



UADY

FACULTAD DE
MEDICINA
VETERINARIA Y
ZOOTECNIA

"Luz, Ciencia y Verdad"

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**“ASPECTOS ECOLÓGICOS DE MURCIÉLAGOS EN
PASTIZALES INDUCIDOS CON DOLINAS (CENOTES):
RIQUEZA ESPECÍFICA, ABUNDANCIA E
INTERACCIONES MURCIÉLAGO-PLANTA”**

TESIS

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

LICENCIADO EN BIOLOGIA

Por:

Beatriz del Socorro Bolívar Cimé

Asesores:

Biol. María Cristina MacSwiney González

Dr. Juan Javier Ortíz Díaz

Mérida, Yucatán, México, 2006.

DECLARACIÓN

Este trabajo no ha sido aceptado para el otorgamiento de título o grado alguno. La tesis es resultado de las investigaciones del autor excepto donde se indican las fuentes de información consultadas. El autor otorga su consentimiento a la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia-Universidad Autónoma de Yucatán para la reproducción del documento con el fin del intercambio bibliotecario.

DEDICATORIAS

**A mis padres *Miguel* y *Addy*
por su sacrificio y esfuerzo incansable,
gracias por ayudarme a subir un peldaño más en la vida
y no olviden que he llegado hasta aquí por ustedes.**

**A mis hermanitos *Addy*, *Miguel* y *Rocío*
por enriquecer y alegrar mi vida.**

**Y finalmente a ti por acompañarme y acompañarnos siempre, por darme la oportunidad
de estar aquí y alcanzar mis metas
GRACIAS DIOS.**

AGRADECIMIENTOS

A CONACYT y la Universidad de Aberdeen por el apoyo económico brindado para la realización de este proyecto.

A mis asesores *Biol. Cristina MacSwiney González* y *Dr. Juan Javier Ortiz Díaz* por sus comentarios y su tiempo. Gracias por haber compartido conmigo su experiencia, pero más que nada por ofrecerme algo más que asesoría académica, gracias por su confianza y su amistad.

A la *M. en C. Rita Alfaro Bates* por su valiosísima ayuda, esfuerzo y tiempo en el análisis e identificación de los granos de polen. Gracias por la motivación y ánimos que siempre me transmitía.

A mis sinodales *Dra. Silvia Hernández*, *M. en C. Rocío Ruenes*, *Dra. Virginia Meléndez* y *Dr. Hugo Delfín* por sus valiosos comentarios que enriquecieron este trabajo.

A las responsables de los Laboratorios de la Licenciatura en Biología *María Reyna May* y *Tzab* y *Gloria Cetz Zapata* por las facilidades proporcionadas para la realización de los análisis de laboratorio.

A la encargada del Herbario Alfredo Barrera Marín de la FMVZ (UADY) *Biol. Fabiola Contreras* por las facilidades prestadas y su ayuda en la consulta del material botánico.

A mis queridos amigos por acompañarme en esta aventura y hacerla placentera: *Xavy*, *Fátima*, *Carlos Enrique (chivo)*, *Enrique (quique)*, *Adán*, *Miguelito*, *Adrián*, *Carlos*, *David*, *Kara*, *Becky*, *Ben*, *Emma* e *Isaí*, pero especialmente a ti *Patty* por tu ayuda incondicional y tu amistad. A las niñas *Yamely* y *Rosy* por apoyarme en el trabajo. Me quedo con muchos gratos recuerdos, muchas gracias amigos por estar ahí cuando necesité de su ayuda.

A mi jefe *LAE Henry Quijano Gutiérrez* por su apoyo, confianza y por las facilidades brindadas en el trabajo para que pudiera terminar con mis salidas de campo.

RESUMEN

El presente estudio tuvo como objetivo determinar la riqueza específica, abundancia de murciélagos e interacciones murciélago-planta en pastizales inducidos con dolinas (cenotes). Se realizaron muestreos mensuales de enero de 2004 a marzo de 2005 en dos sitios con características similares, tanto en la vegetación asociada a los cenotes como en los pastizales circundantes. La información sobre hábitos alimenticios se basó en las excretas colectadas debajo de los murciélagos atrapados en las redes y las obtenidas al manipularlos. Se tomaron muestras de polen del pelaje de *Artibeus jamaicensis* para identificar las especies de plantas transportadas y relacionarlas con el síndrome de quiropterofilia. La familia Phyllostomidae fue la mejor representada, se registraron especies con diferentes hábitos alimenticios, aunque en su mayoría frugívoros. En este estudio se capturaron seis de las siete especies de murciélagos frugívoros reportadas para Yucatán. En términos de abundancia *Artibeus jamaicensis* fue la especie mejor representada y *Centurio senex* la que menos se presentó. Aunque la riqueza específica de frugívoros fue la misma entre la vegetación asociada al cenote y el pastizal circundante, hubo una diferencia significativa en el número de individuos capturados en estos ambientes, siendo mayor en la vegetación asociada al cenote. Se registraron nueve familias botánicas utilizadas por los murciélagos frugívoros, las principales familias fueron Moraceae y Solanaceae. El mayor solapamiento de nicho alimentario se dio entre especies que consumían primordialmente *Solanum erianthum* y que forrajeaban a nivel de sotobosque. La presencia de polen se restringió a la estación seca, siendo la familia Bombacaceae la más visitada por *A. jamaicensis*, corroborando la estrecha interacción que existe entre esta familia y los murciélagos. Finalmente, la presencia de ciertas especies de árboles perennifolios en los cenotes asegura la disponibilidad de alimento para animales frugívoros y también de refugio, recalcando la importancia de estos cuerpos de agua y su vegetación asociada en ambientes perturbados.

Palabras clave: Murciélagos, frugívoros, cenotes, Yucatán, pastizales inducidos.

ÍNDICE

Contenido	Páginas
DECLARACIÓN	i
DEDICATORIAS	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
RESUMEN	iv
INDICE	v
LISTA DE CUADROS	vii
LISTA DE FIGURAS	viii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA	
2.1. Generalidades e importancia económica del Orden Chiroptera.	4
2.2. Características generales de la Familia Phyllostomidae.	5
2.2.1. Subfamilia Glossopgahinae	5
2.2.2. Subfamilia Stenodermatinae.	6
2.2.3. Subfamilia Phyllostomidae .	6
2.3. Características generales de la Familia Moormopidae	6
2.4. Características generales de la Familia Vespertilionidae	7
2.5. Interacciones animal-planta.	
2.5.1. Polinización.	7
2.5.2. Quiropterofilia.	8
2.5.3. Dispersión de semillas.	9
2.5.4. Quiropterocoria.	10
2.6. Estudios realizados sobre hábitos alimenticios de murciélagos frugívoros.	12
2.7. Fragmentación de los hábitats.	14
3. MATERIALES Y MÉTODOS	
3.1. Área de estudio.	17

3.1.1.	Clima.	18
3.1.2.	Flora y vegetación.	19
3.2.	Trabajo de campo.	
3.2.1.	Caracterización de la vegetación.	19
3.2.2.	Especies de murciélagos en los sitios de estudio.	20
3.2.3.	Hábitos alimenticios de murciélagos frugívoros.	21
3.2.4.	Tipos polínicos transportados por <i>Artibeus jamaicensis</i> .	21
3.3.	Trabajo de laboratorio.	
3.3.1.	Identificación de semillas en las excretas.	22
3.3.2.	Identificación de las muestras de polen.	22
3.4.	Análisis de datos.	23
4.	RESULTADOS	
4.1.	Caracterización de la vegetación.	26
4.2.	Especies de murciélagos en los sitios de estudio.	27
4.3.	Hábitos alimenticios de murciélagos frugívoros.	30
4.4.	Tipos polínico transportados por <i>Artibeus jamaicensis</i> .	39
5.	DISCUSIÓN	
5.1.	Caracterización de la vegetación.	44
5.2.	Especies de murciélagos en los sitios de estudio.	45
5.3.	Hábitos alimenticios de murciélagos frugívoros.	47
5.4.	Tipos polínicos transportados por <i>Artibeus jamaicensis</i> .	49
6.	CONCLUSIONES	52
7.	RECOMENDACIONES	53
8.	BIBLIOGRAFÍA	54
9.	ANEXOS	66

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Producción anual de flores y frutos en los sitios de estudio.	27
Cuadro 2. Abundancias de las especies de murciélagos capturados.	28
Cuadro 3. Familias y especies/morfoespecies consumidas por los murciélagos frugívoros.	32
Cuadro 4. Especies vegetales consumidas por los murciélagos frugívoros.	33
Cuadro 5. Número total de semillas por especie de planta y especie de murciélago.	34
Cuadro 6. Amplitud de nicho alimentario de los murciélagos frugívoros considerando: pulpa, semilla e insectos.	35
Cuadro 7. Matriz de traslape de nicho alimentario entre murciélagos frugívoros considerando el contenido de las excretas.	35
Cuadro 8. Amplitud de nicho alimentario de los murciélagos frugívoros considerando las especies de semillas registradas.	37
Cuadro 9. Matriz de traslape de nicho alimentario entre las especies de murciélagos frugívoros considerando las especies de semillas.	37
Cuadro 10. Especies vegetales con evidencia indirecta de consumo por los murciélagos frugívoros.	39
Cuadro 11. Tipos polínicos transportados por <i>Artibeus jamaicensis</i> de abril de 2004 a marzo de 2005.	41

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación las localidades de estudio Cenote Azul y Cenote Buenavista.	18
Figura 2. Representación esquemática de las redes en cada uno de los sitios de estudio.	20
Figura 3. Curva de acumulación de especies de murciélagos en los sitios de estudio.	28
Figura 4. Abundancia porcentual de los murciélagos frugívoros capturados.	29
Figura 5. Abundancia de murciélagos frugívoros en los hábitats muestreados.	30
Figura 6. Número de individuos por especie de los cuales se obtuvo o no excreta.	31
Figura 7. Número de individuos por especie que presentaron en sus excretas: pulpa, semillas, insectos.	31
Figura 8. Número total de semillas colectadas por especie de planta.	33
Figura 9. Dendrograma sobre el traslape de nicho alimentario basado en el contenido de las excretas.	36
Figura 10. Dendrograma sobre el traslape de nicho alimentario considerando las especies de semillas.	38
Figura 11. Número de muestras de polen totales y analizadas de <i>Artibeus jamaicensis</i> .	39
Figura 12. Tipos polínicos identificados transportados por <i>Artibeus jamaicensis</i> .	42
Figura 13. Tipos polínicos no identificados transportados por <i>Artibeus jamaicensis</i> .	43

1. INTRODUCCIÓN

Los mamíferos y otros consumidores de plantas interactúan con ellas de diferentes maneras. Se han identificado dos tipos de interacciones entre vertebrados (aves y mamíferos) y las plantas que consumen, éstas son: *antagonista* y *mutualista*. Los organismos antagonistas son los que tienen un efecto negativo en la adecuación de las plantas que consumen e incluyen a herbívoros o depredadores de semillas. Los mutualistas son organismos que tienen efectos positivos en la adecuación de las plantas de las que se alimentan, como es el caso de los polinizadores y dispersores de semillas (Fleming y Sosa, 1994).

Los organismos mutualistas tienen cierta influencia en los procesos reproductivos de las plantas que consumen. Los polinizadores determinan el porcentaje de semillas producidas, influyen en el tamaño efectivo de la población y en el tamaño del vecindario genético de las plantas. Los frugívoros ayudan a las semillas a escapar de los posibles depredadores, determinan la tasa de reclutamiento de nuevas semillas y permiten a las plantas colonizar nuevos hábitats (Heithaus, 1982; Fleming y Sosa, 1994).

La estrecha interacción entre los animales y las plantas que consumen, ha favorecido la selección de determinadas características físicas y químicas de flores y frutos, que en conjunto conforman lo que se ha llamado *síndrome* (Van der Pijil, 1969). Las plantas que producen flores y frutos colocados fuera del follaje, de colores inconspicuos, olores fuertes y desagradables, flores en forma de campana y frutos con un gran número de semillas, se dice que presentan los síndromes de *quiropterofilia* y *quiropterocoria*, es decir, son polinizadas y dispersadas por murciélagos respectivamente (Van der Pijil, 1969; Heithaus, 1982).

Aproximadamente 250 de las 1116 especies de murciélagos (22%) son parcialmente dependientes de las plantas como fuente de recursos alimenticios. Con algunas excepciones, las interacciones murciélago-planta están restringidas a las regiones tropicales del mundo, siendo la familia Phyllostomidae la representante en el nuevo mundo (Fleming, 1982; Simmons, 2005).

Algunas plantas visitadas por los quirópteros se reproducen estacionalmente. En muchas especies la floración, producción y maduración de los frutos tiende a ser sincrónica, como es el caso de plantas del género *Ceiba*, donde los individuos con flores son altamente sincrónicos y esta floración ocurre en un corto período de 6 semanas (Lobo *et al.*, 2003). Sin embargo también se puede encontrar casos de asincronía intraespecífica, como es característico de muchas especies del género *Ficus* en el mundo. Esta asincronía permite encontrar parches de vegetación con frutos de este género en diferentes épocas del año (Fleming, 1982; Begon *et al.*, 1999).

Los murciélagos desempeñan funciones ecológicas importantes, como la dispersión de semillas hacia hábitats perturbados, especialmente de árboles y arbustos pioneros, primordiales para iniciar el proceso sucesional (Charles-Dominique, 1986; Charles-Dominique, 1991; Gorchov *et al.*, 1993; Whittaker y Jones, 1994; Medellín y Gaona, 1999).

Yucatán es uno de los estados que posee una gran superficie de vegetación perturbada en México (Flores-Villela y Gérez, 1988). Se caracteriza también por la ausencia de cuerpos de agua superficiales como ríos, arroyos y lagos, sin embargo en su lugar encontramos dolinas, formaciones que poseen un espejo de agua permanente y conocidos localmente como *cenotes*. Estos pueden permitir el desarrollo de vegetación del tipo selva mediana subperennifolia a sus alrededores, al proporcionar a las plantas un microclima adecuado y agua para su crecimiento. La presencia de cenotes y la vegetación asociada a éstos en áreas de vegetación perturbada como pastizales inducidos, pueden incrementar el desplazamiento de aves y mamíferos a través del pastizal, al resultar atractivos como fuente de recursos alimenticios y refugio (Galindo-González y Sosa, 2003). Entre los mamíferos que podemos encontrar asociados a estos sitios están los murciélagos. Aunque *Artibeus jamaicensis* ha sido considerada como una de las especies más abundantes en otras zonas del neotrópico (Kalko *et al.*, 1996), se desconoce la riqueza específica de murciélagos ambientes perturbados que poseen cenotes. Tampoco existe información referente a sus hábitos alimenticios, su papel en los procesos de dispersión de semillas y transporte de polen en estos ambientes, razón por la cual esta investigación fue dirigida a ese sentido.

OBJETIVO GENERAL

- Determinar la riqueza específica y abundancia de murciélagos e interacciones murciélago-planta en pastizales inducidos con dolinas (cenotes) en el transcurso de un año.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir los aspectos fisonómicos de la vegetación asociada a los cenotes y los patrones de floración-fructificación de las especies vegetales.
- Determinar la composición y abundancia relativa de murciélagos frugívoros presentes en la vegetación asociada al cenote y el pastizal circundante.
- Identificar las especies de plantas que consumen los murciélagos frugívoros presentes en estos sitios por medio de la colecta de excretas.
- Identificar las especies de plantas cuyo polen es transportado por *Artibeus jamaicensis* y relacionarlas con el síndrome de quiropterofilia.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Generalidades e importancia ecológica del orden Chiroptera

Con aproximadamente 1116 especies en todo el mundo, la diversidad de murciélagos ocupa el segundo lugar entre los mamíferos, después de los roedores. Los murciélagos son más diversos en los trópicos que en las zonas templadas, de forma similar el Neotrópico contiene más especies de murciélagos que áreas equivalentes en el Paleotrópico (Simmons, 2005).

Los murciélagos se dividen en dos subórdenes, Megachiroptera, es decir, los murciélagos frugívoros del Viejo Mundo o zorros voladores y Microchiroptera al que pertenecen todos los murciélagos del Nuevo Mundo (Nowak, 1999).

Los quirópteros neotropicales tienen diversos hábitos alimenticios: muchos son insectívoros aéreos, otros recogen insectos y pequeños vertebrados de la superficie de la vegetación, algunos se alimentan de peces, otros consumen polen, néctar y frutos, y tres especies se alimentan exclusivamente de sangre (Findley, 1993; Altringham, 1998).

Los murciélagos juegan un papel importante tanto en la polinización como en la dispersión de semillas en los trópicos. No únicamente mantienen la diversidad de los hábitats no perturbados, sino que también son necesarios en la regeneración de las selvas pues dispersan semillas de plantas pioneras de los géneros *Piper*, *Solanum* y *Cecropia* (Fleming, 1988).

La mayoría de los murciélagos proporcionan beneficios directos al hombre de diferentes maneras, particularmente controlando las poblaciones de insectos nocivos para los cultivos y especies transmisoras de enfermedades a animales domésticos y al hombre así como la polinización de algunos árboles frutales (Tuttle, 1988; Altringham, 1998).

2.2. Características generales de la familia Phyllostomidae

La familia Phyllostomidae incluye cerca de 49 géneros, de los cuales todos están restringidos al nuevo mundo. La diversidad de murciélagos en los neotrópicos es extremadamente alta como resultado de una increíble variedad de filostómidos (Fenton *et al.*, 1992).

Los murciélagos de hoja nasal han sido divididos tradicionalmente en varias subfamilias basados en morfología externa y esquelética (Reid, 1997). Debido a que muestran un amplio rango de hábitos alimenticios que murciélagos de otras familias, su división en subfamilias refleja diferencias en dieta y hábitos alimenticios (Gardner, 1977). Así la clasificación propuesta por Koopman (1993), divide a esta familia en las siguientes subfamilias: Phyllostominae, Glossophaginae, Lonchophyllinae, Carolliinae, Stenodermatinae y Desmodontinae. A continuación se describirán brevemente las tres subfamilias de murciélagos que resultaron relevantes en el estudio.

2.2.1. Subfamilia Glossophaginae

Esta subfamilia cuenta con 13 géneros que se distribuyen desde Arizona en Norteamérica hasta Brasil en Sudamérica (Simmons, 2005). Las dietas de esta subfamilia incluyen polen, néctar y ocasionalmente partes de la corola de las flores. Como especialistas en el consumo de flores, estos murciélagos juegan también un papel importante en la polinización. La mayoría consume también una variedad de frutos, y algunos se sospecha que buscan activamente a los insectos, a los cuales capturan en las flores (Gardner, 1977).

2.2.2. Subfamilia Stenodermatinae

Esta subfamilia de murciélagos de hoja nasal incluye cerca de 18 géneros, entre los que destacan *Artibeus* y *Sturnira*. Se distribuye desde México hasta Argentina y Chile (Simmons, 2005). Generalmente pueden ser encontrados volando a diferentes niveles de estratificación en el bosque. Algunas especies vuelan a nivel del subdosel y los que lo hacen más arriba son menos frecuentes (Kalko *et al.*, 1996). La subfamilia Stenodermatinae está conformada por murciélagos frugívoros, los frutos son usualmente tomados con la boca y llevados hacia sitios de percha nocturnos. Al llevar estos frutos lejos de la planta madre, estos animales se convierten en importantes dispersores de semillas de árboles y arbustos. De igual forma insectos, polen y néctar pueden suplementar su dieta (Gardner, 1977).

2.2.3. Subfamilia Phyllostominae

Dentro de esta subfamilia se encuentran murciélagos con tamaño variable, los murciélagos neotropicales de mayor tamaño se encuentran en esta subfamilia. Los miembros de este grupo se alimentan de insectos y pequeños vertebrados, sin embargo algunos pueden incluir frutos y partes de las flores en su dieta. Dados sus hábitos alimenticios y requerimientos de hábitat son muy sensibles a la perturbación, por lo que generalmente no pueden ser encontrados en hábitats altamente perturbados (Reid, 1997; Fenton *et al.*, 1992).

2.3. Características generales de la familia Moormopidae

La familia consta de dos géneros y ocho especies, distribuidos desde México hasta Brasil. Estos murciélagos son voladores rápidos y ágiles que capturan a los insectos de los que se alimentan en pleno vuelo. Sus grandes labios les ayudan a emitir sus sonidos de ecolocalización. Utilizan las cuevas grandes y húmedas como sitios de percha. Sus dos géneros son: *Mormoops* y *Pteronotus* (Reid, 1997).

2.4. Características generales de la familia Vespertilionidae

Es la familia más grande de murciélagos en el mundo, con 37 géneros y 320 especies. Están ampliamente distribuidos en todos los continentes y muchas islas. Los miembros de esta familia son de tamaño variable, en Centroamérica las especies son muy pequeñas o de tamaño mediano. La mayoría de estos murciélagos son insectívoros aéreos, usan su cola y piernas para capturar a sus presas. Otros toman a los insectos de la vegetación y una especie se especializa en peces (Blood y Clark, 1998).

2.5. Interacciones animal-planta

2.5.1. Polinización

La polinización es un paso crítico en la reproducción sexual de las plantas con flores, por lo que evolucionaron para capturar polen de otra planta de la misma especie y enviar su propio polen hacia otras flores de la misma especie. Tanto pétalos como sépalos se modificaron para realizar dos funciones clave: 1) atraen a los animales por los colores brillantes y algunas veces con néctar producido por los tejidos y 2) encierran y protegen al ovario. Sin embargo la protección fue probablemente la función original de pétalos y sépalos, la atracción de polinizadores ha sido un desarrollo evolutivo más reciente (Howe y Westley, 1988).

De igual forma los insectos, algunas aves y mamíferos están adaptados morfológica, fisiológica y sensorialmente para encontrar y usar polen y néctar de ciertas especies (Baker, 1963). La mayoría de las especies de angiospermas de climas templados son polinizadas por insectos, mientras que casi todas las angiospermas tropicales son polinizadas por insectos, murciélagos y aves (Kearns *et al.*, 1998).

El síndrome de polinización es el conjunto de colores, esencias y formas en las flores, usadas como señales por insectos o vertebrados polinizadores para localizar las flores. Estos

síndromes pueden ser divididos en dos grandes grupos: los entomófilos, es decir, polinizados por insectos y los polinizados primariamente por vertebrados, aquí podríamos encontrar tanto aves como mamíferos (Howe y Westley, 1988).

2.5.2. Quiropterofilia

Las plantas adaptadas para ser polinizadas por murciélagos se dice que presentan el síndrome de quiropterofilia. Estas plantas presentan flores que abren una sola noche, tienen colores pálidos y frecuentemente olores fuertes. Sus flores presentan forma de campana o copa, o bien los estambres, pistilos y néctar pueden estar completamente expuestos, producen grandes cantidades de polen y se encuentran posicionadas fuera del follaje (Baker, 1963; Heithaus, 1982; von Helversen y Winter, 2003).

Las plantas polinizadas primariamente por murciélagos pueden presentar diferentes síndromes fenológicos, que se refieren a diferentes patrones de floración (Start y Marshall, 1976). Usando la terminología de Gentry (1974), existen plantas con una producción masiva de flores (“bing-bang”) y el otro extremo sería el estado constante o continuo, donde se producen algunas flores durante toda o la mayor parte de la estación de crecimiento. Ejemplos de estas dos diferentes fenologías florales podrían ser *Ceiba pentandra* y *Crescentia cujete* respectivamente (Heithaus, 1982). Un patrón de floración constante promueve el forrajeo por murciélagos que dependen de las flores como la principal porción de su dieta. Por otro lado grandes cantidades de flores pueden atraer murciélagos que usualmente no consumen néctar, pero que pueden transferir polen entre conoespecíficos (Baker, 1973).

El beneficio que las plantas obtienen al ser polinizadas por murciélagos depende de la cantidad y origen del polen depositado. Se ha sugerido que el movimiento de polen entre individuos conoespecíficos es promovido cuando las plantas producen pequeñas cantidades de néctar o algunas flores por individuo, ya que los murciélagos deben visitar más de un individuo para satisfacer sus requerimientos de forrajeo (Gould, 1978). Por otro lado la

cantidad de polen que un murciélago puede acarrear está influenciada por su tamaño, su tendencia a acarrear polen en su pelaje, el número de flores visitadas y la cantidad de polen producida por las flores. Todos estos factores varían dependiendo la especie de murciélago y la especie de planta (Heithaus, 1982; Singaravelan y Marimuthu, 2004).

Aunque los murciélagos son frecuentemente polinizadores legítimos y efectivos (Elmqvist *et al.*, 1992; Fleming y Sosa, 1994; Méndez *et al.*, 2004) su eficiencia se puede ver reducida cuando se alimentan de las flores o el polen antes de transferirlo a otra planta, o no acarrear el polen hacia individuos de la misma especie, pues muchas veces visitan varias flores de diferentes plantas durante su forrajeo (Heithaus *et al.*, 1975; Fleming y Sosa, 1994). Por su parte las plantas quiropterófilas están adaptadas para depositar su polen en determinadas partes del cuerpo de su polinizador y con ello evitar la pérdida excesiva de polen (Howell, 1979; Thomas, 1982; Singaravelan y Marimuthu, 2004).

2.5.3. Dispersión de semillas

El proceso de dispersión es tan antiguo como la polinización. Los frutos claramente adaptados para atraer animales no llegaron a ser comunes hasta hace 65 millones de años (Howe, 1986). Los frutos de angiospermas tienen tres funciones principales: 1) servir de alimento, 2) como protección y 3) para dispersar los embriones de las plantas (Howe y Westley, 1988).

Los síndromes de dispersión consisten en un conjunto de colores de frutos, esencias, formas y cualidades nutritivas que son asociadas con diferentes medios de diseminación de semillas, ya sea por agentes bióticos o abióticos (Begon *et al.*, 1999). Algunos estudios muestran que los frutos generalmente están morfológicamente adaptados con ciertas características para ser consumidos por algún grupo de animales (Janson, 1983). Entre estas adaptaciones la presencia de pulpa y elaiosomas (estructuras que contienen almidón)

representan un importante paso en la evolución del proceso de dispersión (Howe y Smallwood, 1982).

La mayoría de las modificaciones altamente desarrolladas para la dispersión, son aquellas adaptaciones que permiten el consumo de los frutos por aves y mamíferos. Los frutos utilizados por estos animales ofrecen una recompensa nutricional, usualmente presentan una pulpa rica en carbohidratos, lípidos y/o proteínas, adicionalmente agua y fibra indigerible (Howe, 1986; Howe y Westley, 1988).

La dispersión de semillas puede beneficiar a las plantas de varias maneras: permite a las plantas progenitoras establecer su descendencia en nuevos hábitats (Howe y Smallwood, 1982; Howe y Westley, 1988). Puede representar un escape a la competencia que podría surgir entre la planta madre y su descendencia, así como al ataque de posibles depredadores de semillas especializados, sin dicha capacidad se produciría una desproporcionada mortalidad de semillas y plántulas cerca de la planta madre (Heithaus, 1982).

Entre las adaptaciones de los animales frugívoros que les permiten localizar los frutos se encuentran la visión a color y el olfato haciendo posible a las plantas atraerlos con elementos visuales y esencias. Quizá la más importante modificación es la del intestino de los frugívoros, pues los ayuda a procesar los frutos rápidamente, este tiempo resulta en un trato amable para las semillas en el tracto digestivo, lo cual en algunas especies de plantas facilita la germinación (Howe y Smallwood, 1982).

2.5.4. Quiropterochoria

Las plantas que poseen frutos especializados para ser dispersados por murciélagos se dice que presentan el síndrome de quiropterochoria. Los frutos de estas plantas se encuentran colocados fuera del follaje, son de colores inconspicuos, olores fuertes y con un gran número de semillas (Van der Pijil, 1969; Heithaus, 1982). Se ha observado que los frutos dispersados

por murciélagos tienden a ser más disponibles para otros consumidores, que la mayoría de las flores polinizadas por este grupo de animales (Heithaus, 1982).

Debido a su capacidad de vuelo y características de comportamiento de forrajeo, los murciélagos frugívoros son agentes de dispersión idóneos para la diseminación de semillas a grandes distancias (Galindo-González, 1998). Para alimentarse, los murciélagos pueden viajar varios kilómetros, dependiendo de la especie, desde sus sitios de percha hasta sus áreas de forrajeo, moviéndose entre éstas áreas en el transcurso de la noche (Vazquez-Yanes *et al.*, 1975; Morrison, 1978). Además dada su capacidad de dispersar semillas hacia hábitats abiertos, los murciélagos son importantes dispersores de semillas hacia hábitats perturbados, especialmente de árboles y arbustos pioneros los cuales son primordiales para iniciar el proceso sucesional (Whittaker y Jones, 1994; Medellín y Gaona, 1999).

Otra característica importante en el comportamiento de forrajeo de este grupo, es que generalmente los frutos que cosechan de los árboles no los consumen en el mismo árbol, sino que los llevan a refugios nocturnos que son árboles o palmeras vecinos al árbol del que arrancaron el fruto (Vazquez-Yanes *et al.*, 1975; Morrison, 1978; August, 1981). Aún cuando no se logren remover grandes distancias, las semillas que son dispersadas unos cuantos metros tienen mayor probabilidad de escapar a la depredación local (Fleming y Heithaus, 1981; Fleming y Williams, 1990).

El tiempo promedio de tránsito intestinal de los murciélagos frugívoros varía de 15 a 40 minutos (Morrison, 1978) según la especie y las plantas de las que se alimentan. Mientras mayor sea el tiempo de tránsito intestinal y mayor el número de áreas de alimentación visitadas en una noche, mayor será la probabilidad de que sean dispersadas a mayor distancia (Galindo-González, 1998).

Además del servicio de dispersión, los murciélagos frugívoros también tienen un efecto en la germinación de las semillas de ciertas especies de los géneros *Cecropia*, *Solanum* y *Ficus* (Fleming, 1988; Fleming y Williams, 1990). Sin embargo en otros casos no se ha

encontrado ningún efecto sobre la germinación de las semillas de las plantas consumidas (Vazquez-Yanes *et al.*, 1975). En ese caso el beneficio que obtiene la planta de que sus semillas pasen a través del tracto digestivo de un frugívoro, es la eliminación de la pulpa que recubre a las semillas y que podría actuar como un buen sustrato para los hongos que acabarían por destruir a las semillas (Fleming, 1988).

2.4. Estudios realizados sobre hábitos alimenticios de murciélagos frugívoros

El estudio sobre hábitos alimenticios de los murciélagos algunas veces a sido estimulado por el interés económico o ecológico (Altringham, 1998).

La familia Phyllostomidae presenta una amplia variedad de preferencias alimenticias, y relativamente pocas especies están restringidas a un régimen de dieta específico (Gardner, 1977). Sin embargo, entre los filostómidos la frugivoría ocurre en 27 géneros y aproximadamente 96 especies de las subfamilias Stenodermatinae, Carollinae, Brachyophillinae y Glossophaginae (Dumont, 2003).

Algunos estudios sobre la alimentación de los murciélagos frugívoros han categorizado a ciertas especies como especialistas, tal es el caso de *Artibeus jamaicensis* y *Artibeus phaeotis* considerados especialistas en frutos del género *Ficus* por August (1981) y Dumont (1999). De igual forma *Sturnira lilium* se considera como especialista del género *Solanum* (Dumont, 1999). Por otro lado, otros autores han propuesto a *Artibeus jamaicensis* como frugívoro generalista (Gardner, 1977).

Trabajos referentes a hábitos alimenticios de murciélagos frugívoros, coinciden en que las familias cuyos frutos son consumidos por este grupo de animales son: Anacardiaceae, Melastomaceae, Moraceae, Sapotaceae y Solanaceae (Vazquez-Yanes *et al.*, 1975; Gardner, 1977; Timm, 1985; Gannon *et al.*, 1989; Flores-Martínez, 1999; Ortega y Castro-Arrellano,

2001; Lou y Yurrita, 2005). Y recientemente se ha incorporado a esta lista la familia Cactaceae de la que se ha obtenido evidencia del consumo de frutos (Naranjo *et al.*, 2003).

También se ha encontrado que usan polen de especies como *Crescentia* sp. *Pseudobombax septinatum*, *Ceiba aesculifolia*, *Ceiba pentandra*, *Manilkara sapota*, entre otras (Heithaus *et al.*, 1975; Gardner 1977; Timm, 1985; Álvarez *et al.*, 1991). Éstas y otras especies son principalmente utilizadas por los murciélagos frugívoros en la época de secas, cuando la disponibilidad de frutos es limitada (Heithaus *et al.*, 1975; Lobo *et al.*, 2003; Méndez *et al.*, 2004). Para el caso de algunas especies de la familia Bombacaceae se ha reportado un patrón de floración secuencial, que reduce la competencia por polinizadores y permite a los murciélagos contar con varias fuentes de polen y néctar en el transcurso de la estación seca (Lobo *et al.*, 2003).

Se ha reportado que los murciélagos pueden consumir hojas de ciertas especies de plantas (Zortea y Lucena-Mendes, 1993; Kunz y Díaz, 1995). También que los insectos pueden formar parte de su dieta, especialmente cuando los frutos son escasos (Fleming *et al.*, 1972; Heithaus *et al.*, 1975; Gardner, 1977; Morrison, 1979; Herrera *et al.*, 2001).

En las regiones tropicales donde la floración ocurre durante la estación seca y la fructificación se da en la época de lluvias, se han podido determinar cambios en el tipo de alimentación que sufren ciertas especies frugívoras y polinectarívoras, como respuesta a los cambios en la disponibilidad de recursos. Tal es el caso de *Sturnira lilium* que experimenta un fuerte cambio de nectarívoro en la estación seca a frugívoro en la estación lluviosa (Heithaus *et al.*, 1975). De igual forma *Glossophaga soricina* varía su dieta de acuerdo a la disponibilidad de frutos, consistiendo primariamente de polillas y frutos durante la estación húmeda, polen y néctar en la estación seca (Heithaus *et al.*, 1975; Álvarez *et al.*, 1991).

Otros estudios en las regiones tropicales han proporcionado información sobre la repartición espacial y temporal de recursos, principalmente frutos ya que se presentan en el año durante más tiempo que las flores (Heithaus *et al.*, 1975). Con base en lo anterior se

sugiere una estratificación vertical de los murciélagos frugívoros: frugívoros de dosel y frugívoros de sotobosque (Kalko, 1998; Kalko *et al.*, 1996). Un patrón similar se ha observado en murciélagos que consumen néctar y polen, aunado a que los picos de actividad entre especies varían, lo cual les permite utilizar el mismo recurso en diferentes momentos durante una misma noche (Singaravelan y Marimuthu, 2004).

Finalmente estudios de este tipo han demostrado que algunas especies de murciélagos frugívoros pueden actuar como depredadores de semillas, como es el caso de *Chiroderma villosum* con semillas del género *Ficus* (Noguera y Peracchi, 2003).

2.5. Fragmentación de los hábitats

La fragmentación del hábitat tiene tres componentes principales: pérdida del hábitat original, reducción del hábitat en parches, aislamiento de los parches de hábitat, estos componentes contribuyen al decline de la diversidad biológica (Andrén, 1994).

Nuestro país, al igual que en Centro y Sudamérica, se caracteriza por la gran transformación de su cubierta vegetal a un mosaico heterogéneo de potreros para la ganadería, fragmentos de selva, vegetación secundaria y áreas de cultivo. En muchas ocasiones la modificación del ecosistema original ha reducido los fragmentos de vegetación a un árbol aislado que originalmente formaba parte del dosel de la selva (Galindo, 1998).

Los fragmentos de vegetación original rodeados de pastizales y árboles aislados afectan a la mayoría de las especies, entre ellas a los murciélagos, disminuyendo su abundancia y diversidad (Estrada *et al.*, 1993; Medellín *et al.*, 2000; Coates-Estrada y Estrada, 2002; Galindo-González y Sosa, 2003).

Estudios realizados con murciélagos de la familia Phyllostomidae han mostrado que miembros de la subfamilia Phyllostominae por sus necesidades (dieta, refugios, hábitat de

forrajeo), son muy sensibles a las perturbaciones del hábitat, mientras que las especies de la subfamilia Stenodermatinae se benefician con cierto grado de perturbación (Fenton *et al.*, 1992; Brosset *et al.*, 1996; Medellín *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2000).

Galindo-González (2004) propone una clasificación para la comunidad de murciélagos de Los Tuxtlas, de acuerdo a su respuesta ante cambios ambientales relacionados con las perturbaciones y la fragmentación del paisaje. Tipo I “Dependiente del hábitat” son especies que habitan en la selva continua o en grandes fragmentos de selva, no toleran espacios abiertos o volar fuera de la cobertura vegetal, son sensibles a modificaciones. Tipo II “Vulnerables” especies que habitan en los fragmentos de selva, pueden utilizar la vegetación riparia y corredores que atraviesan los pastizales pero sin salir de su protección hacia campo abierto. Tipo III “Adaptables” son especies generalistas, toleran más la transformación del ambiente y posiblemente se benefician con la fragmentación.

Ya que la movilidad de los murciélagos es alta, para que una comunidad quede realmente aislada por fragmentación, se requieren de varios kilómetros de distancia entre los fragmentos, o que se trate de murciélagos de Tipo I o II, que no salen de la cobertura vegetal hacia áreas abiertas (Schulze *et al.*, 2000; Galindo-González, 2004).

La fragmentación y el aislamiento que se pueda presentar en el paisaje no afecta a las poblaciones animales o vegetales de forma aislada, sino que interviene grandemente en las interacciones que ocurren en el ecosistema. En el caso de la polinización, los recursos en hábitats fragmentados pueden ser menos abundantes y la distancia entre ellos grande, por lo que muchos polinizadores invertirán más tiempo forrajeando en la misma planta o flor, incrementando así el nivel de autopolinización o reduciendo la cantidad de semillas en plantas autoincompatibles (Quesada *et al.*, 2004).

Se espera que polinizadores especialistas sean más susceptibles a la fragmentación de la vegetación (Quesada *et al.*, 2004). En ausencia o pérdida de polinizadores las plantas pueden presentar cambios en su sistema reproductivo, con una posible reducción en la

diversidad genética de las poblaciones remanentes (Molina-Freaner *et al.*, 2004; Lobo *et al.*, 2005).

Para el establecimiento de la vegetación en pastizales abandonados, las semillas que llegan de fragmentos de selvas adyacentes juegan un papel importante, principalmente aquellas semillas dispersadas por animales (Martínez-Garza y González-Montagut, 1999). Sin embargo, el porcentaje de semillas dispersadas por animales es más baja en los pastizales que en las selvas, esto sugiere que un pequeño subgrupo de frugívoros son capaces de forrajear y dispersar semillas desde la selva hacia fuera, a pastizales o vegetación riparia (Martínez-Garza y González-Montagut, 1999).

En el caso de los murciélagos frugívoros, bajas densidades o ausencia de ciertos árboles frutales de los géneros *Brosimum*, *Ficus* y *Manilkara*, en fragmentos de vegetación pueden hacer que el forrajeo en éstas áreas sea menos importante para grandes murciélagos frugívoros. Esto porque se alimentan de frutos de árboles de selvas maduras, mientras que los pequeños murciélagos frugívoros pueden consumir frutos de plantas que aparecen en la sucesión temprana (Schulze *et al.*, 2000). Por lo tanto la abundancia de alguno de estos grupos nos puede indicar el grado de perturbación de la vegetación (Fenton *et al.*, 1992; Schulze *et al.*, 2000).

En la península de Yucatán los cenotes y la vegetación asociada a ellos son de gran importancia, pues muchas veces constituyen fragmentos de vegetación original inmersos en una matriz de pastizales inducidos y potreros. Aunque las especies de plantas que rodean a los cenotes están determinadas por el tipo de vegetación en el que éste se encuentre, existen ciertas especies vegetales que juegan un papel primordial. En especial los árboles perennifolios, ya que representan una fuente de alimento y refugio para varias especies animales, entre ellas los murciélagos (Flores-Guido y Espejel-Carvajal, 1994).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en el municipio de Buctzotz que se encuentra en la región ganadera del estado de Yucatán. Se localiza a 101 km de la ciudad de Mérida en dirección oriente y entre los 5 y 10 m snm (Duch-Gary, 1988).

Este municipio tiene una superficie total de 35 094 ha, el 7% se considera como vegetación natural (2 469 ha), el 92.7% está cubierta por pastos cultivados (32 520 ha) y el 0.3% restante lo comprenden cultivos forrajeros (105 ha). Lo cual muestra un alto grado de perturbación en la zona (INEGI, 2003).

Se eligieron dos ranchos particulares del municipio para el estudio. Se procuró encontrar sitios que tuvieran características con la mayor similitud posible, considerando que tuvieran un cenote abierto y que presentara vegetación circundante, además de encontrarse dentro de una zona de pastizales. El Rancho Itzincab fue uno de los sitios de muestreo, este se localiza a 4.5 km carretera a Yalsihón entre las coordenadas 21° 13.653' N y 88° 40.766' W (Figura 1), presenta un cenote conocido localmente como Cenote Azul de 60 x 50 m, el cual se encuentra rodeado por un cinturón de vegetación irregular que en algunas áreas va de 7 a 10 m y en otras de 20 m a 30 m de ancho.

El segundo sitio fue el Rancho Buenavista localizado a 10 km del municipio de Buctzotz carretera a Tizimín entre las coordenadas 21° 11.811' N y 88° 40.345' W (Figura 1). Este rancho cuenta con el Cenote Buenavista cuya dimensión es de 40 x 50 m. Alrededor de este cenote se encuentra una estrecha franja de vegetación de 3 a 7 m de ancho.

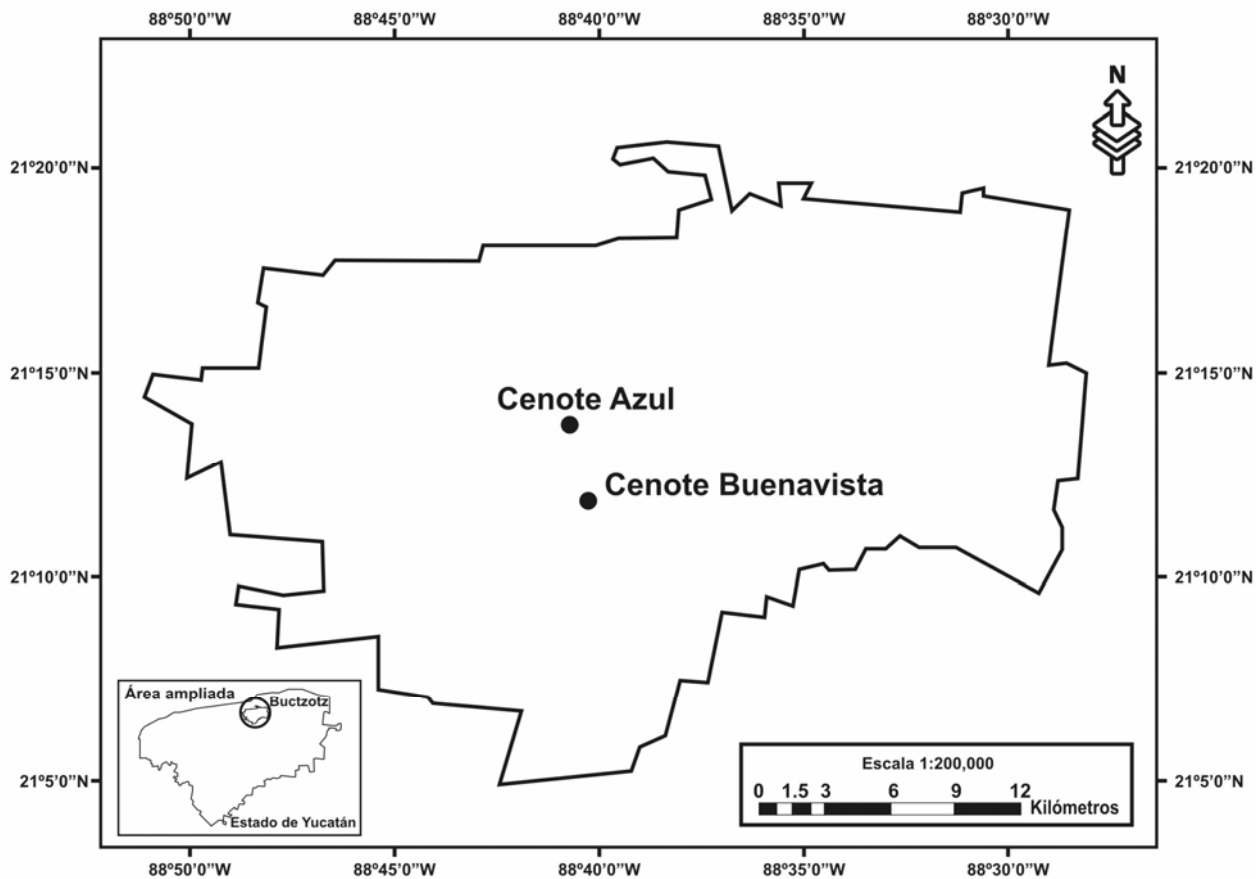


Figura 1. Ubicación las localidades de estudio, Cenote Azul y Cenote Buenavista.

3.1.1. Clima

El clima que predomina es el cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw_0). Su temperatura media anual es de $25.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ y posee una precipitación media anual de 113.5 mm^3 (Duch-Gary, 1988; Flores-Guido y Espejel-Carvajal, 1994).

3.1.2. Flora y vegetación

De acuerdo con Miranda (1958) y Flores-Guido y Espejel-Carvajal (1994), la vegetación clímax del área de estudio corresponde a selva mediana subcaducifolia la cual ha sido fragmentada por actividades ganaderas, dando lugar a pastizales inducidos.

Flores-Guido y Espejel-Carvajal (1994) reportan que este tipo de vegetación está constituido por árboles cuya altura promedio oscila entre los 10 y 30 m en el estrato superior, del 50 al 70% de las especies eliminan sus hojas en la época seca del año y se encuentran muchos elementos representativos de la flora centroamericana. Tiene como especies dominantes: *Acacia pennatula*, *Caesalpinia gaumeri*, *Caesalpinia platyloba*, *Lysiloma latisiliquum*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Mimosa bahamensis*, *Spondias mombin*, *Metopium brownei*, *Cochlospermum vitifolium*, *Guazuma ulmifolia*, *Trema micrantha*, *Annona reticulata*, *Gyrocarpus americanus*, *Piscidia piscipula*, *Pithecellobium dulce*, *Pithecellobium albicans*, *Sapindus saponaria*, *Gliricidia sepium*, *Acacia cornigera*, *Cedrela mexicana*, *Bursera simaruba*, *Simaruba glauca*, *Vitex gaumeri*, *Bucida buceras* y *Gymnopodium floribundum*.

3.2. Trabajo de campo

3.2.1. Caracterización de la vegetación

Las especies vegetales presentes en cada sitio de muestreo fueron determinadas recorriendo cuatro transectos a través de la franja de vegetación que rodeaba al cenote: transecto norte, sur, este y oeste. Se registró la especie de planta, altura y ubicación. De las especies identificadas que producen frutos carnosos, se llevó un seguimiento mensual para elaborar un calendario de floración y fructificación. Se hizo también una colección de referencia, los ejemplares preparados fueron depositados en el Herbario Alfredo Barrera Marín de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia (UADY).

3.2.2. Especies de murciélagos en los sitios de estudio

Para determinar las especies de murciélagos frugívoros en cada sitio se realizaron registros mensuales de dos noches de enero a diciembre de 2004. Para ello se utilizaron cuatro redes de niebla de 12.6 m de largo x 3 m de ancho. Dos de estas redes se colocaron dentro la vegetación asociada al cenote y las otras dos en el pastizal circundante (Figura 2). Estas redes permanecieron abiertas por un lapso de seis horas a partir de que se ocultó el sol.

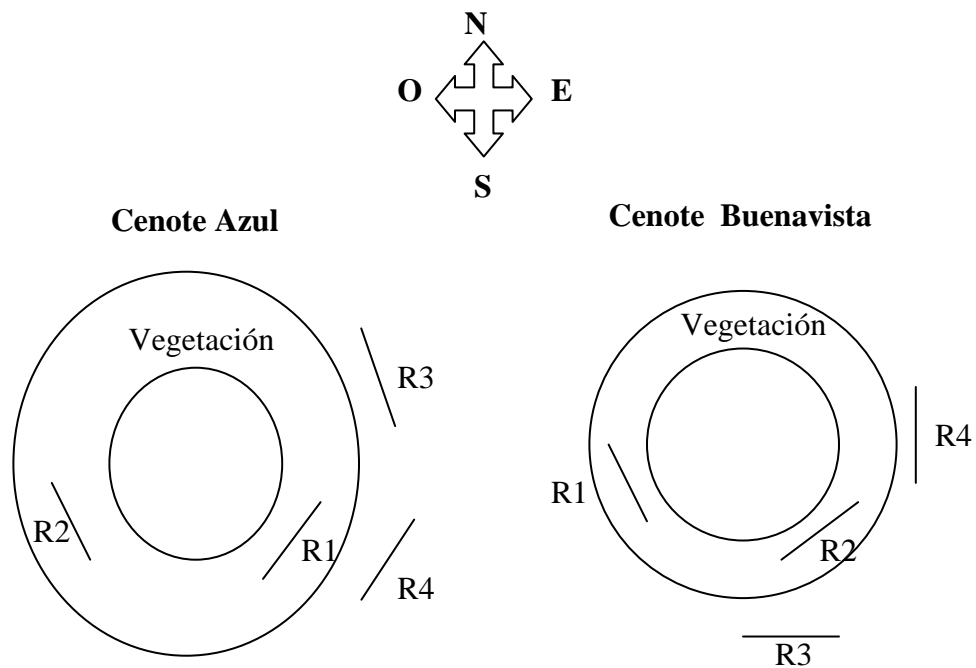


Figura 2. Representación esquemática de las redes (R) en cada uno de los sitios de estudio.

Cada animal capturado se identificó a nivel de especie siguiendo las guías de identificación de Medellín *et al.* (1997) y Reid (1997), se registró el sexo y condición reproductiva. Además se tomaron las medidas morfométricas como longitud del antebrazo, longitud de la oreja, longitud del trago, longitud de la pata, longitud de la cola, longitud total y peso, estos datos servirán para análisis posteriores sobre periodos reproductivos. De igual forma los organismos capturados fueron marcados en una de las patas con pintura temporal

para identificar las posibles recapturas. La taxonomía de los murciélagos fue de acuerdo a Simmons (2005).

3.2.3. Hábitos alimenticios de los murciélagos frugívoros

Para conocer las especies consumidas por los murciélagos frugívoros presentes, se colectaron sus excretas. Dado que la mayoría de las veces los murciélagos excretan espontáneamente cuando caen en la red o cuando se les manipula para retirarlos de ésta, se colocó debajo de cada red un plástico de 12.6 m de largo x 60 cm de ancho, siguiendo la metodología sugerida por Thomas (1982) y Galindo *et al.* (2000).

Se colectaron únicamente las excretas que se sabía con seguridad de que individuo provenían. Se consideró que una excreta pertenecía a un murciélago específico cuando ésta se colectaba exactamente debajo de él o cuando la deyección se producía al manipularlo. Las excretas colectadas fueron puestas en bolsas de papel, así mismo en cada bolsa se registró la especie del murciélago, número de colecta, red en la que se capturó, hora, sitio, fecha de colecta y posteriormente se determinó el número de semillas.

3.2.4. Tipos polínicos transportados por *Artibeus jamaicensis*

Para establecer si existe relación entre las plantas cuyo polen es transportado por *A. jamaicensis* con el síndrome de quiropterofilia, se procedió a tomar muestras de polen del cuerpo de estos organismos de abril de 2004 a marzo de 2005.

Las muestras de polen se obtuvieron cepillando cuatro individuos de *A. jamaicensis* capturados cada noche en cada sitio. Las muestras se depositaron en recipientes con alcohol etílico al 70% para su conservación, fueron etiquetadas con el número del individuo, fecha y sitio de colecta.

3.3. Trabajo de laboratorio

3.3.1. Identificación de semillas en las excretas

Las semillas obtenidas tanto de las excretas como de los frutos, se colocaron en una secadora durante un lapso de 30 minutos a 1 hora a una temperatura de 40 °C para deshidratarlas y evitar que fueran contaminadas por hongos. Las plantas y frutos colectados fueron prensados y secados de acuerdo a las técnicas convencionales para conservar material botánico. Se depositaron en el Herbario Alfredo Barrera Marín de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia (UADY) y sirvieron como referencia para la identificación de las semillas procedentes de las heces de los murciélagos. La determinación de las especies vegetales y sus frutos se hizo considerando los trabajos de Pennington y Sarukhán (1968), Standley *et al.* (1946-1977), Niembro (1989) y con la ayuda de los especialistas.

En la identificación de las semillas obtenidas de las excretas se trató de llegar a nivel de género y cuando fue posible hasta especie, sin embargo se aplicó el criterio de morfoespecie cuando no fue posible su identificación, tomando en consideración el tamaño y forma de las semillas.

3.3.2. Identificación de las muestras de polen

Para la identificación de los granos de polen, las muestras primeramente fueron acetolizadas siguiendo el método propuesto por Erdtman (1960), a nivel de micrométodo ya que la cantidad de polen obtenida de los murciélagos fue pequeña. El polen fue identificado a partir de la colección palinológica de referencia y siguiendo las claves de Palacios-Chávez *et al.* (1991).

Para determinar el principal tipo polínico transportado por *A. jamaicensis*, en todas las muestras se contabilizaron 300 granos por muestra, según lo propuesto por Loveaux *et al.* (1978). Una especie de polen fue principal cuando representara más del 80% de los granos de

polen contados para cada muestra (Lobo *et al.*, 2003). Para el análisis se consideraron las muestras con al menos 35 granos de polen, ya que cantidades inferiores podrían ser producto de alguna contaminación (Heithaus *et al.*, 1975). Se tomaron fotografías de los tipos polínicos predominantes a un aumento de 40 X utilizando un microscopio Olympus Bx41.

3.4. Análisis de datos

Con las capturas realizadas durante el año de estudio se obtuvo información sobre la composición de los murciélagos presentes en el área de estudio. Se utilizó el modelo no paramétrico Chao 1 para estimar el número de especies en los sitios y determinar que tan representada estaba la muestra con el esfuerzo aplicado (noches acumuladas). Se estimó el número total de especies de murciélagos y el de especies de murciélagos frugívoros según la siguiente fórmula:

$$Chao1 = S + \frac{a^2}{2b}$$

donde S es el número de especies en una muestra, a es el número de especies que están representadas solamente por un único individuo en esa muestra (número de “*single-tons*”) y b es el número de especies representadas por exactamente dos individuos en la muestra (número de “*doubletons*”) (Colwell y Coddington, 1994; Moreno, 2001). Estos datos fueron calculados utilizando el programa Species Diversity and Richness, Versión 2.6. Pisces Conservation Ltd, Lymington Hants, U.K.

La distribución espacial de los murciélagos frugívoros fue analizada mediante frecuencias totales obtenidas para los dos ambientes: vegetación asociada a cenote y pastizal. Se realizó una prueba de X^2 para determinar si la distribución de las abundancias de cada especie de murciélago difería entre hábitats, y por medio de una prueba X^2 sobre la tabla de contingencia de frecuencias se determinó si la distribución de ocurrencia de los murciélagos era independiente del hábitat.

De forma complementaria, se calculó la amplitud y traslape de nicho de las diferentes especies de murciélagos frugívoros presentes en el área de estudio. La amplitud de nicho se calculó utilizando la medida estandarizada de Levins (Krebs, 1999):

$$B_A = \frac{B-1}{n-1}$$

donde B_A es la medida estandarizada de Levins, n es el número de los posibles estados de los recursos y B es la medida Levins de amplitud de nicho. La cual se calcula a partir de la siguiente fórmula:

$$B = \frac{1}{\sum p_j^2}$$

donde p_j es la proporción de individuos que se encontró utilizan el recurso en el estado j . La medida en su forma estandarizada va de cero (mínima amplitud y máxima especialización) a uno (máxima amplitud y generalidad en la dieta).

Para estimar el solapamiento de nicho alimentario utilizamos el índice de MacArthur y Levins modificado por Pianka, que da una medida simétrica de solapamiento (Krebs 1999).

$$O_{jk} = \frac{\sum (p_{ij}p_{ik})}{\sum (p_{ij}^2 p_{ik}^2)^{1/2}}$$

donde O_{jk} es la medida de sobreposición de nicho entre las especies j y k , mientras que p_{ij} y p_{ik} es la proporción de la i -ésima planta utilizada por las especies j y k . El índice va de cero (no se utilizan plantas en común) hasta uno (sobreposición completa).

Ambos análisis se efectuaron bajo dos criterios, el primero clasificando a las excretas en tres categorías: a) pulpa (fragmentos de frutos digeridos sin presencia de semillas),

b) semillas (presencia de semillas de plantas) y c) insectos (partes de insectos). El segundo criterio fue con base en las especies o morfoespecies de semillas identificadas en las heces.

Una vez calculados los valores de traslape de nicho éstos fueron sometidos a un análisis de agrupamiento jerárquico empleando el programa SYSTAT 11 Software, Inc.

Dado que no se pudieron evaluar de la misma forma las semillas y los frutos que fueron consumidos por los murciélagos, estos últimos se incluyeron únicamente en una lista complementaria donde se indicó la especie de fruto y la especie de murciélago que la consumió.

4. RESULTADOS

Caracterización de la vegetación

La vegetación que rodea a los cenotes esta tipificada por especies de selva mediana subcaducifolia y subperennifolia. Los árboles registrados en los sitios de estudio alcanzaron alturas de 20 y 25 m y las especies predominantes en ambos sitios fueron: *Ficus sp.*, *Piscidia piscipula*, *Lysiloma latisiliquum*, *Metopium brownei* y *Bursera simaruba*. Se registraron otras 37 especies de árboles para ambos sitios (Anexo 1).

Veintitrés especies de árboles presentaron frutos carnosos, considerando ambos sitios (Anexo 2). Sin embargo, los murciélagos frugívoros únicamente consumieron los frutos de cinco especies: *Maclura tinctoria*, *Ficus cotinifolia*, *Manilkara sapota*, *Spondias mombin* y *Thevetia sp.*

Los periodos de floración de las especies vegetales que rodeaban al cenote ocurrió principalmente en los siete primeros meses del año, al menos en siete de las ocho especies de las que se obtuvo información. Los frutos estuvieron disponibles durante la mayor parte del año, cubriendo las épocas de secas (noviembre-abril) y lluvias (mayo-octubre). Las especies que presentaron frutos durante más de la mitad del año fueron en orden decreciente: *Ficus tecolutensis*, *F. yucatanensis*, *Manilkara sapota*, *Carica papaya*, *F. cotinifolia* y *Sabal yapa*. La fructificación de las diferentes especies de *Ficus* se presentó en la mayor parte de los meses de muestreo, ya que los periodos de fructificación mostraron una asincronía tanto intra como interespecífica. En contraste individuos de *Ceiba pentandra* y *Sabal yapa* mostraron periodos de fructificación y floración sincrónicos en ambos sitios. (Cuadro 1).

Cuadro 1. Producción anual de flores y frutos en los sitios de estudio.

Spp	Meses del año 2004											
	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
Fc												
Fp												
Ft												
Fy												
Cc												
Sy												
Sm												
Cp												
Ba												
Ag												
To												
Tc												
Cap												
Gu												
Bs												
Mb												
Mz												
Dc												
Np												
Ssp												
	Fructificación			Floración				Flores y Frutos			No registrado	

Fc: *Ficus cotinifolia*
 Fp: *Ficus padifolia*
 Ft: *Ficus tecolutensis*
 Fy: *Ficus yucatanensis*
 Sy: *Sabal yapa*
 Cc: *Crescentia cujete*
 Sm: *Spondias mombin*
 Cp: *Ceiba pentandra*
 Ba: *Brosimum alicastrum*
 Ag: *Annona glabra*

To: *Talisia olivaeformis*
 Tc: *Terminalia catappa*
 Cap: *Carica papaya*
 Gu: *Guazuma ulmifolia*
 Bs: *Bursera simaruba*
 Mb: *Metopium brownei*
 Mz: *Manilkara sapota*
 Dc: *Diospyros cuneata*
 Np: *Neea psychotrioides*
 Ssp: *Sideroxylon sp*

Especies de murciélagos en los sitios de estudio

Durante el año de estudio se capturaron un total de 762 individuos pertenecientes a 13 especies de murciélagos agrupadas en tres familias: Phyllostomidae, Mormoopidae y Vespertilionidae (Cuadro 2). La familia Phyllostomidae fue la mejor representada con 10 especies. En esta familia se registraron especies con diferentes hábitos alimenticios: frugívoros, omnívoro/frugívoro, hematófagos y carnívoros. Las especies pertenecientes a las familias Mormoopidae y Vespertilionidae son de hábitos alimenticios insectívoros.

Cuadro 2. Abundancias de las especies de murciélagos capturados.

Familia	Especie	Abundancia	Abundancia relativa
Mormoopidae	<i>Mormoops megalophylla</i>	1	0.001
Moormopidae	<i>Pteronotus parnellii</i>	10	0.013
Phyllostomidae	<i>Desmodus rotundus</i>	33	0.043
Phyllostomidae	<i>Glossophaga soricina</i>	53	0.070
Phyllostomidae	<i>Chrotopterus auritus</i>	1	0.001
Phyllostomidae	<i>Mimon cozumelae</i>	1	0.001
Phyllostomidae	<i>Sturnira lilium</i>	43	0.056
Phyllostomidae	<i>Artibeus jamaicensis</i>	511	0.671
Phyllostomidae	<i>Artibeus lituratus</i>	48	0.064
Phyllostomidae	<i>Artibeus phaeotis</i>	50	0.066
Phyllostomidae	<i>Centurio senex</i>	2	0.002
Phyllostomidae	<i>Chiroderma villosum</i>	8	0.011
Vespertilionidae	<i>Rhogeessa aeneus</i>	1	0.001
Total		762	1

La prueba de Chao1 estimó un total de 21 especies de murciélagos para ambos sitios con un esfuerzo de 24 noches de captura, que contrasta con las 13 especies que se registraron durante el año de estudio (Figura 3).

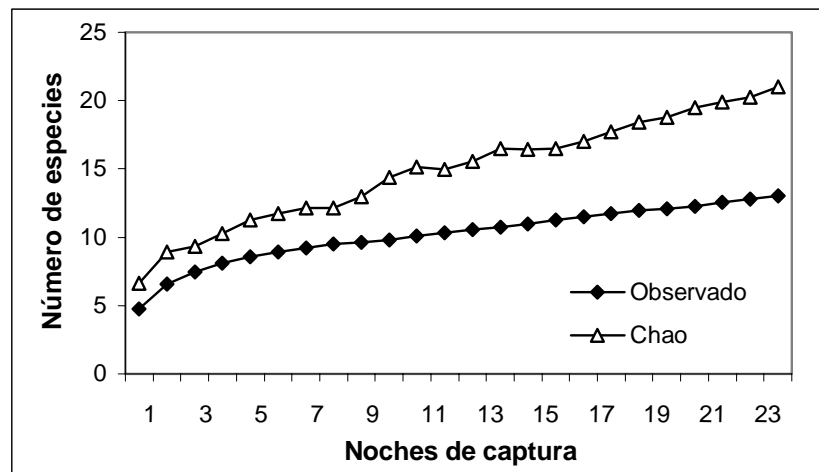


Figura 3. Curva de acumulación de especies de murciélagos en los sitios de estudio.

La misma prueba aplicada para estimar el número de especies de murciélagos frugívoros, determinó un total de siete especies para el área de estudio. Sin embargo, únicamente se registraron seis: *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus*, *Artibeus phaeotis*, *Centurio senex*, *Chiroderma villosum* y *Sturnira lilium*, y así como un omnívoro/frugívoro: *Glossophaga soricina*. La especie más abundante entre los frugívoros fue *A. jamaicensis* mientras que *C. senex* fue la menos abundante. Por su baja abundancia esta última especie fue excluida de los resultados (Figura 4).

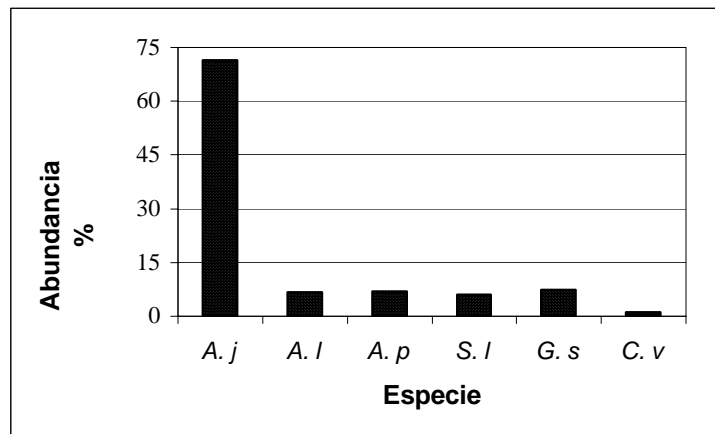


Figura 4. Abundancia porcentual de los murciélagos frugívoros capturados en los sitios de estudio (*A. j*= *Artibeus jamaicensis*, *A. l*= *Artibeus lituratus*, *A. p*= *Artibeus phaeotis*, *S. l*= *Sturnira lilium*, *G. s*= *Glossophaga soricina*, *C. v*= *Chiroderma villosum*).

La abundancia de murciélagos frugívoros en los dos hábitats muestreados fue diferente. En la selva que rodeaba al cenote se capturaron 535 individuos, mientras que en el pastizal circundante sólo se capturaron 180 individuos. En ambos hábitats se presentó la misma riqueza de especies frugívoras (Figura 5). La prueba de contingencia indicó que existe una diferencia significativa en la abundancia relativa de las diferentes especies de murciélagos frugívoros entre hábitats ($X^2=15.504$, $gl=6$, $\alpha=0.05$).

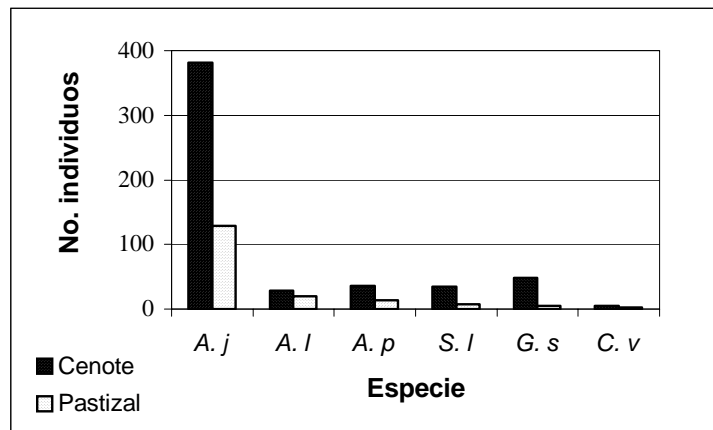


Figura 5. Abundancia de murciélagos frugívoros en los dos hábitats muestreados (*A. j*= *Artibeus jamaicensis*, *A. l*= *Artibeus lituratus*, *A. p*= *Artibeus phaeotis*, *S. l*= *Sturnira lilium*, *G. s*= *Glossophaga soricina*, *C. v*= *Chiroderma villosum*).

Es importante señalar que las dos especies de la subfamilia Phyllostominae: *Chrotopterus auritus* y *Mimon cozumelae* y dos de los insectívoros: *Mormoops megalophylla* y *Rhogeessa aeneus*, se capturaron exclusivamente en la vegetación que rodea al cenote.

Hábitos alimenticios de los murciélagos frugívoros

Se obtuvieron muestras fecales del 38.32% del total de murciélagos frugívoros capturados ($n=715$). Las heces de *Artibeus jamaicensis* fueron las más frecuentes en el muestreo. Mientras que las de *Centurio senex* y *Chiroderma villosum* no fueron las suficientes para realizar los análisis y quedaron excluidas (Figura 6).

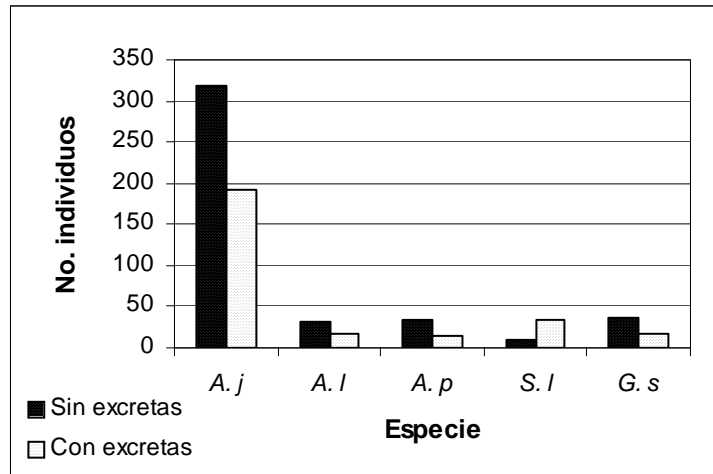


Figura 6. Número de individuos por especie de los cuales se obtuvo o no excreta (A. j= *Artibeus jamaicensis*, A. l= *Artibeus lituratus*, A. p= *Artibeus phaeotis*, S. l= *Sturnira lilium*, G. s= *Glossophaga soricina*).

Se colectaron un total de 88 excretas con pulpa (32.12 %), 184 excretas con semillas (67.15 %) y únicamente 2 con insectos (0.73 %), éstas últimas provenientes de *Artibeus jamaicensis* y *Glossophaga soricina*. La mayor parte de las especies de frugívoros presentaron al menos 2 de las 3 categorías (Figura 7).

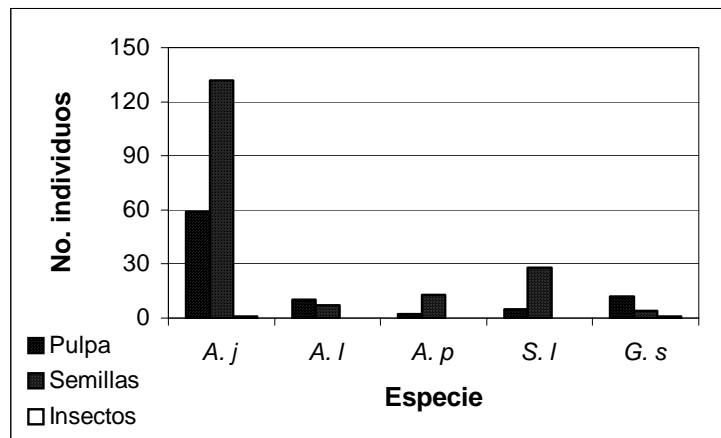


Figura 7. Número de individuos por especie que presentaron en sus excretas: pulpa, semillas, insectos (A. j= *Artibeus jamaicensis*, A. l= *Artibeus lituratus*, A. p= *Artibeus phaeotis*, S. l= *Sturnira lilium*, G. s= *Glossophaga soricina*).

Las semillas encontradas en las excretas fueron de las familias: Cactaceae, Moraceae y Solanaceae. Sólo se identificaron tres especies y cuatro quedaron a nivel de morfoespecie. La familia Moraceae fue la más representada con dos especies y dos morfoespecies (Cuadro 3).

Cuadro 3. Familias y especies/morfoespecies consumidas por los murciélagos frugívoros.

Familia	Especie/ Morfoespecie
Cactaceae	Cactaceae sp1
Solanaceae	<i>Solanum erianthum</i>
Moraceae	<i>Ficus cotinifolia</i>
Moraceae	<i>Ficus sp1</i>
Moraceae	<i>Ficus sp2</i>
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i>
Desconocida	Morfoespecie 1

En *Aribeus jamaicensis* se encontraron seis de las siete especies de semillas registradas. Mientras que en *A. phaeotis* únicamente se encontró una especie de semilla. Por otro lado *Maclura tinctoria* fue consumida exclusivamente por *A. jamaicensis* y la Cactaceae sp1 solamente se encontró en las excretas de *G. soricina*.

Para *A. jamaicensis* y *S. lilium*, se registraron excretas en las que había más de una especie de semilla. En seis de las muestras fecales de *A. jamaicensis* y tres de *S. lilium*, se encontraron semillas de más de una especie vegetal (Cuadro 4)

Cuadro 4. Especies vegetales consumidas por los murciélagos frugívoros.

Especie de planta	Especie de murciélago					Individuos totales
	<i>A. jamaicensis</i>	<i>A. lituratus</i>	<i>A. phaeotis</i>	<i>S. lilium</i>	<i>G. soricina</i>	
<i>Ficus cotinifolia</i>	16	1	0	2	2	21
<i>Ficus sp1</i>	11	0	0	2	0	13
<i>Ficus sp2</i>	42	0	0	2	0	44
<i>Maclura tinctoria</i>	12	0	0	0	0	12
<i>Solanum erianthum</i>	51	6	13	24	0	94
Cactaceae sp1	0	0	0	0	2	2
Morfoespecie 1	6	0	0	1	0	7
Individuos totales	138	7	13	31	4	193

Las semillas colectadas estuvieron principalmente representadas por los géneros *Ficus* y *Solanum*, pero el 61.36% de las semillas colectadas ($n= 7877$) correspondió a la especie *Solanum erianthum* (Figura 8).

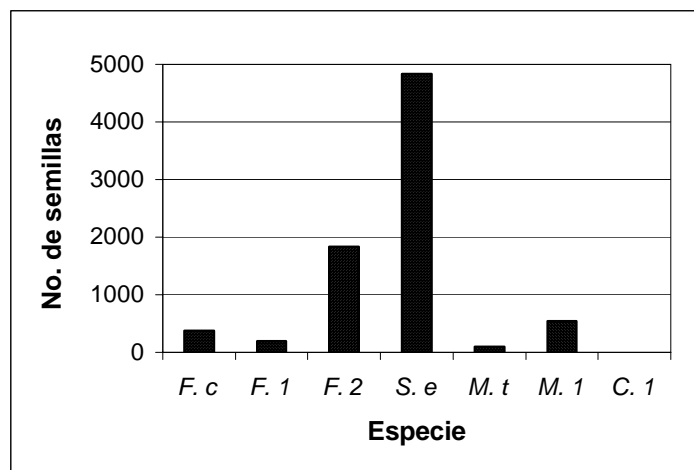


Figura 8. Número total de semillas colectadas por especie de planta (*F. c*= *Ficus cotinifolia*, *F. 1*= *Ficus sp1*, *F. 2*= *Ficus sp2*, *S. e*= *Solanum erianthum*, *M. t*= *Maclura tinctoria*, *M. 1*= Morfoespecie 1, *C. 1*= Cactaceae sp1).

El número de semillas colectadas por especie de planta fue diferente para cada una de las especies de murciélagos frugívoros que las consumieron. Sin embargo, el número de semillas de *Solanum erianthum* fue mayor al de las otras especies y morfoespecies de semillas en cuatro de las cinco especies de murciélagos (Cuadro 5).

Cuadro 5. Número total de semillas por especie de planta y especie de murciélago.

Especie de planta	Especie de murciélago					No. semillas total
	<i>A. jamaicensis</i>	<i>A. lituratus</i>	<i>A. phaeotis</i>	<i>S. lilium</i>	<i>G. soricina</i>	
<i>Ficus cotinifolia</i>	313	1	0	44	11	369
<i>Ficus sp1</i>	186	0	0	3	0	189
<i>Ficus sp2</i>	1748	0	0	92	0	1840
<i>Maclura tinctoria</i>	99	0	0	0	0	99
<i>Solanum erianthum</i>	2110	1003	439	1282	0	4834
Cactaceae sp1	0	0	0	0	5	5
Morfoespecie 1	447	0	0	94	0	541
No. semillas total	4903	1004	439	1515	16	7877

Tomando en cuenta la presencia de pulpa, semillas o insectos en las excretas, se calculó la medida de amplitud de nicho de Levins en su forma estandarizada. La especie con la mayor amplitud de nicho alimentario fue *Artibeus lituratus*, que mostró proporciones similares de excretas con pulpa y semillas. Mientras que *A. phaeotis* obtuvo la amplitud de nicho más baja ya que la mayor parte de sus excretas contenían semillas (Cuadro 6).

Cuadro 6. Amplitud de nicho alimentario de los murciélagos frugívoros considerando: pulpa, semilla e insectos.

Especie	Amplitud de nicho
<i>Artibeus jamaicensis</i>	0.382
<i>Artibeus lituratus</i>	0.470
<i>Artibeus phaeotis</i>	0.150
<i>Sturnira lilium</i>	0.173
<i>Glossophaga soricina</i>	0.398

El mayor traslape de nicho alimentario (Cuadro 7), lo mostraron *A. phaeotis* y *S. lilium*, en ambas especies las excretas se presentaron en forma de pulpa y semillas, pero la presencia de semillas fue más frecuente para ambas. *Glossophaga soricina* y *A. phaeotis* tuvieron los valores de traslape más pequeños, debido a que la primera presentó principalmente pulpa en sus excretas mientras que la segunda mostró primordialmente semillas.

Cuadro 7. Matriz de traslape de nicho alimentario entre murciélagos frugívoros considerando el contenido de las excretas (pulpa, semilla e insecto).

Especie	<i>A. jamaicensis</i>	<i>A. lituratus</i>	<i>A. phaeotis</i>	<i>S. lilium</i>
<i>A. lituratus</i>	0.858			
<i>A. phaeotis</i>	0.964	0.691		
<i>S. lilium</i>	0.970	0.709	0.999	
<i>G. soricina</i>	0.674	0.956	0.455	0.477

Con los valores de traslape de nicho tomando el contenido de las excretas, se obtuvo el dendrograma que se muestra en la figura 9. Las cinco especies de murciélagos se encuentran distribuidas en dos grupos. En la porción superior del árbol se encuentran las especies de

frugívoros en cuyas excretas se encontraron principalmente semillas, es decir, que compiten entre sí por este recurso. *Artibeus phaeotis* y *Sturnira lilium*, frugívoros de sotobosque, mostraron una mayor similitud en cuanto al tipo de recursos utilizados como alimento. En contraste en la porción inferior estuvieron *A. lituratus* (frugívoro) y *Glossophaga soricina* (omnívoro/frugívoro), que consumieron mayormente recursos sin semillas, posiblemente frutos con semillas grandes, hojas o bien polen y néctar.

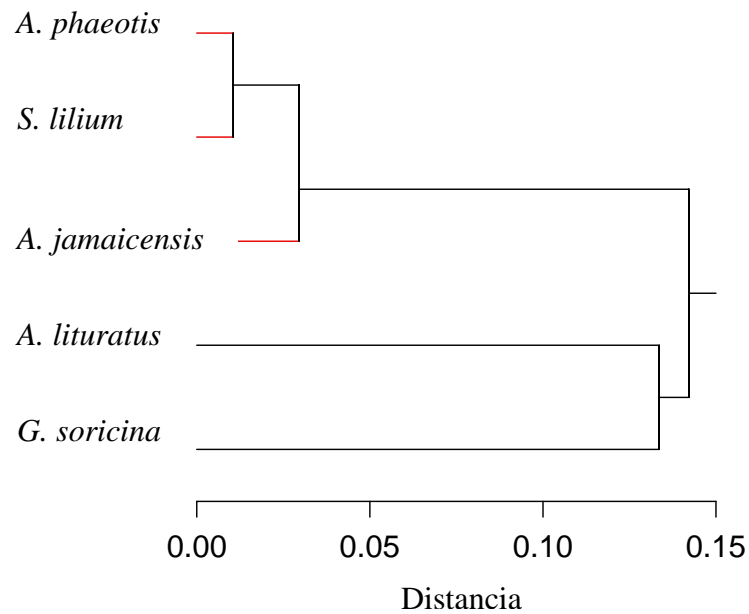


Figura 9. Dendrograma sobre el traslape de nicho alimentario basado en el contenido de las excretas (pulpa, semillas, insectos).

En el análisis de amplitud de nicho alimentario tomando en consideración las especies de semillas encontradas en las excretas (Cuadro 8), *Artibeus jamaicensis* presentó el mayor valor de amplitud de nicho, ya que incluyó un mayor número de especies de semillas en su dieta. Mientras que *A. phaeotis* tuvo una amplitud de nicho igual a cero, pues en sus excretas solo se registró una especie de semilla.

Cuadro 8. Amplitud de nicho alimentario de los murciélagos frugívoros considerando las especies de semillas registradas.

Especie	Amplitud de nicho
<i>Artibeus jamaicensis</i>	0.478
<i>Artibeus lituratus</i>	0.0541
<i>Artibeus phaeotis</i>	0
<i>Sturnira lilium</i>	0.105
<i>Glossophaga soricina</i>	0.1667

Los valores de traslape de nicho alimentario entre los murciélagos frugívoros, mostraron que las especies que presentan un mayor traslape en cuanto al uso de las especies de semillas fueron *A. lituratus*, *A. phaeotis* y *S. lilium* (Cuadro 9). Mientras que por otro lado existieron varias especies que no compartieron entre sí ninguna de las especies de semillas consumidas como *G. soricina* y *A. phaeotis* o que se traslapaban muy poco.

Cuadro 9. Matriz de traslape de nicho alimentario entre las especies de murciélagos frugívoros considerando las especies de semillas.

Especie	<i>A. jamaicensis</i>	<i>A. lituratus</i>	<i>A. phaeotis</i>	<i>S. lilium</i>
<i>A. lituratus</i>	0.755			
<i>A. phaeotis</i>	0.727	0.986		
<i>S. lilium</i>	0.803	0.989	0.989	
<i>G. soricina</i>	0.161	0.116	0	0.175

Los valores de traslape de nicho alimentario considerando las especies de semillas encontradas en las excretas, se utilizaron para construir un dendrograma (Figura 10). En este dendrograma el nodo superior se compone de las especies frugívoras y el inferior de la especie omnívora/frugívora. El mayor sobrelapamiento entre frugívoros considerando a las semillas

encontradas en sus excretas, ocurrió principalmente porque un gran número de individuos de estas especies consumieron semillas de *Solanum erianthum*. Mientras que en el nodo inferior *G. soricina*, murciélago omnívoro/frugívoro, sólo utilizó una especie de *Ficus* y la Cactaceae sp1, especies vegetales que se traslapan muy poco o nada con las consumidas por las especies de frugívoros del nodo superior.

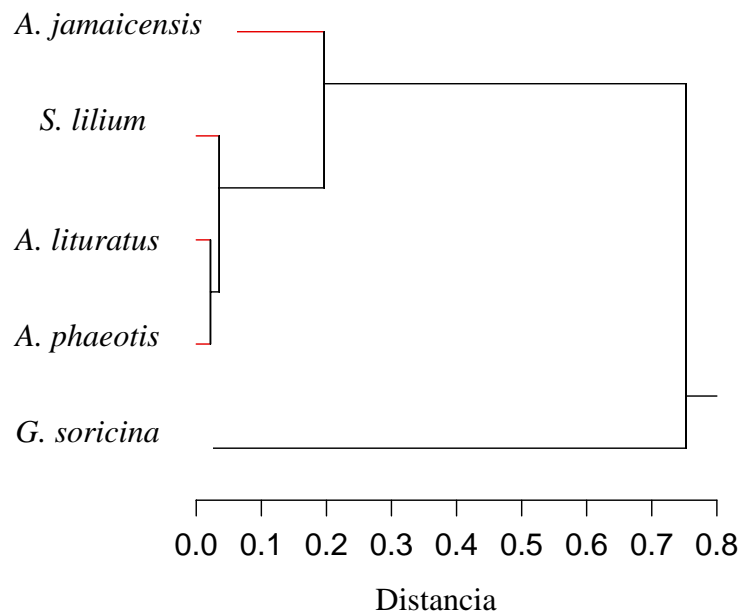


Figura 10. Dendrograma sobre el traslape de nicho alimentario de los murciélagos frugívoros considerando las especies de semillas.

También se obtuvieron datos indirectos de otras especies de plantas utilizadas como alimento por los murciélagos frugívoros en los sitios de estudio. En algunas ocasiones se colectaron frutos o fragmentos de ellos en las redes de niebla o en sus cercanías y dado que estos datos no podían ser tratados de la misma forma que las semillas se presentan en el cuadro 10. Tres de estas especies no se encontraban en el cinturón de vegetación que rodeaba a los cenotes, pero formaban parte de los árboles que las personas tienen cerca de los potreros para dar sombra o por los frutos que producen, éstas especies son: *Psidium guajava*, *Spondias mombin* y *Terminalia catappa*.

Cuadro10. Especies vegetales con evidencia indirecta de consumo por los murciélagos frugívoros.

Familia	Especie
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>
Apocynaceae	<i>Thevetia sp.</i>
Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i>
Sapotaceae	<i>Manilkara sapota</i>

Tipos polínicos transportados por *Artibeus jamaicensis*

Se analizaron 54 muestras de polen provenientes del pelaje de *A. jamaicensis* durante el año de estudio, sin embargo solamente 24 fueron incluidas en los resultados ya que contenían 35 o más granos de polen.

En los meses de abril, diciembre y enero se obtuvieron un mayor número de muestras con polen. Durante los meses de julio, septiembre y octubre, se obtuvieron muy pocas muestras, la cantidad de polen que contenían fue insuficiente para incluirlas en este apartado. Únicamente en agosto y noviembre no se encontraron granos de polen (Figura 11).

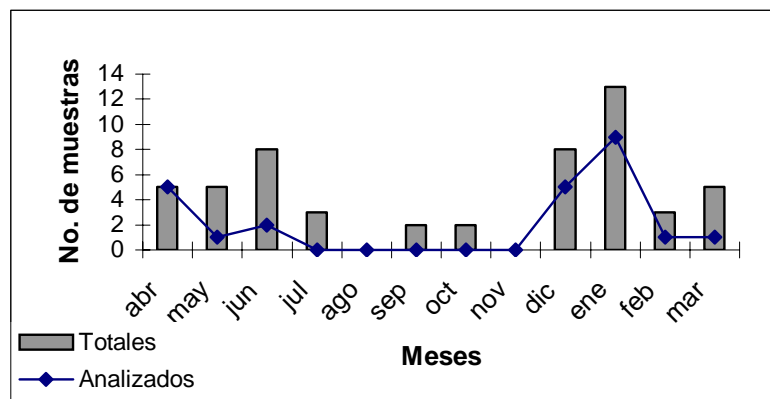


Figura 11. Número de muestras de polen totales y analizadas de *A. jamaicensis*.

Los meses donde se obtuvieron muestras con suficiente polen coinciden con los meses donde algunas especies vegetales que rodeaban al cenote presentaban flores (Cuadro 1). Básicamente esto ocurrió en los siete primeros meses del año (enero-julio).

Se registraron 23 tipos polínicos transportados por *A. jamaicensis*. De éstos 11 fueron identificados a nivel de especie, cuatro a nivel de familia y ocho quedaron como tipos polínicos (Figuras 12 y 13). Las familias Bombacaceae y Leguminosae fueron las mejor representadas, ambas con dos especies. La familia Bombacaceae fue la más frecuente durante el transcurso del año.

El número de especies acarreadas por *A. jamaicensis* cada mes fue diferente a lo largo del estudio. En diciembre se encontró un mayor número de especies y en marzo se presentó el menor (Cuadro 11).

En cuanto a los tipos de polen principales o más comunes encontrados en *A. jamaicensis*, se obtuvo lo siguiente: en el mes de abril el 100% de las muestras (n= 5) correspondieron a *Ceiba aesculifolia*, lo mismo sucedió con *Bursera simaruba* en mayo (n= 1), en junio el 100 % de las muestras (n= 2) contenían el polen de *Maclura tinctoria* como el más común, el tipo polínico perteneciente a la familia Sapindaceae apareció en el 60% de las muestras (n= 5) de diciembre, finalmente en los meses de enero, febrero y marzo, *Ceiba pentandra* se presentó como la especie más común en el 100% de las muestras (n= 9, n= 1 y n= 1, respectivamente). También las familias Agavaceae y Vitaceae se mostraron como tipos polínicos predominantes, en al menos una de las muestras analizadas durante el mes de diciembre (Cuadro 11).

Las familias menos representadas fueron Amaranthaceae, Asteraceae y Piperaceae, tanto en número de muestras como en número de granos de polen encontrados por muestra. Mientras que la familia Bombacaceae fue la más visitada por *Artibeus jamaicensis*, al presentarse *Ceiba aesculifolia* y *Ceiba pentandra* como tipos polínicos predominantes en cuatro de los siete meses en los que se obtuvieron muestras con suficientes granos de polen.

Cuadro 11. Tipos polínicos transportados por *Artibeus jamaicensis* de abril de 2004 a marzo de 2005. Los números indican: número de muestras en las que la especie fue la más común / número de muestras en las que apareció dicha especie.

Familia y especie de polen	Abr/04	May/04	Jun/04	Dic/04	Ene/05	Feb/05	Mar/05
Agavaceae							
<i>Agave fourcroydes</i>				1 / 2		0 / 1	
Amaranthaceae							
<i>Amaranthus spinosus</i>			0 / 1	0 / 1			
Asteraceae							
<i>Asteraceae 1</i>						0 / 1	
<i>Asteraceae 2</i>				0 / 1			
Bombacaceae							
<i>Ceiba aesculifolia</i>	5 / 5	0 / 1					
<i>Ceiba pentandra</i>					9 / 9	1 / 1	1 / 1
Burseraceae							
<i>Bursera simaruba</i>	0 / 2	1 / 1					
Cactaceae							
<i>Hylocereus undatus</i>			0 / 2				
Leguminosae							
<i>Erythrina standleyana</i>						0 / 1	
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	0 / 2	0 / 1					
Moraceae							
<i>Maclura tinctoria</i>	0 / 1		2 / 2				
Piperaceae							
<i>Piper auritum</i>			0 / 1				
Polygonaceae							
<i>Gymnopodium floribundum</i>	0 / 1						
Sapindaceae				3 / 3			
Vitaceae				1 / 2			
Tipos polínicos							
Tipo 1		0 / 1					
Tipo 2			0 / 2				
Tipo 3			0 / 1				
Tipo 4				0 / 1			
Tipo 5				0 / 1			
Tipo 6				0 / 1			
Tipo 7					0 / 1		
Tipo 8				0 / 1	0 / 4		
Muestras analizadas	5	1	2	5	9	1	1

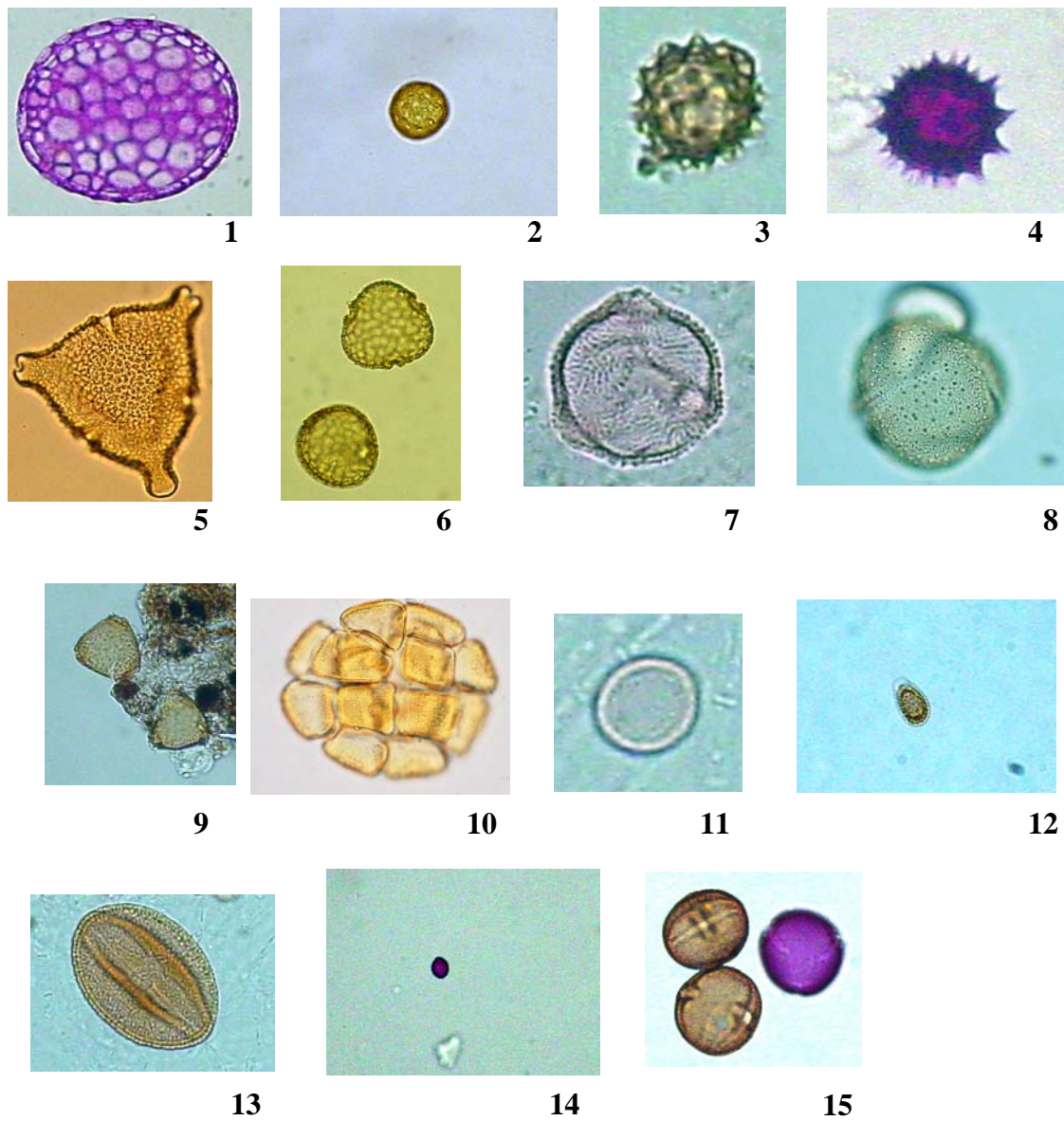


Figura 12. Tipos polínicos identificados transportados por *Artibeus jamaicensis*. Familia Agavaceae: 1 *Agave fourcroydes*. Amaranthaceae: 2 *Amaranthus spinosus*. Asteraceae: 3-4 (tipos 1-2). Bombacaceae: 5 *Ceiba aesculifolia*, 6 *Ceiba pentandra*. Burseraceae: 7 *Bursera simaruba*. Cactaceae: 8 *Hylocereus undatus*. Leguminosae: 9 *Erythrina standleyana*, 10 *Lysiloma latisiliquum*. Moraceae: 11 *Maclura tinctoria*. Piperaceae: 12 *Piper auritum*. Polygonaceae: 13 *Gymnopodium floribundum*. Sapindaceae: 14. Vitaceae 15 (Microscopio Olympus Bx41 aumento de 40 X).



Tipo 1



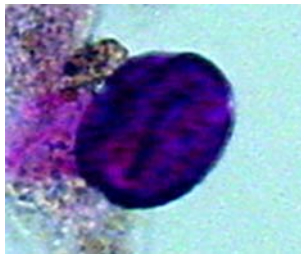
Tipo 2



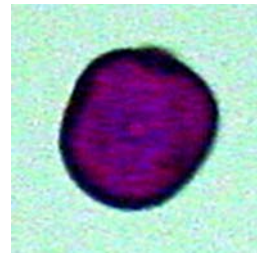
Tipo 3



Tipo 4



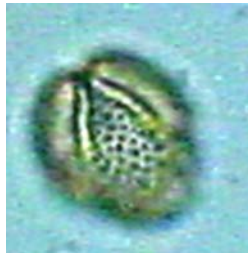
Tipo 5



Tipo 6



Tipo 7



Tipo 8

Figura 13. Tipos polínicos no identificados transportados por *Artibeus jamaicensis*.
(Microscopio Olympus Bx41 aumento de 40 X).

5. DISCUSIÓN

5.1. Caracterización de la vegetación

A pesar de que los sitios de estudio se encontraban en una zona que corresponde a selva mediana subcaducifolia, la presencia de agua permanente en los dos cenotes permitió el establecimiento de árboles típicos de selvas medianas subperennifolias (Miranda, 1958; Flores-Guido y Espejel-Carvajal, 1994) como son *Brosimum alicastrum*, *Manilkara sapota* y *Talisia olivaeformis*, así como diferentes especies de *Ficus*. La predominancia de *Ficus cotinifolia*, *F. padifolia*, *F. tecolutensis* y *F. yucatanensis* y de los otros elementos arbóreos antes mencionados en la vegetación que rodeaba a los cenotes se considera de suma importancia para la definición del tipo de vegetación presente (Flores-Guido y Espejel-Carvajal, 1994).

De acuerdo a los registros de floración-fructificación de las especies arbóreas, se pueden definir especies con periodos asincrónicos y sincrónicos. En el primer caso las especies del género *Ficus* mostraron una producción asincrónica y continua de flores-frutos a lo largo del año. La asincronía intra e interespecífica en la fructificación de este género permitió a murciélagos, aves y otros mamíferos que visitan estos ambientes, contar con recursos alimenticios durante casi todo el año. La presencia de semillas del género *Ficus* en excretas de aves y mamíferos halladas alrededor del cenote, confirma su importancia como recurso alimenticio clave tal y como lo reportan otros estudios realizados en Perú y Panamá (Milton *et al.*, 1982; Terborgh, 1986). Por otro lado, *Ceiba pentandra* es el ejemplo más claro de floración-fructificación sincrónica (enero a mayo) y en esta especie se ha documentado claramente el síndrome quiropterófilo (Heithaus, 1982; Lobo *et al.*, 2003; Singaravelan y Marimuthu, 2004).

Los patrones de floración-fructificación de otras especies arbóreas sugieren una producción constante de flores y frutos suculentos, poniendo a disposición de los animales frugívoros una amplia gama de recursos alimenticios que son más escasos en ambientes transformados como los pastizales inducidos (Estrada *et al.*, 1993). En especial, la presencia de

árboles perennifolios hacen aún más atractivos a estos sitios por su producción de frutos tanto en la estación lluviosa como en la seca, asegurando la presencia de recursos alimenticios en temporadas de escasez. La importancia de los cenotes y su vegetación asociada en hábitats transformados es indudable, pues observamos que también son utilizados como lugares de refugio nocturno y diurno tanto por aves como por murciélagos.

5.2. Especies de murciélagos en los sitios de estudio

En este estudio la familia Phyllostomidae fue la mejor representada no solamente en número de especies sino también por la diversidad hábitos alimenticios. Al igual que en otros ambientes perturbados destaca la presencia de frugívoros, muy elementales en estos hábitats al dispersar semillas de plantas pioneras (Fleming, 1988). Es importante señalar que la gran mayoría de los frugívoros capturados consumieron primordialmente semillas de *Solanum erianthum*, especie pionera que aunque no se encontraba formando parte de la vegetación de los cenotes se distribuye ampliamente en hábitats perturbados (Dumont, 1999), principalmente a lo largo de los caminos y carreteras en donde fue común encontrarla.

De acuerdo al modelo Chao 1 se esperaba la captura de 21 especies en el área de estudio, sin embargo se capturó el 62% (13 especies) de lo estimado. Indudablemente las especies faltantes pertenecen al grupo de los insectívoros que evaden fácilmente las redes de niebla, por lo que para incluir a estas especies en la muestra se necesita utilizar trampas arpa y detectores ultrasónicos (bat detectors) que son más efectivos para registrar a estos murciélagos (Barclay y Bell, 1982). El muestreo empleado estuvo dirigido a capturar a murciélagos frugívoros, por lo tanto se puede decir que la muestra estuvo bien representada al registrar seis de las siete especies reportadas para la zona (Arita, 1997; Sosa-Escalante *et al.*, 2001). La especie frugívora *Carollia perspicillata* reportada previamente como rara en el Estado de Yucatán (Arita y Vargas, 1995), no se capturó a lo largo del año de muestreo.

Los murciélagos frugívoros estuvieron representados principalmente por *Artibeus jamaicensis*, considerada como especie dominante en otras regiones tropicales (Kalko *et al.*, 1996), seguida por otras especies con abundancia intermedia: *Glossophaga soricina*, *A. phaeotis*, *A. lituratus* y *Sturnira lilium*. Estas especies estuvieron mejor representadas por su gran capacidad de utilizar tanto vegetación conservada como ambientes transformados (Fenton *et al.*, 1992).

Por otro lado, especies que se alimentan principalmente de árboles de selvas maduras como *Chiroderma villosum* y *Centurio senex*, tuvieron muy poca representación en el estudio (Schuzle *et al.*, 2000), aunado a que son especies que se presentan con una baja abundancia (Kalko *et al.*, 1996). Emplear redes de dosel posiblemente ayudaría a incrementar su captura, pues trabajos recientes afirman que es común capturarlas a este nivel (Kalko y Handley, 2001). Los datos obtenidos confirman la menor capacidad de algunas especies para atravesar hábitats perturbados y utilizar los fragmentos de vegetación, tal y como en otras partes de México se ha reportado (Estrada *et al.*, 1993; Galindo-González *et al.*, 2000).

La mayor abundancia de murciélagos frugívoros en la vegetación cercana al cenote que en los pastizales adyacentes, puede explicarse por la presencia de especies de árboles ampliamente utilizadas por los murciélagos como fuente de alimento, por ejemplo: *Ficus sp.*, *Manilkara sapota*, *Spondias mombin* y *Ceiba pentandra* (Fleming, 1988). Mientras que los pastizales resultan menos atractivos para estos organismos, por la escasez de recursos alimenticios, sitios de percha y el posible riesgo de depredación (Estrada *et al.*, 1993). Para los murciélagos de gran tamaño (*Chrotopterus auritus* y *Mimon cozumelae*) que fueron encontrados exclusivamente en la vegetación que rodeaba al cenote, moverse entre la vegetación les permite cazar sin ser vistos fácilmente por sus presas, en el caso particular de *C. auritus*. Por su parte *M. cozumelae* puede buscar activamente entre la vegetación insectos y pequeños vertebrados de los que se alimenta (Ortega y Arita, 1997). Las bajas densidades que presentaron estas especies son el reflejo de su sensibilidad a la fragmentación (Fenton *et al.*, 1992; Medellín *et al.*, 2000; Schuzle *et al.*, 2000; Coates-Estrada y Estrada, 2002).

5.3. Hábitos alimenticios de los murciélagos frugívoros

Las excretas de los murciélagos frugívoros capturados presentaron primordialmente semillas pertenecientes a las familias Moraceae y Solanaceae. También se obtuvo evidencia indirecta del uso de frutos de las familias Anacardiaceae, Apocynaceae, Cecropiaceae, Combretaceae, Myrtaceae y Sapotaceae, que son utilizadas por este grupo de animales (Heithaus *et al.*, 1975; Gardner, 1977; Flores-Martínez, 1999; Medellín y Gaona, 1999; Lou y Yurrita, 2005). Así mismo se agregó a esta lista la familia Cactaceae, cuyos frutos son consumidos por murciélagos y aves (Naranjo *et al.*, 2003).

Artibeus jamaicensis, la especie más abundante, presentó la amplitud de nicho más grande al consumir seis de las siete especies de semillas registradas. Sin embargo, cuatro de estas siete especies pertenecen a la familia Moraceae y tres son del género *Ficus*. La presencia de semillas del género *Ficus* en el 50% de las muestras de *A. jamaicensis*, apoyaría la idea de que este murciélago se especializa en el consumo de *Ficus* o que estos frutos forman parte importante en su dieta (Heithaus *et al.*, 1975; Dumont, 1999).

En el caso de *Artibeus lituratus* se encontró un número ligeramente mayor de excretas líquidas que con semillas (n=10 y n=7 respectivamente), dada la dificultad de determinar con precisión el origen de estas excretas, sugerimos que pueda tratarse de frutos más grandes cuyas semillas no pudieron ser consumidas o bien de hojas, pues se ha reportado su uso como fuente de alimento en esta especie (Zortea y Lucena-Mendes, 1993). Tomando en consideración el contenido de las excretas (pulpa, semillas, insectos), *A. lituratus* tuvo la amplitud de nicho más grande, pues no mostró utilizar preferentemente algún tipo de recurso. Aunque se esperaba que tuviera una alimentación similar a la de *A. jamaicensis*, en el 86% de los individuos se obtuvieron semillas de *Solanum erianthum*, que difiere con lo encontrado para *A. jamaicensis* (37%), pero dada la poca contribución de excretas de *A. lituratus* a la muestra, esto queda todavía por confirmarse en estudios posteriores.

A pesar de ser considerada como especialista en frutos del género *Ficus* (August, 1981), en este estudio *Artibeus phaeotis* mostró usar única y exclusivamente semillas de *S. erianthum*, presentando así el valor de amplitud de nicho más bajo (cero). Aunque se sabe que esta especie puede utilizar ambientes tanto modificados como conservados, al consumir especies de diferentes estados sucesionales (*Ficus* y *Spondias* de estados sucesionales avanzados, *Solanum* y *Cecropia* de estados sucesionales tempranos) (Bonaccorso, 1979), es necesario contar con un mayor número de muestras que indiquen si existe preferencia por alguno de estos recursos.

En cuanto a la alimentación de *S. liliium* se considera como especialista en el consumo de frutos del género *Solanum* y frugívoro a nivel de sotobosque (Dumont, 1999; Dumont, 2003). Los resultados obtenidos corroboran ambos planteamientos, pues aún cuando esta especie consumió frutos del género *Ficus*, mostró preferencia por frutos de *S. erianthum*.

Con respecto a *Glossophaga soricina* la información obtenida no fue suficiente ya que la mayoría de las excretas colectadas fueron líquidas, posiblemente polen o néctar que también consume. Aunque se registraron semillas de *Ficus cotinifolia* y una Cactaceae, que solamente se encontró en las excretas de este murciélago. Otra especie del género *Glossophaga* también se ha encontrado consumiendo frutos de cactaceas en regiones semiáridas de Venezuela (Naranjo *et al.*, 2003), no obstante es necesario llevar a cabo estudios más detallados para conocer como son utilizados los frutos de la familia Cactaceae por *G. soricina*.

Tomando en consideración las especies consumidas, el mayor traslape en el uso de recursos se dio entre las especies de murciélagos frugívoros que consumieron principalmente frutos de *Solanum erianthum* y que se sabe forrajean a nivel del sotobosque, *A. phaeotis* y *S. liliium* (Kalko *et al.*, 1996). El murciélago omnívoro/frugívoro *G. soricina*, mostró muy poco o un nulo traslape alimentario con las especies frugívoras, posiblemente porque se alimentó en gran medida de recursos sin semillas, como podrían ser polen, néctar e insectos que pueden formar parte de su dieta (Álvarez *et al.*, 1991).

A pesar de ser muy común en los márgenes de los caminos y de los fragmentos de vegetación aledaños a los sitios de estudio, la presencia de semillas de *S. erianthum* en las muestras colectadas, recalca la importancia que tienen los cenotes y su vegetación asociada. Principalmente porque este tipo de ambientes atraen a murciélagos que vienen de alimentarse en otras áreas, trayendo consigo semillas de otros sitios y dispersando semillas de especies que se encuentran en los cenotes hacia otros lugares. Dicho movimiento incrementa el banco de semillas en hábitats perturbados y favorece el restablecimiento de la vegetación cuando los potreros se abandonen (Galindo-González, 1998).

Este trabajo es el primero realizado con esta metodología en Yucatán y aporta información nueva que servirá como base para estudios posteriores orientados a comprender el papel que juegan los cenotes, su flora y fauna asociada, en el ambiente terrestre sobretodo en hábitats perturbados que son muy frecuentes en el Estado.

5.4. Tipos polínicos transportados por *Artibeus jamaicensis*

El acarreo de polen por esta especie se observó restringida a la época de secas (noviembre-abril). Este patrón coincide con lo reportado en otras regiones tropicales donde los frutos son más escasos en la época seca del año (Heithaus *et al.*, 1975). Sin embargo, la disponibilidad de agua permanente en los sitios de estudio permitió contar con frutos durante casi todo el año. La presencia de especies que tienen una producción masiva de flores (*Ceiba*), atraen a especies de murciélagos que comúnmente no se alimentan de polen y néctar pero que pueden ser polinizadores efectivos (Baker, 1973), como *A. jamaicensis* y que visitan estos ambientes por los recursos florales que ofrecen a demás de los frutos.

Esto claramente se reflejó en los resultados donde la familia Bombacaceae fue la más visitada por *A. jamaicensis*, pues el polen de dos de sus especies se encontró como predominante en cuatro de los siete meses en los que se obtuvieron muestras representativas.

La presencia de polen de *Ceiba aesculifolia* y *Ceiba pentandra* en diferentes meses sugiere patrones de floración secuenciales y sin solapamiento. *C. aesculifolia*, especie registrada solo en fragmentos de selva mediana subcaducifolia cercanos a los cenotes, se encontró en *A. jamaicensis* durante los meses de abril y mayo de 2004, mientras que *C. pentandra* apareció en los meses de enero a marzo de 2005. Además, información de los periodos de floración-fructificación de ejemplares de herbario de las especies de *Ceiba* coinciden con los hallazgos aquí mostrados y resalta la estrecha relación que existe entre *A. jamaicensis* y la familia Bombacaceae (Lobo *et al.*, 2003). El uso de porcentajes para determinar la importancia de una especie por muestra y por mes, nos sirvió para reafirmar que familias son las que está visitando *A. jamaicensis* y relacionarlas con el síndrome de quiropterofilia. En este caso la *Ceiba aesculifolia* y *C. pentandra* ambas de la familia Bombacaceae se sabe presentan este síndrome (Heithaus y Kunz, 1982; Lobo *et al.*, 2003; Singaravelan y Marimuthu, 2004).

Los otros tres tipos polínicos predominantes en nuestro estudio, *Bursera simaruba*, *Maclura tinctoria* y Sapindaceae se presentaron en los meses de mayo, junio y diciembre, que coinciden con el final del periodo de floración de *C. aesculifolia* y el inicio de *C. pentandra* respectivamente, según los datos recabados, datos de herbario y a lo reportado por Lobo *et al.* (2003).

Las familias Agavaceae, Cactaceae, Leguminosae y Sapindaceae también fueron visitadas por *A. jamaicensis* y es conocido que son utilizadas como fuente de recursos florales (Heithaus *et al.*, 1975; Gardner, 1977; Ortega y Castro-Arellano, 2001; Lobo *et al.*, 2003). Por otro lado las familias Moraceae, Piperaceae, Polygonaceae y Vitaceae que estuvieron presentes en las muestras de polen, son frecuentadas por *A. jamaicensis* por los frutos que ofrecen (Ortega y Castro-Arellano, 2001), así que probablemente su presencia en las muestras se deba a que al estar maniobrando para tomar los frutos, los murciélagos entraron en contacto con las flores impregnándose con su polen. Es necesario señalar que la mayoría de estas familias estuvieron representadas por uno o dos granos de polen, a excepción de las familias

Moraceae y Vitaceae que fueron predominantes en los meses de junio y diciembre respectivamente.

Finalmente las familias Amarantaceae, Asteraceae y Burseraceae se presentaron en las muestras con muy poca frecuencia y con una cantidad muy pequeña de granos de polen (1 a 2 por muestra). Al alimentarse de arbustos a nivel del sotobosque, *A. jamaicensis* pudo haber atrapado granos de las familias Amarantaceae y Asteraceae que se encuentran bien representadas a este nivel. Únicamente *Bursera simaruba* se mostró bien representada en cuanto a número de granos de polen, apareciendo como predominante en una de las muestras del mes de mayo.

En su trabajo sobre utilización de recursos Heithaus *et al.* (1975), propone considerar un mínimo de tres granos de polen por muestra para tomar a una especie como presente. De acuerdo a esto familias con uno o dos granos de polen por muestra como las Amarantaceae, Asteraceae, Piperaceae y Polygonaceae quedarían eliminadas. La presencia de éstas en las muestras se desconoce pero probablemente se deba a algún tipo de contaminación transportada por algún insecto o dispersión aérea. Además en las familias antes mencionadas no se ha reportado el síndrome de quiropterofilia.

Los resultados de este trabajo evidencian la importancia de los cenotes y su vegetación asociada en un paisaje fragmentado, principalmente para las especies de murciélagos frugívoros que dispersan semillas de plantas pioneras como *Solanum erianthum*, necesarias para iniciar el proceso sucesional. Y también para aquellas especies que encuentran en estos sitios refugio y otras fuentes de alimento, como es el caso de otros murciélagos pertenecientes a la subfamilia Phyllostominae.

6. CONCLUSIONES

El tipo de vegetación que rodea a los dos cenotes posee elementos de selva mediana subperennifolia.

La presencia de frutos en la vegetación que rodea al cenote cubre la época de lluvias (mayo-octubre) y secas (noviembre-abril), principalmente por la disponibilidad de frutos del género *Ficus* a lo largo del año.

Las especies de *Ficus* presentan un patrón de floración-fructificación asincrónico en contraste con el patrón sincrónico de *Ceiba pentandra*.

La comunidad de murciélagos frugívoros de los sitios muestreados está representada por seis de las siete especies reportadas para el Estado de Yucatán.

Los murciélagos frugívoros están más asociados al cinturón de vegetación de selva mediana que rodea al cenote que al pastizal circundante.

Tanto *Artibeus jamaicensis* y *Sturnira lilium* tienen una alimentación especializada, el primero hacia frutos del género *Ficus* y el segundo de *Solanum*.

Los frutos de especies pertenecientes a las familias Moraceae y Solanaceae son las más consumidas por los murciélagos, ambas familias son quiropterócoras.

El mayor traslape de especies ocurrió a nivel de sotobosque, principalmente por el consumo de *Solanum erianthum*, una especie abundante en este estrato.

Artibeus jamaicensis acarreó principalmente polen de la familia Bombacaceae (*Ceiba pentandra*, *Ceiba aesculifolia*) reafirmando la estrecha interacción que existe entre los murciélagos y esta familia.

7. RECOMENDACIONES

Realizar estudios más detallados sobre la fenología de la vegetación asociada a los cenotes y sus alrededores tanto en ambientes perturbados como conservados.

Ampliar la colección de las semillas y palinológica de los árboles de los sitios de estudio para utilizarlos como guías.

Realizar un muestreo dirigido a especies que ocurren en bajas densidades: frugívoros de dosel e insectívoros.

Muestrear en cenotes con diferente cobertura vegetal para determinar que cambios se presentan en la composición de especies de murciélagos.

Analizar detalladamente el uso de recursos florales como fuente de polen o néctar para los murciélagos frugívoros.

Examinar la presencia de polen en las excretas para determinar su uso como alimento.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Altringham, J. (1998). Bats biology and behaviour. Oxford University Press. New York. p 233.
- Álvarez, J.; Willig, M.; Jones, K. y Webster, D. (1991). *Glossophaga soricina*. Mammalian Species. 379:1-7.
- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*. 71(3): 355-366.
- Arita, H.T. (1997). Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *Journal of Animal Ecology*. 66: 83-97.
- Arita, H.T. y Vargas, J. (1995). Natural History, interespecific association and incidence of the cave bats of Yucatan, Mexico. *The Southwestern naturalist*. 40(1):29-37.
- August, P. (1981). Fig fruit consumption and seed dispersal by *Artibeus jamaicensis* in the Llanos of Venezuela. *Reproductive Botany*. 13(2):70-76.
- Baker, H. (1963). Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science*. 139:877-883.
- Baker, H. (1973). Evolutionary relationships between flowering plants and animals in American and African forests. En: B. J. Meggers; E. S. Ayensu; W. D. Duckworth Eds. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative Review*. Washington: Smithsonian Institution Press. pp 145-159.

- Barclay, R. y Bell, G. (1982). Marking and observational techniques En: T.H. Kunz Ed. Ecological and behavioral methods for the study of bats. Washington, D.C: Smithsonian Institution Press. pp 59-76.
- Begon, M.; Harper, J. y Towsed, C. 1999. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. 3ª Ed. Ediciones Omega S. A. Barcelona. p 1148.
- Blood, B.R. y Clark, M.K. (1998). *Myotis vivesi*. Mammalian Species. 588:1-5.
- Bonaccorso, F.J. (1979). Foraging and reproductive ecology in a panamian bat community. Bulletin of the Florida State Museum. Biological Sciences. 24(4):359-408.
- Brosset, A.; Charles-Dominique, P.; Cockie, A.; Cosson, J-F. y Masson, D. (1996). Bat communities and deforestation in French Guiana. Canadian Journal of Zoology. 74:1974-1982.
- Charles-Dominique, P. (1991). Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. Journal of Tropical Ecology. 7:243-256.
- Charles-Dominique, P. (1986). Interrelations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. En: A. Estrada; T. Fleming Eds. Frugivorous and seed dispersal. Dordrecht, Holanda: Dr. W. Junkk. pp 119-135.
- Coates-Estrada, R. y Estrada, A. (2002). Bats in continuous forest, forest fragments, and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas México. Biological Conservation. 103:237-245.

- Colwell, R.K. y Coddington, J.A. (1994). Estimating terrestrial diversity through extrapolation. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*. 345(1311): 101-118.
- Duch-Gary. J. (1988). La conformación territorial del Estado de Yucatán. Los componentes del medio físico. Universidad Autónoma Chapingo. México. p 427.
- Dumont, E. (2003). Bats and Fruit: An ecomorphological approach. En: T. Kunz; M.B. Fenton Eds. *Bat ecology*. U.S.A: The University of Chicago Press. pp 398-429.
- Dumont, E. (1999). The effect of food hardness on feeding behavior in frugivorous bats (Phyllostomidae): an experimental study. *Journal Zoology of London*. 248:219-229.
- Elmqvist, T.; Cox, P.A.; Rainey, W.E. y Pierson, E.D. (1992). Restricted pollination on oceanic island: pollination of *Ceiba pentandra* by flying foxes in Samoa. *Biotropica*. 24(1):15-23.
- Erdtman, G. (1960). The acetolysis method. A revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift*. 54(4):561-564.
- Estrada, A.; Coates-Estrada, R. y Meritt, D. (1993). Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragment and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*. 16:309-318.
- Fenton, M.B.; Acharya, L.; Audet, D.; Hickey, M.B.C.; Merriman, C.; Obrist, M.K.; Syme, D.M. y Adkins, D. (1992). Phyllostomid bats (Chiroptera:Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica*. 24(3):440-446.
- Findley, J. S. (1993). *Bats: a community perspective*. Cambridge University Press. UK. p 167.

- Fleming, T. y Sosa, V. (1994). Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy*. 75(4):845-851.
- Fleming, T.H. y Williams, C. (1990). Phenology, seed dispersal and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*. 6(2):163-178.
- Fleming, T.H. 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. University of Chicago Press. Chicago. p 282.
- Fleming, T.H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. En: T.H. Kunz Ed. *Ecology of Bats*. U.S.A: Plenum Press. pp 287-325.
- Fleming, T.H. y Heithaus, R. (1981). Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forest. *Biotropica*. 13(2):45-53.
- Fleming, T.; Hooper, E. y Wilson, D. (1972). Three central american bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology*. 53(4): 555-569.
- Flores-Guido, J. y Espejel-Carvajal, I. (1994). Etnoflora Yucatanense. Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán. Fascículo 3. Ediciones de Universidad Autónoma de Yucatán. 3:1-135.
- Flores-Martínez, J.J. (1999). Hábito alimentario del murciélago zapotero (*Artibeus jamaicensis*) en Yucatán, México. Tesis Licenciatura. UNAM. p 62.
- Flores-Villela, O. y Gérez, P. (1988). Conservación en México: síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso del suelo. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos Conservación Internacional. México. p 302.

- Galindo-González, J. (2004). Clasificación de los murciélagos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana*. 20(2):239-243.
- Galindo-Gonzalez, J. y Sosa, V. (2003). Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape. *Southwestern Naturalist*. 48(4):579-589.
- Galindo-González, J.; Guevara, S. y Sosa, V. (2000). Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*. 14(6):1693-1703.
- Galindo-González, J. (1998). Dispersión de semillas por murciélagos su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*. 73:57-74.
- Gannon, M.; Willing, M. y Knox-Jones, J. (1989). *Sturnira lilium*. *Mammalian Species*. 333:1-5.
- Gardner, A. L. (1977). Feeding habits. En R. J. Baker; J. K. Jones JR; D. C. Carter Eds. *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae. Part II. Special Publications, The Museum, Texas Tech University*. 13:1-364. pp. 293-350.
- Gentry, A. H. (1974). Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*. 6:64-68.
- Gorchov, D.L.; Cornejo, F. ; Ascorra, C. y Jaramillo, M. (1993). The role of the seed dispersal in the natural regeneration of the rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. En: T.H. Fleming; A. Estrada Eds. *Ecology and Seed Dispersal*:

Ecological and Evolutionary Aspects. Belgium: Kluwer Académic Publiser. pp 339-349.

Gould, E. (1978). Foraging behavior of Malaysian nectar-feeding bats. *Biotropica*. 10:184-193.

Heithaus, E.R. (1982). Coevolution between bats and plants En: T.H Kunz Ed. *Ecology of Bats*. U.S.A: Plenum Press. pp 327-367.

Heithaus, R.; Fleming, T. y Opler, P. (1975). Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*. 56(4):841-854.

Herrera, G.; Hobson, K.; Manzo, A.; Estrada, D.; Sánchez-Cordero, V. y Méndez, G. (2001). The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: evaluating the use of stable isotope models. *Biotropica*. 33(3):520-528.

Howe, H. y Westley, L. (1988). *Ecological Relationships of plants and animal*. Oxford University Press. USA. p 273.

Howe, H. (1986). Seed dispersal by fruit eating birds and mammals. En: D. Murray Ed. *Seed Dispersal*. Academic Press. pp 123-189.

Howe, H. y Smallwood, J. (1982). Ecology of the seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13:201-228.

Howell, D.J. (1979). Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *American Naturalist*. 114(1):23-49.

INEGI. (2003). *Anuario estadístico. Yucatán. Gobierno del Estado de Yucatán*.

- Janson, C. (1983). Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science*. 219(4581):187-189.
- Kalko, E.K.V. y Handley, C.O. (2001). Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure and implications for conservation. *Plant Ecology*. 153:319-333.
- Kalko, E.K.V. (1998). Organisation and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology*. 101:281-297.
- Kalko, E.K.V.; Handley C.O. y Handley, D. (1996). Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. En: M. Cody; J. Smallwood Eds. Long-term studies in vertebrate communities. Los Angeles: Academic Press. pp 503-553.
- Kearns, C.A.; Inouye, D.W. y Waser, N.M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 29:83-112.
- Krebs, C.J. (1999). *Ecological Methodology*. 2^a Edition. Addison Wesley Longman, Inc. USA. p 620.
- Koopman, K. F. (1993). Order Chiroptera. En: D. E. Wilson; D. M. Reeder Eds. *Mammal Species of the World*. 2nd Edition. Washington. D. C: Smithsonian Institution Press. pp 137-241.
- Kunz, T.H. y Díaz, C. A. (1995). Folivory in fruit-eating bats, with new evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica*. 27(1): 106-120.

- Lobo, J.A.; Quesada, M. y Stoner, K. (2005). Effects of pollination by bats on the mating system of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) populations in two tropical life zones in Costa Rica. *American Journal of Botany*. 92(2):370-376.
- Lobo, J.A.; Quesada, M.; Stoner, K.; Fuchs, E.; Herrerías-Diego, Y.; Rojas, J. y Saborío, G. (2003). Factors affecting phenological patterns of Bombacaceous trees in seasonal forest in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*. 90(7):1054-1063.
- Lou, S. y Yurrita, C.L. (2005). Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana*. 21(1): 83-94.
- Loveaux, J.; Mauricio, A. y Vorwohl, G. (1978). Methods of melissopalynology. *Bee World*. 5:139-157.
- Martínez-Garza, C. y González-Montagut, R. (1999). Seed rain for forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology*. 145:255-265.
- Medellín, R.; Equihua, M. y Amin, M. (2000). Bat diversity and abundance as indicators disturbance in neotropical rainforest. *Conservation Biology*. 14(6): 1666-1675.
- Medellín, R. y Gaona, O. (1999). Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas Mexico. *Biotropica*. 31(3):478-485.
- Medellín, R.A.; Arita, H.T. y Sánchez, O. (1997). Identificación de los Murciélagos de México. Clave de campo. Publicaciones Especiales No. 2. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. México, D.F. p 83.

- Méndez, M.; Durán, R.; Dorantes, A.; Dzib, G.; Simá, L.; Simá, P. y Orellana, R. (2005). Floral demography and reproductive system of *Pterocereus gaumeri*, a rare columnar cactus endemic to Mexico. *Journal of Arid Environments*. 62:363-376.
- Milton, K.; Windsor, D.; Morrison, D. y Estribi, M. (1982). Fruiting phenologies of two neotropical *Ficus* species. *Ecology*. 63(3):752-762.
- Miranda, F. (1958). Rasgos fisiográficos y la vegetación de la Península Yucateca. En: Los recursos naturales del Sureste y su aprovechamiento. Tomo II. Ediciones del IMRNR, A. C. México, D.F. pp. 215-271.
- Molina-Freaner, F.; Rojas-Martínez, A.; Fleming, T.H. y Valiente-Banuet, A. (2004). Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *Journal of Arid Environments*. 56:117-127.
- Moreno, C.E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. CYTED, ORCYT – UNESCO, Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA) Eds. Zaragoza, España. p 84.
- Morrison, D. (1978). Foraging Ecology and energetic of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*. 59(4):716-723.
- Naranjo, M.E.; Rengifo, C. y Soriano, P.J. (2003). Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology*. 19:10-25
- Niembro, A. (1989). Semillas de plantas leñosas. Editorial Limusa. México D.F. p 224.
- Noguera, M. y Peracchi, A. (2003). Fig-seed predation by 2 species of Chiroderma: discovery of a new feeding strategy in bats. *Journal of Mammalogy*. 84(1):225-233.

- Nowak, R. (1999). Walker's mammals of the world . Vol I. 6a Ed. The Johns Hopkins University Press. U.S.A. pp 253-484.
- Ortega, J. y Castro-Arellano, I. (2001). *Artibeus jamaicensis*. Mammalian Species. 662:1-9.
- Ortega, J. y Arita, H.T. (1997). *Mimon benettii*. Mammalian Species. 549:1-4
- Palacios-Chávez, R.; Ludlow-Wierchers, B. y Villanueva, R. (1991). Flora palinológica de la Reserva de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. México. p 321.
- Pennington, T.P. y Sarukhán, J. (1968). Árboles Tropicales de México. 2ª Edición. Ediciones Científicas Universitarias. UNAM, Fondo de Cultura Económica. México. p 521.
- Quesada, M.; Stoner, K.E.; Lobo, J.A.; Herrerías-Diego, Y.; Palacios-Guevara, C.; Munguía-Rosas, M.A.; O.-Salazar, K.A. y Rosas-Guerrero, V. (2004). Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceous trees. *Biotropica*. 36(2):131-138.
- Reid, F.A. (1997). A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. New York. p 334 .
- Thomas, D. W. (1982). Analysis of diets of plant-visiting bats. En: T.H. Kunz. Ecology of Bats. U.S.A: Plenum Press. pp 211-220.
- Terborgh, J. (1986). Community aspects of frugivory in tropical forest. En: A. Estrada; T. Fleming Eds. Frugivorous and seed dispersal. Dordrecht, Holanda: Dr. W. Junkk. pp 371-384.

- Timm, R. (1985). *Artibeus phaeotis*. Mammalian Species. 235:1-6.
- Tuttle, M. (1988). America's neighborhood bats. University of Texas Press. EUA. p 96.
- Schulze, M.; Seavy, N. y Whitacre, D. (2000). A comparison of the Phyllostomid bat assemblages in undisturbed Neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Peten, Guatemala. Biotropica. 32(1): 174-184.
- Simmons, N. B. (2005). Order Chiroptera. En: D. E. Wilson; D. M. Reeder Eds. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Vol. I. 3a Ed. Washington D.C: Johns Hopkins University Press. pp 312-529.
- Singaravelan, N. y Marimuthu, G. (2004). Nectar feeding and pollen carryng from *Ceiba pentandra* by pteropodid bats. Journal of Mammalogy. 85(1):1-7.
- Sosa-Escalante, J.; Hernández, S.F. y Segovia, A. (2001). *Chiroderma villosum* (Chiroptera: Phyllostomidae) en el Estado de Yucatán, México. Revista Mexicana de Mastozoología. 5: 68-71.
- Standley, P.C.; Steyermaere, J.A. y Williams, L.O. (1946-1977). Flora de Guatemala. Fieldiana Botany. 24:1-12.
- Start, A.N. y Marshall, A.G. (1976). Nectarivorous bats as pollinators of trees in West Malaysia. En: J. Burley; B. T. Styles Eds. Variation, Breeding and Conservation of Tropical Forest Trees. London Academic Press. pp. 141-150.

- Van der Pijil, L. (1969). Principles of seed dispersal in higher plants. Third Edition. Springer-Verlag. Berlin. p 214.
- Vazquez-Yanes, C.; Orozco, A.; Francois, G. y Trejo, L. (1975). Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. *Biotropica*. 7(2):73-76.
- Von Helversen, O. y Winter, Y. (2003). Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plant and pollinator. En: T.H. Kunz; M.B. Fenton Eds. *Bat ecology*. U.S.A: The University of Chicago Press. pp 346-397.
- Wittaker, R. y Jones, S. (1994). The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem, Krakatau Indonesia. *Journal of Biogeography*. 21(3):245-258.
- Zortea, M. y Lucena-Mendes, S. (1993). Folivory in the big fruiting bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 9(1):117-120.

9. ANEXOS

Anexo 1. Listado florístico de los sitios de estudio localizados en la zona ganadera de Buctotz Yucatán.

Cenote Azul

- *Acacia gaumeri*
- *Acacia dolichostachya*
- *Annona glabra*
- *Brosimum alicastrum*
- *Bursera graveolens*
- *Bursera simaruba*
- *Caesalpinia gaumeri*
- *Caesalpinia yucatanensis*
- *Carica papaya*
- *Casearia nitida*
- *Ceiba pentandra*
- *Crescentia cujete*
- *Diospyros cuneta*
- *Ficus cotinifolia*
- *Ficus tecolutensis*
- *Ficus yucatanensis*
- *Gymnopodium floribundum*
- *Hippocratea arborea*
- *Lysiloma latisiliquum*
- *Metopium brownei*
- *Neea psychotrioides*
- *Phyllanthus nobilis*
- *Piscidia piscipula*
- *Pithecellobium dulce*
- *Pithecellobium leucospermum*
- *Plumeria rubra*
- *Sabal yapa*
- *Spondias mombin*
- *Talisia olivaeformis*
- *Thevetia sp.*
- *Thouinia paucidentata*
- *Trichilia havanensis*
- *Vitex gaumeri*

Cenote Buenavista

- *Acacia gaumeri*
- *Alvaradoa amorphoides*
- *Annona glabra*
- *Brosimum alicastrum*
- *Bursera simaruba*
- *Carica papaya*
- *Casearia nitida*
- *Cecropia peltata*
- *Ceiba pentandra*
- *Chlorophora tinctoria*
- *Dalbergia glabra*
- *Diospyros cuneata*
- *Ficus cotinifolia*
- *Ficus padifolia*
- *Ficus tecolutensis*
- *Ficus yucatanensis*
- *Guettarda elliptica*
- *Guazuma ulmifolia*
- *Gymnopodium floribundum*
- *Leucaena leucocephala*
- *Lonchocarpus sp.*
- *Lysiloma latisiliquum*
- *Manilkara zapota*
- *Metopium brownei*
- *Neea psychotrioides*
- *Phyllanthus nobilis*
- *Piscidia piscipula*
- *Pithecellobium dulce*
- *Sabal yapa*
- *Sideroxylon sp*
- *Spondias mombin*
- *Talisia olivaeformis*
- *Trichilia havanensis*
- *Vitex gaumeri*
- *Zuelania guidonia*

Anexo 2. Listado de los árboles presentes en los sitios de estudio que presentan frutos carnosos.

- *Annona glabra*
- *Brosimum alicastrum*
- *Carica papaya*
- *Casearia nitida*
- *Chlorophora tinctoria*
- *Diospyros cuneata*
- *Ficus cotinifolia*
- *Ficus padifolia*
- *Ficus tecolutensis*
- *Ficus yucatanensis*
- *Guettarda elliptica*
- *Manilkara zapota*
- *Metopium brownei*
- *Neea psychotrioides*
- *Phyllanthus nobilis*
- *Pithecellobium dulce*
- *Sabal yapa*
- *Sideroxylon sp.*
- *Spondias mombin*
- *Talisia olivaeformis*
- *Thevetia sp.*
- *Vitex gaumeri*
- *Zuelania euidonia*