazamiento de 180 km en línea recta entre cuevas (Alvarez, *et al.*, 1999). El porcentaje de marcas recuperadas fue de 16 % para *C. mexicana*, 3.39 para *L. nivalis* y de 0.86 para *L. curasoae*.

DISCUSIÓN

Las especies *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana* han sido catalogadas como migratorias a partir de que se comprobó su presencia estacional en el norte de su distribución (Easterla, 1972, Koopman, 1981, Cockrum, 1991). Los conocimientos que se tienen sobre la alimentación invernal de los murciélagos nectarívoros en el trópico de México (Alvarez y González, 1969, Quiroz *et al.*, 1986), así como el que se tiene sobre la alimentación en el desierto Sonorense durante la primavera y el verano (Howell, 1979, Hevly, 1979, Cockrum, 1991) han sido utilizados para justificar la separación estacional de los recursos florales a escala geográfica. Sin embargo en este planteamiento no se ha considerado la existencia de recursos abundantes, que están presentes en el trópico seco de México durante la primavera y el verano (Rojas-Martínez, 1996, Valiente-Banuet *et al.*, 1996, Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

En este trabajo se corroboró que los murciélagos son residentes en el Valle de Tehuacán y que su captura coincidió con las temporadas de mayor productividad en cada

ambiente Durante la primavera y parte del verano *L. curasoae*, *L. nivalis* y *C. mexicana*, se alimentaron en los bosques de cactáceas situados en altitudes mayores a los 1500 msnm, explotando las flores y los frutos que producen las cactáceas columnares *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo*. Mientras que durante el otoño y el invierno, se alimentaron en las selvas bajas de los recursos que ofrecen *Ceiba parvifolia*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus pruinosus*, *Stenocereus stellatus* y *Pachycereus weberi* en altitudes menores a los 1000 msnm Además de las plantas diferentes agaves producen floraciones quiropterófilas a lo largo del año, sin embargo no florecieron en las áreas muestreadas y no fueron considerados.

En el sur de Arizona el cambio secuencial que ocurre en la dieta de *L. curasoae*, a partir de néctar y polen de saguaro a néctar y polen de agaves que se desarrollan a diferentes altitudes, es bien conocido (Howell, 1974; Cockrum, 1991, Fleming, *et al.*, 1993). En el centro de México las selvas bajas caducifolias, las selvas bajas espinosas, los bosques de pino-encino (Arita, 1991) y los bosques de cactáceas (Valiente-Banuet *et al.*, 1996) citados como vegetaciones que producen néctar, polen y frutos quiropterófilos, forman parches que se alternan continuamente en un gradiente altitudinal complejo, en escalas espaciales muy pequeñas, por ejemplo 40 km en este estudio (Rzedowski, 1978; Osorio *et al.*, 1997; Rojas-Martínez *et al.*, 1999) En esta región los movimientos altitudinales y los cambios en la alimentación de *L. curasoae*, *L. nivalis* y *C. mexicana*, también han sido sugeridos por otros autores (Alvarez y González, 1969; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Herrera, 1997; Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Por ejemplo Herrera (1997), documentó durante el mes de agosto movimientos ocurridos entre bosques de cactáceas y selvas bajas subperennifolias, deducidos a partir del análisis del contenido de isótopos de carbón obtenidos de *L. curasoae* capturados en Orizaba, Veracruz En ambientes donde los recursos ocurren cercanos en el espacio, pero separados en altitud y en el tiempo, los tres nectarívoros estudiados pueden explotar los recursos moviéndose a diferentes altitudes en diferentes temporadas del año, debido a que son murciélagos que pueden realizar vuelos prolongados (Sahley, Horner y Fleming, 1993; Horner *et al.*, 1998).

Las recapturas obtenidas fueron altas y en general inesperadas para murciélagos que se considera que realizan grandes migraciones (Hill y Smith, 1984; Horner *et al.*, 1998;

Wilkinson y Fleming, 1996) y resultaron similares a las recapturas del murciélago nectarívoro residente *Glossophaga longirostris* en Venezuela (Ruíz *et al.*, 1997). Lo anterior indica que los murciélagos permanecen en la zona y que presentan patrones de movimientos bien definidos a lo largo el año. Aunque no fue posible demostrar movimientos entre los bosques de cactáceas y las selvas bajas estudiadas, se obtuvo la recaptura de un *Leptonycteris curasoae* dentro de una cueva situada en una selva baja caducifolia, a 40 km. del bosque de cactáceas en el que fue marcado. La presencia de este ejemplar indica que la colonia al menos puede tener radios de forrajeo de 40 km, alrededor de este refugio y que dentro de esta distancia se encuentran representados los dos tipos de vegetación que les proporcionan recursos alimenticios a lo largo del año. Por otra parte se obtuvieron recapturas después de seis meses en los mismos tipos de vegetación, además fueron detectados murciélagos que utilizaron las cuevas por periodos de 7 meses y murciélagos recapturados después de varios años en las mismas localidades en los mismos meses, lo que sugiere que los murciélagos pueden alimentarse continuamente en los mismos sitios a partir de recursos diferentes y que regresan a los mismos lugares de alimentación año tras año.

La explotación de los mosaicos de recursos que existen en el centro de México, pueden implicar movimientos conmutativos periódicos a grandes distancias, durante los cuales los murciélagos utilizan diferentes refugios. En esta región, se conoce bien la existencia de colonias permanentes (Wilkinson y Fleming, 1993, Ceballos *et al.*, 1997, Alvarez, Sánchez-Casas y Villalpando, 1999; Sánchez-Quiroz, 2000), y Alvarez *et al.* (1999) han documentado movimientos intertropicales entre cuevas para *L. curasoae*. Con estos autores hemos podido demostrar que los murciélagos del Valle de Tehuacán y del estado de Hidalgo, pueden moverse hacia cuevas del estado de Morelos en el trópico seco de México (Alvarez *et al.*, 1999).

En los bosques de cactáceas del Valle de Tehuacán fueron determinadas densidades de hasta 1513 plantas quiropterófilas productivas por ha (Zapotitlán) y 563 plantas productivas por ha en San Juan Raya (tabla 2), que produjeron en conjunto durante la primavera y el verano 72015 flores y sus respectivos frutos (tabla 4 y 5). Esta vegetación produjo 43.4 lt/ha de néctar (0.48 lt/ha/día; tabla 2) y 815.7 kg de fruta/ha (tabla 3), en los tres meses en que estas plantas están reproductoras. Mientras que en las selvas bajas

caducifolias se determinaron densidades de 168 plantas quiropterófilas por ha en San Rafael y de 104 en San Pedro Tetitlán (tabla 2), que produjeron en conjunto durante la primavera y el verano 2606 flores y 1.8 lt/ha de néctar (0.01 lt/ha/día; tabla 2) y 94.4 kg/ha de fruta (tabla 3). Durante el otoño e invierno su productividad se incrementó a 12501 flores (tabla 4) con 32.82 lt/ha de néctar (0.18 lt/ha/día; tabla 2) y 1100 kg/ha de fruta en esa temporada (tabla 3). La productividad observada en el centro de México durante la primavera fue mayor a la conocida para otras regiones de la distribución de estos murciélagos nectarívoros, por ejemplo Horner *et al.*, (1998) reportan una productividad de 0.11 lt/ha/día producidos en conjunto por tres cactáceas columnares en el desierto Sonorense, que alcanzan densidades de 193 plantas maduras por hectárea y un promedio de dos flores por planta por noche (Fleming, Tuttle y Horner., 1996, Nassar *et al.*, 1997, Horner *et al.*, 1998). Petit y Pors (1996) reportan en la isla de Curaçao en Sudamérica, una densidad de 10.4 cactáceas/ha con una producción de 2146 flores/ha/año, que pueden producir 1.2 litros de néctar por hectárea por año.

La cantidad de recursos que produce la vegetación ha sido utilizada para determinar la capacidad de carga de diferentes sistemas considerando los requerimientos mínimos de energía diarios de diferentes murciélagos nectarívoros. Se ha estimado que la energía necesaria para que un *Leptonycteris curasoae* realice sus actividades diarias es de aproximadamente 40.2 kJ (Horner *et al.*, 1998), que se adquieren cuando el murciélago ingiere aproximadamente 10 ml de néctar. Horner *et al.* (1998) consideran que un murciélago obtiene cada vez que visita una flor de cactácea 0.1 ml de néctar en el desierto Sonorense, por lo que un murciélago debe visitar entre 77 y 98 flores una sola vez para obtener esta energía, o bien la cuarta parte de las mismas considerando que un murciélago visita en promedio cuatro veces una misma flor (Horner *et al.*, 1998). Interpretando estos datos, la capacidad de carga en esta región es de 2 murciélagos por ha aproximadamente y de uno por ha en la isla de Curaçao en Sudamérica (Petit y Pors, 1998).

En el Valle de Tehuacán, la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo*, produce 0.68 ml de néctar por flor, con 24.9 % de equivalentes de sacarosa (Valiente-Banuet *et al.*, 1996), 0.1 ml de néctar de esta planta proporcionan 0.40 kJ de energía, por lo que un *L. curasoae* debe realizar aproximadamente 100 visitas a flores para obtener cada noche sus

requerimientos mínimos de energía, o bien debe visitar 25 flores cuatro veces cada una, si la frecuencia de visitas por flor es igual a la observada en el desierto Sonorense (Horner *et al.*, 1998) Considerando 25 flores como base, una hectárea de bosque de cactáceas en el Valle de Tehuacán, produce el néctar suficiente para sostener a 32 *L. curasoae* cada noche durante los tres meses que dura su floración y fructificación (primavera-verano). En contraste las selvas bajas caducifolias durante el otoño y el invierno pueden sostener a 2.8 murciélagos por hectárea por noche.

La capacidad de carga estimada de esta forma resulta una sobreestimación; debido a que *L. curasoae* permanece activo durante aproximadamente 7-8 horas cada noche (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, Horner *et al.*, 1998) y a lo largo de este tiempo alterna periodos de alimentación de 20 min con momentos de reposo de aproximadamente la misma duración (Howell, 1974, Gódinez-Alvarez y Alfonso-Valiente, 2000). Howell (1974) encuentra que al final de cada momento de alimentación el murciélago ha ingerido tres gramos de néctar y uno de polen, por lo que en una noche el murciélago podría ingerir cerca de 48 g de alimento en 12 periodos de alimentación (36 g de néctar y 12 g de polen). En condiciones de laboratorio *L. curasoae* consume cada noche 50 g de alimento balanceado que contiene 24 g de azúcares, 4 g de proteínas y 2.5 g de lípidos (Pardo *et al.*, 1999). Si se considera la ingesta total de alimento por noche en el Valle de Tehuacán y por simplicidad (debido a que no existe esta información para las plantas estudiadas), se considera que un gramo es similar a un mililitro de alimento (lo cual nuevamente es una subestimación debido a que un gramo de néctar o de polen representan un mayor peso específico), se obtendría que cada murciélago debe realizar 380 visitas a flores cada noche (95 flores visitadas cuatro veces cada una), para obtener de ellas 37.5 g de néctar y 12.5 g de polen, según lo estimado por Howell (1974). Probablemente los cuatro gramos de proteínas necesarias para la buena nutrición de *L. curasoae* pueden ser obtenidos de la visitación de 95 flores. Howell (1974) estimó que un gramo de polen de saguaro (*Carnegiea gigantea*), contiene 400 mg de proteínas, si el polen de las cactáceas en el centro de México es similar, 12.5 g de polen aportarían al murciélago aproximadamente cinco gramos de proteínas. De acuerdo con lo anterior, una hectárea de bosque de cactáceas durante la primavera y el verano podría sostener a 8.4 *L. curasoae* por ha y a 0.73 murciélagos durante el otoño y el invierno en las

selvas bajas caducifolias, visitando 95 flores cuatro veces cada noche

Petit y Pors (1996), calcularon que *L. curasoe* en la isla de Curaçao en Sudamérica requiere entre 49.3 y 61.2 kJ de energía diariamente para poder sobrevivir, sin embargo las estimaciones que proporcionamos en este trabajo cubren también los requerimientos propuestos por estos autores y es evidente que la oferta de néctar y polen supera ampliamente la demanda calculada (aproximadamente 41 % del néctar no es utilizado), sin embargo en el Valle de Tehuacán, *L. curasoe* (71.2 % de las capturas) comparte los recursos con *C. mexicana* que representó al 24.5 % de los glosófaginos capturados y con *L. nivalis* (4.3 % de las capturas).

Leptonycteris curasoe, ingiere cada noche aproximadamente 50 g de alimento, lo que representa dos veces su propio peso (Rojas-Martínez *et al.*, 2000) y esto equivale varias veces a sus requerimientos mínimos de energía diaria (Petit y Pors, 1996, Horner, *et al.*, 1998). Probablemente ésta es una respuesta del murciélago para acumular un excedente de energía que le permitiría responder con sus reservas, a la escasez de recursos alimenticios que se pueden presentar en noches sucesivas, por lo impredecible que resulta la producción del néctar (Fleming, 1992)

Es bien conocido que los murciélagos de la familia Glossophaginae pueden consumir fruta de cactáceas, pero se ha considerado como un hábito raro e incidental en Norteamérica (Cockrum, 1991, Gardner, 1977, Howell, 1974). En el Valle de Tehuacán, y la cuenca del Río Balsas, todas las cactáceas columnares producen frutos zoocóricos y las semillas de 17 especies han sido encontradas en el guano recolectado dentro de refugios utilizados por *Leptonycteris curasoe* y en excretas de *L. nivalis* y *C. mexicana* (Rojas-Martínez, en este trabajo), por lo que es muy claro que la abundante producción de fruta de los dos tipos de vegetación estudiada, representan un recurso alimenticio que hasta ahora no ha sido considerado dentro del ciclo de alimentación anual de los murciélagos nectarívoros en Norteamérica. En Sudamérica en cambio se ha determinado que la fruta estacionalmente constituye el 68 % de la dieta de *Glossophaga longirostris* y 39 % de la de *L. curasoe* (Soriano, Sosa y Rosell, 1991). Recientemente Fleming y Sosa (1994) han calculado que *L. curasoe* puede remover cada noche, hasta el 80 % de las semillas de la cactácea *Pachycereus pringley* en el desierto Sonorence y Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet (2000)

han observado que *L. curasoe* y *C. mexicana* consumen fruta de *Neobuxbaumia tetetzo* normalmente como parte de su dieta en el Valle de Tehuacán y que participan activamente en la dispersión de esta planta.

La importancia que tiene la fruta de cactáceas por su alto contenido nutritivo (Howell, 1974) y abundancia, en el sostenimiento de la población de los murciélagos nectarívoros, no ha sido considerado hasta ahora, aún cuando se conoce que son consumidas por los murciélagos y que su biomasa excede a la del néctar y el polen por unidad de área (Fleming, 1992). Hasta ahora no se conocen casos en los que estos murciélagos se alimenten solo de fruta, por lo que su consumo parece ser complementario al de néctar y polen, en momentos en los que las flores son escasas en el ambiente (Howell, 1974; Cockrum, 1991; Sosa y Soriano, 1996). Por ejemplo en el centro de México las frutas son abundantes en los periodos de transición entre las floraciones de primavera-verano y de otoño-invierno (Rojas-Martínez *et al.*, 1999). La importancia de la fruta para estos murciélagos puede explorarse considerando su contenido nutritivo. Howell (1974) ha estimado que un fruto de saguaro contiene 16 % de proteínas, mientras que en el centro de México los frutos de la pitaya (*Stenocereus pruinosus*) contienen 17.7 % de azúcares totales, 8.3 % de proteínas, 7 % de lípidos y 60 % de agua (García-Vera, 2000). Si un murciélago consumiera 50 g de fruta de pitaya en una noche, obtendría aproximadamente 8.8 g de azúcares, 4.15 g de proteína y 3.5 g de lípidos, lo que representa un déficit de carbohidratos (Pardo *et al.*, 1999), que debería obtener del néctar. En Venezuela la dieta de *Glossophaga longirostris* puede estar constituida estacionalmente hasta por 68 % de fruta y 32 % de polen, mientras que para *L. curasoe* de 60 % de polen, 39 % de frutas y una cantidad desconocida de néctar para ambos cada noche (Soriano *et al.*, 1991, Sosa y Soriano, 1993). Es evidente que el consumo de néctar y polen pueden ser complementados con el consumo de fruta en periodos de escasez estacional de los primeros y evita que los murciélagos nectarívoros experimenten escasez de alimento en las regiones tropicales semiáridas.

Leptonycteris curasoe y *Choeronycteris mexicana* fueron más abundantes en lugares con alta productividad de flores o frutos, si bien *L. curasoe* parece responder a un umbral alto de concentración de recursos (más de 300 flores y/o frutos por ha), mientras que *C. mexicana* puede ser capturado en lugares con recursos escasos por unidad de área

(menos de 300 flores y/o frutos por ha). *L. nivalis* presentó una baja presencia en la zona, al parecer ligada con los periodos de floración de agaves en la primavera. Las tres especies coexisten regularmente en el centro de México y otras regiones de su distribución (Villa, 1967; Hall, 1981; Koopman, 1981) donde *L. nivalis* y *C. mexicana* ocurren como especies escasas y poco se conoce sobre su papel ecológico (Howell, 1979, Fleming *et al.*, 1993; Arita y Santos-del Prado, 1998). Los datos aquí presentados sugieren que *L. curasoae* solo se alimenta de recursos con floración explosiva ("big-bang" y "cornucopia", *sensu* Heithaus, 1982), por lo que tiene que moverse hacia sitios donde los recursos se encuentren concentrados por unidad de área. Por otra parte *C. mexicana* al parecer explota recursos de tipo "steady state" (*sensu* Heithaus, 1982) y esto le permite ser una especie localmente estable, como se puede apreciar por su alta incidencia de recapturas (16%).

La captura de los murciélagos y la producción de los recursos quiropterófilos fue contraria entre las localidades trabajadas. La baja productividad observada para la vegetación en la temporada de otoño-invierno podría estar relacionada con la menor densidad que las plantas quiropterófilas tienen en las selvas bajas caducifolias. La baja oferta de recursos invernales, detectada durante este estudio, puede explicarse por las intensas lluvias de verano ocurridas en los dos años sucesivos previos (Rojas-Martínez, obs. pers.) que al parecer propiciaron que las cactáceas que florecen durante el invierno destinen sus recursos al crecimiento vegetativo. Sin embargo es probable que la baja productividad por unidad de área sea una condición normal en esta vegetación, que determina que los murciélagos se distribuyan en áreas de mayor tamaño y que su abundancia relativa disminuya por unidad de área.

Las plantas que les proporcionan alimento, representan un gran número de especies vegetales cercanamente emparentadas que producen recursos quiropterófilos, distribuidos a lo largo del año. Por ejemplo en la familia Cactaceae las especies del género *Neobuxbaumia* producen floraciones y fructificaciones muy sincronizadas durante la primavera (Rojas-Martínez *et al.*, 1999), mientras las que pertenecen al género *Pachycereus* y *Stenocereus* florecen y fructifican largamente durante el otoño y el invierno (Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Otra familia con este comportamiento es la familia Agavaceae, que también presenta especies quiropterófilas de invierno-primavera como son *Agave marmorata*, de verano como

A. macroacanta y de invierno como *A. potatorum*, entre otras (Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

La existencia continua de recursos quiropterófilos, a diferentes altitudes a lo largo del año, la gran producción vegetal de recursos comestibles para los murciélagos nectarívoros, la presencia permanente de murciélagos alimentándose en las localidades productivas, la existencia de cuevas tropicales ocupadas todo el año, así como la presencia de relaciones de polinización específicas entre murciélagos nectarívoros y cactáceas en el centro de México (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; 1997b, Casas, *et al.*, 1999), demuestran que los murciélagos son residentes y que la escasez de recursos florales no ocurre en el centro de México. La productividad de néctar y fruta en el Valle de Tehuacán es la más alta conocida hasta ahora en América y revela que el centro de México presenta una mayor capacidad de carga que la que se conoce en otros ambientes donde habitan estos murciélagos nectarívoros, por lo que durante la primavera actúa como un área de concentración de estos murciélagos.

En las regiones norteafricanas donde la riqueza de plantas quiropterófilas es reducida y las condiciones climáticas son adversas durante el invierno y solo permiten una floración estacional, los murciélagos nectarívoros son obligadamente migratorios. La magnitud de esta migración es hasta ahora desconocida, lo mismo que la relación que guardan las poblaciones migratorias con las residentes y el papel que juegan los refugios en este proceso. La información que aquí se presenta, sugiere que las regiones tropicales pueden albergar grandes poblaciones residentes de murciélagos, por lo que las fracciones migratorias de estos murciélagos, podría estar restringida a los límites norteafricanos del trópico (28° N, Rzedowki, 1978), desde donde pueden tener acceso a los recursos que existen durante la primavera en las regiones extratropicales de Sonora en México y de Arizona y Nuevo México en Estados Unidos. En cambio en regiones situadas en latitudes menores, no existen razones que justifiquen los movimientos latitudinales de gran magnitud. La escasa información que existe en el trópico, no permite evaluar si los movimientos altitudinales pueden ser considerados migraciones, o si se trata de movimientos de vagabundeo o conmutativos, que permiten a los murciélagos explotar eficientemente el ambiente y permanecer cerca de los sitios productivos, en los momentos apropiados del año.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos al espeleólogo José Antonio Soriano Sánchez y a la Bióloga Olga García Vera por la ayuda prestada durante el trabajo de campo. Al Dr. Hector Godínez Álvarez por las sugerencias realizadas al manuscrito. Esta investigación estuvo financiada por el Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado, UNAM (PAEP-Tesis Doctoral, proyecto: 003361 y 002370), la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM (DGAPA, IN-207798) y el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza (FMCN-A-1-97/36)

LITERATURA

- Álvarez, T. y L. González Q. 1969. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18:137-165.
- Álvarez, T., N. Sánchez-Casas y J.A. Villalpando. 1999 Registro de los movimientos de *Leptonycteris curasoae* en el centro de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 45: 9-15
- Arita, H.T. 1991 Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. *Journal of Mammalogy* 72: 706-714
- Arita H.T. y K. Santos del Prado. 1998. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* 80: 31-41
- 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 México. *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
- Cockrum, E.L. 1991 Seasonal distribution of northwestern populations of the long nosed bats family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México Serie . Zoología* 62: 181-202
- Dávila, P.A., R.J.L. Villaseñor, L.R. Medina, T.A. Salinas, J. Sánchez-Ken y L.P. Tenorio. 1993. *Listado florístico de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* Instituto de Biología UNAM, México. 845-851
- Easterla, D.A. 1972 Status of *Leptonycteris nivalis* (Phyllostomatidae) in Big Bend National Park, Texas. *The Southwestern Naturalist* 17: 287-292
- Fleming, T.H. 1992 How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources?. p. 355-391. In Hunter, M.D., T. Ohgushi and P.W. Price (eds.) *Effects of resources distribution on animal-plant interactions* Academic Press

- Fleming, T.H., R.A. Nuñez y L. da S. Stenberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94: 72-75
- Fleming, T.H. y V. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive succes of plants *Journal of Mammalogy* 75: 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
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits p 293-350. In R.J. Baker, J.K. Jones, Jr., and D.C. Carter (eds.) *Biology of bats of New World family Phyllostomidae*. Part II . Special Publications. The Musseum Texas Tech University, Lubbock
- García, E. 1978. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- García-Vera, O. 2000 *Dispersión biótica de semillas de la cactácea columnar Stenocereus pruinosus (Otto) F. Buxb. En el Valle de Tehuacán, Puebla, México* Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gentry, H.S. 1982. *Agaves of continental North America*. University of Arizona Press.
- Godínez-Alvarez, H. 2000 *Dispersión biótica de semillas de Neobuxbaumia tetetzo (Coulter) Backeberg en el Valle de Tehuacán, Puebla*. Tesis de Doctor en Ecología. Unidad académica de los ciclos profesional y de posgrado del CCH. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México
- Godínez-Alvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 2000 Fruit-feeding behavior of the *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds. *Biotropica* 32: 552-556
- Hall, E.R. 1981 *The mammals of North America*. Vol.I. John Wiley and Sons, New York.
- Heithaus, R.E. 1982. Coevolution between bats and plants p 327-367 In T.H. Kunz (ed). *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York.
- Herrera, M.L.G. 1997 Evidence of altitudinal movements of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Central Mexico *Revista Mexicana de Mastozoología* 2 116-119

- Hevly, R. H. 1979. Dietary habits of two nectar and pollen feeding bats in Arizona and northern Mexico. *Journal of Arizona Academy of Science* 14: 13-18.
- Hill, J.E. y J.D. Smith, 1984. Bats. A natural history. University of Texas Press. Austin
- Horner, M.A., T.H. Fleming y C.T. Shaley, 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera. Phyllostomidae) *Journal of Zoology, London* 244 575-586
- Howell, D.J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology* 48: 263-276.
- Howell, D.J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and the host plants. *American Naturalist* 114 23-49.
- Howell, D. J. y B.S. Roth 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats, the cost of semelparous advertising. *Ecology* 62 1-7
- Humphrey, S. R. y F. J. Bonaccorso. 1979. Population and community ecology p. 409-441. In R.J. Baker, J.K. Jones, Jr. and D.C. Carter (eds) *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae*. Part III.. Special Publications. The Museum Texas Tech University.
- Koopman, K.F. 1981. The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68 352-369
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg 1974. Aim and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons New York. USA
- Nagy, K.A. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57:111-128
- Nassar, J.M., N. Ramírez y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84:918-927
- Osoerio, O., A. Valiente-Banuet, P. Dávila y R. Medina. 1997. Tipos de vegetación y diversidad β (beta) en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59 35-58
- Pardo, A., P. Santos y A. Rojas-Martínez. 1999. Mantenimiento en cautiverio de murciélagos filostómidos: un nuevo método. *Imagen. Revista de la Universidad Simón Bolívar Número especial dedicado a la investigación* 48:23-30

- Pérez, V.M.G. 2000. *Dispersión de semillas biótica de Myrtillocactus geometrizans en el Valle de Tehuacán, Puebla*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
- Petit, S y L. Pors. 1996. Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar-feeding bats on Curacao *Conservation Biology* 10: 765-775
- Quiroz, D. L., M S. Xelhuantzi y M.C. Zamora. 1986. *Análisis palinológico del contenido gastrointestinal de los murciélagos Glossophaga soricina y Leptonycteris yerbabuena de las grutas de Juxtlahuaca, Guerrero*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Rojas-Martínez, A.E 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 de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
- Rojas-Martínez, A., P Santos, I Rivera, E. Petriz y A. Pardo. 2000. Determinación del consumo diario de alimento en cuatro especies de murciélagos herbívoros (Phyllostomidae), mantenidos en cautiverio *Imagen. Revista de la Universidad Simón Bolívar. Segundo número especial dedicado a la investigación* 49 23-30
- Rojas-Martínez, A. y A. Valiente-Banuet. 1996. Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoologica Mexicana, (n.s.)* 67: 1-22.
- Rojas-Martínez, A , A. Valiente-Banuet, Ma. del C. Arizmendi, A. Alcántara-Eguren y 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
- Ruiz, A , M. Santos, P J Soriano y A Cadena 1997. Relaciones mutualistas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de la Tatacoa, Colombia *Biotropica* 29:469-479
- Rzedowski, J. 1978 *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Sánchez-Quiroz, A. 2000. *Características del ambiente y patrón reproductivo de una colonia de Leptonycteris curasoae, deducido por la identificación de semillas depositadas en una cueva*. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM

- Sahley, C. T., M. A. Horner y T. H. Fleming. 1993. Flight speeds and mechanical power outputs of the nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Phyllostomidae: Glossophaginae). *Journal of Mammalogy* 74: 594-600
- Smith, C.E. 1965. Flora Tehuacan Valley. *Fieldiana Botanical*, 31: 107-143.
- Soriano, P J, M. Sosa y O. Rossell. 1991 Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera:Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes venezolanos *Revista de Biología Tropical* 39 267-272
- Sosa, M y P.J Soriano 1996. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia:Chiroptera). *Revista de Biología Tropical* 41. 529-532.
- Valiente-Banuet, A, M del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996 Geographic and ecological correlates between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico *Journal of Tropical Ecology* 12.103-119.
- Valiente-Banuet, A, A. Rojas-Martínez, A. M del C Arizmendi y P Dávila. 1997^a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 84 452-455
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, M del C Arizmendi y P Dávila. 1997^b Floral biology and pollination ecology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, Mexico *Journal of Arid Environments* 37 331-341
- Villa, R. B. (1967) *Los murciélagos de México*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México
- Wilkinson, G S. y T.H. Fleming, T.H. 1996 Migration and evolution of lesser long-nosed bats *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitochondrial DNA *Molecular Ecology* 5. 329-339.
- Wilson, D E 1979 Reproductive patterns p 317-378. In R.J. Baker, J.K. Jones Jr., and D.C. Carter (eds.) *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Part III. Special Publications. The Museum Texas Tech University
- Wołoszyn, D y B.W Wołoszyn 1982 *Los mamíferos de la Sierra de la Laguna, Baja California Sur*. CONACyT, México

Tabla 2. Productividad estacional de néctar en dos tipos de vegetación que producen floraciones quiropterófilas en el Valle de Tehuacán. Los datos de néctar fueron tomados de la literatura

Especie	Flores promedio	Néctar por flor (ml)	Densidad/ha	Probabilidad de florecer	Producción de nectar (l/ha)	
					Primavera-Verano	Otoño-Invierno
BOSQUE DE CACTÁCEAS						
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	84.7	0.50	110.0	0.27	1.3	0
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	115.1	0.51	453.3	0.58	15.4	0
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	38.7	0.68	1513.3	0.67	26.7	0
TOTAL					43.4	0
SELVA BAJA CADUCIFOLIA						
<i>Cetiba parvifolia</i>	45.2	0.73	110.0	0.03	0.00	0.11
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	194.5	0.68	20.0	0.67	1.800	0.00
<i>Pachycereus holliamus</i>	0.3	3.00	6.7	0.25	0.001	0.00
<i>Pachycereus weberi</i>	80.8	3.00	143.3	0.65	0.00	22.60
<i>Stenocereus pruinosus</i>	28.9	1.31	66.7	0.85	0.00	2.15
<i>Stenocereus stellatus</i>	29.0	2.50	323.3	0.34	0.00	7.46
TOTAL					1.801	32.82

Tabla 3 . Productividad estacional de fruta en dos tipos de vegetación que producen fruta zoocórica en el Valle de Tehuacán

Especie	Frutos promedio	Peso por fruto (gr)	Densidad/ha	Probabilidad de fructificar	Producción Primavera-Verano	de fruta (kg/ha) Otoño-Invierno
BOSQUE DE CACTÁCEAS						
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	84.7	6 57	110.0	0.27	16 5	0.00
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	115.1	11 5	453 3	0.58	348.0	0.00
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	38.7	11.5	1513.3	0.67	451 2	0.00
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	745 0	2 74	33 3	0 50	0 0	33.98
TOTAL					815 7	33.98
SELVA BAJA CADUCIFOLIA						
<i>Escontria chiotilla</i>	178 2	10 8	56.7	0.59	64.38	0.0
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	492.6	2 74	23 3	0 71	0.00	22 3
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	194 3	11 50	20 0	0 67	29 94	0 0
<i>Pachycereus hollianus</i>	0.25	112.7	13.3	0 25	0 10	0 0
<i>Pachycereus weberi</i>	80 80	112 0	143.3	0.65	0.00	842.9
<i>Stenocereus prinosus</i>	28.94	107 00	66.7	0.85	0.00	175.6
<i>Stenocereus stellatus</i>	29 00	18.80	323.3	0 34	0 00	59.9
TOTAL					94.42	1100.7

Tabla 4. Productividad anual de flores ha^{-1} en dos tipos de vegetación en el Valle de Tehuacán. (Los números a la izquierda son los productos florales observados, los números entre paréntesis son los esperados y los números en itálicas son los residuales estandarizados. Los residuales estandarizados > 2 son significativos $X^2= 69575.5$, g.l. =1, $p < 0.001$, $N= 87127$ flores)

ESTACIÓN DEL AÑO	BOSQUE DE CACTÁCEAS	SELVA BAJA CADUCIFOLIA
PRIMAVERA-VERANO	72015(61687.7)	2606(12939.3)
	+73.9	-161.4
OTOÑO-INVIERNO	0 (10333.3)	12501(2167.7)
	-100.2	-171.0

Tabla 5. Productividad estacional de frutos ha^{-1} en dos tipos de vegetación en el Valle de Tehuacán (Los números a la izquierda son los frutos observados, los números entre paréntesis son los esperados y los números en itálicas son los residuales estandarizados. Los residuales estandarizados > 2 son significativos. $X^2= 32843.9$, g.l.=1, $p<0.001$, $N= 113690$ frutos)

ESTACIÓN DEL AÑO	BOSQUE DE CACTÁCEAS	SELVA BAJA CADUCIFOLIA
PRIMAVERA-VERANO	72216(60126.4) <i>-66.8</i>	8566(20655.6) <i>-113.9</i>
OTOÑO-INVIERNO	12404(24493.6) <i>-8.6</i>	20504(8414.4) <i>+109.3</i>

Tabla 6. Captura estacional de murciélagos nectarívoros, obtenida en dos tipos de vegetación en el Valle de Tehuacán (Los números a la izquierda son las capturas observadas, los números entre paréntesis son las esperados y los números en itálicas son los residuales estandarizados. Los residuales estandarizados > 2 son significativos. $X^2=122.53$, $g\ 1=1$, $p<0.001$, $N=139$)

ESTACIÓN DEL AÑO	BOSQUE DE CACTÁCEAS	SELVA BAJA CADUCIFOLIA
PRIMAVERA-VERANO	107 (84 68) +3.7	3 (25 32) -4.5
OTOÑO-INVIERNO	0 (22 32) -4.7	29 (6.68) +6.9

PIES DE FIGURA

Figura 1 Localización del área de estudio. El área que ocupa el Valle de Tehuacán se encuentra delimitada por el polígono central Bosques de cactáceas; 1) San Juan Raya (1700 m), 2) Zapotitlán Salinas (1500 m) Selvas Bajas Caducifolias; 3) San Pedro Tetitlán (900 m), 4) San Rafael (1000 m) 5) Cueva del Obispo (1800 m).

Figura 2 Regresión lineal entre las capturas de *Leptonycteris curasoae* y la productividad nocturna de flores y frutos quíropterófilos en áreas de 3000 m², establecidas en cuatro localidades en el Valle de Tehuacán. ($r^2 = 0.8997$, $F = 212$, $g.l = 24$, $p < 0.001$).

Figura 3 Regresión lineal entre las capturas de *Choeronycteris mexicana* y la productividad nocturna de flores y frutos quíropterófilos en áreas de 3000 m², establecidas en cuatro localidades en el Valle de Tehuacán. ($r^2 = 0.63$, $F = 37.28$, $g.l = 24$, $p < 0.001$).

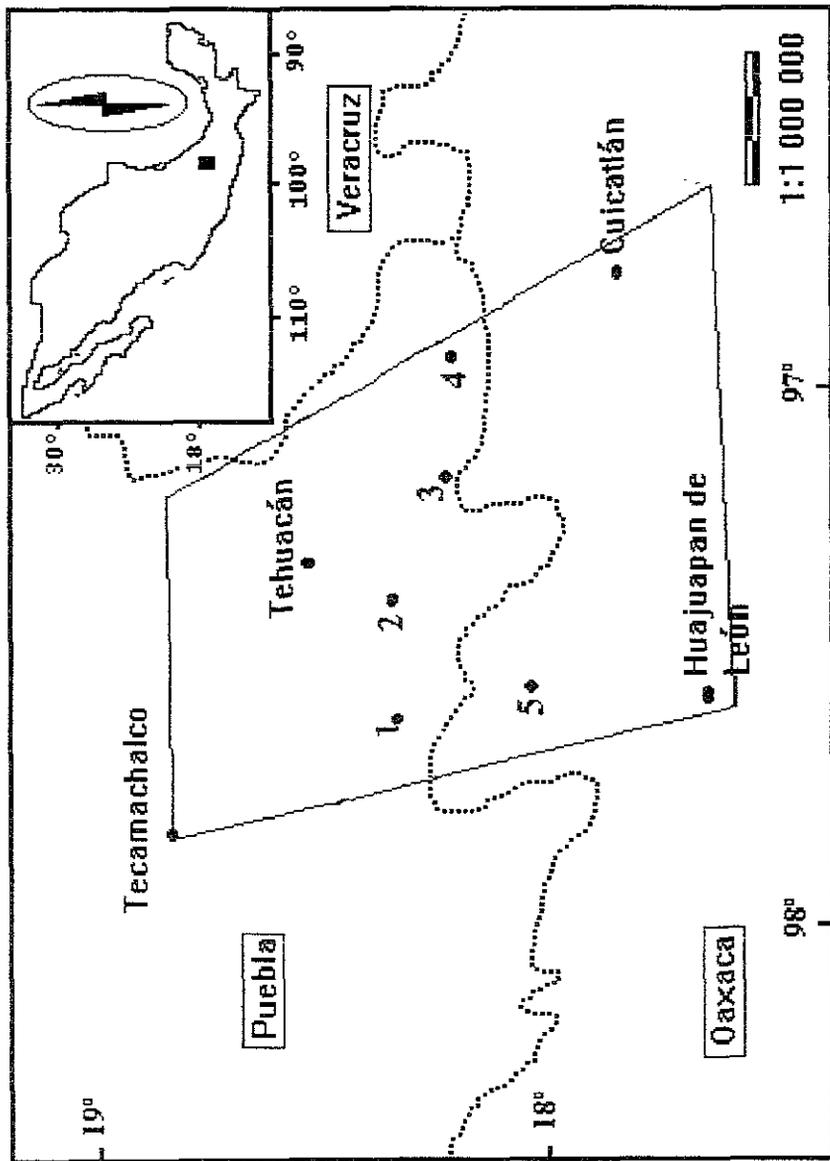


Figura 1

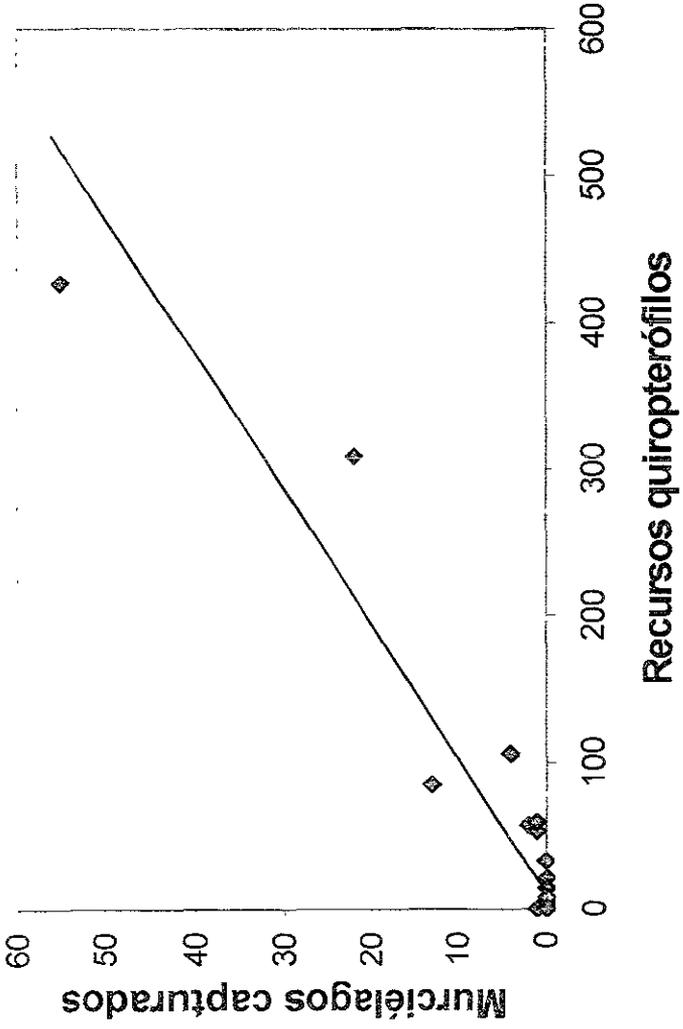


Figura 2

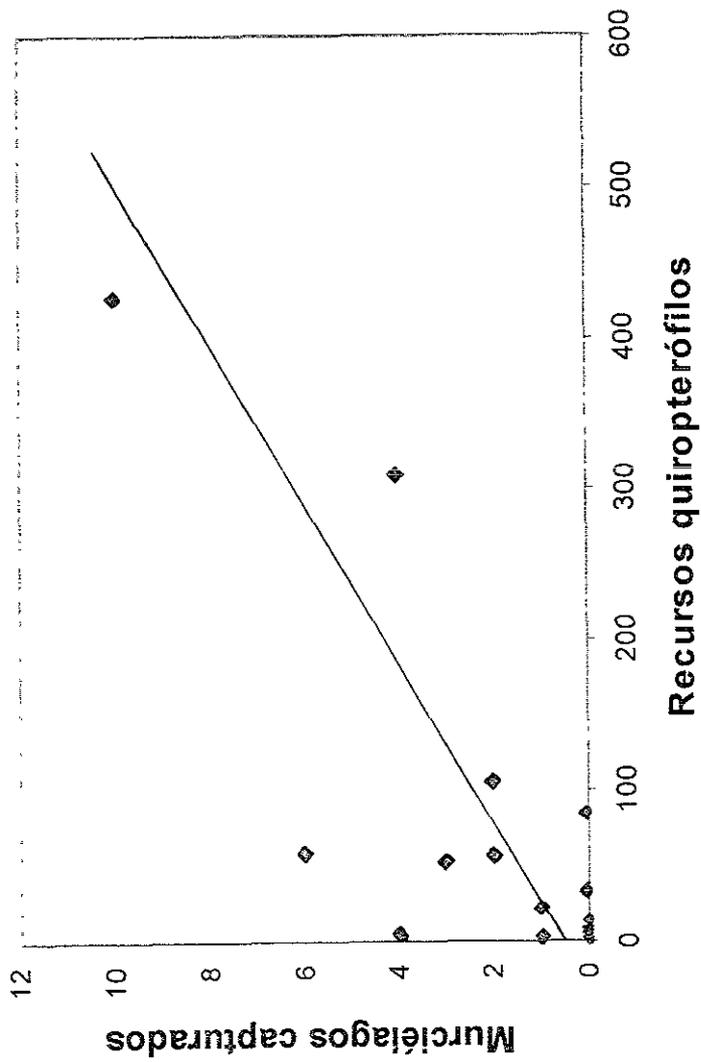


Figura 3

DISCUSIÓN

El conocimiento sobre la ecología de especies mexicanas que tienen una distribución común con los Estados Unidos, ha estado influido por la información que se ha generado en estudios realizados en latitudes extratropicales. Debido a lo anterior se ignora en muchos casos lo que ocurre con las mismas especies en regiones tropicales de México, donde las condiciones ambientales en las que viven las especies son diferentes (Fleming, 1992; Arita, 1993). En consecuencia, el conocimiento que se tiene de estos organismos aplicado a México puede ser incompleto y en general insuficiente para explicar las causas que regulan la distribución y la abundancia de estos organismos dentro del trópico.

El conocimiento ecológico de los murciélagos nectarívoros *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana* se encuentran en el caso anterior, debido a que mayoritariamente ha sido generado en el extremo norte de su distribución, donde tanto los murciélagos como los recursos florales que los sustentan son claramente estacionales (Arroyo-Cabral, Hollander y Jones Jr., 1987; Pfrimmer y Wilkins, 1988, Cockrum, 1991). Debido a lo anterior, el ciclo de vida de estos murciélagos ha sido definido en términos de una migración generalizada que los lleva durante la primavera hasta el noroeste de México y en Estados Unidos hasta el sudoeste de Arizona, Nuevo México y Texas en y cuando los recursos florales se han agotado y el clima se hace adverso, de regreso a latitudes tropicales durante el otoño y el invierno (Easterla, 1972, Cockrum, 1991, Fleming, Nuñez y Stenberg, 1993; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Koopman, 1981). La propuesta anterior fue aceptada ampliamente sin haber analizado lo

que ocurre con estos murciélagos en la región intertropical, donde las condiciones ambientales y los recursos florales son favorables todo el año (Rojas-Martínez, 1996)

Los resultados obtenidos en esta investigación indican una situación biológica en la que los tres murciélagos nectarívoros referidos, son residentes en las regiones tropicales de su distribución, debido a que los recursos alimenticios son diversos, abundantes y continuos a lo largo del año y que pueden producir al menos cuatro veces más néctar/ha/día, que lo que produce el desierto Sonorence durante la primavera.

En las regiones tropicales es cada vez más evidente que los murciélagos de estas especies mantienen interacciones mutualistas muy estrechas con las plantas que les proporcionan alimento, en las cuales las plantas están altamente especializadas a la polinización por murciélagos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; 1997a y b, Nassar, Ramírez y Linares, 1997) y a la vez los murciélagos reciben los beneficios de contar con alimento predecible, que les proporcionan un complejo de plantas que florecen y fructifican de manera complementaria a diferentes altitudes y en diferentes momentos del año. Estos murciélagos y las plantas que polinizan tienen un origen tropical y en el centro de México se encuentran localizados el centro de mayor riqueza de especies de los murciélagos glosófaginos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996, Arita y Santos del Prado, 1998), y los centros de diversificación de las cactáceas columnares (Valiente-Banuet *et al.*, 1996) y de los agaves (Gentry, 1982; Dávila *et al.*, 1993). Lo anterior sugiere que los murciélagos polinizadores y las plantas quiropterófilas han coexistido largamente (40 millones de años) en latitudes tropicales de donde son originarios (Heithaus, 1982) y que la presencia de estos murciélagos y plantas en regiones extratropicales es un proceso de colonización reciente (5 millones de años; Heithaus, 1982; Wilkinson y Fleming, 1996). Debido a la

baja densidad de los murciélagos nectarívoros (Horner, Fleming y Shaley, 1998) y a su baja predecibilidad (Easterla, 1972; Cockrum y Petryszym, 1991; Hoyt, Altenbach y Hafner, 1994; Valiente-Banuet *et al.*, 1996), los sistemas de polinización de las cactáceas columnares en regiones extratropicales se han diversificado para incluir como polinizadores a otros animales como las aves y los insectos (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Wilkinson y Fleming, 1996, Nassar *et al.*, 1997).

La falta de estudios de largo plazo realizados en regiones tropicales, había impedido valorar si las causas que promueven el proceso migratorio antes descrito, ocurren en toda el área de distribución de los murciélagos, tales como el agotamiento latitudinal de los recursos y la especialización alimenticia de los murciélagos al consumo de néctar y polen (Howell, 1974, Gentry, 1982, Cockrum, 1991; Fleming, Nuñez y Stemmerg, 1993) El agotamiento regional o latitudinal de los recursos sólo ocurre en el extremo norte de la distribución de estos murciélagos (Cockrum, 1991), en este trabajo se demuestra que en el ámbito local los recursos se agotan entre los tipos de vegetación que están presentes en el trópico seco del centro de México, pero permanecen constantes en escala regional. Sin embargo en la región tropical la coexistencia de diferentes tipos de vegetación en parches contiguos, proporcionan una floración quiropterófila que se alterna en el tiempo y el espacio y que en conjunto producen recursos alimenticios durante todo el año (Rojas-Martínez *et al.*, 1999) La floración quiropterófila tropical, además de ser producidas por un mayor número de especies, producen considerablemente más recursos alimenticios distribuidos en el tiempo, lo que permite que los murciélagos nectarívoros sean residentes en el centro de México y mantengan grandes poblaciones. Los componentes de la alimentación de estos murciélagos, se consideraban basados en el

consumo de néctar y polen (Alvarez y González, 1969, Howell, 1974; Quiroz *et al.*, 1986; Fleming *et al.*, 1993), ahora se conoce que incluyen un importante componente de fruta de cactáceas columnares, que complementa la alimentación de los murciélagos en momentos en que el néctar y el polen son escasos (Soriano, Sosa y Rossell, 1991).

Los recursos que se generan en el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Río Balsas a partir de la vegetación quiropterófila además, favorecen a otros murciélagos incluso insectívoros, sosteniendo las cadenas tróficas que promueven la gran riqueza de murciélagos que existen en esta región de México y que generan un gremio más relacionado con las selvas bajas caducifolias que con regiones secas, tradicionalmente consideradas pobres en especies (Arita, 1993).

Aunque la definición del fenómeno migratorio resulta clara (Dingle, 1996), las variantes que pueden mostrar diferentes especies pueden hacer su interpretación confusa. Por ejemplo, la presencia de poblaciones residentes a lo largo de las rutas migratorias en regiones donde los recursos son permanentes, pero insuficientes para todos los individuos de una especie, puede hacer pensar que la migración es un proceso parcial. Sin embargo, la razón biológica de la migración es la preservación de las especies, los movimientos migratorios llevan a los organismos de un ambiente a otro para mantenerlos lejos de condiciones ambientales adversas, tales como bajas temperaturas y ausencia de recursos alimenticios (Cox, 1985, Dingle, 1996). La determinación de migrar está regulada genéticamente, de manera que la población debe responder de manera sincrónica al impulso de viajar para asegurar la llegada y salida a tiempo de cada uno de los ambientes.

La existencia de poblaciones residentes y migratorias en una especie, demuestran que el proceso migratorio está en una fase intermedia de desarrollo (Cox, 1985). Las

especies migratorias originalmente fueron sedentarias, al parecer el establecimiento del proceso migratorio se inicia con la ampliación estacional del rango de distribución de especies tropicales hasta las regiones templadas, situación que les permite disponer de recursos abundantes, libres de competidores durante la primavera y el verano (Cox, 1968, 1985) Según Cox (1985) La calidad y cantidad de los recursos extratropicales propició que se estableciera un segundo punto de reproducción en latitudes templadas, que sin embargo debían ser abandonadas, al término de la reproducción y la crianza, ante la crudeza del invierno. Llegado este punto, la aparición de barreras geográficas, o bien de cambios en las condiciones ambientales en las regiones intermedias de la distribución, capaces de generar una retracción de la distribución hacia el trópico, obligaron a los organismos a realizar viajes a través de ambientes inhóspitos, para seguir teniendo acceso a las zonas de reproducción de primavera y para regresar a las áreas de distribución tropical primitivas durante el invierno. Finalmente para que el proceso migratorio se consolide, las condiciones biológicas de competencia y depredación intensas en el trópico, deben llevar al fracaso de la reproducción a esta latitud en los grupos que se han mantenido como residentes, por lo que la migración se establece como la única opción viable para la reproducción de las especies y se establece como una parte fundamental de la historia de vida, eliminando la existencia de poblaciones residentes. Por otra parte el proceso puede ser regresivo y las poblaciones migratorias pueden fracasar restableciéndose la condición de residencia tropical original (Cox, 1985), o incluso un proceso de especiación que lleve a la formación de una especie residente y de otra migratoria debido a diferencias conductuales e interrupción del flujo génico entre ellas (Mayr, 1963)

Leptonycteris curasoae y *Choeronycteris mexicana*, actualmente presentan un área de distribución continua y poblaciones residentes, así como la existencia de dos regiones geográficas de reproducción, que demuestran que el proceso de la migración latitudinal es incipiente y aparentemente que las poblaciones tropicales que representan a la mayor parte de las especies son sedentarias y presentan una temporada de reproducción de invierno exitosa

La hipótesis tradicional que sugiere una gran migración masiva, para los murciélagos nectarívoros (Cockrum, 1991; Fleming *et al.*, 1993), debe ser revisada ampliamente, considerando que el fenómeno es mucho más complejo de lo que se había considerado antes y que debe ser ajustada, de acuerdo con los patrones de disponibilidad geográfica de los recursos quiropterófilos, abundancia de murciélagos y del comportamiento de forrajeo que se han planteado en este trabajo. Es ahora evidente que a lo largo de la distribución de estas especies existen poblaciones migratorias y residentes (Wilkinson y Fleming, 1996, Rojas-Martínez *et al.*, 1999), que interactúan hasta ahora de una manera desconocida, probablemente de manera similar a la que se ha observado en *Tadarida brasiliensis* (McCracken, McCracken y Vawter, 1994). La existencia de poblaciones migratorias de murciélagos nectarívoros, no es un punto que esté a discusión, debido a que es muy clara su existencia en el norte de México y el sudoeste de los Estados Unidos. En cambio la magnitud de estos fenómenos, el alcance de estos movimientos y la relación que guardan las poblaciones residentes con las migratorias son nuevos temas que requieren de investigaciones amplias y ambiciosas que permitan proponer una nueva interpretación de la ecología de estos murciélagos.

La falta de información generada en la región tropical de distribución de estos murciélagos impide hasta ahora conocer si los tres murciélagos nectarívoros mayores realizan algún tipo de migración intertropical o altitudinal. La fenología de los recursos florales y la complejidad del mosaico vegetal y altitudinal característico de México, hacen suponer que los murciélagos dentro del trópico realizan grandes movimientos conmutativos, solamente limitados por la existencia de refugios adecuados o incluso que vagabundean en la región aprovechando su gran capacidad de vuelo para descubrir las zonas en las que están disponibles recursos florales abundantes a lo largo del año. En este contexto, resulta relevante estimular la realización de un inventario nacional de las cuevas que ocupan estos murciélagos, en el que este incluido la descripción del uso estacional de los refugios, el tamaño de las colonias y la fenología de los recursos disponibles dentro de su área de influencia. Adicionalmente es necesario establecer un programa nacional de marcaje de murciélagos, para poder esclarecer las rutas de movimientos y de intercambio de individuos entre diferentes colonias y regiones geográficas, que proporcionen un panorama real y práctico de la forma en que se mueven estacionalmente a lo largo de su distribución, para diseñar medidas de conservación efectivas para estos murciélagos y sus plantas mutualistas.

Leptonycteris curasoae, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana*, son especies consideradas amenazadas en México (SEDESOL, 1994), debido a la disminución de sus poblaciones observada en el SW de los Estados Unidos (Cockrum y Petriszyn, 1991), ocasionada en parte por la perturbación y alteración de los principales refugios en los Estados Unidos (Cockrum y Petriszyn, 1991). En el trópico de México, todo parece indicar que las poblaciones de estas especies y los recursos florales que los sustentan son

muy abundantes, como lo sugiere el continuo descubrimiento de refugios habitados por colonias numerosas y residentes (Nabham y Fleming, 1993; Alvarez, Sánchez-Casas y Villalpando, 1999), si bien la alteración de sus refugios es un problema muy grave que se debe atender urgentemente en México.

Los resultados de este trabajo finalmente indican que el conocimiento de estos murciélagos hasta ahora ha estado basado en información generada en regiones templadas, donde las condiciones climáticas favorables y la disponibilidad de recursos son estacionales. Por tanto el estudio de los tres murciélagos nectarívoros dentro de sus áreas de distribución tropical es una necesidad, debido a que es evidente que la mayor parte de la población de estos murciélagos habitan en el trópico, donde se encuentra la mayor parte de su área de distribución y donde las poblaciones residentes son grandes y los recursos florales son permanentes. En este sentido, parece evidente que la existencia de poblaciones residentes de murciélagos nectarívoros que ocurre dentro del trópico, constituyen la regla y no la excepción, debido a que el proceso de la migración parece estar en una fase temprana de su desarrollo y por tanto, solo afecta a las poblaciones que habitan en el límite norte de la región neotropical, debido a que son ellas las que pueden aprovechar el pulso estacional de recursos que ofrecen las regiones extratropicales vecinas, trasladándose hasta esas latitudes con un bajo costo energético para reproducirse durante la primavera y el verano. En contraste las poblaciones tropicales más ampliamente distribuidas, continúan reproduciéndose en el periodo invernal de manera exitosa.

REFERENCIAS

- Álvarez, T. y González, Q.L. 1969 Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18: 137-165
- Álvarez, T., Sánchez-Casas, N. y Villalpando, J.A. 1999. Registro de los movimientos de *Leptonycteris curasoae* en el centro de México *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 45: 9-15
- Arita, H.T. 1993. Riqueza de especies en la mastofauna de México. p. 109-128. In Medellín, R.A. y G. Ceballos (Eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación de Mastozoología, A.C. México.
- Arita H.T. y Santos del Prado, K. 1998. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico *Journal of Mammalogy* 80: 31-41
- Arroyo-Cabrales, J., Hollander, R.R. y Jones, J.K., Jr. 1987 *Choeronycteris mexicana*. *Mammalian Species* 291: 1-5
- Cockrum, L.E. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long nosed bats family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoología* 62: 181-202
- Cockrum, E.L. y Petryszym, Y. 1991. The long-nosed bat, *Leptonycteris*. an endangered species in the Southwest? *Occasional papers Museum. Texas Tech University* 142: 1-32
- Cox, G.W. 1968. The role of competition in the evolution of migration. *Evolution* 22: 180-192
- Cox, G.W. 1985. The evolution of avian migration systems between temperate and tropical regions of the New World. *American Naturalist* 126: 451-474

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

- Dávila, P.A., Villaseñor, R.J.L., Medina, L.R., Salinas, T.A., Sánchez-Ken, J. y Tenorio, L.P. 1993 *Listado florístico de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología UNAM, México 845-851
- Dingle, R.D. 1996 *Migration: the biology of the life on move*. Oxford University Press, Oxford
- Easterla, D.A. 1972. Status of *Leptonycteris nivalis* (Phyllostomatidae) in Big Bend National Park, Texas. *The Southwestern Naturalist* 17: 287-292
- Fleming, T.H. 1992. How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? p. 355-391. In Hunter, M.D., T. Ohgushi and P.W. Price (eds) *Effects of resources distribution on animal-plant interactions*. Academic Press
- Fleming, T.H., Nuñez, R.A. y Stenberg, L. da S. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94: 72-75
- Gentry, H.S. 1982. *Agaves of continental North America*. University of Arizona Press
- Heithaus, R.E. 1982. Coevolution between bats and plants. p. 327-367. In T.H. Kunz (ed). *Ecology of Bats*. Plenum Press, New York
- Horner, M.A., Fleming, T.H. y Shaley, C.T. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology, London* 244: 575-586
- Hoyt, R.A., Scott, J.S. y Hafner, D.J. 1994. Observations of long-nosed bats (*Leptonycteris*) in new Mexico. *The southwestern Naturalist* 39: 175-179
- Howell, D.J. 1974. Bats and pollen. physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology* 48: 263-276.

- Humphrey, S R. y Bonaccorso, F J. 1979 Population and community ecology. In R.J. Baker, J.K. Jones Jr, y D C. Carter (eds) *Biology of bats of the new world family Phyllostomatidae*. Part III *Special Publications. The Museum Texas Tech University* 16 409-441
- Koopman, K.F 1981 The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 352-369
- Mayr, E. 1963 *Animal species and evolution*. Belknap Press. Harvard University Press
- McCracken, G F, M. K. McCracken y A. T. Vawter. 1994 Genetic structure in migratory populations of the bat *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Journal of Mammalogy*, 75, 500-514
- Nabhan, G P y Fleming, T H 1993 The conservation of the new world mutualisms *Conservation Biology* 7 457-459
- Nassar, J M, Ramírez, N y Linares, O 1997 Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction *American Journal of Botany* 84: 918-927
- Pfimmer, H y Wilkins, K T 1988 *Leptonycteris nivalis*. *Mammalian Species* 307 1-4
- Quiroz, D.L, Xelhuantzi, M S y Zamora, M C 1986. *Análisis palinológico del contenido gastronómico de los murciélagos Glossophaga soricina y Leptonycteris yerbabuena de las grutas de Juxtlahuaca, Guerrero* Instituto Nacional de Antropología e Historia. México
- Rojas-Martínez, A E. 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*

- Msc. thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet A , Arizmendi Ma del C., Alcántara-Eguren a , and Arita H.T. 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
- SEDESOL. 1994 Norma oficial mexicana. NOM-059-ECOL-1994. Que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, en peligro de extinción, amenazadas, raras y sujetas a protección especial y establece especificaciones para su protección. *Diario Oficial de la Federación, Organo del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos*. Tomo **CDLXXXVIII**, No 10
- Soriano, P.J , Sosa, M y Rossell, O. 1991 Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera:Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes venezolanos *Revista de Biología Tropical* 39: 267-272
- Valiente-Banuet, A , Arizmendi, M. del C., Rojas-Martínez, A y Domínguez-Canseco, L. 1996 Geographic and ecological correlates between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico *Journal of Tropical Ecology* 12. 103-119
- Valiente-Banuet, A , Rojas-Martínez, A , Casas, A , Arizmendi, A M del C y Dávila, A.P. 1997 Floral biology and pollination ecology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 37. 331-341
- Rojas-Martínez, A., Valiente-Vanuet, A , Arizmendi, Ma del C , Alcántara-Eguren, A , and Arita, T.H 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris*

curasoe) in North America. does a generalized migration pattern really exist?

Journal of Biogeography 26: 1065-1077

Wilkinson, G.S. y Fleming, T.H. 1996 Migration and evolution of lesser long-nosed bats

Leptonycteris curasoe, inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 5:

329-339.