

**Aplicación de Cadenas de Markov para Describir la Dinámica del
Transporte Polen por Murciélagos Polinizadores.**

Laura Perlaza Jiménez

TRABAJO DE GRADO

**Presentado como requisito para optar al título de
Bióloga**

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
FACULTAD DE CIENCIAS
CARRERA DE BIOLOGÍA
Bogotá, D.C.
Noviembre del 2010**

**Aplicación de Cadenas de Markov para Describir la Dinámica del
Transporte Polen por Murciélagos Polinizadores.**

Laura Perlaza Jiménez

APROBADO

Ingrid Schuler, Ph. D.
Decana Académica

Andrea Forero Ruiz, Bióloga.
Directora de la Carrera de Biología.

**Aplicación de Cadenas de Markov para Describir la Dinámica del
Transporte Polen por Murciélagos Polinizadores.**

Laura Perlaza Jiménez

APROBADO

Jairo Pérez Torres, Ph. D.

Director

Andrés R. Morales-Duque, Biólogo

Par-Academico

“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará porque no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y por que las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la Verdad y la Justicia”.

Artículo 23 de la Resolución N° 13 de Julio de 1946

A Nedy, Jorge, Pilar y Angélica, quienes amo, y me toleran.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Jairo Pérez-Torres por las correcciones que hizo a este trabajo, y por estos años de enseñanza explícita e implícita.

A Andrés Morales por tomarse el tiempo de discutir conmigo detalles de este trabajo y por tenerme paciencia.

A Fernando Momo, Luis Hernando Hurtado, Efraín Domínguez, Moisés Angulo, Juan Manuel Cordovéz y Mario Arrieta por su colaboración en la parte matemática de este trabajo.

A Diana Rueda por ayudarme a lidiar con [R].

A Helena María que me acompañó desde el principio hasta el final de mi carrera, y cuyas observaciones en este trabajo fueron muy oportunas.

A Sara, Nathaly, Camila, Paula, y Mónica con quienes compartí momentos inolvidables durante mi carrera.

A Daniela, Natalia, María Camila y Jhon Fredy por hacer más amena y divertida esta última etapa.

A María del Pilar, Oscar Javier y Luis Miguel porque los momentos de disipación también son parte de la producción.

A Berta Calonge, Mauricio Vela y los integrantes del LEF quienes escucharon y aportaron a esta idea.

Y a todas las personas que durante mi carrera contribuyeron con mi formación.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	10
1. INTRODUCCIÓN	11
2. JUSTIFICACIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	13
3. MARCO TEÓRICO	13
3.1. Polinización.....	13
3.1.1. Vectores Bióticos: Murciélagos.....	14
3.1.1.1. Patrones de Forrajeo.....	16
3.1.2. Las Flores: Producción de Polen.....	20
3.2. Modelos Matemáticos	21
3.2.1. Los Modelos Propuestos	23
4. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.....	23
5. OBJETIVO GENERAL	23
6. OBJETIVOS ESPECIFICOS	24
7. METODOLOGÍA	24
7.2.1. Formulación de la pregunta.....	24
7.2.2. Determinación de los elementos básicos.	24
7.2.3. Descripción cualitativa del sistema biológico	25
7.2.4. Definir a qué tipo de modelo se acomoda a la problemática.....	25
7.2.5. . Asignación de ecuaciones	25
7.2.6. Análisis del modelo	26
7.2.7. Asegurarse que el resultado responde la pregunta.....	26
8. RESULTADOS	26
8.1. Formulación de la pregunta.....	26
8.2. Determinación de los elementos básicos.	27
8.3. Descripción cualitativa del sistema biológico	27
8.3.1. Modelo de Palabra	27
8.3.2. Supuestos.....	29
8.3.3. Definir a qué tipo de modelo se ajusta la problemática.....	29
8.3.3.1. Cadena de Markov	29
8.3.3.2. Diagrama de Estados de la Cadena de Markov.....	30
8.3.3.3. Matriz de Transición	30
8.3.4. Asignación de ecuaciones.....	31
8.3.4.1. Definición de distribución de probabilidad y parámetros	31
8.3.4.2. Distribución de Probabilidad	32
8.3.4.3. Definición del Parámetro p_1	34
8.3.4.4. Definición del Parámetro p_2	35
8.3.4.5. Definición del Parámetro p_3	36
8.3.4.6. Definición del Parámetro p_4	37
8.4. Análisis del modelo	37
8.4.1. Simulaciones	37
9. CONCLUSIONES.....	52
10. RECOMENTACIONES.....	52
11. BIBLIOGRAFIA.....	52

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1. Probabilidad de transición entre estados. Eje Y: P01, P12, P23, P34. Eje X: Numero de murciélagos (n), Eje Z: Parámetro p_i .	38
Figura 2. Comportamiento del parámetro p_1 cuando f y A son directamente proporcionales. Eje Y: Probabilidad de visita florar (p_1). Eje X: Numero de flores (f), Eje Z: Numero de otros recursos disponibles (A).	39
Figura 3. Comportamiento del parámetro p_1 cuando f y A son inversamente proporcionales. Eje Y: Probabilidad de visita florar (p_1). Eje X: Numero de flores (f), Eje Z: Numero de otros recursos disponibles (A).	39
Figura 4. Comportamiento del parámetro p_2 . Eje Y: Probabilidad de abandonar el primer parche de forrajeo (p_2). Eje X: Recompensa (R).	40
Figura 5. Comportamiento del cf . Eje Y: Probabilidad de cruzar por capacidad física (cf). Eje X: Distancia de forrajeo que alcanza el murciélago (DF). Eje Z: Distancia entre parches de forrajeo (DP).	40
Figura 6. Comportamiento del sm . Eje Y: Probabilidad de cruzar gracias a que se supera la matriz entre parches (sm). Eje X: Barreras físicas (Br). Eje Z: Depredación (Pr).	41
Figura 7. Comportamiento del parámetro p_3 . Eje Y: Probabilidad de cruzar (p_3). Eje X: Capacidad física (cf). Eje Z: superar la matriz (sm).	41
Figura 8. Primero Escenario, comportamiento de todo el proceso dadas las condiciones de la Tabla 1. (A) <i>Leptonycteris curasoae</i> , (B) <i>Glossophaga logirostris</i> .	43
Figura 9. Segundo Escenario; comportamiento de todo el proceso dadas las condiciones de la Tabla 2. (A) <i>Leptonycteris curasoae</i> , (B) <i>Glossophaga logirostris</i> .	44
Figura 10. Tercer Escenario; comportamiento de todo el proceso dadas las condiciones de la Tabla 3. (A) <i>Leptonycteris curasoae</i> , (B) <i>Glossophaga logirostris</i> .	44
Figura 11. Cuarto Escenario; comportamiento de todo el proceso dadas las condiciones de la Tabla 4. (A) <i>Leptonycteris curasoae</i> , (B) <i>Glossophaga logirostris</i> .	45

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1. Primer Escenario: Mayor cantidad de otros recursos que de floraciones.	43
Tabla 2. Segundo Escenario: Alta recompensa en el primer parche de forrajeo.	43
Tabla 3. Tercer Escenario: Distancia entre parches superior e inferior a distancia de forrajeo... ..	44
Tabla 4. Cuarto Escenario: Baja permeabilidad de la matriz entre parches.	45

RESUMEN

La variabilidad genética y la sobrevivencia de poblaciones vegetales es favorecida por el transporte de polen a través de diferentes vectores bióticos, ya que estos promueven el flujo génico disminuyendo las extinciones locales en hábitats alterados. Los murciélagos son reconocidos por ser eficientes polinizadores, tanto en cantidad de polen transportado, como en área de (distancia) de distribución del mismo. La eficiencia como polinizador de cada especie de murciélago depende de aspectos como los requerimientos de su dieta, sus características morfofisiológicas, sus comportamientos de forrajeo y sus respuestas a las condiciones ambientales. En el presente trabajo se desarrolló un modelo estocástico utilizando cadenas de Markov para representar la probabilidad de que se dé el acarreo de polen por murciélagos desde un parche de forrajeo a otro (de sitio A a un sitio B). En este modelo se involucra la relación de variables como: la amplitud de la dieta, el requerimiento energético, la capacidad de vuelo, y la permeabilidad de la matriz a atravesar, para analizar el efecto diferencial de cada especie de murciélago sobre dicha probabilidad. Se realizaron simulaciones para entender cómo se comportan dichas variables. Finalmente se plantearon estudios de caso tratando *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* como especies modelo, polinizadoras de *Stenocereus griseus*. Se analizaron diferentes escenarios y se discutieron posibles soluciones para incrementar la probabilidad de intercambio polínico efectuado por estas especies de murciélagos.

1. INTRODUCCIÓN

La polinización es el proceso que permite la reproducción sexual de las plantas superiores. Este consiste en el transporte de polen desde una antera hasta un estigma, iniciando la fertilización y la producción de un fruto (Purves et al. 2005). Esta estrategia reproductiva le permite a las plantas obtener una mayor diversidad genética a través de la recombinación, favoreciendo su adaptación a diferentes ambientes e incrementando su éxito evolutivo (Purves et al. 2005). Muchos mecanismos han evolucionado para que se dé el transporte de polen entre individuos, entre los que se encuentran la facilitación del transporte de polen por vectores abióticos (agua y viento) y bióticos (abejas, mariposas, polillas, colibríes, murciélagos etc.) (Nicolson et al. 2007).

La polinización por vectores bióticos se considera más eficiente que la de los vectores abióticos, debido a que, los animales forrajean en busca del recurso néctar aumentando la probabilidad de que el polen llegue a otra flor, aun cuando esta está lejana (Baker 1973, Bertin 1989).

Entre los vectores bióticos, los murciélagos son considerados polinizadores más efectivos, por encima de otros visitantes florales, favoreciendo una mayor producción de frutos (Heithaus et al. 1975; Bawa 1990; Fleming & Sosa 1994, Fleming & Muchhala 2007). También son de gran importancia en ambientes neotropicales (Fleming et al. 2009) y polinizan diferentes plantas de interés económico (Quesada et al. 2003). Debido a sus características de forrajeo, muchas especies de murciélagos son reconocidas por promover el flujo génico entre poblaciones vegetales distantes (Fleming 1993). El flujo génico ayuda a mitigar la extinción local de poblaciones vegetales afectadas por disturbios antrópicos como la fragmentación del hábitat (Aizen & Feinsinger 1994, Aizen et al 2002, Lennartsson 2002), lo cual convierte a los murciélagos en objeto de planes de conservación y manejo.

El efecto producido por el transporte de polen por murciélagos sobre las poblaciones vegetales varía de acuerdo con la especie de murciélago. Ya que, el comportamiento de forrajeo varía dependiendo de la especie de murciélago, por lo tanto los niveles en los que promueve el flujo génico es diferencial (Quesada et al. 2003).

En conjunto todas las variables propias de cada componente involucrado en la polinización repercuten en el intercambio polínico entre poblaciones vegetales. De este modo el flujo génico puede verse afectado si alguna de estas variables cambia de manera irregular por procesos de intervención antrópica, por eventos estocásticos o por catástrofes. Entender en qué medida la fluctuación de variables tales como: el número de murciélagos, la amplitud de la dieta, la disponibilidad del recurso, el requerimiento energético, la capacidad de vuelo, y la permeabilidad de la matriz a atravesar inciden sobre el transporte de polen y en consecuencia sobre flujo génico permite entender mejor el proceso de polinización y que pasa con este en escenarios cambiantes. Por otra parte al determinar cuál es el aporte que cada especie de murciélagos hace al flujo génico permitirá elaborar escenarios de planeación para manejo y conservación más precisos y verificables.

Explicar cómo el comportamiento de forrajeo de cada especie de murciélago polinizador interviene en el flujo génico es una tarea que debe ser abordada matemáticamente considerando la cantidad de variables involucradas. La aproximación experimental además de ser dispendiosa requiere un análisis complejo. Una forma de aproximarse al entendimiento de la polinización son los modelos matemáticos, los cuales permiten, a través de simulaciones, la verificación con valores experimentales e hipotéticos del comportamiento de las variables. Los modelos permiten evaluar diferentes escenarios y analizar cuáles son los efectos de la fluctuación de las variables puntuales sobre la probabilidad del transporte de polen por murciélagos polinizadores.

El intercambio polínico se puede dividir, para efectos prácticos del análisis, en tres eventos: (I) la visita de un murciélago a una flor en el primer parche de forrajeo (sitio A), (II) el acarreo del polen del primer parche al segundo (cruce del sitio A al B) y (III) una visita floral en el segundo parche de forrajeo (sitio B).

El modelo propuesto considera estos eventos y a las variables involucradas para determinar la probabilidad que un murciélago acarree polen desde un parche de forrajeo a otro. El comportamiento del modelo se evaluará analizando cómo la fluctuación de determinadas variables que afectan esta probabilidad.

2. JUSTIFICACIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El análisis de la fluctuación de variables involucradas en el acarreo de polen permite entender como estas variables influyen el proceso de polinización, el cual es un proceso crucial para la reproducción de las angiospermas. La deficiencia en la polinización es una de las principales rutas a la extinción local de poblaciones vegetales (Kremen & Ricketts 2000). Entender cómo se comportan las variables y como influyen el acarreo de polen permite estimar como se puede incrementar el intercambio polínico entre poblaciones vegetales y mitigar problemas de bajas tasas de producción de frutos y extinciones locales. Esta información puede usarse para establecer planes de conservación y manejo más acertados. Las variables estudiadas en el presente trabajo muestran como el comportamiento de forrajeo de cada especie de murciélago y las características del hábitat favorecen o desfavorecen el acarreo de polen de un sitio a otro. Analizando dichas características se puede determinar cuál es el aporte de cada especie de murciélago en la polinización de una especie vegetal; y se puede inferir como las características del hábitat influyen ese aporte.

Este trabajo integra las principales variables involucradas en el intercambio polínico teniendo en cuenta las características de cada especie de murciélago y algunos posibles escenarios paisajísticos. Teniendo en cuenta el número de variables que este estudio involucra su análisis empíricamente requiere mucho tiempo y experimentación elaborada por lo cual se utilizo como herramienta los modelos matemáticos. Los cuales resultan muy apropiados para realizar análisis de las variables desde diferentes perspectivas, complementándolo con simulaciones que son bastante útiles para visualizar el comportamiento del modelo y plantear diferentes escenarios.

3. MARCO TEÓRICO

3.1. Polinización

La polinización es un proceso esencial para que se dé la reproducción sexual de las poblaciones vegetales (Bertin 1989, Purves et al. 2006). La manera en la que se da esta reproducción depende en gran medida de la dinámica en la que se comportan los vectores que transportan el polen. Estos vectores pueden ser abióticos, como el agua y el viento; o bióticos (animales) tales como insectos (abejas, polillas, y mariposas), aves (p. e. colibríes) y mamíferos (p. e. murciélagos).

Cuando la polinización se da por vectores bióticos se considera una interacción planta-animal, en la cual el animal se ve beneficiado con el consumo de néctar o polen y la planta con el intercambio polínico; esto mantiene las tasas de reproducción de las poblaciones vegetales y su variabilidad genética (Van der Pijl 1961, Bertin 1989, Nicolson et al. 2007).

La polinización biótica (por animales) es más eficiente que la polinización por factores abióticos (hidrofilia, anemofilia). El 75% de las plantas angiospermas depende de vectores bióticos para que se dé el intercambio polínico (Aguilar et al. 2006). Se ha planteado que esta forma de reproducción para las angiospermas es lo que ha facilitado su amplia especiación y distribución (Bertin 1989, Purves et al. 2006). Adicionalmente, la polinización biótica es un campo de estudio importante considerando que la historia de vida y la ecología de las especies vectores imprimen variaciones a la dinámica de polinización.

3.1.1. Vectores Bióticos: Murciélagos

Los vectores bióticos son en su mayoría animales voladores. Esto contribuye a que se dé la dispersión de polen ampliamente; incrementando la eficiencia de polinización de las plantas (Nicolson et al. 2007). En los bosques lluviosos tropicales por encima del 98-99% de las especies vegetales son polinizadas por animales, mientras que en los bosques secos tropicales el porcentaje es menor, cerca del 70%. De estos porcentajes existe una gran proporción que es polinizada por insectos, en su gran mayoría por abejas. En porcentajes más bajos se encuentran las plantas polinizadas por aves y murciélagos, sin embargo no es menos importante. La mayor representatividad de los nectarívoros vertebrados se encuentra en los trópicos y en el hemisferio sur en donde son reconocidos como piezas claves para la producción de plantas tropicales (Fleming 1982, Nicolson et al. 2007, Fleming et al. 2009).

Las características inherentes de cada especie que actúa como vector determinan su éxito como polinizador. Dependiendo de sus diferentes características físicas, de sus patrones de forrajeo y dieta, los polinizadores tendrán una importancia diferencial en el proceso de polinización. Los murciélagos, por ejemplo, son reconocidos por tener un papel importante como polinizadores efectivos en zonas tropicales y subtropicales (Nicolson et al. 2007, Fleming et al. 2009). Las cinco principales familias polinizadas por murciélagos son la Cactaceae, de las cuales polinizan

aproximadamente 25 géneros; Bignoniaceae, 15 géneros, Bombacaceae, 14 géneros; Myrtaceae, 11 géneros; y Fabaceae 10 géneros. Entre las que polinizan diferentes plantas de importancia económica, como por ejemplo la planta de la industria tequilera, muy importante en México, *Agave tequiliana*. *Ceiba pentandra* (Kapok), utilizada para la producción de fibras y balsas. *Durio zibethinus* (Durian) reconocida por su frutos, *Eucalyotus sp.* (aromático y medicinal), y *Ochroma lagopus* (Industria Maderera) (Fleming 1982, Fleming & Muchhala 2007).

Las características físicas y formas de forrajeo de los murciélagos les confieren mayor efectividad como polinizadores por encima de otros visitantes florales (Heithaus et al. 1975; Bawa 1990; Fleming & Sosa 1994, Fleming & Muchhala 2007), ya que acarrean grandes cantidades de polen en su pelaje, lo cual se da gracias a la estructura divaricada de sus pelos (Arita & Martínez 1990). Los murciélagos nectarívoros tienen la ventaja de estar distribuidos en un amplio rango de estaciones y altitudes (Arita & Martínez del Río 1990). En adición, presentan alta movilidad, lo cual favorece el flujo génico entre poblaciones vegetales distantes, y su búsqueda diaria o estacional de néctar es de gran importancia para la polinización de muchas especies de plantas (Fleming et al. 2009). Esto gracias a que aparentemente forrajean de manera extensiva y exhaustiva para suplir sus requerimientos energéticos diarios (Arita & Martínez del Río 1990). Los murciélagos nectarívoros, así como los nectarívoros en general, tienen una tasa metabólica alta, ya que la locomoción aérea demanda gran consumo energético. Superando lo esperado, los murciélagos de la subfamilia Glossophaginae tienen tasas metabólicas que exceden el promedio para mamíferos de su tamaño (teniendo en cuenta la regla de Kleiber), lo cual se debe al comportamiento de forrajeo como el revoloteo. Este exagerado gasto energético es compensado por su búsqueda exhaustiva y extensiva de alimento (Helvesen & Reyer 1984, Arita & Martínez del Río 1990, Nicolson 2007, Fleming & Muchhala 2007).

De acuerdo a lo anterior, el comportamiento de forrajeo es determinante para el éxito del intercambio polínico entre poblaciones, por eso este es uno de los componentes más estudiados y descritos en las diferentes especies de murciélagos (Heithaus 1974; 1975; Sazima & Sazima 1977, 1978; Howell 1979; Howell & Hartl 1980; Lemke 1985; Pleasants 1989; Fleming & Muchhala 2007, Fleming et al. 2009).

3.1.1.1. Patrones de Forrajeo.

El patrón de dispersión de polen es consecuencia del comportamiento de forrajeo del polinizador. Por ejemplo el polinizador puede forrajear distancias cortas, lo cual aumenta en entrecruzamiento de plantas vecinas o por el contrario puede forrajear largas distancias incrementando el entrecruzamiento de poblaciones vegetales. De esta forma la estructura genética de los frutos producidos en un área particular dependerá en gran medida del tamaño del área de acción de los polinizadores, del comportamiento de búsqueda y de la distancia que son capaces de cubrir durante la búsqueda de alimento (Mitchell et al. 2009).

Los patrones de forrajeo de los murciélagos nectarívoros del neotrópico (Glossophaginos) es variable dependiendo de la especie. Sin embargo se pueden hacer algunas supuestos generalizados. Para los Glossophaginos, y en general los microquiropteros, el sitio de percha y refugio está relacionado con la disponibilidad del recurso en la zona; así, la densidad de murciélagos forrajeando es mayor en las zonas cercanas al sitio de percha, esto incrementa la competencia intraespecífica pero disminuye el riesgo de depredación (Fleming 1982).

La estrategia de búsqueda del recurso consiste generalmente en dos etapas: la primera se denominada distancia conmutativa y la segunda búsqueda. La distancia conmutativa se considera al recorrido que hace el murciélago desde el sitio de percha hasta el primer parche de forrajeo, durante esta distancia el murciélago no gasta energía buscando alimento. En la etapa de búsqueda el murciélago forrajea (Fleming 1982). Cuando el recurso está distribuido de forma homogénea la distancia conmutativa depende del costo de viaje y el recurso disponible esperado. Cortas distancias implican poco gasto energético pero de igual manera baja disponibilidad del recurso debido a la competencia intraespecífica en las zonas cercanas al sitio de percha. Largas distancias conmutativas implican alto gasto energético pero también mayor disponibilidad del recurso (Fleming 1982).

Una tendencia reconocida en los murciélagos nectarívoros es el forrajeo en rutas fijas (*trap-lining*), este comportamiento se debe a que tienen memoria espacial. El comportamiento de seguir rutas fijas se observa cuando el recurso es predecible en el espacio y en el tiempo, esto

minimiza tiempo y gasto energético en búsqueda (Fleming 1982, Arita & Martínez del Río 1990); cuando el recurso es muy variable en el tiempo y en el espacio el murciélago se toma tiempo y energía adicional para explorar otros parches de forrajeo, lo cual incrementa el riesgo de depredación (Arita & Martínez de Río 1990). Esta flexibilidad les permite explotar recursos en casos en los que la disponibilidad del recurso se vea alterada, siempre y cuando el área de búsqueda no supera el área de acción del murciélago (Baker 1973; Fleming 1982; Lemke 1985; Fleming et al. 2009).

Pocas especies forrajean en grupo, pero los que forrajean en grupo parecen utilizar una memoria colectiva para evitar forrajear en zonas ya exploradas. Algunas especies de murciélagos pueden explorar distancias hasta de 100 km durante una noche (Fleming et al. 1993); esto depende básicamente de sus preferencias alimenticias y de su capacidad para volar (Fleming 1982, Arita & Martínez del Río 1990, Fleming et al. 2009). La amplitud de la dieta de un murciélago está influenciada por la abundancia, diversidad y temporalidad del recurso, el costo relativo de búsqueda, manejo, y consumo del recurso, las características nutricionales de las recurso alternativo y el riesgo de depredación que involucra la búsqueda y consumo de diferentes tipos de recursos. Las dietas muy especialistas (monoespecíficas) son poco frecuentes en murciélagos ya que estas requieren de que la disponibilidad del recurso sea constante, tenga alta densidad, y una composición nutricional balanceada. Dada la ocurrencia estacional y la diversidad de tamaños, formas, bioquímica y abundancia de las floraciones; la dieta generalista es más común en murciélagos nectarívoros (Fleming 1982, Fleming et al. 2009).

Los murciélagos que presentan una amplitud de dieta se alimentan de frutos e insectos durante la época en la que no hay disponibilidad de flores (Fleming et al. 2009). Mientras que los murciélagos que son exclusivamente nectarívoros, suelen ser migratorios, ya que las floraciones son temporales; entonces estos se mueven latitudinalmente en busca de las floraciones de otras zonas vecinas (Fleming 1982, Arita & Martínez Del Río 1990, Fleming et al. 2009).

Ejemplos de murciélagos generalista son *Glossophaga soricina*, *Carollia perspicillata*, *Anoura geoffroy*, los cuales consumen frutos e insectos en épocas de baja disponibilidad de néctar (Quesada et al 2003). Casos de especialización de murciélagos exclusivamente nectarívoros, son

menos frecuentes, y presentan otras estrategias de forrajeo. Por ejemplo *Leptonycteris curasoae* vuela largas distancias, y migra a lo largo de Mesoamérica en busca de las floraciones de Agave (Morales-Garza et al. 2007). *Leptonycteris sanborni* y *Choeronycteris mexicana* migran regularmente desde el norte de América central y México, hasta el sur de Norteamérica, Arizona y Texas, para alimentarse de las flores de agave. Y *Phyllostomus discolor* hace migraciones locales para buscar áreas de mayor floración, sin embargo este último se considera también frugívoro (Fleming 1982, Fleming et al. 2009).

Casos extremos de especialización son mas infrecuentes aun, ya que implican una coevolución muy estrecha entre el polinizador y la planta polinizada, lo cual no es frecuente en la naturaleza. Un ejemplo de esto es *Anura fistulata* y *Centropogon nigricans*; este murciélago y esta planta presentan características morfológicas únicas y complementarias entre sí, en la que esta planta es exclusivamente polinizada por esta especie de murciélago (Muchhala & Thomson 2009).

Como se puede observar todas estas características de forrajeo nombradas anteriormente le confieren una personalidad particular a la forma en la que cada especie de murciélago contribuye a la polinización. Para ilustrar la polinización por murciélagos y como sus características de forrajeo influyen la dispersión del polen, especialmente enfocándose en el intercambio polínico, es necesario ubicarse en un escenario en el que se describa que variables del forrajeo específicamente influyen el transporte de polen. Empíricamente, los trabajos más cercanos al estudio de las variables involucradas en el flujo génico y sus relaciones son posiblemente aquellos que se han concentrado en comparar el éxito reproductivo de las poblaciones vegetales y las tasas de visitas en hábitats fragmentados y no fragmentados; ya que tienen en cuenta el intercambio polínico entre remanentes de bosque (Stoner et al. 2002, Fuchs et al. 2003, Quesada et al 2003, Quesada et al 2004).

Stoner y colaboradores en el 2002 describen el comportamiento de forrajeo de la especie *Musonycteris harrisoni*, la cual es endémica del bosque seco tropical de México. Ellos observan diferencias en el patrón de forrajeo de estos individuos en áreas intervenidas y no intervenidas; y lo proponen como una especie indicadora de la calidad del hábitat.

Por su parte Quesada y colaboradores en el 2003 estudian el efecto de la fragmentación del hábitat sobre la actividad de *Leptonycteris curasoae*, *Musonycteris harrisoni*, y *Glossophaga soricina*, los cuales son los únicos nectarívoros que polinizan efectivamente la *Ceiba grandiflora*. Este trabajo compara la tasa de visitas en áreas con disturbio y en áreas sin disturbios. Encontraron que *G. soricina*, y *M. harrisoni* son afectados negativamente por la fragmentación. Para *L. curasoae* no se encontró diferencia en la frecuencia de visitas. Los autores sugieren que estos resultados están relacionados con el tamaño del área de acción y la capacidad de vuelo, lo cual a su vez está relacionado con el tamaño corporal. Por otro lado sugieren que la amplitud de dieta está relacionada con la necesidad de utilizar el recurso en áreas con disturbios. Concluyen también que la disminución de visitas de murciélagos conlleva a la pérdida de hasta el 50% de la producción de frutos de *C. grandiflora*.

En el 2004 Quesada y colaboradores realizaron un trabajo similar al anterior, evaluando el efecto de la fragmentación sobre las visitas de murciélagos polinizadores (*L. curasoae*, *M. harrisoni*, y *G. soricina*), el éxito reproductivo de algunas especies de Bombáceas (*Ceiba grandiflora*, *Ceiba pentandra*, *Ceiba aesculifolia*), y sus patrones de apareamiento. Encontraron que la producción de frutos disminuía significativamente en áreas fragmentadas, debido a la disminución de visitas. Las diferencias en las respuestas de cada especie al disturbio se le atribuyen a variables como el tamaño del área de acción, la amplitud de la dieta, la capacidad de atravesar la matriz entre remanentes de bosque, entre otras. Adicionalmente los autores relacionaron los patrones de apareamiento con la sensibilidad a la fragmentación. Estas especies de Bombáceas son auto-incompatibles, lo cual incrementa su dependencia de polinizadores.

Estos trabajos le dan un valor importante a características de forrajeo como: el área de acción, amplitud de la dieta, y la capacidad para atravesar la matriz entre parches. Estas características parecen justificar la respuesta diferencial de cada especie al disturbio, por lo que considerar estas características es crucial para el entendimiento del proceso de polinización. Por su parte las plantas también tienen características que las hacen más o menos vulnerables al disturbio (Aizen, et al. 2002). Se considera que las plantas más generalistas son menos vulnerables a disturbios antrópicos; sin embargo si estas dependen de vectores generalistas, es probable que dichos vectores puedan sobrevivir de otros recursos, haciendo a un lado el recurso néctar, en

consecuencia no prestarían el servicio de las polinización de forma adecuada (Valiente-Banuet 2002). Cuando las plantas son muy dependientes de sus polinizadores se vuelven muy susceptibles al disturbio, ya que pueden desaparecer rápidamente debido a la deficiencia en la polinización y a la consecuente disminución del éxito reproductivo (Bond 1994).

3.1.2. Las Flores: Producción de Polen

Las características propias de la planta también influyen el éxito del intercambio polínico entre poblaciones vegetales. En las plantas angiospermas, las flores son los órganos sexuales, y de ellas depende, en gran medida, el proceso de polinización. Así las flores son, el medio de atracción al polinizador y reflejan la especialización a los polinizadores (Síndromes de polinización). Sin embargo la variable más importante que determina el intercambio polínico es la producción de polen en cantidades y calidades adecuadas (Izco 2004, Ashman et al. 2004, Purves et al. 2005, Aizen & Harder 2007).

La producción de polen de las plantas se refiere al número de granos de polen producidos por una flor (Mondal et al. 1998). El total de polen producido por una planta en particular depende del número de anteras por flor y del número de flores por planta (Mondal et al. 1998). Sin embargo la producción de polen por parte de una planta no siempre asegura que este sea dispersado y se de la fertilización de otra flor. El término “Polen Limitado” se refiere a la cantidad y calidad inadecuada de polen que es transferido de una flor a otra. Esto puede ser causado por la disminución de la tasa de visitas de los polinizadores y el incremento de polen incompatible depositado (Ashman et al. 2004).

Si el tamaño de una población vegetal es limitado por la producción de frutos, la limitación del polen puede disminuir la abundancia de las especies (Ashman et al. 2004). Tales cambios en la composición de las especies puede tener consecuencias a escala ecosistémica, en casos extremos derivando en extinción local de poblaciones vegetales (Ashman et al. 2004). Los mecanismos de atracción y la producción de polen de las plantas son el mayor alcance que tienen estas para controlar su entrecruzamiento, y la estabilidad de su reproducción; ya que las flores no tienen control directo de sus gametos. En este momento es cuando los vectores de transporte de polen

juegan un papel muy importante en la reproducción. Siendo los vectores bióticos una manera indirecta muy eficiente de transportar el contenido genético y favorecer la diversidad genética (Ashman et al. 2004, Mitchell et al. 2009).

Dada la importancia del servicio de polinización, el estudio de la dinámica del proceso es crucial para el mantenimiento de las poblaciones vegetales. ¿Cómo predecir la dinámica de la polinización por murciélagos?, esta es una pregunta de grandes dimensiones, ya que el proceso de polinización involucra una considerable cantidad de variables que deben ser analizadas. Sin embargo se pueden hacer muchos acercamientos a este problema; de manera empírica, la tarea resulta bastante ardua, ya que las variables son innumerables y en muchos casos inmensurables. El desarrollo de experimentos de igual manera resultaría complejo y costoso.

Otra manera de abordar esta problemática es de manera teórica, la cual es la ruta a considerar en el presente trabajo. Utilizando los modelos matemáticos como herramienta, se hará un aporte al entendimiento de la dinámica de la polinización por murciélagos, modelando la probabilidad de que se dé el transporte polen de un sitio a otro.

3.2. Modelos Matemáticos

Los modelos matemáticos son una herramienta para describir un proceso. En ecología son ampliamente utilizados para comprender los mecanismos y procesos que regulan y determinan patrones de comportamiento de los ecosistemas (Zavala et al. 2006, Otto & Day 2007). Dependiendo del fenómeno biológico en cuestión se debe tener en cuenta si la predicción se realizara para tiempo discreto o continuo. Básicamente esto depende del interés del investigador. Sin embargo se debe tener en cuenta que existen fenómenos cuyas predicciones tienen mayor peso si se considera el tiempo adecuadamente. Así, para eventos de reproducción simultánea, por ejemplo, se utilizan modelos de tiempo discreto. En estos, las variables cambian cada determinado intervalos de tiempo definido. Mientras que, los modelos de tiempo continuo se predicen cambios constante con respecto al tiempo, por eso son más utilizados para expresar dinámicas en constante cambio (Zavala et al. 2006).

El tiempo no es la única forma de clasificar los modelos, por otro lado tenemos los modelos determinísticos y los estocásticos. Los modelos determinísticos asumen que el futuro puede ser completamente predicho por el modelo, y que las variables en él cambian únicamente por el efecto de los parámetros. De esta forma los parámetros en el modelo son los que determinan qué está sucediendo con las entidades en él. Los modelos Estocásticos son aquellos que asumen que eventos azarosos afectan el sistema biológico. En este caso sólo se puede predecir si un evento ocurrirá o no con una probabilidad asociada (Otto & Day 2007).

Se ha planteado que los modelos estocásticos representan más fielmente los sistemas biológicos (Zavala et al. 2006) debido a que involucran la incertidumbre de acompañar un evento. Se acepta que este enfoque es más realista, ya que en muchos casos es muy osado considerar que se puede predecir con total certeza que sucederá en el futuro, como se asume con los modelos determinísticos (Otto & Day 2007). Sin embargo, en la búsqueda de un modelo estocástico realista se puede caer en el error de considerar un gran número de variables dependientes, lo cual complejiza los cálculos probabilísticos. Las predicciones del modelo tienden a dar poca información porque atribuyen, en gran medida, la ocurrencia del evento, al azar (Resnick 2005). Entonces, cuando se construye un modelo estocástico el reto es considerar la cantidad adecuada de variables dependientes que permitan ser suficientemente realista sin mucha complejidad (Resnick 2005). Existen muchos tipos de modelos estocásticos, sin embargo para el presente trabajo se abordarán las Cadenas de Markov.

Un proceso de Markov tiene como propiedad: la estructura probabilística del suceso futuro no depende de toda la historia pasada, sino solo del suceso presente. El futuro se vuelve condicionalmente independiente del suceso pasado. Las cadenas de Markov son procesos de Markov con un número de estados discretos, contable y/o finito (Resnick 2005). Este tipo de modelo se acomoda a la problemática de la polinización ya que permite evaluar una serie de sucesos consecutivos, que componen todo un proceso. El espacio en estos tipos de modelo no debe ser necesariamente explícito. Para definir una Cadena de Markov, se debe tener un conjunto de estados en los que puede entrar el sistema evaluado, se debe tener una probabilidad en la que se da la transición entre dichos estados, y finalmente se debe definir una distribución de dicha probabilidad (Resnick 2005).

3.2.1. Los Modelos Propuestos

Los modelos matemáticos que han abordado el problema de cómo es la relación del comportamiento de forrajeo de los murciélagos con la polinización se han propuesto desde el punto de vista de la teoría del forrajeo óptimo (Howell & Hartl 1980, Pleasents 1989), del forrajeo en grupo (Howell 1979), de la aerodinámica del forrajeo (Winter 1999), de la producción de frutos, y de la transferencia de polen (Miyake & Yahara 1999, Ashman et al. 2004, Morgan et al. 2005, Aizen & Harder 2007). Otros trabajos teóricos no abordan específicamente el tema de la polinización pero pueden relacionarse con este tema, ya que están enfocados en relacionar variables que aquí se consideran cruciales para el proceso de polinización. Por ejemplo modelos matemáticos relacionados con el consumo de presas (Holling 1959), con el gasto energético (Pleasents 1989, Helversen & Reyer 1984) o teoría del forrajeo (Howell & Hartl 1980) pueden ser adaptados para explicar el proceso de polinización.

Durante el presente trabajo se profundizará en los modelos matemáticos que relacionan las variables de interés, y que ayudan a describir cómo se da el intercambio polínico gracias a tres eventos: (I) la visita de un murciélago a una flor en el primer parche de forrajeo (sitio A), (II) el acarreo del polen del primer parche al segundo (del sitio A al B) y (III) una visita floral en el segundo parche (sitio B).

4. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cómo varía la probabilidad de que se dé el transporte de polen por murciélagos desde un parche de forrajeo a otro (sitio A a B) considerando: la amplitud de la dieta, el requerimiento energético, la capacidad de vuelo, y la permeabilidad de la matriz a atravesar?

5. OBJETIVO GENERAL

Analizar cuál es el efecto que tiene la fluctuación de las variables involucradas en el transporte de polen sobre la probabilidad de que un murciélago acarree polen desde un parche de forrajeo a otro. Esto a través del análisis numérico de un modelo estocástico que describa la dinámica del transporte de polen por murciélagos polinizadores.

6. OBJETIVOS ESPECIFICOS

6.1. Modelar a través de una cadena de Markov la probabilidad de los eventos: (I) la visita de un murciélago a una flor en el primer parche (sitio A) de forrajeo, (II) el acarreo del polen del primer parche al segundo (cruce del sitio A al B) y (III) una visita floral en el segundo parche (sitio B).

6.2 Establecer relaciones matemáticas entre las variables involucradas en el intercambio polínico como: el numero de murciélagos, la amplitud de la dieta, la disponibilidad del recurso néctar, el requerimiento energético del murciélago, la capacidad de vuelo, y la permeabilidad de la matriz a atravesar.

6.3 Realizar simulaciones que faciliten la visualización del comportamiento de cada evento cuando las variables definidas fluctúan, y de este modo determinar cuáles son los escenarios más favorables para que se dé el transporte de polen.

7 METODOLOGÍA

Para la realización del modelo matemático y su análisis se utilizo el protocolo descrito por Otto & Day 2007 con modificaciones necesarias para realizar modelos estocásticos. En dicho protocolo se plantean los siguientes pasos:

7.2.1 Formulación de la pregunta.

La formulación de la pregunta para realizar el modelo matemático no es más que la formulación de una pregunta de investigación, en la cual se debe definir la variable dependiente a predecir. Para el presente caso se cuestionó acerca de la probabilidad de que se dé el acarreo de polen por murciélagos polinizadores.

7.2.2 Determinación de los elementos básicos.

Los dos componentes básicos principales para definir en un modelos es la escala de tiempo y las variables que se van a incluir. Para determinar la escala temporal en la que se va a expresar el

modelo se debe definir si el tiempo se analizara de manera discreta o continua y en cuáles son sus unidades.

En el caso presente la probabilidad de que se dé la polinización cruzada medida por un murciélago es el resultado de que se den tres eventos: (I) la visita de un murciélago a una flor en el primer parche de forrajeo (sitio A), (II) el acarreo del polen del primer parche al segundo (del sitio A al B) y (III) una visita floral en el segundo parche (sitio B). Las variables relacionadas con estos eventos son aquellas a tener en cuenta, únicamente las variables que justifique el éxito o el fracaso de dichos eventos serán incluidas dentro del modelo.

7.2.3 Descripción cualitativa del sistema biológico

La descripción del modelo en palabras permite interpretar e imaginar la problemática a modelar, con el fin de ubicarse en el escenario que se va a plantear como sistema o proceso biológico. Los modelos de palabra son el primer acercamiento a describir las relaciones en cuestión.

Luego se realizará un diagrama que represente las interacciones entre las entidades dentro del modelo, esto con el fin de organizar, describir y simplificar las relaciones que se van a modelar de manera esquemática. Finalmente, se definirán los supuestos del modelo, con el fin de establecer cuáles son las limitaciones de las predicciones logradas con el modelo.

7.2.4 Definir a qué tipo de modelo se acomoda a la problemática.

En los modelos estocásticos, es mucho más común optar por acomodar el sistema en estudio a un modelo propuesto, esto debido a que para los modelos estocásticos ya se han definido unos comportamientos de las probabilidades para predecir diferentes eventos en la naturaleza.

7.2.5 . Asignación de ecuaciones

Se debe definir la distribución de probabilidad dependiendo de las características de los eventos a analizar, y la pregunta que se está formulando. Se debe determinar si la distribución de probabilidad es discreta o continua, y cuál es su comportamiento probabilístico (p.e. binomial, chi cuadrado, normal, etc).

A continuación se debe definir los parámetros (interacciones entre entidades), esto con ayuda de la documentación existente sobre las relaciones ya estudiadas entre las variables. Se realizará una revisión exhaustiva de los modelos matemáticos ya desarrollados que aborden relaciones entre las variables de interés, con el fin de encontrar una base para el modelo a proponer.

Finalmente se definen las ecuaciones correspondientes basándose en el modelo de palabra y en el diagrama de flujo. Las ecuaciones son la expresión formal de las relaciones entre entidades definidas en términos matemáticos, de este modo la definición de las relaciones de las variables y entidades en términos matemáticos permite asignar valores y generar predicciones acerca del proceso en cuestión.

7.2.6 Análisis del modelo

El análisis del modelo se realiza a través de simulaciones con el fin de expresar gráficamente el comportamiento de las variables estudiadas y del sistema modelado en general. Utilizando el programa computacional estadístico R.12.12.0 (The R Project for Statistical Computing) se simuló las ecuaciones con datos hipotéticos para observar el comportamiento de las variables y definir si el modelo representa adecuadamente la pregunta formulada. Se realizó un estudio de caso para entender el comportamiento del modelo en términos generales.

7.2.7 Asegurarse que el resultado responde la pregunta.

Se interpretarán los resultados numéricos y se discutirá si responden a la pregunta formulada. Se extrapolarán los resultados a nivel poblacional.

8. RESULTADOS

8.1. Formulación de la pregunta.

¿Cuál es la probabilidad de que se dé el acarreo de polen por murciélagos polinizadores desde un parche de forrajeo a otro?

8.2. Determinación de los elementos básicos.

La escala de tiempo estipulada es discreta medida por noche, cada noche es una unidad temporal. En la literatura se describen un gran número de variables que influyen el patrón de forrajeo y la dispersión de polen. En el presente trabajo se tienen en cuenta aquellas variables que influyen el éxito de los siguientes eventos: (I) la visita de un murciélago a una flor en el primer parche de forrajeo (sitio A), (II) el acarreo del polen del primer parche al segundo (del sitio A al B) y (III) una visita floral en el segundo parche (sitio B). Los trabajos empíricos y teóricos que se acercan al estudio de las variables involucradas en estos eventos, incluyen variables como: (1) el tamaño del área de acción del murciélago, (2) la amplitud de su dieta, (3) la permeabilidad de la matriz que el murciélago debe atravesar entre parches de forrajeo, (4) el número de murciélagos, (5) el recurso disponible (Stoner et al. 2002, Fuchs et al. 2003, Quesada et al 2003, Quesada et al 2004). Por otro lado trabajos teóricos basados en teoría del forrajeo (Howell & Hartl 1980, Pleasants 1989, Helversen & Reyer 1984, Prasad & Borges 2006, Hoyle & Cresswell 2007) sostienen que (6) el requerimiento energético que determina la búsqueda del recurso, lo cual influencia la dispersión del polen.

8.3. Descripción cualitativa del sistema biológico

8.3.1. Modelo de Palabra

Para el presente trabajo se consideran tres eventos (I) la visita de un murciélago a una flor en el primer parche de forrajeo, (II) el acarreo del polen del primer parche al segundo (cruce del sitio A al B) (III) una visita floral en el segundo parche y (VI) continuar forrajeando. Estos cuatro eventos se consideran para determinar los estados de una Cadena de Markov. La transición de un estado al otro tiene una distribución de probabilidad, en la que la probabilidad de ocurrencia de la transición dependerá de las características de forrajeo inherentes de cada especie de murciélago. Así, la ocurrencia de transición entre estados para que se dé cada evento estará dada por:

Evento I: La visita a la primera flor:

La visita de un murciélago a una flor en un parche de forrajeo puede describirse con el modelo matemático de respuesta funcional propuesto por Holling 1959. Este modelo se refiere a un sistema predador-presa. Sin embargo uno de sus componentes puede adaptarse para describir la probabilidad de encuentro entre el polinizador y el recurso néctar. El modelo de respuesta funcional de Holling propone que la captura de las presas se da de forma densodependiente, es decir a mayor número de presas la probabilidad de encuentro por unidad de tiempo será mayor. Así, dada la existencia de otros recursos, y la amplitud de la dieta del murciélago, la escogencia del recurso néctar depende no solo de la abundancia de flores sino de la probabilidad de que escoja el recurso néctar dado que tiene la posibilidad de escoger otros recursos disponibles.

Evento II: Acarreo de polen (Cruce del sitio A al B).

Para que ocurra este acarreo de polen del primer sitio al segundo, el murciélago debe primero decidir salir del primer parche de forrajeo. Este evento se puede explicar con trabajos como el de Howell & Hartl 1980, quienes proponen una teoría óptima de forrajeo para Glossophaginae, en la que sostienen que el requerimiento energético de un murciélago está dado por la cantidad de néctar obtenido menos el consumo energético. De este modo, el murciélago toma la decisión de abandonar una inflorescencia cuando la recompensa de néctar esperado es menor a la obtenida en todo el parche de forrajeo. Esta formulación es consistente con el teorema del valor marginal propuesto por Pleasants en 1989 para nectarívoros.

Luego de decidir salir del primer parche de forrajeo (sitio A) la probabilidad de llegar al siguiente parche (sitio B) dependerá de que logre atravesar la matriz entre ellos. De acuerdo a esto, el murciélago debe tener la capacidad física de llegar al segundo parche de forrajeo (Helvesen & Reyer 1984, Quesada et al 2003, 2004), es decir la distancia entre el sitio A y el sitio B no debe superar su distancia de vuelo (rango de acción). Adicionalmente debe tenerse en cuenta la permeabilidad de la matriz que debe cruzar entre el sitio A y el B, lo cual implica tener en cuenta la presencia de barreras físicas y una tasa de depredación (Quesada et al 2003, 2004).

Evento III: Visita a la segunda flor

La visita a la segunda flor dependerá de la disponibilidad del recurso en el sitio B. Esto se expresara en los mismos términos que el Evento I.

8.3.2. Supuestos

- a) De cada visita floral el murciélago acarrea cantidades suficientes de polen para polinizar la siguiente flor.
- b) Una vez el murciélago llega a la segunda flor es polinizada de manera exitosa, es decir la segunda flor visitada es receptiva y compatible.
- c) El murciélago no descansa entre el sitio A y el B.
- d) Todos los murciélagos abandonan la búsqueda, luego de llegar a la segunda flor. ($P_{44}=1$).
- e) Todos los murciélagos tienen el mismo requerimiento energético.
- f) Los únicos factores que influyen el transporte de polen son las variables consideradas para el modelo.
- g) Se asume como transporte únicamente el paso de polen de un sitio A a uno B.
- h) El sistema es cerrado

8.3.3. Definir a qué tipo de modelo se ajusta la problemática.

8.3.3.1. Cadena de Markov

Considerando la población de murciélagos de un sitio determinado, se intentan responder las siguientes cuestiones: (1) ¿Cuál es el número de murciélagos que hacen visitas florales en un sitio A, por noche? (2) ¿Cual es el número de murciélagos que cruza de un sitio A a un sitio B, por noche? (3) ¿Cuál es el número de murciélagos que hacen visitas florales en el sitio B, por noche?

8.3.3.2. Diagrama de Estados de la Cadena de Markov

Estado 0 (E_0): Estado inicial

Estado 1 (E_1): Vista floral en el sitio A

Estado 2 (E_2): Decide salir del sitio A

Estado 3 (E_3): Cruza del sitio A al B

Estado 4 (E_4): Visita floral en el sitio B

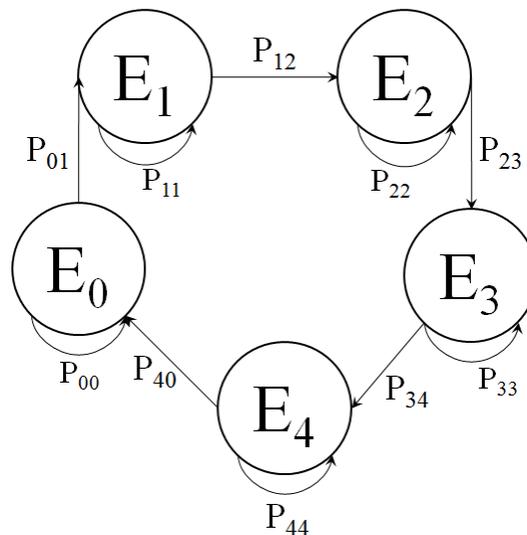


Figura 1. Diagrama de Estados de Transición

8.3.3.3. Matriz de Transición

$$P = \begin{bmatrix} \mathbf{E}_0 & \mathbf{E}_1 & \mathbf{E}_2 & \mathbf{E}_3 & \mathbf{E}_4 \\ P_{00} & P_{01} & 0 & 0 & 0 & \mathbf{E}_0 \\ 0 & P_{11} & P_{12} & 0 & 0 & \mathbf{E}_1 \\ 0 & 0 & P_{22} & P_{23} & 0 & \mathbf{E}_2 \\ 0 & 0 & 0 & P_{33} & P_{34} & \mathbf{E}_3 \\ P_{40} & 0 & 0 & 0 & P_{44} & \mathbf{E}_4 \end{bmatrix}$$

Matriz 1. Matriz de estados de transición

P₀₀: Proporción de Murciélagos que no visitan una flor en el sitio A.

P₀₁: Proporción Murciélagos que visitan una flor en el sitio A.

P₁₁: Proporción Murciélagos que visitan una flor en el sitio A y no deciden salir del sitio A.

P₁₂: Proporción Murciélagos que visitan una flor en el sitio A y deciden salir del sitio A.

P₂₂: Proporción Murciélagos que deciden salir del sitio A y no logran cruzar.

P₂₃: Proporción Murciélagos que deciden salir del sitio A y logran cruzar.

P₃₃: Proporción Murciélagos que cruzan y no visitan una flor en el sitio B.

P₃₄: Proporción Murciélagos que cruzan y visitan una flor en el sitio B.

P₄₄: Proporción Murciélagos que visitan una flor en el sitio B y abandonan la búsqueda.

P₄₀: Proporción Murciélagos que visitan una flor en el sitio B y continúan la búsqueda.

$$P = \begin{bmatrix} \mathbf{E}_0 & \mathbf{E}_1 & \mathbf{E}_2 & \mathbf{E}_3 & \mathbf{E}_4 \\ P_{00} & P_{01} & 0 & 0 & 0 & \mathbf{E}_0 \\ 0 & P_{11} & P_{12} & 0 & 0 & \mathbf{E}_1 \\ 0 & 0 & P_{22} & P_{23} & 0 & \mathbf{E}_2 \\ 0 & 0 & 0 & P_{33} & P_{34} & \mathbf{E}_3 \\ P_{40} & 0 & 0 & 0 & P_{44} & \mathbf{E}_4 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{E}_0 & \mathbf{E}_1 & \mathbf{E}_2 & \mathbf{E}_3 & \mathbf{E}_4 \\ w & 1-w & 0 & 0 & 0 & \mathbf{E}_0 \\ 0 & q & 1-q & 0 & 0 & \mathbf{E}_1 \\ 0 & 0 & h & 1-h & 0 & \mathbf{E}_2 \\ 0 & 0 & 0 & l & 1-l & \mathbf{E}_3 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & \mathbf{E}_4 \end{bmatrix}$$

Matriz 2. Matriz de estados de transición con sus proporciones definidas.

8.3.4. Asignación de ecuaciones

8.3.4.1. Definición de distribución de probabilidad y parámetros

Se asume que cada estado de transición tiene una Distribución Binomial. Cada evento se comporta como el modelo de Bernoulli en el que la variable aleatoria toma valores cero o uno,

que simbolizan el éxito o el fracaso del evento, para efectos de este trabajo se consideró el éxito y el fracaso como la ocurrencia o no del evento de transición (Rincón 2007).

La distribución Binomial cada evento tiene una serie n de ensayos independientes que siguen un modelo de Bernoulli (éxito-fracaso), en donde la probabilidad de éxito en cada ensayo tiene una probabilidad denotada como el parámetro p . (Rincón 2007). Si consideramos una variable aleatoria X que es la que cuenta el número de éxitos en cada suceso, entonces X puede tomar valores 0 a ∞ , donde X tiene parámetros n y p , $X \sim \text{bin}(n, p)$ (Rincón 2007).

$$P[X_n = k] = \binom{n}{k} p^k (1 - p)^{n-k} \quad \text{Ecu. 1}$$

$$\binom{n}{k} = \frac{n!}{k!(n-k)!} \quad \text{Ecu. 2}$$

8.3.4.2. Distribución de Probabilidad

Definido que cada evento de transición toma una Distribución de Binomial entonces: para cada evento se considera n como el número de salidas a explorar (numero de murciélagos que salgan a explorar). k es el número de intentos exitosos, y p es la probabilidad de ocurrencia de la transición del estado a otro.

Cuando no ocurre la transición entre estados, es decir cuando el murciélago se queda en el mismo estado del que partió (P_{00} , P_{11} , P_{22} , P_{33}) se define $k=0$, la ocurrencia del evento de transición es cero ($X=0$), por lo tanto:

$$P[X_n = k] = \frac{n!}{k!(n-k)!} p^k (1 - p)^{n-k} \quad \text{Ecu. 3}$$

$$P_{00} = w = P[X_n = 0] = \frac{n!}{0!(n-0)!} p^0 (1 - p)^{n-0} \quad \text{Ecu. 4}$$

$$P[X_n = 0] = \frac{n!}{1 n!} 1(1 - p)^n \quad \text{Ecu. 5}$$

$$P[X_n = 0] = \frac{n!}{n!} (1 - p)^n \quad \text{Ecu. 6}$$

$$P[X_n = 0] = (1 - p_i)^n \quad \text{Ecu. 7}$$

Para expresar el resultado en número de murciélagos que pasan de un estado a otro, se multiplica la ecuación 7 por n . Entonces la ecuación es:

$$P[X_n = 0] = (1 - (1 - p_i)^n) * n \quad \text{Ecu. 8}$$

Entonces se define:

$$P_{00} = w = P[X_n = 0] = (1 - p_1)^n * n \quad \text{Ecu. 9}$$

En donde n es el número de murciélagos que entran al sistema. Y p_1 es la probabilidad de visita floral en el primer parche de forrajeo.

Entonces para **P₀₁**: Murciélagos que visitan una flor en el sitio A.

$$P_{01} = 1 - w = [1 - (1 - p_1)^n] * n \quad \text{Ecu. 10}$$

Para **P₁₁**: Murciélagos que visitan una flor en el sitio A y no deciden salir del sitio A.

$$P_{11} = q = P[X = 0] = (1 - p_2)^{n_a} * n_a \quad \text{Ecu. 11}$$

Entonces **P₁₂**: Murciélagos que visitan una flor en el sitio A y deciden salir del sitio A.

$$P_{12} = 1 - q = (1 - (1 - p_2)^{n_a}) * n_a \quad \text{Ecu. 12}$$

En donde n_a está dado por el número de murciélagos que llegaron al estado de cruzar, es decir que visitaron una flor en el sitio A.

$$n_a = P_{01} \quad \text{Ecu. 13}$$

Para **P₂₂**: Murciélagos que deciden salir del sitio A y no logran cruzar.

$$P_{22} = h = P[X = 0] = (1 - p_3)^{n_b} \quad \text{Ecu. 14}$$

Entonces **P₂₃**: Murciélagos que deciden salir del sitio A y logran cruzar.

$$P_{23} = 1 - h = (1 - (1 - p_3)^{n_b}) * n_b \quad \text{Ecu. 15}$$

En donde n_b , esta dado por el número de murciélagos que decide salir del sitio A.

$$n_b = P_{12} \quad \text{Ecu. 16}$$

Entonces **P₃₃**: Murciélagos que cruzan y no visitan una flor en el sitio B.

$$P_{33} = l = P[X = 0] = (1 - p_4)^{n_c} \quad \text{Ecu. 17}$$

Para **P₃₄**: Murciélagos que cruzan y visitan una flor en el sitio B.

$$P_{34} = 1 - l = (1 - (1 - p_4)^{n_c}) * n_c \quad \text{Ecu. 18}$$

En donde n_c el número de murciélagos que llegan al sitio B, depende del número de murciélagos que cruzaron efectivamente del sitio A al B; es decir:

$$n_c = P_{23} \quad \text{Ecu. 19}$$

8.3.4.3. Definición del Parámetro p_1

En donde p_1 es la probabilidad de visitas exitosas por noche en el sitio A. Esta probabilidad fue adaptada a partir de la expresión matemática de la Respuesta Funcional de Holling tipo III, la cual se aplica para poblaciones de presas que son muy abundantes en determinado momento, y por lo tanto su consumo tiene un comportamiento exponencial (f^2). Este modelo expresa la

proporción de consumo recurso néctar dado que tiene la posibilidad de escoger otros recursos disponibles, incluyendo otras especies florales, insectos y frutos.

$$P(f) = \left(\frac{f^2}{f^2+A} \right) \quad \text{Ecu. 20}$$

Entonces para determinar la proporción de murciélagos que visitan tenemos que:

$$p_1 = \left(\frac{f^2}{f^2+A} \right) \quad \text{Ecu. 21}$$

Donde;

f : Numero de flores disponibles

A : Otros recursos disponibles

8.3.4.4. Definición del Parámetro p_2

En donde p_2 es la probabilidad de que un murciélago decida abandonar el sitio A para llegar al sitio B (cruces exitosos) por noche. Esta probabilidad está dada por varios elementos, en primer lugar está la decisión de salir de ese parche de forrajeo, esto se representara con la teoría de forrajeo óptimo (Howell & Hartl 1980):

$$R = E \left(\frac{Y}{C+V} \right) \quad \text{Ecu. 22}$$

Donde;

R : recompensa

E : recompensa esperada

Y : Néctar disponible

V : Numero de visitas realizadas

Cuando la recompensa (R) tiende a ser baja el murciélago decide dejar ese parche de forrajeo (Howell & Hartl 1980). Es decir, tiene una probabilidad:

$$p_2 = \frac{1}{R} \quad \text{Ecu. 23}$$

8.3.4.5. Definición del Parámetro p_3

Después de decidir dejar el primer sitio, existe una probabilidad de cruzar exitosamente la matriz entre parches de forrajeo (denotada como el parámetro p_3). Que el murciélago llegue a el sitio B depende de que la distancia entre el sitio A y el B (la distancia entre parches DP) no sea superior a la distancia máxima que alcanza a volar el murciélago (la distancia máxima de vuelo del murciélago, DF). Es decir, el evento de cruzar por capacidad física (cf) tiene una probabilidad dada por:

$$cf = 1 - \frac{DP}{DF} \quad \text{Ecu. 24}$$

Finalmente deberá superar la matriz entre el sitio A y el B, lo cual dependerá de la permeabilidad de dicha matriz. En la matriz se pueden presentar dos obstáculos que disminuyen la probabilidad del cruce: la depredación, y las barreras físicas. Para este trabajo se considerarán estos dos componentes como coeficientes, la tasa de depredación (Pr) y las barreras físicas (Br). Estos dos coeficientes deben ser bajos para que el murciélago pueda cruzar. Entonces la probabilidad del evento: superar la matriz (sm) es:

$$sm = \frac{1}{Pr+Br} \quad \text{Ecu. 25}$$

La probabilidad de cruzar por capacidad física (cf) y superar la matriz (sm) determina p_3 . Las dos probabilidades se multiplican dado que son probabilidades independientes. Sí se considera cual es la proporción de murciélagos que logran cruzar del sitio A al B, entonces:

$$p_3 = \left(1 - \frac{DP}{DF}\right) * \left(\frac{1}{Pr+Br}\right) \quad \text{Ecu. 26}$$

8.3.4.6. Definición del Parámetro p_4

p_4 es la probabilidad de que se dé una visita en el sitio B (visitas exitosas) por noche. Esta probabilidad se acomoda a la propuesta para el primer estado de transición (Ecu. 20), teniendo en cuenta que los valores que toma f y A dependen de la disponibilidad del recurso del sitio B.

Para P_{40} y P_{44} no se considero distribución de la probabilidad ya que uno de los supuestos es que todos los murciélagos abandonan la búsqueda. Es decir, P_{44} : Murciélagos que visitan una flor en el sitio B y abandonan la búsqueda, tiene una probabilidad de uno (1), y P_{40} : Murciélagos que visitan una flor en el sitio B y continúan la búsqueda, tiene una probabilidad de cero (0). Esto se considera debido a que el abandono de la búsqueda disminuye a su vez el número de murciélagos que continúan en el sistema. El abandono de la búsqueda puede darse a medida que transcurra la noche, ya que los murciélagos irán saturando sus requerimientos energéticos con el consumo, considerando esto, el grupo de murciélagos que pasara de un estado a otro irá disminuyendo a medida que transcurra la noche, por lo tanto al correr el modelo cada vez la probabilidades serian menores. Teniendo en cuenta esto, el modelo predice la probabilidad de que ocurran los eventos en el óptimo de actividad del grupo de murciélagos estudiado. Cuando todos están activos en un momento en la noche la mayor probabilidad de acarrear polen estará dada por al menos un intento del todo el grupo de estudio.

8.4. Análisis del modelo

8.4.1. Simulaciones

A continuación se ilustra cómo se comportan las probabilidades de transición, las variables y todo el sistema en conjunto. En primer lugar se graficó el comportamiento de las probabilidades de transición entre estados (Fig.1).

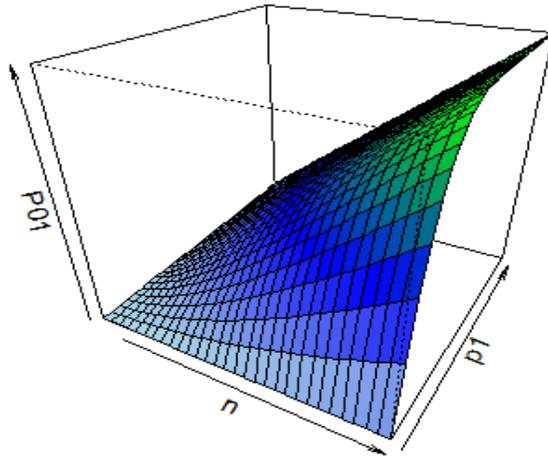


Figura 1. Probabilidad de transición entre estados. Eje Y: $P_{01}, P_{12}, P_{23}, P_{34}$. Eje X: Numero de murciélagos (n), Eje Z: Parámetro p_i .

A medida que aumenta el número de murciélagos y el parámetro p (es decir la probabilidad de ocurrencia del evento) aumenta el número de murciélagos que pasan de un estado a otro, es decir aumenta la probabilidad de transición entre estados. Esta grafica representa todos los casos de transición ($P_{01}, P_{12}, P_{23}, P_{34}$)

Si se considera que la probabilidad de transición entre estados es dependiente del parámetro p_i , el comportamiento del parámetro p_i en cada uno de los eventos determinara el comportamiento de la probabilidad de transición.

Para empezar se analizó el parámetro p_1 . La probabilidad de visitar una flor por encima de otros recursos disponibles. Esta probabilidad varía dependiendo de los recursos disponibles y la amplitud de la dieta de la especie en cuestión. Inicialmente se graficó como varia la probabilidad de visitas florares cuando tanto otros recurso disponible como las floraciones aumentan (Fig. 2).

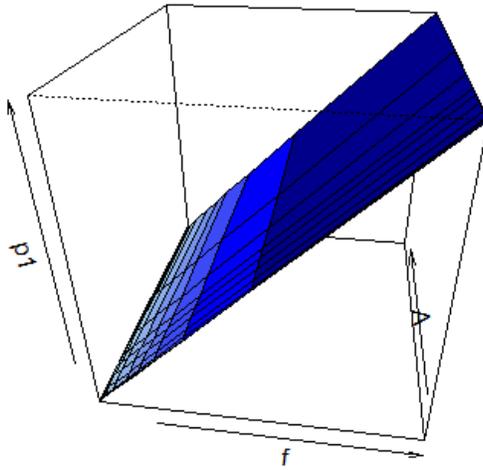


Figura 2. Comportamiento del parámetro p_1 cuando f y A son directamente proporcionales. Eje Y: Probabilidad de visita florar (p_1). Eje X: Numero de flores (f), Eje Z: Numero de otros recursos disponibles (A).

A continuación se grafico la relación inversa de estas dos variables, ¿Cómo varia p_1 cuando las floraciones son inversamente proporcionales a otros recursos? (Fig. 3).

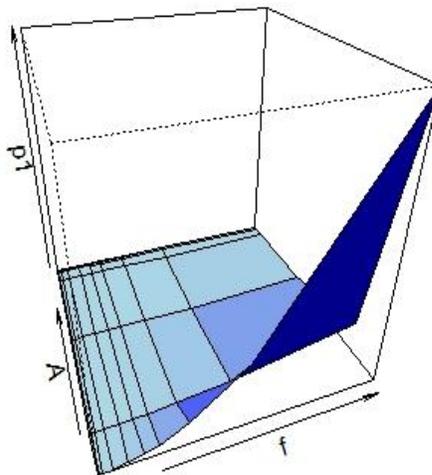


Figura 3. Comportamiento del parámetro p_1 cuando f y A son inversamente proporcionales. Eje Y: Probabilidad de visita florar (p_1). Eje X: Numero de flores (f), Eje Z: Numero de otros recursos disponibles (A).

Para continuar se graficaron las variables para el parámetro p_2 . La probabilidad de abandonar el primer parche de forrajeo teniendo en cuenta la recompensa que el murciélago encuentra en el primer parche de forrajeo tiene el siguiente comportamiento (Fig. 4).

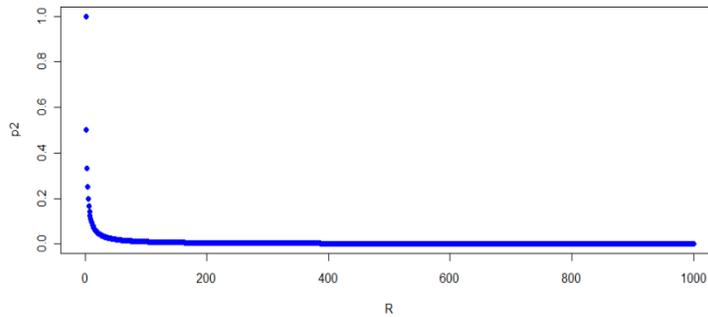


Figura 4. Comportamiento del parámetro p_2 . Eje Y: Probabilidad de abandonar el primer parche de forrajeo (p_2). Eje X: Recompensa (R).

Para el parámetro p_3 se realizaron graficas analizando la relación de todas sus variables, comenzando por las variables involucradas en lo que aquí se denomina como “capacidad física” (cf) (Fig. 5). Enseguida se graficó las variables involucradas en “superar la matriz” (sm) (Fig. 6).

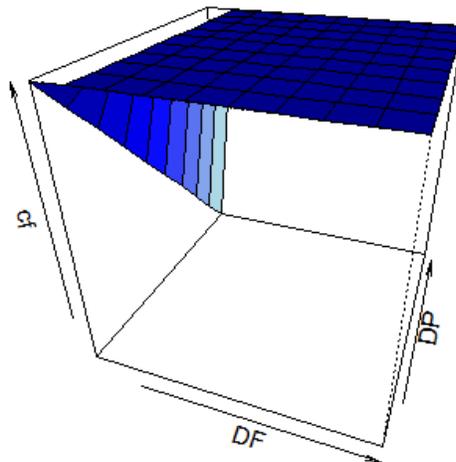


Figura 5. Comportamiento del cf . Eje Y: Probabilidad de cruzar por capacidad física (cf). Eje X: Distancia de forrajeo que alcanza el murciélago (DF). Eje Z: Distancia entre parches de forrajeo (DP).

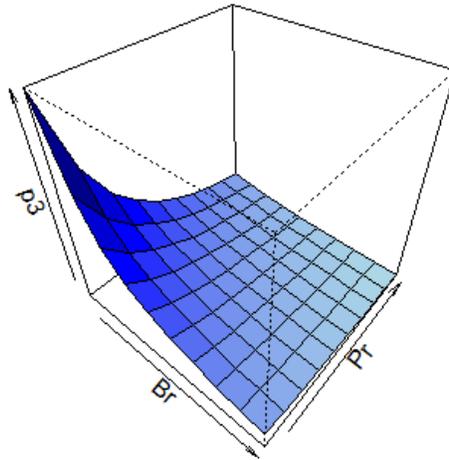


Figura 6. Comportamiento del sm . Eje Y: Probabilidad de cruzar gracias a que se supera la matriz entre parches (sm). Eje X: Barreras físicas (Br). Eje Z: Depredación (Pr).

Para observar como es el comportamiento del parámetro p_3 se grafico el comportamiento de la probabilidad de cruzar del sitio A al B cuando cf es directamente proporcional a sm . Para el parámetro p_4 aplican las mismas graficas que se obtuvieron para p_1 (Fig.2, 3).

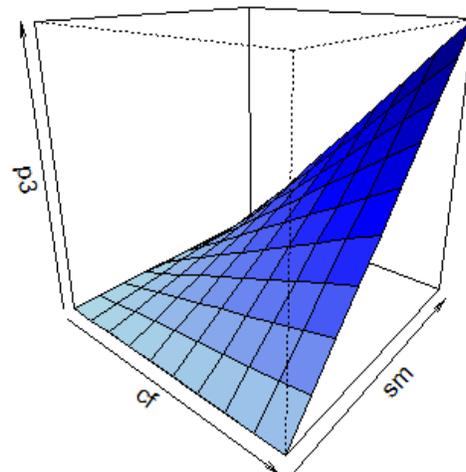


Figura 7. Comportamiento del parámetro p_3 . Eje Y: Probabilidad de cruzar (p_3). Eje X: Capacidad fisica (cf). Eje Z: superar la matriz (sm).

8.4.2. Estudios de caso

Para observar cómo se comporta todo el sistema en conjunto se realizó un estudio de caso en el que se comparó la actividad de *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris*, como polinizadores efectivos de *Stenocereus griseus*. Para ilustrar como cada uno tiene un aporte diferencial dependiendo de sus características de forrajeo y el escenario en el que se encuentren se asignaron diferentes valores a las variables de los parámetros. Se graficó cómo se comporta el sistema completo con un n de 1 a 1000, cuando los escenarios son los descritos en las siguientes tablas (Tabla 1, 2, 3, 4) (Fig. 8, 9, 10, 11).

En el primer escenario (Tabla 1, Fig. 8) casi el 100% de los murciélagos *L. curasoae* llevan a cabo el transporte de polen exitosamente, ya que alcanzan todas las transiciones dentro de la cadena. Por su parte *G. longirostris* presenta proporciones más bajas dado que se asignaron valores altos para *otro recursos (A)* para ilustrar la amplitud de su dieta, esto tiene un efecto negativo sobre todo el sistema disminuyendo las proporciones que alcanzan los otros estados en el sistema.

Tabla 1. Primer Escenario: Mayor cantidad de otros recursos que de floraciones.

	<i>Leptonycteris curasoae</i>	<i>Glossophaga longirostris</i>
f(N. flores)	5	5
A(Otro Recurso)	10	80000
R(Recompensa)	1	1
DF(Distancia forrajeo)	20	6
DP(Distancia entre Parches)	10	10
Pr(Coeficiente Depredación)	1	1
Br(Cf. Barreras Físicas)	1	1

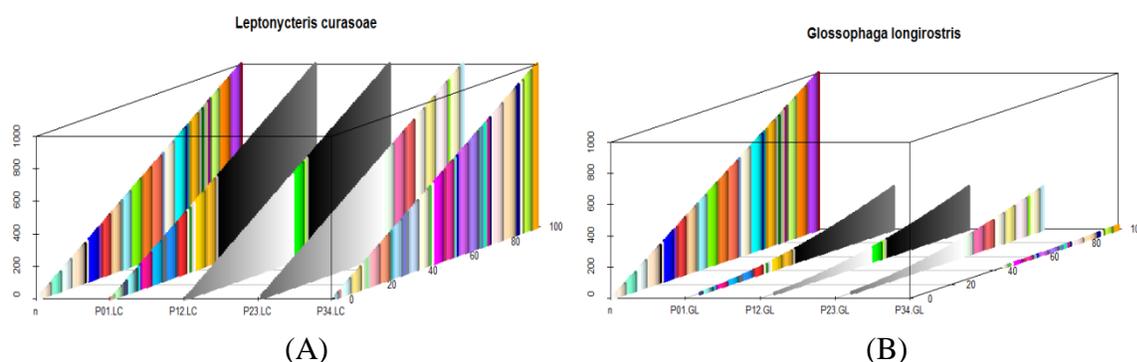


Figura 8. Primero Escenario, comportamiento de todo el proceso dadas las condiciones de la Tabla 1. (A) *Leptonycteris curasoae*, (B) *Glossophaga longirostris*.

En el segundo escenario (Tabla 2, Fig. 9) se representa cómo funciona el sistema cuando la recompensa en el primer sitio de forrajeo es alta. Esto implica la disminución de la proporciones de murciélagos que pasan a los otros estados del sistema.

Tabla 2. Segundo Escenario: Alta recompensa en el primer parche de forrajeo.

	<i>Leptonycteris curasoae</i>	<i>Glossophaga longirostris</i>
f(N. flores)	50	50
A(Otro Recurso)	10	50
R(Recompensa)	1000	1000
DF(Distancia forrajeo)	20	6
DP(Distancia entre Parches)	10	10
Pr(Coeficiente Depredación)	1	1
Br(Cf. Barreras Físicas)	1	1

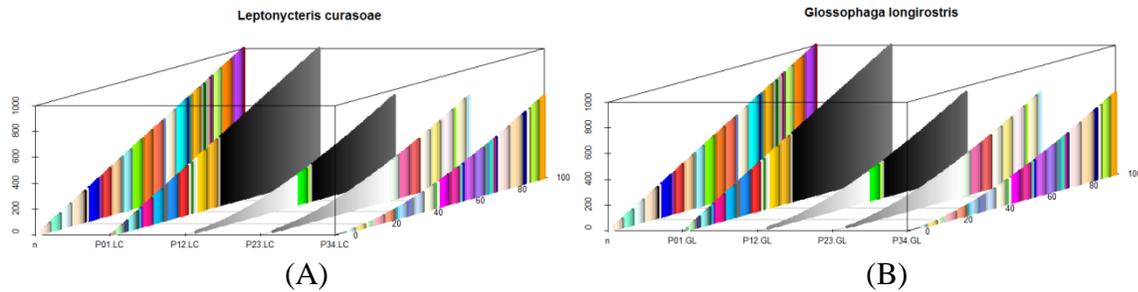


Figura 9. Segundo Escenario; comportamiento de todo el proceso dadas las condiciones de la Tabla 2. (A) *Leptonycteris curasoae*, (B) *Glossophaga logirostris*.

En el tercer escenario (Tabla 3, Fig. 10) se muestra como la incapacidad física de llegar a flores que están más distantes que lo que alcanza el murciélago a volar (DF) interrumpe el proceso de transporte de polen. En este caso *G. longirostris* tiene una *distancia de forrajeo* (DF) inferior a la *distancia entre parches* (DP), entonces no existe ninguna proporción de murciélagos que logre cruzar desde el sitio A a el B. Mientras que para *L. curasoae* la distancia de forrajeo supera la distancia entre parches asíéndolo exitoso en el transporte de polen.

Tabla 3. Tercer Escenario: Distancia entre parches superior e inferior a distancia de forrajeo.

	<i>Leptonycteris curasoae</i>	<i>Glossophaga longirostris</i>
f(N. flores)	50	50
A(Otro Recurso)	10	50
R(Recompensa)	1	1
DF(Distancia forrajeo)	20	6
DP(Distancia entre Parches)	10	10
Pr(Coeficiente Depredación)	1	1
Br(Cf. Barreras Físicas)	1	1

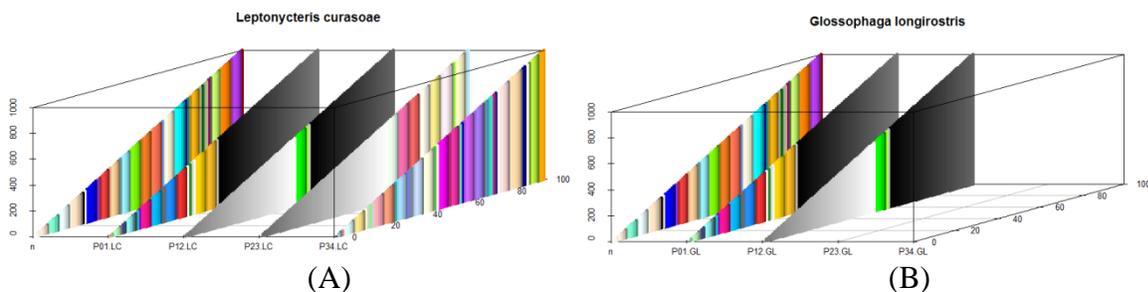


Figura 10. Tercer Escenario; comportamiento de todo el proceso dadas las condiciones de la Tabla 3. (A) *Leptonycteris curasoae*, (B) *Glossophaga logirostris*.

Por último, en el cuarto escenario (Tabla 4, Fig. 11) se analizó que pasa con estas dos especies cuando la permeabilidad de la matriz es baja, se tomaron valores altos para lo coeficiente de *barreras físicas (Br)* y *la depredación (Pr)* . Para las dos especies se notó una disminución de su labor como polinizadores, sin embargo el mayor efecto fue obtenido para *G. longirostris*. Por su parte *L. curasoae* muestra que el incremento en el numero de murciélagos favorece que el 100% de los individuos vivan la transición entre estados.

Tabla 4. Cuarto Escenario: Baja permeabilidad de la matriz entre parches.

	<i>Leptonycteris curasoae</i>	<i>Glossophaga longirostris</i>
f(N. flores)	50	50
A(Otro Recurso)	10	50
R(Recompensa)	1	1
DF(Distancia forrajeo)	20	6
DP(Distancia entre Parches)	10	10
Pr(Coeficiente Depredación)	100	100
Br(Cf. Barreras Físicas)	100	100

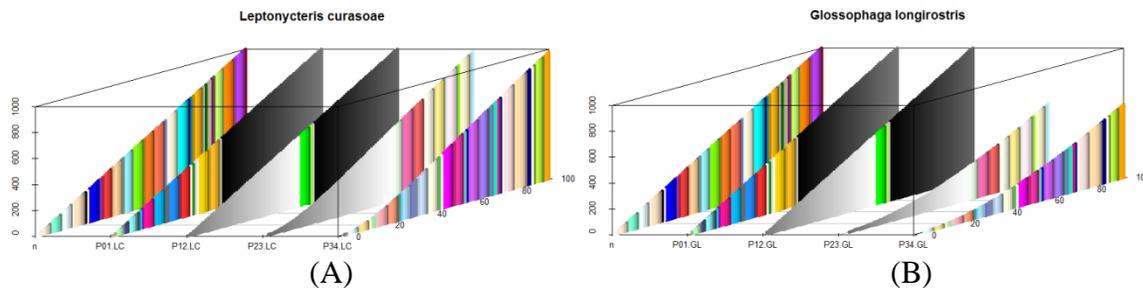


Figura 11. Cuarto Escenario; comportamiento de todo el proceso dadas las condiciones de la Tabla 4. (A) *Leptonycteris curasoae*, (B) *Glossophaga longirostris*.

8. DISCUSIÓN

Las cadenas de Markov no han sido muy exploradas para resolver problemas de polinización, sin embargo se pueden encontrar trabajos como el de Prasad & Borges (2006) que expresan la estrategia de movimiento de animales en la búsqueda del recurso en una red de parches de forrajeo. Este modelo hace un nuevo aporte a la Teoría del Forrajeo desde una perspectiva diferente. Estos autores a través de una cadena de Markov continua relacionan el uso del espacio durante el forrajeo con el requerimiento energético. Por su parte Hoyle & Cresswell (2007) se

acercan más a los procesos de polinización aplicando las cadenas de Markov al flujo génico de poblaciones vegetales en cultivos. Estos autores presentan un modelo espacialmente explícito para el análisis del movimiento de forrajeo en animales que forrajean sistemáticamente. El modelo pretende estimar el número de parches que visita un forrajeador teniendo en cuenta la recompensa energética, el tiempo de búsqueda. Finalmente, asumiendo que el forrajeador sea un polinizador relacionan estas variables con el flujo génico.

El modelo descrito en este trabajo representa la probabilidad de que ocurra el acarreo de polen por murciélagos polinizadores desde un sitio a otro a través de una Cadena de Markov. Esta expresa un conjunto finito de estados por los que debe transitar el sistema para cumplir todo el proceso. La transición de un estado a otro dentro del sistema tiene una probabilidad dada (Lawler 2006). Para este caso la proporción de murciélagos que transitan entre estados está expresada con una distribución de probabilidad binomial, $X \sim \text{bin}(n, p)$, con parámetros n y p (Rincón 2007). En donde n es el número de murciélagos y p es la probabilidad de ocurrencia de la transición. En el presente trabajo se considera que en la naturaleza existen factores que influyen dicha probabilidad (p). Estos factores son propios de cada especie y del hábitat que rodea los murciélagos polinizadores. Dichas características fueron expresadas como variables dentro de cada parámetro p_i .

La proporción de murciélagos que pasan de un estado a otro (P_{01} , P_{12} , P_{23} , P_{34}) incrementa a medida que incrementa la probabilidad de ocurrencia del evento (parámetro p_i) (Fig.1). Entonces aumentar el valor del parámetro p_i permitirá incrementar la proporción de murciélagos que pasan exitosamente de un estado a otro, aumentando la probabilidad de éxito del proceso completo de polinización. Para llegar a esta conclusión se requiere entender primero el comportamiento de p_i (Fig. 2-7).

Para el parámetro p_1 (Fig.2) se encuentra un incremento de la probabilidad de ocurrencia de la visita floral cuando existe mayor disponibilidad de floraciones. En el caso en el que el aumento de otros recursos disponibles es inversamente proporcional a la disponibilidad de floraciones (Fig. 3) existe un punto en el que la disponibilidad de otros recursos disminuye en gran medida las visitas florales. Este comportamiento de parámetro p_1 expresa de dos posibles formas la

naturaleza: la amplitud de la dieta, y disponibilidad del recurso. En primer, si la especie de murciélago estudiada es exclusivamente nectarívora el valor que toma la variable *otro recurso disponible* (A) posiblemente es cero, ya que no existe en la naturaleza otro recurso disponible para dicha especie además de flores. Sin embargo, se debe tener en cuenta que para el presente modelo se quiere conocer la probabilidad de la visita florar de una especie de planta específica, ya que se intenta predecir la probabilidad del intercambio polínico exitoso de poblaciones vegetales. El único caso en el que la otro recurso disponible (A) toma el valor cero, sería en el caso en el que se de especialización por parte de los murciélagos a una especie vegetal específica, caso que es bastante raro en la naturaleza, el único caso conocido es el de *A. fistulata* y *C. nigricans* (Muchhala & Thomson 2009). Lo más frecuente en la naturaleza es encontrar la misma especie de murciélago polinizando diferentes especies de plantas (Heithaus et al. 1974 1975, Sazima 1976, Howell 1979; Howell & Hartl 1980, Lemke 1985, Pleasants 1989, Fleming & Muchhala 2007, Fleming et al. 2009).

El parámetro p_2 representa la recompensa dada en un sitio de forrajeo, este parámetro puede dar espacio a ambigüedad, sin embargo se puede considerar en términos estrictos del requerimiento energético diario, la disponibilidad de néctar y cuanto en términos energéticos representa dicha disponibilidad. Trabajos como el de Helversen & Reyer 1984 pueden dar luz de cómo medir este variable en la naturaleza, es este estudio los autores relacionan el requerimiento energético con el tamaño corporal del murciélago y el número de visitas, midiendo el requerimiento energético diario (calorías/hora). El interés particular de esta variable es el demostrar como el requerimiento energético dependiendo de cada especie, en este caso del tamaño corporal de una especie, obliga a sus individuos a expandir su espacio de búsqueda del recurso. Esta variable también involucra el estado de en el que se encuentran las floraciones en el sitio de forrajeo. En la Cadena de Markov propuesta por Prasad & Borges (2006) y Hoyle & Cresswell (2007) la variable requerimiento energético influencia significativamente la transición entre estados de la red de parches de forrajeo. En esta grafica (Fig. 4) se estimó la probabilidad cuando la recompensa toma valores hasta 1000, estos valores deben ser estandarizados de acuerdo al experimento que se realice para evaluar la variable recompensa, sin embargo es preciso que R tome valores entre 1 y 1000 ya que numéricamente solo tomando valores tan altos como 1000 el parámetro alcanza a tomar todos los posibles valores entre 0 y 1.

El parámetro p_3 presenta cuatro variables agrupadas en dos probabilidades que se multiplican para dar la probabilidad de cruce. En primer lugar se analizó el comportamiento que tiene las variables que permiten el cruce por *capacidad física (cf)* (Fig. 5), *la distancia de forrajeo (DF)*, *la distancia entre parches de forrajeo (DP)*. La probabilidad de cruzar por capacidad física tiene un declive notorio cuando la distancia entre parches supera la distancia de forrajeo. Por su lado el *superar la matriz entre parches (sm)* (Fig.6) incrementa su probabilidad a medida que la suma de impedimentos, *depredación (Pr)* y *barreras físicas (Br)* se incrementa. Los estudios empíricos que soportan la importancia de estas variables atribuyen las diferencias entre las tasas de visitas en sitios con disturbios a la variación que presentan estas variables dependiendo de la especie en cuestión. Así cuando una especie puede alcanzar grandes distancias de forrajeo es menos susceptible al disturbio y su tasa de visitas no se ve severamente afectada (Quesada et al 2003, 2004). El general cuando la matriz presenta una permeabilidad baja (*sm*) y la capacidad física (*cf*) del murciélago le impide al murciélago alcanzar una flor en un segundo parche de forrajeo entonces la probabilidad de cruzar será baja, y se incrementa cuando pasa lo contrario (Fig.7).

En seguida, realizando la simulación del modelo para *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* se observa los valores que pueden tomar las variables dependiendo de la especie y de las condiciones del hábitat y como estos afectan la probabilidad de que se dé la transición entre estados. Estas dos especies de murciélagos polinizan *Stenocereus griseus*, el cual es un cactus de una gran importancia cultural y económica muy utilizado por la comunidad indígena Wayúu en la Guajira (Caribe, Colombia). Esta planta es utilizada para construcción de viviendas, para utilizarlos en cercas vivas, la recolección de frutos y tallos jóvenes para alimentos de la comunidad y cabras, y. El declive de sus poblaciones perjudica en gran medida este grupo étnico por lo cual esta especie es objeto de planes de manejo y conservación (Villalobos et al 2007).

En el primer escenario se analizó cómo se comporta el sistema cuando *otros recursos (A)* disponibles son muy superiores a las floraciones de *S. griseus* (Fig. 8). Para estas dos especies de murciélagos se ha registrado el consumo de cactus columnar como *Stenocereus griseus*, *Pilosocereus moritzianus*, *Subpilocereus repandus*, y *Subpilocereus horrispinus* (Sosa & Soriano 1996, Nassar et al 1997, Ruiz et al. 1997). En la gráfica se muestra como la proporción de murciélagos que realizan visitas florales se ve afectada por la amplitud de la dieta de *G.*

longirostris disminuyendo la probabilidad de consumo de néctar, mientras que *L. curasoe*, dado que es exclusivamente nectarívoro, tiene una mayor probabilidad de visita floral de *S. griseus*. En este ejemplo se da un valor exagerado para *otros recursos* (A) solo con el fin de mostrar la variación de la probabilidad comparativamente entre las dos especies. Sin embargo *G. longirostris*, aunque es considerado más generalista que *L. curasoe*, no necesariamente se aleja tanto del comportamiento nectarívoro de *L. curasoe* (Nassar et al. 1997, Ruiz et al. 1997)

Dado el comportamiento del parámetro p_1 una posible forma de incrementar la polinización de esta especie de cactus es aumentar el *número disponible de flores* (f), ya que existe un punto en el que la relación entre *otros recursos* (A) y *el número de flores* (f) favorece la probabilidad de visitas florales (Fig. 2). Por otro lado observando el comportamiento general del sistema, *G. longirostris* muestra una proporción de polinizadores más baja que *L. curasoe*; una forma de incrementar la labor de *G. longirostris* como polinizador es el desarrollo de planes de manejo para acrecentar el número de murciélagos dentro del sistema.

Cuando la *recompensa* (R) es alta en el primer sitio de forrajeo, la proporción de murciélagos que sale del primer parche de forrajeo es baja, como sucede en el segundo escenario (Fig. 9). Para este caso el comportamiento de todo el sistema es el mismo para las dos especies, lo cual se debe a que la *recompensa* (R) refleja características del hábitat. Aunque anteriormente se ha discutido que *esta recompensa* (R) puede estar relacionada con el tamaño corporal de los murciélagos, aquí se expresa como una variable relacionada con la disponibilidad de recursos.

Los escenarios en los que la disponibilidad de recurso se ve afectada pueden observarse en la naturaleza dada la presión antrópica que es ejercida sobre de *S. griseus*. Esta especie se encuentra afectada por la explotación excesiva de sus tallos para la construcción de viviendas, la comercialización y el sobrepastoreo (Villalobos et al. 2007). Todo esto cambia la estructura de la vegetación en términos de abundancia, áreas de cobertura, competencia, y densidad de floración, lo cual tiene un efecto sobre el comportamiento de los polinizadores (Gribel et al. 1999, Ishii & Higashi 2001, Dauber et al. 2010).

En un escenario en el que la *distancia entre parches* (DP) supere la *distancia de forrajeo* (DF) como es el caso de *G. longirostris* en el tercer escenario (Fig. 10), se observa que su labor como

acarreador de polen entre los dos sitios planteados es nula, dado que se interrumpe radicalmente la transición de P_{23} . Por su parte *L. curasoe* tiene una labor exitosa durante todo el proceso gracias a sus características de forrajeo. Por su parte al observar el comportamiento de las dos especies cuando la matriz tiene una baja permeabilidad (cuarto escenario) (Fig. 11) se encuentra que las proporciones que cumplen todo el sistema se ve disminuida, afectando en mayor medida la labor como polinizador de *G. longirostris*. Este tipo de escenarios pueden presentarse en casos de disturbio que afecten paisajísticamente el hábitat, como los procesos de fragmentación.

Los disturbios derivados de la fragmentación del hábitat son una de las principales causas del deterioro de los procesos de polinización (Kremen & Ricketts 2000, Cunningham 2000, Pauw 2007) ya que deriva en cambios a nivel paisajístico que repercuten en la interacción vector-flor. En términos paisajísticos, la fragmentación provoca la discontinuidad y el aislamiento de remanentes de bosque (Saunders & Hobbs 1991). Los remanentes de bosque resultantes se encuentran inmersos en matrices que tienen características diferentes a las originales. Las características de la matriz, así como la disposición de los remanentes inmersos en esta, influenciarán la movilidad de individuos entre remanentes, como se describe en el tercer y cuarto escenario, disminuyendo el número de visitas florales. En consecuencia, el papel ecológico de los polinizadores puede verse afectado negativamente (Saunders & Hobbs 1991, Lennartsson 2002, Fahrig 2003, Bernard & Fenton 2003, Jules & Shahani 2003).

El declive de la polinización puede conllevar a la extinción local de poblaciones vegetales, ya que el flujo génico entre parches decrece y en consecuencia se da el aislamiento reproductivo de poblaciones vegetales, la pérdida de variabilidad genética, el aumento de la autogamia y la endogamia (Aizen & Feinsinger 1994; Aizen et al. 2002, Lennartsson 2002, Ober et al. 2005, Aguilar et al. 2006, Dauber et al. 2010). Una forma de mitigar esta extinción local es incrementar los procesos de polinización planteando programas de manejo y conservación que se enfoquen en controlar las variables involucradas en el proceso.

Las variables aquí estudiadas tienen un gran peso sobre la dinámica del transporte de polen por murciélagos, y el modelo descrito muestra como estas variables afectan el sistema. Por lo tanto

esta es una buena herramienta para observar cual es el enfoque que se le debe dar a planes de manejo que pretendan mitigar declives en el servicio ecosistémico de la polinización. El alcance del modelo que aquí se presenta esta muy limitado por los supuestos que lo enmarcan. La polinización exitosa tiene otros componentes que no fueron tenidos en cuenta en este trabajo, especialmente en cuanto a características florales.

Aunque el proceso de la polinización está orientado al entrecruzamiento de material genético entre individuos, la reproducción sexual de las plantas angiospermas puede darse también dentro de la misma flor (autofecundación) (Izco 2004, Purves et al. 2005). Por lo tanto al conocer que tan efectivos es un grupo de murciélagos como polinizadores también tiene que contrastarse con que tanto esa especie de planta depende de la polinización por estos vectores. En este orden, también se debe tener en cuenta que otros vectores polinizan la especie en cuestión.

Por otro lado en este trabajo se asume que todas las flores visitadas son polinizadas efectivamente, sin embargo en la naturaleza esto no siempre es cierto dados los mecanismos de incompatibilidad de las plantas. Los mecanismos de incompatibilidad en las plantas (individuos monoicos y hermafroditas) aseguran que siempre se produzcan frutos con mayor diversidad genética (Izco 2004). En unos casos, la incompatibilidad se basa en la maduración anticipada de un sexo sobre el otro, separados en el tiempo. Las flores hermafroditas o monoicas cuyos órganos sexuales no maduran simultáneamente imposibilitan la autofecundación. En este fenómeno, a pesar de que las flores son morfológicamente hermafroditas se comportan funcionalmente como unisexuales (auto-incompatibilidad) (Izco 2004, Purves et al. 2005). Algunas plantas pueden presentar mecanismos de apareamiento mezclados. Produciendo flores auto-incompatible y auto-compatibles. Estos casos son poco comunes y se consideran una respuesta de la planta a disturbios (Quesada et al. 2004; Quesada et al. 2003). Los mecanismos de apareamiento y los métodos de atracción de las plantas son el mayor alcance que tienen estas para controlar su entrecruzamiento. Las flores no tienen control directo de sus gametos. En este momento es cuando los vectores de transporte de polen juegan un papel muy importante en la reproducción. Siendo una manera indirecta muy eficiente de transportar el contenido genético y favorecer la diversidad genética (Mitchell et al. 2009).

9. CONCLUSIONES

Se plantea una Cadena de Markov incluyendo la amplitud de la dieta, el requerimiento energético, la capacidad de vuelo, y la permeabilidad de la matriz a atravesar, la cual permitió observar el comportamiento del transporte de polen por murciélagos polinizadores dependiendo de las características de cada especie de murciélago y del hábitat.

Las simulaciones demuestran que la fluctuación de las variables tiene un efecto diferencial sobre el proceso de polinización y la modificación adecuada de dichas variables favorece satisfactoriamente el incremento de la polinización.

Las relaciones hechas para las variables permiten observar un comportamiento del modelo que se asemeja a lo observado en la naturaleza, sin embargo la validación del modelo es la única que permitirá determinar esta similitud

10. RECOMENTACIONES

Diseñar un experimento para validar este modelo en campo, planteando formas específicas de tomar los datos para cada una de las variables y definir sus unidades.

La utilización de este modelo debe ser tratada con especial cuidado, los alcances de sus resultados están limitados por los supuestos que en este trabajo se plantean.

Incluir otras variables al modelo que puedan justificar el proceso de polinización en casos que aquí no se tuvieron en cuenta.

11. BIBLIOGRAFIA

Aguilar, R, Ashworth, L, Galetto, L & Aizen, MA 2006, "Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis.." *Ecology letters*, vol. 9, no. 8, pp. 968-80.

Aizen, MA & Feinsinger, P 1994, "Forest Fragmentation , Pollination , and Plant Reproduction in a Chaco Dry Forest , Argentina." *Ecology*, vol. 75, no. 2, pp. 330-351.

Aizen, MA & Harder, LD 2007, "Expanding The Limits Of The Pollen-Limitation Concept : Effects Of Pollen Quantity And Quality." *Ecology*, Vol. 88, No. 2, pp. 271-281.

Aizen, MA, Ashworth, L & Galetto, L 2002, "Reproductive success in fragmented habitats : do compatibility systems and pollination specialization matter ?." *Journal of Vegetation Science*, vol. 13, no. 6, pp. 885-892.

Arita, HT & Martínez Del Río, C 1990, "Interacciones flor-murciélago: un enfoque zoocéntrico. Publicaciones Especiales del Instituto de Biología, UNAM, 4:." , pp. 1-35.

Ashman, TL, Knight, T, Steets, J, Amarasekar, P, et al. 2004, "Pollen Limitation of Plant Reproduction: Ecological and Evolutionary Causes and Consequences.." *Ecology*, vol. 85, no. 9, pp. 2408-2421.

Baker, HG 1973, "Evolutionary relationships between flowering plants and animals in American and African tropical forests.," in *B. J. Meggers, E. Ayensu, and W. D. Duckworth [eds.] Tropical forest ecosystems in African and South American: a comparative re- view. Smithsonian. Inst. Press, Wash., D.C.,p. 350.*

Bawa, KS 1990, "Plant-Pollinator Interactions In TropicalL." *Annual Review of Ecology and Sistematics*, vol. 21, no. 1990, pp. 399-422.

Bernard, E & Fenton, MB 2003, "Bat Mobility and Roosts in a Fragmented Landscape in Central Amazonia, Brazil." *Landscape*, vol. 35, no. 2, pp. 262-277.

Bertin, RI 1989, "Chapter 2: Pollination Biology.," in *Abrahamson, W. G. 1989. Plant-animal interactions. McGraw-Hill, New York, New York, USA.,pp. 23-86.*

Bond, WJ 1994, "Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction." *Philosophical Transactions Biological Sciences*, vol. 344, no. 1307, pp. 83-90.

Cunningham, SA 2000, "Depressed Pollination in Habitat Fragments Causes Low Fruit Set." *Procceding: Biological Sciences*, vol. 267, no. 1448, pp. 1149-1152.

Dauber, J, Biesmeijer, JC, Gabriel, D, Kunin, WE, et al. 2010, "Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: a pan-European approach." *Journal of Ecology*, vol. 98, no. 1, pp. 188-196.

Fahrig, L 2003, "Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 34, no. 1, pp. 487-515.

Fleming, TH & Muchhala, N 2007, "Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems." *Journal of Biogeography*, vol. 35, no. 5, pp. 764-780.

Fleming, TH & Sosa, VJ 1994, "Effects Of Nectarivorous And Frugivorous Mammals On Reproductive Success Of Plants." *Journal of Mammalogy*, vol. 75, no. 4, pp. 845-851.

Fleming, TH, Geiselman, C & Kress, WJ 2009, "The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective.." *Annals of botany*, vol. 104, no. 6, pp. 1017-43.

Fleming, TH, Nuñez, RA & Sternberg Lobo, S 1993, "Seasonal Changes in the Diets of Migrant and Non-Migrant Nectarivorous Bats as Revealed by Carbon Stable Isotope Analysis." *Oecologia*, vol. 94, no. 1, pp. 72-75.

Fleming, TH 1982, "Foraging strategies of plant-visiting bats.," in *In Ecology of bats*, T. H. Kunz, (ed.). Plenum, New York .,p. 425.

Fuchs, EJ, Lobo, Ja & Quesada, M 2003, "Effects of Forest Fragmentation and Flowering Phenology on the Reproductive Success and Mating Patterns of the Tropical Dry Forest Tree *Pachira quinata*." *Conservation Biology*, vol. 17, no. 1, pp. 149-157.

Gribel, R, Gibbs, PE & Queiroz, AL 1999, "Flowering Phenology and Pollination Biology of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) in Central Amazonia." *Journal of Tropical Ecology*, vol. 15, no. 3, pp. 247-263.

Heithaus, ER, Fleming, TH & Opler, PA 1975, "Foraging Patterns and Resource Utilization in Seven Species of Bats in a Seasonal Tropical Forest." *Ecology*, vol. 56, no. 4, pp. 841-854.

Heithaus, ER, Opler, PA & Baker, HG 1974, "Bat Activity and Pollination of *Bauhinia Pauletia* : Plant-Pollinator Coevolution." *Ecology*, vol. 55, no. 2, pp. 412-419.

Helversen, O & Reyer, H- 1984, "Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat." *Oecologia*, vol. 63, no. 2, pp. 178-184.

Holling, CS 1959, "Some characteristics of simple types of predation and parasitism.." *Canadian Entomologist*, vol. 91, pp. 385-398.

Howell, DJ & Hartl, DL 1980, "Optimal Foraging in Glossophagine Bats : When to Give Up." *The American Naturalist*, vol. 115, no. 5, pp. 696-704.

Howell, DJ 1979, "Flock Foraging in Nectar-Feeding Bats : Advantages to the Bats and to the Host Plants." *The American Naturalist*, vol. 114, no. 1, pp. 23-49.

Hoyle, M & Cresswell, JE 2007, "A search theory model of patch-to-patch forager movement with application to pollinator-mediated gene flow.." *Journal of theoretical biology*, vol. 248, no. 1, pp. 154-63.

Ishii, R & Higashi, M 2001, "Coexistence induced by pollen limitation in flowering-plant species.." *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, vol. 268, no. 1467, pp. 579-85.

Izco, J 2004, *Botanica* Segunda Ed., McGraw-Hill / Interamericana, Bogotá, Colombia.

Kremen, C & Ricketts, TH 2000, "Global perspectives on pollination disruptions.." *Conservation Biology*, vol. 14, no. 5, pp. 1226-1228.

Lemke, TO 1985, "Pollen Carrying by the Nectar-Feeding Bat *Glossophaga soricina* in a Suburban Environment." *Biotropica*, vol. 17, no. 2, pp. 107-111.

Lennartsson, T 2002, "Extinction Thresholds and Disrupted Plant-Pollinator Interactions in Fragmented Plant Populations." *Ecology*, vol. 83, no. 11, pp. 3060-3072.

Mitchell, RJ, Irwin, RE, Flanagan, RJ & Karron, JD 2009, "Ecology and evolution of plant-pollinator interactions.." *Annals of botany*, vol. 103, no. 9, pp. 1355-63.

Miyake, T & Yahara, T 1999, "Theoretical Evaluation of Pollen Transfer by Nocturnal and Diurnal Pollinators: When Should a Flower Open?." *Oikos*, vol. 86, no. 2, p. 233.

Mondal, AK, Mondal, S & Mandal, S 1998, "Pollen production in some plant taxa with a supposed role in allergy in Eastern India." *Aerobiologia*, vol. 14, no. 4, pp. 397-403.

Morales-Garza, M, Arizmendi, M, Campos, J, Martinez-Garcia, M & Valiente-Banuet, A 2007, "Evidences on the migratory movements of the nectar-feeding bat *Leptonycteris curasoae* in Mexico using random amplified polymorphic DNA (RAPD)." *Journal of Arid Environments*, vol. 68, no. 2, pp. 248-259.

Morgan, MT, Wilson, WG & Knight, TM 2005, "Plant population dynamics, pollinator foraging, and the selection of self-fertilization.." *The American naturalist*, vol. 166, no. 2, pp. 169-83.

Muchhala, N & Thomson, JD 2009, "Going to great lengths: selection for long corolla tubes in an extremely specialized bat-flower mutualism.." *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, vol. 276, no. 1665, pp. 2147-52.

Nassar, JM, Ramirez, N & Linares, O 1997, "Comparative Pollination Biology of Venezuelan Columnar Cacti and the Role of Nectar-Feeding Bats in Their Sexual Reproduction." *America Journal of Botany*, vol. 84, no. 7, pp. 918-927.

Nicolson, SW 2007, "Nectar consumers," in *En: Nicolson S, Nepi M, Pacini E eds. Nectaries and nectar. Dordrecht: Springer*, p. 289-342.

Ober, HK, Steidl, RJ & Dalton, VM 2005, "Resource and Spatial-Use Patterns of an Endangered Vertebrate Pollinator, the Lesser Long- Nosed Bat." *The journal of wildlife management*, vol. 69, no. 4, pp. 1615-1622.

Otto, SP & Day, T 2007, *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*, Princeton University Press, United States of America.

Pauw, A 2007, "Collapse of a Pollination Web in Small Conservation Areas." *Ecology*, vol. 88, no. 7, pp. 1759-1769.

Van der Pijl, LV 1961, "Ecological Aspects of Flower Evolution . II . Zoophilous Flower Classes." *Evolution*, vol. 15, no. 1, pp. 44-59.

Pleasants, JM 1989, "Optimal Foraging by Nectarivores: A Test of the Marginal-Value Theorem." *The American Naturalist*, vol. 134, no. 1, p. 51.

Prasad, BR & Borges, RM 2006, "Searching on patch networks using correlated random walks: space usage and optimal foraging predictions using Markov chain models.." *Journal of theoretical biology*, vol. 240, no. 2, pp. 241-9.

Purves, WK, Sadava, D, Orians, GH & Heller, HC 2005, *La Vida, La Ciencia de la Biología Sexta Edic.*, Editorial Medica Panamericana S.A., Buenos Aires, Argentina.

Quesada, M, Stoner, KE, Lobo, JA, Herrerías-diego, Y, et al. 2004, "Effects of Forest Fragmentation on Pollinator Activity and Consequences for Plant Reproductive Success and Mating Patterns in Bat-Pollinated Bombacaceous Trees." *Biotropica*, vol. 36, no. 2, pp. 131-138.

Quesada, M, Stoner, KE, Rosas-Guerrero, V, Palacios-Guevara, C & Lobo, Ja 2003, "Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*.." *Oecologia*, vol. 135, no. 3, pp. 400-6.

Resnick, SI 2005, *Adventures in Stochastic Processes*, Birkhäuser, Boston, Basel, Berlin.

Rincón, L 2007, *Curso Elemental de PROBABILIDAD Y ESTADISTICA*, Universidad Nacional Autonoma de Mexico UNAM, Mexico D. F., Mexico.

Ruiz, A, Santos, M, Bogota, SD, Soriano, PJ, et al. 1997, "Relaciones Mutualisticas entre el Murcielago." *Area*, vol. 29, no. February 1996, pp. 469-479.

Saunders, DA & Hobbs, RJ 1991, "Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation : A Review." *Conservation Biology*, vol. 5, no. 1, pp. 18-32.

Sazima, I 1976, "American Society of Mammalogists Observations on the Feeding Habits of Phyllostomatid Bats (*Carollia* , *Anoura* , and *Vampyrops*) in Southeastern Brazil." *Journal of Mammalogists*, vol. 57, no. 2, pp. 381-382.

Sosa, M & Soriano, PJ 1996, "Resource Availability , Diet and Reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia : Chiroptera) in an Arid Zone of the Venezuelan Andes." *Journal of Tropical Ecology*, vol. 12, no. 6, pp. 805-818.

Stoner, KE, Quesada, M, Rosas-guerrero, V & Lobo, JA 2002, "Effects of Forest Fragmentation on the Colima Long-nosed Bat (*Musonycteris harrisoni*) Foraging in Tropical Dry Forest of Jalisco , Mexico." *Biotropica*, vol. 34, no. 3, pp. 462-467.

Valiente-Banuet, A 2002, "Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México Vulnerability of pollination systems of columnar cacti of Mexico." *Revista Chilena de Historia Natural*, vol. 75, pp. 99-104.

Villalobos, S, Vargas, O & Melo, S 2007, "Uso , Manejo Y Conservación De “ Yosú ”, *Stenocereus Griseus* (Cactaceae), En La Alta Guajira Colombiana." *Acta Biol. Colomb.*, vol. 12, no. 1, pp. 99-112.

Winter, Y 1999, "Flight speed and body mass of nectar-feeding bats (*Glossophaginae*) during foraging.." *The Journal of experimental biology*, vol. 202, no. Pt 14, pp. 1917-30.

Zavala, M, Sierra, RD, Purves, D, Zea, G & Urbieta, I 2006, "Modelos Espacialmente Explicitos." *Ecosistemas*, vol. XV, no. 003, pp. 89-100.