

Abundancia estacional de los murciélagos herbívoros y disponibilidad de los recursos quiropterófilos en dos tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México

Cristian Cornejo-Latorre¹, Alberto E. Rojas-Martínez, Melany Aguilar-López y Luis Gabriel Juárez-Castillo

Abstract

We give information on the seasonal abundance of herbivorous bats and their plant food resources in Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Two types of vegetation were studied: crasicaule shrub of *Isolatocereus dumortieri* and tropical deciduous forest. We identified eight species of herbivorous bats that inhabit the Barranca de Metztitlán. Three species of nectar-feeding bats (*Leptonycteris yerbabuena*, *Choeronycteris mexicana*, *Glossophaga soricina*) and one frugivore (*Sturnira ludovici*) were common in the crasicaule scrub and tropical deciduous forest. Four frugivores (*Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. aztecus* and *Sturnira lilium*) were associated only with tropical deciduous forest. At landscape level, we have identified 28 species of chiropterophilous plants that provide food (flowers and fruits) for bats throughout the year. Annually the greatest abundance of bats coincided with the highest chiropterophilous resources abundance. And at local level, we found a positive and significant relationship between the abundance of the pollinator's bats and the productivity of flowers from the giant cacti *Isolatocereus dumortieri*.

Key words: bats, biosphere reserve, chiropterological resources, fluctuation, Hidalgo, Metztitlán.

Resumen

Se presenta información sobre la abundancia estacional de los murciélagos herbívoros y sus recursos alimenticios en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Se estudiaron dos tipos de vegetación: matorral crasicaule de la cactácea columnar *Isolatocereus dumortieri* y el bosque tropical caducifolio. Se identificaron ocho especies de murciélagos herbívoros que habitan la Barranca de Metztitlán. Tres especies

¹Laboratorio de Ecología de Poblaciones. Centro de Investigaciones Biológicas. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo km. 4.5 s/n, Ciudad Universitaria, Mineral de la Reforma, Hidalgo, CP 42184.
E-mail: crisclat_ale@yahoo.com.mx (CCL), arojasmartinez@yahoo.com.mx (AERM), melanyloag@yahoo.com.mx (MAL), juarezcas@yahoo.com.mx (LGJC)

nectarívoras (*Leptonycteris yerbabuena*, *Choeronycteris mexicana*, *Glossophaga soricina*) y una frugívora (*Sturnira ludovici*) fueron las más comunes en los matorrales crasicaules y los bosques tropicales caducifolios. Cuatro frugívoras (*Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. aztecus* y *Sturnira lilium*) se encontraron asociadas únicamente al bosque tropical caducifolio. A nivel paisaje, fueron identificadas 28 especies de plantas quiropterófilas que proporcionan alimento (flores y/o frutos) a los murciélagos todo el año. La mayor abundancia de murciélagos coincidió con la mayor disponibilidad de recursos quiropterófilos. A nivel local, se encontró una relación positiva y significativa entre la abundancia de murciélagos polinizadores y la productividad de flores de *I. dumortieri*.

Palabras clave: fluctuación, Hidalgo, Metztitlán, murciélagos, recursos quiropterófilos, Reserva de la Biosfera.

Introducción

Las interacciones entre los murciélagos herbívoros (*i.e.* que se alimentan de néctar, polen, frutas y/u otros tejidos florales) y las plantas que consumen son muy importantes para la regeneración, el mantenimiento, la diversificación y la estabilidad de la vegetación de diferentes ecosistemas (Heithaus 1982; Fleming y Sosa 1994; Valiente-Banuet *et al.* 1996; Stoner *et al.* 2003). La calidad, la cantidad y la diversidad de los recursos alimenticios que proporcionan las plantas a los murciélagos, afectan directamente su riqueza biológica y su abundancia a nivel regional y local (Fleming 1982). Este tipo de interacciones han sido ampliamente estudiadas y documentadas en ambientes tropicales húmedos y recientemente también en las zonas áridas y semiáridas de México (Valiente-Banuet *et al.* 1996; Fleming y Valiente-Banuet 2002). En estos ambientes, los murciélagos son polinizadores específicos y dispersores legítimos de varias especies de agaves, cactáceas columnares y árboles tropicales (Valiente-Banuet *et al.* 1996; Fleming y Valiente-Banuet 2002; Stoner *et al.* 2003; Rocha *et al.* 2005).

La Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (RBBM) es la más importante del estado de Hidalgo (con una extensión de 96 km²) y protege principalmente ecosistemas semiáridos dominados fisiológicamente y estructuralmente por cactáceas columnares (*Isolatocereus dumortieri*, *Stenocereus marginatus*, *Cephalocereus senilis*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Neobuxbaumia polylopha*) y agaves (*Agave celsi*, *A. hidalguensis*, *A. xylonacantha*, *A. striata*, *A. lechiguilla*, *A. salmiana*, entre otras; CONANP 2003; Rocha *et al.* 2005). En la RBBM se ha comprobado que los murciélagos nectarívoros interactúan de manera importante con los agaves, los cuales producen floraciones masivas que atraen a los polinizadores y tienen un efecto substancialmente positivo sobre el éxito reproductivo de estas plantas (Rocha *et al.* 2005). Sin embargo, aún se desconoce de manera general, cuales son las especies de murciélagos herbívoros que interactúan con otras plantas quiropterófilas y cuál es la relación espacio-temporal entre los murciélagos herbívoros y las plantas que les proporcionan alimento. Esta información es importante porque las variaciones espacio-temporales de los recursos alimenticios afectan a los murciélagos, tanto a nivel individual como poblacional (Fleming 2005). Un factor importante que afecta el comportamiento de forrajeo de los murciélagos dentro de un área es la estacionalidad de la zona, debido a que influye en la abundancia y distribución

de estos animales (Tschapka 2004). Por lo tanto, los cambios en la fenología floral de las plantas determinan las fluctuaciones poblacionales y pueden inducir cambios en la dieta de los murciélagos herbívoros (Fleming 1982; Tschapka 2004, 2005). Al mismo tiempo, la polinización y dispersión de semillas por murciélagos es esencial para el flujo genético dentro y entre las poblaciones de plantas, en especial para aquellas que se encuentran amenazadas como *Cephalocereus senilis* y *Agave peacocki* (SEMARNAT 2010; CONANP 2003) y es también un prerequisite para que se lleven a cabo los procesos de reforestación en las comunidades vegetales (Tschapka 2004).

El presente estudio tiene como propósito determinar la fluctuación de la abundancia de los murciélagos herbívoros de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (RBBM), con relación a los recursos florales y frutales que ofrecen los matorrales crasicauales y el bosque tropical caducifolio a lo largo del año.

Material y métodos

Área de estudio

La RBBM se localiza en la región centro-este del estado de Hidalgo (19.5977, 21.4166 N y -97.9575, -99.8641 O). Tiene una variación altitudinal de 1000 a 2300 msnm y una superficie de 96,043 ha (CONANP 2003). Se trata de una zona semiárida con topografía accidentada, la cual se encuentra relacionada históricamente con el desierto Chihuahuense y representa la porción más intertropical de este sistema (Axelrod 1983). La vegetación en la reserva es diversa (matorral crasicauale, matorral submontano, bosque tropical caducifolio, bosque templado, pastizal y vegetación riparia; CONANP 2003), y los tipos de vegetación que ocupan la mayor extensión dentro de la misma son el matorral crasicauale de *Isolatocereus dumortieri* (con 41.51%) y los bosques tropicales caducifolios (con 3.4%; CONANP 2003). Estos tipos de vegetación han sido señalados como importantes para el mantenimiento de los murciélagos herbívoros en otras regiones semiáridas de México (Rojas-Martínez et al. 1999; Stoner 2002; Peñalba et al. 2006).

El matorral crasicauale en la reserva de Metztitlán se caracteriza por la dominancia fisonómica de las cactáceas gigantes: *Isolatocereus dumortieri*, *Cephalocereus senilis*, *Neobuxbaumia polylopha*, *Stenocereus marginatus* y *Myrtillocactus geometrizans*; además están presentes las especies: *Yucca filifera*, *Prosopis laevigata*, *Plumeria rubra*, *Karwinskia humboldtiana*, *Celtis pallida*, *Senna pringlei*, *Bursera schaffneri* y *Acacia subangulata*. Sobre las laderas escarpadas se pueden observar diferentes agregaciones de los agaves: *Agave celsi*, *A. filifera*, *A. gransdentata*, *A. hidalguensis*, *A. kerchovei*, *A. lechuguilla*, *A. macroacanta* y *A. xylonacantha* (CONANP 2003).

El bosque tropical caducifolio se caracteriza por presentar árboles de baja altura, con un promedio de 8 a 12 m. Los árboles suelen estar muy ramificados y tienen las copas más anchas que altas. El carácter fenológico estacional es muy acentuado en este bosque. En el estrato arbóreo se presentan las especies *Bursera morelensis*, la cual predomina en este bosque dentro de la RBBM, acompañada de *Prosopis leviagata*, en la parte baja de los cerros; también están presentes especies como *Opuntia* sp., *Myrtillocactus geometrizans*, *Isolatocereus dumortieri*, *Cephalocereus senilis*, *Colubrina ehrenbergii*, *Pseudosmodingium andrieuxii* y *Acacia subangulata* (CONANP 2003).

Trabajo de campo

Se realizaron 12 salidas cada 45 días aproximadamente, durante dos años (abril de 2003 a marzo de 2005). Se muestrearon dos tipos predominantes de vegetación; el matorral crasicaule en Jilotla, Chilaco y Almolón, y el bosque tropical caducifolio en Aguacatitla y San Pablo Tetlapayac (Fig. 1). En cada localidad se instalaron cuatro redes de niebla entre la vegetación a nivel de suelo (dos de 18 m, una de 9 m y una de 6 m de largo; equivalentes a 51 m/red), durante dos noches consecutivas y permanecieron abiertas desde las 1900 h hasta las 0600 h, y fueron revisadas al menos cada 30 minutos.

Los murciélagos capturados fueron identificados a nivel de especie (Medellín *et al.* 1997), agrupados por estación del año, localidad y por tipo de vegetación (matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio).

La información obtenida fue analizada considerando el esfuerzo de captura y el número total de murciélagos en cada tipo de vegetación ([individuos/metros red* horas de muestreo] * 1000; Medellín 1993), expresado como la abundancia relativa de cada especie.

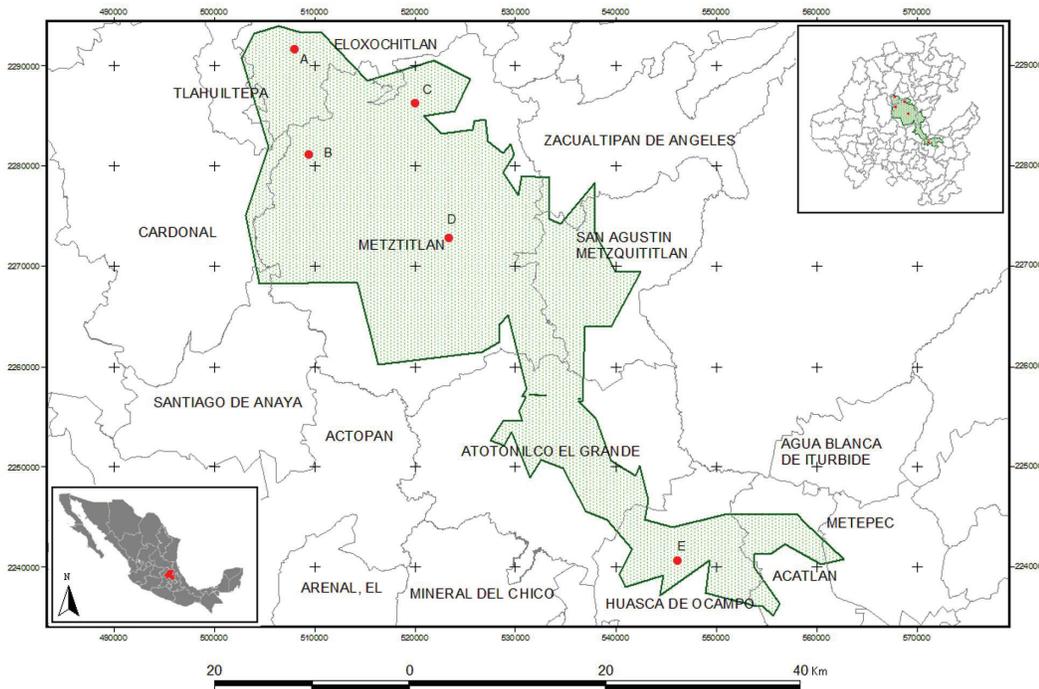


Figura 1. Ubicación de las localidades de trabajo en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Con un punto rojo se señalan las localidades de colecta. A) Almolón, B) San Pablo Tetlapayac, C) Chilaco, D) Jilotla y E) Aguacatitla.

Productividad de flores y frutos y abundancia de murciélagos

Las flores y los frutos son recursos efímeros en el espacio y en el tiempo, por lo que los murciélagos que se alimentan de ellos responden a su abundancia a nivel geográfico y estacional buscando activamente estos recursos (Fleming 1982). Si lo anterior es correcto, a nivel local la abundancia de recursos florales debe estar directamente relacionada con el número de capturas de murciélagos que se están alimentando en el lugar.

Para analizar si la abundancia de recursos a nivel regional determina el número de especies y la abundancia de murciélagos durante el año, se analizó la lista florística de la reserva (CONANP 2003; Rocha *et al.* 2005). Se determinaron las especies vegetales

que han sido citadas previamente como productoras de recursos quiropterófilos (flores polinizadas por murciélagos) o quiropterocóricos (fruta consumida por murciélagos) descritos para la alimentación de los murciélagos herbívoros (*sensu* Van der Pijl 1982; Valiente-Banuet et al. 1996; Rojas-Martínez et al. 1999; Rojas-Martínez et al. 2004) y se verificó su presencia (flores y/o frutos) en las localidades muestreadas. Adicionalmente, cada mes se registró la floración y/o fructificación observada en el campo sobre las plantas elegidas, misma que fue complementada bibliográficamente con la literatura disponible sobre la fenología floral de las especies (Gentry 1982; Rojas-Martínez et al. 2004; Rocha et al. 2005).

De acuerdo con la fenología floral, los recursos (número de especies quiropterófilas) fueron agrupados por estaciones del año (invierno, de enero a marzo; primavera, de abril a junio; verano, de julio a septiembre y otoño, de octubre a diciembre), asumiendo que el número de especies en floración, es un indicativo de la abundancia de recursos disponibles por temporada (*sensu* Rojas-Martínez et al. 1999; Rojas-Martínez et al. 2004).

Para probar la hipótesis nula de que el número de especies en floración y/o fructificación en las cuatro estaciones son homogéneos, se realizó una prueba de X^2 (número de especies reproductivas contra estación del año). El incumplimiento de la hipótesis nula indica que el número de especies en floración es diferencial y no florecen de manera homogénea a través del año; por lo tanto, las fluctuaciones en la abundancia de los murciélagos pueden explicarse por este factor.

Para determinar si la productividad de los recursos alimenticios explica la abundancia de murciélagos herbívoros a nivel local, se relacionó la abundancia de capturas con la productividad de la vegetación. Se eligió el matorral crasicaule dominado por la cactácea columnar *Isolatocereus dumortieri*, debido a que las flores y la fruta de esta planta son abundantes, se ajustan bien a las descritas para la alimentación de murciélagos (*sensu* Van der Pijl 1982; Valiente-Banuet et al. 1996) y resulta relativamente fácil contar el número de flores y frutos que están disponibles cada noche. El muestreo se realizó en las afueras de la localidad de Jilotla; allí se establecieron tres cuadrantes fijos de mil metros cuadrados cada uno (20 x 50 m), en ellos se marcaron las plantas que producen recursos quiropterófilos y se determinó el número de flores y frutos que se produjeron cada noche en el sitio. Dos noches consecutivas cada mes, se colocaron cuatro redes de niebla (51 metros/red) intercaladas entre los cuadrantes de vegetación, para relacionar la abundancia de alimento, expresado en términos de las flores y frutos que estuvieron disponibles cada noche y los murciélagos que se capturaron en el sitio en ese mismo tiempo. Con los datos obtenidos, se determinó la producción diaria de flores y frutos en los 3000 m² del matorral crasicaule de *I. dumortieri* (número de flores y frutos/ ha).

Pará analizar la relación entre la productividad de recursos alimenticios y la abundancia de los murciélagos nectarívoros, se aplicó una prueba de regresión lineal simple a los datos de captura del murciélago obtenidos en la localidad de Jilotla, con relación al número de flores y frutos producidos por *I. dumortieri* en 3,000 m² cada noche, considerando las noches como independientes entre sí, debido a que las flores de esta planta abren una sola noche y los frutos expulsan su contenido al madurar, por lo tanto los recursos disponibles cada noche son distintos. La relación positiva entre las dos variables puede significar que la abundancia de murciélagos depende directamente de

la cantidad de recursos disponibles cada noche en el matorral crasicaule de *I. dumortieri* muestreado en Jilotla. El análisis se realizó utilizando el paquete estadístico STATISTICA (StatSoft 1995).

Resultados

Con un esfuerzo de captura de 10,530 horas/red en dos tipos de vegetación (bosque tropical caducifolio y matorral crasicaule) se capturaron un total de 95 murciélagos frugívoros y nectarívoros que pertenecen a cinco géneros y a ocho especies de la familia Phyllostomidae. Las especies citadas constituyen el 40% del total de las especies de murciélagos reportadas para la RBBM (CONANP 2003; Tabla 1).

Tabla 1. Especies de murciélagos herbívoros capturadas en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán, Hidalgo y su porcentaje de captura. Los gremios alimenticios registrados fueron: nectarívoros (N) y frugívoros (F). Los tipos de vegetación donde se realizaron las capturas fueron: matorral crasicaule de *Isolatocereus dumortieri* (MCR) y bosque tropical caducifolio (BTC).

Especies capturadas	Gremio	% de captura	Tipo de vegetación
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	N	44.21%	MCR, BTC
<i>Choeronycteris mexicana</i>	N	7.36%	MCR, BTC
<i>Glossophaga soricina</i>	N	13.68%	MCR, BTC
<i>Artibeus jamaicensis</i>	F	1.10%	BTC
<i>Artibeus lituratus</i>	F	6.30%	BTC
<i>Artibeus aztecus</i>	F	2.10%	BTC
<i>Sturnira lilium</i>	F	6.31%	BTC
<i>Sturnira ludovici</i>	F	18.94%	MCR, BTC

En el bosque tropical caducifolio se registraron las ocho especies, mientras que en el matorral crasicaule fueron cuatro las capturadas (Tabla 1). En ambos tipos de vegetación, las especies más abundantes fueron el murciélago nectarívoro *Leptonycteris yerbabuena*, considerado como amenazado (SEMARNAT 2010), el murciélago frugívoro *Sturnira ludovici* y el nectarívoro *Glossophaga soricina*, seguidas de *Choeronycteris mexicana* (nectarívora) y *S. lilium* (frugívora; Tabla 1). Los murciélagos frugívoros del género *Artibeus* (*A. lituratus*, *A. aztecus* y *A. jamaicensis*) fueron las especies con la abundancia relativa más baja (Fig. 2). La mayor abundancia relativa de los murciélagos nectarívoros y frugívoros se registró durante la primavera. En el verano e invierno la abundancia fue similar e intermedia, mientras en el otoño se registró la menor abundancia relativa de los murciélagos herbívoros (Fig. 3).

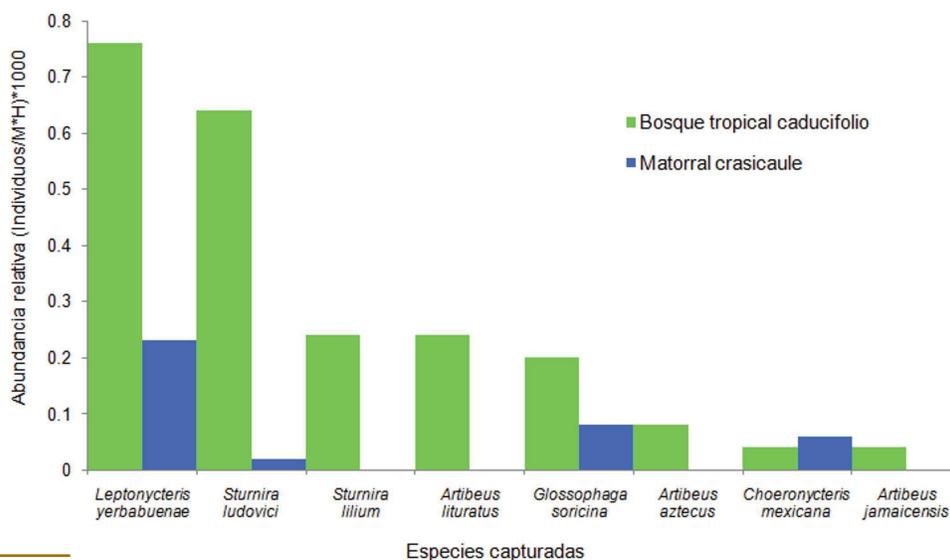
Lista y análisis fenológico de las plantas quiropterófilas presentes en la RBBM

Se registraron 28 especies de plantas quiropterófilas que forman parte de la alimentación de los murciélagos herbívoros de la RBBM (Tabla 2).

A nivel paisaje, los recursos quiropterófilos están disponibles todos los meses del año. En los matorrales crasicaules, seis especies de cactáceas columnares proporcionan recursos alimenticios durante la primavera y el verano (Tabla 2). En el bosque tropical caducifolio cuatro especies de árboles tropicales florecen durante la primavera y cinco especies se restringen a la época de otoño-invierno, además de la cactácea trepadora *Hylocereus undatus*. Las doce especies de agaves (*Agave celsii*, *A. difformis*, *A. filifera*,

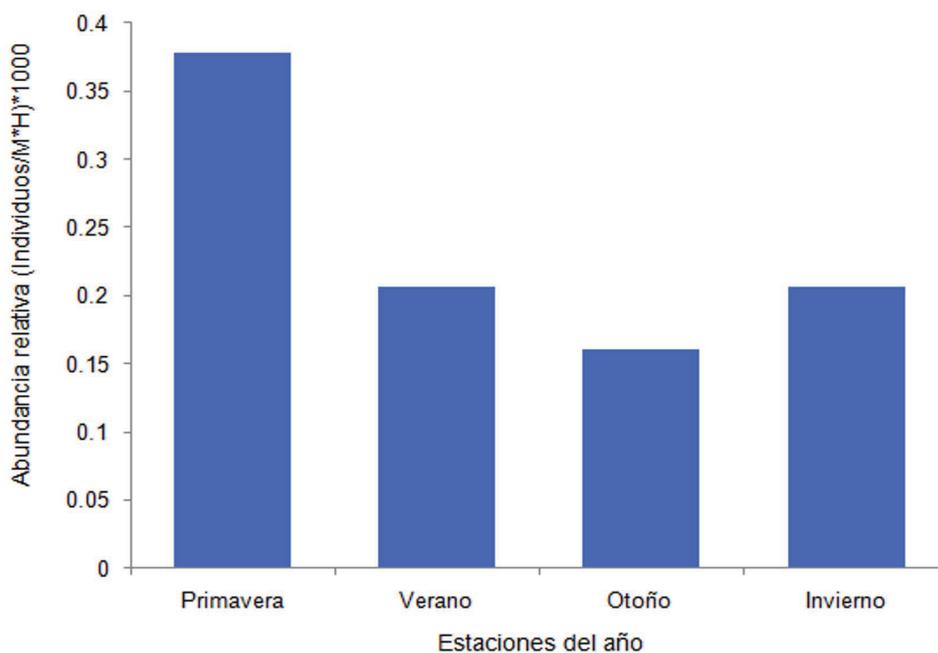
A. grandidentata, *A. hidalguensis*, *A. kerchovei*, *A. lechuguilla*, *A. macroacantha*, *A. peacockii*, *A. salmiana*, *A. striata* y *A. xylonacantha*), que se presentan en ambos tipos de vegetación, en conjunto también presentan una fenología de floración que se complementa en el tiempo.

Figura 2. Abundancia relativa de las especies de murciélagos herbívoros capturadas en el matorral crasicaule y el bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. La abundancia relativa de cada especie se expresa considerando el esfuerzo de captura y el número total de murciélagos en cada tipo de vegetación ([individuos/metros red* horas de muestreo] * 1000).



El análisis de la fenología floral de las especies quiropterófilas a nivel temporal mostró que la floración y/o fructificación provee de recursos alimenticios continuos a lo largo del año, mismos que se agrupan marcadamente en los meses de verano, primavera e invierno. En las cuatro estaciones del año se observa una marcada heterogeneidad en la disponibilidad de los recursos ($X^2 = 4.13$, $P < 0.05$, $gl = 3$).

Figura 3. Abundancia relativa del conjunto de especies de murciélagos herbívoros durante la primavera, verano, otoño e invierno en el matorral crasicaule y el bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. La abundancia relativa estacional se expresa considerando el esfuerzo de captura y el número total de murciélagos en cada tipo de vegetación ([individuos/metros red* horas de muestreo] * 1000).



Productividad quiropterófila y abundancia de murciélagos

El bosque tropical caducifolio fue más productivo durante la época de verano-otoño y en general produjo recursos todo el año, mientras que los matorrales crasicaules no ofrecieron recursos en esta época (Tabla 2).

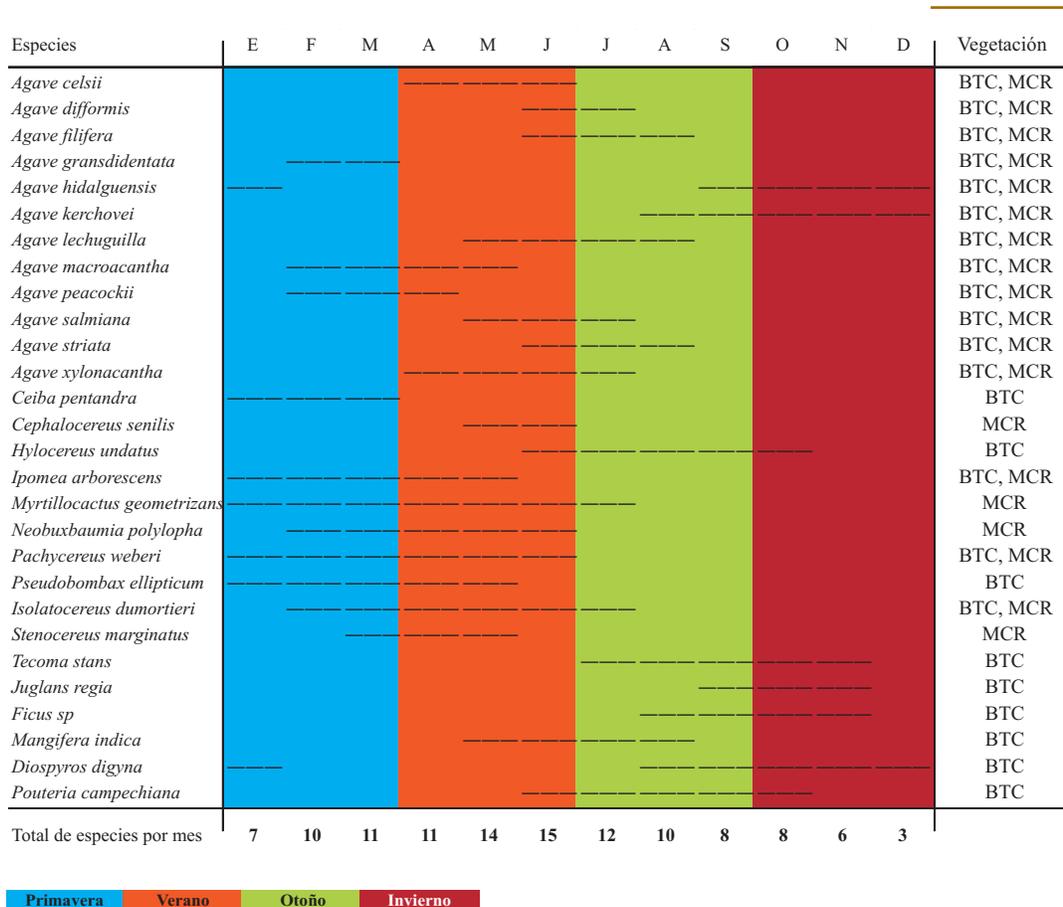
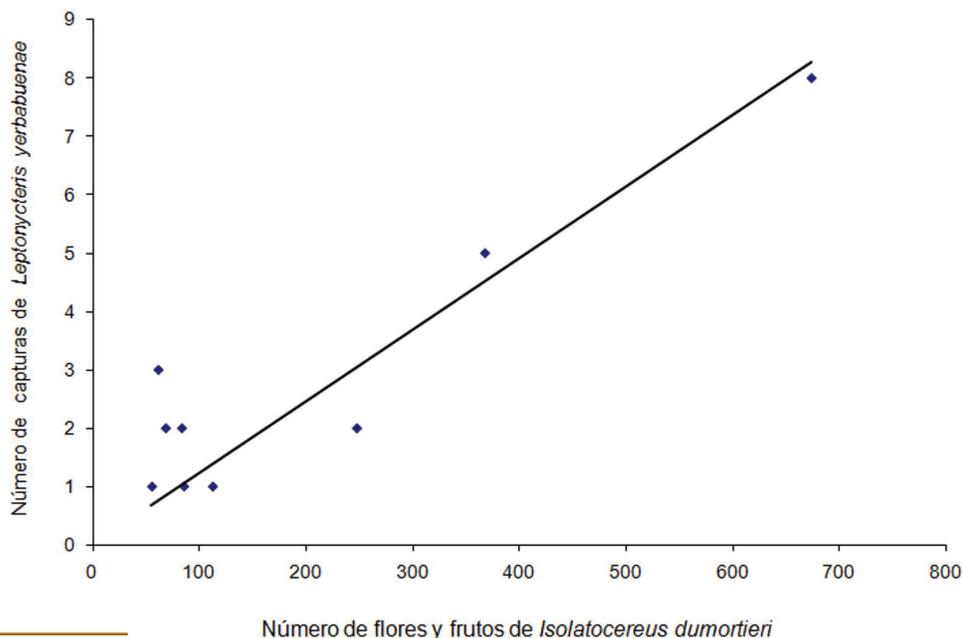


Tabla 2. Fenograma de la floración y fructificación a través del año (2004-2005) de las 28 especies de plantas quiropterófilas registradas en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán, Hidalgo, México. Los tipos de vegetación donde se registraron las plantas quiropterófilas fueron: matorral crasicaule (MCR) y bosque tropical caducifolio (BTC).

En la temporada de primavera-verano, la productividad diaria de flores y fruta por hectárea fue abundante en el matorral crasicaule de *Isolatocereus dumortieri*, donde existen densidades de 250 individuos reproductivos/ha, con una producción de flores estimada de 1,259 día/ha y 2,110 frutos día/ha.

En el matorral crasicaule fueron capturadas tres especies de murciélagos nectarívoros (*L. yerbabuena*, *G. soricina* y *C. mexicana*) forrajeando con el rostro cubierto de polen de *I. dumortieri*. Debido a que 86 % de los murciélagos capturados en el matorral crasicaule pertenecieron a la especie *L. yerbabuena* (25 individuos), aplicamos la regresión lineal simple sólo a los datos de captura de esta especie con relación a la productividad floral y la abundancia de frutos en el matorral crasicaule de *I. dumortieri*. La regresión lineal resultó positiva y significativa (pendiente = 0.9237, $t = 6.38$, $R^2 = 0.8324$, $F = 40.743$, $P < 0.00037$; Fig. 4). Lo anterior fue interpretado como evidencia de que los recursos quiropterófilos que proporciona *I. dumortieri* atraen a los murciélagos polinizadores de manera proporcional a su abundancia nocturna y estacional.

Figura 4. Relación entre el número de capturas de *Leptonycteris yerbabuena* y el número de flores y frutos de *Isolatocereus dumortieri* por noche, en la localidad de Jilotla de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Los valores de regresión lineal simple indican que 83% de las capturas observadas pueden explicarse por la abundancia de recursos quiropterófilos producidos cada noche.



Discusión

En la RBBM la presencia de los murciélagos herbívoros ocurre durante todo el año. Sin embargo, su abundancia y riqueza es marcadamente estacional, con la mayor abundancia relativa durante las estaciones de primavera, verano e invierno. La variación deducida del número de registros de las especies de murciélagos capturadas se ajusta al patrón estructural característico de las comunidades de murciélagos tropicales, donde pocas especies son abundantes y muchas son escasas (Heithaus *et al.* 1975; Medellín 1993; Kalko 1998; Chávez y Ceballos 2001). La mayor riqueza y abundancia de murciélagos herbívoros ocurrió en el bosque tropical caducifolio. Lo anterior puede explicarse porque en este ambiente la disponibilidad de los recursos vegetales quiropterófilos es más estable (Borchert *et al.* 2004) y se presentan de manera continua a través del año. Además, ahí se desarrollan varias especies de árboles tropicales (*Tecoma stans*, *Juglans regia*, *Ficus sp.*, *Mangifera indica*, *Diospyros digyna* y *Pouteria campechiana*) que proporcionan alimento a los murciélagos frugívoros. En contraste, en el matorral crasicaule la producción de recursos florales y frutales es marcadamente estacional, presentándose sólo durante la temporada de primavera y verano. Sin embargo, los recursos alimenticios ofertados en este ambiente (flores y frutos) son muy abundantes y atraen principalmente a los murciélagos nectarívoros (*Leptonycteris yerbabuena*, *Glossophaga soricina* y *Choeronycteris mexicana*), aunque los frutos de los cactus columnares también pueden ser consumidos por el murciélago frugívoro *Sturnira ludovici*. El patrón observado coincide con lo reportado en otros ambientes con características similares, como el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, donde en general se observa que las selvas bajas caducifolias presentan una mayor riqueza y abundancia de murciélagos nectarívoros y frugívoros a través del año, con relación a los matorrales crasicaules (Rojas-Martínez *et al.* 2004).

La variación temporal de la abundancia de los murciélagos herbívoros es una

consecuencia directa de la disponibilidad de los recursos alimenticios, aunque otros factores como la estacionalidad climática deben tomarse en cuenta. Las respuestas mayormente documentadas en la literatura incluyen; la migración, el uso estacional del ambiente y el cambio en la dieta (Bonaccorso 1979; Dinnerstein 1986; Ceballos *et al.* 1997). En este caso, a nivel paisaje la variación observada en las abundancias relativas de los murciélagos de la RBBM, coincidió con los cambios en la disponibilidad de los recursos alimenticios. Los murciélagos son más abundantes durante la primavera, el verano y el invierno, lo cual coincide con el mayor número de especies vegetales que proporcionan los recursos; mientras que durante el otoño los murciélagos herbívoros registraron la abundancia relativa más baja y las plantas quiropterófilas en floración disminuyeron. Debido a lo anterior, se puede suponer que los murciélagos cambian de hábitat; del bosque tropical caducifolio y el matorral crasicaule de la reserva, a lugares desconocidos, con mayor abundancia de recursos para sus necesidades de alimentación y reproducción, como ha sido observado en otras regiones (Fleming 1982). Algunos estudios en la selva subtropical de Manantlán, Jalisco-Colima (Iñiguez-Dávalos 1993), en las selva bajas caducifolias de Chamela-Cuixmala, Jalisco (Stoner 2002) y en los matorrales crasicaules y selvas bajas caducifolias del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca (Rojas-Martínez *et al.* 2004) documentan una variación estacional en la abundancia de murciélagos frugívoros y nectarívoros, con máximos de abundancia relativa que coinciden con la mayor disponibilidad de recursos en cada región.

La mayoría de las plantas registradas fueron agaves (43%), lo cual representa el 40% del total de las especies del subgénero *Agave* registradas para el estado de Hidalgo (Villavicencio *et al.* 1998). Las doce especies de agaves analizadas muestran una complementariedad fenológica, que resulta del desfaseamiento de sus floraciones y permite que ofrezcan recursos a los murciélagos polinizadores durante todo el año (Rocha *et al.* 2005); por otra parte, se conoce que los polinizadores más importantes de los agaves en la región son los murciélagos nectarívoros *L. yerbabuena*, *C. mexicana* y *G. soricina* (Rocha *et al.* 2005). Las floraciones de los agaves son un recurso alimenticio fundamental porque producen grandes cantidades de néctar y polen durante la temporada de reproducción de los murciélagos nectarívoros (Álvarez y González-Quintero 1970). Por otra parte, las especies de cactus columnares proporcionan néctar, polen y fruta de consistencia suave, especialmente a los murciélagos glosófagos que son consumidores activos de estos frutos (Valiente-Banuet *et al.* 1996), pero también pueden ser consumidos por otras especies de murciélagos frugívoros, como *S. ludovici* y probablemente de los del género *Artibeus*. Además, para varias cactáceas la dispersión de sus semillas podría depender en gran medida de estos murciélagos (Valiente-Banuet *et al.* 1996; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 2000). En la RBBM, las cactáceas columnares podrían ser polinizadas principalmente por los murciélagos nectarívoros *L. yerbabuena*, *C. mexicana* y *G. soricina*, como ocurre en otros ambientes semiáridos de América (Valiente-Banuet *et al.* 1996; Fleming y Valiente-Banuet 2002; Stoner *et al.* 2003) y sus frutos consumidos por los murciélagos *L. yerbabuena*, *C. mexicana*, *G. soricina*, *S. ludovici*, *S. lilium* y ocasionalmente por algunas especies del género *Artibeus* (Arizmendi *et al.* 2002).

A nivel local, la producción de los recursos alimenticios producidos por la cactácea columnar *I. dumortieri* fue alta. Esta cactácea presentó densidades de 250 individuos

reproductivos/ha, con una producción diaria de 1259 flores/ha y de 2110 frutos/ha, cantidades muy superiores a la producción que se ha estimado en la región norte de la distribución de los murciélagos nectarívoros, en el desierto Sonorense (0.11 l/ha/día de néctar; Horner *et al.* 1998). Lo anterior, fue interpretado como evidencia de que la vegetación del matorral crasicaule de *I. dumortieri* tiene una alta capacidad de carga para sostener a los murciélagos nectarívoros que la habitan estacionalmente.

Adicionalmente, la regresión lineal simple resultó significativa (pendiente = 0.9237, $t = 6.38$, $R^2 = 0.8324$, $F = 40.743$, $P < 0.00037$), lo cual sugiere que la abundancia estacional de *L. yerbabuena* en los matorrales crasicaules, puede estar determinada por la cantidad de recursos (flores y frutos) ofrecidos por la cactácea *Isolatocereus dumortieri* durante su periodo de floración. Esta situación es similar a lo observado en otros ambientes con la presencia de floraciones abundantes de cactus columnares (*Neobuxbaumia tetetzo*; Rojas-Martínez *et al.* 1999). En estos ambientes *L. yerbabuena* se alimenta de recursos con floración explosiva, realizando movimientos hacia sitios donde la concentración del alimento por unidad de área es alto (Horner *et al.* 1998; Rojas-Martínez *et al.* 2004). Lo anterior es una prueba de la estrecha relación y de la dependencia de este murciélago y seguramente de las otras especies herbívoras, con relación a los recursos alimenticios vegetales, que son capaces de regular la abundancia de las poblaciones de murciélagos a nivel local y que probablemente influyen en otros aspectos de su dinámica poblacional, tales como la reproducción, fisiología y patrones de forrajeo (Heithaus 1982; Valiente-Banuet *et al.* 1996; Horner *et al.* 1998).

Los murciélagos que se alimentan de flores y frutos han sido señalados ampliamente por que sus hábitos alimenticios tienen un considerable impacto en la estructura de la vegetación que habitan. Polinizan de manera efectiva a las flores que visitan y dispersan amplia y efectivamente las semillas de los frutos que consumen (Heithaus 1982). Aunque no existen trabajos que tengan como propósito medir el impacto del forrajeo de los murciélagos sobre la estructura de la vegetación, es evidente que sin ellos la estructura cambiaría. Por ejemplo, desaparecerían plantas que son polinizadas exclusivamente por estos animales y la dispersión de otras entraría en crisis.

Dos especies de murciélagos nectarívoros que habitan en la reserva han sido incluidas dentro de las especies consideradas en peligro en los Estados Unidos de América y amenazadas en México (*L. yerbabuena* y *C. mexicana*; USFWS 1986; SEMARNAT 2010). Además dos especies de plantas endémicas y amenazadas son polinizadas y/o dispersadas por los murciélagos herbívoros que habitan en la Barranca de Metztitlán (*Agave peacockii* y *Cephalocereus senilis*). Por lo tanto, es importante promover medidas de conservación integrales basadas en un enfoque a nivel del ecosistema que permita la conservación de grandes grupos de especies mutualistas (*i.e.* agaves, cactáceas columnares y murciélagos herbívoros) más que la conservación de ciertas especies en particular (Valiente-Banuet 2002). En adición a lo anterior, los planes de manejo de las reservas no consideran la preservación de las interacciones mutualistas que se establecen entre los animales y las plantas, mismas que en la mayoría de los casos son desconocidas e involucran a especies de plantas y animales consideradas bajo algún grado de amenaza de conservación.

Agradecimientos

Esta investigación se realizó con la infraestructura del Laboratorio de Ecología de Poblaciones (Sección Mamíferos) del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, con el financiamiento de los proyectos; “Apoyos Complementarios a Proyectos de Investigación Científica”. CONACYT-52728 Q y “Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo”, FOMIX-HGO-2008-01-95828 (segunda fase). Agradecemos a: J. A. Soriano Sánchez, O. García Vera, S. D. Hernández Flores, V. Escorcia Maldonado y J. Cruz Hernández, por su ayuda en campo. Al personal de la Barranca de Metztitlán por su apoyo, particularmente a M. E. Mendiola González y a M. Sánchez. Al Sr. A. López Morales y a su esposa G. Pérez Salazar, por su amistad y atenciones brindadas. Finalmente, agradecemos a dos revisores anónimos por sus valiosas sugerencias y comentarios para mejorar este trabajo.

Referencias

- 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* 18:137-165.
- ARIZMENDI, C., A. VALIENTE-BANUET, y A. ROJAS-MARTÍNEZ.** 2002. Columnar cacti and the diets of nectar feeding bats. Pp. 264-282 in *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation* (Fleming, H., y A. Valiente-Banuet, eds.). The University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- AXELROD, D. I.** 1983. Paleobotanical history of the western deserts. Pp. 113-129 in *Origin and evolution of deserts* (Wells, S. G., y D. R. Haragan, eds.). The University of New Mexico Press, Albuquerque, Nuevo Mexico.
- BONACCORSO, F. J.** 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State, Museum Biological Sciences* 24:359-408.
- BORCHERT, R., S. A. MEYER, R. FELGER, y L. PORTER-BOLLAND.** 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography* 13:409-425.
- CEBALLOS, G., T. H. FLEMING, C. CHÁVEZ, y J. NASSAR.** 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. *Journal of Mammalogy* 78:1220-1230.
- CHÁVEZ, C., y G. CEBALLOS.** 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el Oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5:27-44.
- CONANP (COMISIÓN NACIONAL DE ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS).** 2003. Programa de manejo de la reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, México. Dirección General de Manejo para la Conservación. México, Distrito Federal.
- DINNERSTEIN, E.** 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican forest. *Biotropica* 18:307-318.
- FLEMING, T. H.** 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. Pp. 287-325 in *Ecology of bats* (Kunz, T. H. ed.). Plenum Press, New York.
- FLEMING, T. H.** 2005. The relationship between species richness of vertebrate mutualists

- and their food plants in tropical and subtropical communities differs among hemispheres. *Oikos* 111: 556-562.
- FLEMING, T. H., y A. VALIENTE-BANUET (EDS.).** 2002. Columnar cacti and their mutualists. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- FLEMING, T. H., y V. J. SOSA.** 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75:845-851.
- GENTRY, H. S.** 1982. Agaves of Continental North America. University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., y A. VALIENTE-BANUET.** 2000. Fruit-feeding behavior of the *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds. *Biotropica* 32:552-556.
- HEITHAUS, R. E.** 1982. Coevolution between bats and plants. Pp. 327-367 in *Ecology of bats* (Kunz, T. H. ed.). Plenum Press, New York.
- HEITHAUS, R. E., 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.
- HORNER, M. A., T. H. FLEMING, y C. T. SAHLEY.** 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 244:575-586.
- IÑIGUEZ-DÁVALOS, L. I.** 1993. Patrones ecológicos en la comunidad de murciélagos de la Sierra de Manantlán. Pp. 355-370 in *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R., y G. Ceballos, eds.). Publicaciones especiales. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. México, Distrito Federal.
- KALKO, E. K.** 1998. Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* 101:281-297.
- MEDELLÍN, R.** 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp. 333-350 in *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R., y G. Ceballos, eds.). Publicaciones especiales. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. México, Distrito Federal.
- MEDELLÍN, R., H. ARITA, y O. SÁNCHEZ.** 1997. Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. Publicación especial 2. México, Distrito Federal.
- PEÑALBA, C., F. MOLINA-FREANER, y L. LARIOS-RODRÍGUEZ.** 2006. Resource availability, population dynamics and diet of néctar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* in Guaymas, Sonora, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15:3017-3034.
- ROCHA, M., A. VALERA, y L. E. EGUIARTE.** 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave Littaea* (Agavaceae) species in central Mexico. *American Journal of Botany* 92:1330-1341.
- ROJAS-MARTÍNEZ, A., A. ALCÁNTARA-EGUREN, A. VALIENTE-BANUET, y C. ARIZMENDI.** 2004. Estacionalidad de los recursos florales y distribución del murciélago nectarívoro *Leptonycteris curasoae*, en Norteamérica. Pp. 219-234 in *Homenaje a la trayectoria mastozoológica de José Ramírez Pulido* (Castro-Campillo, A., y J. Ortega, eds.). UAM-I. México, Distrito Federal.
- ROJAS-MARTÍNEZ, A., A. VALIENTE-BANUET, C. ARIZMENDI, A. ALCÁNTARA-EGUREN, y H. ARITA.** 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in

- North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography* 26:1065-1077.
- SEMARNAT (SECRETARÍA DE MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES).** 2010. Norma oficial mexicana. NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. Órgano del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. 30 de diciembre de 2010, Segunda edición. 2:1.78.
- STATSOFT, INC.** 1995. *Statistica for Windows* [Computer program manual]. Tulsa, Oklahoma.
- STONER, K. E.** 2002. Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Pp. 379-395 in *Historia natural de Chamela* (Noguera, F. A., J. H. Vega-Rivera., A.N. García-Aldrete, y M. Quesada-Avedaño, eds.). Instituto de Biología. UNAM. México.
- 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* 12:357-393.
- TSCHAPKA, M.** 2004. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology* 263:7-21.
- TSCHAPKA, M.** 2005. Reproduction of the bat *Glossophaga commissarisi* (Phyllostomidae: Glossophaginae) in the Costa Rican rain forest during frugivorous and nectarivorous periods. *Biotropica* 37: 409-415.
- USFWS (US FISH AND WILDLIFE SERVICE).** 1986. Endangered and threatened wildlife and plant. Department of Interior United States. Washington, District of Columbia.
- 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., 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.
- VAN DER PIJL, L.** 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag. Berlin, Alemania.
- VILLAVICENCIO, M. A., B. E. PÉREZ-ESCANDÓN, Y A. RAMÍREZ-AGUIRRE.** 1998. Lista florística de Estado de Hidalgo: recopilación bibliográfica. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo. 147 pp.

Sometido: 20 de abril de 2011
Revisado: 24 de mayo de 2011
Aceptado: 14 de julio de 2011
Editor asociado: Consuelo Lorenzo
Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández