UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR

DIVISIÓN DE DESARROLLO REGIONAL DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES



COMPARACIÓN DE LA DIETA DE DOS COMUNIDADES DE MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS: IMPLICACIONES ECOLÓGICAS

Tesis presentada por:

Biol. Martha Pilar Ibarra López

Como requisito parcial para obtener título de Maestra en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales

Director: Dr. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos Co-Director: Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo

> AUTLAN DE NAVARRO, JALISCO ABRIL DE 2012

DECLARATORIA DE ORIGINALIDAD

A quien corresponda:

Por medio de la presente, el abajo firmante titular de la tesis "COMPARACIÓN DE LA DIETA DE DOS COMUNIDADES DE MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS: IMPLICACONES ECOLÓGICAS" declaro que el contenido de la misma representa un documento inédito y original por lo que cumple con los términos de originalidad a los que hace el Reglamento General de Titulación de la Universidad de Guadalajara.

ATENTAMENTE

Autlán de Navarro, Jalisco 16 de abril de 2012

Biol. Martha Pilar Ibarra López Codigo207753918



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR DIVISION DE DESARROLLO REGIONAL DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES-IMECBIO MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

BIOL. MARTHA PILAR IBARRA LÓPEZ ESTUDIANTE DE LA MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA PRESENTE

Por este medio le comunico de manera oficial el dictamen de su solicitud de registro para titulación, la cual fue analizada por la Junta Académica de la Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales. En este sentido, me permito informarle que el trabajo de tesis titulado "Comparación de la dieta de dos comunidades de murciélagos nectarívoros: implicaciones ecológicas" fue APROBADO.

También le informo que el Comité Académico propuesto en su solicitud fue aceptado, quedando conformado de la siguiente manera:

Director de Tesis:

Dr. Luis Ignacio Íñiguez Dávalos (U de G)

Codirector de Tesis

Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo (UNAM)

Asesores de Tesis:

Dr. Blanca Lorena Figueroa Rangel (U de G) M. C. Sarahy Contreras Martínez (U de G)

Conforme al Reglamento General de Posgrado de la Universidad de Guadalajara, cuenta usted con 12 meses para titularse una vez concluido el tiempo de duración del programa establecido en el dictamen de la Maestría, por lo que lo exhorto a que mantenga el mismo espíritu de compromiso que ha demostrado hasta hoy para que pueda culminar en tiempo y forma con sus estudios de maestría.

Sin más por el momento le envío un cordial saludo deseándole éxito en el desarrollo de su trabajo de investigación.

ATENTAMENTE

"Piensa y Trabaja"

Autlán de Navarro, Jalisco, 10 de septiembre de 2008

DR. OSCAR GILBERTO CÁRDENAS HERNÁNDEZ COORDINADOR

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

CUCSUR

de Recursos Natur

C.c.p. Archivo

ISO 9 0 0 1 : 2 0 0 0 Dependencia certificada ✓ 1 Avenida Independencia Nacional # 151, Autlán de Navarro, Jalisco; C.P. 48900, Tel. (317) 382-50-10 ext. 7157. Fax: (317) 381-14-25. Correo electrónico: imecbio@cucsur.udg.mx Página web: http://www.cucsur.udg.mx

JUNTA ACADÉMICA DE LA MAESTRÍA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES - IMECBIO CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA PRESENTE

Por este medio nos permitimos informar a ustedes que, habiendo revisado el trabajo de tesis de maestría titulado "Comparación de la dieta de dos comunidades de murciélagos nectarívoros: implicaciones ecológicas", realizada por la sustentante Biol. Martha Pilar Ibarra López (código 207753918), los abajo firmantes, miembros del comité particular de la estudiante, consideramos que el trabajo ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión y, en su caso, programar la fecha de la defensa de tesis respectiva.

Sin otro particular agradecemos de antemano la atención que se sirva brindar a la presente y aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

> Atentamente Autlán de Navarro, Jalisco, a 21 de marzo de 2012

Dr. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos Director

Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo Co-Director

Dra. Blanca Lorena Figue



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR DIVISION DE DESARROLLO REGIONAL DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES-IMECBIO MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

BIOL. MARTHA PILAR IBARRA LÓPEZ
ESTUDIANTE DE LA MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
PRESENTE

Anteponiendo un cordial saludo, aprovecho este medio para informarle que de acuerdo con el oficio emitido por su Comité Académico con fecha del 21 de marzo de 2012 y dirigido a esta Junta Académica, le informo que como Presidente de la misma se AUTORIZA la impresión de su trabajo de tesis titulado:

"Comparación de la dieta de dos comunidades de murciélagos nectarívoros: implicaciones ecológicas".

Sin más por el momento le envío un cordial saludo deseándole éxito en el desarrollo de su trabajo de investigación.

ATENTAMENTE

"Piensa y Trabaja"
Autlán de Navarro, Jalisco, a 3 de abril de 2012

DR. OSCAR GILBERTO CÁRDENAS HERNÁNDEZ COORDINADOR

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURANTESOS Naturales

COORDINACIÓN

Masetria on Manejo

C.c.p. Archivo

Por eso en las noches, en que surcan los cielos (buscando celosos al dañino insecto, al fruto inmaduro aun no disperso, la flor infecunda que espera sus cuerpos) les contemplo alegre y paciente espero que agiten las alas y en un giro nuevo, suave y elegante, atrapen, contentos, todo mi cariño ¡Murciélagos buenos!

(fragmento del poema ¡Murciélagos buenos!) Noel Gonzáles Gotera, 1978

AGRADECIMIENTOS

La realización de esta tesis no hubiera sido posible sin el apoyo al Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo, de la Universidad Nacional Autónoma de México, a través del proyecto de CONACyT-43343 "Aspectos ecológicos y fisiológicos relacionados con el uso del polen y el néctar por los murciélagos nectarívoros filostómidos", el apoyo al Dr. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos mediante el programa PROSNI de la Universidad de Guadalajara, el Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad (DERN-IMECBIO) y el programa de estudios de la Maestría en Manejo de Recursos Naturales de la Universidad de Guadalajara, Campus CUCSUR, y el apoyo brindado por la Red Temática Complejidad, Ciencia y Sociedad (CCS) del CONACyT.

Especialmente quiero agradecer al Dr. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos, por su amistad y la oportunidad que me ha brindado al trabajar en sus proyectos y bajo su dirección, por el tiempo y dedicación a esta tesis, por las noches de desvelos en el trabajo de campo y en las revisiones del escrito.

Agradezco particularmente al Dr. Gerardo Herrera Montalvo, por haber depositado su confianza en mí para la realización de esta tesis, por todo su apoyo e infinitas revisiones de este y muchos documentos; y por el financiamiento para completar mis estudios, sin su ayuda esto no sería posible.

A la Dra. Blanca Figueroa, por su amistad y por acompañarme en todo el proceso de mi formación en este posgrado, agradezco sus comentarios y el todo el apoyo brindado en la elaboración del documento.

A la M. C Sarahy Contreras Martínez, por su amistad y por todos los comentarios y revisiones durante los seminarios.

Al coordinador de la maestría Dr. Oscar Cárdenas por todas las facilidades brindadas para cubrir los trámites correspondientes durante el periodo de estudio. A todos los maestros de la Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales de la Universidad de Guadalajara y de manera especial al Dr. Luis Manuel Martínez Rivera, al M.C. Enrique Jardel, al Dr. Ramón Guzmán, al Dr. Luis Ignacio Iñiguez, al Dr. Peter Gerritsen, a la Dra. Blanca Figueroa, al Dr. Eduardo Santana, al Dr. Oscar Cárdenas, al Dr. Tom Yuil, por todos los conocimientos que me brindaron en mi formación durante este periodo.

A mis compañeros incondicionales en los cursos, Alfonso, Alejandra, Coco, Humberto, Demetrio, Oscar, Chemo, Chivis, Efraín, Dante y Alejandro, a como nos divertimos.

A mis compañeros incondicionales en el campo Perú, Gina, Hugo, Toño, Landy, Heriberto, Malinalli, Nely y Paulinay a todos los voluntarios que colaboraron de alguna forma; muchas gracias ya que sin su ayuda y desvelos no hubiera sido posible. Sin omitir a nadie, a todos mis amigos en Autlán.

A mis amigas y amigos incondicionales Maleni, Alejandra, Coco, Erika y Alfonso por su amistad, por estar siempre conmigo y apoyarme en todas mis locuras, por presionar cuando se necesita, por reír, por viajar y por compartir y disfrutar parte de su vida conmigo todos los días.

DEDICATORIA

A mis padres:

Ignacio y Martha

Por se siempre tan amorosos y comprensivos, por todo su apoyo y dedicación durante toda mi vida, por todos sus consejos. Por haberme dado la oportunidad de estudiar y enseñarme a elegir el mejor camino y la libertad de hacer siempre lo que decido. Por eso, todos mis logros son también de ellos. Muchas gracias. Los quiero mucho.

A mis hermanas:

Paulina y Belinda

Por todos los años que compartimos juegos, risas y vivencias maravillosas, por su apoyo incondicional y estar siempre a mi lado, y por conformar una verdadera familia conmigo.

A la familia de mi hermano;

Ignacio, Janeth, Nachito y Diego

Primero porque me han dado a los sobrinos más lindos del mundo y por compartir conmigo la maravillosa familia que han formado juntos, por quererme como soy y por divertirnos juntos y extrañarme cuando estoy lejos.

A toda mi familia:

A mis Abuelos Ángeles, Cristina y Ascensión, que aunque ya no estén conmigo siempre se preocuparon y me apoyaron en todos mis sueños y a todos mis tíos, y primos por todos los momentos felices que hemos tenido juntos.

INDICE

RESUMEN Abstract
CAPITULO 1. LA ESPECIALIZACIÓN EN LA NECTARÍVORIA EN MURCIELAGOS 1.1Introducción
CAPITULO 2. ÁREA DE ESTUDIO 2.1 Introducción 2.2 Valle de Tehuacán 2.3 Valle de Autlán 2.4 Sitos de estudio
CAPITULO 3. ESTRUCUTURA POBLACIONAL DE MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS
3.1 Introducción
3.2 Objetivos
3.3 Método
3.3.2 Registro de datos
3.3.3 Análisis de datos
3.4.1 Descripción de la comunidad de murciélagos.3.4.2 Abundancia y variación estacional de las especies de nectarívoros.3.4.3 Estructura de la población.
3.4.4 Patrones reproductivos
CAPITULO 4. DESCRIPCIÓN Y VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA DIETA DE MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS EN CENTRO Y OCCIDENTE DE MÉXICO
4.1 Introducción
4.2 Hipótesis
4.3 Objetivos
4.4 Método
4.4.1 Toma de muestras para el análisis de dieta
4.4.2 Identificación de granos de polen
4.4.3 Análisis visual de contenidos alimenticios en heces 4.4.4 Análisis estadístico
4.5 Resultados
4.5.1 Análisis polínico del contenido en pelo de murciélagos nectarívoros
4.6 Discusión y conclusión

CAPITULO 5. COMPOSICIÓN ISOTÓPICA	
5.1 Introducción	51
5.2 Hipótesis	53
5.3 Objetivos	53
	54
5.4.1 Toma de muestras para análisis isotópico.	54
5.4.2 Análisis isotópico	55
5.4.3 Análisis estadístico	56
5.5 Resultados	56
	56
5.5.2 Contribución relativa de fuentes MAC	62
5.6 Discusión y conclusión.	63
CAPITULO 6. CONCLUSIONES GENERALES	
	65
	67
6.3 Diversidad de recursos alimenticios incluidos en la dieta de murciélagos	68
6.4 Contribución relativa de las fuentes de carbono en la dieta de murciélagos nectarívoros.	69
LITERATURA CITADA	71

LISTA DE FIGURAS

CAPITULO 1

Figura 1.1 Gradiente de especialización de la familia Glossophaginae en México con base en las características morfológicas y análisis de dieta reportados en la literatura.

CAPITULO 2

- Figura 2.1 Mapa de localización de los sitios de muestreos en el valle de Tehuacán
- Figura 2.2 Mapa de localización de los sitios de muestreos en el valle de Autlán

CAPITULO 3

- Figura 3.1 Variación estacional de las poblaciones de murciélagos nectarívoros. A) Valle de Autlán, B) Valle de Tehuacán.
- Figura 3.2 Estructura de la población de murciélagos nectarívoros. A) Leptonycteris yerbabuenae y B) Glossophaga soricina en el valle de Autlán; C) Leptonycteris yerbabuenae y D) Choeronycteris mexicana en el valle de Zapotitlán. Las barras gruesas representan a las hembras y las barras delgadas a los machos.
- Figura 3.3 Variación mensual del tamaño de los testículos en machos adultos. A) Valle de Autlán y B) Valle de Zapotitlán.
- Figura 3.4 Variación estacional del tamaño de los testículos en machos adultos. A) *Leptonycteris yerbabuenae* y B) *Choeronycteris mexicana* en el valle de Zapotitlán y C) *Leptonycteris yerbabuenae* y D) *Glossophaga soricina* en el valle de Autlán. Los asteriscos en el diagrama representan casos extremos.

CAPITULO 4

- Figura 4.1 Porcentaje del consumo por tipo de contenido en el valle de Autlán y Tehuacán.
- Figura 4.2 Porcentaje de los diferentes tipos de contenidos por especie A. valle de Autlán B. valle de Tehuacán
- Figura 4.3. Variación mensual en el número de especies y familias de plantas registradas en muestras tomadas del pelo y excretas de murciélagos nectarívoros.

CAPITULO 5

- Figura 5.1 Variación mensual (media y SE \pm) del valor δ^{13} C en sangre de *L. yerbabuenae* (A) y *C. mexicana* (B) en el valle de Tehuacán.
- Figura 5.2 Variación mensual (media y SE \pm) del valor δ^{13} C en sangre de de *L. yerbabuenae* (A) y *G. soricina* (B), en el valle de Autlán.

LISTA DE CUADROS

CAPITULO 3

Cuadro 3.1 Especies registradas en el área de estudio. En negritas se resaltan las especies de nectarívoros. La *n* indica el número de individuos capturados por especie.

CAPITULO 4

Cuadro 4.1 Listado de familias y especies encontradas en las muestras de pelo de las tres especies de murciélagos nectarívoros. "n" indica el número de muestras analizadas para cada especie. Los números en las celdas indican el número de muestras en las que se presentó cada especie. Los asteriscos representan el sitio de colecta de la muestra: *Valle de Autlán, **Valle de Tehuacán, *** Ambos sitios. El tipo de muestra en donde se identificó la especie se indica con E para excretas y P pelo.

Cuadro 4.2 Porcentaje promedio mensual de contenidos alimenticios encontrados en las muestras de *Leptonycteris yerbabuenae*, *Glossophaga soricina* y *Choeronycteris mexicana*.

Cuadro 4.3 Variación estacional de los alimentos vegetales utilizados por *Glossophaga soricina* en el valle de Autlán.

Cuadro 4.4 Variación estacional de los alimentos vegetales utilizados por *Leptonycteris* yerbabuenae en el valle de Autlán

Cuadro 4.5 Variación estacional de los alimentos vegetales utilizados por *Leptonycteris* yerbabuenae en el valle de Tehuacán.

Cuadro 4.6 Variación estacional de los alimentos vegetales utilizados por *Choeronycteris mexicana* en el valle de Tehuacán.

CAPITULO 5

Cuadro 5.2 Valor promedio (media y SE) de la composición isotópica de δ^{13} C en muestras de sangre y fuentes de alimento de murciélagos nectarívoros en el valle de Tehuacán.

Cuadro 5.3 Valor promedio (media y SE) de la composición isotópica de δ^{13} C en muestras de sangre y fuentes de alimento de murciélagos nectarívoros en el valle de Autlán.

Cuadro 5.4 Valores isotópicos promedio de δ^{13} C obtenidos de las muestras de sangre en *L. yerbabuenae* en el valle de Tehuacán. En negritas se marcan los valores que fueron significativamente diferentes (Tukey, P= 0.01 para hembras y Tukey, P=0.004 para machos)

Cuadro 5.5 Valores isotópicos δ^{13} C promedio obtenidos de las muestras de sangre en *C. mexicana* en el valle de Tehuacán. En negritas se marcan los valores que fueron significativamente diferentes (Tukey, P=0.004 para hembras, y Tukey, P=0.01 para machos)

Cuadro 5.6 Valores isotópicos δ^{13} C promedio obtenidos de las muestras de sangre en *L. yerbabuenae* en el valle de Autlán. En negritas se marcan los valores que fueron significativamente diferentes (Tukey, P=0.001 para machos).

Cuadro 5.7 Valores isotópicos δ^{13} C promedio obtenidos de las muestras de sangre en *G. soricina* en el valle de Autlán. No se encontraron diferencias significativas.

Cuadro 5.8 Contribución relativa (media \pm SD) de recursos de origen MAC como fuente de proteína en las especies de nectarívoros en el valle de Tehuacán y Autlán. El valor representa el porcentaje de las fuentes MAC en la dieta; el porcentaje restante corresponde al valor de contribución relativa de plantas C3 en la dieta de nectarívoros. n corresponde al número de muestras

COMPARACIÓN DE LA DIETA DE DOS COMUNIDADES DE MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS: IMPLICACIONES ECOLÓGICAS

Martha Pilar Ibarra López

RESUMEN

Los murciélagos nectarívoros se consideran especialistas debido a sus adaptaciones morfológicas y fisiológicas para el consumo de néctar; su grado de especialización depende de dos factores, uno es la cantidad que ingieren de otros grupos de alimentos (frutos e insectos) para completar sus requerimientos nutricionales, y el otro es el número de especies de plantas que incluyen en su dieta. En el presente trabajo se realizó, en el centro y occidente de México, un estudio de la dieta de tres especies de murciélagos nectarívoros considerando su grado de especialización: Glossophaga soricina (generalista), Leptonycteris verbabuenae (especialista) y Choeronycteris mexicana (muy especialista). El área de estudio comprende dos regiones con clima altamente estacional; el valle de Tehuacán en Puebla en el centro de México y en el occidente, el valle de Autlán en Jalisco. En ambos sitios la vegetación predominante es la característica de zonas secas. Los murciélagos se capturaron con redes de niebla, se tomaron muestras de polen del pelo de los murciélagos para la descripción de la dieta, muestras de heces para el análisis de contenidos y muestras de sangre para conocer la composición isotópica de la dieta; también se colectaron muestras de polen de las plantas de las diferentes localidades, frutos e insectos como material de referencia para la identificación de especies y los análisis de contenidos e isotópicos. L. verbabuenae fue la especie más abundante y se presenta en los dos sitios, G. soricina se capturó en el valle de Autlán y C. mexicana en el valle de Tehuacán. Leptonycteris yerbabuenae en el valle de Autlán presentó dos picos de abundancia, en los cuales también se registraron individuos reproductivamente activos, coincidiendo con los periodos de floración de cactáceas durante la temporada seca del año y con convolvuláceas, bombacáceas, agaváceas y leguminosas en el periodo posterior a la temporada de lluvias; en el valle de Tehuacán, esta especie se capturó únicamente durante el periodo seco y principios de lluvias y su mayor abundancia y periodo reproductivo coincide con el periodo de floración y fructificación de cactáceas y agaváceas. Para el caso de C. mexicana, el patrón es muy similar, presentando también su mayor abundancia y periodo reproductivo durante el periodo seco; sin embargo, para esta especie no se capturaron hembras reproductivas. Glossophaga soricina en el valle de Autlán se capturó durante todo el año. La variación en abundancia y patrones reproductivos de las tres especies parecen responder a los periodos de floración de las plantas de las que se alimentan. En las tres especies de murciélagos, el polen fue el recurso más importante, seguido del consumo de frutos e insectos. G. soricina y L. yerbabuenae consumieron más insectos en el occidente del país. Los principales grupos de plantas registradas en la dieta fueron cactáceas y agaváceas en el centro y occidente durante la estación seca, y convolvuláceas, bombacáceas y leguminosas durante la estación post-lluvias únicamente para el valle de Autlán. El consumo de frutos en ambos sitios ocurre al final de las secas y principio de lluvias; en el valle de Tehuacán fue exclusivamente de cactáceas y en el occidente de México de cactáceas y moráceas. La contribución relativa de fuentes de alimentación (MAC-C3) en el centro del país demostró que L. yerbabuenae y C. mexicana, considerados especialistas, presentan dietas mixtas MAC/C3; sin embargo, las hembras presentaron valores cercanos a plantas C3, probablemente provenientes de otros sitios o relacionados con requerimientos durante la reproducción, mientras los machos presentaron valores cercanos a plantas MAC principalmente. En el occidente de México Leptonycteris yerbabuenae presenta hábitos generalistas y dietas mixtas MAC/C₃, con valores cercanos a plantas MAC en secas y lluvias, y dieta C3 durante el periodo post-lluvias; G. soricina siempre mantuvo dietas con ruta fotosintética C3. A manera de conclusión podemos mencionar que en estos dos sitios las tres especies, aunque incluyen otros componentes en su dieta, muestran un alto grado de especialización hacia la nectarivoría, incluyendo como componente principal el polen y néctar en su dieta. La diversidad de especies que incluyen en su dieta y sus preferencias por el consumo de algunas familias de plantas, parece responder más bien a la disponibilidad de recursos en cada sitio, que a una especialización por algún grupo de plantas como se menciona en la literatura. La variación estacional en abundancia y reproducción esta relacionada con la disponibilidad de recursos alimenticios.

Abstract

Nectar-feeding bats presents morphological and physiological adaptations to consume nectar, and there are considered as specialists; their degree of specialization depends on two factors, one is the amount they eat on other food groups (fruits and insects) to complete their nutritional requirements and the second is the number of plant species included in the diet. The present study was conducted in Central (Tehuacan valley in Puebla) and Western Mexico (Autlan valley in Jalisco). We studied three species of nectar feeding bats with different degree of specialization: Glossophaga soricina (considered generalist), Leptonycteris yerbabuenae (specialist) and Choeronycteris mexicana (highly specialist). Bats were captured in mist- nets, pollen samples were taken from the fur to describe diet, feces samples to analize presence of other food groups and blood samples to determine the isotopic composition of the diet. Also, we collect pollen, fruits and insects samples, to compare with the diet and isotopic analysis. L. yerbabuenae was located at both sites and was the most abundant species. G. soricina was captured only in the Autlan valley and C. mexicana was exclusive of Tehuacan valley. Leptonycteris yerbabuenae in Autlan valley presented two abundance peaks and reproductive periods, the major abundance coinciding with cactus peak flowering in the dry season and Convolvulaceae, Bombacaceae, Agavaceae and Leguminosa families after rainy season. In Tehuacan valley, this species was present only in the dry and early rains seasons and greater abundance and reproductive period coincides with the period of flowering and fruiting cacti and agave. C. mexicana presents very similar pattern, with the greatest abundance and reproductive period during the dry season. Glossophaga soricina in Autlan valley was captured throughout the year. The variation in abundance and reproductive patterns of the three species appear to respond to periods of flowering plants that they consume. For the three bat species, pollen was the most important resource, whereas fruits and insects have less importance. G. soricina and L. yerbabuenae consumed more insects in the west. The main groups of plants recorded in the diet were Cactaceae and Agavaceae in central and west during the dry season and Convolvulaceae, Bombacaceae and Leguminosae post-rain season, only for Autlan valley. Consumption of fruits at both sites occurs at end of dry and beginning of rain seasons. In Tehuacan valley, only fruits of cacti were consumed, whereas in Autlan valley the diet included cactus and Moraceae fruits. The relative contribution of sources MAC-C3 in Tehuacan valley showed that both L. yerbabuenae and C.mexicana have MAC/C3 mixed diets, but females presents values closer to C3 plants, maybe because they arrived from other sites or related with reproductive requirements, whereas males showed values closer to MAC plants. In Western Mexico Leptonycteris yerbabuenae presents MAC/C3 mixed diets, with values close to CAM plants in dry and rain seasons, and C3 diet during post-rain season. G. soricina always presents C3 diets. In conclusion the three species prefer nectar as a primary resource, regardless of their specialization degree. The diversity of species included in their diet and their preferences for the consumption of some families of plants, seems to respond to available resources at each site. Seasonal variation in abundance and reproduction is also related to resources availability.

CAPITULO 1. LA ESPECIALIZACIÓN EN LA NECTARÍVORIA EN MURCIÉLAGOS

1.1 Introducción

De acuerdo a Campbell *et al.* (1997), las interacciones entre plantas y animales son el principal modelo para estudiar la evolución adaptativa en la naturaleza. Los estudios de polinización son un claro ejemplo que explica esto. El principio del polinizador más eficiente al que se refieren varios autores (Stebbins, 1970; Herrera, 1996; Johnson y Steiner, 2000), es en el que se basan la mayoría de los estudios de ecología de las interacciones entre plantas y polinizadores. Incluso Darwin menciona que la selección natural favorece los rasgos metabólicos, ecológicos y fisiológicos que las plantas tienen para atraer a sus polinizadores más eficientes. En consecuencia, las plantas tienen un grupo reducido de polinizadores; esto se denomina especialización adaptativa (Gómez, 2002).

El síndrome de polinización por murciélagos nectarívoros, o quiropterofilia, esta caracterizado porque las plantas poseen flores grandes de antésis nocturna, con periantos blanquecinos que producen grandes cantidades de polen y néctar, y olores fuertes (Faegri y van der Pijl, 1979; Grant y Grant, 1979; Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Entre las familias que presentan este síndrome se encuentran principalmente cactáceas (Valiente-Banuet, 2002; Nassar *et al.*, 2003; Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005), agaváceas (Peñalba *et al.*, 2005; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003;) y bombacáceas (Lobo *et al.*, 2003).

En el Continente Americano, alrededor de 40 especies de murciélagos neotropicales en la familia Phyllostomidae se alimentan de néctar y polen, y unas 30 de estas especies son especialistas en este alimento (subfamilias Glossophaginae, Phyllonycterinae y Brachyphillynae; Dobat, 1985). Estas especies presentan características morfológicas y conductuales que indican la especialización por este recurso, entre las cuales podemos mencionar la reducción y simplificación de los dientes, principalmente los molares, asociada al incremento el consumo de líquido (néctar) en la dieta; la lengua generalmente es angosta, alargada y extensible (Flemnig, 1998), que a diferencia de otras familias, en los glosofaginos presenta gran cantidad de papilas especializadas para la captación de néctar (Howell y Hodkin,

1976; Freeman, 1995). En general existen diferencias morfológicas muy evidentes relacionadas con la morfología craneal por especie, probablemente asociada al grado de especialización. En algunas especies el rostro de los murciélagos es alargado, muy evidente en los géneros *Musonycteris* y *Choeronycteris*, asociado a una dieta más especializada (Arita y Martínez del Rio, 1990). Tal vez una de las modificaciones más importantes en la evolución de la especialización en el consumo de néctar es la simplificación del sistema digestivo, que generalmente ocurre en las especies consumidoras de este recurso (Morton, 1979).

Por otro lado, consistentemente se reporta el uso de insectos y frutos por parte de los murciélagos nectarívoros. La variación en el consumo de estos alimentos en las diferentes especies de glosofaginos, depende en gran medida de su especialización morfológica (Heithaus, 1982; Solmsen, 1998). Así, por ejemplo, el género *Glossophaga* contiene especies con hocicos poco alargados, incisivos reducidos pero no ausentes y muelas bien desarrolladas. Estas especies durante algunos periodos, en ausencia de recursos florales consumen grandes cantidades de frutas e insectos o en ocasiones adicionales al néctar (Gardner, 1977; Heithaus, 1982; von Helversen, 1993; Arita y Santos del Prado, 1999; Herrera *et al.*, 2001; Arizmendi *et al.*, 2002; Soriano y Ruiz, 2002).

El polen y el néctar son las recompensas alimentarias más comunes que las plantas ofrecen a sus polinizadores, y éstos dependen parcial o totalmente de ellas para satisfacer sus requerimientos energéticos y nutricionales (Faegri y van der Pijl, 1979). Sin embargo, el néctar además provee gran cantidad de agua que, al sumarse a la metabolizada, generalmente excede a la que un murciélago elimina mediante respiración y transpiración. En un estudio con *Anoura geoffroyi* alimentados exclusivamente con néctar concentrado con agua marcada radioactivamente y azúcares al 20%, se demostró que un individuo debe consumir 15.5 ml de néctar diariamente, excretando por lo menos 11 ml de agua, es decir 70% del líquido consumido, por lo que los murciélagos nectarívoros deben producir orina muy diluida para evitar una perdida excesiva de electrolitos (von Helversen y Reyer, 1984).

Las proteínas son requeridas por los organismos como fuentes de nitrógeno y de aminoácidos esenciales necesarios para la construcción y el mantenimiento de los tejidos corporales, además de que juegan un papel central en los procesos metabólicos (Morrison, 1980). El

nitrógeno constituye el 16% de las proteínas, que son los bloques estructurales de las membranas celulares de los animales y parte de él se pierde diariamente en compuestos nitrogenados de desecho (Mattson, 1980; Robbins, 1993). Por ejemplo, algunas aves y mamíferos frugívoros como los murciélagos filostómidos, que consumen frutos con bajo contenido proteínico, podrían requerir completar su alimentación con la ingesta de fuentes ricas en proteína como insectos (Ayala y Alessandro, 1973; Thomas, 1984).

El néctar contiene pequeñas cantidades de aminoácidos, por lo que los murciélagos nectarívoros deben complementar su alimentación con otras fuentes de proteína. Los insectos y el polen son reportados consistentemente en estudios de hábitos alimentarios de murciélagos nectarívoros (Fleming *et al.*, 1972; Heithaus *et al.*, 1975; Howell, 1974a). Ambos tipos de alimento son ricos en proteína (Bell, 1990; Howell, 1974b) y comúnmente se debate sobre la variación en su importancia relativa como fuente de proteína en los murciélagos nectarívoros. El uso del contenido del polen como alimento no es trivial; el polen está cubierto por una resistente envoltura que hace difícil extraer su contenido (Stanley y Linskens, 1974), lo cual puede constituir una presión de selección para la evolución del sistema digestivo. Por ello, comúnmente se asocia un mayor uso del polen como alimento con un mayor grado de especialización hacia la nectarivoría en murciélagos.

Además, los murciélagos nectarívoros desempeñan varias funciones ecológicas, participando principalmente en la polinización de flores y la dispersión de semillas, lo cual tiene efectos importantes sobre la distribución y estructura de las poblaciones de plantas de las que se alimentan (Arita y Martínez del Río, 1990). Dentro de los ecosistemas tropicales se consideran como uno de los principales grupos de polinizadores (Arita y Santos del Prado, 1999; Stoner, 2002). La influencia de estos animales en la regeneración de la selva y en los procesos de sucesión secundaria es fundamental (Fleming, 1982; Cunniingham, 1995; Medellín y Gaona, 1999).

Conocer la dieta de un organismo es esencial para entender la ecología y comportamiento de una especie, y permite generar estrategias adecuadas para su conservación. Los murciélagos nectarívoros considerados como especialistas podrían ser más susceptibles a cambios en la distribución de las especies de las que se alimentan, así como a falta de disponibilidad de

alimento. En México se conocen doce especies de murciélagos nectarívoros, incluidas en ocho géneros (Ramírez-Pulido *et al.*, 2005) que de acuerdo a las características morfológicas, fisiológicas y conductuales que varios autores señalan, podemos organizarlos en un gradiente de especialización (Figura 1.1). Este trabajo pretende contribuir al conocimiento de la dieta de las especies de murciélagos nectarívoros especialistas y generalistas de dos comunidades y conocer la importancia de las especies que incluyen en su dieta, con el objetivo de determinar el grado de especialización y con esto el grado de dependencia a las especies de plantas que consumen.



Figura 1.1 Gradiente de especialización de la familia Glossophaginae en México con base en las características morfológicas y análisis de dieta reportados en la literatura (Howell y Hodkin, 1976; Gardner, 1977; Morton, 1979; Heithaus, 1982; Arita y Martínez del Río, 1990; von Helversen, 1993; Freeman, 1995; Solmsen, 1998; Flemnig, 1998; Arita y Santos del Prado, 1999; Herrera *et al.*, 2001; Arizmendi *et al.*, 2002; Soriano y Ruiz, 2002; Caballero-Martínez *et al.*, 2009).

CAPITULO 2. AREA DE ESTUDIO

2.1 Introducción

Los bosques tropicales caducifolios, también conocidos como selvas bajas, se encuentran entre los ecosistemas más amenazados por la deforestación masiva (Ceballos y García, 1995). Estos bosques se caracterizan por una marcada estacionalidad, con una temporada de lluvias bien definida y que ocurre en un corto periodo del año, y con una prolongada sequía. La gran variación climática determina en gran parte los ciclos estacionales y anuales en la fenología de las plantas (Bullock *et al.*, 1995); esto a su vez afecta las condiciones microclimáticas y la disponibilidad de alimento para las poblaciones de animales (Ceballos, 1995).

Las especies que habitan los bosques tropicales caducifolios presentan adaptaciones muy particulares para el abastecimiento y utilización de agua, recurso esencial para la vida y escaso en este tipo de vegetación. Las plantas leñosas tiran sus hojas durante esta temporada; algunas presentan además tallos fotosintéticos y lenticelas. En cuanto a la fauna, algunas de las estrategias que les permiten minimizar la pérdida de agua incluyen migración o cambios de dieta, entre otros (Balvanera *et al.*, 2000).

El estudio se llevo a cabo en dos áreas con clima altamente estacional: el Jardín Botánico en Zapotitlán Salinas en Tehuacán, Puebla; el cual se encuentra ubicado dentro de los límites de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, y el valle de Autlán-El Grullo en Jalisco, el cual se encuentra en el área de influencia de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán. En ambos sitios la vegetación predominante es la típica de ambientes secos, en los que podemos encontrar bosque tropical caducifolio o selva baja, matorral xerófilo y bosques espinosos, con diferentes asociaciones vegetales. En todas las variantes de vegetación las cactáceas columnares constituyen elementos dominantes de gran importancia.

2.2 El Valle de Tehuacán

El valle de Tehuacán se encuentra ubicado al SE del estado de Puebla y el NE del estado de Oaxaca y forma parte de la Reserva de la Biósfera Tehuacan—Cuicatlán, el estudio se realizó en la región que comprende el jardín botánico en Zapotitlán Salinas (Figura 2.1); cuenta con una superficie de 400 km² y está ubicado entre las coordenadas 17°48′-18°58 latitud Norte y 96°48′-97°43′ longitud Oeste. Es considerado como un centro de megadiversidad y endemismos a nivel mundial por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Dávila-Aranda *et al.*, 1993). El valle se encuentra a una elevación de 1000-1500 msnm, presenta una temperatura media anual de 21° C y una precipitación media anual de 495 mm (Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Los suelos son someros, pedregosos y halomórficos, con diferentes estados de alcalinidad y salinidad (López-Galindo *et al.*, 2003).

Esta región presenta un relieve accidentado que determina su complejidad fisiográfica, reflejando una gran diversidad vegetal. La vegetación predominante al norte del valle es de bosques de cactáceas columnares, las cuales florecen en primavera-verano; los bosques de cactáceas generalmente se encuentran representados por diferentes asociaciones vegetales: tetecheras, integradas principalmente por *Neobuxbaumia tetetzo y Neubuxbaumia macrocephala*; cardonales, conformadas por *Mitrocereus fulviceps, Cephaloereus columna trajani y Stenocereus stellatus*, entre otras; izotales, en los que encontramos *Beucarnia gracilis*, y *Yucca periculosa*. La parte sur del valle es principalmente selva seca, con especies quiropterófilas que florecen en invierno-otoño (Rojas-Martínez *et al.*, 1999); en este tipo de vegetación encontramos principalmente especies arbóreas como *Pachycereus weberi, Ceiba parvifolia, Fouqueria formosa, Acacia coulteri, Prosopis laevigata, Bursera biflora*, e *Ipomoea arborescens*. Otra asociación importante es el matorral espinoso, compuesto principalmente por especies como *Agave stricta, A. salineana, A. potatorum, Dasylirion acrotiche y Equinocactus platyacanthus*, entre otras (Valiente-Banuet *et al.*, 2000).

El valle presenta una gran diversidad de especies de murciélagos que consumen néctar y polen (Arizmendi *et al.* 2002), algunas de las cuales al parecer alternan su residencia entre los bosques de cactáceas y el bosque tropical caducifolio (Rojas-Martínez *et al.*, 1999). El trabajo en esta zona se realizará en el bosque de cactáceas.

Desde el punto de vista social, el valle se considera como uno de los centros económicos más importantes dentro de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se reporta en la región la influencia cultural de las etnias Nahua y Popoloca (Paredes-Flores, 2001).

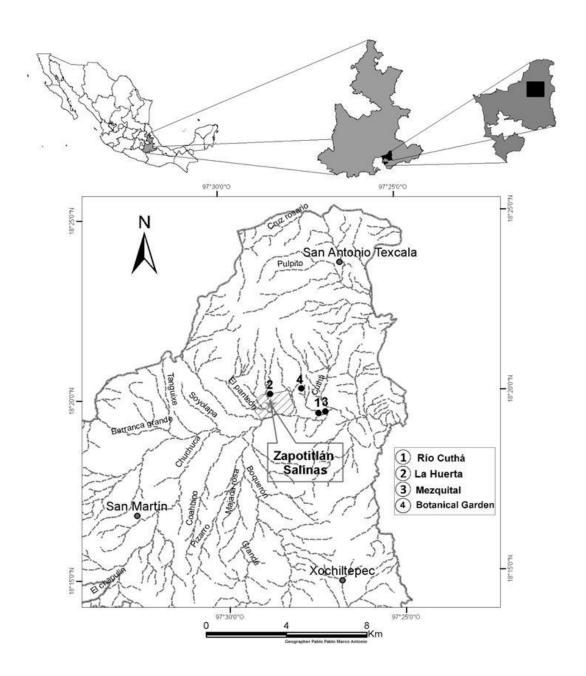


Figura 2.1 Mapa de localización de los sitios de muestreos en el valle de Tehuacán

2.3 El Valle de Autlán

El valle de Autlán-El Grullo se localiza al suroeste del estado de Jalisco, entre las coordenadas geográficas 19°34'30'' a 19°53'50'' de latitud Norte y 104°04'00'' a 104°53'50'' de longitud Oeste y pertenece a la región Costa Sur (Figura 2.2). Su altitud promedio es de 900 msnm (IEF, 1999). El clima se clasifica como semiseco en otoño e invierno, y subcálido y subhúmedo en primavera y verano, sin cambio térmico invernal bien definido; temperaturas medias anuales del orden de 20 a 28° C y una precipitación que oscila entre los 600 y los 1000 mm (promedio de 997.5 mm), con régimen de lluvias en los meses de junio a septiembre (COPLADE, 1996).

La vegetación del valle está compuesta principalmente de bosque tropical caducifolio y zonas agrícolas, mientras que en las partes medias y altas se encuentra encinar caducifolio o roblada y en algunas cañadas hay relictos de bosque tropical subcaducifolio. El bosque tropical caducifolio es una comunidad densa cuyos componentes arbóreos forman un dosel de altura uniforme, con algunos árboles emergentes aislados. Se trata de una vegetación muy heterogénea y de composición florística variable; se distribuye desde los 400 hasta cerca de los 1700 msnm, aunque a una altitud mayor este tipo de vegetación se encuentra mezclado con el encinar caducifolio. Por lo general se le encuentra sobre suelos someros, regosoles y litosoles de drenaje rápido (Vázquez *et al.*, 1995; INE, 2000).

Sus características fisonómicas principales son el tamaño pequeño de las especies arbóreas, que normalmente tienen de 5 a 15 m. de altura, y el que la mayoría de las especies pierden sus hojas por un periodo de cinco a siete meses; esto provoca un contraste fisonómico entre la temporada seca y la de lluvias (Vázquez et al., 1995; Cuevas et al., 1998; Balvanera et al., 2000; INE, 2000). Algunas de las especies más importantes reportadas para este tipo de vegetación en la zona son: Lysiloma acapulcense, L. microphyllum, Jacaratia mexicana, Amphipterygium adstringens, Cochlospermum vitifolium, Ceiba aesculifolia, Pseudobombax ellipticum, Bursera spp., Heliocarpus terebinthinaceus y Pachycereus pecten-aboriginum (Vázquez et al., 1995).

Las zonas agrícolas se encuentran en la parte central del valle; en ellas se cultiva principalmente caña de azúcar, maíz, frijol, algunas cucurbitáceas y pequeños huertos frutales (Vázquez *et al.*, 1995). En la actualidad muchos de los cultivos de alimentos básicos están siendo remplazados por cultivos comerciales de agave azul (Martínez Rivera *et al.*, 2007).

El valle presenta una gran diversidad de especies de murciélagos nectarívoros; Iñiguez-Dávalos (1993) reporta la presencia de ocho especies de murciélagos nectarívoros en la región (Anoura geoffroyi, Choeronycteris mexicana, Glossophaga commissarisi, Glossophaga soricina, Hylonycteris underwoodi, Leptonycteris yerbabuenae, L. nivalis y Musonycteris harrisoni). L. yerbabuenae, se considera el principal polinizador de dos especies simpátricas de cactáceas columnares en la selva seca del valle de Autlán (Ibarra-Cerdeña et al., 2005).

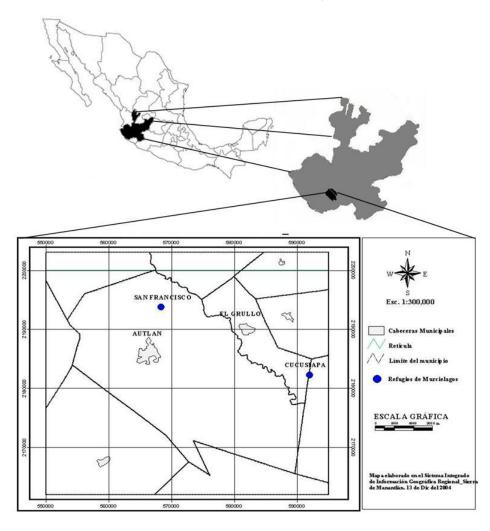


Figura 2.2 Mapa de localización de los sitios de muestreos en el valle de Autlán

2.4 Sitios de muestreo

Se eligieron dos sitios en el valle de Autlán y dos en Tehuacán. En Autlán se realizaron colectas de murciélagos en la mina Cucusiapa y la mina San Francisco, ambas minas abandonadas. La mina de San Francisco era una mina de manganeso y se encuentra al norte del municipio de Autlán a una altitud de 1380 msnm, en las coordenadas geográficas 19° 50' 27'' latitud Norte y 104° 20' 40'' longitud Oeste. La mina de Cucusiapa producía cobre y se encuentra en el límite del municipio de El Grullo a una altitud de 998 msnm, en las coordenadas 19° 43' 55'' latitud Norte y 104° 07' 08'' longitud Oeste. La vegetación circundante en ambos casos está compuesta por bosque tropical caducifolio donde dominan convolvuláceas como *Ipomoea arborescens* e *I. bracteata*, bombacáceas como *Pseudobombax ellipticum*, *P. palmeri, Ceiba pentandra, C. aesculifolia* y *C. acuminata* entre otras, agaváceas como *Agave angustifolia*, *A. colimana* y *A. maximiliana*, y rodales de cactáceas columnares dominados por dos especies simpátricas, *Stenocereus queretaroensis* y *Pachycereus pectenaborigienum*.

En el valle de Tehuacán se eligieron tres sitios cercanos de las instalaciones del Jardín Botánico Helia Bravo Hollis, un sitio se localizaba en la rivera del río en la parte baja del Cerro de Cuthá (18° 19.5′ de latitud Norte y 97°26′ de longitud Oeste), en general, es una zona con terrenos de cultivo abandonados. La vegetación dominante consiste de mezquite (*Prosopis laevigata*), con algunas cactáceas dominantes como *Neobuxbaumia tetezo*, *Myrtillocactus geometrizans, Stenocereus stellatus, S. pruinosus, Pachycereus hollianus* y arbustos como *Vallesia glabra*. El segundo sitio es un predio conocido como El Vivero (18° 19.5′ latitud Norte y 97°27′ longitud Oeste); este es un terreno ejidal de cultivo, en donde se pueden observar especies como *Myrtillocactus geometrizans, Stenocereus pruinosus, Pachycerus marginatus, P. hollianus, Agave marmorata, A. peacoki, Opuntia tunicata, O. pilifera y Yucca sp. El tercer sitio se llama La Huerta (18 ° 20′ Norte, 97 ° 28′ Oeste), la vegetación en esta zona fue dominada por árboles de <i>P. laevigata, Bursera sp. Psidium guajava, Manilkara zapota* and *Annona cherimola*.

CAPITULO 3. ESTRUCTURA POBLACIONAL DE MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS

3.1 Introducción

Los murciélagos nectarívoros del Continente Americano están representados por al menos 36 especies que presentan adaptaciones morfológicas, fisiológicas y ecológicas para alimentarse de néctar y polen (Arita y Santos del Prado, 1999). Los murciélagos nectarívoros de México están incluidos en la subfamilia Glossophaginae y suman 12 especies (Medellín *et al.*, 1997). Su distribución ocurre fundamentalmente en áreas tropicales y subtropicales de nuestro país, encontrándose en las selvas secas y húmedas, así como en los bosques mesófilos de montaña y las zonas áridas y semiáridas del centro y noroeste de México (Arita y Santos del Prado, 1999).

Las especies reportadas para México son: Anoura geoffroyi, Choeronycteris mexicana, Choeroniscus godmani, Glossophaga commissarisi, Glossphaga leachii, Glossophaga morenoi, Glossophaga soricina, Hylonycteris underwoodi, Leptonycteris yerbabuenae, Leptonycteris nivalis, Lichonycteris obscura y Musonycteris harrisoni (Ramírez-Pulido et al., 2005, Santos y Arita, 2002). Todas se encuentran en el estado de Jalisco, excepto Lichonycteris obscura, la cual se encuentra distribuida únicamente en la parte del sur de México, entre los estados de Tabasco y Chiapas.

Glossopahaga leachii, G. morenoi, Hylonycteris underwoodi y Musonycteris harrisoni se consideran endémicas para Mesoamérica (Arita y Ortega, 1998); además de que G. morenoi y M. harrisoni son endémicas a México (Santos y Arita, 2002). Dos especies de nectarívoros son casi endémicas a Mesoamérica, (Choronycteris mexicana y Leptonycteris yerbabuenae), debido a que su rango de distribución se extiende un poco al norte de México, en el extremo suroeste de Estados Unidos. Leptonycteris nivalis se encuentra distribuido únicamente en México y en un extremo al sur de Estados Unidos. Anoura geoffroyi, Choeroniscus godmani, Glossophaga commissarisi y Glossophaga soricina presentan un rango de distribución mayor, que abarca del centro o centro occidente de México hasta Sudamérica (Santos y Arita, 2002; Arita, 1993; Álvarez et al., 1991).

3.1.1. Variación estacional de las poblaciones de nectarívoros en México

Se ha documentado la variación estacional en poblaciones de algunas especies de murciélagos en diferentes ambientes; esto se debe a diferentes causas relacionadas con la ecología o comportamiento de las diferentes especies. Los murciélagos, al igual que algunas aves e insectos, realizan migraciones, las cuales pueden estar dirigidas por la búsqueda de alimento durante el invierno, la búsqueda de refugios para hibernación o la reproducción de la especie. La migración se define por lo general como los movimientos de un lugar o hábitat a otro para evitar las condiciones climáticas desfavorables o buscar condiciones energéticas más favorables (Fleming y Eby, 2003). Generalmente estos movimientos involucran ajustes fisiológicos significativos (e.g. acumulación de grasa). No necesariamente cualquier movimiento de una población puede considerarse como una migración en un sentido estricto; se ha propuesto que movimientos cortos o locales (menores a 50 Km) no se consideren como migraciones (Fleming y Eby, 2003).

Se tienen reportadas migraciones de los géneros *Myotis, Eptesicus, Tadarida, Lasiurus, Leptonycteris, Carollia* y *Pipistrelus* en diferentes partes de Europa y América (Fleming y Eby, 2003). Además, en algunas especies los murciélagos realizan migraciones por sexos; por ejemplo, durante el invierno la mayoría de los registros de *Lasiurus cinereus* se concentran en California y México, pero durante el verano la mayoría de machos de esta especie se encuentran en el oeste, mientras que la mayoría de las hembras migran al este (Cryan y Bogan, 2003).

Así mismo, algunas especies de murciélagos nectarívoros son consideradas como migratorias; tenemos el caso del género *Leptonycteris*, que está representado por dos especies: *L. nivalis* y *L. yerbabuenae*. La distribución de *L. nivalis* se encuentra concentrada principalmente del centro de México desde Puebla y Morelos hasta el Parque Nacional Big Bend en Texas, al sur de Estados Unidos (Arita y Humphrey, 1988); por su parte, *L. yerbabuenae* tiene un mayor rango de distribución, y se presenta desde el suroeste de Estados Unidos, desde Arizona y Nuevo México, y por el occidente de México desde Baja California hasta la parte norte de

América Central incluyendo Guatemala, El Salvador y Honduras, y por la parte del Golfo de México desde la parte baja de Tamaulipas hacia el centro del país (Russell y Wilson, 2006).

Estas dos especies son consideradas como migratorias con base en diferentes estudios que demuestran la presencia/ausencia de estas especies en diferentes sitios entre estaciones (Moreno-Valdez *et al.*, 2004; Fleming y Nassar, 2002; Ceballos *et al.*, 1997; Fleming y Eby, 2003; Fleming *et al.*, 1993; Fenton y Kunz, 1977). Además, se reporta que los movimientos migratorios también varían entre sexos, como es el caso en un refugio ubicado en la Reserva de la Biósfera el Pinacate en Sonora; las hembras son las que migran a estas colonias de maternidad a mediados y finales de abril; en mayo la población llega a medir hasta 100,000 individuos adultos; las hembras y los jóvenes abandonan el refugio en septiembre (Fleming y Nassar 2002). En el caso de *L. yerbabuenae* se ha reportado también que presenta poblaciones residentes, principalmente en el centro de México, a latitudes cercanas a los 21°N (Rojas-Martínez *et al.*, 1999; Galindo *et al.*, 2004) o que pueden realizar movimientos locales, ya sean a regiones cercanas o entre distintas altitudes en busca de alimento, pero que no necesariamente se consideran como movimientos migratorios latitudinales (Stoner *et al.*, 2003).

Otra especie de murciélago nectarívoro que se considera migratorio por la literatura es *Choeronycteris mexicana* (Fleming y Eby, 2003). Esta especie se distribuye desde el sur de los Estados Unidos de América, México, Guatemala, Honduras y El Salvador (Arroyo–Cabrales *et al.*, 1987; Álvarez–Castañeda y Álvarez, 1991; Reid, 1997; Ortega y Arita, 2005). Migra hacia el norte desde México a Arizona/Nuevo México (E. U.) durante la preñez, para dar a luz en junio/julio (Wilson, 1979; Fleming y Eby, 2003).

3.2 Objetivos

Objetivo general

Describir la variación estacional de la dinámica poblacional de las especies de murciélagos nectarívoros en el centro y occidente de México.

Objetivo particulares

Describir la variación estacional de la abundancia de especies de murciélagos nectarívoros en cada sitio de estudio.

Evaluar cómo se encuentra conformada la estructura de la población de las diferentes especies de murciélagos nectarívoros y determinar sus periodos reproductivos.

Determinar si existen diferencias significativas en la variación estacional de la abundancia, proporción de sexos y patrones reproductivos en las poblaciones de murciélagos nectarívoros.

3.3 Método

3.3.1 Captura de murciélagos

Se realizaron muestreos mensuales durante un año, en cada una de las localidades, en las cuales se capturaron murciélagos con redes de niebla (Kunz y Kurta, 1988) colocadas en sitios estratégicos dentro de la vegetación y cerca de los refugios de especies nectarívoras; las redes se colocaron en el momento del ocaso y se mantuvieron abiertas durante cuatro horas. En el valle de Zapotitlán Salinas, se ubicaron tres sitios, la rivera del río Cuthá, La Huerta y El Vivero, en los cuales se colocaron 5 redes de niebla de 12 m de largo por 2.5 m de alto; cada una cubrió un área de 30 m² por noche, solo se capturaron especies de nectarívoros en dos sitios (la rivera del río Cuthá y el Vivero). En el valle de Autlán se trabajó en dos refugios ubicados en minas abandonadas, la mina Cucusiapa y la mina San Francisco, en los que se colocó una red de niebla de 12 m de largo cerca de la entrada.

3.3.2 Registro de datos

A los murciélagos capturados se les tomaron las medidas convencionales: largo del antebrazo, edad, sexo, condición reproductiva y peso. Así mismo, se registraron datos que son de utilidad general para el trabajo con murciélagos: se registró la fecha de captura, hora de captura, localidad/sitio, fase lunar, hora de apertura y cierre de la red y condiciones climáticas.

Las especies se determinaron utilizando claves dicotómicas: "Identificación de los Murciélagos de México: Clave de Campo" (Medellín *et al.*, 1997), "Claves para murciélagos mexicanos" (Álvarez-T. *et al.*, 1994) y "The Mammals of North America" (Hall, 1981).

La estimación de la edad se hizo utilizando la observación de la osificación de las falanges (Anthony, 1988) de acuerdo a las siguientes categorías:

- Subadulto: Individuos con las falanges no osificadas completamente en sus extremos.
- Adulto: Individuos con las falanges bien osificadas ó sexualmente activos (evidencia de actividad reproductiva).

Para determinar la condición reproductiva se tomaron en cuenta cuatro categorías para las hembras y tres para los machos (Racey, 1988):

Hembras:

- Inactiva (IN): Sin evidencia de preñez o lactancia.
- Preñada (PR): Determinada por palpación de los fetos a través del abdomen.
- Lactante (LA): Mamas desnudas enrojecidas y con presencia de leche al presionarlas.
- Post-lactante (PL): Mamas grandes desnudas, pero no enrojecidas ni con presencia de leche.

Machos:

- Testículos abdominales (TA): Machos con testículos no evidentes, ni palpables
- Testículos inguinales (TI): Machos con testículos medianos, palpables en la región de la pelvis, en proceso de iniciar o terminar etapas reproductivas.
- Testículos escrotados (TE): Machos con testículos agrandados, evidentes en el escroto.

Handley (1988) menciona que el largo y ancho del tamaño de los testículos y la coloración de la piel del escroto provee una mejor estimación de la edad y condición reproductiva en los machos. Adicionalmente a esto, en un estudio realizado con *L. yerbabuenae* en Santiago Nochixtlan, Oaxaca, se encontró que la posición testicular como único indicador de la

actividad reproductiva tiene un gran margen de error; en este estudio se buscó correlacionar la morfología macroscópica con la histología. Encontraron que al comparar la longitud testicular con el índice espermatogénico se observó que a mayor índice espermatogénico, mayor es el tamaño de los testículos; concluyeron que para *L. yerbabuenae*, longitudes de testículos a partir de 4 mm de largo son considerados individuos fértiles (Torres y Rojas, 2001). En el caso de los machos que presentaban testículos escrotados, se registró largo y ancho del testículo derecho (Handley, 1988) con un vernier para poder estimar el periodo en el cual están reproductivos.

3.3.3. Análisis de los datos

Se utilizaron análisis de varianza para datos paramétricos, para comparar las variables ecológicas y fisiológicas entre especies de murciélagos y zonas de estudio. Se realizaron análisis post-hoc (prueba de Tukey) cuando el ANOVA fue significativo. Todos los análisis, y comparaciones se describen en cada apartado.

3.3.3.1 Variación estacional

Para describir la dinámica poblacional de las especies de nectarívoros, se tomaron en cuenta tres periodos, seco, húmedo y post-lluvias, que marcan y describen la estacionalidad del área de estudio para ambos sitios. El periodo de secas se distingue claramente por las características típicas del bosque tropical caducifolio, en el cual las plantas pierden por completo su follaje, hay muy poca precipitación, la temperatura aumenta y muchas de las plantas de este tipo de vegetación comienzan a florecer y abarca los meses de febrero-junio; durante el periodo húmedo las plantas comienzan a recuperar su hojas y la precipitación y humedad relativa son altas, comprende el periodo entre junio-septiembre; al final del periodo, aunque la precipitación es muy baja, la humedad relativa se mantiene y las plantas conservan gran parte de su follaje, durante este periodo la temperatura disminuye, generalmente abarca los meses de octubre-enero; a este periodo le denominamos periodo post-lluvias.

3.3.3.2 Estructura poblacional de murciélagos nectarívoros

Todos los datos que se presentan para el análisis poblacional de murciélagos nectarívoros se encuentran ajustados al esfuerzo de captura por mes, calculado como número de individuos por m²/hrs/red.

Abundancia de nectarívoros: Para este análisis se tomaron en cuenta los datos de capturas totales por mes; se les aplicó una ANOVA para saber si existían diferencias estacionales en abundancia (secas-lluvias en Tehuacán, ya que no se capturaron nectarívoros durante el periodo post-lluvias en este sitio y secas-lluvias-post-lluvias en Autlán).

Estructura de edades y proporción de sexos: Se aplicaron ANOVA para ver si existían diferencias entre estaciones en la estructura de edades y proporción de sexos por especie.

Patrones reproductivos: Para evaluar el patrón reproductivo sólo se tomaron en cuenta los datos de individuos adultos, y se graficaron por separado machos y hembras. Se graficó el tamaño promedio de los testículos en machos reproductivos; se aplicó una ANOVA para saber si había diferencias en el tamaño testicular por estaciones.

3.4 Resultados

3.4.1 Descripción de la comunidad de murciélagos

En el valle de Tehuacán, el esfuerzo de captura fue de 25,590 m²/hrs/red y en el valle de Autlán de 4,680 m²/hrs/red. Se registraron en total 25 especies para todo el estudio, 13 especies en el valle de Tehuacán y 11 especies en el valle de Autlán, de las cuales cinco son nectarívoras que pertenecen a la subfamilia Glossophaginae (Cuadro 3.1); para los análisis de dinámica poblacional solo se tomaron en cuenta las tres especies de nectarívoros más abundantes.

Cuadro 3.1 Especies registradas en el área de estudio. En negritas se resaltan las especies de nectarívoros. La *n* indica el número de individuos capturados por especie.

Familia	Especie	Valle de Autlán (n)	Valle de Tehuacán (n)
Mormoopidae	Mormoops megalophylla	492	-
	Pteronotus parnellii	779	-
	Pteronotus davyi	166	-
	Pteronotus personatus	53	-
	Macrotus waterhousii	-	41
	Glossophaga morenoi	-	3
	Glossophaga soricina	120	2
	Glossophaga sp	2	-
	Leptonycteris yerbabuenae	790	74
	Leptonycteris nivalis	-	4
Phyllostomidae	Choeronycteris mexicana	-	64
Phyliostolilidae	Gliphonycteris sylvestris	1	-
	Centurio senex	1	-
	Desmodus rotundus	9	2
	Sturnira lilium	-	8
	Sturnira ludovici	-	13
	Artibeus intermedius	-	7
	Artibeus jamaicensis	-	21
Natalidae	Natalus stramineus	2	-
Vespertilionidae	Myotis californicus	-	11
	Myotis sp.	-	8
	Pipistrellus subflavus	-	7
	Eptesicus fuscus	-	3
	Lasiurus sp.	-	1
	Corynorhinus mexicanus	-	1
	Total		270

3.4.2 Abundancia y variación estacional de las especies de nectarívoros

En total se capturaron 950 murciélagos nectarívoros, 804 en el valle de Autlán y 146 en el valle de Tehuacán; en este último prácticamente no hubo capturas de murciélagos nectarívoros entre los meses de agosto a marzo. Las especies de nectarívoros capturadas fueron Glossophaga morenoi, Glossophaga soricina, Leptonycteris yerbabuenae, Leptonycteris nivalis y Choeronycteris mexicana; para los análisis solo se utilizaron los datos de las tres especies más abundantes: Leptonycteris yerbabuenae para ambos sitios, y Glossophaga soricina para el valle de Autlán y Choeronycteris mexicana para el valle de Tehuacán.

Leptonycteris yerbabuenae fue la especie más abundante en ambos sitios. En el valle de Autlán presenta dos picos de abundancia; se encontraron diferencias significativas en la abundancia por estaciones (ANOVA, $F_{(2,9)}$ = 4.947, P = 0.036, Tukey 0.05) encontrándose mayor número de individuos durante el periodo post-lluvias.

En el valle de Tehuacán, *L. yerbabuenae* solo presentó un pico de abundancia; también presentó diferencias significativas en la abundancia entre estaciones (ANOVA $F_{(1,9)}$ = 6.141, P= 0.021, Tukey 0.05), donde el mayor número de individuos se capturó en la temporada de secas (Figura 3.1).

La población de *Glossophaga soricina* en el valle de Autlán también aumentó a finales del periodo seco y finales del periodo húmedo del año; no hubieron diferencias significativas en la abundancia entre estaciones (ANOVA F $_{(2,9)}$ = 0.077, P = 0.926). En el valle de Tehuacán solo se tiene un registro de *G. soricina* durante el mes de septiembre (Figura 3.1).

Choeronycteris mexicana se capturó únicamente en el valle de Tehuacán, y solo presenta un incremento del número de individuos capturados, que ocurre durante la temporada seca; en el periodo húmedo se capturaron pocos individuos. Esta diferencia fue significativa (ANOVA $F_{(1,9)}=4.947$, P=0.036, Tukey 0.05).

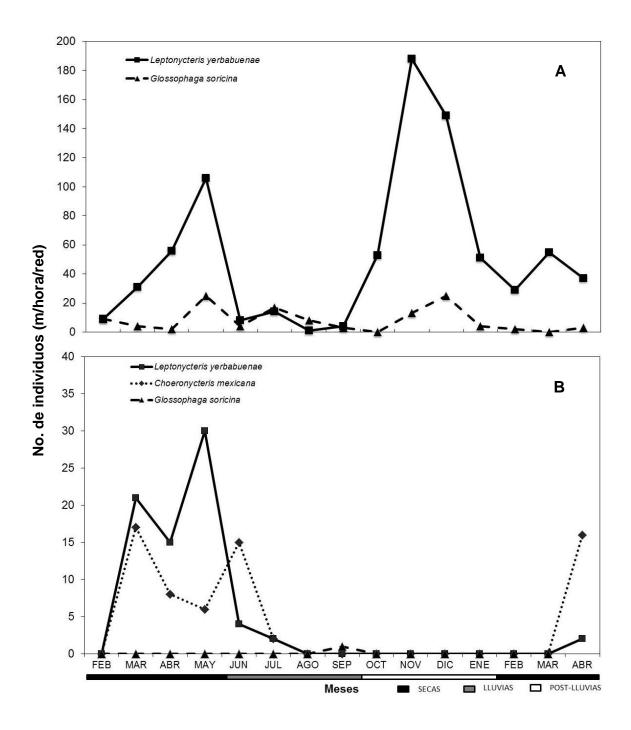


Figura 3.1 Variación estacional de las poblaciones de murciélagos nectarívoros. A) Valle de Autlán, B) Valle de Tehuacán.

3.4.3 Estructura de la población

En general, para ambos sitios las poblaciones de *L. yerbabuenae* estuvieron constituidas principalmente de machos adultos. En el valle de Tehuacán la proporción de sexos fue de 1:0.3 M:H; y en el valle de Autlán fue de 1:0.14 M:H. *C. mexicana* en el valle de Tehuacán presenta una proporción de 1:0.2 M:H dominada por machos adultos. *G. soricina* en el valle de Autlán, presentó una proporción de sexos similar entre machos y hembras 1:0.9 M:H (Figura 3.2).

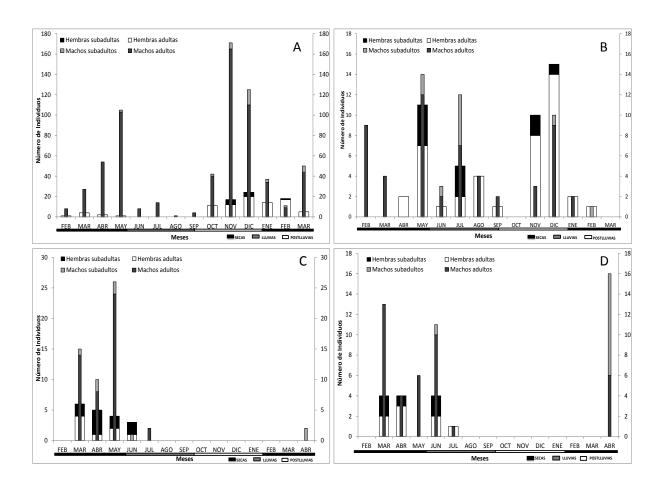


Figura 3.2 Estructura de la población de murciélagos nectarívoros. A) *Leptonycteris* yerbabuenae y B) Glossophaga soricina en el valle de Autlán; C) *Leptonycteris* yerbabuenae y D) Choeronycteris mexicana en el valle de Zapotitlán. Las barras gruesas representan a las hembras y las barras delgadas a los machos.

3.4.4 Patrones reproductivos

En el valle de Autlán se capturaron un total de 708 individuos adultos (621 machos y 87 hembras) de *L. yerbabuenae*, del cual el 62.8% se encontraba en algún estado de actividad reproductiva (hembras preñadas o lactantes, machos con testículos escrotados); de *G. soricina* se capturaron 96 individuos adultos (54 machos y 42 hembras) de los cuales solo el 44.7% se encontraban reproductivos. En el valle de Zapotitlán se capturaron 57 individuos adultos (49 machos y 8 hembras) de *L. yerbabuenae*, de los cuales el 70% presentaron actividad reproductiva. En el caso de *C. mexicana* se capturaron 53 individuos adultos (45 machos y 8 hembras); de los cuales el 69.8% presentaron actividad reproductiva.

En el valle de Autlán, los machos adultos con testículos escrotados de L. yerbabuenae estuvieron presentes durante las tres temporadas; el mayor tamaño testicular se registró en el mes de noviembre (Figura 3.3). El mayor tamaño promedio fue de 48.33 mm 2 ± 1.87. Se encontraron diferencias significativas en la variación estacional del tamaño de los testículos (ANOVA, $F_{(2,294)}$ = 60.642, P<0.001, Tukey 0.05; Figura 3.4), siendo mayor durante el periodo post-lluvias. Aunque se capturaron pocas hembras activas, las hembras preñadas se registraron durante el periodo seco (n=4) y durante el periodo post-lluvias (n=3).

En la población de *G. soricina* en el valle de Autlán, se capturaron machos con testículos escrotados prácticamente todo el año, el mayor tamaño en promedio se registró en el mes de noviembre (Figura 3.3) y aunque se registró un aumento en el tamaño de los testículos durante el periodo post-lluvias (24.43 mm 2 ± 2.72), no existen diferencias significativas en la variación del tamaño entre estaciones (ANOVA, F $_{(2,18)}$ = 0.968, P = 0.402; Figura 3.4).

La mayor parte de las hembras adultas que se capturaron fueron inactivas o en un estado de preñez no detectable por palpación. Las hembras preñadas estuvieron presentes durante todo el año, con su mayor frecuencia a principios del invierno.

En el valle de Zapotitlán, los machos reproductivos de *L. yerbabuenae* se presentaron en mayor abundancia durante mayo, que fue el mes donde se presentó el mayor tamaño promedio en los testículos (Figura 3.3); no se capturaron hembras preñadas, pero si lactantes (n=3)

durante el periodo seco. El mayor tamaño de los testículos (44.79 mm \pm 2.70) se registró durante el periodo seco del año. Se encontraron diferencias significativas en la variación estacional del tamaño de testículos (ANOVA, F $_{(1,31)}$ = 7.596, P =0.01, Tukey 0.05), registrando mayor tamaño en el periodo seco.

La población de *C. mexicana* en el valle de Zapotitlán presentó un solo periodo reproductivo, y no se capturaron hembras preñadas; los machos reproductivos se capturaron en mayor proporción durante el mes de marzo. El mayor tamaño de los testículos se registró en el periodo seco (12.88 \pm 0.621); la variación del tamaño de los testículos entre estaciones fue significativa (ANOVA, $F_{(1,24)}$ = 23.65, P =0.0001, Tukey 0.05; Figura 3.5).

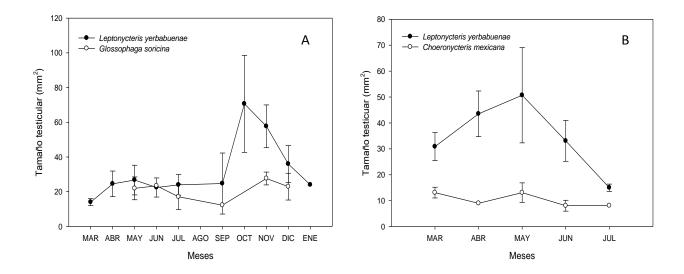


Figura 3.3 Variación mensual del tamaño de los testículos en machos adultos. A) Valle de Autlán y B) Valle de Zapotitlán.

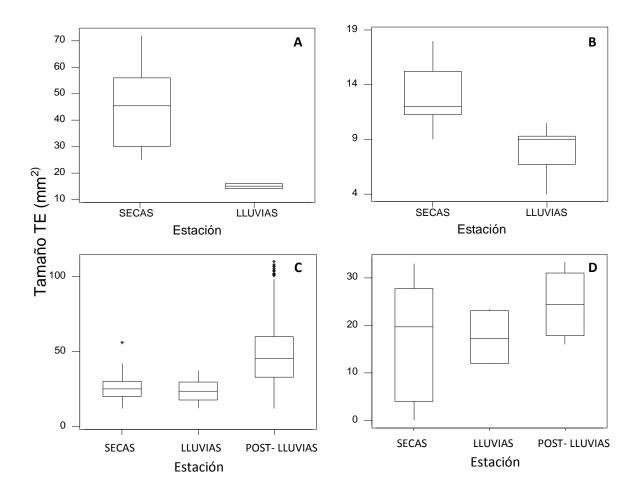


Figura 3.4 Variación estacional del tamaño de los testículos en machos adultos. A) *Leptonycteris yerbabuenae* y B) *Choeronycteris mexicana* en el valle de Zapotitlán y C) *Leptonycteris yerbabuenae* y D) *Glossophaga soricina* en el valle de Autlán. Los asteriscos en el diagrama representan casos extremos.

3.5 Discusión y conclusiones

En el valle de Autlán las dos especies de nectarívoros presentaron dos picos de abundancia en el transcurso del año. La población de *L. yerbabuenae* aumentó considerablemente en noviembre y diciembre durante el periodo post-lluvias, con la llegada de machos y hembras adultos al refugio. La población disminuye a medida que el invierno se termina, durante los meses de abril y mayo se incrementa nuevamente pero en menos proporción; de junio a agosto, con el inicio de las lluvias, la población disminuye considerablemente hasta llegar a cero. La población de *L. yerbabuenae* estuvo compuesta principalmente por machos adultos durante todo el año; las hembras se capturaron principalmente durante el invierno, pero nunca en mayor proporción que los machos. La mayor proporción de machos y hembras reproductivos capturados coincide con el periodo en el que se registraron más individuos (post-lluvias), durante este periodo se registró el mayor tamaño testicular en los machos.

Por su parte, *Glossophaga soricina* se encontró presente durante todo el año y presentó diferencias importantes con respecto a *L. yerbabuenae*. Aunque también fue más abundante durante el invierno, no presentó diferencias significativas en su abundancia con respecto a las otras estaciones del año. La población estuvo dominada por individuos adultos y la proporción de machos y hembras no varió mucho; sin embargo, de febrero a octubre (durante las estaciones seca y lluviosa) se capturaron más machos que hembras, y las hembras fueron más abundantes de noviembre a diciembre (periodo post-lluvias). Las hembras y machos reproductivos también fueron más abundantes en estas dos estaciones, con mayor tamaño testicular promedio durante el periodo post-lluvias.

En contraste, en el valle de Zapotitlán las dos especies de nectarívoros más abundantes, *L. yerbabuenae* y *C. mexicana*, se presentan solo en dos periodos del año. *L. yerbabuenae* es más abundante en marzo y mayo, durante la estación seca y poco abundante durante el periodo de lluvias. *C. mexicana* se capturó en mayor proporción en marzo durante las secas y en junio cuando apenas comienza el periodo de lluvias; para ambas especies la población se encuentra dominada por machos adultos. Cabe destacar que en el periodo cuando estuvieron presentes, estas especies estaban reproductivas, en ambas especies el mayor tamaño testicular se registró durante el periodo seco.

Los estudios que se han realizado para describir la dinámica poblacional de murciélagos nectarívoros involucran generalmente a las especies más abundantes en México, tales como *L. yerbabuenae, L. nivalis* y *G. soricina* (Galindo *et al.*, 2004; Stoner *et al.*, 2003; Ceballos *et al.*, 1997). Galindo *et al.* (2004) estudiaron una población de *L. yerbabuenae* durante dos años, en una cueva localizada en el estado de Puebla, cercana al área de estudio de nuestro proyecto. A diferencia del presente estudio, la población de este sitio es residente, aunque presenta grandes fluctuaciones en su abundancia durante todo el año. El tamaño más grande de la población se registró entre febrero y julio (de 22,000 a 27,000 individuos) con una población similar de machos y hembras, y durante este periodo la proporción de sexos se mantiene similar. En agosto, la población empezó a disminuir y se encontraron casi exclusivamente hembras. Entre septiembre y diciembre, la colonia estuvo compuesta exclusivamente de hembras y de sus crías. La población disminuyó en este periodo hasta una tercera parte del tamaño máximo registrado en el año. En enero, la población empezó a crecer de nuevo con la incorporación de los machos adultos.

En contraste, existen dos estudios en el occidente de México, en la costa del estado de Jalisco, en los que se registra un patrón similar al ocurrido en el valle de Autlán en la población de *L. yerbabuenae*. En Chamela la población varía de 5,000-75,000 individuos, siendo más abundantes de septiembre a noviembre, en diciembre la población decrece considerablemente, y está constituida casi exclusivamente de machos de marzo a septiembre (Ceballos *et al.*, 1997). En otro estudio realizado en la misma zona, la población aumentó considerablemente durante los meses de octubre a diciembre, cuando alcanza su máxima abundancia, y comienza a decrecer de enero hasta agosto, cuando disminuye considerablemente y en septiembre comienza a incrementarse drásticamente. Esta población mostró diferencias marcadas en la proporción de sexos, encontrando significativamente más machos que hembras en la población, se capturaron hembras preñadas de septiembre a diciembre, de febrero a marzo y en julio; las hembras lactantes estuvieron presentes de enero a marzo; los machos reproductivos (mayor tamaño de testículos escrotados) se registraron de septiembre a enero y de mayo a junio (Stoner *et al.*, 2003)

Además, Stoner (2002) realizó un estudio con murciélagos frugívoros y nectarívoros en la región de Chamela, en el que documentó la variación estacional de *G. soricina*. Esta especie fue capturada durante todo el año pero su abundancia varió significativamente, siendo más abundantes en la estación lluviosa (junio- octubre). Se capturaron significativamente más hembras que machos durante todo el año. Además, la variación estacional en la proporción de sexos también fue significativa, encontrando más hembras que machos durante la estación lluviosa y el periodo post-lluvias, mientras que se registraron más machos que hembras durante la época seca. Es muy probable que, aunque *Glossophaga soricina* es una especie residente, las diferencias entre este estudio y el de Stoner (2002), ubicados en un área geográfica reducida, indiquen que esta especie realiza movimientos locales, posiblemente relacionados con la disponibilidad de recursos y la reproducción. Es probable que *Glossophaga soricina* en el valle de Autlán muestre un patrón similar al de *L. yerbabuenae* en cuanto a su alimentación; la especie se presenta con mayor abundancia durante el invierno.

La drástica variación en la abundancia de L. yerbabuenae, tanto en el valle de Autlán como en el valle de Tehuacán, así como la de C. mexicana en el valle de Tehuacán, puede deberse a dos elementos complementarios que interactúan entre sí: la migración y la variación estacional en la disponibilidad de recursos alimenticios. Recientemente, evidencias genéticas de las poblaciones mencionan que en México solo existen dos poblaciones de L. yerbabuenae, una al sur-centro de México y otra a lo largo de la costa del Pacifico, desde el norte de México hasta Jalisco (Morales-Garza et al., 2007). Las poblaciones de L. yerbabuenae en el centro del país se consideran residentes a latitudes menores de 21° N (Rojas Martínez et al., 1999). Adicionalmente, otros estudios han reportado que en el valle de Tehuacán es una población residente (Galindo et al., 2004; Rojas-Martínez et al., 1999); sin embargo, en este estudio solo se colectó durante una estación del año, por lo que es probable que esta especie realice movimientos locales estacionales. Si bien el proceso migratorio de algunas especies no es bien comprendido aún, en el caso de L. yerbabuenae parece que las hembras pertenecen a dos poblaciones, una residente en el centro de México y otra migratoria latitudinal entre el occidente y el norte de México (Koopman, 1981; Cockrum, 1991; Fleming et al., 1993; Wilkinson y Fleming, 1996; Rojas Martínez et al., 1999); en el caso de los machos es claro que hay fuertes movimientos estacionales, pero aún falta información de los patrones migratorios en machos.

Los cambios en la abundancia de los nectarívoros y su coincidencia con el consumo de algunas familias de plantas durante esos periodos, sugiere que la presencia de los murciélagos en ambas áreas de estudio está relacionada con la variación estacional en la disponibilidad de recursos ofrecidos por las especies que consumen (ver capítulos 4 y 5 de este trabajo). En varios estudios se menciona que las especies de murciélagos nectarívoros presentan cambios en su abundancia relacionados con la disponibilidad de recursos (Ceballos *et al.*, 1997; Fleming, 1988; Rojas Martínez *et al.*, 1999; Fleming y Nassar, 2002; Valiente-Banuet, 2002; Stoner, 2002; Stoner *et al.*, 2003). Varios autores han señalado que a finales de las secas e inicio de las lluvias *L. yerbabuenae* lleva a cabo movimientos migratorios hacia el norte de México y suroeste de Estados Unidos y que parecen coincidir con la disponibilidad de recursos y tener un fuerte componente en la dinámica reproductiva (Cockrum, 1991; Fleming *et al.*, 1993; Wilkinson y Fleming, 1996; Ceballos *et al.*, 1997; Rojas-Martínez *et al.*, 1999; Fleming y Eby, 2003; Galindo *et al.*, 2004).

En este estudio los resultados demuestran que las poblaciones de L. yerbabuenae y C. mexicana en el valle de Tehuacán presentan fluctuaciones estacionales en su abundancia y dinámica poblacional, capturándose únicamente en el periodo comprendido entre los meses de febrero a julio, que coincide principalmente con la floración de las familias Cactaceae y Agavaceae. En el valle de Autlán, L. yerbabuenae se capturó durante casi todo el año; sin embargo, sus poblaciones disminuyeron drásticamente durante el inicio de la temporada de lluvias, periodo que abarca desde finales del mes de junio hasta agosto. G. soricina, por el contrario, es una especie residente. La variación estacional de la dinámica poblacional de nectarívoros en el valle de Autlán, probablemente está relacionada principalmente con la floración de especies de las familias Cactaceae durante el periodo seco y especies de las familias Convolvulaceae, Bombacaceae y Agavaceae, reportadas como importantes en la dieta de estas especies. Ambas poblaciones realizan movimientos locales o migratorios para complementar su dieta y en busca de áreas para el apareamiento. En el valle de Autlán, el incremento de machos reproductivos durante el invierno indica que esta zona provee de suficientes recursos para que una gran cantidad de individuos puedan desarrollar estas actividades.

CAPÍTULO 4. DESCRIPCIÓN Y VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA DIETA DE MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS EN CENTRO Y OCCIDENTE DE MÉXICO

4.1 Introducción

Los murciélagos nectarívoros se alimentan principalmente de polen y néctar (Howell y Hodgkin, 1976); sin embargo, también se tiene documentado que complementan su dieta con insectos y frutos (Gardner, 1977; Heithaus, 1982; Arita y Santos del Prado, 1999). La cantidad y la variación en el consumo de los diferentes grupos de alimentos, depende en medida de su grado de especialización y de la disponibilidad de los recursos alimenticios a lo largo del tiempo (Heithaus, 1982; Solmsen, 1998; Sosa, 1991; Sosa y Soriano, 1993).

En ecosistemas secos, muchas especies de plantas dependen total o parcialmente de los murciélagos para su polinización. Aproximadamente 800 especies de plantas en la región Neotropical dependen de ellos para su polinización (von Helversen, 1993). Una de las ventajas que tienen las plantas al ser polinizadas por murciélagos, es que la gran movilidad de éstos animales les ofrece la posibilidad de que su polen sea transportado entre plantas ubicadas a distancias considerables; así, por ejemplo, la búsqueda de alimento por *Leptonycteris curasoae* incluye vuelos largos de hasta 30 km entre refugios diurnos y áreas de alimentación (Fleming y Nassar, 2002).

Muchas plantas que dependen de los murciélagos para su polinización han desarrollado también características florales para atraerlos. Generalmente son flores grandes, de colores claros y olores fuertes, tienen antesis nocturna, producen gran cantidad de néctar y de polen, están expuestas fuera del follaje de la planta y la consistencia de sus estructuras es bastante resistente (Faegri y Van der Pijil, 1971; Grant y Grant, 1979; Morton, 1989). Estas flores son receptivas sexualmente durante la noche, por lo que principalmente los murciélagos y otros animales nocturnos (palomillas, escarabajos, etc.) son capaces de polinizarlas. En el estado de Jalisco se ha establecido que de entre todos los visitantes de las flores de *Stenocereus queretaroensis*, una especie de cactus columnar endémica a México, el murciélago *Leptonycteris yerbabuenae* aporta la polinización más alta y eficaz (Ibarra-Cerdeña *et al.*,

2005). La interacción de polinización planta-murciélago es una relación de beneficio mutuo, ya que mientras que el murciélago obtiene alimento, las plantas adquieren un vector para mover su polen (Morton, 1989); sin embargo, también es necesario apuntar que las presiones de selección que han llevado a estas interacciones operan de manera independiente para cada uno de los interactuantes, cada uno de ellos "buscando" maximizar su adecuación (Fleming, 1988).

Como se explicó previamente en el Capítulo 1, se tiene documentado el consumo regular de insectos y frutos en la dieta de murciélagos nectarívoros (Gardner, 1977; Valiente-Banuet, 2002), y generalmente esto varía por especie y con respecto al lugar donde se encuentre. Por ejemplo, se ha establecido que *Anoura geofroy* complementa su dieta con frutos (Sazima, 1976; Gardner, 1977; Zortéa, 2003); sin embargo, Caballero-Martínez *et al.* (2009) en México y Muchala y Jarrín (2002) en Ecuador, reportan que esta especie complementa su dieta solo con insectos y que no incluye frutos en ella en esas regiones. Para *L. yerbabuenae* se tiene reportado el consumo de frutos y dispersión de semillas de 21 especies de cactáceas en la región del centro de México (Rojas y Salinas, 2002).

4.1.1 Análisis de dieta en nectarívoros

Los métodos que tradicionalmente se usan para el estudio de la dieta de los murciélagos nectarívoros son el examen visual del contenido de excretas, la revisión de contenidos estomacales, y la identificación del polen colectado del pelaje. Estos análisis son útiles para la identificación de los tipos de alimento consumidos, principalmente para la identificación de polen, semillas y restos de insectos (Thomas, 1988). La identificación de los restos de insectos resulta ser difícil en ocasiones, debido a que los murciélagos generalmente consumen sus partes blandas y desechan las partes externas duras, que son las que resultan útiles para su identificación (Ayala y Alessandro, 1973). De la misma forma, es muy complicado identificar los restos de frutos masticados o la pulpa si no se encuentran semillas asociadas (Gardner, 1977). Asimismo, la presencia de polen en el pelo de los murciélagos puede estar determinada por las características morfológicas de las plantas de las que se alimentan, de tal manera que se deben colectar granos de polen de diferentes partes del cuerpo (Howell, 1977; Thomas, 1988).

4.1.2 Variación estacional de la dieta de nectarívoros

La dieta de algunas especies de murciélagos nectarívoros está relacionada con la disponibilidad de recursos alimentarios. Generalmente, la mayoría de las plantas visitadas por nectarívoros en México florecen durante la primavera y principios de verano, mientras que un menor número de especies que han sido reportadas en la dieta de especies de murciélagos nectarívoros, presentan picos de floración durante el periodo de otoño – invierno (Fleming, 1995).

La pérdida de algunas especies de murciélagos nectarívoros podría tener un impacto en especies agrícolas importantes, así como en comunidades naturales de plantas (Allen-Wardell et al., 1998). Muchas especies silvestres emparentadas con plantas valiosas económicamente dependen de los murciélagos para su sobrevivencia (Tuttle, 1997). Por ende, los murciélagos contribuyen a mantener la diversidad genética que podría ser importante para el mejoramiento de las variedades cultivadas; tal es el caso de las especies de la familia Agavaceae (Valiente-Banuet, 2002; González, 2005). Los pobladores de la Sierra de Manantlán y su región de influencia hacen uso de plantas que son polinizadas por murciélagos nectarívoros, como Agave maximilana (mezcal y lechuguilla), Ceiba pentandra (maderable, leña) y Stenocereus queretaroensis (frutos, cercas vivas) (Iñiguez-Dávalos, 1987; Vázquez et al., 1995).

Conocer la dieta de un organismo es esencial para entender su ecología y comportamiento. Además nos permite generar estrategias adecuadas para su conservación. Los murciélagos nectarívoros considerados como especialistas de recursos al alimentarse casi exclusivamente de néctar, podrían ser más susceptibles a cambios en la distribución de las especies de las que se alimentan.

Este trabajo pretende contribuir al conocimiento de la dieta de las especies de murciélagos nectarívoros con diferente grado de especialización; tomando en cuenta que las tres especies estudiadas en el capítulo anterior presentan diferente grado de especialización en el consumo de néctar y otras fuentes (frutos, e insectos) que incluyen en su dieta, así como la cantidad de especies que se han registrado como consumidas por estas especies por otros trabajos. *Glossophaga soricina* presenta hábitos generalistas en diferentes regiones (Fleming

et al., 1972; Heithaus et al., 1975). Rivas-Pava et al. (1996) observaron que esta especie en Colombia prefiere consumir frutos como recurso principal y polen e insectos en menor grado. Leptonycteris yerbabuenae y Choeronycteris mexicana se consideran dependientes del consumo de recursos florales (Valiente-Banuet, 2002); son considerados como especialistas en el consumo de néctar e incluso se reportan como especialistas en el consumo de Cactáceas y Agavaceas principalmente (Álvarez y González-Quintero, 1970, Valiente-Banuet et al. 1996, 1997, Casas et al. 1999; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Silva-Montellano y Eguiarte, 2002; Rocha et al., 2005)

4.2 Hipótesis

- Es conocido que los murciélagos nectarívoros hacen un mayor uso del polen como fuente de alimento que las especies frugívoras e insectívoras. Sin embargo, dentro del grupo de murciélagos nectarívoros algunas especies menos especializadas harán un mayor uso de los insectos que especies nectarívoras especializadas. Por lo tanto con este estudio se probarán la siguientes hipótesis:
- Los murciélagos nectarívoros especialistas consumen néctar/polen en mayor grado que los murciélagos nectarívoros generalistas, que pueden incluir más frutos e insectos en su dieta como recurso principal.
- Los murciélagos nectarívoros especialistas consumen menos especies de plantas que los murciélagos nectarívoros generalistas.

4.3 Objetivos

Objetivo general

Describir los recursos utilizados por murciélagos nectarívoros en su dieta, así como conocer la variación estacional y preferencia por su consumo.

Objetivos particulares

- 1. Describir taxonómicamente el contenido alimenticio presente en pelo y excretas de las poblaciones de *Leptonycteris yerbabuenae*, *Glossophaga soricina* y *Choeronycteris mexicana* en el centro y occidente de México.
- 2. Describir la variación estacional del consumo de las especies de mayor importancia en la dieta de las poblaciones de murciélagos nectarívoros.
- 3. Comparar los recursos alimenticios utilizados por las tres especies de murciélagos, y relacionar su importancia en la dieta con el grado de especialización.

4.4 Método

4.4.1 Toma de muestras para el análisis de dieta

Se colectaron granos de polen del pelo de los murciélagos con gelatina de fenol teñida con fucsina básica (Beattie, 1971), de la cual se cortan pequeños cubitos (5 x 5 x 5 mm) de esta que se frotaron en el rostro y el pelaje donde usualmente se encuentra el polen en el murciélago; para fijarla se colocó en un portaobjetos, se calentó con una lámpara de alcohol o un encendedor y se le colocó un cubreobjetos. Esta técnica es particularmente útil para preservar el polen en campo, debido a que generalmente la cantidad de granos de polen que se colecta es pequeña. Se colectaron también muestras fecales, que se colocaron en bolsas de papel encerado para conservarlas. Las muestras de polen y excretas se tomaron en el momento de captura para evitar su contaminación (Korschgen, 1987; Donald, 1988) y posteriormente fueron examinadas en el laboratorio. Para la identificación de los granos de polen se colectaron muestras de especies de plantas presentes en la zona de estudio, y se hizo una colección de referencia, la cual se complementó con polen de especímenes depositados en colecciones científicas que se encuentran registradas para las zonas de estudio.

4.4.2 Identificación de granos de polen

La identificación de las muestras de granos, que fueron fijados y teñidos con fucsina en campo, se realizó mediante la observaron directa al microscopio óptico. Las muestras fueron procesadas en el Laboratorio de Biología y Usos Múltiples del Centro Universitario de la Costa Sur y en el Laboratorio de Palinología del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara (IBUG). Las muestras de las excretas fueron tratadas con una solución de KOH al 10%; posteriormente se sometieron a la técnica de acetólisis de Erdtman (1943) y se montaron en gelatina glicerinada. Las observaciones, mediciones y fotografías se realizaron en un microscopio Carl Zeiss Standard K7 con un objetivo de 100x y un micrómetro de ocular; además, para la revisión de ciertos detalles se utilizó un monitor de 14 pulgadas adaptado al microscopio con una cámara de circuito cerrado para TV (4500x). La identificación de granos de polen se hizo por comparación con polen de las plantas de la localidad, de las colecciones científicas y con base en descripciones e ilustraciones en diversas publicaciones.

4.4.3 Análisis visual de contenidos alimenticios en heces

El análisis de las muestras fecales se realizó colocando cada muestra en una caja de Petri y se revisó en el microscopio esteroscópico y óptico para identificar los contenidos y registrar los valores porcentuales de cada tipo de alimento. La valoración se hizo de acuerdo a los criterios tomados por Whitaker (1988), mediante una valoración visual de área ocupada por estos. Los contenidos ya separados se depositaron en tubos eppendorf rotulados y se identificaron taxonómicamente hasta familia y cuando fue posible género o especie.

4.4.4 Análisis estadísticos

4.4.4.1 Hábitos alimentarios de los murciélagos nectarívoros

Se obtuvo un listado de los recursos utilizados por las especies de nectarívoros; se comparó el consumo estacional del número total de familias y especies de plantas consumidas y se les aplicó una prueba de ANOVA para determinar si existían diferencias significativas en el consumo mensual y estacional de estos recursos. Así mismo, se describió el consumo por

familia y especie, obteniendo las frecuencias de presencia/ausencia por mes y por estación. Se evaluó si el sentido de las diferencias apuntadas soporta o no las hipótesis propuestas.

4.5 Resultados

Se analizaron en total 230 muestras de polen colectadas del pelo de los murciélagos, 154 de *Leptonycteris yerbabuenae*, 52 de *Glossophaga soricina* y 24 de *Choeronycteris mexicana*. En total se encontraron 98 especies de plantas de las cuales se identificaron 48 hasta especie, 25 hasta género, 16 sólo hasta familia y 9 morfotipos no pudieron ser identificados. Se analizaron en total 156 muestras de heces para el análisis visual de contenidos, 115 fueron de *L. yerbabuenae*, 25 de *C. mexicana* y 16 de *G. soricina*. Se identificaron tres tipos de contenidos, dos de origen vegetal, polen y frutos (semillas y pulpa) y uno de origen animal, partes de insectos.

4.5.1 Análisis polínico del contenido en pelo de murciélagos nectarívoros

En las muestras de pelo de *L. yerbabuenae* se identificaron 87 especies de plantas, de las cuales 72 fueron de las muestras tomadas en el valle de Autlán y 15 especies en las muestras del valle de Tehuacán. Se identificaron 46 especies en las muestras de *G. soricina* en el valle de Autlán y 14 especies en las muestras de *C. mexicana* del valle de Tehuacán.

Las especies de plantas que se presentaron con mayor frecuencia en las muestras de L. yerbabuenae en el valle de Autlán fueron Ipomoea arborescens, Operculina pteripes, Pseudobombax ellipticum, Stenocereus queretaroensis, Ipomoea dumosa, Ceiba acuminata y Pachycereus pecten-aboriginum. En el valle de Tehuacán, las especies más frecuentemente encontradas fueron Myrtillocactus geometrizans, Pachycereus hollianus y Agave marmorata. Las especies que se encontraron con mayor frecuencia en las muestras de G. soricina en el valle de Autlán fueron Ipomoea arborescens, Agave angustifolia, Ipomoea bracteata, I. dumosa, I. orizabensis, Stenocereus queretaroensis y Pachycereus pecten-aboriginum. En las muestras de C. mexicana en el valle de Tehuacán las especies más frecuentes fueron, M. geometrizans, P. hollianus y A. marmorata (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1 Listado de familias y especies encontradas en las muestras de pelo de las tres especies de murciélagos nectarívoros. "n" indica el número de muestras analizadas para cada especie. Los números en las celdas indican el número de muestras en las que se presentó cada especie. Los asteriscos representan el sitio de colecta de la muestra: *Valle de Autlán, **Valle de Tehuacán, *** Ambos sitios. El tipo de muestra en donde se identificó la especie se indica con E para excretas y P pelo.

		L. yerbabuenae	G. soricina	C. mexicana
FAMIILIA	ESPECIE	n=154	n=52	n=24
ACANTHACEAE	Aphelandra sp	1 * _E		
	Ruellia spisa	1 * _P		
	Agave angustifolia	7 * _{P,E}	15 * _{P,E}	
	Agave colimana	2 * _{P,E}	3 * _{P,E}	
	Agave macroacantha	3 ** _{P,E}		
	Agave marmorata	17 ** _{P,E}		5 ** _{P,E}
AGAVACEAE	Agave maximiliana	3 * _{P,E}	3 * _{P,E}	
110.171.1021.12	Agave sp 1	1 ** _P		4 ** _{P,E}
	Agave sp2	2 ** _{P,E}		1 ** _{P,E}
	Agave sp3	P,E		1 ** _{P,E}
	Agave vilmoriliana	2 * _{P,E}	4 * _{P,E}	
AMARANTHACEAE	Celosia sp		1 * _{P,E}	
ANACARDIACEAE	Anacardiaceae 1	1 * _E		
BETULACEAE	Alnus sp	2 * _E	1 * _P	
BIGNONACEAE	Cresentia allata	1 * E		
	Bombacaceae 1	1 ** _{P,E}		1 ** P
	Ceiba acuminata	16 * _E	4 * _{P,E}	
	Ceiba aesculifolia	11 * _{P,E}	4 * E	
BOMBACACEAE	Ceiba pentandra	8 * _{P,E}	6 * _{P,E}	
	Ceiba sp			1 ** _{P,E}
	Pseudobombax ellipticum	33 * _{P,E}	1 * P	
	Pseudobombax palmeri	9 * _{P,E}		
BORAGINACEAE	Cordia allidora	4 * _{P,E}	3 * _{P,E}	
	Cactaceae 1	11 * _{P,E}	2 * _P	
	Cactaceae 2	1 ** _P		
	Cactaceae 3	2 ** _{P,E}		3 ** _P
	Cactaceae 4	2 ** _P		4 ** P
	Cactaceae 5	2 ** _P		4 ** P
	Cactaceae 6	2 ** _{P,E}		
CACTACEAE	Cephalocereus chrysacanthus	1 ** _{P,E}		
	Myrtillocactus geometrizans	48 ** _{P,E}		15 ** _{P,E}
	Pachycereus hollianus	23 ** _{P,E}		8 ** _{P,E}
	Pachycereus pecten-aboriginum	15 * _{P,E}	8 * _{P,E}	
	Polaskia chichipe			1 ** P
	Stenocereus queretaroensis	23 * _{P,E}	9 * _{P,E}	
	Stenocereus stellatus			2 ** P
CAESALPINACEAE	Tamarindus indica	1 * _E		
CAPPARIDACEAE	Cleome sp	1 * _P		
COMBRETACEAE	Combretum fruticosum	1 * E		
	Compositae 1	7 * _{P,E}	1 * _E	
COMPOSITAE	Compositae 2		5 * _{P,E}	
	Compositae 3		1 * E	

(Continuación) Cuadro 4.1 Listado de familias y especies encontradas en las muestras de pelo de las tres especies de murciélagos nectarívoros. "n" indica el número de muestras analizadas para cada especie. Los números en las celdas indican el número de muestras en las que se presentó cada especie. Los asteriscos representan el sitio de colecta de la muestra: *Valle de Autlán, **Valle de Tehuacán, *** Ambos sitios. El tipo de muestra en donde se identificó la especie se indica con E para excretas y P pelo.

FAMIILIA	ESPECIE	L. yerbabuenae n=154	G. soricina n=52	C. mexicana n=24
	Ipomoea alba	5 * E	2 * P	
	Ipomoea arborescens	74 * _{P.E}	40 * _{P,E}	
	Ipomoea bracteata	9 * _{P,E}	14 * _{P,E}	
	Ipomoea dumosa	23 * _{P,E}	11 * _{P,E}	
	Ipomoea neei	2 * E	1 * _{P,E}	
CONVOLVULACEAE	Ipomoea orizabensis	14 * _{P,E}	10 * _{P,E}	
	Ipomoea santillanii	4 * _{P,E}	4 * _{P,E}	
	Jatropha platyphylla	3 * E		
	Merremia umbellata	1 * _P		
	Operculina pinnatificada	9 * _{P,E}	1 * _P	
	Operculina pteripes	48 * _{P,E}	4 * _{P,E}	
CRUCIFERAE	Brassica sp	1 * E		
CUCURBITACEAE	Cucurbita foetidisima	1 * E	2 * E	
CUCURBITACEAE	Cucurbita sp	3 * E		
HAMAMELIDACEAE	Matudea sp	1 * P		
LABIATAE	Salvia sp	1 * E		
	Acacia sp		1 * _E	
	Bahuinia pauletia	5 * _{P,E}		
	Caliandra sp	1 * E		
	Calliandra anomala	3 * E	1 * _E	
	Calliandra grandiflora	1 * E	2 * E	
	Calliandra palmeri	1 * _P	1 * _E	
	Crotalaria sp	1 * _E		
	Enterolobium cyclocarpum	4 * E		
LEGUMINOSA	Inga hintoni	1 * _E		
	Inga semialata	3 * _{P,E}		
	Inga sp	7 * _{P,E}		
	Leguminosa 1	1 * E		
	Leguminosa 2		1 * E	
	Leguminosa 3		1 * E	
	Leguminosa 4	1 ** E		
	Momordica charantia	1 * _E		
	Pithecellobium lanceolatum	2 * E	1 * E	
MALVACEAE	Sida glabra		1 * _E	
MORACEAE	Ficus insípida	5 * _E	3 * _E	
MORACEAE	Ficus sp	1 * E		
MYRTHACEAE	Eucaliptus sp	1 * _E	1 * _P	
OLEACEAE	Fraxinus sp		1 * _E	
PINACEAE	Pinus sp	4 * _{P,E}	6 * _{P,E}	1 ** _P
POLEMONIACEAE	Loeselia sp	1 * E		

(Continuación) Cuadro 4.1 Listado de familias y especies encontradas en las muestras de pelo de las tres especies de murciélagos nectarívoros. "n" indica el número de muestras analizadas para cada especie. Los números en las celdas indican el número de muestras en las que se presentó cada especie. Los asteriscos representan el sitio de colecta de la muestra: *Valle de Autlán, **Valle de Tehuacán, *** Ambos sitios. El tipo de muestra en donde se identificó la especie se indica con E para excretas y P pelo.

FAMIILIA	ESPECIE	L. yerbabuenae n=154	G. soricina n=52	C. mexicana n=24
RUBIACEAE	Boubardia sp.	1 * E		
RUBIACEAE	Rubiaceae 1	1 * _E		
SAPINDACEAE	Touinea serrata		1 * E	
SOLANACEAE	Datura stramonium		3 * P	
SOLANACEAE	Solanum sp.	2 * E	1 * _E	
VITACEAE	Cissus sp	1 * E		
	Cheno-am	2 * _E	3 * _{P,E}	
	Morfotipo 1	1 * _E	2 * _E	
	Morfotipo 2	2 * _{P,E}		
	Morfotipo 3	1 * _E	2 * _{P,E}	
NO	Morfotipo 4	3 * _E		
IDENTIFICADA	Morfotipo 5	1 * _E		
	Morfotipo 6	1 * _E		
	Morfotipo 7	1 * _E		
	Morfotipo 8	1 * _E		
	Morfotipo 9	1 * _P	1 * _P	

4.5.2 Análisis de contenido alimenticio en heces de murciélagos nectarívoros

En los dos sitios el consumo de polen fue el que se presentó en mayor porcentaje, seguido del consumo de frutos y por último los insectos. El consumo de polen fue mayor en Tehuacán que en Autlán y el consumo de frutos e insectos fue mayor en Autlán que en Tehuacán (Figura 4.1) Se analizaron en total 115 muestras de excretas de *Leptonycteris yerbabuenae*. En las muestras del valle de Autlán (n=48), se encontró que el contenido más consumido en promedio fue el polen (70.63%), seguido del consumo de insectos (16.04%) y por último frutos (pulpa/semillas) (13.33%). Estas diferencias fueron significativas (ANOVA F $_{(2.191)}$ = 86.03, P<0.001, Tukey 0.05). En las muestras del valle de Tehuacán (n=67), el contenido que se presentó con mayor frecuencia fue el polen (84.48%), seguido de pulpa de frutos (10.15%) e insectos (5.37%); esta diferencia también fue significativa (ANOVA F_(2,267) = 304.24, P<0.001, Tukey 0.05, Figura 4.2).

En las muestras de *G. soricina* (n = 16) el contenido más frecuente fue polen (56.3%), después frutos (25.6%) y por último el consumo de insectos (18.1%), encontrando diferencias significativas (ANOVA $F_{(2,63)}$ = 5.33, P=0.003 Tukey 0.05). En las muestras de *C. mexicana* (n= 25), la mayor frecuencia en los contenidos fue el polen (74.6%), después los frutos (17.2%), y por último los insectos (8.2%); se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{(2,99)}$ = 47.20, P<0.001; Tukey 0.05). Para todos los casos las tres especies consumieron en mayor porcentaje polen como principal recurso (Cuadro 4.2).

El consumo de frutos (pulpa y semillas) para *L. yerbabuenae* en el valle de Autlán ocurrió durante todo el año; sin embargo, las semillas de los frutos encontrados corresponden exclusivamente a *Stenocerus queretaroensis*, el cual solo presenta frutos durante el periodo seco (mayo-junio). En *G. soricina* se registraron semillas únicamente de *Ficus insipida*. En el valle de Tehuacán, en las muestras de *L. yerbabuenae* se encontraron exclusivamente semillas de *Myrtillocactus geometrizans*. En *C. mexicana* se registraron semillas, principalmente de *Myrtillocactus geometrizans* y solo en una muestra se presentaron semillas de otra especie de cactácea no identificada.

En el valle de Autlán la mayor ocurrencia de insectos en las heces de *L. yerbabuenae* ocurrió en octubre (36.54% de las muestras); mientras que en el valle de Tehuacán ocurrió en julio (15%). En *G. soricina* el mayor consumo de insectos ocurrió en el mes de septiembre (90%). En el caso de *C. mexicana*, el mayor porcentaje de insectos ocurrió en junio (19.3%; Cuadro 4.2). En general para los dos sitios, los restos de insectos no se pudieron identificar hasta especie; sin embargo, pudimos determinar que algunos restos pertenecen a los órdenes Coleoptera y Lepidoptera; sin embargo, no se pudo cuantificar el porcentaje en que se presentaban en cada muestra.

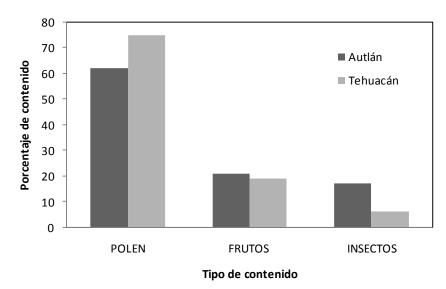


Figura 4.1 Porcentaje del consumo por tipo de contenido en el valle de Autlán y Tehuacán.

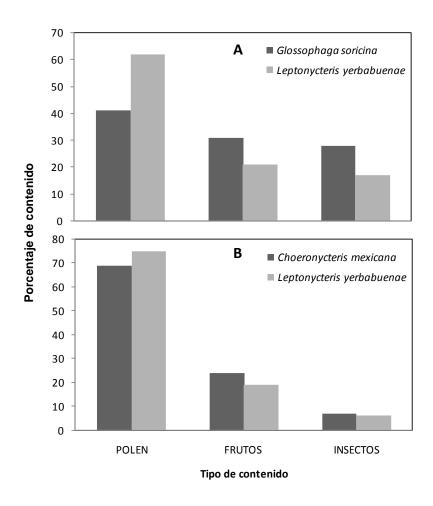


Figura 4.2 Porcentaje de los diferentes tipos de contenidos por especie. A. valle de Autlán B. valle de Tehuacán.

Cuadro 4.2 Porcentaje promedio mensual de contenidos alimenticios encontrados en las muestras de *Leptonycteris yerbabuenae*, *Glossophaga soricina* y *Choeronycteris mexicana*.

		.,		TII	POS DE C	ONTENII	00	
SITIO	Mes	# MUESTRAS	% FRU	TOS	% INSE	ECTOS	% POI	LEN
		MUESTRAS	Media	± ES	Media	± ES	Media	± ES
		Lep	tonycteris	yerbabu	enae			
	MAR	1	0	0	0	0	100	0
AUTLÁN	MAY	3	0	0	16.7	16.7	83.3	16.7
	JUN	4	55	20.6	17.5	10.3	27.5	24.3
	JUL	1	90	0	10	0	0	0
	SEP	2	20	20	12	12.5	68	32.5
	OCT	3	21.76	4.1	36.54	12	41.7	16.4
	NOV	6	0	0	11.67	5.43	88.33	5.43
	DIC	17	7.94	4.22	12.6	3.4	79.46	5.51
	ENE	2	0	0	20	20	80	20
	FEB	3	0	0	16.7	12	83.3	16.7
	MAR	1	50	0	30	0	20	0
	ABR	5	8	5.83	22	12	70	16.4
PROMED	IO	N= 48	13.33	3.6	16.04	2.59	70.63	4.78
	MAR	17	11.76	6.14	2.06	0.964	86.18	6.35
	ABR	15	1.67	0.79	4	2.62	94.33	2.71
TEHUACÁN	MAY	29	9.83	4.33	8.1	3.54	82.07	5.61
	JUN	4	15	6.45	0	0	85	6.45
PD 01 (ED	JUL	2	55	25	15	5	30	20
PROMED	Ю	N= 67	10.15	2.72	5.37	1.7	84.48	3.26
		G	Glossophag	a soricii	па			
	MAY	4	25	21.8	25	21.8	50	28.9
TEHUACÁN PROMED AUTLÁN PROMED	JUL	2	100	0	0	0	0	0
	AGO	1	80	0	10	0	10	0
AUTLÁN	SEP	1	0	0	90	0	10	0
	NOV	6	3.33	3.33	3.33	2.47	93.34	5.73
	DIC	1	0	0	0	0	100	0
JUL 2 55 25 15 5 3	20	0						
PROMED	Ю	N=16	25.6	10.1	18.1	8.24	56.3	11.8
		8					96.25	1.25
							88.34	9.8
ZAPOTITLÁN	MAY	3	20	20	3.3	3.3	76.7	23.3
	JUN	7	35.7	15.4	19.3	10.4	45	13.1
	JUL	1	70	0	10	0	20	0
PROMED	IO	N=25	17.2	6.12	8.2	3.17	74.6	6.77

4.5.3 Variación estacional de la dieta en murciélagos nectarívoros

Los meses en los que se registraron mayor número de especies de plantas (tanto en polen como en frutos) para *L. yerbabuenae* fueron diciembre en el valle de Autlán y junio en el valle de Tehuacán. En *G. soricina* se registraron más familias y especies de plantas en noviembre. En *C. mexicana* el mayor consumo de especies de plantas se registró en junio (Figura 4.3).

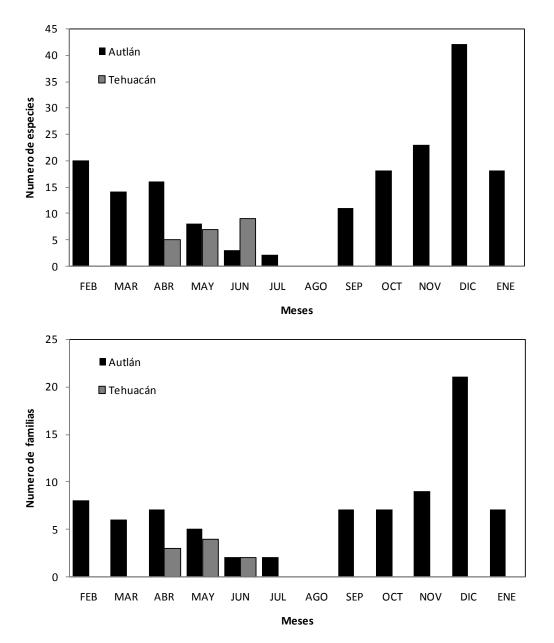


Figura 4.3. Variación mensual en el número de especies y familias de plantas registradas en muestras tomadas del pelo y excretas de murciélagos nectarívoros.

En las muestras de polen del pelo de *G. soricina* se registraron 19 especies de plantas pertenecientes a 12 familias, principalmente de flores de Cactáceas, Bombacáceas y Convolvuláceas en el transcurso de la estación seca; en la temporada de lluvias solo se registraron tres especies correspondientes a tres familias. Al principio de la temporada lluviosa consume Cactáceas y Moráceas y al final de la misma Convolvuláceas, y durante el final de la temporada húmeda encontramos 32 especies de plantas pertenecientes a 13 familias, principalmente Convolvuláceas y Agaváceas (Cuadro 4.3).

En el valle de Autlán *L. yerbabuenae* incluye en su dieta flores de al menos 30 especies de plantas pertenecientes a 12 familias, principalmente Bombacáceas, Cactáceas y Convolvuláceas durante la estación seca (Cuadro 4.4). Durante la estación lluviosa, la dieta de *L. yerbabuenae* incluye 12 especies de plantas de 7 familias, principalmente de Cactáceas, Bombacáceas y Moráceas al principio de la estación lluviosa y de Convolvuláceas al final de la misma; y a finales del periodo húmedo visitaron al menos 53 especies pertenecientes a 23 familias, siendo las más importantes Convolvuláceas y Bombacáceas. En el valle de Tehuacán se registró el consumo de 9 especies en el periodo de secas y 11 especies a principio de la estación lluviosa por *L. yerbabuenae*. La dieta estuvo conformada principalmente de Cactáceas y Agaváceas durante las dos estaciones (Cuadro 4.5).

En las muestras de polen tomado del pelo de individuos de *C. mexicana*, el mayor número de especies de plantas se registró al principio de la estación lluviosa. Se identificaron 12 especies de plantas de tres familias, de las cuales las más visitadas fueron Cactáceas y Agaváceas (Cuadro 4.6).

En general para las tres especies el consumo de frutos se dio al principio de la estación lluviosa en los dos sitios. El consumo de polen e insectos se registró prácticamente durante todo el año en el valle de Autlán. En el caso de *C. mexicana* en el valle de Tehuacán el consumo de insectos se incrementó en la estación lluviosa.

El consumo de frutos para *L. yerbabuenae* en el valle de Autlán se registró principalmente durante la temporada lluviosa de junio a octubre; en *G. soricina* se registraron en mayor proporción semillas en las muestras de julio. En las muestras de *L. yerbabuenae* en el valle de

Tehuacán se encontraron semillas durante todo el estudio, con mayor proporción en julio, y en *C. mexicana* se registró el consumo de frutos durante la mayor parte del estudio, en mayor proporción en también julio.

Cuadro 4.3 Variación estacional de los alimentos vegetales utilizados por *Glossophaga soricina* en el valle de Autlán.

FAMILIA	ESPECIE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE
	Agave angustifolia											
AGAVACEAE	Agave colimana											
	Agave maximiliana											
	Agave vilmoriliana											
	Ceiba acuminata											
BOMBACACEAE	Ceiba aesculifolia											
	Ceiba pentandra Pseudobombax ellipticum											
BORAGINACEAE	Cordia allidora											
CACTACEAE	Cactaceae I Pachycereus pecten- aboriginum Stenocereus queretaroensis											
	Ipomoea alba											
	Ipomoea arborescens											
CONVOLVULACEAE	Ipomoea bracteata											
	Ipomoea dumosa											
	Ipomoea neei											
	Ipomoea orizabensis											
	Ipomoea santillanii											
	Operculina pinnatificada											
	Operculina pteripes				1							
	Acacia sp											
LEGUMINOSA	Calliandra anomala											
	Calliandra grandiflora											
	Calliandra palmeri											
	Leguminosa 2											
	Leguminosa 3					Ī						
	Pithelobium lanceolatum											
MORACEAE	Ficus insipida											
SOLANACEAE	Datura stramonium			Ì								
	Solanum sp											

Cuadro 4.4 Variación estacional de los alimentos vegetales utilizados por *Leptonycteris* yerbabuenae en el valle de Autlán

FAMILIA	ESPECIE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE
	Agave angustifolia											
ACAMACEAE	Agave colimana											
AGAVACEAE	Agave maximiliana											
	Agave vilmoriliana		_									
	Ceiba acuminata											
	Ceiba aesculifolia											
BOMBACACEAE	Ceiba pentandra											
BOWERICHEERE	Pseudobombax											
	ellipticum				•							
DOD A CIN A CE A E	Pseudobombax palmeri											
BORAGINACEAE	Cordia allidora											
	Cactaceae spl											
CACTACEAE	Pachycereus pecten- aboriginum											
	Stenocereus							Ī				
	queretaroensis											
	Ipomoea alba											
	Ipomoea arborescens											
	Ipomoea bracteata			_								
	Ipomoea dumosa			<u></u>								
	Ipomoea neei			<u></u>								
CONVOLVULACEAE	Ipomoea orizabensis											
	Ipomoea santillanii		_		_							
	Jatropha platyphylla											
	Merremia umbellata											
	Operculina pinnatificada											
	Operculina pteripes											
LABIATAE	Salvia sp											
	Bahuinia pauletia											
	Calliandra sp											
	Calliandra anomala											
	Calliandra grandiflora											
	Calliandra palmeri											
	Crotalaria sp											
	Enterolobium											
LEGUMINOSA	cyclocarpum											
	Inga hintoni				•							
	Inga semialata				•					1		
	Inga sp				I							
	Leguminosa sp1								I			Ì
	Momordica charantia				•							
	Pithecellobium lanceolatum											
	Ficus insípida											
MORACEAE	Ficus sp											
SOLANACEAE	Solanum sp											
DOLLITACEAE	ээшийн эр											

Cuadro 4.5 Variación estacional de los alimentos vegetales utilizados por *Leptonycteris* yerbabuenae en el valle de Tehuacán.

FAMILIA	ESPECIE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL
	Agave macroacantha						
AGAVACEAE	Agave marmorata						
HOHVHELIL	Agave sp1						
	Agave sp2						
BOMBACACEAE	Bombacaceae 1						
	Cephalocereus						
	chrysacanthus						-
	Myrtillocactus						
	geometrizans						
	Pachycereus						
CACTACEAE	hollianus						
	Cactaceae sp2						
	Cactaceae sp3						
	Cactaceae sp4						
	Cactaceae sp5						
	Cactaceae sp6						
LEGUMINOSA	Leguminosa sp2						

Cuadro 4.6 Variación estacional de los alimentos vegetales utilizados por *Choeronycteris mexicana* en el valle de Tehuacán.

FAMILIA	ESPECIE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL
AGAVACEAE	Agave marmorata						
AGAVACEAE	Agave sp1						
	Agave sp2						
	Agave sp3						
BOMBACACEAE	Bombacaceae 1						
	Ceiba sp.			-			
	Myrtillocactus						
	geometrizans						
	Pachycereus hollianus						
CACTACEAE	Polaskia chichipe						_
CACTACEAE	Stenocereus stellatus						
	Cactaceae sp3						
	Cactaceae sp4						
	Cactaceae sp5						

4.6 Discusión y conclusión

Se obtuvo un listado de 98 especies de plantas en las muestras de polen de las tres especies de nectarívoros, entre los dos sitios. *L. yerbabuenae* fue la que registró mayor número de especies en el valle de Autlán. Las especies de las familias Acanthaceae, Amaranthaceae, Betulaceae, Anacardiaceae, Caesalpinaceae, Capparidaceae, Compositae, Cruciferae, Hamamelidaceae, Labiatae, Malvaceae, Myrthaceae, Oleaceae, Pinaceae, Polemoniaceae, Rubiaceae, Sapindaceae, y Vitaceae, probablemente fueron depositadas en el pelaje o consumidas de manera accidental por las especies de murciélagos nectarívoros, ya que generalmente presentan otros tipos de síndromes de polinización y sus frecuencias son muy bajas. La presencia de especies consumidas accidentalmente se ha reportado anteriormente (Peñalba *et al.*, 2006).

En el bosque de cactáceas en Tehuacán las especies visitadas por los nectarívoros pertenecen principalmente a dos familias, Cactaceae (10 especies) y Agavaceae (5 especies). En la selva seca en Autlán, los murciélagos tuvieron un consumo de más especies de plantas, pertenecientes principalmente a las familias Cactaceae (2 especies), Convolvulaceae (11 especies), Agavaceae (4 especies), Bombacaceae (5 especies) y Leguminosae (15 especies).

En la parte sur de México se identificaron 19 especies de plantas en la dieta de una colonia de maternidad de *L. yerbabuenae* en Chiapas, consumiendo principalmente flores de *Agave* sp, Asteraceae, *Bahuinia ungulata, Ceiba aesculifolia, C. pentandra y Operculina sp.* (Richers *et al.*, 2003). En Chamela, Jalisco, la dieta de *L. yerbabuenae* está compuesta por 22 especies y 4 morfoespecies de plantas siendo las Cactáceas y Bombacáceas las familias más consumidas por esta especie (Stoner *et al.*, 2003). En Guaymas, Sonora, se registró el consumo de 23 especies de plantas por parte de *L. yerbabuenae* y 18 especies por *C. mexicana*, siendo las más importantes especies de las familias Cactaceae y Agavaceae. En este estudio *L. yerbabuenae* y *G. soricina* tuvieron una dieta muy variada incluyendo una gran cantidad de especies de plantas (*L. yerbabuenae* alrededor de 43 especies y *G. soricina* alrededor de 31 especies) de diferentes familias. En el valle de Zapotitlán, *L. yerbabuenae* y *C. mexicana* consumieron un número similar de especies (alrededor de 15).

En general estos resultados confirman en parte nuestra segunda hipótesis. Se esperaba que especies con mayor grado de especialización incluyeran menos especies de plantas en su dieta, como es el caso de *C. mexicana* en el valle de Zapotitlán y que especies generalistas incluyeran un mayor número de especies en su dieta, tal es el caso de *G. soricina* en el valle de Autlán. Sin embargo, en el caso de *L. yerbabuenae*, también se esperaba que el consumo de especies fuera menor debido a que en la literatura se considera una especie especialista en el consumo de cactáceas y agaváceas como principal recurso. Sin embargo, sus hábitos alimentarios al parecer dependen más bien de la disponibilidad de recursos donde se encuentre la especie. Así, esta especie presenta hábitos generalistas en el valle de Autlán y hábitos especialistas en el valle de Zapotitlán.

Este trabajo concuerda con otros estudios que indican que en México, los murciélagos nectarívoros utilizan como fuentes principales de alimento agaváceas, bignonáceas, bombacáceas, cactáceas, convolvuláceas y leguminosas (Howell, 1972; Fleming *et al.*, 1993; Fleming y Nassar, 2002; Stoner, 2002; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Stoner *et al.*, 2003). En ambos sitios las tres especies de murciélagos analizadas usaron principalmente recursos de cactáceas y agaváceas durante la estación seca. Sin embargo, en Autlán las convolvuláceas, bombacáceas y leguminosas fueron los principales recursos visitados por estas especies durante el periodo en el que no hay floración de cactáceas.

Con respecto a la primera hipótesis planteada en este capítulo, encontramos que no tiene soporte en los resultados obtenidos. En las tres especies de murciélagos nectarívoros, el polen fue el contenido que se presentó en mayor porcentaje en las muestras de heces. Los frutos también constituyeron una parte importante de la dieta en algunos meses, y aunque se registraron pocas semillas, la presencia de pulpa de frutos indica que su consumo es regular. En el valle de Tehuacán se ha reportado que *Leptonycteris* se alimenta de los frutos de todas las especies de cactáceas columnares disponibles (21 especies) de las cuales obtiene su alimento durante todo el año (Rojas y Salinas, 2002). El consumo de insectos fue constante en las tres especies, sobre todo para *L. yerbabuenae*.

En el valle de Autlán, *L. yerbabuenae* incluyó más insectos que frutos en su dieta; además el consumo de insectos estuvo presente durante todo el año, y el consumo de frutos se da en mayor porcentaje durante las lluvias. Probablemente el consumo de frutos se ve minimizado debido a que en el periodo de lluvias, cuando hay mayor disponibilidad de este recurso en el valle, la especie se encuentra prácticamente ausente. En contraste, en el valle de Zapotitlán esta especie incluyó más frutos que insectos en su dieta. El consumo de frutos se registró durante todo el estudio.

Glossophaga soricina parece ser más selectivo que otras especies más especialistas; aunque hubo pocas muestras de heces para analizar, nos dan una idea de sus preferencias. Presenta mayor consumo de frutos que de insectos, principalmente al final del periodo seco y principios de lluvia; después de ese periodo los insectos parecen ser más importantes que los frutos, y en el periodo post-lluvias prefirieron el consumo de néctar (polen). Muy probablemente estas preferencias alimentarias están relacionadas con la disponibilidad de recursos estacionalmente; sin embargo habría que analizar un mayor número de muestras para confirmarlo.

Choeronycteris mexicana en Zapotitlán, incluyó mayor porcentaje de frutos que de insectos en su dieta, y para ambos recursos el consumo se dio poco antes y durante el periodo de lluvias. Esto concuerda con la fenología y disponibilidad de recursos en el área.

Si bien el consumo de los diferentes tipos de recursos se dio de manera estacional, probablemente debido a la disponibilidad de recursos en cada sitio; parece haber preferencias diferenciales en la alimentación entre nectarívoros, lo cual nos indicaría una repartición de recursos. En el valle de Tehuacán, donde hay recursos disponibles todo el tiempo, ya sea polen o frutos, *L. yerbabuenae* al parecer incluye más especies de cactáceas en su dieta, mientras que *C. mexicana* incluye más especies de agaváceas. En el valle de Autlán se encontró que las dos especies de nectarívoros utilizan algunas especies como recursos compartidos; por ejemplo, las convolvuláceas (destacando *Ipomoea arborescens* y *Operculina pteripes*) son las especies más consumidas por las dos especies de murciélagos de septiembre a marzo, y las cactáceas (*Stenocereus queretaroensis* y *Pachycereus pecten aboriginum*) que son más consumidas durante los meses de febrero a marzo. Sin embargo, las agaváceas son consumidas de manera más frecuente por *G. soricina*, y las bombacáceas y leguminosas, por *L. yerbabuenae*.

Varios autores señalan a *L. yerbabuenae* como un murciélago que se especializa en el consumo de cactáceas columnares y agaváceas (Howell, 1972; Fleming *et al.*, 1993; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Nassar *et al.*, 2003), mientras que otros estudios mencionan la importancia de las bombacáceas (Stoner, 2002; Stoner *et al.*, 2003), particularmente en regiones en las que no hay cactáceas columnares, como en el sureste del país (Riechers *et al.*, 2003). Y aunque en varios estudios también se reporta el consumo de convolvuláceas (Fleming y Nassar, 2002; Stoner, 2002; Riechers *et al.*, 2003; Stoner *et al.*, 2003), en este trabajo se encontró que esta familia constituye un recurso fundamental para estas dos especies de nectarívoros durante el invierno en el valle de Autlán, encontrando en total diez especies de esta familia en las excretas y pelo de *L. yerbabuenae* y ocho en las muestras de *G. soricina.* El néctar y el polen de las especies de esta familia, en especial *Ipomoea arborescens*, fueron ampliamente consumidos durante siete meses del año por ambas especies. Debido esto podemos inferir que estas plantas constituyen un recurso de importancia en calidad y cantidad para las poblaciones de nectarívoros en esta región. Esta es una interacción que debe ser explorada con mayor detalle en futuros estudios.

CAPITULO 5. COMPOSICIÓN ISOTÓPICA

5.1 Introducción

En murciélagos, el análisis alimentario tradicional consiste en examinar las regurgitaciones, heces fecales y contenido estomacal que proveen información detallada acerca del tipo de alimento consumido en un corto periodo de tiempo (Thomas, 1988). Sin embargo, este tipo de análisis solo revela lo que el organismo ingiere y no lo que asimila; no permite evaluar la dieta a largo plazo, ni cuantificar la importancia nutricional de los alimentos consumidos (Fleming, 1995; Herrera *et al.*, 2001). Por otro lado, en ocasiones es difícil la identificación de todos los grupos de alimentos, debido a que el murciélago desecha sin ingerir partes del alimento que no puede digerir, por ejemplo semillas de tamaño grande, o exoesqueletos de invertebrados (Thomas, 1988). Esto hace difícil reunir toda la información con respecto a los grupos de alimentos consumidos y el análisis puede resultar incompleto.

Una alternativa a los métodos tradicionales para estudiar la ecología trófica de los animales, es el análisis de isótopos estables de carbono (12 C y 13 C) y nitrógeno (14 N y 15 N), dado que éstos son asimilados por los murciélagos al alimentarse y por lo tanto se incorporan en los tejidos del animal (Fleming, 1995; Herrera *et al.*, 2002). Esta técnica tiene aplicaciones en el estudio de una amplia variedad de procesos biológicos y físicos, tales como las fluctuaciones a largo plazo en la temperatura global del aire, patrones globales del ciclo de CO_2 y del agua (Peterson y Fry, 1987), y los movimientos de energía y nutrientes a lo largo de los ecosistemas (Tieszen y Boutton, 1989).

En la actualidad está técnica ha sido propuesta para responder preguntas con respecto al nicho ecológico (Bearhop *et al.*, 2004); existen dos corrientes de estudio, una utiliza esta técnica para determinar movimientos migratorios, mientras que la otra lo hace para determinar cómo los animales utilizan los recursos alimentarios (Pérez *et al.*, 2008). En las últimas décadas esta técnica se ha implementado para el estudio de los hábitos alimenticios en murciélagos (Fleming *et al.*, 1993; Herrera *et al.*, 1993; Herrera *et al.*, 2001; Nassar *et al.*, 2003; Voigt *et al.*, 2008; Welch *et al.*, 2006; York y Billings, 2009).

Este análisis se basa en la existencia de diferencias isotópicas entre distintos recursos alimentarios como entre plantas con rutas fotosintéticas C3 y MAC (y C4), o entre plantas marinas y terrestres (Herrera *et al.*, 2001) y en la incorporación de tales diferencias dentro de los tejidos del animal que las consumió (Ben David *et al.*, 1997). De esta forma, esta técnica permite comparar la importancia nutricional relativa de diferentes grupos de alimentos (e. g. fuentes vegetales vs. fuentes animales) porque la información obtenida representa lo que el animal asimiló y no solo lo que ingirió (Hobson y Welch, 1992; Herrera *et al.*, 2001).

Uno de los procesos de fraccionamiento isotópico mejor estudiado es la fotosíntesis. Las moléculas del CO2 presente en la atmósfera pueden estar integradas con ambos isótopos de carbono, 12 C y 13 C; este último está presente en aproximadamente un 1.1% de las moléculas (Farquhar *et al.*, 1989). En el proceso fotosintético, el CO2 capturado de la atmósfera es disuelto en el agua del tejido fotosintético y luego fijado en ácidos orgánicos y el fraccionamiento de este proceso es pequeño \approx 2‰, (Farquhar *et al.*, 1989, Dawson *et al.*, 2002). Estos ácidos orgánicos son descarboxilados y el CO2 resultante es usado por la enzima ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa (RUBISCO) en la reducción fotosintética del carbono (Farquhar *et al.*, 1989).

Las plantas C3 discriminan en contra del CO_2 que contiene ^{13}C en dos pasos del proceso de fijación el carbono; durante la difusión o disolución y durante la carboxilación que se lleva a cabo por RUBISCO en el ciclo de Calvin (Farquhar *et al.*, 1989). La difusión a través de los estomas y la disolución en el agua del tejido fotosintético produce un fraccionamiento contra el ^{13}C de aproximadamente 2‰. El segundo paso que discrimina contra el ^{13}C , la carboxilación por RUBISCO, tiene un efecto mayor a \approx 19‰ (Farquhar *et al.*, 1989). El resultado de estos dos procesos es que los tejidos de las plantas C3 están empobrecidos en ^{13}C , con valores de $\delta^{13}C$ de entre -35‰ a -22‰, mientras que el CO2 atmosférico tiene un valor de aproximadamente -8‰. Los valores extremos de $\delta^{13}C$ dentro de este rango son de plantas que crecen en bosques y bajo doseles cerrados, para los valores bajos y en hábitats áridos, para los valores altos (Pérez *et al.*, 2008).

Las plantas MAC y C4 tienen procesos fotosintéticos acompañados de menores fraccionamientos que las plantas C3. La diferencia es que la actividad de la enzima RUBISCO tiene lugar bajo condiciones más o menos cerradas, en donde el CO₂ que contiene el isótopo ¹³C no puede ser liberado a la atmósfera y tiene que ser utilizado. Por lo tanto, los tejidos de las plantas MAC y C4 son isotópicamente mas similares a la atmósfera (entre -14 y -10 ‰) que los de las plantas C3 (Farquhar *et al.*, 1989, Dawson *et al.*, 2002).

5.2 Hipótesis

La dieta de algunas especies de murciélagos nectarívoros está relacionada con la disponibilidad de recursos alimentarios. Generalmente, la mayoría de las plantas visitadas por nectarívoros en México florecen durante la primavera y principios de verano, mientras que un menor número de especies que han sido reportadas en la dieta de especies de murciélagos nectarívoros, presentan picos de floración durante el periodo de otoño – invierno (Fleming, 1995). Se sabe que *L. yerbabuenae* y *C. mexicana* considerados en la literatura como murciélagos especialistas, hacen mayor uso de cactáceas y agaváceas; y que *G. soricina*, utiliza más especies de plantas; sin embargo, si el uso de estos recursos es estacional, esto debería verse reflejado en la composición isotópica.

- 1. Los murciélagos nectarívoros hacen un uso diferenciado de plantas con rutas fotosintéticas MAC y C3 de acuerdo al grado de especialización.
- 2. Los murciélagos nectarívoros hacen un uso diferenciado de plantas con rutas fotosintéticas MAC y C3 de acuerdo a la disponibilidad de recursos en cada sitio.

5.3 Objetivos

Objetivo general

Determinar la importancia del aporte y la variación estacional de la composición isotópica de carbono en la dieta de las especies de murciélagos nectarívoros.

Objetivos particulares

- Determinar la composición isotópica de carbono en las muestras de sangre de tres especies de murciélagos nectarívoros.
- Determinar la composición isotópica de carbono de las fuentes potenciales del alimento (polen, frutos e insectos) y su variación en el año.
- Comparar la composición isotópica de carbono de las especies de murciélagos nectarívoros con su grado de especialización.

5.4 Método

5.4.1. Toma de muestras para el análisis isotópico

A cada individuo se le tomó una muestra de 80µl de sangre, colocada en tubos Ependorff con etanol al 70%, para conservarla en campo. Simultáneo al muestreo de los murciélagos se colectaron frutos, insectos y polen para conocer la composición isotópica de los posibles alimentos. La colecta de insectos se realizó por medio de una trampa activa de luz fluorescente. La trampa consiste en una manta blanca de 4 m², la cual se dispone suspendida en posición vertical, y una lámpara fluorescente de 12 w (López-Vieyra y Rivera-Cervantes, 1998); se colectaron todos los insectos presentes en el área de la manta. La colecta se realizó en intervalos de media hora durante cuatro horas por noche; los insectos se conservaron en alcohol al 70% para su traslado al laboratorio.

La colecta de frutos y flores para la obtención de granos de polen se realizó por medio de recorridos en transectos de 500 m establecidos de manera aleatoria en lugares aledaños a los refugios o los sitios donde se colocaron las redes; se colectaron 10 flores de cada especie, de las cuales se tomaron las anteras abiertas, conservándolas en bolsas de papel encerado para evitar contaminación y para facilitar el secado. Los frutos colectados se colocaron en bolsas de papel o de plástico, para su traslado al laboratorio.

La sangre colectada en campo se secó en una estufa de laboratorio a 60° C y se tomó una muestra de 1 mg para el análisis isotópico. En el caso de las flores y frutos, se separaron los contenidos (polen, pulpa, semillas) para secarlos en una estufa a 45° C, triturarlos y tomar una muestra de 3-4 mg de cada material para su análisis isotópico. Los insectos preservados en alcohol al 70% se identificaron taxonómicamente (cuando menos hasta orden), se secaron a 45° C en una estufa, y se trituró el abdomen (cuando fue posible separarlo) para tomar una muestra de 1 mg por grupo taxonómico para el análisis isotópico.

5.4.2 Análisis isotópico

Las muestras de sangre, así como las muestras de polen y frutos tomadas como referencia, fueron enviadas a la Universidad de Miami en los Estados Unidos. Estas muestras se sometieron a combustión en un analizador elemental Robo-Prep a 1800°C. Los gases resultantes se separaron y analizaron en un espectrómetro de masas de proporciones isotópicas de flujo continuo Europa 20:20, para estimar las proporciones isotópicas de carbono de la misma muestra. El espectrómetro de masas de proporciones isotópicas de flujo continuo involucra la medición secuencial automatizada de las muestras junto con el material de referencia. Se utilizaron como referencia dos estándares de laboratorio (albúmina de huevo) por cada cinco muestras.

La variación de los isótopos estables fue expresada en notación delta δx :

$$\delta x(\%) = ((R \text{ de la muestra }/R \text{ estándar}) - 1) X1000.$$

dónde x corresponde al isótopo más pesado (¹³C) y R = ¹³C/¹²C. El estándar internacional para el carbono es la piedra caliza belemnita de Pee Dee (Pee Dee Belemnite, PDB) (Craig, 1957; Kelly, 2000). Se utilizó la siguiente relación para estimar la contribución relativa del alimento originado a partir de diferentes vías fotosintéticas (C3 o MAC):

1.-
$$\delta^{13}$$
C_{murcielago}=*P(δ^{13} C(alimento C3) + α f) + (1-*P) (δ^{13} C(alimento MAC) + α f)

donde:

 $\delta^{13}C_{murcielago}$ =valor del $\delta^{13}C$ en la sangre del murciélago

*P = es la contribución del alimento de origen MAC

 δ^{13} C(alimento C3)=valor promedio de plantas C3

δ¹³C(alimento MAC) =valor promedio de plantas MAC

αf = factor de enriquecimiento para el carbono; en este estudio este valor se consideró como
 1‰ (Schoeninger y De Niro, 1984; Fry, 1988).

5.4.3. Análisis estadístico

Se utilizó estadística descriptiva para el análisis de los valores de la composición isotópica (‰) y la contribución relativa (%) de las diferentes fuentes fotosintéticas en los resultados de las muestras de sangre. Se analizó la variación estacional de la contribución relativa de fuentes de alimento (MAC/C3) entre especies de murciélagos. Con los valores δ^{13} C en sangre se hizo un modelo lineal generalizado, para conocer la variación entre especies, sexos y estacionalidad y la interacción especie—estacionalidad y sexo-estacionalidad. De manera similar, se analizó la variación de las fuentes MAC y C3 por medio de un ANOVA de dos vías entre estaciones tomando como variable dependiente la contribución relativa de fuentes MAC.

5.5 Resultados

5.5.1 Composición isotópica

Se analizaron en total 127 muestras de sangre de murciélagos nectarívoros, 74 muestras de insectos y 47 muestras de polen en el valle de Tehuacán; y 149 muestras de sangre de murciélagos nectarívoros, 43 muestras de insectos y 19 muestras de polen en el valle de Autlán. En el valle de Tehuacán, *Leptonycteris yerbabuenae* y *Choeronycteris mexicana*

asimilaron generalmente recursos con metabolismo MAC (Figura 5.1); *L. yerbabuenae* presentó valores promedio menores de δ^{13} C con respecto a *C. mexicana* (Cuadro 5.2). No hubo diferencias significativas entre los valores promedio de δ^{13} C de las especies ($F_{(1,126)}$ =0.42, P=0.52), pero si entre sexos ($F_{(1,126)}$ =17.01, P=0.000); en ambos casos las hembras tuvieron valores promedio menores a los de los machos. Los valores promedio de δ^{13} C mostraron diferencias significativas en la interacción entre estación-especie ($F_{(1,126)}$ =9.52, P=0.003) y estación-sexo ($F_{(1,126)}$ =7.2, P=0.008).

En el valle de Autlán *Leptonycteris yerbabuenae* y *Glossophaga soricina* consumieron preferentemente recursos con metabolismo C3 (Figura 5.2); los valores promedio de δ^{13} C encontrados en las muestras de sangre de *L. yerbabuenae* fueron mayores que para *G. soricina* (Cuadro 5.3). Se encontraron diferencias significativas entre los valores promedio de δ^{13} C entre especies ($F_{(1,150)}$ =0.55, GL=1, P=0.459), pero si entre sexos ($F_{(1,148)}$ =3.72, P=0.05); las hembras tuvieron valores promedio menores a los de los machos, de manera más evidente en *G. soricina*. Los valores promedio de δ^{13} C no presentaron diferencias significativas en la interacción estación-especie ($F_{(2,148)}$ =0.21, P=0.644) ni entre estación-sexo ($F_{(2,148)}$ =3.28, P=0.07). En el valle de Tehuacán, las hembras de *L. yerbabuenae* al principio de la temporada seca registraron valores δ^{13} C menores, correspondientes a plantas que realizan fotosíntesis C3, y conforme avanza la temporada todos los valores registrados corresponden a valores de plantas MAC. En el caso de las hembras hubo diferencias significativas (Cuadro 5.4).

Las hembras de C. mexicana presentaron valores promedio de δ^{13} C menores con respecto a los valores promedio de machos; estos valores, registrados al principio y final de la temporada, corresponden a especies de planta con fotosíntesis C3; los valores más bajos se registraron al final de la temporada de floración de cactáceas, cuando hay mayor disponibilidad de frutos. En los machos, los valores δ^{13} C más altos se registraron a principios de la temporada de floración de cactáceas del siguiente año de muestreo (Cuadro 5.5).

En el valle de Autlán, los valores isotópicos de carbono que se registraron para *L. yerbabuenae* y *G. soricina*, corresponden a plantas con ruta fotosintética C3. En general, *L. yerbabuenae* presentó valores promedio mayores que *G. soricina* (Cuadros 5.6 y 5.7).

Cuadro 5.2 Valor promedio (media y SE) de la composición isotópica de δ^{13} C en muestras de sangre y fuentes de alimento de murciélagos nectarívoros en el valle de Tehuacán.

Categoría		Isótopos Carbono ‰		
	n	Media	SE	
Lantonyatania yanbabuan aa	68	-15.44	0.32	
Leptonycteris yerbabuenae Sexos	08	-13. 44	0.32	
Sexos				
Machos	50	-14.96	0.35	
Hembras	18	-16.76	0.66	
Choeronycteris mexicana	59	-14.76	0.39	
Sexos				
Machos	46	-14.23	0.41	
Hembras	13	-16.54	0.86	
Recursos alimentarios				
Plantas MAC	25	-12.84	0.16	
Plantas C3	6	-23.27	0.38	
Machos Hembras Recursos alimentarios Plantas MAC	13	-16.54 -12.84	0.86	

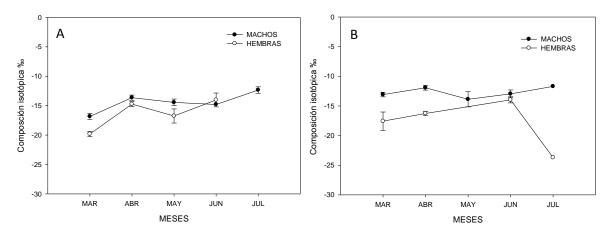


Figura 5.1 Variación mensual (media y SE \pm) del valor δ^{13} C en sangre de *L. yerbabuenae* (A) y *C. mexicana* (B) en el valle de Tehuacán.

Cuadro 5.3 Valor promedio (media y SE) de la composición isotópica de δ^{13} C en muestras de sangre y fuentes de alimento de murciélagos nectarívoros en el valle de Autlán.

		Isótopos Carbono ‰		
Categoría	n	Media	SE	
Leptonycteris yerbabuenae	111	-19.74	0.22	
Sexos				
Machos	99	-19.73	0.23	
Hembras	12	-19.82	0.78	
Glossophaga soricina	41	-21.31	0.33	
Sexos				
Machos	21	-20.71	0.42	
Hembras	20	-21.90	0.48	
Recursos alimentarios				
Plantas MAC	8	-13.02	0.35	
Plantas C3	10	-25.54	0.44	

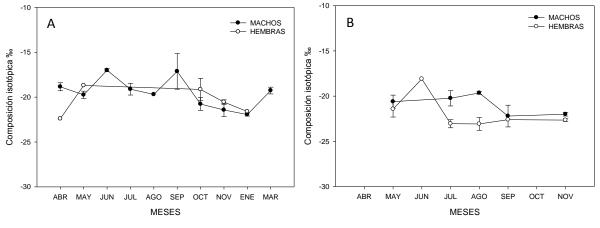


Figura 5.2 Variación mensual (media y SE \pm) del valor δ^{13} C en sangre de de *L. yerbabuenae* (A) y *G. soricina* (B), en el valle de Autlán.

Cuadro 5.4 Valores isotópicos promedio de δ^{13} C obtenidos de las muestras de sangre en *L. yerbabuenae* en el valle de Tehuacán. En negritas se marcan los valores que fueron significativamente diferentes (Tukey, P= 0.01 para hembras y Tukey, P=0.004 para machos)

		HEMBRA	S	MACHOS		
MES	n	$\overline{\mathbf{X}}$	± ES	N	\overline{X}	± ES
Mar	6	-19.82	1.07	13	-16.94	2.01
Abr	5	-14.74	0.93	10	-13.64	1.40
May	4	-16.75	2.40	20	-14.45	2.55
Jun	3	-14.03	2.05	3	-15.7	0.95
Jul	-	-	-	2	-12.35	0.78
Abr	-	-	-	2	-15.45	4.74
Carbono	F _(1,17) = 13.17, P<0.001			F _{(1,4}	$_{9)}=3.62, P=$	=0.08

Cuadro 5.5 Valores isotópicos δ^{13} C promedio obtenidos de las muestras de sangre en *C. mexicana* en el valle de Tehuacán. En negritas se marcan los valores que fueron significativamente diferentes (Tukey, P=0.004 para hembras, y Tukey, P= 0.01 para machos)

	HEMBRAS				MACHOS			
MES	n	$\overline{\mathbf{X}}$	± ES	n	$\overline{\mathbf{X}}$	± ES		
Mar	4	-17.57	1.55	12	-13.08	0.39		
Abr	4	-16.27	0.36	3	-11.93	0.39		
May				6	-13.88	1.28		
Jun	4	-13.97	0.52	11	-12.96	0.66		
Jul	1	-23.7	*	1	-11.70	*		
Abr				13	-17.34	0.52		
Carbono	F _(1,12) = 7.31, P=0.009			F _(1,45) = 9.05, P<0.001				

Cuadro 5.6 Valores isotópicos δ^{13} C promedio obtenidos de las muestras de sangre en *L. yerbabuenae* en el valle de Autlán. En negritas se marcan los valores que fueron significativamente diferentes (Tukey, P=0.001 para machos)

		HEM	IBRAS		MACHOS			
MES	N	$\overline{\mathbf{X}}$	± ES	n	X	± ES		
Abr	1	-22.4	*	19	-18.88	0.447		
May	1	-18.7	*	23	-19.74	0.408		
Jun	-	-	-	3	-17.00	0.173		
Jul	-	-	-	6	-19.12	0.615		
Ago	-	-	-	1	-19.70	*		
Sep	-	-	-	3	-17.13	1.99		
Oct	7	-19.14	1.24	17	-20.77	0.708		
Nov	2	-20.5	0.250	3	-21.43	0.731		
Ene	1	-21.6	*	9	-21.94	0.170		
Mar	-	-	-	15	-19.27	0.376		
Carbono	F(1,11)= 0.14, P=0.795			F(1,98)= 3.68, P=0.001				

Cuadro 5.7 Valores isotópicos δ^{13} C promedio obtenidos de las muestras de sangre en *G. soricina* en el valle de Autlán. No se encontraron diferencias significativas.

	HEMBRAS				MACHOS		
MES	n	$\overline{\mathbf{X}}$	± ES	n	$\overline{\mathbf{X}}$	± ES	
May	9	-21.43	0.87	10	-20.61	0.723	
Jun	1	-18.10	*				
Jul	2	-23.05	0.45	5	-20.24	0.847	
Ago	4	-23.07	0.71	2	-19.65	0.150	
Sep	1	-22.60	*	2	-22.20	1.20	
Nov	2	-22.65	0.15	2	-22.00	0.20	
Carbono	F _(1,18) = 1.10, P=0.407			F _(1,20) = 0.70, P=0.605			

5.5.2 Contribución relativa de fuentes MAC

En el valle de Tehuacán, en ambas especies, *L. yerbabuenae* y *C. mexicana*, se encontró mayor porcentaje de contribución relativa de plantas MAC, principalmente en machos. Los valores más altos de contribución relativa de plantas MAC se presentaron en *C. mexicana* al principio de la temporada de lluvias. Durante el periodo seco los valores de contribución relativa en las hembras de *L. yerbabuenae* y *C. mexicana* reflejan dietas mixtas con porcentajes mayores de plantas C3 (Cuadro 5.8).

En el valle de Autlán, el mayor porcentaje de contribución relativa de plantas MAC se registró durante el periodo de lluvias y solo para *L. yerbabuenae*. En general, los porcentajes de contribución relativa de las dos especies de nectarívoros en el valle de Autlán, y de manera más marcada en *G. soricina*, son mayores para el consumo de plantas con vía fotosintética C3 (Cuadro 5.8).

Hubo diferencias significativas de la contribución relativa entre localidades ($F_{(1,283)}$ =47.63, P<0.001), y entre estaciones solo para el valle de Autlán ($F_{(2,150)}$ =6.16, P=0.03), en el valle de Tehuacán no se encontraron diferencias significativas entre estaciones ($F_{(1,126)}$ =1.593.77, P=0.209). También se encontraron diferencias significativas en los valores de contribución relativa entre especies ($F_{(1,276)}$ =22.09, P<0.001), así como en la interacción entre especies por localidad, únicamente para el valle de Autlán ($F_{(1,150)}$ =11.37, P=0.001). También se registraron diferencias significativas entre los valores de contribución relativa de fuentes MAC/C3 entre sexos por especie ($F_{(1,276)}$ =15.68, P<0.001).

Cuadro 5.8 Contribución relativa (media ± SD) de recursos de origen MAC como fuente de proteína en las especies de nectarívoros en el valle de Tehuacán y Autlán. El valor representa el porcentaje de las fuentes MAC en la dieta; el porcentaje restante corresponde al valor de contribución relativa de plantas C3 en la dieta de nectarívoros. *n* corresponde al número de muestras. La M representa a los machos y la H a las hembras.

Localidad	Especie	Sexo	n	Temporada de secas	n	Temporada de lluvias	n	Temporada post-lluvias
Valle de Tehuacán	Leptonycteris yerbabuenae Choeronycteris mexicana	M H M H	47 15 34 8	62.68 ±3.2 42.87 ±6.11 65.71±4.31 46.25±6.94	3 3 12 5	70.67±6.74 64.00±9.5 73.33±4.84 53.80±11.2	-	-
Valle de Autlán	Leptonycteris yerbabuenae Glossophaga soricina	M H M H	57 2 10 9	50.23±2.16 40.00±16.0 38.90±6.33 31.67±7.66	13 - 9 8	59.85±4.94 - 39.33±5.17 31.67±6.14	29 10 2 2	33.69±3.80 47.00±7.89 26.50±1.5 23.50±1.5

5.6 Discusión y conclusión

El análisis de composición isotópica del carbono, así como su variación en el tiempo, demuestra que en el valle de Tehuacán la dieta de los machos de las dos especies de murciélagos nectarívoros analizados está asociada principalmente a plantas con rutas fotosintéticas MAC (cactáceas y agaváceas); esto se debe a la gran cantidad de recursos MAC que se reportan en la literatura en esta zona. Rojas-Martínez y Salinas (2002), en un estudio en el valle de Tehuacán, registraron que existen recursos (flores y frutos) durante todo el año, reportando que *L. yerbabuenae* se alimenta por lo menos 21 especies de cactáceas. En este estudio se registró que al principio de la temporada de floración, durante el periodo seco las hembras de *L. yerbabuenae* presenta valores isotópicos bajos, cercanos a plantas C3; es posible que este valor este reflejando valores de otros sitios desde donde esa especie migra. Existen datos del sur del país donde no se reporta consumo de cactáceas en la dieta de esta especie (Richers-Pérez *et al.*, 2003) y del occidente de México donde se reporta que durante esa temporada se registraron valores asociados con plantas con ruta fotosintética C3 (Ceballos *et al.*, 1997).

En el caso de *C. mexicana*, los machos de esta especie siempre presentaron valores isotópicos de plantas MAC en mayor porcentaje. Las hembras registraron valores menores cercanos a plantas C3 durante la estación seca. En el caso de *C. mexicana* no se tienen estudios isotópicos con los cuales comparar los resultados obtenidos. En general, los valores obtenidos para conocer la contribución relativa de fuentes de alimento MAC en el valle de Tehuacán reflejan que *L. yerbabuenae* y *C. mexicana* presentan dietas mixtas MAC/C3, aunque con valores más cercanos a plantas MAC, principalmente en machos de ambas especies.

En el valle de Autlán, los valores encontrados para G. soricina demostraron que esta especie presenta hábitos generalistas, esta especie siempre presentó un consumo preferente por plantas C3. Probablemente esta especie se puede considerar con un especialista en el consumo de plantas con rutas fotosintéticas C3. El mayor porcentaje de plantas MAC se dio durante la temporada seca, que coincide con la temporada de floración de las especies de cactáceas y agaváceas registradas en la dieta de esta especie; probablemente a eso se deba el aumento en esta relación. Por otro lado, la contribución relativa de plantas MAC en la dieta de L. yerbabuenae durante la temporada de secas y lluvias fue ligeramente mayor a la contribución de plantas C3, lo cual coincide con la floración y fructificación de las dos especies simpátricas de cactáceas columnares más abundantes en la zona (Ibarra-Cerdeña et al., 2005), mientras que durante la temporada posterior a las lluvias, la contribución relativa que predominó fue de plantas C3, muy por encima de la contribución de plantas MAC; esto probablemente coincide con la floración de Convolvuláceas y Bombacáceas que, como ya se presentó en el capitulo anterior, son el principal componente de la dieta de estas especies de nectarívoros durante esta temporada. Los valores de contribución de plantas MAC en este periodo del año muy probablemente se deban a la floración de agaváceas que son prácticamente las únicas especies con esta ruta fotosintética que florecen en esta zona durante esa temporada.

Nuestros resultados coinciden con otro estudio realizado por Ceballos *et al.*, (1997) en Chamela, donde encontraron mediante análisis isotópico que las plantas MAC nunca fueron el componente más importante en la dieta de esta especie. En conclusión *L. yerbabuenae* y *G. soricina* presentan hábitos generalistas y dietas mixtas en el valle de Autlán.

CAPITULO 6. CONCLUSIONES GENERALES

Los murciélagos nectarívoros se consideran especialistas debido a sus adaptaciones morfológicas y fisiológicas para el consumo de néctar; y de acuerdo a la literatura asumimos que su grado de especialización depende de dos factores, uno es la cantidad que ingieren de otros grupos de alimentos (frutos e insectos) para completar sus requerimientos nutricionales, y el otro es el número de especies de plantas que incluyen en su dieta. Tomando en cuenta esto, en el presente estudio trabajamos con tres especies de murciélagos nectarívoros con diferente grado de especialización. *Glossophaga soricina* es considerado como generalista, *Leptonycteris yerbabuenae* está considerado como especialista y *Choeronycteris mexicana* podría considerarse con un grado mayor de especialización que las otras dos especies, como se describió en el cuadro 1.1.

6.1 Variación estacional de las poblaciones de murciélagos nectarívoros

La variación estacional de la abundancia de especies es diferente entre localidades. En el valle de Autlán las dos especies de nectarívoros que se capturaron presentaron dos picos de abundancia en el transcurso del año; sin embargo *L. yerbabuenae*, aunque es la especie más abundante, presenta cambios drásticos en su abundancia durante todo el año; *G. soricina* es una especie que se encuentra presente todo el año y su población se mantiene más o menos constante en su abundancia.

En el occidente de México, *L. yerbabuenae* tiene un patrón similar en otras regiones cercanas al área de estudio. *Glossophaga soricina* es una especie residente, con fluctuaciones a lo largo del año; este patrón se ha reportado antes en otras localidades. Probablemente las fluctuaciones de estas dos especies estén relacionadas con la disponibilidad de recursos y la dinámica reproductiva de las mismas.

La población de *L. yerbabuenae* estuvo compuesta principalmente por machos adultos; las hembras se capturaron principalmente durante el invierno, pero nunca en mayor proporción que los machos. La mayor proporción de machos y hembras reproductivos capturados

coincide con el periodo en el que se registraron más individuos (post-lluvias), y se registraron en promedio mayores tamaños testiculares en los machos, durante los meses que fueron más abundantes, uno en la estación seca y el otro durante el periodo post-lluvias. La población de *G. soricina* estuvo dominada por individuos adultos y la proporción de machos y hembras no varió mucho; sin embargo, durante las estaciones seca y lluviosa se capturaron más machos que hembras, mientras que las hembras fueron más abundantes durante el periodo post-lluvias. Las hembras y machos reproductivos también fueron más abundantes en estas dos estaciones, con mayor tamaño testicular promedio durante el periodo post-lluvias.

En el valle de Tehuacán las dos especies de nectarívoros más abundantes, *L. yerbabuenae* y *C. mexicana*, se presentan solo en dos periodos del año. *L. yerbabuenae* es más abundante en marzo y mayo, durante la estación seca y poco abundante durante el periodo de lluvias. *C. mexicana* se capturó en mayor proporción en marzo durante las secas y en junio cuando apenas comienza el periodo de lluvias. Para ambas especies la población se encuentra dominada por machos adultos. Cabe destacar que en el periodo cuando estuvieron presentes, estas especies estaban reproductivas, y en ambas el mayor tamaño testicular se registró durante el periodo seco.

En general, los cambios en la abundancia de los nectarívoros y su coincidencia con el consumo de algunas familias de plantas durante esos periodos, sugiere que la presencia de los murciélagos en ambas áreas de estudio está relacionada con la variación estacional en la disponibilidad de recursos ofrecidos por las especies que consumen. Además, los periodos de mayor abundancia coinciden con el periodo en el que se capturaron machos y hembras reproductivos.

En el valle de Autlán, *L. yerbabuenae* consume principalmente cactáceas y bombacáceas durante la estación seca, cactáceas y moráceas durante las lluvias y convolvuláceas, bombacáceas, agaváceas y leguminosas durante el periodo post-lluvias; *G. soricina*, consume principalmente cactáceas y convolvuláceas durante las secas, cactáceas y moráceas durante las lluvias y convolvuláceas, agaváceas y leguminosas durante el periodo post-lluvias. En el valle de Tehuacán, *L. yerbabuenae* y *C. mexicana* las especies de plantas más consumidas fueron las cactáceas y agaváceas.

6.2 Número de especies de plantas incluidas en la dieta de murciélagos nectarívoros

Se obtuvo un listado de 98 especies de plantas en las muestras de polen de las tres especies de nectarívoros, entre los dos sitios. *L. yerbabuenae* fue la que registró mayor número de especies, en el valle de Autlán. Sin embargo, cabe destacar que se considera que las especies de algunas familias de plantas probablemente fueron depositadas en el pelaje o consumidas de manera accidental por las especies de murciélagos nectarívoros, ya que presentan otros tipos de síndromes de polinización y sus frecuencias son muy bajas. La presencia de especies consumidas accidentalmente se ha reportado anteriormente.

En el bosque de cactáceas en Tehuacán, las especies visitadas por los nectarívoros pertenecen principalmente a dos familias, Cactaceae (10 especies) y Agavaceae (5 especies). En la selva seca en Autlán, los murciélagos tuvieron un consumo de más especies de plantas, pertenecientes principalmente a las familias Cactaceae (2 especies), Convolvulaceae (11 especies), Agavaceae (4 especies), Bombacaceae (5 especies) y Leguminosae (15 especies).

En este estudio *L. yerbabuenae* y *G. soricina* tuvieron una dieta muy variada. Resulta notable que *L. yerbabuenae*, considerado como especialista, incluyó una mayor cantidad de especies de plantas (alrededor de 43 especies) de diferentes familias, en comparación con la especie generalista *G. soricina* (alrededor de 31 especies). En el valle de Tehuacán, *L. yerbabuenae* y *C. mexicana* consumieron un número similar de especies (alrededor de 15). De acuerdo con esto, en el caso de *C. mexicana* y *L. yerbabuenae* en el valle de Tehuacán nuestros resultados fueron los esperados ya que las especies con mayor grado de especialización incluyeron menos especies de plantas en su dieta; así mismo, en el valle de Autlán *G. soricina* presenta hábitos generalistas, al incluir gran cantidad de especies en su dieta. Sin embargo, el consumo de gran variedad de especies por *L. yerbabuenae* en Autlán, indica que en esta región también presenta una dieta generalista.

Los hábitos alimentarios de las especies de murciélagos nectarívoros al parecer dependen de la disponibilidad de recursos en el lugar donde se encuentre la especie. Así, esta especie presenta

hábitos generalistas en el valle de Autlán y hábitos especialistas en el valle de Tehuacán, en función de la disponibilidad de recursos.

El consumo de los diferentes tipos de recursos se dio de manera estacional; además parece haber preferencias diferenciales en la alimentación entre nectarívoros, lo cual nos indicaría una repartición de recursos. En el valle de Tehuacán, *L. yerbabuenae* incluye más especies de cactáceas en su dieta, mientras que *C. mexicana* incluye más especies de agaváceas.

En el valle de Autlán se encontró que las dos especies de nectarívoros utilizan algunas especies como recursos compartidos; por ejemplo, las convolvuláceas (destacando *Ipomoea arborescens y Operculina pteripes*) son las especies más consumidas por las dos especies de murciélagos de septiembre a enero, y las cactáceas (*Stenocereus queretaroensis y Pachycereus pecten-aboriginum*) son las más consumidas por ambas durante los meses de febrero y marzo. Sin embargo, las agaváceas son consumidas de manera más frecuente por *G. soricina*, mientras que las bombacáceas y leguminosas son mas frecuentes en *L. yerbabuenae*.

Durante este estudio se encontró que la familia Convolvulaceae constituye un recurso fundamental para estas dos especies de nectarívoros en el valle de Autlán, encontrando en total diez especies de esta familia en las excretas y pelo de *L. yerbabuenae* y ocho en las muestras de *G. soricina*. El néctar y el polen de las especies de esta familia, en especial *Ipomoea arborescens*, fueron ampliamente consumidos durante siete meses del año por ambas especies. Debido esto podemos inferir que estas plantas constituyen un recurso de importancia en calidad y cantidad para las poblaciones de nectarívoros en esta región.

6.3 Diversidad de recursos alimenticios incluidos en la dieta de las especies de murciélagos nectarívoros

En las tres especies de murciélagos nectarívoros, el polen fue el contenido que se presentó en mayor porcentaje en las muestras de heces. Los frutos también constituyeron una parte importante de la dieta en algunos meses, y aunque se registraron pocas semillas, la presencia de pulpa de frutos indica que su consumo es regular. El consumo de insectos fue constante en las tres especies, sobre todo para *L. yerbabuenae*.

En el valle de Autlán, *L. yerbabuenae* incluyó más insectos que frutos en su dieta. El consumo de insectos ocurre durante todo el año, mientras que el consumo de frutos se da en mayor proporción durante las lluvias; sin embargo, cabe recordar que durante este periodo este murciélago está prácticamente ausente.

En Tehuacán *L. yerbabuenae* incluyó más frutos que insectos en su dieta; el consumo de frutos se registró durante todo el estudio. *Choeronycteris mexicana*, también incluyó mayor porcentaje de frutos que de insectos en su dieta, y para ambos recursos el consumo se dio poco antes y durante el periodo de lluvias.

Glossophaga soricina parece ser más selectivo que las otras especies más especialistas. Presenta mayor consumo de frutos, principalmente al final del periodo seco y principios de lluvia; después en ese periodo el consumo de insectos aumenta, y durante el periodo post-lluvias el consumo de frutos e insectos disminuye drásticamente.

6.4 Contribución relativa de las fuentes de carbono en la dieta de murciélagos nectarívoros

El análisis de composición isotópica del carbono, así como su variación en el tiempo, demuestra que existen diferencias en el consumo entre localidades, especies, y entre sexos por especie. En general, los valores obtenidos para conocer la contribución relativa de fuentes de alimento MAC en el valle de Tehuacán reflejan que *L. yerbabuenae* y *C. mexicana* presentan dietas mixtas MAC/C3; Sin embargo, los machos presentan valores más cercanos a plantas MAC (cactáceas y agaváceas), mientras que las hembras tienen valores cercanos a plantas C3. Esto pudiera estar relacionado con que los sexos tengan distintas demandas de recursos energéticos y nutricionales, o con procesos de migración diferenciada entre machos y hembras. El incremento en el consumo de plantas con rutas fotosintéticas MAC por parte de las hembras de las dos especies, registrado al final de la temporada seca y principios de lluvias, probablemente está relacionado con la fructificación de las cactáceas.

En el valle de Autlán, las dos especies analizadas presentaron porcentajes de contribución relativa menores a los de Tehuacán, lo que indica que ambas especies presentan dietas mixtas MAC/C3, pero con consumo preferente de plantas con ruta fotosintética C3. *G. soricina* presenta hábitos generalistas; esta especie siempre presentó un consumo preferente por plantas C3. Probablemente esta especie se puede considerar con un especialista en el consumo de plantas con rutas fotosintéticas C3; su mayor porcentaje de plantas MAC se dio durante la temporada seca, coincidiendo con la temporada de floración de las cactáceas. Los valores más altos de porcentaje de contribución relativa de plantas MAC en *L. yerbabuenae* también se registraron durante la temporada seca e inicio de las lluvias, lo cual coincide tanto con la floración como la fructificación de cactáceas en la zona. Durante el periodo posterior a lluvias, la contribución relativa que predominó fue de plantas C3, coincidiendo con la floración de Convolvuláceas y Bombacáceas. En conclusión, *L. yerbabuenae* y *G. soricina* presentan hábitos generalistas y dietas mixtas en el valle de Autlán.

LITERATURA CITADA

- Allen-Wardell, G., P. Bernhardt, R. Bitner, A. Burquez, S. Buchmann, J. Cane, P.A. Cox, V. Dalton, P. Feinsinger, M. Ingram, D. Inouye, C.E Jones, K. Kennedy, P. Kevan, H. Koopowitz, R. Medellin, S. Medellin-Morales, y G. P. Nabhan. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. Conservation Biology 12 (1): 8-17.
- Álvarez, J., M. R. Willig, J. K. Jones Jr., y W. D. Webster. 1991. *Glossophaga soricina*. Mammalian Species 379:1–7.
- Álvarez, T. y L. González-Quintero. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 18:137-165.
- Álvarez, T., S. T. Álvarez C. y J. C. López V. 1994. Claves para murciélagos mexicanos. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas., I. P. N. Co-Edición No. 2. 65 pp.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y T. Álvarez. 1991. Los murciélagos de Chiapas. Instituto Politécnico Nacional. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. México, D. F. 211 pp.
- Anthony, E. L. P. 1988. Age determination in bats. Pp. 47-57. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution. U.S.A. 533 pp.
- Arita, H. T. 1993. Rarity in Neotropical bats: correlations with taxonomy, diet, and body mass. Ecological Applications 3:506-517.
- Arita, H. T. y C. Martínez del Río. 1990. Interacciones flor-murciélago, un enfoque zoocéntrico. Public. Esp. 4 UNAM. 1-35
- Arita, H. T. y J. Ortega. 1998. The Middle-American bat fauna: conservation in the Neotropical-Nearctic border. Pp. 295-308. En: Bat biology and conservation (T. H. Kunz y P. A. Racey, eds.). Smithsonian Institution Press.
- Arita, H. T. y K. Santos del Prado. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. Journal of Mammalogy 80(1):31-41.
- Arita, H. T. y S. R. Humphrey. 1988. Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae). Acta Zoológica Mexicana, nueva serie 29:1-60.
- Arizmendi, M. C., A. Valiente, A. Rojas-M. y P. Dávila. 2002. Columnar cacti and the diets of nectar feeding bats. Pp. 264-282. En: Columnar cacti and their mutualists. Evolution, ecology and conservation (T.H. Fleming y A. Valiente, eds.). University of Arizona Press, Tucson.
- Arroyo-Cabrales, J., R. R. Hollander y J. K. Jones. 1987. *Choeronycteris mexicana*. Mammalian Species 291:1-5.
- Ayala, S. C. y A. D' Alessandro. 1973. Insect feeding behaviour of some Colombian fruitseating bats. Journal of Mammalogy 54: 266-267.
- Balvanera, P., A. Islas, E. Aguirre y S. Quilas. 2000. Las selvas secas. Ciencias 57:19-24.
- Bearhop, S., C. E. Adams, S. Waldron, R. A. Fuller, y H.Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. J Anim Ecol 73: 1007–12.
- Beattie, A. J. 1971. A technique for the study of insect-borne pollen. Pan-Pacific Entomologist 47:82.
- Bell, C. G. 1990. Birds and mammals on an insect diet: a primer on diet composition analysis in relation to ecological energetics. Studies on Avian Biology 13: 416-422

- Ben-David, M. R., W. Flynn y D. M. Schell. 1997. Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from isotope stable analysis. Oecologia 111:280-291.
- Bullock, S., E. Medina y H. Mooney (eds). 1995. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Caballero-Martínez, L. A., I. Rivas y L. Aguilera. 2009. Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Ixtapan del Oro, Estado de México. Acta Zoológica Mexicana (n.s) 25(1): 161-175.
- Campbell, D. R., N. M. Waser y E. J. Meléndez-Ackerman. 1997. Analyzing pollinator-mediated selection in a plant hybrid zone: hummingbird visitation patterns on three spatial scales. Am. Nat. 149: 295–315.
- Casas A, A Valiente-Banuet, A Rojas-Martínez y P Dávila. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus Stenocereus stellatus in central Mexico. American Journal of Botany 86: 534-542.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical deciduous forests. Pp. 195-220. En: Seasonally Dry Tropical Forests (Bullock, S., E. Medina y H. Mooney, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Ceballos, G. y A. García. 1995. Conserving neotropical biodiversity: the role of dry forest in México. Conservation Biology 9:1349-1356.
- 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(4):1220-1230.
- Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats, *Leptonycteris sanborni*, family Phyllostomidae. Anales del Instituto de Biología UNAM. Ser Zool. 62 (2):181-202.
- COPLADE. 1996. www.jalisco.gob.mx/organismos/coplade/regional/index.html
- Craig H. 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. Geochimica et Cosmochimica Acta 12, 133–149.
- Cryan P. M. 2003. Seasonal distribution of migratory tree bats (*Lasiurus* and *Lasionycteris*) in North America. Journal of Mammalogy 84(2):579–593.
- Cuevas, R., N. M. Nuñez L., L. Guzmán H. y F. J. Santana M. 1998. El bosque tropical caducifolio en la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. Boletín IBUG 5 (1-3):445-491.
- Cunniingham, S. A. 1995. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Asteraceae): floral hervibory, pollen availability and visitation by pollinating bats. American Journal of Botany 82: 1527-1536.
- Dávila-Aranda, P., J. L. Villaseñor-Ríos, R. Medina-Lemos, A. Ramírez-Roa, A. Salinas-Tovar, J. Sánchez-Ken y P. Tenorio-Lezama. 1993, Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Listado Florístico de México 10, 195 p.
- Dawson, T. E., S. Mambelli, A. H. Plamboeck, P. H. Templer y K. P. Tu. 2002. Stable isotopes in plant ecology. Annual Review of Ecology and Systematics 33:507–559.
- Dobat, K. 1985. Blüten and Fledermäuse (Chiropterophile). Kramer Verlag, Frankfurt, Germany.
- Donald, W. T. 1988. Analysis of diets of plant-visiting bats. Pp. 211-220. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution. U.S.A. 533 pp.
- Erdtman, G., 1943. An introduction to pollen analysis. The Ronald Press. Co., New York, 239 pp.

- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Tercera edición. Pergamon Press, Oxford, United Kingdom. 244 pp.
- Farquhar, G. D., J. R. Ehleringer y K. T. Hubick. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 40:503–537.
- Fenton, B. M. y T. H. Kunz. 1977. Movements and behavior. Special Publication The Museum Texas Tech University 13: 351-364.
- Fleming, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. En: Ecology of Bats (T. Kunz, ed). Plenum Press. New York.
- Fleming, T. H. 1988. The short-tailed fruit bat. A study in plant-animal interactions. Wildlife Behavior and Ecology Series. Chicago University Press. Chicago, EUA. 365 pp.
- Fleming, T. H. 1995. The use of stable isotopes to study the diets of plant-visiting bats. Symposia of the Zoological Society of London. 67:99-110.
- Fleming, T. H. y J. Nassar. 2002. Population Biology of the Lesser Long-Nosed Bat *Leptonycteris curasoae in* Mexico and Northern South America. Pp. 284-305. En: Columnar cacti and their mutualists. Evolution, ecology, and conservation. (T. H. Fleming y A. Valiente-Banuet, eds.). The University of Arizona Press. U.S.A. 371 pp.
- Fleming, T. H. y P. Eby. 2003. Ecology of bat migration. Pp. 156-208. En: Bat ecology (T. H. Kunz y M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press.
- Fleming, T. H., E. T. Hooper y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. Ecology 53: 555-569.
- Fleming, T. H., R. A. Nuñez y L. S. L. Stemberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. Oecologia 94:72-75.
- Freeman, P. W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. Biological Journal of the Linnean Society 56: 439–463.
- Galindo, G. C., A. Sánchez Q., R. H. Quijano y L. G. Herrera M. 2004. Population dynamics of resident colony of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Central Mexico. Biotropica 36(3): 382-391.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350. En: Biology of Bats of the New World family Phyllostomidae, Part II (R. Baker, J. Jones y D. Carter, eds). Speciat Publications, The Museum of Texas Tech University.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350. En: Biology of Bats of the New World family Phyllostomidae, Part II (R. Baker, J. Jones y D. Carter, eds). Speciat Publications, The Museum of Texas Tech University.
- Godínez-Alvarez, H. y Valiente-Banuet, A. 2000. Fruit-Feeding behavior of the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds. Biotropica. 32(3):552-556.
- Gómez, J. M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. Revista Chilena de Historia Natural 75:105-116.
- González G. A. 2005. Biología Reproductiva y Genética de Poblaciones de *Agave garciae-mendozae*. Tesis de Licenciatura. UNAM. 89 pp.
- Grant V. y K. A. Grant. 1979. The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. Plant Systematics and Evolution 133: 29-37.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America, John Wiley & Sons, Inc New Cork. 2 ed. 1981+90 pp.
- Handley C.O. Jr. 1988. Specimen preparation. Pp.437-457. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution. U.S.A. 533 pp.

- Heithaus, E. R., T. H. Fleming y P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. Ecology 56:841–854.
- Heithaus, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. Pp. 327-367. En: Ecology of Bats (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press. New York.
- Herrera, C. M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. Pp. 65-87. En: Floral biology (D. G. Lloyd y S. C. H. Barrett, eds). Chapman and Hall, New York, New York.
- Herrera, L. G., E. Gutiérrez, K. A. Hobson, B. Altube, W. G. Díaz y V. Sánchez-Cordero. 2002. Sources of assimilated protein in five species of New World frugivorous bats. Oecologia 133: 280-287.
- Herrera, L. G., K. A. Hobson, D. Estrada, A. Manzo, G. Mendez y V. Sánchez-Cordero. 2001. The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: evaluating the use of stable isotope models. Biotropica 33:520-528.
- Herrera, L. G., T. H. Fleming y J. S. Findley. 1993. Geographic variation in carbon composition of the pallid bat, *Antrozous pallidus*, and its dietary implications. Journal of Mammalogy 74: 601-606.
- Hobson, K. A. y H. E. Welch. 1992. Determination of trophic relationships within a high Artic marine food web using δ13C and δ15N analyses. Marine Ecology Progress Series 84:9-18.
- Howell, D. J. 1972. Physilogical adaptations in the syndrome of chiropterophily with emphasis on the bat *Leptonycteris*. Ph. D. dissertation. University of Arizona. Tucson. 217 pp.
- Howell, D. J. 1974a. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. Comp. Biochem. Physiol. 48A: 263-276.
- Howell, D. J. 1974b. Acoustic behavior and feeding in glossophagine bats. Journal of Mammalogy 55:293-308.
- Howell, D. J. 1977. Time sharing and body partitioning in bat-plant pollination systems. Nature 270:509-510.
- Howell, D. J. y N. Hodgkin. 1976. Feeding adaptations in the hairs and tongues of nectar feeding bats. J. Morph. 48: 329-336.
- Ibarra-Cerdeña, C., L. I. Iñiguez-Dávalos y V. Sánchez-Cordero. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of México. American Journal of Botany 92(3): 503-509.
- IEF (Instituto de Estudios del Federalismo). 1999. Jalisco y sus municipios. Tomo 1. México. 260pp.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biósfera Sierra de Manantlán. Instituto Nacional de Ecología. México. 201 pp.
- Iñiguez Dávalos L.I. 1993. Patrones ecológicos de la comunidad de murciélagos de la Sierra de Manantlán, Jalisco. En: Avances en el estudio de los mamíferos de México (editado por Medellín R. & Ceballos G.), pp. 355-370. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Publicaciones especiales, Vol. 1. México, D.F.
- Iñiguez-Dávalos, L. I. 1987. Los quirópteros de la Sierra de Manantlán: Determinación de especies y su distribución altitudinal. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad de Guadalajara. 93 pp.
- Johnson, S. D. y K. E. Steiner. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. Trends in Ecology and Evolution 15: 140-143.
- Kelly, J.F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. Canadian Journal of Zoology 78: 1–27.
- Koopman, K. F. 1981. The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. Annals of the Missouri Botanical Garden 68:352-369.

- Korschgen, L. J. 1987. Procedimientos para el análisis de los hábitos alimentarios. Pp. 119-134. En: Manual de técnicas de gestión de vida silvestre. 4a ed. WWF. 703 pp.
- Kunz, T. H. y A. Kurta. 1988. Capture methods and holding devices. Pp. 1-29. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution. U.S.A. 533 pp.
- Lobo, J. A., M. Quesada, K. E. Stoner, E. J. Fuchs, Y. Herrerías-Diego, J. Rojas y G. Saborío. 2003. Factors affecting phenological patterns of Bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. American Journal of Botany 90(7):1054-1063.
- López-Galindo, F., D. Muñoz-Iniestra, M. Hernández-Moreno, A. Soler-Aburto, M. del C. Castillo-López e I. Hernández-Arzate. 2003. Análisis integral de la toposecuencia y su influencia en la distribución de la vegetación y la degradación del suelo en la Subcuenca de Zapotitlán Salinas, Puebla. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. Tomo LVI. 1:19-41.
- López-Vieyra, M. y L. E. Rivera-Cervantes. 1998. Abundancia estacional de los coleópteros Melolonthidae (Insecta: Lamellicornia), asociados a un bosque mesófilo de montaña en la Estación Científica Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Pp: 61-70. En: Avances en el estudio de la diversidad, importancia y manejo de los coleópteros edafícolas americanos. (M. A. Morón y A. Aragón, eds.). Pub. Especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y la Soc. Mex. Entomol. A. C. Puebla, México.
- Martínez Rivera, L. M., P. Gerritsen, J. J. Rosales Adame, A. Moreno, S. Contreras, A. Solís, L. E. Rivera, O. Cárdenas, L. I. Iñiguez, R. Cuevas, C. Palomera, E. García, A. Aguirre y J. L. Olguín. 2007. Implicaciones socioambientales de la expansión del cultivo de agave azul en el municipio de Tonaya, Jalisco. En: Agaves de importancia económica en México (P. Colunga-GarcíaMarín *et al.*, eds.). CICY Academia Mexicana de Ciencias, A.C.
- Mattson, W. J. 1980. Herbivory in relation to nitrogen content. Annu. Rev. Ecol. Syst. 11: 119-161.
- Medellín, R. A. y O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats in Chiapas, Mexico. Biotropica 31:432-441
- Medellín, R. A., H. Arita y O. Sánchez. 1997. Identificación de los murciélagos de México: Clave de campo. CONABIO. México. 83 pp.
- Molina-Freaner F. y L. E. Eguiarte. 2003. The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from northwestern Mexico: contrasting roles of bats as pollinators. American Journal of Botany 90:1016-1024.
- Morales-Garza, M. R., M. del C. Arizmendi, J. E. Camposa, M. Martínez-Garcia, A. Valiente-Banuet. 2007. Evidences on the migratory movements of the nectar-feedingbat *Leptonycteris curasoae* in Mexico using random amplified polymorphic DNA (RAPD). Journal of Arid Environments. 68(2): 248-259.
- Moreno-Valdez, A., R. L. Honeycutt, y W. E. Grant. 2004. Colony dynamics of *Leptonycteris nivalis* (mexican long-nosed bat) related to flowering Agave in Northern Mexico. Journal of Mammalogy 85(3):453-459.
- Moreno-Valdez, A., W. E. Grant y R. L. Honeycutt. 2000. A simulation model of Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) migration. Ecological Modeling 134:117-127.
- Morrison, D. W. 1980. Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. Journal of Mammalogy 61:20-29.
- Morton, J. 1979. Guts. University Park Press.
- Morton, P. A. 1989. Murciélagos tropicales americanos. Ed. Fondo Mundial para la Naturaleza, (WWF). E. U.A. 48 pp.

- Muchala, N. y P. Jarrín-V. 2002. Flower visitation by bats in cloud forests of Western Ecuador. Biotropica 34: 387–395.
- Nassar, J. M., H. Beck, L. Da Silva, L. Sternberg y T. H. Fleming. 2003. Dependence on cacti and agaves in nectar-feeding bats from Venezuela arid zones. Journal of Mammalogy 84(1):106-116.
- Ortega, J. y H. T. Arita. 2005. Estructura social y movimientos de los murciélagos zapoteros (*Artibeus jamaicensis*) en un ambiente poligínico. Pp. 363-374. En Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa (R. A. Medellín y V. Sánchez Cordero, eds.). Instituto de Biología-Instituto de Ecología, UNAM
- Paredes-Flores, M. 2001.Contribución al estudio etnobotánico de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, México, D. F. 104 p.
- Peñalba, M. C., F. Molina-Freaner y L. Larios-Rodríguez. 2005. Resource availability, population dynamics and diet of the nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* in Guaymas, Sonora, Mexico. Biodiversity and Conservation 15(9):3017-3034.
- Pérez, G. E., J. E. Schondube, y C. Martínez del Rio. 2008. Isótopos estables en Ornitología: Una introducción breve. Ornitologia Neotropical. 19(Suppl.): 95–112.
- Peterson B. J. y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. Annual Review on Ecology and Systematic 18:293-320.
- Racey, P. A. 1988. Reproductive assessment in Bats. Pp.31-45. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution. U.S.A. 533 pp.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. Act. Zool. Mex. 21(1):21-82
- Reid, F. 1997. A field Guide to the mammals of Central America and southeast México. Oxford University Press. EEUU. 334 pp.
- Riechers-Perez, A., M. Martínez-Cornel y R. Vidal-López. 2003. Consumo de polen de una colonia de maternidad de *Leptonycteris curasoe yerbabuenae* en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Anales del Instituto de Biología. UNAM. Serie Zoología 74(1):43-66.
- Rivas-Pava, P., P.Sánchez-Palomino, y A. Cadena. 1996. Estructura trófica de la comunidad de quirópteros en bosques de galería de la serranía de La Macarena (Meta-Colombia). Contributions in Mammalogy: A memorial volume Honoring Dr. J. Knox Jones, Jr. Texas Press Tech. Pp.237-248.
- Robbins, C. T. 1993. Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, San Diego. Pp.352
- Rocha, M., A. Valera y L. E. Eguiarte. 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave littea* (Agavaceae) species in central Mexico. American Journal of Botany 92:1330-1341.
- Rojas A. y M. Salinas. 2002. Frutas de cactáceas columnares consumidas por el murciélago *Leptonycteris curasoae* en el valle de Tehuacán, México. Investigación Universitaria Multidisciplinaria 1:21-30.
- Rojas-Martínez, A., A. Valiente, M. C. Arizmendi, A. Alcantara y H. Arita. 1999. Seasonal distribution of the Long-nosed bat *Leptonycteris curasoae* in North America: Does a generalized migration pattern really exist? J. Biogeography 26:1065-1077.
- Russell Cole F. y Don E. Wilson. 2006 *Leptonycteris yerbabuenae*. Mammalian Species. No. 797, pp.1-7 American Society of Mammalogists.
- Santos, M. y H. T. Arita. 2002. Priority areas for the conservation of New World nectar-feeding bats. Pp. 342-363. En: Columnar cacti and their mutualists. Evolution, ecology, and conservation. (T. H. Fleming y A. Valiente-Banuet, eds.). The University of Arizona Press. U.S.A. 371 pp.
- Sazima, I. 1976. Observation on the feeding habits of phyllostomid bats (*Carollia*, *Anoura* and *Vampyrops*) in Southeastern Brazil. Journal of Mammalogy 57:381-382.

- Silva-Montellano, A., y L. E Eguiarte. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of Agave lechuguilla (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitors, and fecundity, American Journal of Botany. 90:377-387.
- Solmsen, E. H. 1998. New World nectar–feeding bats: biology, morphology and craniometric approach to systematics. Bonner Zoologische Monographien 44: 1–118.
- Soriano, P. J. y A. Ruiz. 2002. The role of bats and birds in the reproduction of columnar cacti in the Northern Andes. Pp. 241–263. In: T. Fleming & A. Valiente–Banuet (eds) Columnar cacti and their mutualists. The University of Arizona Press. Tucson.
- Sosa, M. 1991. Relaciones ecológicas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en el bolsón árido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. Tesis de Licenciatura. Universidad de Los Andes, Mérida. 106 p.
- Sosa, M. y P. Soriano. 1993. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). Rev. Biol. Trop. 41:529-532.
- Stanley R. G, Linskens H. F. 1974 Pollen: biology, biochemistry, management. Springer-Verlag. 307p. New York, USA.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 1: 307–326.
- Stoner, K. E. 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. En: Historia natural del bosque caducifolio de Chamela (F.A. Noguera, M. Quesada, J. Vega, y A. García-Aldrete, eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Stoner, K. E., K. A. O. Salazar, R. C. R. Fernández y M. Quesada. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. Biodiversity and Conservation 12:357-373.
- Thomas, D. W. 1984. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. Physiol Zool 57: 457-467.
- Thomas, D. W. 1988. Analysis of diets of plant-visiting bats. Pp. 211-220. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution. U.S.A. 533 pp.
- Tieszen, L. L. y T. W. Boutton. 1989. Stable carbon isotopes in terrestrial ecosystem research. Pp. 166-195. En: Carbon isotopes in ecological research (P. W. Rundell, J. R. Ehleringer y K. A. Nagy, eds.). Springer-Verlag, New York.
- Torres, C. K. y A. Rojas–Martínez. 2001. Descripción histológica estacional del epitelio seminífero de *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). Imagen. Universidad Simón Bolívar 54:18–25.
- Tuttle M. D. 1997. The World of Bats. University of Texas Press Pp. 5-16.
- Valiente-Banuet A., A Rojas-Martínez, M. C Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, central Mexico. American Journal of Botany. 84: 452-455.
- Valiente-Banuet, A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. Revista Chilena de Historia Natural 75: 99-104.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M. C. Arizmendi, J. L. Villaseñor, J. Ortega y J. A. Soriano. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán. Boletín de la Sociedad Botánica de México 67:25-74.
- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. Journal of Tropical Ecology. 12:103-119.

- Vázquez G., J. A., R. Cuevas G., T. S. Cochrane, H. H. Iltis, F. J. Santana M. y L. Guzmán H. 1995. Flora de Manantlán. SIDA Botanical Miscellany 13:312 pp.
- Voigt, C., Katja, R., Michener, R. y Speakman, J. 2008. Nutrient routing in omnivorous animals tracked by stable carbon isotopes in tissue and exhaled breath. Oecologia 157:31–40.
- von Helversen, O. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. Pp. 41–59. En: Animal–plant interactions in tropical environments (W. Barthlott, C. M. Naumann, K. Schmidt-Loske y K. L. Schuchmann, eds). Bonn: Museum Koenig.
- von Helversen, O. y H. U. Reyer. 1984. Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. Oecologia 63: 178-184.
- Welch, K. C. Jr, B. H. Bakken, B. Martínez del Rio, R. K. Suarez. 2006. Hummingbirds fuel hovering flight with newly ingested sugar. Physiol Biochem Zool 79:1082–1087.
- Whitaker, J. O. 1988. Food habits analysis in insectivorous bats. Pp. 171-189. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution. U.S.A. 533 pp.
- Wilkinson, G. S. y T. H. Fleming 1996. Migration and evolution of lesser long-nosed bat *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitocondrial DNA. Molecular Ecology 5:329-339.
- Wilson, D.E. 1979. Reproductive patterns. Pp. 317-378. En: Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part III (R. J. Baker, J. K. Jones Jr. y D. C. Carter, eds.). Special Publications The Museum Texas Tech University 16: 441 pp.
- York, H. A., y S. A. Billings. 2009. Stable-Isotope analysis of diets of Short-Tailed fruit bats (Chiroptera: Phyllostomidae: Carollia). Journal of Mammalogy, 90(6):1469–1477.
- Zortéa, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. Brazilian Journal of Biology 63: 159–168.