

LOS MURCIÉLAGOS COMO POLINIZADORES Y DISPERSORES DE SEMILLAS DE LAS CACTÁCEAS COLUMNARES EN LOS ENCLAVES ÁRIDOS ANDINOS DEL NORTE DE SURAMÉRICA

Adriana Ruiz¹ y Pascual J. Soriano²

¹ Postgrado en Ecología Tropical, ICAE, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela. e-mail: aruiz@ciens.ula.ve

² Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela. e-mail: pascual@ciens.ula.ve

Título abreviado: Cactáceas columnares y sus mutualistas

Resumen

El propósito del presente trabajo es sintetizar la información disponible sobre las interacciones cactus-murciélago en los enclaves áridos de los Andes de Colombia y Venezuela. Las cactáceas columnares muestran relaciones mutualísticas con murciélagos glosófagos, para la polinización y dispersión de sus semillas. Los murciélagos más importantes en estas interacciones son *Glossophaga longirostris*, especie que permanece todo el año en los enclaves (residente) y *Leptonycteris curasoae*, cuya presencia se restringe a ciertas épocas (migratoria). También pueden encontrarse otras especies de murciélagos no propios de ecosistemas áridos con una amplia distribución, que debido a su baja abundancia y/o amplitud de la dieta, se consideran especies oportunistas y exógenas a estos sistemas. La coexistencia estacional de los glosófagos y de otras especies oportunistas puede depender de la riqueza de especies de cactáceas columnares involucradas, su abundancia, distribución y patrones fenológicos. Sobre la base de las diferencias encontradas en estas interacciones se postula y describe que existen al menos cuatro tipos de configuración del sistema cactus-murciélago en estos enclaves.

Palabras clave: Andes. Cactáceas. Colombia. Murciélagos. Venezuela. Zonas áridas.

Abstract

The goal of this paper is to synthesize the available information on bat-cactus relationships in some Andean arid enclaves of Colombia and Venezuela. Columnar cacti show mutualistic relationships with glossophagine bats by means of pollination and seed dispersal. The most important bat species within these relationships are *Glossophaga longirostris*, found throughout the year in the enclaves (resident), and *Leptonycteris curasoe* which is found in some periods of the year (migrant). Other wide ranging species may also be found, but due to their low abundance and/or diet breadth, they are considered opportunistic and alloctonous to these systems. The seasonal coexistence of glossophagine and other species may depend on the diversity, abundance, distribution and phenological patterns of columnar cacti. On the basis of the differences found, we postulate and describe that at least four different kind of configurations of the bat-cactus must exist in these enclaves.

Key words: Andes. Arid zones. Bats. Cactaceae. Colombia. Venezuela.

Introducción

Las zonas xerofíticas y subxerofíticas de Colombia incluyen áreas relativamente extensas conectadas entre sí con las planicies del Caribe, prolongándose por la costa Norte de Venezuela y algunas islas adyacentes (Sarmiento 1975). Adicionalmente, existen los bolsones áridos andinos, los cuales pueden ser llamados islas biogeográficas continentales, que representan los actuales refugios de la fauna y flora de ecosistemas xerofíticos (Hernández-Camacho *et al.* 1992a). En el norte de Sudamérica, estos enclaves se encuentran localizados desde la Cordillera de Mérida en Venezuela, pasando por las tres cordilleras de Colombia hasta los Andes del Ecuador. En algunas de estas áreas se han desarrollado estudios de interacción entre las cactáceas columnares y los murciélagos filostómidos de la subfamilia Glossophaginae, los cuales polinizan y dispersan sus semillas (Soriano *et al.* 1991, Sosa y Soriano 1993, 1996, Petit 1995, 1997, Petit y Pors 1995, Petit y Freeman 1996, Nassar *et al.* 1997, Ruiz *et al.* 1997, Cadena *et al.* 1998).

Entre las cactáceas involucradas en estas relaciones mutualísticas se destacan las especies de los géneros *Stenocereus*, *Subpilocereus* y *Pilosocereus*, las cuales muestran adaptaciones quiropterófilas en sus mecanismos de polinización y dispersión de semillas (Soriano *et al.* 1991, Nassar *et al.* 1997). Una de las especies de murciélago más importante en estas interacciones es *Glossophaga longirostris*, que habita preferentemente en ambientes áridos, en los cuales permanece todo el año como especie residente (Soriano y Ruiz en imprenta). En contraste, otro glosófagino involucrado en estas interacciones es *Leptonycteris curasoe*, referido como especie migratoria en Norte América (Hayward y Cockrum 1971, Cockrum 1991, Fleming 1997), y cuya presencia en los enclaves andinos se restringe a ciertos periodos del año (Sosa y Soriano 1993, Sánchez y Cadena 1999, Soriano y Ruiz, en imprenta). Las relaciones de dependencia de las cactáceas columnares hacia los murciélagos para la reproducción sexual y la amplia sobreposición geográfica entre éstas y los glosófaginos son evidencia de una asociación especializada entre ambos grupos (Soriano y Ruiz, en imprenta).

En este trabajo se resume la información disponible sobre las relaciones ecológicas entre las cactáceas columnares y los murciélagos, como sus principales polinizadores y dispersores en los enclaves andinos de Colombia y Venezuela, teniendo en cuenta: *i)* las estrategias adaptativas que pueden deducirse de las características quiropterófilas en las flores y frutos de las cactáceas columnares, *ii)* el papel ecológico de los murciélagos en la polinización y dispersión de semillas y *iii)* las respuestas adaptativas de los murciélagos a la disponibilidad de recursos. Adicionalmente, se describirán las configuraciones del sistema cactus-murciélago en estos enclaves.

Los enclaves áridos andinos

En los Andes de Colombia y Venezuela las cactáceas columnares están presentes en once enclaves (Ruiz *et al.* en imprenta); se tiene información completa o parcial de las interacciones cactus-murciélago de siete de ellos: La Puerta, Lagunillas, La Quinta, en la Cordillera de Mérida (Venezuela), Cúcuta-Ureña, en la depresión del Táchira, así como Chicamocha, La Tatacoa y Patía en las tres cordilleras de Colombia.

Estrategias adaptativas de las cactáceas columnares para la polinización y dispersión de semillas

Las flores y frutos de las cactáceas columnares poseen rasgos anatómicos y funcionales que favorecen principalmente la quiropterogamia como mecanismo de polinización, así como la quiropterocoria y ornitocoria de la dispersión de semillas:

Quiropterogamia: Las flores muestran características morfológicas y funcionales tales como estructura robusta, forma acampanada, paredes delgadas y carnosas, con tubos florales de colores verduzcos, pétalos de blancos a crema, numerosos estambres, una gran producción de polen y néctar, olor fuerte y antesis nocturna (Nassar *et al.* 1997). Además, las flores de *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus* exhiben una fuerte tendencia hacia la autoincompatibilidad, aumentando su dependencia por un polinizador móvil (Petit 1995, Nassar *et al.* 1997). En contraste, aunque las flores de *Pilosocereus* sp. muestran características quiropterogámicas son parcialmente auto-incompatibles, lo que supone una menor dependencia por los murciélagos para la polinización (Nassar *et al.* 1997).

Por otra parte se ha demostrado que los quirópteros de las especies *Glossophaga longirostris* y *Leptonycteris curasoae* son los agentes polinizadores más efectivos de las cactáceas columnares *S. griseus* y *S. repandus*, en la isla de Curaçao y en el Norte de Venezuela (Petit 1995, Nassar *et al.* 1997). Este conjunto de rasgos y evidencias apuntan hacia la quiropterofilia como caso de dependencia obligada entre estas cactáceas y los murciélagos para su reproducción sexual.

Quirópterocoria y ornitocoria. Los frutos muestran rasgos morfológicos relacionados con la forma, tamaño y color de la pulpa, que favorecen la dispersión por murciélagos y aves. En el caso de *S. repandus*, los frutos son elipsoides u ovals, dehiscentes con pericarpio grueso de color verde, pulpa blanca y abundantes semillas (Soriano *et al.* 1991). En *S. griseus* son esféricos, con pericarpio delgado, numerosas areolas de espinas y cuando están inmaduros son de color verde rojizo que al madurar, tanto el pericarpio como el endocarpio se tornan rojos y las areolas se desprenden con facilidad (Soriano *et al.* 1991). Esta especie puede mostrar morfos de pulpa blanca

y pericarpio de color amarillo verdoso. Los frutos de *Pilosocereus* spp. son globosos, de coloración verde azulada que no cambia al madurar, dehiscentes con un pericarpio grueso y las especies de este género pueden mostrar poblaciones con morfos de pulpa blanca y/o roja (Soriano *et al.* 1991, Ruiz *et al.* 2000, Soriano y Ruiz, en imprenta).

¿Cuán eficientes son los murciélagos en la dispersión de semillas?

Hay dos componentes que inciden sobre la eficiencia en la dispersión de las semillas de las cactáceas columnares: i) la cantidad de semillas transportadas por las especies frugívoras, y ii) la capacidad para retirar o desnaturalizar el agente inhibidor de la germinación que se encuentra en la pulpa de sus frutos.

Estudios realizados en el enclave de Lagunillas (Venezuela), muestran que los murciélagos en comparación con las aves, consumen una mayor cantidad de frutos de *S. repandus* y son más eficientes en la eliminación del inhibidor. En el caso de *S. griseus*, aunque el consumo de frutos fue similar en ambas taxa, los murciélagos mostraron más eficiencia en la eliminación del inhibidor (Soriano *et al.* 1999, Naranjo 1998). Por otra parte, estos estudios demuestran que los murciélagos consumen en equivalente proporción frutos de pulpa roja y blanca de *S. griseus*, mientras que las aves prefieren los de pulpa roja (Soriano *et al.* 1999, Rengifo 1997).

En cuanto a los frutos de *Pilosocereus tillianus*, los murciélagos no son indispensables para liberar el inhibidor (Naranjo 1998). Si se tiene en cuenta que la forma de propagación de esta especie es principalmente vegetativa, que muestra patrones erráticos de floración y fructificación, así como baja productividad, probablemente se dificulte el establecimiento de una asociación estrecha con los murciélagos en la dispersión de semillas (Ruiz *et al.* 2000, Soriano y Ruiz, en imprenta).

¿Hay interdependencia entre los glosófaginos y las cactáceas columnares?

La interdependencia será discutida teniendo en cuenta la dieta y el patrón reproductivo de los murciélagos en relación con la oferta de recursos. Algunos de los estudios realizados hasta el momento en los enclaves andinos y en la Costa Caribe muestran la presencia de los murciélagos glosófaginos *G. longirostris* y *L. curasoae*, asociados con las cactáceas columnares, los cuales pueden o no coexistir en una misma localidad y cuyas dietas y patrón reproductivo pueden variar geográficamente. La información disponible sobre algunos de estos enclaves es la siguiente:

Lagunillas. Se encuentran las dos especies de Glossophaginae. Por una parte, *G. longirostris* está asociado con tres especies de cactáceas columnares, de manera que *S. griseus* y *S. repandus* ofrecen alimento durante todo el año y presentan entre sí picos de floración y fructificación asincrónicos, reduciendo la competencia interespecífica por dispersores y polinizadores, mientras que *P. tillianus* muestra picos erráticos y de baja producción de flores y frutos (Soriano *et al.* 1991, Sosa y Soriano 1996). En este enclave, *G. longirostris* presentó una poliestría bimodal coincidente con la mayor oferta de recursos ofrecidos por las cactáceas (Sosa y Soriano 1996). Por otra parte, la otra especie de Glossophaginae (*L. curasoae*),

consume principalmente polen de cactáceas y agaváceas, así como frutos de *S. griseus* y *S. repandus*. Aunque la dieta de estos dos murciélagos se solapa en un 82%, *L. curasoae* sólo se encuentra en el enclave durante el período de mayor oferta de flores y frutos de *S. griseus* y flores de *S. repandus* (Sosa y Soriano 1993). Esta especie se reproduce una vez al año (monoestría estacional), durante los meses de mayo-julio (Martino *et al.* 1998), periodo en el cual desaparece de los enclaves andinos y se incrementan las poblaciones de sus colonias de maternidad en la zona norte de Venezuela (Sosa & Soriano 1993, Martino *et al.* 1998, Soriano y Ruiz, en imprenta).

Chicamocha. También se encuentran las dos especies de glosófaginos (Marinkelle y Cadena 1972, Cadena *et al.* 1998). *G. longirostris* consume polen y frutos de *S. griseus* y en menor cantidad los de *Pilosocereus* sp.; además, incluye frutos de otras ocho especies, principalmente de los géneros *Ambrosia*, *Cecropia* y *Muntingia* (Cadena *et al.* 1998). Para esta localidad no hay datos publicados de su patrón reproductivo. *L. curasoae*, consume polen y frutos de *S. griseus* excepto en los meses de abril a julio donde desaparece del enclave, al igual que en Lagunillas (Cadena *et al.* 1998, Sánchez & Cadena 1999). Este enclave constituye el extremo más al sur de la repartición geográfica de *L. curasoae* (Marinkelle y Cadena 1972).

La Tatacoa. Aquí sólo está presente *G. longirostris*, quien consume polen de cactáceas y frutos de *S. griseus* y en menor proporción los de *Muntingia calabura*. Su patrón reproductivo (poliestría bimodal) parece estar relacionado con la oferta de flores y frutos, principalmente de *S. griseus* (Ruiz *et al.* 1997, en imprenta). La distancia que separa este enclave del anterior (> 220 km) parece constituir una barrera para el paso de *L. curasoae* (Soriano y Ruiz, en imprenta).

Patía. No está presente ninguna de las dos especies mencionadas anteriormente. En contraste, los glosófaginos presentes (*Anoura geoffroyi* y *Choeroniscus godmani*), propios de ecosistemas más húmedos, no mostraron una fuerte asociación con las cactáceas columnares. Sin embargo, las cactáceas constituyen un complemento en su dieta, al igual que para otras especies de murciélagos filostómidos abundantes en el enclave, tal como *Phyllostomus discolor* (Cadena *et al.* 2000).

¿Es la migración de *Leptonycteris curasoae* una respuesta a la oferta de recursos?

En Norteamérica, algunas poblaciones de *L. curasoae* se mueven latitudinalmente siguiendo los patrones de floración de las plantas que consumen (Hayward y Cockrum, 1971, Cockrum 1991, Fleming *et al.* 1993, Fleming 1997), mientras que otras pueden ser residentes en habitats con una oferta continua de recursos alrededor del año (Rojas-Martínez 1999). En la región de la Costa Caribe, hay indicios que hacen suponer desplazamientos de esta especie hacia los enclaves andinos (Sosa y Soriano 1993, Sánchez y Cadena 1999, Soriano y Ruiz, en imprenta). Por una parte, en la Península de Paraguaná (Venezuela), disminuyen los efectivos de *L. curasoae* en el lapso septiembre-abril (Martino *et al.* 1998), cuando los recursos florales en la región se reducen (J. Nassar com. pers.). Por otra parte, en los enclaves de Lagunillas y Chicamocha, se observa la mayor abundancia de la especie, coincidiendo con la

mayor oferta de flores, ausentándose en los meses de mayo-julio, cuando los recursos declinan (Sosa y Soriano 1993, Sánchez y Cadena 1999).

Aunque sólo existe información sobre la disponibilidad de recursos de las cactáceas columnares en dos de los cinco enclaves donde se ha detectado la especie migratoria (Sosa y Soriano 1996, Cadena *et al.* 1998), la época de declinación en la producción de flores, puede ser sincrónica en todos ellos (Soriano y Ruiz, en imprenta). Los individuos que llegan a los enclaves andinos podrían provenir del extremo sur de la región de la Costa Caribe, en el Estado Lara (Venezuela), que dista aproximadamente 80 km del enclave de La Puerta. De igual manera, los enclaves subsiguientes hasta el Chicamocha están separados por distancias inferiores o iguales a 110 km, que son superables por esta especie en un solo evento de vuelo (Soriano y Ruiz en imprenta).

Además del recurso alimentario como factor determinante de los desplazamientos de este glosófago, la carencia de refugios adecuados en los enclaves para la reproducción podría ser un factor a considerar (Soriano y Ruiz, en imprenta). En el norte de Sudamérica, la existencia de colonias maternas de esta especie sólo ha sido referida para la Península de Paraguaná (Arends *et al.* 1995, Martino *et al.* 1998), y en la Isla de Margarita (Smith y Genoways 1974); sin embargo, no se descarta la posibilidad de que existan otros núcleos de reproducción dentro de la región costera colombiana y venezolana. La concentración de los individuos de esta especie en grandes colonias de maternidad, en cuevas con altas temperaturas, incrementan la tasa de crecimiento de los juveniles, disminuyendo el período de lactancia, lo cual constituye una reducción del alto costo energético de este evento para las hembras (Arends *et al.* 1995).

Configuración del sistema cactus-murciélago en los enclaves andinos

Los enclaves considerados muestran diferencias en tamaño, riqueza y abundancia de cactáceas columnares así como en las especies de glosófagos asociadas con las mismas (Tabla 1). Partiendo de estas consideraciones, Soriano y Ruiz (en imprenta) postularon tres tipos de configuración del sistema cactus-murciélago, a los cuales se añade aquí, un cuarto tipo:

Tipo I. Con una especie migratoria. La presencia exclusiva de un murciélago migratorio como *L. curasoae*, cuando el número de especies de cactáceas en la localidad o la abundancia de las mismas no garantiza la oferta de recursos durante el año, para poder mantener a una residente. Este es el caso de los enclaves de La Puerta, La Quinta y Cúcuta-Ureña.

Tipo II. Con una especie residente. La oferta de recursos a lo largo del año permite mantener la población del residente, pero la ausencia de la especie migratoria es consecuencia del aislamiento del enclave, como parece ser el caso de La Tatacoa.

Tipo III. Con una especie residente y otra migratoria. La riqueza de cactáceas y el ajuste fenológico de las mismas garantizan un suministro abundante de recursos a lo largo del año, permitiendo la coexistencia de las dos especies, principalmente

durante los periodos de mayor oferta de flores y frutos. Este es el caso de los enclaves de Lagunillas y Chicamocho.

Tipo IV. Con una(s) especie(s) oportunista(s). La ausencia de especies estrechamente asociadas a las cactáceas columnares caracteriza este sistema. Resalta la presencia exclusiva de especies de glosófaginos propios de unidades ecológicas más húmedas aledañas a los enclaves. Aunque la presencia de especies «exógenas» a las zonas áridas ocurre marginalmente en todos los tipos antes descritos, sólo se presentará como única posibilidad en aquellos enclaves que, además de no garantizar un suministro adecuado de recursos a lo largo del año (impidiendo la presencia de una especie residente), por su grado de aislamiento de enclaves vecinos impidan que la especie migratoria pueda llegar a éste (Soriano y Ruiz, en imprenta). Tal es el caso del Patía, donde los glosófaginos presentes no están adaptados a condiciones áridas y utilizan de forma ocasional los recursos ofrecidos por las cactáceas (Cadena *et al.* 1999). Además, debido a su baja abundancia y/o amplitud de la dieta, se consideran especies oportunistas.

CONSERVACIÓN

Por su estado actual de aislamiento, los enclaves áridos andinos y las zonas xerofíticas en general, son un importante reservorio de especies vegetales y animales adaptadas a condiciones extremas. Igualmente, representan importantes focos de especiación y endemismos, de gran importancia para el mantenimiento de la biodiversidad (Webster y Handley 1986, Roze 1989, Hernández-Camacho *et al.* 1992b, Hernández-Camacho *et al.* 1995, Rodríguez y Rojas-Suárez 1995, Soriano *et al.* en imprenta)

Por otra parte, los enclaves constituyen los refugios y corredores para algunas especies de glosófaginos tanto residentes como migratorios, respectivamente. Teniendo en cuenta sus requerimientos ecológicos, son considerados como murciélagos sensibles a la pérdida de hábitat y a la desaparición de las plantas de las cuales se alimentan (Arita y Santos-del-Prado 1999, Soriano y Ruiz, en imprenta). Es así como las alteraciones en su hábitat como producto del cambio en el uso de la tierra y el sobrepastoreo, podrían afectar la cadena de interacciones mutualísticas (Kearns *et al.* 1998), principalmente el desplazamiento de *L. curasoe*, el cual depende de un suplemento continuo de recursos florales que garanticen su viabilidad a lo largo de la ruta migratoria.

Dado que la conservación de estos ecosistemas áridos trasciende las fronteras nacionales, es necesario crear planes de manejo de estas áreas a través de políticas de conservación de los países involucrados.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a Orlando Rangel y Yaneth Muñoz por invitarnos a participar en la mesa de trabajo: "Relaciones planta-animal" realizada en el I Congreso Colombiano de Zoología. Parte de la información presentada en este trabajo fue financiada por el Consejo de Investigaciones Científicas, Humanísticas y

Tecnológicas de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA), por medio del proyecto C-966-99-01-B a cargo de P. Soriano y de Bat Conservation International Student Scholarship Grant, para A. Ruiz.

LITERATURA CITADA

ARENDS, A., F. J. BONACCORSO & M. GENOUD. 1995. Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from semiarid thorn forests in Venezuela. *Journal of Mammalogy* 78: 947-956.

ARITA, H. & K. SANTOS-DEL-PRADO. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in México. *Journal of Mammalogy* 80: 31-41.

CADENA, A., J. ALVAREZ, F. SÁNCHEZ, C. ARIZA & A. ALBESIANO. 1998. Dieta de los murciélagos frugívoros en la zona árida del Río Chicamocha (Santander, Colombia). *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción, Chile* 69: 69-75.

CADENA, A., F. SÁNCHEZ, J. ALVAREZ, C. ARIZA & A. ALBESIANO. 2000. Diversidad de murciélagos en zonas áridas colombianas. Pág. 67. en: *Libro de Resúmenes del Primer Congreso Colombiano de Zoología*, Santafé de Bogotá, Colombia.

COCKRUM, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats, *Leptonycteris sanborni* Family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 62: 181-202.

FLEMING, T. H. 1997. Energetics and nectar corridors in *Leptonycteris curasoae*. Pág. 105 en: R. Medellín (ed.). *Abstracts of the Seventh International Theriological Congress, Acapulco, México*.

FLEMING, T. H., R. A. NUÑEZ & L. STERNBERG. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia (Berlin)* 94: 72-75.

HAYWARD, B. J. & E. L. COCKRUM. 1971. The natural history of the western long-nosed bat *Leptonycteris sanborni*. Publication of the Office of Research, Western New Mexico University 1: 74-123.

HERNÁNDEZ-CAMACHO, J., D. SAMPER, H. SÁNCHEZ, V. RUEDA, S. VASQUEZ & D. CORREA. 1995. *Desiertos, zonas áridas y semiáridas de Colombia*. Banco de Occidente Credencial. Diego Samper Ediciones, Bogotá, Colombia.

HERNÁNDEZ-CAMACHO, J., T. WALSCHBURGER, R. ORTIZ & A. HURTADO. 1992a. Origen y distribución de la biota suramericana y colombiana. Págs. 55-104 en: G. Halffter (ed.). *La Diversidad Biológica de Iberoamérica I*. Volumen Especial de Acta Zoológica Mexicana, CYTED-D. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, Mexico.

HERNÁNDEZ-CAMACHO, J., A. HURTADO., R. ORTIZ. & T. WALSCHBURGER. 1992b. Centros de Endemismos en Colombia. Págs. 175-190 en: G. Halffter (ed.). *La Diversidad Biológica de Iberoamérica I*. Volumen Especial de Acta Zoológica Mexicana, CYTED-D. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, Mexico.

- KEARNS, C.A., D.W. INOUE, N. M. WASER. 1998. Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83-112.
- MARINKELLE, C. J. & A. CADENA. 1972. Notes of bats new to the fauna of Colombia. *Mammalia*, 36 (1): 50-58.
- MARTINO, A., A. ARENDS & J. ARANGUREN 1998. Reproductive pattern of *Leptonycteris curasoae* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) in northern Venezuela. *Mammalia* 62(1): 69-76.
- NARANJO, M. E. 1998. Efecto del murciélago *Glossophaga longirostris* en la germinación de tres cactáceas columnares de los Andes venezolanos. Licenciado en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- NASSAR, J. M., N. RAMÍREZ & O. LINARES. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan Columnar Cacti and the role of Nectar-Feeding Bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-927.
- PETIT, S. 1995. The pollinators of two species of Columnar Cacti on Curaçao, Netherlands Antilles. *Biotropica* 27: 538-541.
- PETIT, S. 1997. The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curaçao. *Biotropica* 29(2): 214-223.
- PETIT, S. & E. FREEMAN 1996. Nectar production of two sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Biotropica* 28(2): 175-183.
- PETIT, S. & L. PORS. 1995. Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar-feeding bats on Curaçao. *Conservation Biology* 10(3): 769-775.
- RENGIFO, C. 1997. Efecto de las aves en la germinación de las cactáceas columnares *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus*. Licenciado en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- RODRÍGUEZ, J.P. & F. ROJAS-SUÁREZ. 1995. *Libro rojo de la fauna venezolana*. Provita, Fundación Polar. Caracas.
- ROJAS-MARTÍNEZ, A., A. VALIENTE-BANUET, M. DEL C. ARIZMENDI, A. ALCÁNTARA-EGUREN, H. ARITA. 1999. seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography* 26: 1065-1077.
- ROZE, J.A. 1989. New species and subspecies of coral snakes, genus *Micrurus* (Elapidae), with notes on type specimens of several species. *Amer. Mus. Novitates* 2932: 1-15.
- RUIZ, A., M. SANTOS, P. J. SORIANO, J. CAVELIER & A. CADENA. 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de La Tatacoa, Colombia. *Biotrópica* 29: 469-479.
- RUIZ, A., M. SANTOS, J. CAVELIER & P. J. SORIANO. 2000. Estudio Fenológico de Cactáceas en el Enclave Seco de La Tatacoa, Colombia. *Biotrópica* (en imprenta).
- RUIZ, A., J. CAVELIER, M. SANTOS & P.J. SORIANO. En imprenta. Cacti in the dry formations of Colombia. Págs. en: Fleming, T. & A. Valiente-Banuet (eds.). *Evolution, Ecology and Conservation of columnar cacti and their mutualists*. Arizona University Press, USA.
- SÁNCHEZ, F. & A. CADENA. 1999. Migración de *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera:

Phyllostomidae) en las zonas áridas de norte de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23: 683-686

SARMIENTO, G. 1975. The dry formations of South America and their floristic connections. *Journal of Biogeography* 2: 233-251.

SMITH, J.D. & H.H. GENOWAYS. 1974. Bats of Margarita island, Venezuelan, with zoogeographic comments. *Bulletin Southern California Academy of Sciences* 73: 64-79.

SORIANO, P.J. & A. RUIZ. En imprenta. The role of bats and birds on the reproduction of columnar cacti in northern Andes. Pág. en: Fleming, T. & A. Valiente-Banuet (eds.). *Evolution, Ecology and Conservation of columnar cacti and their mutualists*. Arizona University Press, USA.

SORIANO, P. J., M. SOSA & O. ROSSELL 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes venezolanos. *Revista de Biología Tropical* 39: 267-272.

SORIANO, P.J., M.R. FARIÑAS & M.E. NARANJO. En imprenta. A new subspecies of Miller's long-tongued bat (*Glossophaga longirostris*) from a semiarid pocket of the Venezuelan Andes. *Zeitschrift für Säugetierkunde*.

SOSA, M. & P.J. SORIANO. 1993. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). *Revista de Biología Tropical* 41: 529-532.

SOSA, M. & P. J. SORIANO. 1996. Resources availability, diet and reproductive pattern of *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *Journal of Tropical Ecology* 12: 805-818.

WEBSTER, W. D. & HANDLEY, C. O., JR. (1986). Systematics of Miller's long-tongued bat, *Glossophaga longirostris*, with description of two new subspecies. *Occasional Papers, The Museum, Texas Tech University* No. 100: 1-22.

Tabla 1. Cactáceas columnares y murciélagos asociados en algunos enclaves áridos andinos del Norte de Sudamérica. (Modificado de Soriano y Ruiz, en imprenta).

Enclaves	Área* (km ²)	Cactáceas columnares					Glosofaginos				Otros	
		S. g.	S. r.	S. h.	P. spp.	G. l.	L. c.	G. s.	A. g.	Ch. g.	S. l.	P. d.
La Puerta ¹	27				++		X		X			
La Quinta ²	29	+			++		X	X	X			
Cúcuta-Ureña ³	191	+			++		X	X				
La Tatacoa ⁴	1342	+++			+	X		X				
Lagunillas ⁵	262	+++	++		++	X	X		X			
Chicamocho ^{6,8}	551	+++		+	++	X	X				X	
Patía ^{7,9}	1127	++			++				X	X		X

^{1, 2, 5} Localizados en la Cordillera de Mérida, Venezuela; ³ Depresión del Táchira; ^{4, 6, 7} en las tres

cordilleras de Colombia; ^{8, 9} Datos de Cadena *et al.* 1998; *área del enclave con presencia de cactáceas columnares; S.g., *Stenocereus griseus*; S.r., *Subpilocereus repandus*; S.h., *Subpilocereus cf. horrispinus*; P.spp., *Pilosocereus* spp.; G.l., *Glossophaga longirostris*; L.c., *Leptonycteris curasoae*; G.s., *Glossophaga soricina*; A.g., *Anoura geoffroyi*; Ch.g., *Choeroniscus godmani*; S.l., *Sturnira lilium*; P.d., *Phyllostomus discolor*; X, presente; +, rara; ++, abundante; +++, muy abundante.
