



Relaciones Mutualísticas entre el Murcielago *Glossophaga longirostris* y las Cactaceas Columnares en la Zona Arida de la Tatacoa, Colombia

Adriana Ruiz; Mery Santos; Pascual J. Soriano; Jaime Cavelier; Alberto Cadena

Biotropica, Vol. 29, No. 4. (Dec., 1997), pp. 469-479.

Stable URL:

<http://links.jstor.org/sici?sici=0006-3606%28199712%2929%3A4%3C469%3ARMEEMG%3E2.0.CO%3B2-Q>

Biotropica is currently published by The Association for Tropical Biology and Conservation.

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of JSTOR's Terms and Conditions of Use, available at <http://www.jstor.org/about/terms.html>. JSTOR's Terms and Conditions of Use provides, in part, that unless you have obtained prior permission, you may not download an entire issue of a journal or multiple copies of articles, and you may use content in the JSTOR archive only for your personal, non-commercial use.

Please contact the publisher regarding any further use of this work. Publisher contact information may be obtained at <http://www.jstor.org/journals/tropbio.html>.

Each copy of any part of a JSTOR transmission must contain the same copyright notice that appears on the screen or printed page of such transmission.

JSTOR is an independent not-for-profit organization dedicated to and preserving a digital archive of scholarly journals. For more information regarding JSTOR, please contact support@jstor.org.

Relaciones Mutualísticas entre el Murciélago *Glossophaga longirostris* y las Cactáceas Columnares en la Zona Árida de La Tatacoa, Colombia¹

Adriana Ruiz², Mery Santos

Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Carrera 1 No. 18A-70, Santafé de Bogotá, Colombia

Pascual J. Soriano

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, 5101, Venezuela

Jaime Cavellier

Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Carrera 1 No. 18A-70, Santafé de Bogotá, Colombia

and

Alberto Cadena

Instituto de Ciencias Naturales, ICN, Universidad Nacional de Colombia, A.A. 7495, Santafé de Bogotá, Colombia

RESUMEN

Las relaciones existentes entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares fueron estudiadas en la zona árida interandina de La Tatacoa, Huila, Colombia. Por medio de capturas mensuales entre agosto de 1993 y julio de 1994 se determinó la dieta y el patrón reproductivo del murciélago. Los resultados indicaron que *G. longirostris* consumió polen (53%) de cactáceas y de *Helicteris baruensis* (Sterculiaceae) y frutos (41%) de la cactácea columnar *Stenocereus griseus* y en menor cantidad los de *Muntingia calabura* (Elaeocarpaceae) y *Pilosocereus* sp. (Cactaceae). El polen apareció en las heces y pelaje de *G. longirostris* durante todo el año, siendo más frecuente en los meses secos. Las semillas aparecieron en las muestras fecales en las dos épocas lluviosas. Estas variaciones estacionales en la dieta estuvieron correlacionadas con la disponibilidad de recursos en el área y no parecen reflejar una preferencia de alimento por parte de *G. longirostris*. Este glosófago presentó dos picos reproductivos. Los picos de lactancia coincidieron con las dos épocas de lluvias y con la mayor oferta de frutos de *S. griseus*. Estas observaciones no fueron consistentes con las relaciones encontradas entre la disponibilidad de recursos de tres especies de cactáceas (*S. griseus*, *Subpilocereus repandus* y *Pilosocereus tillianus*) y el patrón reproductivo de este murciélago en la zona árida interandina de Lagunillas, Mérida, Venezuela. Las diferencias encontradas en la dieta y los períodos reproductivos de las dos poblaciones de *G. longirostris*, pueden ser un reflejo de diferencias en la distribución temporal y espacial de las fuentes de alimento. El grado de interacción entre *G. longirostris* y las cactáceas columnares, especialmente con *S. griseus*, parece ser muy estrecho.

ABSTRACT

Mutualistic relations between the bat *Glossophaga longirostris* and columnar cacti were studied in the Andean arid region of La Tatacoa, Huila, Colombia. By means of monthly censuses between August 1993 and July 1994, the diet and reproductive pattern of this bat species was determined. This bat consumed pollen (53%) of cacti and of *Helicteris baruensis* (Sterculiaceae) and fruits (41%) of the columnar cactus *Stenocereus griseus* and, in lower quantities, of *Muntingia calabura* (Elaeocarpaceae) and *Pilosocereus* sp. (Cactaceae). Pollen appeared in feces and/or pelage of *G. longirostris* throughout the year, being more frequent during the dry season. Seeds appeared in the feces during the rainy season. The seasonal variations in diet were correlated with the availability of resources in the area and do not appear to reflect a dietary preference on the part of *G. longirostris*. This bat had two reproductive periods. The presence of lactating females coincided with the two rainy seasons and the months of highest fruit production of *S. griseus*. These results are not consistent with those reported for the Andean arid region of Lagunillas, Merida, Venezuela. In that region, *G. longirostris* depends for its diet and reproduction on three columnar cactus species (*S. griseus*, *Subpilocereus repandus* and *Pilosocereus tillianus*). The differences found in the diet and periods of reproductive of these two populations of *G. longirostris*, may reflect differences in the temporal and spatial distribution of food resources. The mutualistic relation between *G. longirostris* and columnar cacti, specially with *S. griseus* appear to be tightly interdependent.

Key words: Andes; arid zones; bats; Colombia; columnar cactus; fruit-feeding bat; *Glossophaga longirostris*; nectar-feeding bat; Neotropics; *Stenocereus griseus*.

¹ Received 10 July 1995; revision accepted 2 February 1996.

² Correspondence and request of reprints

EN LAS REGIONES TROPICALES APROXIMADAMENTE el 29 por ciento de las especies de murciélagos dependen parcial o totalmente de las plantas como fuentes de alimento (Fleming 1988). Estos mamíferos han desarrollado un sistema de relación mutualística que les permite obtener néctar, polen o frutos, mientras proveen movilidad a los granos de polen y semillas de las plantas (Heithaus *et al.* 1974, Gardner 1977, Fleming 1982, Heithaus 1982, Equiarte & Martínez del Río 1987, Fleming 1988, Marinho-Filho 1991, Gribel & Hay 1993). Este tipo de interacciones han sido estudiadas principalmente en murciélagos nectarívoros y frugívoros de bosques húmedos tropicales y de algunos bosques estacionales (Fleming *et al.* 1972, Heithaus *et al.* 1975, Morrison 1978, Bonaccorso 1979, Dinerstein 1986, Fleming 1988). Las diferencias encontradas en las interacciones planta-animal parecen estar relacionadas con diferencias en las especies, las presiones selectivas y los mecanismos involucrados en las mismas (Snow 1965, Janzen 1967, Smythe 1970, Frankie *et al.* 1974, Gilbert 1980).

Los estudios sobre la interacción entre murciélagos y plantas de zonas áridas tropicales son particularmente escasos (Racine & Dawnhower 1974, Heithaus 1982, Rodríguez 1988, Nassar 1991, Soriano *et al.* 1991, Sosa & Soriano 1996). *Glossophaga longirostris* es un murciélago nectarívoro, polínivoro y frugívoro (Goodwin & Greenhall 1961, Pirlot 1964, Gardner 1977, Soriano *et al.* 1991, Sosa & Soriano 1996), habitante de numerosos ambientes tropicales de tierras bajas, incluyendo bosques secos, espinosos, caducifolios y sabanas. Su área de distribución comprende algunas islas del Caribe, la costa norte de Sudamérica y algunos enclaves áridos de Los Andes de Venezuela y del valle del río Magdalena en Colombia (Webster & Handley 1986). En el enclave árido de Lagunillas, Mérida, Venezuela, *G. longirostris* se encuentra asociado con tres especies de cactáceas columnares a las cuales poliniza y dispersa (Soriano *et al.* 1991, Sosa & Soriano 1996). Estas cactáceas ofrecen alimento a los murciélagos durante todo el año y presentan sus picos de floración y fructificación en épocas distintas, lo que posiblemente les permite reducir la competencia por dispersores y polinizadores (Soriano *et al.* 1991, Sosa & Soriano 1996). *Glossophaga longirostris* presenta períodos reproductivos muy amplios (Webster & Handley 1986, Sosa & Soriano 1996) si se comparan con los períodos reproductivos de murciélagos frugívoros (Fleming *et al.* 1972, LaVal & Fitch 1977, Bonaccorso 1979, Soriano 1983, Dinerstein 1986), probablemente como respuesta a la disponibilidad de otros recursos

alimentarios. Si la distribución espacio-temporal de los recursos influye en el comportamiento de búsqueda del alimento y el patrón reproductivo de éste, es probable que puedan haber diferencias en la interacción murciélago-cactáceas en zonas áridas con diferente estacionalidad de las precipitaciones, las cuales regulan en muchos casos la oferta de recursos (Janzen 1967, Frankie *et al.* 1974, Hilty 1980, Foster 1982, Fleming & Heithaus 1986, Fleming *et al.* 1987).

En el enclave árido de La Tatacoa, *G. longirostris* parece ser el único murciélago glosófago asociado con las cactáceas columnares de la región. En este trabajo se pretende dar respuesta a las siguientes preguntas: ¿Cuál es el régimen alimentario y el patrón reproductivo de *G. longirostris*? ¿Con cuáles especies de plantas mantiene relación *G. longirostris*? y ¿Son estas especies de plantas similares taxonómica o ecológicamente a las encontradas en el enclave árido de Lagunillas, Venezuela?

MATERIALES Y METODOS

AREA DE ESTUDIO.—Este estudio se realizó en la Finca Las Delicias (3°17'N 74°58'W), localizada en las cercanías de la población de Baraya, a unos 58 km al noreste de la ciudad de Neiva, entre los departamentos del Huila y Tolima y a 580 m de elevación. Esta zona forma parte del valle seco interandino de La Tatacoa (Hernández *et al.* 1992), el cual se encuentra aislado de otras formaciones secas por formaciones vegetales húmedas (Espinal & Montenegro 1977).

Los datos climáticos provenientes de la estación de San Alfonso (3°23'N y 7°56'W), localizada a 21 km al noroeste del área de estudio, muestran que la precipitación media anual es de 1034 mm (1963–1987) distribuidos en un patrón bimodal. Los máximos de precipitación se presentan en los meses de abril y octubre-noviembre, y los mínimos en junio-agosto (estación seca prolongada) y enero-febrero (estación seca corta). La temperatura presenta un régimen isoterma, con una media anual de 28.6 °C.

La vegetación del área de estudio corresponde a un bosque seco premontano (Espinal & Montenegro 1977). En la actualidad, el área está cubierta por un bosque de dosel discontinuo de 4–8 m de altura donde las especies arbóreas dominantes son *Pithecellobium dulce*, *Prosopis juliflora*, *Guazuma ulmifolia*, *Acacia* sp. y *Bauhinia glabra* y las cactáceas columnares *Stenocereus griseus* y *Pilosocereus* sp. El estrato arbustivo alcanza aproximadamente 0.5–2 m de altura y está formado por *Cassia* sp., *Ipomoea*

carnea, *Helicteres baruensis* y las cactáceas *Opuntia* sp., *Monvillea smithiana* y *Acanthocereus tetragonus*. El estrato herbáceo está compuesto por *Croton ferrugineus*, *C. argyrophylus*, *Cnidoloscus urens*, *Porphylum ruderate*, *Opuntia pubescens*, *Melocactus* sp. Los árboles y las cactáceas columnares presentan algunas epífitas vasculares como *Tillandsia recurvata* y *T. flexuosa* (Santos 1995).

DIETA Y PATRÓN REPRODUCTIVO.—En el área de estudio se hicieron capturas mensuales entre agosto de 1993 y julio de 1994. En cada una se utilizaron 4–6 redes de neblina de 9 m de longitud, cubriendo el espacio comprendido entre 0.5–3.0 m, en diferentes microhábitats del arbustal espinoso. Las redes fueron abiertas durante 3 ó 4 noches de baja luminosidad, desde las 1830 hasta las 2300 aproximadamente y revisadas con intervalos de 20–30 minutos. El esfuerzo global de captura fue de 1159 horas/red o 224 redes/noche.

Cada uno de los individuos capturados fue colocado en una bolsa de tela por espacio de por lo menos dos horas, con el objeto de obtener sus muestras fecales. Posteriormente, se le frotó el rostro, pecho y espalda con un disco de gelatina-fucsina-glicerina-fenol, preparado de acuerdo al método de Thomas (1988). Se hizo un preparado microscópico, con el objeto de detectar la presencia de polen en el pelaje. Los ejemplares de *G. longirostris* fueron marcados usando anillos numerados de aluminio o de plástico y, antes de liberarlos, se registró la información relativa a sexo, condición reproductiva, edad y peso. En la condición reproductiva de las hembras se reconoció: preñadas, lactantes e inactivas. Las preñeces se determinaron por palpación directa del abdomen. De acuerdo al tamaño de éste se distinguieron cuatro categorías: preñez no evidente, incipiente, mediana y avanzada. El examen de las mamas permitió clasificar a las hembras en las categorías de: lactantes (presencia de alopecia alrededor del pezón y leche al ejercer una ligera presión), postlactantes (presencia de alopecia y ausencia de leche) e inactivas (cuando no se apreció ni alopecia ni leche). La edad de cada animal fue estimada usando una combinación de características de pelaje, masa corporal y fusión de epífisis metacarpales (Anthony 1988), distinguiéndose tres categorías: juveniles (pelaje ralo, de color grisáceo y las articulaciones de las falanges no osificadas), subadultos (pelaje de adulto y la osificación de las falanges incompleta) y adultos (pelaje de color castaño o pardo y todas las articulaciones osificadas). Para los animales recapturados en el mismo mes, se tomó la muestra fecal y de polen

sobre el pelaje, pero no se registró de nuevo la información sobre condición reproductiva, edad y peso. De los ejemplares capturados, seis fueron preservados y depositados como material de referencia del estudio, en la Colección de Mamíferos del Instituto de Ciencias Naturales ICN 13561–13566) de la Universidad Nacional, Bogotá, Colombia.

En el laboratorio, cada muestra fecal fue desagregada en un vidrio de reloj con agua destilada empleando aguja de disección. La identificación de las semillas se efectuó por medio de una colección de referencia. El polen de cada muestra fecal fue colectado en una preparación microscópica de acuerdo a la técnica de Thomas (1988) y comparado con una colección de referencia hecha durante este estudio. Para cada una de las muestras se anotó la presencia de cada tipo de polen y/o semillas. Debido a la presencia de muestras mixtas, la importancia de cada tipo de semilla o polen en el total de las muestras, se estimó como el porcentaje de las presencias de cada rubro en relación al número total de presencias registradas en todas las muestras. La gran similitud morfológica de los granos de polen de cactáceas bajo el microscopio de luz (x100), no permitió separarlos por género o especie. El método de colección de polen no permitió detectar el consumo de néctar por los animales. Sin embargo, se usó la presencia de polen en las muestras fecales y en el pelaje como indicador de su consumo, puesto que dada la gran cantidad de polen que producen las cactáceas columnares, es muy probable que al consumir el néctar se llenen el rostro con polen, el cual es ingerido por el murciélago al limpiarse con la lengua (Sosa 1991).

DISPONIBILIDAD DE RECURSOS.—Para calcular la biomasa mensual de fruta y la oferta de flores de cactáceas columnares en el área de estudio, se hicieron estimaciones de productividad y densidad de las especies de cactáceas que potencialmente podrían formar parte de la dieta de *G. longirostris*: *Stenocereus griseus*, *Pilosocereus* sp. y *Monvillea smithiana*. Esta última especie es una cactácea decumbente y fue seleccionada porque sus flores muestran el síndrome quiropterófilo, antesis nocturna y porque sus frutos y semillas son de similar forma y tamaño a los de *Subpilocereus repandus*. Se marcaron 33 individuos de cada especie, se les contó mensualmente la cantidad de flores y frutos maduros disponibles. La estimación de la producción mensual de frutos maduros de cada especie se estimó multiplicando el peso promedio de la pulpa + semillas por el tamaño de la oferta mensual de

TABLA 1. Número y tipos de combinaciones presentes en las muestras fecales y/o láminas de polen de *G. longirostris*, durante el período de estudio (agosto de 1993 a julio de 1994) en la zona árida de La Tatacoa, Colombia. (S. g. = *Stenocereus griseus*, P. sp. = *Pilosocereus* sp., M. c. = *Muntingia calabura*, Ins = Insectos, Polen = cactáceas + *H. baruensis*).

Muestras	Meses												Total
	1993					1994							
	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	
S. g.	0	3	0	5	0	0	0	12	16	7	0	0	43
S. g. + Polen	4	8	4	8	10	0	0	20	10	15	0	13	92
S. g. + Polen + Ins.	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	3
S. g. + Ins.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
P. sp. + Polen	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
P. sp. + S. g. + Polen	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Polen	8	9	5	1	4	4	11	10	1	2	2	4	61
Polen + Ins.	1	2	0	4	3	1	6	1	0	0	0	0	18
M. c.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	3
M. c. + S.g.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
M. c. + Polen	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	6
M. c. + S. g. + Polen	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Especie 1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Especie 1 + S. g.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Mixtas (Polen + Semillas)	5	8	4	9	12	0	2	21	12	15	3	13	104
Mixtas (Sem + Sem)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	3
Solo semillas	0	4	0	6	0	0	1	12	16	9	0	0	48
Solo polen	9	11	5	5	7	5	17	11	1	2	26	5	104
Total muestras	14	23	9	20	19	5	50	44	29	27	29	20	289

frutos. Luego, la producción de frutos y flores se multiplicó por la densidad de los individuos reproductivos de las tres cactáceas en un área de 37.5 ha (Santos 1995).

RESULTADOS

DIETA DE *G. LONGIROSTRIS*.—Durante el estudio se capturaron 268 individuos de *G. longirostris* de un total de 518 murciélagos (Ruiz 1995). De este glosofagino sólo se recapturó el 6.7 por ciento (18 individuos). Se obtuvo un total de 259 muestras fecales y/o de polen de *G. longirostris*, de las cuales el 40.1 por ciento fueron mixtas (polen y semillas de todas las especies consumidas), 40.1 por ciento de polen exclusivamente, el 18.6 por ciento de semillas de un solo tipo de fruto y el 1.2 por ciento semillas de dos o más tipos de frutos (Tabla 1). De las 390 presencias registradas, el rubro más importante correspondió al polen (53.1%), seguido por los frutos (41.0%) y los insectos (5.9%). El polen correspondió a la familia Cactaceae (61.9%) y a la Sterculiaceae *Helicteris baruensis* (38.1%). Las mezclas de polen de estas dos familias de plantas aparecieron en el 39.6 por ciento de las muestras. Las semillas colectadas correspondieron a la cactácea columnar *S. griseus*, (90% de las muestras), seguida

por *Muntingia calabura* (Elaeocarpaceae) con un 7.5 por ciento, *Pilosocereus* sp. y una especie no determinada, ambas con un 1.2 por ciento (Tabla 2).

Las 104 muestras que contenían mezclas de polen y semillas (Tabla 1), aparecieron especialmente en los períodos de transición entre los meses de lluvia-sequía de diciembre (63.2%) y mayo (55.5%) y en el mes seco de julio (65%). El polen fue más importante en los períodos secos de diciembre (59.4%)—febrero (86.4%), junio (90.6%)—agosto (73.7%) y en octubre (69.2%), mes lluvioso. Los frutos fueron frecuentes en la dieta durante el período de lluvia de marzo-mayo (68.3% en abril). La presencia de polen de cactáceas y de *H. baruensis*, fue estacional. En los períodos de julio-octubre (90% en octubre) y de enero-marzo (100% en enero), predominó el polen de cactáceas (Figura 1) y en el resto de meses, el polen de *H. baruensis* (65.5% en diciembre).

Los valores de importancia de los frutos consumidos por el murciélago mostraron diferencias estacionales (Figura 1). *Stenocereus griseus* presentó dos picos de importancia, el primero entre septiembre-diciembre y el segundo, entre marzo-mayo. *Muntingia calabura* exhibió un pico en febrero (66%) y otro en junio (100%). La Especie 1 (no determinada) mostró un único pico de importancia

TABLA 2. Composición global de la dieta de *G. longirostris* en las zonas interandinas de la Tatacoa (Colombia, este estudio) y Lagunillas (Venezuela, Sosa & Soriano 1996).

Rubro	Tatacoa		Lagunillas	
	Frecuencia del rubro	Importancia del taxón	Frecuencia del rubro	Importancia del taxón
Polen	53,1%	Cactaceae (61,9%) <i>H. baruensis</i> (38,1%)	41,9%	Cactaceae (100%)
Frutos	41,0%	<i>S. griseus</i> (90%) <i>M. calabura</i> (76%) <i>Pilosocereus</i> sp. (1,2%) Especie 1 (1,2%)	56,5%	<i>S. griseus</i> (60%) <i>C. tinctoria</i> (9%) <i>S. repandus</i> (21%) <i>P. tillianus</i> (7%) Especie 1 (2,9%)
Insectos	5,9%		1,0%	

en febrero (33%), sobrepuesto con el de *M. calabura*. El pico de importancia de *Pilosocereus* sp. en noviembre-diciembre (7.6% en diciembre) se sobrepuso con el primer pico de la cactácea *S. griseus*.

DISPONIBILIDAD DE RECURSOS Y LA DIETA DE *G. LONGIROSTRIS*.—En el área de estudio, las densidades de individuos adultos de las cactáceas consideradas fueron: *S. griseus* = 25 individuos/ha, *Pilosocereus* sp. = 3 individuos/ha, *M. smithiana* = 1329 individuos/ha. La cantidad de pulpa producida por *S. griseus* y *Pilosocereus* sp. fue de 45.6 kg/ha/año y 0.06 kg/ha/año, respectivamente. *M. smithiana* produjo 25.2 kg/hg/año, pero no fue consumida

por *G. longirostris*. La oferta de frutos de *S. griseus* fue baja durante el mes de diciembre y el lapso mayo-julio (Figura 2) y su importancia en la dieta del animal estuvo correlacionada con la oferta de frutos maduros (índice de correlación de Pearson $r = 0.668$, $P < 0.05$). La oferta de frutos de *Pilosocereus* sp. presentó un solo pico durante el mes

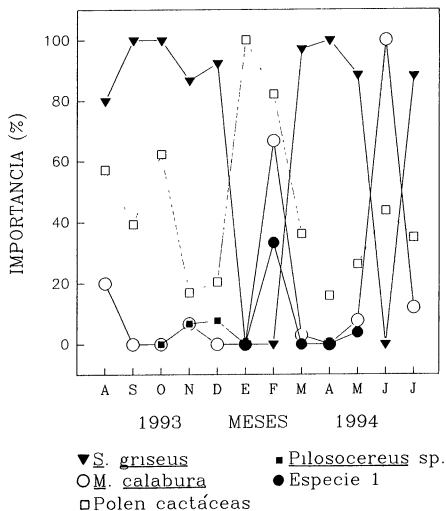


FIGURA 1. Variación estacional de la importancia en la dieta de los frutos (*S. griseus*, *Pilosocereus* sp., *M. calabura* y Especie 1) y polen de cactáceas, consumidos por *G. longirostris*.

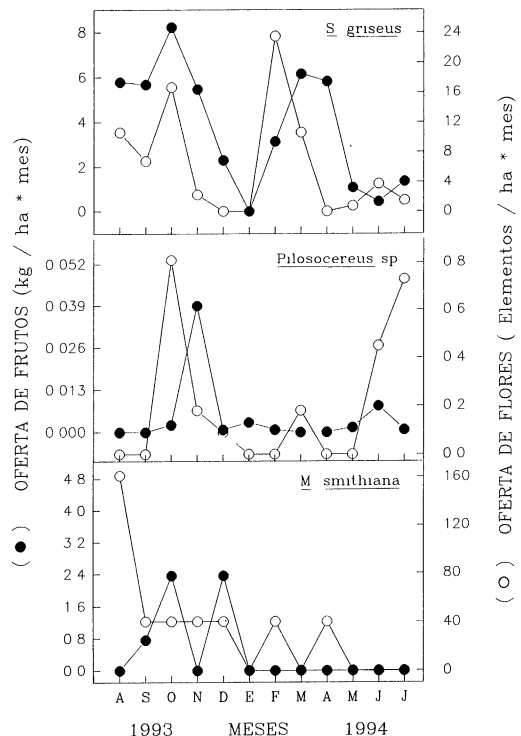


FIGURA 2. Variación estacional en la oferta de flores y frutos de *S. griseus*, *Pilosocereus* sp. y *M. smithiana*.

de noviembre (Figura 2) y su importancia en la dieta no se correlacionó con la oferta ($r = 0.414$, $P > 0.05$). La oferta de frutos de *M. smithiana* fue también estacional (Figura 2), pero no fueron consumidos por *G. longirostris*. No se realizó el seguimiento fenológico para *M. calabura* y la Especie 1 (no determinada) ya que en principio sólo se hizo el seguimiento fenológico de cactáceas, de cuyo consumo por parte de *G. longirostris* se tenía información (Soriano *et al.* 1991, Sosa & Soriano 1996) y porque la determinación botánica de las semillas encontradas en las heces del animal sólo se pudo realizar hacia el final del período de estudio.

La cantidad de flores producidas por *S. griseus* fue de 76.46 elementos/ha/año, por *Pilosocereus* sp. de 2.44 elementos/ha/año y por *M. smithiana*, de 402.71 elementos/ha/año. A pesar de que se presentó una oferta estacional de flores de estas tres especies (Figura 2), no se encontró una relación estadísticamente significativa entre la oferta de flores y la presencia de polen en las muestras ($r = -0.0165$, $P > 0.05$). Sin embargo, la importancia del polen fue mayor entre agosto–octubre (1993) y en enero–marzo y julio (1994; Tabla 1). A pesar que el número de flores de cactáceas fue muy bajo durante el mes de enero (14.1 elementos/ha), la importancia del polen en la dieta se mantuvo en 36 por ciento.

PATRÓN REPRODUCTIVO DE *G. LONGIROSTRIS*.—Este glosófago presentó dos períodos de preñeces y lactancias (Figura 3), el primero durante junio–agosto con un máximo en el último mes (85.7%), coincidiendo con la época seca más larga. El segundo período de preñeces ocurrió entre diciembre–febrero con un valor máximo en enero (100%), coincidiendo con la época seca corta. En el primer período se observó que había una gran proporción de hembras con preñez mediana en junio (60%), lo cual indicaría que probablemente la gestación se inició en mayo, si consideramos que en esta especie dura tres meses (Sosa 1991).

Las hembras lactantes fueron capturadas en la transición de la estación seca a la estación de lluvias (agosto–octubre) con un valor máximo en septiembre (77.7%) y en la segunda estación de lluvias (marzo–mayo), con un máximo en abril (44%). Ambos períodos de lactancia coincidieron parcialmente con la presencia de juveniles, los cuales fueron detectados en los períodos de septiembre–diciembre y abril–junio (Figura 3). No se capturaron hembras lactantes llevando su cría. Las hembras postlactantes fueron capturadas durante los meses

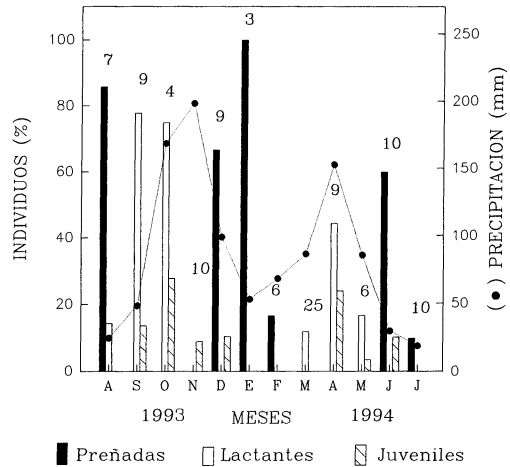


FIGURA 3. Porcentaje de hembras preñadas, lactantes e individuos juveniles de *G. longirostris* durante el período de estudio. Los números sobre las barras representan las hembras adultas capturadas. El porcentaje de juveniles se obtuvo del total de individuos capturados mensualmente.

de noviembre, enero y marzo, con un máximo en enero (33.3%).

Los datos de recapturas ($n = 18$) no permitieron calcular el período de gestación, puesto que sólo se disponía de la información de cuatro hembras con preñez avanzada (peso promedio = 17.1 g), de las cuales tres se recapturaron al mes siguiente y la cuarta dos meses después, todas como hembras lactantes (peso promedio = 13.8 g). También se recapturó una hembra con preñez mediana en el mes de enero (peso = 16 g), la cual había sido capturada con preñez avanzada (peso = 18 g) en el período de preñeces anterior (agosto). Esto demuestra que al menos algunas hembras de *G. longirostris* se pueden reproducir en ambos períodos, logrando dar dos crías anuales.

DISPONIBILIDAD DE RECURSOS Y PATRÓN REPRODUCTIVO.—El polen de cactáceas fue importante durante los períodos de preñeces, aunque la correlación entre la oferta total de flores y la importancia del polen en las muestras no fue significativa ($r = 0.347$, $P > 0.05$). El primer período coincidió con la mayor oferta de flores de cactáceas (46.4% del total anual que fue 481.6 elementos/ha), especialmente en el mes de agosto (171.7 elementos/ha). El segundo período de preñeces no coincidió con la oferta de flores de estas plantas. Los datos de dieta indicaron que durante este período el animal consumió polen de *H. baruensis* y frutos de cactáceas.

La oferta de frutos de *S. griseus* se correlacionó

significativamente con el patrón de los períodos de lactancias ($r = 0.665$, $P < 0.05$). El primer período de lactancia, que comenzó en agosto, coincidió con el inicio del pico de fructificación de esta cactácea (5.8 kg/ha). El segundo período de lactancias coincidió con el segundo pico de fructificación de *S. griseus* en marzo (6.15 kg/ha) y abril (5.83 kg/ha). En este período el animal también consumió frutos de *M. calabura* y de la Especie 1 (no determinada), aunque las frecuencias de aparición en las muestras fueron bajas (inferiores a 7%).

DISCUSIÓN

La estructura, color, olor y producción nocturna de néctar de las flores de las cactáceas columnares *S. griseus*, *Pilosocereus* sp. y la cactácea decumbente *M. smithiana* concuerdan con los síndromes de quiróterofilia (Faegri & Pijl 1979). Por otra parte, los rasgos adaptativos que exhibe *G. longirostris* para el consumo de néctar y polen (Koopman 1981, Thomas *et al.* 1984, Nassar 1991, Fleming & Sosa 1994, Sosa & Soriano 1996) y la abundancia de polen de cactáceas encontrado en el pelaje y heces de *G. longirostris*, sugieren que este murciélago es el principal polinizador de las cactáceas columnares en La Tatacoa. Los otros posibles polinizadores de flores de cactáceas columnares encontrados en el área de estudio fueron el murciélago glosófago *G. soricina* y una mariposa nocturna de la familia Sphingidae. Las capturas de *G. soricina* (cuatro ejemplares) representaron el 1.6 por ciento del total de glosófagos capturados y en las heces de sólo uno de ellos se encontró polen de cactáceas. El esfíngido, a pesar de haber sido observado sobre las flores de *S. griseus*, sólo fue abundante durante la principal época de lluvias (octubre–noviembre). Por otro lado, observaciones hechas en Curaçao (Petit 1995) mostraron una muy baja eficiencia en la polinización de esta cactácea. Estas mediciones y observaciones sugieren, que si bien existen otros posibles polinizadores de cactáceas columnares en el área de estudio, *G. longirostris* juega un papel importante en la polinización de estas plantas por su abundancia y por estar presente a lo largo de todo el año.

Glossophaga longirostris podría ser además de polinizador, un importante dispersor de semillas de cactáceas columnares. Por ejemplo, las semillas de *S. griseus* germinan más rápido después de pasar por el tracto digestivo de *G. longirostris* que al pasar por el tracto digestivo de aves (P. Soriano, obs. pers.). También se encontraron semillas de *S. griseus* en las muestras fecales de los murciélagos: *Carollia perspi-*

cillata (35.2%) y *Sturnira lilium* (14.3%). El bajo número de individuos capturados de estas especies ($N = 67$ y $N = 7$, respectivamente) y la baja presencia de semillas en las muestras, comparado con los resultados obtenidos para *G. longirostris* tanto en La Tatacoa como en Lagunillas (Tabla 2), sugieren que el papel de estas dos especies como dispersoras de *S. griseus*, no es tan importante como el de *G. longirostris*.

Los frutos de *S. griseus* y *Pilosocereus* sp. tienen algunas características que favorecen la ornitocoria, como el color rojo de sus frutos y de su pulpa (Pijl 1972, Wilson & Whelan 1990, Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991, Soriano *et al.* 1991). Observaciones hechas en el área de estudio (Santos 1995), mostraron que los frutos de *S. griseus* fueron consumidos y posiblemente dispersados por algunas especies de aves (p.ej. *Campylorhynchus griseus*, *Melanerpes rubricapillus*, *Mimus gilvus*, *Pyrocephalus rubinus*, *Ramphocelus dimidiatus*, *Sporophila nigricalis*, *Thamnophilus punctatus*, *Thraupis episcopus*, *T. palmarum*, *Tiaris bicolor*). Aunque para *Pilosocereus* sp. no se observaron aves consumiendo los frutos, sus características (p.ej. color de la pulpa y tamaño de las semillas) sugieren que pueden ser consumidos y/o dispersados por este mismo grupo taxonómico.

DISPONIBILIDAD DE RECURSOS Y DIETA DE *G. LONGIROSTRIS*.—En La Tatacoa, este glosófago consumió principalmente néctar, polen y frutos de cactáceas columnares. El néctar y polen constituyen una importante fuente de energía y proteínas (Howell 1974) y los frutos, la principal fuente de carbohidratos (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada 1991). Los requerimientos de nitrógeno en la dieta de *G. longirostris* son suplidos por el polen de cactáceas (43.7% de proteína; Howell 1974) y los frutos de *S. griseus* (0.8% de proteína; Santos 1995). La presencia de insectos en la dieta se consideró accidental, ya que *G. longirostris* no parece buscarlos activamente para su alimentación, sino que los ingiere en el momento en que se alimenta de néctar y polen de las flores o de la pulpa de los frutos (Sosa 1991). Debido a la mayor frecuencia de aparición de insectos en las muestras de La Tatacoa (5.6%) en relación a Lagunillas, Venezuela (1%; Sosa 1991), no se descarta que este renglón alimentario pueda ser un suplemento de proteínas para la especie. Hasta el momento, el aporte nutricional de los insectos en la dieta de algunos de estos filostómidos, no ha sido determinado (Thomas 1984, Herbst 1986).

Las diferencias estacionales encontradas en el

consumo del néctar, polen y frutos por parte de *G. longirostris* (Tabla 1) parecerían reflejar la disponibilidad espacio-temporal de estos recursos (Soriano *et al.* 1991, Sosa & Soriano 1996). En La Tatacoa, el polen fue más importante durante los meses secos, mientras que los frutos durante los meses lluviosos (Tabla 1). En el enclave árido de Lagunillas, en contraste, los frutos fueron más importantes durante los meses secos y el polen durante la primera estación lluviosa y la transición entre la segunda estación seca y lluviosa (Sosa & Soriano 1996). Las variaciones entre los dos sitios podrían estar relacionadas con diferencias en la estacionalidad de la oferta de recursos, como ha sido observado en otros ecosistemas (Lemke 1984, Fleming & Heithaus 1986).

En el área de estudio, *G. longirostris* incluyó en su dieta frutos de dos especies de cactáceas columnares (*S. griseus* y *Pilosocereus* sp.) y de una Elaeocarpaceae (*M. calabura*). La correlación positiva y estadísticamente significativa ($r = 0.0668$, $P < 0.05$) entre la abundancia de frutos de *S. griseus* y su importancia en la dieta de *G. longirostris*, sugieren que el animal consume este alimento según la oferta. El alto consumo de frutos de *S. griseus* durante los meses de oferta baja (diciembre, mayo–julio), podría interpretarse como una preferencia por este alimento. Sin embargo, el consumo de *M. calabura* durante los meses de escasez de frutos de *S. griseus*, sugiere que el animal consume el alimento que está disponible. Si la producción constante de frutos *M. calabura* referida para un bosque seco de Costa Rica (Fleming *et al.* 1985) es similar en La Tatacoa, *G. longirostris* estaría consumiendo este alimento sólo durante la escasez de *S. griseus*. Tal vez el alto contenido de agua, carbohidratos y nitrógeno de los frutos de *M. calabura* (Fleming *et al.* 1985, Herbst 1986), hacen que el murciélago emplee este recurso y no otro. De acuerdo con las predicciones de algunos modelos de la optimización de la búsqueda del alimento (MacArthur & Pianka 1966, Howell & Hartl 1980), el murciélago puede estar consumiendo estos frutos porque no hay otro recurso que le permita sobrevivir durante la época seca hasta el siguiente período de fructificación de *S. griseus*. Además, para buscar los frutos de *M. calabura* durante la época seca, posiblemente *G. longirostris* amplía su área de búsqueda, hacia las comunidades de bosque ripario, donde se encuentra *M. calabura* en mayor abundancia (Frankie *et al.* 1974, M. Santos, obs. pers.). Las anteriores consideraciones sugieren que este glosófago no tiene preferencias alimentarias. Sin embargo, solo un estudio de la oferta de las otras especies

incluidas en la dieta de *G. longirostris* y un análisis experimental permitiría conocer si las variaciones estacionales en la dieta del animal corresponden a variaciones de la oferta o a verdaderas preferencias alimentarias.

Este estudio muestra que la dieta de *G. longirostris* varía de un enclave árido a otro. Así, en La Tatacoa, esta especie consume principalmente polen-néctar de flores de cactáceas y de una Sterculiaceae, y frutos de dos cactáceas columnares (*S. griseus* y *Pilosocereus* sp.), mientras que en Lagunillas sólo consumió polen-néctar y frutos de tres especies de cactáceas columnares (Tabla 2). Además de las cactáceas, *G. longirostris* consumió frutos de *M. calabura* en La Tatacoa y de *Chlorophora tinctoria* en Lagunillas. El consumo de estas especies se observó durante períodos de baja oferta del principal recurso alimentario, en forma análoga al consumo de *Piper* spp. y *Solanum* spp. por otras especies de murciélagos en bosques húmedos (Gilbert 1980, Fleming 1985, Marinho-Filho 1991).

Muchos autores sugieren que una posible consecuencia de la competencia por dispersores y/o polinizadores, podría ser la asincronía entre los picos de fructificación y floración de las especies de plantas (Snow 1965, Fleming 1985, Soriano *et al.* 1991, Sosa & Soriano 1996). En la Tatacoa, la asincronía sólo se presentó en los períodos de floración de las cactáceas (Santos 1995) y no fue posible demostrarla en la dieta del animal, porque no se pudieron diferenciar los tipos de polen de estas plantas. Los períodos de fructificación no mostraron tendencia a la asincronía (Santos 1995), como si lo mostraron en Lagunillas (Sosa & Soriano 1996).

DISPONIBILIDAD DE RECURSOS Y PATRÓN REPRODUCTIVO.—*Glossophaga longirostris* tiene un patrón de poliestría bimodal, en el cual las hembras pueden dar hasta dos descendientes por año (Wilson 1979, Sosa & Soriano 1996). En La Tatacoa, el período de gestación (3 meses) está dentro de lo señalado para la especie (3–4 meses) por Webster & Handley (1986). Los períodos de reproducción encontrados en La Tatacoa coincidieron con los de Lagunillas (Sosa & Soriano 1996). Sin embargo, los picos reproductivos estuvieron desfasados aproximadamente un mes, probablemente como consecuencia de las diferencias en la oferta de alimento. Mientras que en La Tatacoa el número de preñeces fue similar de una estación a otra, en Lagunillas, el primer pico (con una mayor oferta de alimento) fue más importante que el segundo lo cual sugiere que es la disponibilidad de recursos y no un ritmo endó-

geno de la especie, como sugirió Sosa (1991), el determinante de la importancia de los picos reproductivos. El consumo de polen-néctar y frutos le permitieron a este glosófago, presentar períodos reproductivos más amplios que los de murciélagos frugívoros, los cuales dependen solamente de la oferta estacional de frutos (Fleming *et al.* 1972, LaVal & Fitch 1977, Bonaccorso 1979, Soriano 1983, Dinerstein, 1986).

La coincidencia entre los picos de fructificación de *S. griseus* y los períodos de lactancia parecieran indicar que éstos responden a la oferta de ese recurso. Debido al bajo contenido de proteínas en los frutos (Santos 1995), la dieta de las hembras lactantes debe ser complementada con polen (Fleming *et al.* 1972, Heithaus *et al.* 1975, Dinerstein 1986) para satisfacer los requerimientos nutricionales de los infantes, durante un período que es considerado como el más costoso de la reproducción en mamíferos (Migula 1969, Jenness & Studier 1976, Racey & Speakman 1987, Kurta *et al.* 1989). El polen es una fuente importante de tirosina, aminoácido encontrado en abundancia en la leche de pequeños mamíferos (Howell 1974) y estimulante del crecimiento (Maynard & Loosli 1956, citado por Howell 1974). En Lagunillas, no se encontró relación entre los períodos de lactancia y la abundancia de frutos de *S. griseus* (Sosa & Soriano 1996). Sin embargo, esta relación fue encontrada con la cactácea *Subpilocereus repandus* que tiene su pico de fructificación en la época seca, donde se encuentra el primer período de lactancia del murciélago. Las diferencias observadas en las épocas de reproducción entre La Tatacoa (estación de lluvia) y Lagunillas (estación seca y transición entre seca y lluviosa), podrían deberse a diferencias en la oferta de recursos en cada localidad y no a diferencias en los regímenes de precipitación. Este

resultado coincide con observaciones en otros murciélagos frugívoros, los cuales presentan una inactividad reproductiva especialmente en los meses de escasez de recursos (Fleming *et al.* 1972, Bonaccorso 1979, Soriano 1983).

En conclusión, *G. longirostris* mantiene una relación de interdependencia con algunas cactáceas columnares. En el enclave árido de La Tatacoa, este murciélago, parece ser el principal agente polinizador y junto con algunas aves, dispersor de las semillas de *S. griseus*. Por su parte, *S. griseus* proporciona néctar, polen y pulpa de fruta para la alimentación y actividad reproductiva de *G. longirostris*. La destrucción de la cobertura vegetal natural por actividades agrícolas y ganaderas, podrían llegar a reducir las poblaciones de cactáceas, disminuyendo a su vez las fuentes de alimento para *G. longirostris* y a largo plazo, el tamaño poblacional de esta especie de murciélago. La consecuente reducción de la población del animal, limitaría a su vez la capacidad de polinización y dispersión de las cactáceas haciendo más lenta la recuperación de las áreas intervenidas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Programa de Becas de Investigación para la Conservación, WCI/FES/GEA, por el apoyo financiero para la realización de este proyecto. A la familia Perdomo Salazar por su amable hospitalidad y colaboración en el campo, durante la realización de este trabajo. A Jorge Hernández-Camacho, por la identificación de la cactácea *Monvillea smithiana*. A Luis Carlos Jiménez, del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional por facilitar el Laboratorio de Palinología en la identificación de los granos de polen y por su ayuda en la determinación de polen de las especies de La Tatacoa. La lectura crítica y sugerencias de Carlos Drews y Ted Fleming nos permitieron incorporar importantes mejoras a la presente versión del trabajo.

LITERATURA CITADA

- ANTHONY, E. L. P. 1988. Age determination in bats. In T. H. Kunz (Ed.). Ecological and behavioral methods for the study of bats, pp. 47–58. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- BONACCORSO, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. Bull. Florida State Mus., Biol. Sci. 24: 359–408.
- BRAVO-HOLLIS, H., y H. SÁNCHEZ-MEJORADA. 1991. Utilidad de las Cactáceas. En H. Bravo-Hollis y H. Sánchez-Mejorada (Eds.). Las Cactáceas de México Vol. III, pp. 501–535. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- DINERSTEIN, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. Biotropica 18: 307–318.
- EGUIARTE, L., y C. MARTÍNEZ DEL RÍO. 1987. El néctar y el polen como recursos: El papel ecológico de los visitantes de las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. Biotropica 19: 74–82.
- ESPINAL, L. S., y E. MONTENEGRO. 1977. Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Vol. 1. No. 11. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, IGAC, Bogotá, Colombia.
- FAEGRI, K., AND L. VAN DER PIJL. 1979. Principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, England.

- FLEMING, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. In T. H. Kunz (Ed.). *Ecology of Bats*, pp. 287–325. Plenum Press, New York, New York.
- . 1985. Coexistence of five sympatric Piper (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology* 66: 688–700.
- . 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- , R. BREITWISCH, AND G. H. WHITESIDES. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 91–109.
- , AND E. R. HEITHAUS. 1986. Seasonal foraging behavior of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *J. Mammal.* 67: 660–671.
- , E. T. HOOPER, AND D. E. WILSON. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology* 53: 555–569.
- , AND V. J. SOSA. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J. Mammal.* 75: 845–851.
- , C. F. WILLIAMS, F. J. BONACCORSO, AND L. H. HERBST. 1985. Phenology, seed dispersal and colonization in *Muntingia calabura*, a neotropical pioneer tree. *Am. J. Bot.* 72: 383–391.
- FOSTER, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruit fall on Barro Colorado Island. In E. G. Leigh, Jr., A. S. Rand, and D. M. Windsor (Eds.). *The ecology of a neotropical forest: seasonal rhythms and longer-term changes*, pp. 151–172. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER AND P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881–913.
- GARDNER, A. L. 1977. Feeding habits. In R. J. Baker, J. K. Jones, Jr., and D. C. Carter (Eds.). *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, Part II*, pp. 293–350. Spec. Publ. Museum of Texas Tech University, Lubbock, Texas.
- GILBERT, L. E. 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. In M. E. Soulé, and B. A. Wilcox (Eds.). *Conservation biology, an evolutionary ecological perspective*, pp. 11–33. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- GOODWIN, G. G., AND A. M. GREENHALL. 1961. A review of bats of Trinidad and Tobago. Descriptions, rabies infections, and ecology. *Bull. of the American Museum of Natural History* 122: 187–302.
- GRIBEL, R. AND J. D. HAY. 1993. Pollination ecology *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in central Brazil cerrado vegetation. *J. Trop. Ecol.* 9: 199–211.
- HEITHAUS, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. In T. H. Kunz (Ed.). *Ecology of bats*, pp. 327–367. Plenum Press, New York, New York.
- , T. H. FLEMING AND P. A. OPLER. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841–854.
- , P. A. OPLER AND H. G. BAKER. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: Plant-pollinator coevolution. *Ecology* 55: 412–419.
- HERBST, L. H. 1986. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Biotropica* 18: 39–44.
- HERNÁNDEZ, J., A. HURTADO, R. ORTIZ Y T. WALSGHBURGER. 1992. Unidades biogeográficas de Colombia. En G. Haffer (Ed.). *La diversidad biológica de Iberoamérica I*, pp. 105–151. Acta Zoológica Mexicana, Volumen Especial. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- HILTY, S. L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* 12: 292–306.
- HOWELL, D. J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comp. Biochem. Physiol.* 48A: 263–276.
- HOWELL, D. J., AND D. L. HARTL. 1980. Optimal foraging in Glossophaginae bats: when to give up. *Am. Nat.* 115: 696–704.
- JANZEN, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620–637.
- JENNESS, R., AND E. H. STUDIER. 1976. Lactation and milk. In R. J. Baker, J. K. Jones, Jr., and D. C. Carter (Eds.). *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, part I*, pp. 201–218. Spec. Publ. Museum of Texas Tech University, Lubbock, Texas.
- KOOPMAN, K. F. 1981. The distributional patterns of New World nectar-feeding bats. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 68: 352–369.
- KURTA, A., G. P. BELL, K. A. NAGY, AND T. H. KUNZ. 1989. Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Physiological Zoology* 62: 804–818.
- LAVAL, R. K., AND H. S. FITCH. 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. *Occas. Paper Museum Nat. Hist. University Kansas* 69: 1–28.
- LEMKE, T. O. 1984. Foraging ecology of long-nosed bat *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology* 65: 538–548.
- MACARTHUR, R. H. AND E. R. PIANKA. 1966. On the optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100: 603–609.
- MARIHNO-FILHO, J. S. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *J. Trop. Ecol.* 7: 59–67.

- MAYNARD, L. A., AND K. LOOSLI. 1956. Animal nutrition. McGraw-Hill, New York, New York.
- MIGULA, P. 1969. Bioenergetics of pregnancy and lactation in the European common vole. *Acta Theriol.* 14: 167–179.
- MORRISON, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59: 716–723.
- NASSAR, H. J. 1991. Biología reproductiva de cuatro cactáceas quirópteroofilas venezolanas (Cereae: *Stenocereus griseus*, *Pilosocereus moritzianus*, *Subpilocereus repandus* y *S. horrispinus*) y las estrategias de visitas de los murciélagos asociados a éstas. Tesis de Licenciatura, Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Caracas, Venezuela.
- PETTIT, S. 1995. The Pollinators of two species of columnar cacti on Curaçao, Netherlands Antilles. *Biotropica* 27 (4): 538–541.
- PIJL, L. VAN DER. 1972. Principles of dispersal in higher plants. 2nd edition. Springer-Verlag, New York, New York.
- PIRLOT, P. 1964. Nota sobre la ecología de ciertos quirópteros de la región del Río Palmar. *Kasmera, Rev. Univ. Zulia*, 1: 289–307.
- RACEY, P. A., AND J. R. SPEAKMAN. 1987. The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. In A. Loudon and P.A. Racey (Eds.). *Mammalian reproductive energetics. Symposium of the Zoological Society of London* 57: 107–126.
- RACINE, C. H., AND J. F. DOWNHOWER. 1974. Vegetative and reproductive strategies of *Opuntia* (Cactaceae) in the Galápagos Islands. *Biotropica* 6: 175–186.
- RODRIGUES, W. S. 1988. Ornitorcoria em *Cereus peruvianus* (Cactaceae) na Serra do Japi, Estado de Sao Paulo. *Rev. Bras. Biol.* 48: 381–389.
- RUIZ, A. 1995. Ecología del murciélago *Glossophaga longirostris* (Phyllostomidae) y su interrelación con las cactáceas columnares en la zona árida de La Tatacoa, Huila. Tesis de Biología, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.
- SANTOS, M. 1995. La fenología de cuatro cactáceas y su relación con polinizadores y dispersores en el enclave seco de la Tatacoa, Huila, Colombia. Tesis de Biología, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.
- SMYTHE, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Am. Nat.* 104: 25–35.
- SNOW, D. W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15: 274–281.
- SORIANO, P. J. 1983. La comunidad de quirópteros de las selvas nubladas en los Andes de Mérida. Patrón reproductivo de los frugívoros y las estrategias fenológicas de las plantas. Tesis de M. Sc., Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- SORIANO, P. J., M. SOSA, Y O. ROSSELL. 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiróptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes venezolanos. *Rev. Biol. Trop.* 39: 263–268.
- SOSA, M. 1991. Relaciones ecológicas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en el bolsón árido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. Tesis de Licenciatura, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- , AND P. J. SORIANO. 1996. Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *J. Trop. Ecol.* 12: 805–818.
- THOMAS, D. W. 1984. Moth scales in feces of fruit bats: evidence of insectivory or fruit contamination? *J. Mammal.* 65: 484–485.
- . 1988. Analysis of diets of plant-visiting bats. In T. H. Kunz (Ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, pp. 211–220. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- , B. CRAWFORD, S. EASTMAN, R. GLOFSCHESKIE, AND M. HEIR. 1984. A reappraisal of the feeding adaptations in the hairs of nectar-feeding bats. *J. Mammal.* 65(3): 481–484.
- WEBSTER, W. D., AND C. O. HANDLEY JR. 1986. Systematics of Miller's long-tongued bat, *Glossophaga longirostris*, with description of two new subspecies. *Occas. Paper Museum Texas Tech University* 100: 1–22.
- WILLSON, M. F., AND C. J. WHELAN. 1990. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *Am. Nat.* 136(6): 790–809.
- WILSON, D. E. 1979. Reproductive patterns. En R. J. Baker, J. K Jones, Jr., and D. C. Carter (Eds.). *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae. Part. III*, pp. 317–378. Spec. Publ. Museum Texas Tech University, Lubbock, Texas.