



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DIETA DEL MURCIÉLAGO MAGUEYERO
MEXICANO *Leptonycteris nivalis* (CHIROPTERA:
PHYLLOSTOMIDAE) EN CUATRO CUEVAS DEL
CENTRO DE MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

GABRIELA LÓPEZ SEGURAJÁUREGUI

**DIRECTOR DE TESIS:
DR. RODRIGO A. MEDELLÍN LEGORRETA
2010**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

Quiero dedicar este trabajo a mi tía Amaya, por su amor a la vida, por todos los recuerdos, por siempre cuidarme y por que aún ahora sigue enseñándome a nunca dejar de echarle ganas a pesar de lo difícil que puedan ponerse las cosas.

A mi familia por apoyarme durante tooodo el camino para ser bióloga.

A mis padres, Manoli y Alexis, por ser ejemplos a seguir, por estar ahí siempre que los he necesitado y por mucho, mucho más. A mi hermano Miguel, por ese mundo que tenemos sólo él y yo, por los ataques de risa, porque siempre estaremos el uno para el otro. ¡Los quiero mucho!

A Bernardo, por habernos encontrado, por todo lo que hemos compartido y lo que nos falta por compartir, por hacerme reír, suspirar, llorar, sonreír y quererte cada día más, por enseñarme sobre mí y a querer ser mejor, por mostrarme otras formas de ver el mundo, por apoyarme, echarme porras y jalarme las orejas para terminar este trabajo. Te amo.

A Amayita, Juan José, Juanjo y Laura por su cariño y su apoyo, por esa vez que no pudimos atrapar murciélagos y por aquellas que sí podremos, ji ji.

A Sofía, por ser la mejor amiga que podría imaginar, por ese lenguaje y risas que nadie entiende más que nosotras, por escuchar sobre mis expediciones murciélagos y acompañarme en varias de ellas sin importar el clima e incomodidades, porque siempre estemos juntas. Te quiero sofíto.

A Gus, por siempre estar dispuesto a ayudar con una sonrisa, por todas las aventuras que pasamos juntos con los murcis, por ser un buen amigo y por todo el cariño y felicidad que nos ha dado a mi padre y a mí. ¡Gracias gusanito!

A todos los que me acompañaron al campo y les tocó el frío, la lluvia, el sol, las sávilas ó la hora del *Myotis*: Gus, Sofía, Paula, Miguel, Alexis, César, Manu, Moro, Haydée, Ricardo, David, Jorge, Adrián, Diego, Sergio, Karla, Karina, Paulina, Tania, Tona, Armando, Onti. Aunque no pudo acompañarme al campo, también agradezco a Arian, el gordito, por su amistad y hostilidad formativa, ja ja.

A Rodrigo Medellín, por tener paciencia con mis aceleres y dejarme entrar a su taller, a su laboratorio y a su equipo, por tenerme confianza y ponerme retos, por haberme mostrado a los murciélagos y lo increíbles que son, por ser mi tutor de tesis, porque una parte importante de lo que he logrado profesional y laboralmente ha sido por su apoyo. ¡Gracias Doc!

A Osiris Gaona por todo el respaldo técnico y de logística para realizar la tesis y las salidas al campo, por cuidarnos, consentirnos y tenernos paciencia. Gracias Osirisita.

A la Dra. Livia León, el Dr. Rurik List, el Dr. Joaquín Arroyo y la Dra. Elia Ramírez por su apoyo y comentarios a este trabajo.

A Cuauhtémoc Chávez y Antonio de la Torre por su orientación para elaborar las curvas de acumulación de especies.

A Heliot Zarza por elaborar el mapa que aparece en la figura 11 de la tesis.

A CONABIO y el equipo CITES por el respaldo para poder terminar este estudio, por todo lo que he aprendido con ustedes, porque esta tesis no sería lo que es sin la experiencia de mi trabajo.

A todos los que me apoyaron en las cuevas: Efraín, Daniel y los chavos de las Grutas de Xoxafí, Carlos y Don José en las Grutas de Tziranda, a la gente del Hospedaje Ornelas en Tepoztlán, por cuidarnos y estar siempre al pendiente de nosotros.

Al Dr. Enrique Martínez, la Dra. Elia Ramírez y Blanquita, por dejarme asistir al curso sobre palinología, por permitirme utilizar su laboratorio para procesar y analizar las muestras, y por todo el apoyo para la elaboración de la tesis.

Al Dr. Abisaí García-Mendoza, por orientarme sobre los agaves y compartir su conocimiento.

Al Herbario MEXU del Instituto de Biología de la UNAM por permitirme tomar las muestras de polen de agaves para el estudio.

Al equipo del PCMM, Laura Navarro, las Maris y Crispix, por ayudarme a contactar a la gente en las cuevas y por coordinar la entrega de informes sobre los avances de la tesis.

¡A mis ratas! Politza (Pilus), Piccolina (Picos) y Mezcal (Mezqui) por estar a mi lado siempre y acompañarme hasta las tantas mientras trabajaba en la tesis.

A los perritos que nos hacían compañía en las aventuras: Ginger que nos avisaba cuando caían muricélagos en la red en Tziranda, Scooby que nos recibía al llegar a Tepoztlán y al regresar de la Cueva del Diablo y a Chibola que nos animaba en Xoxafí.

A todos los que pudiera estar omitiendo por mi mala memoria y que aportaron de una u otra manera a este estudio. ¡Gracias!

DIETA DEL MURCIÉLAGO MAGUEYERO MEXICANO *Leptonycteris nivalis*
(CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)
EN CUATRO CUEVAS DEL CENTRO DE MÉXICO.

*“Lindo, lindo, parpadean,
estrellitas en el cielo
y ahí arriba están volando
con alitas de murciélago”.*

Alicia en el país de las Maravillas
Canción del Lirón¹

Gabriela López Segurajáuregui

¹ Edmundo Santos (director). 1951. Doblaje al español de la película. México. Estudios Churubusco.

CONTENIDO

RESUMEN	8
I. INTRODUCCIÓN	9
II. ANTECEDENTES	11
Historia natural de <i>Leptonycteris nivalis</i>	15
Hipótesis de los movimientos altitudinales	16
Estado de conservación de <i>Leptonycteris nivalis</i>	18
Dieta del murciélago maguero mexicano	22
Consideraciones Metodológicas.....	27
III. OBJETIVOS	39
Objetivo General	39
Objetivos Particulares	39
IV. HIPÓTESIS	39
V. ÁREA DE ESTUDIO	40
Cueva del Diablo.....	41
Grutas de Tziranda.....	44
Cueva de San Lorenzo.....	46
Grutas de Xoxafí	47
VI. MÉTODOS	49
Trabajo de Campo.....	49
Trabajo en Laboratorio	50
VII. RESULTADOS	58
Colonias de <i>L. nivalis</i> y observaciones sobre floración	58
Taxa identificados en las muestras	60
Grutas de Tziranda.....	61
Cueva de San Lorenzo.....	63
Cueva del Diablo	65
Grutas de Xoxafí	68
Curvas de acumulación de especies	69
Resultados generales.....	72
Hipótesis: dieta de <i>L. nivalis</i> en las diferentes épocas	80
VIII. DISCUSIÓN	82
Colonias de <i>L. nivalis</i> y observaciones sobre floración	82
Identificación de taxa en las muestras y dieta de <i>L. nivalis</i>	84
Hipótesis: dieta de <i>L. nivalis</i> en las diferentes épocas	90
Alcance del estudio	92
Conteo de granos de polen vs presencia/ausencia	94
Conservación de <i>L. nivalis</i> y de sus plantas de alimentación	98
IX. CONCLUSIONES	102
X. REFERENCIAS	104
XI. ANEXOS	111

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1.** Plantas reportadas en la alimentación de *L. nivalis* y tipo de muestra (modificada de [Sánchez y Medellín, 2007](#))
- Tabla 2.** Estudios sobre la dieta de murciélagos nectarívoros, especies estudiadas, tipos de muestra y método de análisis.
- Tabla 3.** Resultados del estudio de Álvarez y González (1970) (Extracto/Modificada)
- Tabla 4.** Características de la Cueva del Diablo, Tepoztlán, Morelos
- Tabla 5.** Características de las Grutas de Tziranda, Hidalgo, Michoacán
- Tabla 6.** Características de la Cueva de San Lorenzo, Tehuacán, Puebla.
- Tabla 7.** Características de las Grutas de Xoxafí, Santiago de Anaya, Hidalgo.
- Tabla 8.** Ejemplo de base de datos con información sobre la morfometría de las diferentes morfoespecies identificadas en las muestras
- Tabla 9.** Ejemplo de base de datos con información sobre la morfometría de las especies del género *Agave* obtenidas del Herbario MEXU.
- Tabla 10.** Ejemplo de base de datos con el conteo de granos en las muestras y análisis de presencia/ausencia.
- Tabla 11.** Ejemplos de matrices de doble entrada contrastando características de los granos entre las morfoespecies identificadas en las muestras y las especies de *Agave* del herbario MEXU de la cueva correspondiente.
- Tabla 12.** Valores obtenidos para cada modelo de curvas de acumulación de especies (taxa) por cueva utilizando *Species Accumulation Functions – Freeware Versión Beta* ([CIMAT, 2003](#)).
- Tabla 13.** Valores obtenidos para el esfuerzo de muestreo (95% de las muestras), la pendiente de la curva y la proporción de taxa registrados de acuerdo al modelo de Clench para cada cueva.
- Tabla 14.** Comparación entre la presencia en las muestras de los diferentes taxa y sus porcentajes, de acuerdo a 4 diferentes mínimos (3, 5, 10 y 15 granos).

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Esquema general de la estructura y escultura de granos de polen.
- Figura 2.** Estado de Morelos, Municipio de Tepoztlán. Ubicación de Cueva del Diablo.
- Figura 3.** Esquema del interior de la Cueva del Diablo
- Figura 4.** Estado de Michoacán, Municipio de Hidalgo. Ubicación de las Grutas de Tziranda.
- Figura 5.** Estado de Puebla, Municipio de Tehuacán. Ubicación de Cueva del San Lorenzo.
- Figura 6.** Estado de Hidalgo, Municipio de Santiago de Anaya. Ubicación de las Grutas de Xoxafí.
- Figura 7.** Área aproximada (50km de radio) considerada para elaborar el listado de especies de *Agave* para cada cueva y para la toma de muestras en el Herbario MEXU.
- Figura 8.** Estimación general del porcentaje de plantas en floración con respecto al total de plantas observadas en los alrededores de las cuevas.
- Figura 9.** Relación entre la abundancia de murciélagos estimada en las Grutas de Tziranda y las observaciones sobre floración de plantas en sus alrededores a lo largo del año.
- Figura 10.** Frecuencia (número de granos) y presencia (mínimo 10 granos) de taxa identificados en las muestras colectadas en las Grutas de Tziranda.
- Figura 11.** Relación entre la abundancia de murciélagos estimada en la Cueva de San Lorenzo y las observaciones sobre floración de plantas en sus alrededores a lo largo del año.

- Figura 12.** Frecuencia (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de taxa identificados en las muestras colectadas en la Cueva de San Lorenzo.
- Figura 13.** Relación entre la abundancia de murciélagos estimada en la Cueva del Diablo y las observaciones sobre floración de plantas en sus alrededores a lo largo del año.
- Figura 14.** Frecuencia (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de taxa identificados en las muestras colectadas en la Cueva del Diablo.
- Figura 15.** Relación entre la abundancia de murciélagos estimada en las Grutas de Xoxafí y las observaciones sobre floración de plantas en sus alrededores a lo largo del año.
- Figura 16.** Curvas de Acumulación con base en los datos de las Grutas de Tziranda para los modelos de Clench, Logarítmico y Exponencial, así como el Número total de especies esperado (TSN) para el modelo de Clench.
- Figura 17.** Curvas de Acumulación con base en los datos de la Cueva de San Lorenzo para los modelos de Clench, Logarítmico y Exponencial, así como el Número total de especies esperado (TSN) para el modelo de Clench.
- Figura 18.** Curvas de Acumulación con base en los datos de la Cueva del Diablo para los modelos de Clench, Logarítmico y Exponencial, así como el Número total de especies esperado (TSN) para el modelo de Clench.
- Figura 19.** Gráfica de frecuencias (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de las cuatro cuevas (con base en la información presentada en el ANEXO 4).
- Figura 20.** Gráfica de frecuencias (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de taxa identificados en las muestras que representan el 95% de los granos contabilizados con presencia en al menos una muestra (10 granos mínimo), con base en la información presentada en el ANEXO 4.
- Figura 21.** Frecuencia y presencia de taxa identificados en las muestras en Primavera.
- Figura 22.** Frecuencia y presencia de taxa identificados en las muestras en Verano.
- Figura 23.** Frecuencia y presencia de taxa identificados en las muestras en Otoño.
- Figura 24.** Frecuencia y presencia de taxa identificados en las muestras en Invierno.
- Figura 25.** Frecuencia de granos de polen y presencia de grupos de especies (taxa) en las muestras en primavera, verano, otoño e invierno.

ÍNDICE DE ANEXOS

- Anexo 1.** Capturas y toma de muestras por fecha/cueva.
- Anexo 2.** Especies de *Agave* distribuidas en las áreas alrededor de las cuevas (50km de radio).
- Anexo 3.** Granos de polen de muestras del género *Agave* tomadas en el Herbario MEXU. Morfometría y microfotografías.
- Anexo 4.** Taxa identificados en las muestras de excretas analizadas para las cuatro cuevas durante el año de estudio con datos sobre frecuencia (número de granos) y presencia (10 granos mínimo).

RESUMEN

El murciélago magueyero mexicano (*Leptonycteris nivalis*) es una especie migratoria, especialista en el consumo de néctar y polen, y amenazada, principalmente por la destrucción de sus refugios y la pérdida de las plantas de las que se alimenta. La información disponible sobre su dieta y colonias es limitada, y constituye una prioridad para el Plan de Recuperación de la Especie en México y los Estados Unidos. En el presente estudio se realizaron capturas mensuales de este murciélago en cuatro cuevas del centro de México a lo largo de un año, se colectaron muestras de excretas para su análisis palinológico y se obtuvieron datos poblacionales de las colonias. Los granos de polen recuperados de las excretas fueron descritos e identificados para conocer las plantas de las que se alimentó *L. nivalis*. Mediante el conteo de estos granos y considerando su presencia/ausencia en las muestras se determinó la importancia relativa de cada especie ó taxón en la dieta de *L. nivalis*. Los resultados se contrastaron con la hipótesis de los movimientos altitudinales y su planteamiento de disponibilidad de recursos en los diferentes hábitats del centro del país.

L. nivalis se alimentó principalmente de especies pertenecientes a las familias Agavaceae, Cactaceae y Bombacaceae en primavera, a Agavaceae y Cactaceae en verano, y a Agavaceae y Convolvulaceae en otoño e invierno, en general coincidiendo con la hipótesis de los movimientos altitudinales. Cabe destacar que el género *Agave* constituyó el taxón de mayor relevancia en la alimentación del murciélago magueyero mayor durante su estancia en las cuatro cuevas estudiadas y las especies *A. americana*, *A. applanata*, *A. salmiana* y *A. mapisaga* fueron las registradas en mayor porcentaje tanto por conteo de granos como por presencia en las muestras. Ninguna de ellas se había reportado para la dieta de la especie anteriormente. También resultaron relevantes *Ipomoea arborescens*, Cactaceae spp., *Ceiba aesculifolia*, *Pseudobombax ellipticum*, *Bauhinia* spp. y *Calliandra* spp., reportadas en otros estudios como parte de su alimentación.

Finalmente se reflexionó sobre los métodos de análisis de muestras en estudios de dieta de murciélagos nectarívoros y se encontró que los resultados derivados del conteo de granos de polen y de la presencia/ausencia de los mismos en las muestras arrojan resultados muy similares, aunque la importancia relativa de los diferentes taxa puede variar.

Los datos obtenidos en este estudio buscan contribuir a la toma de decisiones sobre la conservación del murciélago magueyero mexicano y aportar elementos para avanzar en la implementación del Plan de Recuperación de la especie.

I. INTRODUCCIÓN

Se ha sugerido que los atributos ecológicos de los glosófaginos (Chiroptera, Phyllostomidae, Glossophaginae) se traducen en una mayor susceptibilidad a la extinción en comparación con otros murciélagos neotropicales (Arita y Santos del Prado [1999](#)). Las especies especialistas tienden a ser más vulnerables que las generalistas y, en consecuencia, algunos quirópteros nectarívoros pueden ser particularmente sensibles a la pérdida del hábitat y a la desaparición de las plantas de las que se alimentan; por otro lado, algunas especies en la subfamilia presentan poblaciones reducidas o distribuciones restringidas ([Arita, 1993](#)), algunas se refugian en cuevas y, por tanto, enfrentan amenazas adicionales particulares de los murciélagos cavernícolas ([Arita, 1993](#); [Kunz, 1982](#)).

Leptonycteris nivalis ([Saussure, 1860](#)) cumple con prácticamente todas las características mencionadas en el párrafo anterior y representa uno de los tres murciélagos migratorios que se distribuyen en México; esto lo hace susceptible a problemas ambientales a una escala espacial aún mayor, ya que depende de la conservación de su hábitat de verano en el norte de México y al sur de Estados Unidos, del hábitat de invierno en el centro y sur de México y, en su caso, de los corredores que los interconectan, de manera que cuente con plantas en floración a lo largo de sus rutas migratorias para sobrevivir ([Medellín et al., 2009](#); [Arita y Santos del Prado, 1999](#); [Allen-Wardell et al., 1998](#); [Fleming et al., 1993](#); [Nabhan y Fleming, 1993](#)). La información sobre los patrones reproductivos y migratorios de *L. nivalis* es escasa y se sabe poco sobre su dieta ([Ceballos y Oliva, 2005](#); [Téllez, 2001](#)). En general, los ciclos fenológicos que determinan la disponibilidad de alimento se caracterizan por una ausencia casi total de alimento en las regiones templadas durante el invierno, mientras que en general en las zonas tropicales, aunque la abundancia del alimento también fluctúa, está disponible todo el año. Esto posibilita que la mayoría de los machos (y también algunas hembras) permanezcan en esas regiones todo el año ([Medellín et al., 2009](#)).

La conservación del murciélago magueyero mexicano requiere la protección de sus hábitats, específicamente de sus plantas de alimentación y refugios ([Allen-Wardell et al., 1998](#); [Nabhan y Fleming, 1993](#)). En ese mismo sentido, el Plan de Recuperación del Murciélago Hocicudo Mexicano (*Leptonycteris nivalis*) ([USFWS, 1994](#)) y el *Microchiropteran Bats: Global status survey and conservation action plan* (Muricélagos microquirópteros: evaluación global y plan de acción para su conservación; [Hutson et al., 2001](#)) resaltan la importancia de llevar a cabo acciones de conservación para la protección de los refugios y las áreas de forrajeo de la especie.

El presente trabajo constituye un esfuerzo por obtener información detallada sobre la dieta de *L. nivalis* en cuatro refugios del centro de México a lo largo de un año, a partir del análisis de granos de polen en excretas, así como los datos sobre la presencia, la abundancia, el estado reproductivo y la proporción de sexos de las colonias en dichos refugios. Particularmente, los esfuerzos se enfocaron en la identificación a nivel de especie de los granos de polen del género *Agave* y, de manera complementaria, se presenta un análisis sobre los métodos empleados en el análisis de muestras para la determinación de la dieta de murciélagos nectarívoros.

La información obtenida en este estudio pretende contribuir al conocimiento sobre la ecología del murciélago magueyero mexicano, información que será un componente esencial en el proceso de toma de decisiones para su conservación y aporta elementos identificados como prioritarios en el Plan de Recuperación de la especie.

II. ANTECEDENTES

El orden Chiroptera cuenta con más de 1116 especies reconocidas a nivel mundial ([Simmons, 2005](#)) y, por ello, ocupa el segundo lugar entre los mamíferos en términos del número total de especies después de Rodentia. Sin embargo, la radiación evolutiva del grupo ha originado una diversificación ecológica y morfológica sin paralelo; los murciélagos ocupan diversos niveles tróficos, desde consumidores primarios hasta depredadores; se refugian en gran variedad de estructuras naturales y construidas por el ser humano, en números que van desde unos cuantos individuos hasta millones, creando las concentraciones más grandes de animales de sangre caliente en el mundo ([Medellín, 2003](#)).

Los murciélagos juegan varios papeles ecológicos importantes para los ecosistemas; muchas especies son consumidoras primarias de insectos nocturnos y se consideran esenciales para la regulación de esas poblaciones, el transporte de nutrientes a través del paisaje y como agentes biológicos de control de plagas ([Russell et al., 2005](#); [Medellín, 2003](#); [Kunz y Pierson, 1994](#)). Lo anterior basado en los volúmenes relativamente grandes que son capaces de consumir (más del 100% de su masa corporal por noche), las distancias que pueden recorrer (varios kilómetros por noche) y las presas que consumen, incluyendo aquellos insectos que atacan cultivos básicos para el ser humano como el maíz o el algodón ([Whitaker, 1993](#)). Los quirópteros son además, polinizadores y dispersores de semillas de un gran número de plantas ecológica y económicamente importantes ([Kunz y Pierson, 1994](#)). Polinizan especies asociadas con áreas secas tropicales y subtropicales, como son agaves, cactus y árboles del trópico ([Arita y Wilson, 1987](#)). Dispersan semillas de familias a las que pertenecen los higos y sus parientes, como Moraceae y Piperaceae, entre otras ([Fleming, 1987](#)), contribuyendo con la regeneración natural de la vegetación y de zonas deforestadas. A nivel mundial, existen más de 750 especies de plantas para las que se han reportado visitas de los murciélagos ([Lobova et al., 2009](#); [von Helversen y Winter, 2003](#); [Dobat y Peikert-Holle, 1985](#)).

A pesar de la importancia de estos animales para los procesos ecológicos y para el ser humano, el grupo enfrenta graves reducciones poblacionales y presiones de extinción en todo el mundo ([Hutson et al., 2001](#)). Alrededor del 16% de las especies (177) están consideradas en alguna categoría de riesgo en la Lista Roja de *The World Conservation Union* (IUCN): 25 en peligro crítico de extinción, 53 en peligro de extinción y 99 vulnerables; de cuatro siglos a la fecha, al menos cinco especies de murciélagos se han extinto ([IUCN, 2010](#)). Se piensa que las poblaciones han declinado en los últimos 50 – 100 años y, aunque la evidencia de esto último es a menudo circunstancial, existen casos donde se ha documentado ampliamente ([Hutson et al., 2001](#); [Stebbing, 1988](#); [Rabinowitz y Tuttle, 1980](#); [Mohr, 1972](#)).

Los factores que amenazan a los murciélagos generalmente están relacionados con actividades del ser humano y entre los más graves se encuentra la destrucción de los refugios de estos animales ([Medellín y Gaona, 2000](#)), que frecuentemente implica la eliminación de miles, cientos de miles o hasta millones de murciélagos, el abandono de los refugios y/o la alteración de los ciclos de las especies (reproducción, cría, hibernación), esto se hace con prácticas relativamente fáciles que pueden ser desde actos vandálicos (*grafitti*, tirar basura, destruir secciones de la cueva, ruido y luces frecuentes, etc.) hasta encender fuego dentro de las cuevas y dinamitarlas, fumigarlas con gas cianhídrico o incluso tapiarlas por completo ([Medellín et al., 2009](#)).

Una población humana en crecimiento implica mayor demanda de tierras, recursos y alimento, lo que se traduce usualmente en la degradación, la destrucción o la fragmentación de ciertos tipos de hábitat con un efecto análogo sobre las poblaciones de quirópteros; el impacto de la agricultura y sus derivados (p. e. pérdida de plantas importantes para su forrajeo, reducción en los periodos de barbecho, sobre-pastoreo, reemplazo de la vegetación natural con monocultivos, uso de pesticidas que afectan a la fauna de insectos y que son potencialmente

dañinos para la reproducción de los murciélagos, entre otros), así como las actividades industriales, fuego, deforestación, especies exóticas introducidas o contaminación, pueden afectar negativamente a las poblaciones de estos mamíferos ([Hutson et al., 2001](#)).

Por otro lado, la relación que el ser humano ha establecido a lo largo de la historia entre los murciélagos y la brujería/magia ha generado gran parte de la imagen negativa que la gente tiene de ellos ([McCracken, 1992](#)). Los hábitos alimenticios del murciélago vampiro se han exagerado tanto y confundido con leyendas del Viejo Mundo (como las del conde Drácula en Europa del este), que este murciélago está rodeado de mitos. Ha sido considerado como una amenaza tanto para las personas como para los animales domésticos en América Latina ([Nowak, 1994](#)), donde, irónicamente, sus poblaciones se han incrementado en áreas donde el ganado europeo ha sido introducido ([Hutson et al., 2001](#)). Cabe mencionar, que los murciélagos hematófagos sólo se encuentran en el continente americano. El vampiro común es ampliamente perseguido como vector de la rabia, que llega a transmitirse al ganado y otros ungulados de los que se alimenta, aunque la incidencia es menor al 1% ([Messenger et al., 2003](#)). Existen métodos para controlar las poblaciones de vampiro cuando se identifican como problemáticas, siendo el principal de éstos, el uso de anticoagulantes aplicados a individuos que se capturan en redes de niebla y que al momento del acicalamiento son transmitidos a otros miembros de la colonia ([Medellín et al., 2008](#)). Sin embargo, los refugios también han sido destruidos (quemados, dinamitados, tapiados) con el objeto de exterminar murciélagos vampiro, ocasionando la pérdida de poblaciones de otras especies que habitan los mismos refugios y que esultan inofensivas para el ser humano o incluso benéficas para éste, no sólo de fauna quiropterológica sino de otros tipos ([Hutson et al., 2001](#)).

Existen ocho familias de murciélagos en México que comprenden 65 géneros y 138 especies, 15 de las cuales son endémicas ([Medellín et al., 2008](#); [Ceballos y Oliva, 2005](#); [Tejedor, 2005](#)),

representando más del 10% del total de especies a nivel mundial. La gran diversidad de murciélagos se atribuye a la compleja topografía del país, al hecho de que éste presenta casi todos los tipos de vegetación existentes en el mundo y, a que contiene tres elementos biogeográficos distintos en su territorio: Neotropical, Neártico y Endémico ([Medellín, 2003](#)). Desgraciadamente, 38 de estas especies se encuentran dentro de las categorías de riesgo establecidas para la fauna y la flora silvestres de México, incluyendo 5 endémicas ([SEMARNAT, 2002](#)): 4 en peligro de extinción, 15 amenazadas y 19 bajo protección especial.

En México se distribuyen 12 de las aproximadamente 50 especies de murciélagos nectarívoros (Phyllostomidae: Glossophaginae) del mundo ([Medellín et al., 2008](#); [Ceballos y Oliva, 2005](#); [von Helversen y Winter, 2003](#)). Este grupo de quirópteros presenta adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que aseguran su alimentación, principalmente a base de néctar y polen en hábitats tropicales y subtropicales: rostro alargado con dentición reducida que alberga una lengua larga y extensible, equipada en su extremo distal con papilas especializadas para la recolección de néctar; aparato digestivo corto como consecuencia del breve periodo de retención del néctar; sentido del olfato muy desarrollado (preferencia hacia olores con compuestos de sulfuro); alta sensibilidad visual (incluso en el espectro de luz ultravioleta); ecolocación; memoria espacial desarrollada (con relación a la localización de las plantas de su dieta); curiosidad extrema, posiblemente como consecuencia del carácter efímero de sus fuentes de alimentación ([Tschapka y Dressler, 2002](#); [Arita y Santos del Prado, 1999](#); [Arita y Martínez del Río, 1990](#)). Por otra parte, las plantas cuyas flores dependen de los murciélagos para ser polinizadas, frecuentemente exhiben adaptaciones morfológicas que han sido moldeadas evolutivamente por las interacciones planta-animal (síndromes florales), entre las que destacan: aromas generalmente penetrantes; flores conspicuas, resistentes, de fácil acceso y con propiedades acústicas que favorecen su detección por medio de la ecolocación de los murciélagos; estructuras florales que facilitan la transmisión del polen; y producción significativa

de néctar. Como parte de las características de la interacción planta-murciélago, éstos últimos generalmente visitan un número reducido de especies vegetales (por lo que la transferencia de polen es altamente dirigida) y pueden transportar el polen grandes distancias, permitiendo a las plantas ocurrir en densidades bajas ([Tschapka y Dressler, 2002](#)).

Historia natural de *Leptonycteris nivalis*

El murciélago magueyero mexicano, *Leptonycteris nivalis* ([Saussure, 1860](#)), es el más grande de los glosófaginos mexicanos con una longitud total de entre 76 y 85 mm, y un peso que va de 18 a 30 g ([Arita, 2005a](#)). Se distingue de *L. yerbabuena* (murciélago hocicudo) por su mayor tamaño, su pelaje más grisáceo y largo, un uropatagio más angosto y peludo, así como por la mayor longitud de la última falange del tercer dedo (>15mm) ([Medellín et al., 2008](#); [Arita, 2005a](#); [Davis y Schmidly, 1997](#)).

L. nivalis posee un comportamiento altamente colonial y las cuevas son su principal refugio diurno, donde usualmente permanece en la zona de media luz. También se ha reportado en minas, grietas, túneles, edificios y, rara vez, en árboles huecos ([Hutson et al., 2001](#)). Es una especie casi endémica ([Arita y Humphrey, 1988](#)), ya que fuera de México sólo se encuentra en dos regiones pequeñas de los Estados Unidos, en el Condado de Hidalgo, Nuevo México y en el Parque Nacional Big Bend, Texas; en la República Mexicana su límite de distribución al sur se ubica en los estados de Morelos, Puebla y Guerrero ([Arita, 2005a](#); [Arita, 1991](#); [Arita y Humphrey, 1988](#)). Se localiza principalmente en altitudes intermedias a lo largo de las sierras Madre Oriental, Occidental y el Eje Neovolcánico Transversal ([Arita, 2005a](#)).

Las dos especies del género *Leptonycteris* son simpátricas en el centro y norte de México ([Arita y Humphrey, 1988](#)); el área de distribución de *L. nivalis* se encuentra prácticamente incluida en la de *L. yerbabuena*. Sin embargo, existe una segregación altitudinal parcial de las especies,

ya que *L. nivalis* ocurre, generalmente, en localidades más altas (1,000 a 2,200, hasta 3,500 msnm) y frías (20°C) que el murciélago hocicudo (<1,800 msnm, 25°C); asimismo, el primero se ubica principalmente en las zonas de transición entre el bosque tropical caducifolio y los bosques de pino-encino, mientras que el último ocupa más frecuentemente los bosques tropicales y subtropicales secos ([Arroyo-Cabrales et al., 2008](#); [Arita, 2005a](#); [Arita, 2005b](#); [Arita, 1991](#); [Baker y Cockrum, 1966](#)). La segregación, no obstante, es incompleta, pues hay altitudes en las que se sobrepone la presencia de ambas especies, ya que se distribuyen también, por ejemplo, en matorrales xerófilos ([Arita, 1991](#); [Handley, 1976](#)); en este mismo sentido, Arita ([1991](#)) sugiere que de existir una segregación espacial, la asociación entre cada una con especies particulares de *Agave* sería de esperarse. Los dos murciélagos son considerados polinizadores primarios de los agaves y éstos, parte importante de su dieta ([Von Helversen y Winter, 2003](#); [Hutson et al., 2001](#); [USFWS, 1994](#)). Téllez ([2001](#)) concluye que *L. nivalis* es mucho más especializado en el aprovechamiento de recursos CAM que *L. yerbabuena*, debido a que hace un uso más limitado de los derivados metabólicos C₃, y propone la existencia de un mecanismo ecológico de segregación alimentaria que permite la simpatria de las especies.

Hipótesis de los movimientos altitudinales

La búsqueda estacional de recursos florales a lo largo de su distribución geográfica, ha sido considerada la razón más importante para explicar la migración de murciélagos como *L. nivalis* ([Fleming et al., 1993](#); [Cockrum, 1991](#); [Koopman, 1981](#)). Téllez ([2001](#)) retoma los cuestionamientos a la hipótesis de la migración latitudinal para las poblaciones de quirópteros del trópico mexicano ([Valiente-Banuet et al., 1997a, 1997b](#); [Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996](#); [Valiente-Banuet et al., 1996](#)) y sugiere que, en el caso de *L. nivalis*, podría ser llevada a cabo principalmente por las hembras preñadas a finales del invierno (de sur a norte) y posteriormente, a finales del verano (de norte a sur) por las hembras postlactantes y la camada del año (una, a veces dos crías nacen en México entre abril y principios de junio; [Hutson et al.,](#)

[2001](#)); la migración de los machos sería entonces, un movimiento con un patrón longitudinal-altitudinal entre los diferentes hábitats del centro de México. En este sentido se ha planteado una segregación sexual geográfica, ya que los machos rara vez aparecen en la parte más septentrional del rango de distribución de la especie y se ha reportado la presencia de colonias en primavera y verano (época de partos y lactancia) en el sur del área de distribución ([Hutson et al., 2001](#); [Téllez, 2001](#); [Davis y Schmidly, 1997](#); [Easterla, 1972](#)). Por otro lado, con base en las evidencias de su estudio, Téllez ([2001](#)) plantea que el ciclo reproductivo de la especie es monoéstrico y que existe un solo grupo reproductivo a lo largo de toda el área de distribución del murciélago magueyero mexicano.

La hipótesis de los movimientos altitudinales se propone originalmente a partir del hecho de que *L. yerbabuena* se puede capturar durante todo el año en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y de la disponibilidad relativamente constante de recursos alimenticios a lo largo del año en el centro y sur de México ([Rojas-Martínez et al., 1999](#); [Valiente-Banuet et al., 1997a, 1997b](#); [Rojas-Martínez, 1996](#); [Valiente-Banuet et al., 1996](#)). La idea central es que el patrón estacional de los recursos que permiten la migración latitudinal de *L. yerbabuena* en el norte, también se presenta en las zonas altas (centro) y bajas (sur) del trópico, las primeras representadas por las cactáceas columnares de zonas como el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y las segundas por el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas. Así, en el trópico existen hábitat contiguos que producen recursos durante todo el año, éstos se agrupan espacial y temporalmente, mostrando una marcada estacionalidad ([Téllez, 2001](#)).

Análogamente, dicha hipótesis sugiere que individuos de *L. nivalis* pueden encontrarse todo el año en el centro de México, aprovechando la productividad de las diferentes asociaciones vegetales presentes a la misma latitud ([Rzedowski, 1978](#)), siendo que la floración de los matorrales xerófilos les proporcionan recursos alimenticios en primavera, los bosques de pino-

encino durante el verano y el bosque tropical caducifolio en otoño e invierno ([Rojas-Martínez, 1996](#)). Las características fenológicas de estos tipos de vegetación se alternan en un mosaico espacial que puede proveer alimento a los murciélagos durante todo el año a lo largo del Valle de Tehuacan, la Cuenca del Balsas y la costa central del Pacífico de México a distancias relativamente cortas en función de la capacidad de vuelo de la especie ([Rojas-Martínez, 1996](#)).

Estado de conservación de *Leptonycteris nivalis*

El murciélago magueyero mexicano se encuentra clasificado como especie Amenazada en la NOM-059-SEMARNAT-2001 de México ([SEMARNAT, 2002](#)) y, en Peligro de Extinción según la Lista Roja de la IUCN ([Arroyo-Cabrales et al., 2008](#)) y la *Endangered Species Act* ([ESA, 2010](#); evaluación en 1988). Aunque se reconoce que *L. nivalis* no es una especie muy abundante ([Arita y Humphrey, 1988](#)) y, que sus áreas de distribución y ocupación probablemente no han cambiado mucho en el tiempo, es posible que el número de subpoblaciones y el tamaño poblacional hayan disminuido dramáticamente en algunas localidades en las últimas tres décadas ([Arroyo-Cabrales et al., 2008](#)). En este sentido, se han registrado reducciones en el tamaño poblacional de varias colonias en México, como es el caso de una mina abandonada en Nuevo León, donde los números cayeron de 10,000 individuos en 1938 a ninguno en 1983; otra mina que albergaba miles de murciélagos en 1967 fue utilizada por uno solo en 1983; en la cueva de Mount Emory, Parque Nacional Big Bend en Texas, cuya población probablemente depende de la disponibilidad de alimento en México y a lo largo de la ruta migratoria, se llegaron a registrar 10,650 individuos en 1967, ninguno en 1970 y un máximo de 1,000 entre 1980 y 1984 ([Hutson et al., 2001](#); [USFWS, 1994](#); [Wilson, 1985](#)). Sin embargo, estos cambios poblacionales podrían también reflejar movimientos entre diferentes refugios en distintos años, ser resultado de cambios estacionales en la distribución de los murciélagos ó una consecuencia de las variaciones en la disponibilidad de alimento a lo largo del área de distribución y rutas migratorias ([Arroyo-Cabrales et al., 2008](#)).

Una de las principales amenazas para la especie es la pérdida de las plantas de las que se alimenta debido a la destrucción del hábitat para satisfacer necesidades de las poblaciones humanas (agricultura, ganadería, construcción de viviendas y caminos, entre otras), incluyendo la producción de tequila y otros usos de las especies de *Agave* que no permiten la floración de las plantas para su consumo por los murciélagos ([Arroyo-Cabral et al., 2008](#)). Los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* son los principales polinizadores de muchas especies de magueyes y cactus columnares ([Valiente-Banuet et al., 2007](#); [Rocha et al., 2005](#); [Arizaga et al., 2000](#); [Valiente-Banuet et al., 1997a, 1997b](#)). La relación mutualista entre dichos organismos parece variar latitudinalmente, siendo muy simétrica en el sur y centro de México, mientras que en el noroeste del país los murciélagos dependen más de las plantas que éstas de ellos ([Arizona-Sonora Desert Museum, 2007](#)): en el Valle de Tehuacán, Puebla, por ejemplo, la polinización por estos animales representa el 100% de producción de frutos en cactus columnares (*Neobuxbamia*; [Valiente-Banuet et al., 1996](#); [Valiente-Banuet et al., 1997a](#)); esto contrasta con la región costera del desierto sonorense, cerca de Bahía Kino, pues este mecanismo representa del 25 al 90% del total de frutos producidos por tres especies de cactus columnares como el cardón o el saguaro ([Fleming et al., 1996](#)); en el sureste de Arizona, la polinización por murciélagos sólo representa el 33% de la producción de frutos en *Agave palmeri* cercanos a sus refugios ([Slauson, 2000](#)). Lo anterior sugiere que el impacto de los procesos de extinción en los murciélagos magueyeros perjudicaría fuertemente el éxito reproductivo de las plantas que dependen de ellos para su polinización en varias partes de su área de distribución, principalmente en el sur y centro del país ([Arizona-Sonora Desert Museum, 2007](#)).

Otra amenaza importante para *L. nivalis* es la pérdida y la destrucción de sus refugios ([Arroyo-Cabral et al., 2008](#)), entre otras causas, por actividades del ser humano que los dañan y/o modifican, perturbando a las colonias reproductoras o de maternidad (turismo, espeleología no regulada, vandalismo), así como el control mal operado de murciélagos vampiro (*Desmodus*

rotundus). En un intento por exterminar a *D. rotundus*, los campesinos y ganaderos llegan a aniquilar colonias enteras de esta especie sin considerar el impacto de los métodos empleados (fuego, explosivos) sobre otras, pensando que con ello disminuirá la pérdida de ganado ([Medellín, 2003](#); [Hutson et al., 2001](#)). Por otra parte, el incremento poblacional de gatos domésticos y ferales, así como de otros depredadores cerca de asentamientos humanos puede afectar la sobrevivencia de las colonias de murciélagos, sobre todo de maternidad ([Arroyo-Cabrales et al., 2008](#)).

Con el objeto de mejorar el estado de conservación de *Leptonycteris nivalis*, en 1994 surge el Plan de Recuperación del Murciélago Magueyero ([USFWS, 1994](#)) entre México y los Estados Unidos de América. Dicha estrategia delinea los pasos necesarios para cambiar la situación de la especie con el objeto de que ocupe una categoría de riesgo menor y, señala dos de ellos como esenciales para evitar una reducción mayor de las poblaciones y una posible extinción: 1) protección, monitoreo y ubicación de los refugios, así como 2) determinación de las necesidades de forrajeo y protección de dichos hábitat, ambos a lo largo de la ruta migratoria de la especie.

En congruencia con este esfuerzo binacional, también en 1994 se firma un acuerdo entre México y EUA para establecer el Programa para la Conservación de los Murciélagos de México (PCMM). Actualmente, el PCMM constituye una asociación consolidada del Instituto de Ecología de la UNAM en México, con la participación de otras organizaciones. Originalmente, éste programa se enfocaba en especies migratorias (*Leptonycteris nivalis*, *L. yerbabuena*, *Choeronycteris mexicana* y *Tadarida brasiliensis*), pero actualmente trabaja en su conservación, y la de especies endémicas y en riesgo (p.e. *Myotis vivesi*, *M. planiceps*; [Medellín, 2003](#)). Al día de hoy, el PCMM tiene presencia en 21 estados de la República Mexicana donde 25 cuevas son monitoreadas ([Medellín, 2006](#)).

Medellín ([2003](#)) explica que el Programa se divide en tres componentes básicos: Investigación, Conservación y Educación Ambiental. El objetivo del primero es producir conocimiento para comprender mejor la ecología, la historia natural de las especies mexicanas y el efecto de las actividades humanas sobre ellas. El componente de Conservación consiste en trabajar en conjunto con las autoridades municipales, estatales y federales para desarrollar mejores lineamientos y acciones de conservación para proteger a las especies y su hábitat (planes de manejo, leyes, áreas naturales protegidas, etc.). A este respecto es importante mencionar la contribución del PCMM en el desarrollo de la Ley General de Equilibrio Ecológico para la Protección al Ambiente ([DOF, 1988](#)).

Por otro lado, el Programa sugirió que todas las cuevas, grietas naturales y cenotes fueran protegidos bajo una nueva categoría de áreas naturales protegidas a nivel federal: los Santuarios, áreas pequeñas en las que es necesario proteger una población de cierta especie o un segmento de diversidad biológica importantes y, donde todo tipo de extracción de recursos está prohibido. Siguiendo este enfoque, el PCMM presentó la Justificación para la Creación de Santuarios para la Protección de Ecosistemas Cavernícolas ([Medellín, 2002](#)) ante la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). Según la propuesta, 10 cuevas prioritarias para el Programa quedarían decretadas bajo esta categoría por albergar colonias grandes de murciélagos (millones de individuos); colonias de especies consideradas en riesgo de extinción, endémicas o migratorias; colonias de varias especies (son prioritarias aquellas que albergan más de 10 especies); o colonias que se encuentran cerca de comunidades humanas que puedan ejercer alguna influencia negativa sobre ellas (vandalismo, factores destructivos). Así, la propuesta incluye cuevas del norte, de la zona centro (p. e. Cueva de la Gruta en Michoacán, Cueva de Xoxafí en Hidalgo, Cueva del Diablo en Morelos) y del sur de México.

El tercer componente del programa es el que articula el trabajo de los otros dos con la sociedad, ya que lleva toda la información producida en las investigaciones y sobre las acciones de

conservación a las personas y grupos humanos que conviven diariamente con los murciélagos, que habitan en las mismas zonas que éstos y que aprovechan los mismos recursos. La línea de Educación Ambiental trabaja en escuelas con niños de 5^{to} y 6^{to} de primaria utilizando material didáctico y juegos para mostrar la importancia de los murciélagos en los ecosistemas y en las actividades productivas del ser humano e intenta desmitificar a estos animales para evitar su exterminio por miedo, falta de información o prejuicios. Asimismo, trabaja con las mujeres (varias comunidades son rurales, donde los hombres se han ido a trabajar a la capital del estado o al extranjero) en talleres de manualidades para difundir la misma información que a los niños, amén de que los productos son vendidos por las comunidades, lo que les proporciona beneficios adicionales.

Los resultados de las evaluaciones efectuadas en las localidades donde se ha implementado el Programa indican que los niños de las generaciones actuales manejan más información sobre los murciélagos que aquellos con los que empezó el PCMM, indicando que se ha difundido la información entre las personas de la comunidad a favor de los murciélagos. Asimismo, las cuevas prioritarias en donde ha trabajado el Programa muestran un incremento en sus poblaciones de murciélagos o estabilidad en las mismas.

El PCMM implementa además acciones para el control de murciélagos vampiro en áreas donde potencialmente constituyen un problema, trabajando con las comunidades locales, investigadores y funcionarios públicos del sector ambiental, ganadero y de salud.

Dieta del murciélago magueyero mexicano

Existe poca información sobre los hábitos alimentarios de *Leptonycteris nivalis* ([Sánchez y Medellín, 2007](#)) y aparentemente, muchos estudios que reportan datos para la especie, en realidad se basaron en observaciones sobre *L. yerbabuena* ([Arita y Humphrey, 1988](#)), por lo que la información generada antes del trabajo de Arita y Humphrey ([1988](#)) debe considerarse

con cuidado ([USFWS, 1994](#)). Tomando en cuenta sólo los datos publicados que se refieren a *L. nivalis* con certeza, el número de plantas reportadas en su dieta alcanza las 31 especies, 15 géneros y 10 familias ([Sánchez y Medellín, 2007](#)).

Considerando lo anterior, la **Tabla 1** contiene las plantas reportadas en la literatura como parte de la alimentación de *Leptonycteris nivalis*. Cabe resaltar, que sólo 5 de estos estudios basan sus resultados en el análisis directo de contenidos estomacales, excretas y/o polen en pelo ([Sánchez y Medellín, 2007](#); [Valiente-Banuet et al., 1997a, 1997b](#); [Rojas-Martínez, 1996](#); [Álvarez y González, 1970](#)). Por otro lado, los granos de polen de varias de estas plantas son depositados por otros medios (aire, insectos) en las flores de las que se alimentan los murciélagos e ingeridas de manera incidental, por lo que pudieran representar una contaminación en las muestras, tal es el caso de *Pinus*, *Ficus*, *Eucalyptus*, Graminae, Compositae, entre otras ([Sánchez, 2004](#)).

De las 31 especies reportadas en la dieta de *L. nivalis* ([Sánchez y Medellín, 2007](#)), casi la mitad pertenece al género *Agave*, aunque pocas de ellas han sido determinadas a partir de la identificación de granos de polen en muestras de pelo ó excretas (ver **Tabla 1**).

Existen más de 160 especies del género *Agave*, de las cuales 75% se distribuyen en México (alrededor de 125; [Equiarte y Souza, 2007](#)). Dicho género está compuesto por dos subgéneros, *Littaea* y *Agave*, que se distinguen por presentar una estructura floral espigada o paniculada, respectivamente. En general, las características de las flores en los agaves espigados (síndrome floral) sugieren un tipo de polinización realizada por insectos (entomofílica), mientras que en los agaves paniculados sugiere la polinización quiropterofílica ([Fleming et al., 1993](#); [Schaffer y Schaffer, 1977](#)). Sin embargo, varios autores han reportado la presencia de agaves espigados en la dieta de murciélagos nectarívoros ([Sánchez y Medellín, 2007](#); [Hevly, 1979](#); [Schaffer y Schaffer, 1977](#); [Cockrum y Hayward, 1962](#)).

Plantas	Autor (es) y año*	Tipo de muestra			
		Contenido Estomacal	Polen en pelo	Excretas	Otros
<i>Agave</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	
<i>Agave chisosensis</i>	Easterla, 1972				Abundancia-floración (comentario del autor)
<i>Agave dasylirioides</i>	Sánchez y Medellín, 2007		x	x	
<i>Agave havardiana</i>	Kuban, 1989				Observación de visita floral
<i>Agave horrida</i>	Sánchez y Medellín, 2007		x	x	
<i>Agave inaequidens</i>	Sánchez y Medellín, 2007		x	x	
<i>Agave lechuguilla</i>	Easterla, 1972				Abundancia-floración (comentario del autor)
<i>Agave marmorata</i>	Rojas-Martínez, 1996		x	x	Observación de visita floral
<i>Agave neomexicana</i> **	Reid et al., 1985				
<i>Agave palmeri</i>	Dobat y Peikert-Holle, 1985***				
<i>Agave parryi</i>	Alcorn et al., 1961				Observación de visita floral
	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
<i>Agave salmiana</i>	Sánchez y Medellín, 2007		x	x	
<i>Agave scabra</i>	Easterla, 1972				Abundancia-floración (comentario del autor)
<i>Agave schottii</i>	McGregor et al., 1962				Observación de visita floral
	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
Apocynaceae	Álvarez y González, 1970	x		x	
<i>Anoda</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	
	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
Asteraceae	Álvarez y González, 1970	x		x	
<i>Bauhinia unguolata</i>	Sánchez y Medellín, 2007		x	x	
<i>Bombax</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	
Bombacaceae (<i>Pseudobombax</i> spp.)	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
Boraginaceae (<i>Cordia</i> spp.)	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
Caesalpiniaceae (<i>Conzattia</i> spp.)	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
<i>Calliandra</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	
	Dobat y Peikert-Holle, 1985				

Plantas	Autor (es) y año*	Tipo de muestra			
		Contenido Estomacal	Polen en pelo	Excretas	Otros
<i>Calliandra houstoniana</i>	Sánchez y Medellín, 2007		x	x	
<i>Carnegia gigantea</i>	Alcorn et al., 1961				Observación de visita floral
	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
<i>Ceiba</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	
<i>Ceiba acuminata</i>	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
<i>Ceiba aesculifolia</i>	Sánchez y Medellín, 2007		x	x	
<i>Ceiba parviflora</i>	Rojas-Martínez, 1996		x	x	Observación de visita floral
<i>Ceiba pentandra</i>	Villa-Ramírez, 1967				Observación de visita floral
	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
Compositae	Álvarez y González, 1970	x		x	
Convolvulaceae (<i>Ipomoea</i> spp.)	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
<i>Crescentia</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	
<i>Crescentia alata</i>	Villa-Ramírez, 1967				Observación de visita floral
	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
<i>Crescentia cujete</i>	Villa-Ramírez, 1967				Observación de visita floral
	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
<i>Eucalyptus</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	Contenido estomacal, excretas
	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
<i>Ficus</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	
Graminae	Álvarez y González, 1970	x		x	
<i>Ipomoea</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	
<i>Ipomoea arborescens</i>	Sánchez y Medellín, 2007		x	x	
Labiatae	Álvarez y González, 1970	x		x	
<i>Lantana</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	
Leguminosae	Álvarez y González, 1970	x		x	
<i>Lemaireocereus thurberi</i>	Alcorn et al., 1961				Observación de visita floral
Liliaceae	Álvarez y González, 1970	x		x	
Malvaceae	Álvarez y González, 1970	x		x	
<i>Malvaviscus acerifolius</i>	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
<i>Manfreda</i>	Equiarte y Búrquez, 1987		x		Observación de visita floral

Plantas	Autor (es) y año*	Tipo de muestra			
		Contenido Estomacal	Polen en pelo	Excretas	Otros
<i>brachystachya</i> ****					
<i>Myrtillocactus</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	
	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
	Simmons y Wetterer, 2002				
<i>Musa</i> spp.	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
<i>Neobuxbamia macrocephala</i>	Valiente-Banuet et al., 1997a		x	x	Observación de visita floral
<i>Neobuxbamia mezcalensis</i>	Valiente-Banuet et al., 1997a		x	x	Observación de visita floral
<i>Neobuxbamia tetetzo</i>	Rojas-Martínez, 1996		x	x	Observación de visita floral
<i>Oenothera</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	
	Dobat y Peikert-Holle, 1985				
<i>Pachycereus weberi</i>	Valiente-Banuet et al., 1997b		x	x	Observación de visita floral
	Simmons y Wetterer, 2002				
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>	Valiente-Banuet et al., 1997a		x	x	Observación de visita floral
<i>Pinus</i> spp.	Álvarez y González, 1970	x		x	
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	Sánchez y Medellín, 2007		x	X	Excretas, polen en pelo
<i>Stenocereus beneckeii</i>	Sánchez y Medellín, 2007		x	X	Excretas, polen en pelo
<i>Stenocereus pruinosus</i>	Rojas-Martínez, 1996		x	x	Observación de visita floral
<i>Stenocereus stellatus</i>	Rojas-Martínez, 1996		x	x	Observación de visita floral
	Arias-Cóyotl et al., 2006				Observación de visita floral (<i>Leptonycteris</i> spp.)
<i>Stenocereus thurberi</i>	Simmons y Wetterer, 2002				

Tabla 1.- Plantas reportadas en la alimentación de *L. nivalis* y tipo de muestra utilizada en los estudios (Modificada de [Sánchez y Medellín, 2007](#)).

*Se consultaron los trabajos de Geiselman *et al.* (2006); Butanda *et al.* (1978); y Gardner (1977). No se reportan porque consisten en compilaciones que citan a los autores que se mencionan en la tabla.

**Reid *et al.* (1985) no reportan precisamente a *A. neomexicana* como parte de la dieta de *L. nivalis*, sólo mencionan que mientras los polinizadores de esa especie no se han estudiado, J. Kuban (com. pers. a los autores) cree que los polinizadores de *A. havardiana* son murciélagos y pájaros passerinos de las Montañas Chisos y que se sabe que *L. nivalis* y *C. mexicana* visitan esas montañas.

***No visto.

****Eguiarte y Búrquez (1987) hacen referencia a *L. yerbabuena* (=sanborni) como el visitante nocturno más común de *Manfreda brachystachya*, no a *L. nivalis*.

Consideraciones Metodológicas

Los murciélagos nectarívoros visitan las flores en busca de néctar o polen, de los que obtienen principalmente azúcares y proteínas ([Tschapka y Dressler, 2002](#); [Arita y Martínez del Río, 1990](#)), y mientras lo hacen, pueden aproximarse a las plantas y: a) perforar la corola para extraer el néctar sin tocar las anteras; b) extraer el néctar de la corola haciendo contacto con las anteras; o c) alimentarse directamente del polen, ingiriendo o no el néctar.

Debido a que la exina de los granos de polen es resistente a las enzimas digestivas, puede ser extraído del contenido estomacal, del pelo de los animales (puede adherirse a él cuando el murciélago se alimenta del néctar de la flor) o de sus excretas y, utilizarse para inferir las especies vegetales de las que se alimentó ([Thomas y LaVal, 1988](#)). Cabe mencionar que a pesar de la alta resistencia de la exina a la degradación, los murciélagos pueden obtener proteínas, vitaminas y minerales para complementar su alimentación a partir del polen ([Herrera y Martínez del Río, 1998](#); [Altringhan, 1996](#)), ya que las condiciones en su estómago (temperatura y presencia de ácido clorhídrico) permiten extraer el contenido celular del grano a través de sus aperturas ([Howell, 1974](#)). En este sentido se ha reportado que *L. yerbabuena* puede aprovechar del 46% al 90% de los granos de polen que consume ([Herrera y Martínez del Río, 1998](#)).

La forma y el tamaño de los granos de polen varía dependiendo de su nivel de hidratación, por lo tanto, su determinación o identificación se realiza frecuentemente con base en el tipo y el número de aperturas que presentan (p.e. poros, colpos, sulcos), la estructura del grano (características infratectales p.e. columelar, alveolar, granular) y su ornamentación (la cual puede estar definida por la escultura en granos tectados y subtectados, o por la estructura en granos intectados), que son generalmente constantes y, a partir de las cuales, pueden distinguirse “tipos polínicos” ó “morfoespecies de polen” (**Figura 1**; [Faegri e Iversen, 1989](#)).

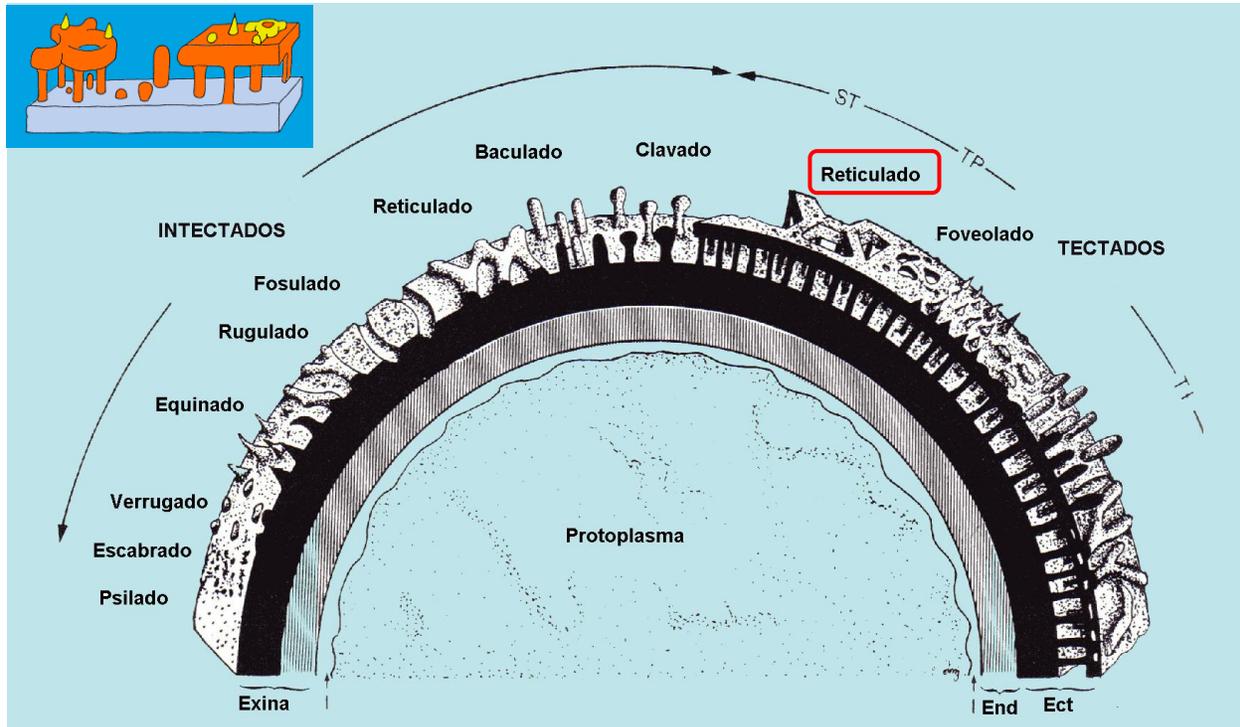


Figura 1.- Esquema general de la estructura y la escultura de los granos de polen ([Praglowski y Raj, 1979](#)). El cuadro rojo indica la ornamentación reticulada, presente en los granos de las especies de *Agave*.

El polen de plantas polinizadas por murciélagos es generalmente esférico (entre esferoidal y oblado, rara vez prolado), de gran tamaño (50μ a 300μ ; única característica diagnóstica) y su ornamentación conspicua, nunca psilada o lisa y, más frecuentemente per-reticulada ([Stroo, 2000](#); [Palacios, 1975](#)).

El género *Leptonycteris* ha sido considerado como uno de los más especializados en el consumo de granos de polen dentro de la familia Glossophaginae, incluso por encima de *Choeronycteris* e *Hylonycteris* ([Álvarez y González, 1970](#)), particularmente de magueyes y cactus columnares.

Las variaciones que presentan los granos de polen de plantas del género *Agave* son escasas y a veces difíciles de distinguir ([Ojeda et al., 1984](#)). Se trata de granos per-reticulados,

semitectados, heterobrocados, monosulcados, de 50 – 150 μ de tamaño; con exina de 2 a 5 μ y sexina de 1 a 4 μ ; lúminas redondeadas a irregulares de 1 – 20 μ de diámetro, ornamentadas con procesos verrugosos, granuloso o por placas irregulares; muri de 1 hasta 7 μ de ancho, 1-3 columnelado ([Álvarez y Köhler, 1987](#); [Ojeda et al., 1984](#); este estudio).

En general, los granos de polen del género *Agave* son característicos y pueden distinguirse de otros géneros relacionados por el tipo de asociación, la ornamentación y la apertura. Por ejemplo, los granos del género *Furcraea* también son monosulcados y semitectados, pero presentan una asociación tipo tétrada tetragonal, mientras que *Agave* exhibe mónadas; en el caso de *Yucca*, los granos son monosulcados pero tectado-perforados; y en *Beaucarnea* son también monosulcados pero microreticulados y a veces con presencia de gemas y clavos ([Palacios et al., 1988](#); [Ojeda et al., 1984](#); [Ludlow-Wiechers y Ojeda, 1983](#)). Sin embargo, el género *Manfreda* en ocasiones ha sido agrupado junto con *Agave* en un mismo “tipo polínico”, ya que también presenta granos de polen en mónadas, monosulcados y semitectados ([Álvarez y Köhler, 1987](#)).

Existen varias técnicas empleadas para el estudio de los hábitos alimenticios de murciélagos nectarívoros. El análisis del contenido estomacal implica el sacrificio del animal y aunque permite detectar la ingesta de néctar [caso (a) mencionado arriba], éste contiene pocas características que permitan reconocer las plantas a las que pertenece, por lo que se utiliza el polen como indicador de la visita del murciélago a cierta especie de planta ([Thomas y Laval, 1988](#)). En este sentido, el estudio de Álvarez y González ([1970](#)) comprueba que los resultados obtenidos a partir del análisis de excretas no difieren significativamente de las observaciones realizadas en el contenido estomacal. Así, los análisis de polen en pelo y excretas constituyen técnicas muy comunes en el estudio de la dieta de murciélagos nectarívoros actualmente. Sin

embargo, Thomas y LaVal ([1988](#)) plantean algunas consideraciones importantes con respecto a éstas técnicas:

- “a) El lugar en que se depositan los granos de polen en el cuerpo del murciélago depende de la morfología de la flor y la posición de las anteras;
- b) Debido a que las diferentes especies de plantas producen polen en mayor o menor medida, las cantidades de éste no pueden utilizarse para indicar su uso relativo por los murciélagos, y por ello el registro debe darse en términos de presencia/ausencia;
- c) El polen, la pulpa de los frutos y las semillas, permanecen en el tracto digestivo entre 15 y 60 minutos, mientras que no se tiene conocimiento sobre el tiempo que el polen permanece adherido al pelaje (depende de los periodos de acicalamiento), por tanto, los datos obtenidos a partir de las excretas no son comparables con aquellos provenientes del polen en pelo;
- d) Las flores polinizadas por murciélagos abren las anteras y producen néctar principalmente durante la noche, pero los periodos en que esto sucede varían entre especies y, se debe tener cuidado, por ejemplo, de que las muestras de excretas tomadas en los refugios no estén sesgadas hacia aquellas especies con picos de secreción de néctar tardíos.”

La información derivada de muestras de pelo y de excretas no es comparable, aunque puede ser complementaria; sin embargo, los métodos para coleccionar las primeras impiden su procesamiento (acetólisis) y dificultan la identificación detallada de granos de polen como los del género *Agave* ([Sánchez, 2004](#)), pues al no eliminar su contenido y los componentes de la pared, se vuelve complicada la observación de la ornamentación del grano.

Otra técnica recientemente empleada es el análisis de isótopos estables de carbono para determinar la composición general de la dieta de murciélagos nectarívoros; éste estudio se realiza a partir de tejido muscular y refleja la dieta de un animal en el periodo correspondiente a

un mes previo a la colecta de las muestras ([Tieszen et al., 1983](#)). La desventaja de esta técnica, además de que su costo es elevado, consiste en que no permite obtener resultados a nivel de especie, ya que la composición isotópica del carbono sólo aporta información que permite distinguir los productos provenientes de plantas con diferente vía metabólica (CAM, C₃ y C₄) ([Fleming, 1995](#)).

La **Tabla 2** contiene 20 trabajos realizados de 1970 a 2007 sobre los hábitos alimentarios de varias especies de murciélagos nectarívoros, incluyendo los tipos de muestra utilizados y el método empleado para analizarlas. A partir de la misma es posible identificar dos grandes enfoques en el análisis de las muestras (principalmente polen en pelo y excretas): el enfoque palinológico y el enfoque quiropterológico.

Los trabajos de Quiroz *et al.* ([1986](#)), Sánchez-Casas y Álvarez ([2000](#)), Riechers *et al.* ([2003](#)) y Díaz ([2003](#)) siguen el enfoque palinológico, que implica el conteo de granos de polen en las muestras y la determinación de la importancia de cada especie de planta identificada con base en la frecuencia de ocurrencia de los granos en la muestra y en el conteo total. Este tipo de análisis se deriva de los estudios realizados en rocas sedimentarias, sedimentos (paleopalinología) y mieles (melisopalinología), donde los conteos constituyen estimaciones utilizadas para inferir, en última instancia, la composición de la vegetación (estudios paleopalinológicos) ó bien las preferencias florales en el caso de los estudios melisopalinológicos. Dichos conteos representan sólo una muestra y por tanto se encuentran sujetos a la incertidumbre estadística, de manera que mientras más granos son contados, mayor representatividad tendrán los datos obtenidos ([Faegri e Iversen, 1989](#)). Varios autores han intentado determinar el conteo mínimo necesario para lograr lo anterior y las propuestas van desde los 150 hasta los 5000 granos de polen, con un promedio generalmente alrededor de los 1000; estas experiencias indican que si llegan a contarse menos de 150 granos, las

variaciones son demasiado profundas como para asegurar que las observaciones son confiables y que no incorporan la incertidumbre estadística de los conteos ([Faegri e Iversen, 1989](#); [Bowman, 1931](#)). Generalmente la exploración de las muestras se desarrolla a través de transectos equidistantes que atraviesan el campo de un extremo a otro, ya que al momento de hacer las preparaciones, los granos más pequeños tienden a distribuirse en las orillas; después de pocos campos revisados en ese sentido, los porcentajes se estabilizan reduciendo dicho efecto ([Faegri e Iversen, 1989](#)).

Los trabajos de Howell y Burch ([1974](#)), Howell ([1974](#)), Heithaus *et al.* ([1975](#)), Lemke ([1985](#)), Soriano *et al.* ([1991](#)), Sosa y Soriano ([1993](#)), Rojas-Martínez ([1996](#)), Petit ([1997](#)), Martino *et al.* ([2002](#)), Soto-Centeno y Kurta ([2006](#)), y Sánchez y Medellín ([2007](#)), siguen el enfoque quiropterológico. Éste se refiere al planteamiento de Thomas y LaVal ([1988](#)) mencionado anteriormente, donde se sugiere que el análisis de las muestras debe realizarse a partir de la presencia/ausencia de los granos de polen de las diferentes especies de plantas, determinando la dieta a partir de la frecuencia de ocurrencia de dichas especies en el total de individuos muestreados. Debido a que pequeñas cantidades de polen pueden llegar a contaminar las muestras, los autores recomiendan que se determine un número mínimo de granos para considerar la visita floral como positiva; Heithaus *et al.* ([1975](#)) consideran tres o más granos por muestra como criterio para ello, después de detectar la presencia ocasional de uno o dos granos de varias especies en las preparaciones control. Por su parte, Sánchez ([2004](#)) establece el mínimo de acuerdo a la abundancia y tamaño de los granos, Soto-Centeno y Kurta ([2006](#)) consideran al respecto 10 y Petit ([1997](#)) tres granos.

Por otro lado, una articulación de los dos enfoques correspondería a los trabajos de Lobo *et al.* ([2003](#)) y Stoner *et al.* ([2003](#)), donde consideran sólo la especie más abundante en la muestra y

establecen la dieta a partir de la frecuencia de ocurrencia de la misma sobre el total de individuos.

Autor (es)	Año	Especies de Murciélagos	Tipo (s) de muestra	Método de Análisis			
				Frecuencia	Conteo	Presencia	IEC*
Álvarez y González	1970	<i>Leptonycteris nivalis</i> , <i>L. yerbabuena</i> , <i>Hylonycteris underwoodii</i> , <i>Choeronycteris mexicana</i> , <i>Anoura geoffroyi</i> , <i>Glossophaga soricina</i>	Contenido gástrico, excretas		X	X	
Howell y Burch	1974	45 especies: Noctilionidae (2), Mormoopidae (3); Thyropteridae (1); Vespertilionidae (4); Molossidae (2); Phyllostomidae (30): Glossophaginae (7)	Excretas, contenido gástrico y polen en pelo			X	
Howell	1974	<i>G. soricina</i> , <i>A. geoffroyi</i> , <i>L. yerbabuena</i> , <i>C. mexicana</i>	Excretas, polen en pelo y contenido gástrico			X (% del área ocupada por cada ítem)	
Heithaus et al.	1975	7 especies de murciélagos frugívoros-nectarívoros	Polen en pelo y excretas	Presencia/ausencia		X	
Lemke	1985	<i>G. soricina</i>	Polen en pelo y excretas			X (Howell, 1974)	
Quiroz et al.	1986	<i>G. soricina</i> , <i>L. yerbabuena</i>	Contenido gástrico	X			
Soriano et al.	1991	<i>G. longirostris</i>	Excretas			X	
Fleming et al.	1993	<i>L. yerbabuena</i> , <i>G. soricina</i>	Tejidos				X
Sosa y Soriano	1993	<i>L. yerbabuena</i> , <i>G. longirostris</i>	Excretas			X	
Rojas-Martínez	1996	<i>L. nivalis</i> , <i>L. yerbabuena</i> , <i>C. mexicana</i>	Polen en pelo y excretas			X	
Petit	1997	<i>L. yerbabuena</i> , <i>G. longirostris</i>	Polen en pelo y excretas			X (3 granos mínimo)	

Sánchez-Casas y Álvarez	2000	<i>Glossophaga</i> 4 spp.	Contenido gástrico			
Téllez	2001	<i>L. yerbabuena</i> , <i>L. nivalis</i>	Tejidos			X
Martino <i>et al.</i>	2002	<i>L. yerbabuena</i>	Polen en pelo y excretas	Porcentaje de ocurrencia		
Lobo <i>et al.</i>	2003	<i>L. yerbabuena</i>	Polen en pelo y excretas	Se consideró la especie más común en cada muestra		
Riechers <i>et al.</i>	2003	<i>L. yerbabuena</i>	Excretas	Porcentaje de ocurrencia a partir del conteo de 5 campos por muestra		
Stoner <i>et al.</i>	2003	<i>L. yerbabuena</i>	Excretas	Se consideró la especie más común en cada muestra		
Díaz	2003	<i>L. nivalis</i> , <i>L. yerbabuena</i> , <i>G. soricina</i> , <i>A. geoffroyi</i>	Polen en pelo, excretas y contenido gástrico	Conteo de granos en 5 cuadrantes extrapolando al tamaño de la muestra (analyzer de imágenes).		
Soto-Centeno y Kurta	2006	<i>Erophylla sezekorni</i> , <i>Monophyllus redmani</i>	Polen en pelo	Frecuencia de ocurrencia	X (10 granos mínimo)	
Sánchez; Sánchez y Medellín	2004 ; 2007	<i>L. nivalis</i>	Polen en pelo y excretas		X (mínimo según abundancia y tamaño de los granos)	

Tabla 2.- Estudios sobre la dieta de murciélagos nectarívoros, especies estudiadas, tipos de muestra y método de análisis.

*IEC=Isótopos Estables de Carbono

El estudio de Álvarez y González (1970) es el único que, en cierta forma, contrasta ambos enfoques empleando sus resultados y, aunque no desarrolla más allá la discusión al respecto, en la última tabla de su trabajo puede observarse que dependiendo el enfoque empleado (conteo o presencia/ausencia), las conclusiones pueden variar. La **Tabla 3** presenta los resultados de dicho trabajo para las dos especies del género *Leptonycteris*.

Planta	<i>L. sanborni (=yerbabuena)</i>		<i>L. nivalis</i>	
	Ejemplares con presencia de polen (%)	Conteo de granos (% del conteo total)	Ejemplares con presencia de polen (%)	Conteo de granos (% del conteo total)
<i>Acacia</i>	8	33		
<i>Agave</i>	220 (78.8)	96,501 (52.6)	11 (84.6)	3,004 (41.9)
<i>Alnus</i>	39 (13.9)	97 (0.05)	4 (30.7)	9 (0.1)
Amaranthaceae	2	2		
<i>Anoda</i>			1	10
Apocynaceae			1	1
<i>Bauhinia</i>	10	53		
<i>Berberis</i>	1	1		
<i>Bombax</i>	115 (41.2)	19,069 (10.4)	7 (53.8)	1,832 (25.5)
<i>Calliandra</i>	28	140	3	20 (0.3)
<i>Ceiba</i>	163 (58.4)	8,495 (4.6)	9 (69.2)	1,917 (26.7)
Compositae	44 (15.7)	388 (0.2)	6 (46.1)	103 (1.4)
<i>Crescentia</i>	1	2,000 (1.1)	1	2
<i>Ficus</i>	4	34	1	1
<i>Gentiana</i>	69 (24.7)	896 (0.5)		
Graminae	4	16	3	18 (0.3)
<i>Eucalyptus</i>	1	1	3	31 (0.3)
<i>Ipomoea</i>	125 (44.8)	10,218 (5.6)	7 (53.8)	148 (2.1)
Labiataeae			1	
Leguminosae			2	39 (0.5)
Liliaceae			1	1
Malvaceae	30 (10.7)	120 (0.06)	2	2
<i>Mimosa</i>	3	5		
<i>Musa</i>	1	3		
<i>Myrtillocactus</i>	123 (44)	44,719 (24.4)	3	27 (0.4)
<i>Oenothera</i>	1	1	1	1
<i>Onagracea</i>	3	3	6 (46.1)	10 (0.1)
<i>Pinus</i>	94 (33.6)	708 (0.4)		
<i>Platyopuntia</i>	5	14		
<i>Salvia</i>	2	2	1	1
<i>Zea</i>	1	1		
<i>Zingiber</i>	2	2		
No. plantas	27		21	
No. individuos	279		13	
Conteo total polen	183,521		7,172	

Tabla 3.- Resultados del estudio de Álvarez y González (1970) (Extracto/Modificada). Se comparan los resultados obtenidos de acuerdo al tipo de análisis aplicado (conteo vs presencia). Se indica en rojo aquellos casos donde los resultados (importancia relativa de la planta en la dieta del murciélago) son diferentes y en verde los que coinciden.

En los dos murciélagos magueyeros se identifican especies de plantas para las que coinciden los resultados tanto en el enfoque de presencia/ausencia como en el de conteo (señalados en verde en la **Tabla 3**). Sin embargo, hay varios casos en donde esto no sucede (en rojo). De éstos últimos, destacan los géneros *Pinus*, *Alnus* o la familia Compositae que no son parte de la dieta de los murciélagos sino que constituyen contaminaciones. No obstante, esto también ocurre con plantas pertenecientes a los géneros *Ceiba* o *Ipomoea* comúnmente reportadas en la alimentación de estos animales. La importancia relativa que los resultados pudieran sugerir para estas plantas en la dieta de los murciélagos magueyeros difiere entre ambos enfoques. Lo mismo ocurre con *Anoura geoffoyi* y *Choeronycteris mexicana* en el estudio mencionado.

Tanto el enfoque palinológico como el quiropterológico presentan ventajas, aunque para ambos hay consideraciones que deben tomarse en cuenta. El primero permite conocer la proporción en la que granos de polen de cada especie se presentan en la muestra y con respecto al número total de éstos consumido por el murciélago, mostrando un panorama relativamente completo sobre los datos que arroja el muestreo; asimismo, permite conocer la proporción que existe entre el número de granos de especies “contaminantes” con respecto a las que “efectivamente” forman parte de la dieta del animal. Sin embargo, el comportamiento de las muestras de polen en pelo o excretas no es el mismo que las de roca, sedimentos o mieles, por lo que no es recomendable transferir la forma de construcción de conclusiones a partir de fuentes de datos diferentes. En este sentido no se pueden perder de vista los comentarios de Thomas y LaVal ([1988](#)), expuestos al principio de este apartado, con relación a la problemática para determinar las preferencias alimenticias con base en el conteo.

El enfoque quiropterológico intenta solventar este problema tomando en cuenta únicamente la frecuencia en que se presentan las especies de plantas en las muestras con respecto al total de individuos muestreados y, para ello, sugiere el establecimiento de un mínimo de granos para

considerar a una especie como parte de la dieta. Sin embargo, este número ha sido, por lo general, arbitrariamente definido en los distintos estudios, oscilando entre los 3 y los 10 granos aproximadamente. Por otro lado, existen pocas descripciones puntuales sobre el detalle y el método con el que es analizado el campo de la muestra bajo este enfoque (transectos, cuadrantes, barrido); si fuera el caso que sólo llegando al mínimo establecido durante la exploración de la muestra, la especie en cuestión es considerada como parte de la dieta, sería difícil apreciar la proporción en la que ésta se encuentra con relación a las demás. Cabe resaltar que en la **Tabla 3** puede observarse que varias especies que son consideradas como contaminación por sus formas de dispersión polínica (*Alnus*, *Pinus*, *Compositae*) presentan números relativamente altos cuando son considerados bajo el enfoque de presencia/ausencia, no así considerándolos con respecto al conteo total.

El presente estudio propone la complementación de ambos enfoques en el análisis de los granos de polen en muestras de excretas obtenidas de murciélagos nectarívoros, utilizando como ejemplo el caso de *Leptonycteris nivalis*.

III. OBJETIVOS

Objetivo General

- Determinar la dieta del murciélago magueyero mexicano *Leptonycteris nivalis* en cuatro cuevas del centro de México durante un año de estudio.

Objetivos Particulares

- Elaborar un listado de las plantas de las que se alimenta *L. nivalis* durante su estancia en las cuevas a lo largo de un año.
- Identificar las especies de *Agave* que forman parte de la dieta del murciélago en los diferentes sitios y periodo del estudio.
- Estimar el tamaño, la proporción de sexos y el estado reproductivo de las colonias.
- Analizar y comparar desde el punto de vista metodológico, los enfoques empleados en el estudio de la dieta de murciélagos nectarívoros.

IV. HIPÓTESIS

Considerando la fenología de los recursos vegetales en el centro de México, se espera que la dieta de *Leptonycteris nivalis* en las cuatro cuevas estudiadas esté compuesta por especies de plantas propias del matorral xerófilo durante la primavera (principalmente Agavaceae y Cactaceae); de los bosques de pino-encino (Agavaceae, Cactaceae, Bombacaceae, entre otras) en el verano; y de la selva baja caducifolia en otoño e invierno (principalmente Agavaceae y Convolvulaceae).

V. ÁREA DE ESTUDIO

Las capturas y toma de muestras de los murciélagos se realizaron en cuatro cuevas ubicadas en la parte central del país: Cueva del Diablo en Tepoztlán, Morelos; Grutas de Tziranda (Cueva de la Gruta) en el municipio de Hidalgo, Michoacán; Grutas de Xoxafí en Santiago de Anaya, Hidalgo; y Cueva de San Lorenzo en Tehuacán, Puebla. Las tres primeras se encuentran dentro de la Provincia Morfotectónica del Eje Neovolcánico Transversal (Faja Volcánica Transmexicana) mientras que la última se ubica en la Provincia de la Sierra Madre del Sur.

Ferrusquía-Villafranca ([1998](#)) describe ambas provincias y señala que la primera atraviesa el país de costa a costa con una dirección general este-oeste, entre los paralelos 19°00' y 21°00' de latitud Norte, posee una longitud de 930 km, una anchura de 120 km y una extensión cercana a los 175,700 km², lo que representa casi el 9.71% del territorio nacional. Altitudinalmente se encuentra entre los 1,000 y 5,000 msnm, pero la zona dominante está entre 1,500 y 2,500 msnm. Desde el punto de vista fisiográfico, las formas dominantes del terreno son producto del vulcanismo (Cenozoico); la mayor parte de esta área es una meseta volcánica con grandes aparatos volcánicos (Volcán de Colima, Parícutín, Popocatepetl, Nevado de Toluca, Pico de Orizaba, entre otros) y sierras (Mil Cumbres, de Puebla, etc.), siendo la Meseta Tarasca (Michoacán) la porción alta de la meseta volcánica. Esta última se encuentra surcada y drenada por numerosos ríos (p.e. Lerma-Santiago en el noroeste, Balsas-Mexcala en el sur) y algunas depresiones locales se han convertido en cuencas endorreicas, mientras que en otras se han formado lagos (Chapala, Pátzcuaro, Cuitzeo).

Por otro lado, la Provincia Morfotectónica de la Sierra Madre del Sur comprende el territorio ubicado al sur del Eje Neovolcánico Transversal, situado entre los paralelos 15°40'-19°45' de latitud Norte y los meridianos 94°45'-104°40' de longitud Oeste, exceptuando la Planicie

Costera del Golfo de México. Mide 820 km de este a oeste, 940 km en el Pacífico y sólo 100 km de norte a sur en el Istmo de Tehuantepec. El territorio es escabroso y su altitud fluctúa entre 0 y 3,500 msnm. Las tierras bajas (<1,200 msnm) corresponden a las cuevas y planicies inclinadas hacia el Pacífico, así como a la cuenca del Balsas, mientras que las tierras altas (>1,200 msnm) se localizan principalmente en Oaxaca, Guerrero y Puebla. En la Subprovincia de las Tierras Altas de Oaxaca y Puebla se encuentra la Zona de la Depresión de Tehuacán-Cuicatlán-Quiootepec, constituida por un largo y estrecho valle “riftoide” (fosa volcánica delimitada por fallas paralelas) de rumbo nornoroeste-sursureste. En los Valles Centrales y en Tehuantepec las unidades de caliza forman cerros aislados o sierras plegadas y/o afalladas en bloque. En la Depresión antes mencionada, las unidades sedimentarias forman el fondo de La Cañada (Cenozoico).

Una descripción más detallada de cada una de las cuevas y de las zonas circundantes se presenta a continuación.

Cueva del Diablo

El municipio de Tepoztlán está cubierto en su parte norte por las faldas del Ajusco y una de sus ramales constituye la Sierra de Tepoztlán en la que se ubica la cueva, ambas estructuras forman parte a su vez del Eje Neovolcánico Transversal. Este municipio presenta una variación altitudinal que va de los 1,500 m a los 3,000 m y climas semifrío, templado y cálido subhúmedos. La época de lluvias es en verano y principios de otoño, ocurriendo las precipitaciones más bajas en los valles (1,000 mm) y las más altas en las montañas, sobrepasando los 1,200 mm anuales ([INAFED, 2005](#)).

La Cueva del Diablo (**Tabla 4**) se encuentra en la provincia florística de la Depresión del Balsas, que se intercala entre el Eje Neovolcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur y, donde el bosque tropical caducifolio y subcaducifolio son los tipos de vegetación más frecuentes

([Rzedowski 1978](#)). En el municipio de Tepoztlán se presentan gran variedad de asociaciones vegetales; en las partes altas y montañosas hay bosque de coníferas (*Pinus* spp., *Abies religiosa*, entre otras), bosques de coníferas y latifoliadas (*Pinus* spp., *Quercus* spp., entre otras), bosque de cedro-tascate, bosque mesófilo de montaña; en la parte baja (<1,600 msnm) se localiza el bosque tropical caducifolio, perturbado por la agricultura, ganadería y asentamientos humanos, y distribuido sobre lomeríos rocosos de origen volcánico (*Ceiba parviflora*, *Ipomoea intrapilosa*, *Leimareocereus weberi*, entre otras) ([Medellín, 2002](#)).

Municipio, Estado	Tepoztlán, Morelos
Coordenadas	18°59'47" N - 099°03'38" O - 1957 msnm
Localidad	Santo Domingo Ocotitlán (aprox. 4 km de Tepoztlán)
Ruta Principal	Carretera federal de cuota México-Cuautla (115) o carretera federal Cuernavaca-Cuautla (138) – desviación a Cuautla pasando la curva de “La Pera” – Tepoztlán – carretera estatal a Santo Domingo – 150 m hacia el Oeste dentro del terreno del Sr. Francisco Orcasitas.
Descripción	Compuesta de roca volcánica (Grupo Chichinautzin), la cueva se formó a partir de una corriente subterránea de lava. Se han identificado 28 pasillos con diferentes distancias y alturas. La longitud total es de 1,937 m con todas sus ramificaciones y la máxima profundidad de 110 m con respecto a la entrada, al final del túnel 21; <i>L. nivalis</i> se encuentra principalmente en la cámara K cuya altura alcanza los 11 m y en el túnel 21 donde termina la cueva en un paso estrecho de 40 cm. (Hoffman et al., 1986). La temperatura disminuye hacia el interior de la cueva, siendo menor a 16°C en la cámara K (Sánchez, 2004).
Clima	(A)C(w ₂)(w)ig: semicálido, húmedo con lluvias en verano. El volumen de lluvia invernal representa 5-10% del total anual. La temporada más cálida es antes de junio, con una temperatura entre 24 y 19°C, con heladas ligeras entre diciembre y enero (Hoffmann et al., 1986).
Especies de Murciélagos	<i>Desmodus rotundus</i> , <i>Leptonycteris nivalis</i> , <i>Pteronotus parnelli</i> (Medellín, 2002)
Protección	Ubicada dentro del Parque Nacional El Tepozteco, a 1.5 km del límite oeste de la reserva y del ANP El Tepozteco. El municipio forma parte de la Región Terrestre Prioritaria (RTP) Ajusco-Chichinautzin.
Conservación	Las poblaciones de murciélagos en esta cueva se enfrentan a la perturbación del ruido y contaminación (basura, fogatas, graffiti) ocasionados por las personas que ingresan como visitantes o para realizar actividades religiosas. Por otro lado, el techo de la cueva es delgado, por lo que el establecimiento de cualquier tipo de construcción afecta de manera considerable su interior (derrumbes, permeabilidad) (Medellín, 2002). Esta cueva resulta de suma importancia para la conservación de <i>L. nivalis</i> ya que es el único refugio de cópula reportado para la especie (Téllez, 2001). En el marco del trabajo del PCMM, se han realizado varios proyectos de investigación en la cueva (Sánchez, 2004 ; Caballero, 2004 ; Téllez, 2001 ; Ávila,

2000) y es una de las cuevas propuestas para decreto como Santuarios (Medellín, 2000). Asimismo, se han obtenido datos sobre reproducción, tamaño poblacional, dieta y muestras de DNA y de Isótopos Estables de Carbono para *L. nivalis* (Medellín et al., 2004)

Tabla 4.- Características de la Cueva del Diablo, Tepoztlán, Morelos



Figura 2.- Estado de Morelos, Municipio de Tepoztlán. Ubicación de Cueva del Diablo.

Fuente: <http://www.mapasmexico.net>; SCT, 2006.

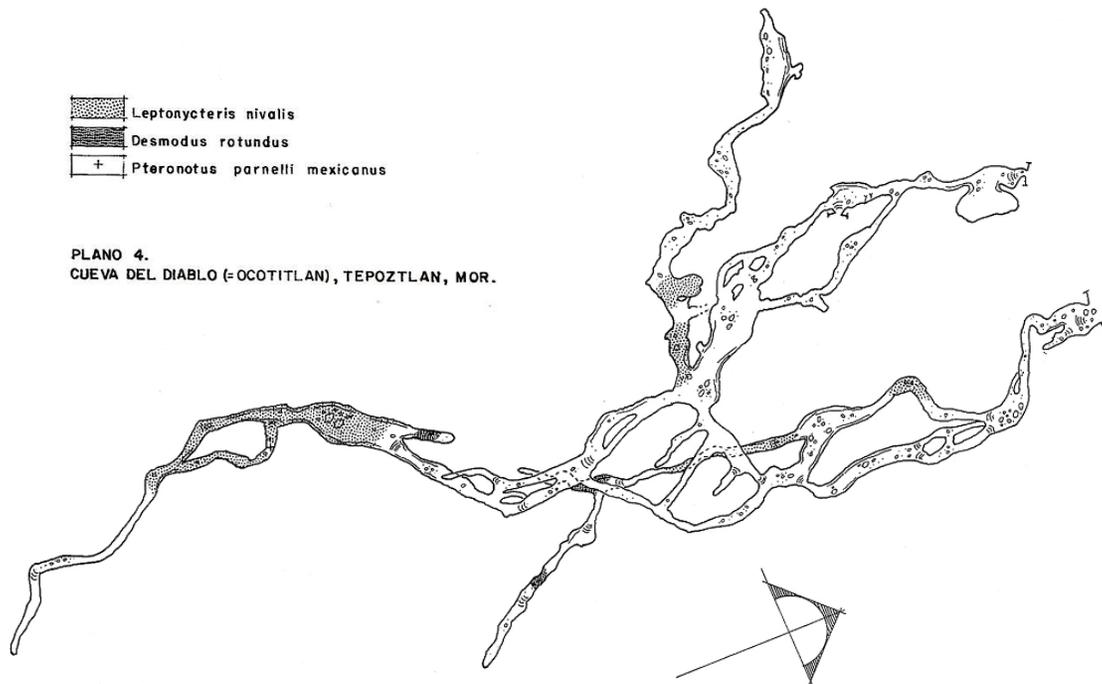


Figura 3.- Esquema del interior de la Cueva del Diablo (Hoffmann et al., 1986)

Grutas de Tziranda

El municipio de Hidalgo (antes Ciudad Hidalgo) se localiza al noreste de Michoacán y presenta una altura promedio de 1950 msnm. El área pertenece a la Cuenca del Balsas y a la subcuenca del Río Cutzamala; a la altura de las Grutas de Tziranda (Cueva de la Gruta), éste río se denomina Turundeo ([INEGI, 1985](#)).

Las Grutas de Tziranda (**Tabla 5**) se ubican en la provincia florística de las Serranías Meridionales, que abarca parte del Eje Neovolcánico Transversal y de la Sierra Madre del Sur, y donde la vegetación predominante es el bosque tropical caducifolio ([Rzedowski, 1978](#)). Madrigal ([1972](#)) por su parte, señala que la vegetación en las cercanías de Ciudad Hidalgo corresponde a selva baja espinosa caducifolia (bosque espinoso), con *Eysenhardtia polystachya*, *Yucca filifera*, *Acacia pennatula*, *Erythrina* spp., *Opuntia* spp., *Ipomoeae* spp., *Lysiloma* spp., *Lemaireocereus* spp., *Bursera* spp., *Quercus* spp.; a orillas del río Turundeo se observa el tipo de vegetación de galería, constituida por *Salix bonplandiana*, *Fraxinus uhdei* (ambas probablemente importantes en la vegetación original), *Alnus arguta*, *Crataegus mexicana* y escasos *Acer negundo* var. *mexicanum*.

Municipio, Estado	Hidalgo, Michoacán
Coordenadas	19°38'24" N - 100°30'08" O – 1833 msnm
Localidad	“Las Grutas”, 5 km al Sur y 4.5 km al Este de Ciudad Hidalgo. Barranca sobre el margen izquierdo del Río Turundeo, sobre el derecho se encuentra el poblado de Las Caleras.
Ruta principal	Carretera federal de cuota México-Morelia (15) – Maravatío – carretera principal Ciudad Hidalgo-Zitácuaro ó kilómetro 135.5 de la carretera federal Morelia-México (15) - 1.5 km en camino de terracería desde la localidad “Las Grutas”.
Descripción	Se formaron a consecuencia de movimientos telúricos y de la continua actividad volcánica durante el acomodamiento del subsuelo. Es parte de una inmensa gruta que baja en bifurcaciones desde el cerro de San Andrés hasta Tuzantla (López, 1980). Se han identificado dos entradas separadas por 59 m; en una de ellas hay tres cámaras de aproximadamente 8 m de profundidad y 15-20 m de altura, donde al parecer se ubican las colonias de <i>L. nivalis</i> (Téllez, 2001); mientras que en la otra el paso se divide en dos galerías por las que pasa un arroyo. A determinada profundidad (8 y 33.7 m, respectivamente) la altura disminuye haciendo difícil el

	acceso (Huerta, 1991). La temperatura interna es relativamente estable, variando de 4 a 6°C a lo largo del año (Medellín, 2002 ; Álvarez et al., 1999).
Clima	(A)C(wl)(w): semicálido subhúmedo con lluvias en verano; temperatura media anual entre 16° y 24°C; precipitación promedio anual 800-1000 mm; con verano fresco y largo (Medellín, 2002 ; INEGI, 1999).
Especies de Murciélagos	<i>Anoura geoffroyi</i> , <i>Corynorhinus townsendii</i> , <i>Dermanura azteca</i> , <i>Desmodus rotundus</i> , <i>Eptesicus fuscus</i> , <i>Glossophaga soricina</i> , <i>Idionycteris phyllotis</i> , <i>Leptonycteris yerbabuenae</i> , <i>L. nivalis</i> , <i>Moormops megalophylla</i> , <i>Myotis velifer</i> , <i>M. yumanensis</i> , <i>Natalus stramineus</i> , <i>Pteronotus parnelli</i> , <i>Tadarida brasiliensis</i> (Huerta, 1991)
Protección	Se ubica dentro del parador turístico “Las Grutas de Tziranda” visitado por gran cantidad de personas del municipio y de varios estados de la República. Cuenta con un vigilante y guías que realizan visitas al interior de las Grutas (en túneles donde no se refugian los murciélagos).
Conservación	El estado de la cueva parece mantenerse estable, a pesar de la modificación que sufrió en los 80s (se dinamitó parte de la entrada para dar acceso al turismo). El entorno se encuentra perturbado debido a la agricultura y la ganadería de la zona, sin embargo, el acantilado sobre el que se eleva la cueva posee la vegetación original (Medellín, 2002). Esta cueva es una de las más ricas de Norteamérica en cuanto al nivel de especies que alberga a lo largo del año (15 especies de murciélagos). También en esta cueva se han realizado varios proyectos de investigación en el marco de los esfuerzos del PCMM (Huerta, 1991, 1989) y se han obtenido datos sobre reproducción, tamaño poblacional, dieta y muestras de DNA y de Isótopos Estables de Carbono para <i>L. nivalis</i> y <i>L. yerbabuenae</i> (Medellín et al., 2004). Es una de las cuevas propuestas para decreto como Santuarios (Medellín, 2000).

Tabla 5.- Características de las Grutas de Tziranda, Hidalgo, Michoacán

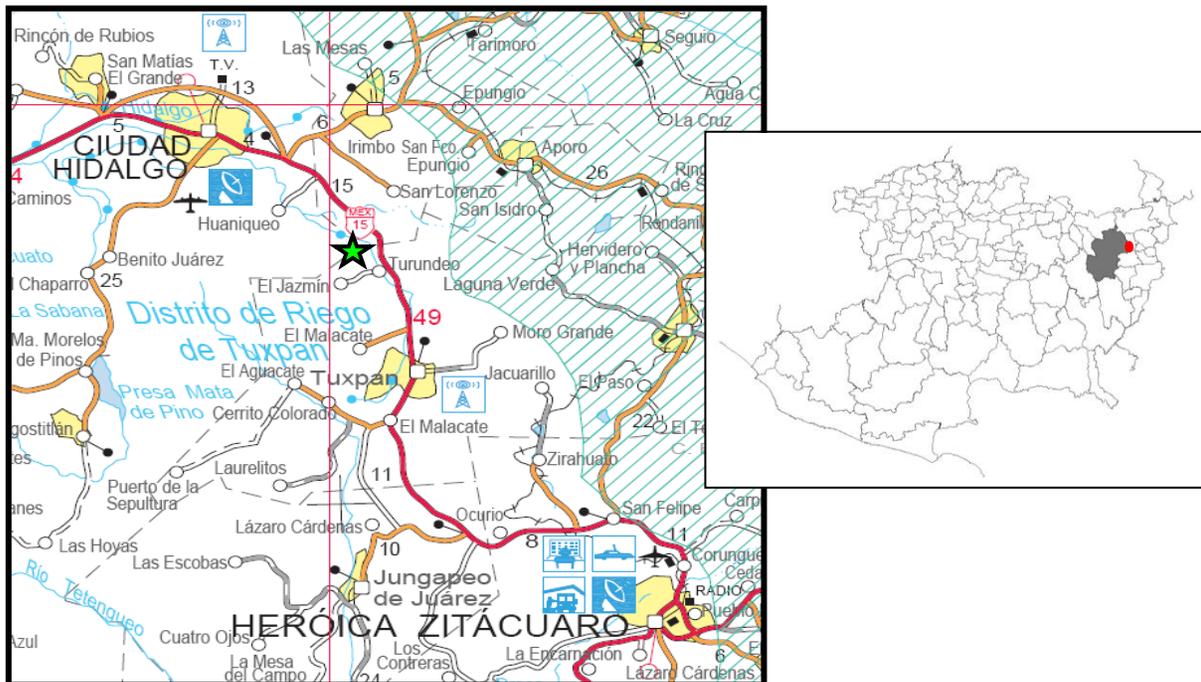


Figura 4- Estado de Michoacán, Municipio de Hidalgo. Ubicación de las Grutas de Tziranda.

Fuente: <http://www.mapasmexico.net>; [SCT, 2006](#).

Cueva de San Lorenzo

Esta cueva (**Tabla 6**) se ubica en la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán caracterizada por un clima seco, relativamente aislada de la gran faja continua de zonas áridas del Altiplano. Está conformada por una gran cantidad de comunidades xerófilas, pero las cactáceas columnares son los elementos principales en la mayoría de las variantes de este tipo de vegetación ([Rzedowski 1978](#)). Sin embargo, en los alrededores de la cueva dominan fisonómicamente los *Opuntia* spp., *Agave* spp. y *Yucca* spp. ([Téllez, 2001](#); [Ávila, 2000](#)).

Municipio, Estado	Tehuacan, Puebla
Coordenadas	18°27'51" N - 097°26'52" O – 1740 msnm
Localidad	Mesa de San Lorenzo, a 200 m de la Autopista México-Oaxaca.
Ruta principal	Carretera federal de cuota México-Oaxaca (150) – 5 km Oestenornoroeste de Tehuacan.
Descripción	Constituye una gran cavidad formada por el derrumbe natural de las capas de roca caliza. El diámetro del hueco semicircular formado horizontalmente sobre el sustrato es de 30 m. El depósito irregular de las rocas ha formado al menos dos grietas sin comunicación aparente entre sí y con microclimas distintos. La cavidad principal conduce a una cámara de 30x30x6 m bien iluminada que se continúa en uno de sus extremos hacia abajo a través de una grieta que conduce a otras cámaras que suman al menos 150 m de profundidad. Dicha sección es la más utilizada por los murciélagos.
Clima	BS: clima semiseco cálido con lluvias en verano y escasas a lo largo del año (INAFED, 2005). La temperatura y precipitación medias anuales son de 18.6°C y 480mm, respectivamente (García y Falcón, 1993).
Especies de Murciélagos	<i>Leptonycteris nivalis</i> (Téllez, 2001).
Protección	La cueva se encuentra dentro de la Reserva de la Biósfera y Región Terrestre Prioritaria del Valle de Tehuacan-Cuicatlán.
Conservación	La cueva es frecuentemente visitada por la gente y perturbada por el ruido y contaminación, a pesar de que el acceso a la grieta donde se han reportado los murciélagos no es tan sencillo. Los alrededores se encuentran deteriorados por el acceso de automóviles y las fogatas que llegan a hacerse fuera de la cueva (y a veces dentro de ella). Al parecer, la presencia de los murciélagos está altamente correlacionada con la época de floración de los agaves de la zona (Téllez, 2001).

Tabla 6.- Características de la Cueva de San Lorenzo, Tehuacan, Puebla.

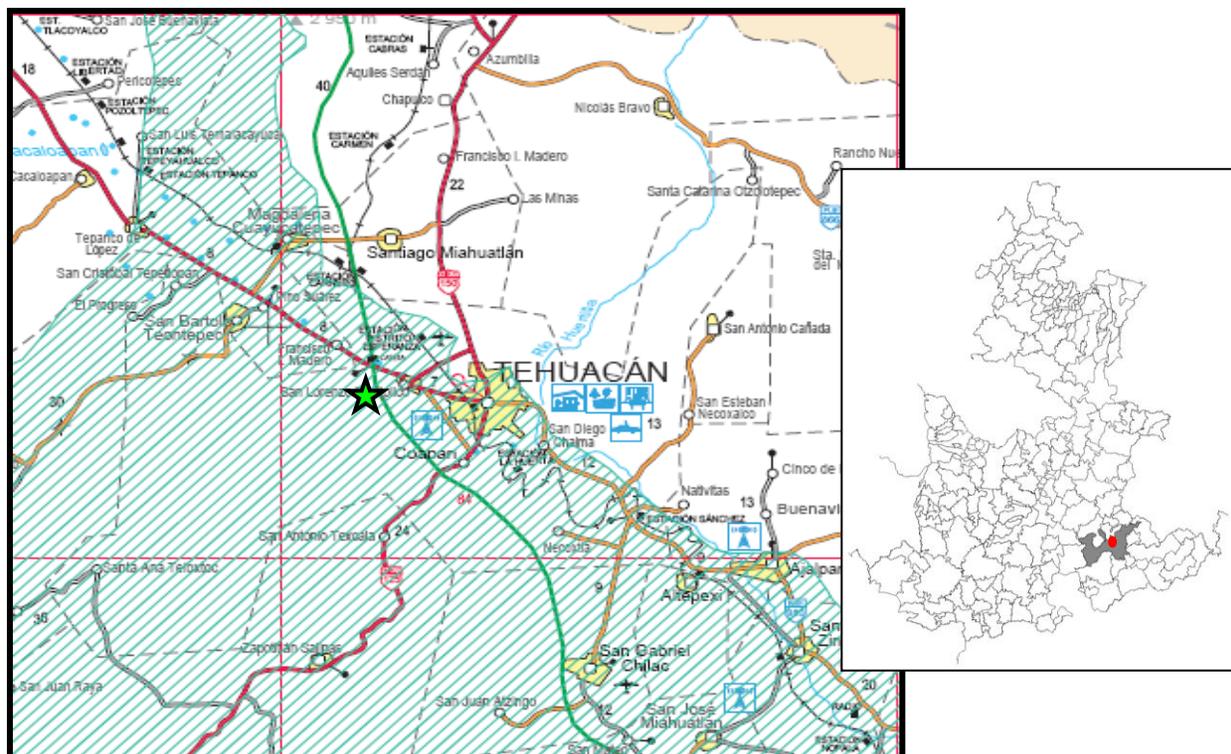


Figura 5.- Estado de Puebla, Municipio de Tehuacán. Ubicación de Cueva del San Lorenzo.

Fuente: <http://www.mapasmexico.net>; SCT, 2006.

Grutas de Xoxafí

Las Grutas de Xoxafí (**Tabla 7**) se localizan dentro de la provincia florística más extensa del país denominada Altiplanicie, donde la vegetación consiste principalmente en matorrales xerófilos, aunque también son frecuentes los pastizales y el bosque espinoso. El número de especies endémicas es considerable y su abundancia es favorecida por la diversidad de sustratos geológicos ([Rzedowski, 1978](#)). La zona donde se ubican las Grutas se caracteriza por presentar cactáceas de tallos suculentos y algunos ejemplares de *Acacia* spp., *Prosopis* spp., *Mimosa* spp.; la vegetación se encuentra disminuida y se localiza principalmente en los cerros, pues ha dado paso a la agricultura de temporal ([INEGI, 1992](#)).

Municipio, Estado	Santiago de Anaya, Hidalgo
Coordenadas	20°23'20" N - 099°01'38" O – 2003 msnm
Localidad	Cerro Tephta, 6 km de camino empedrado desde el pueblo de Lagunilla
Ruta principal	Carretera federal de cuota México-Pachuca (85) – Actopan - Lagunilla

Descripción	La superficie de las grutas es de aproximadamente 1000 m ² ; la entrada tiene un diámetro de 5 m en el cerro Tephta; la cámara principal se encuentra cerca de la entrada al sistema de galerías y constituye un túnel secundario de 45x25x8 m, dentro de la cual se localiza otra de 8x20 m donde se refugian los murciélagos.
Clima	BS ₁ ws: clima seco semicálido con lluvias en verano, con una temperatura media anual de 14.8°C, máxima de 17.3°C en mayo y mínima de 9.4°C en noviembre. La precipitación total anual es de 543.4 mm, con la máxima incidencia en septiembre de 117.4 mm y mínima en enero con 8.8 mm (INEGI, 1992).
Especies de Murciélagos	<i>Choeronycteris mexicana</i> , <i>Leptonycteris nivalis</i> , <i>L. yerbabuenae</i> (Álvarez y González, 1970) <i>Eptesicus fuscus</i> , <i>Corynorhinus mexicanus</i> (Medellín, 2002).
Protección	Las Grutas no tienen un régimen de protección oficial enfocado a la conservación de los murciélagos, aunque se encuentran a cargo de la Secretaría de Turismo del Estado de Hidalgo. La zona pertenece a la RTP Sierra Gorda – Río Moctezuma.
Conservación	A partir del año 2000, las Grutas de Xoxafí se han desarrollado como centro turístico y actualmente se cobra el acceso. Dicho proceso, promovido por la Secretaría de Turismo del Estado, implicó cercar el área (8ha) y limpiar la cueva (graffiti, basura, etc.), así como acondicionar el lugar para recibir visitantes (sanitarios, comedor, etc.). Al día de hoy, el área cuenta con actividades como rapel, tirolesa, circuito de motocicletas, entre otras; y se están construyendo algunas cabañas para que los turistas puedan hospedarse en el lugar. Las Grutas han sido modificadas parcialmente en su interior (iluminación, accesos) y personas de la comunidad guían las visitas. Según éstos y los encargados de las Grutas, no está permitido el acceso a la cámara donde se encuentran los murciélagos. También en el marco de los esfuerzos del PCMM se han obtenido datos sobre reproducción y muestras de DNA para <i>L. yerbabuenae</i> (Medellín et al., 2004). Es otra de las cuevas propuestas para decreto como Santuarios (Medellín, 2000).

Tabla 7.- Características de las Grutas de Xoxafí, Santiago de Anaya, Hidalgo.

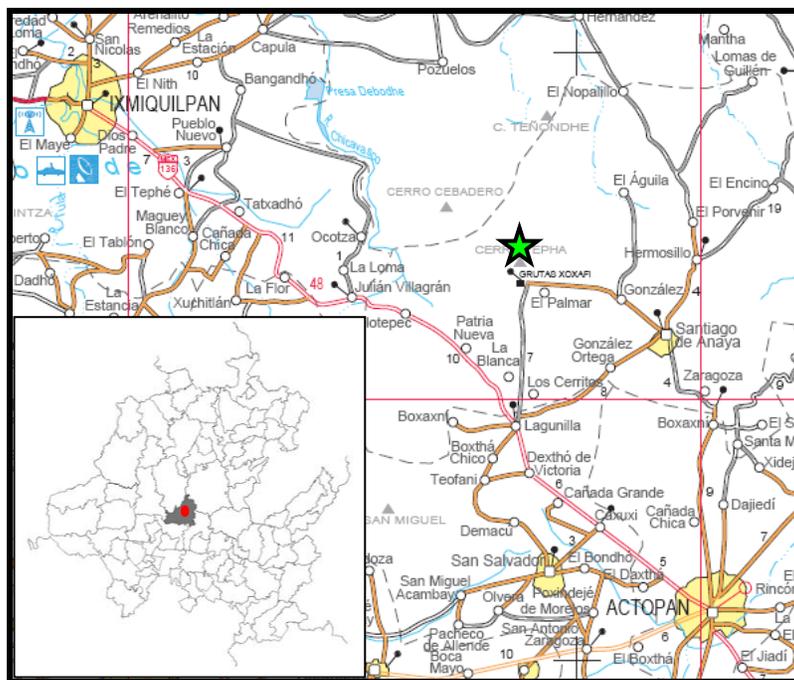


Figura 6.- Estado de Hidalgo, Municipio de Santiago de Anaya. Ubicación de las Grutas de Xoxafí.

Fuente: <http://www.mapasmexico.net>; SCT, 2006.

VI. MÉTODOS

Trabajo de Campo

Se realizaron observaciones preliminares en las cuevas colocando las redes desde las 22:00 hasta las 07:00 hrs. para identificar el período en el que la mayor parte de los murciélagos regresaban a los refugios. Posteriormente las cuevas fueron visitadas cada mes dedicando 1 noche de muestreo por cueva (4 noches consecutivas, una en cada cueva) a lo largo de un año y, las capturas se realizaron colocando una red de niebla de 6 m en la entrada de las cuevas de las 03:00 a las 07:00 hrs., con el objeto de atrapar a los murciélagos cuando regresaran de alimentarse. A cada individuo capturado se le asignó un número de colecta y se le tomaron los datos convencionales: especie, fecha de captura, hora de captura, sexo, edad, estado reproductivo, peso y longitud del antebrazo.

Las muestras de excretas fueron obtenidas colocando a los individuos en sacos de tela de 20 x 30 cm durante una hora; posteriormente fueron liberados después de alimentarlos con néctar de frutas utilizando una jeringa de 3 ml ([Sánchez, 2004](#)). Las excretas obtenidas fueron colocadas en bolsas de papel glacine de 6 x 10 cm ([Medellín y Gaona, 1999](#)). Cada muestra fue etiquetada con los datos correspondientes (número de colecta, especie, fecha de colecta, sexo y localidad).

Se intentó localizar a las colonias en cada visita a las cuevas para estimar su tamaño mediante conteos directos por estimación superficie-área ([Thomas y LaVal, 1988](#)), tomando en cuenta los cálculos sobre densidad de los grupos (*clusters*) para la especie ([Tellez, 2001](#); [Easterla, 1972](#)) y a partir de fotografías. Por otro lado, se realizaron observaciones directas sobre las plantas en floración que rodeaban las cuevas (*Agave*, *Ipomoea*) y que podrían ser utilizadas por los

murciélagos para ubicar la época de los posibles picos de floración (% aproximado de individuos en floración con respecto al total de individuos observados).

Trabajo en Laboratorio

Las muestras de excretas fueron procesadas mediante Acetólisis ([Erdtman, 1966](#)) a 60-65 °C por 6 min y el material obtenido se montó en un medio de gelatina sin tinción, sellado utilizando barniz de uñas transparente ([Dafni et al., 2005](#)). Para cada muestra se elaboraron varias preparaciones, dependiendo la disponibilidad del material obtenido en la Acetólisis (generalmente 3) y se marcaron con los mismos datos de las etiquetas de colecta.

Con la intención de llevar la identificación hasta el nivel de especie en el caso del género *Agave*, se estableció un listado de las especies que podrían ser utilizadas por los murciélagos considerando la probabilidad de que *Leptonycteris nivalis* posea una capacidad locomotora aún mayor que *L. yerbabuena* y, que podría llegar a volar más de 30 km de distancia desde las cuevas por noche ([Horner et al., 1998](#), [Sahley, 1990](#)). El área (polígono) aproximada que se consideró para desarrollar el listado se muestra para cada cueva en la **Figura 7** (circunferencia de 50 km de radio) y los estudios mediante los cuales se definieron las especies de *Agave* distribuidas en la misma (a escala estatal) correspondieron a García-Mendoza y Galván ([1995](#)) y a Gentry ([1982](#)).

A partir del listado se tomaron muestras de los ejemplares del Herbario Nacional MEXU del Instituto de Biología, UNAM, intentando que el sitio de colecta se encontrara cerca de la cueva, en la misma provincia florística ([Rzedowski, 1978](#)) o en las provincias florísticas adyacentes y de influencia para esa cueva dentro del área establecida. Las muestras de *Agave* fueron procesadas mediante Acetólisis ([Erdtman, 1966](#)) a 65-70°C durante 7 min y montadas de la misma forma que las muestras de excretas.

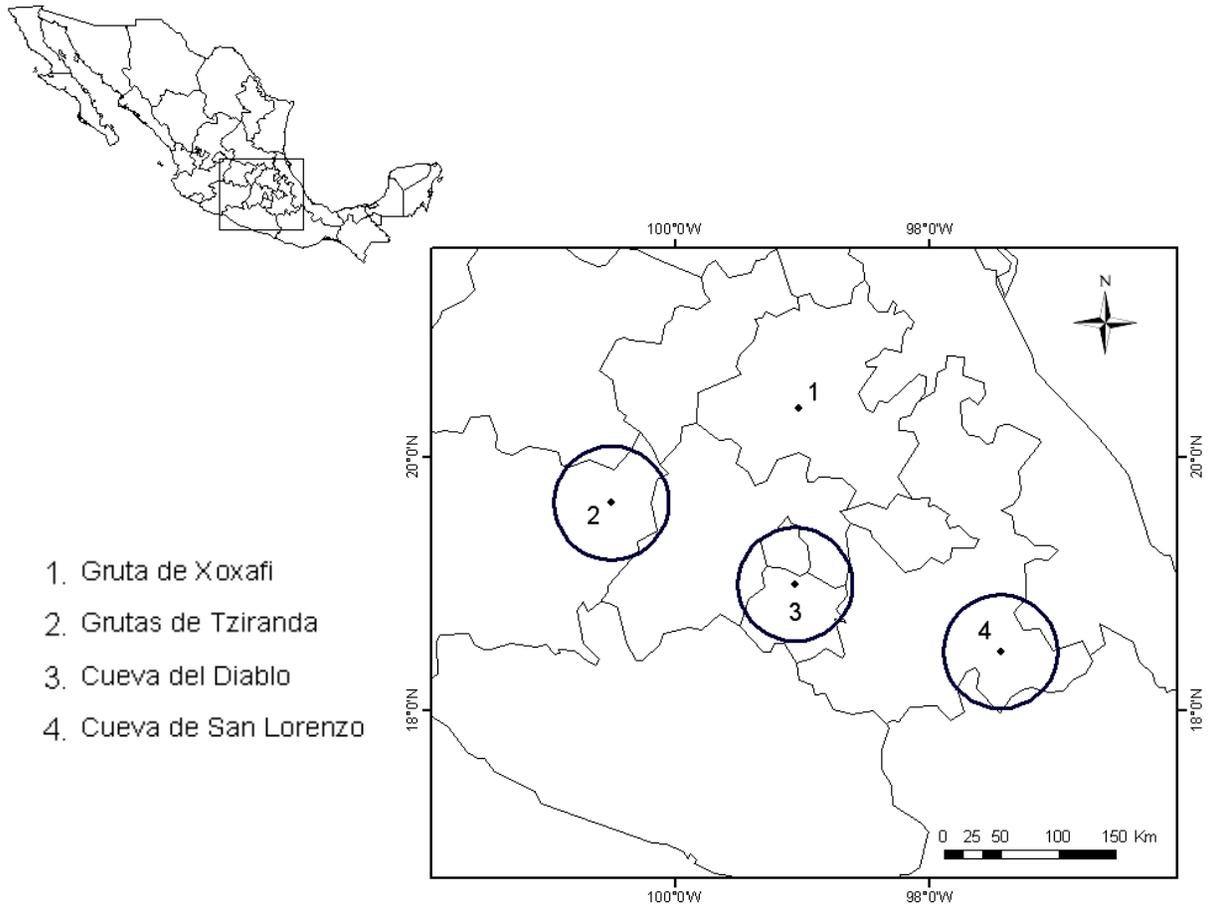


Figura 7.- Area aproximada (50km de radio) considerada para elaborar el listado de especies de *Agave* para cada cueva y para la toma de muestras en el Herbario MEXU. No se muestra la circunferencia alrededor de las Grutas de Xoxafí pues sólo se capturaron cuatro murciélagos y se obtuvieron tres muestras de excretas, mismas que no se analizaron y por tanto no fue necesario identificar las especies de *Agave* que se distribuían en esa zona. Imagen: Heliot Zarza.

Se utilizó el microscopio óptico compuesto, alternando entre luz normal y contraste de fases en aumentos de 10x, 40x y 100x para analizar las preparaciones. En el caso de las muestras de excretas, se tomaron los datos morfométricos y fotografías de las morfoespecies identificadas (procurando obtener promedios de las medidas y características a partir de la observación de 10 granos por morfoespecie) y se contaron entre 150 y 200 granos identificables (su estado y posición permitían describirlos) en cada una, siguiendo transectos que cortaban la preparación horizontalmente de extremo a extremo, procurando mantener un balance en la exploración del campo. En el caso de las muestras de agaves, se exploró el campo de la muestra y se contaron

entre 15 y 20 granos identificables, tomando los datos morfométricos y fotografías para cada especie.

Para todas las muestras, tanto de cada cueva como del Herbario MEXU (*Agave*) se desarrollaron bases de datos con la descripción (morfometría) de las morfoespecies ó especies, respectivamente, incluyendo acceso a sus microfotografías (ver ejemplos en **Tablas 8 y 9**). Adicionalmente, para las especies de *Agave* distribuidas en las áreas alrededor de las cuevas, se complementó la base de datos con información sobre sus características morfológicas, fenología, distribución y algunos datos poblacionales, de hábitat y uso.

Para cada cueva se desarrolló una base de datos con información sobre el conteo de granos por muestra, fecha y estación del año, así como el conteo total (junto con los porcentajes correspondientes) y el número de individuos muestreados en los que se identificó cada morfoespecie (presencia/ausencia), tomando en cuenta varios mínimos de granos para considerarla como “presente” en la muestra (3, 5, 10 y 15 granos) (ver ejemplo en **Tabla 10**). Asimismo, se incluyen los datos para cada taxón determinado a partir de matrices de doble entrada (ver más adelante) para cada muestra por fecha de colecta y, la presencia/ausencia de los mismos de acuerdo a los diferentes mínimos establecidos.

MORFOMETRIA														
No	mspp.	Tamaño (μ)				Lúminas (μ)		Muri (μ)	Columelas		Exina			Fotos
		EP	EE	EEmay	EEmen	May	Min		Cantidad	Separación	grosor (μ)	S:N	tectum (μ)	
3	<i>Agave</i>	64 - 72 (67.6)	105 - 112 (108.6)	100 - 112 (106.8)	70 - 89 (79.4)	5 - 8	<3, 10 - 12	2 - 4, pocos 5 (algunos adelgazan)	s, d, m	semi	4 - 5	6:1		Tz-mspp.3
11	<i>Ceiba</i>		78			1 - 2		1 ó menos (rúgulas?)			1.5		disminuye hacia vértices, aumenta hacia aperturas	Tz- mspp.11
23	<i>Pinus</i>		4.5 diám								2		tectado	Tz- mspp.23
n

Tabla 8.- Ejemplo de base de datos con información sobre la morfometría de las diferentes morfoespecies identificadas en las muestras de excretas. No = número de morfoespecie; mspp. = tipo de morfoespecie; EP= eje polar y EE = eje ecuatorial (en vista meridional), EEmay = eje ecuatorial mayor y EEmen = eje ecuatorial menor (en vista polar); Mayoría = diámetro mayor de la mayoría de las lúminas, Minoría = diámetro mayor de la minoría de las lúminas; s = simplicolumelado, d = duplicolumelado, m = multicolumelado (>3); S:N = proporción sexina-nexina.

MORFOMETRIA														
No	Especie	Tamaño (μ)				Lúminas (μ)		Muri (μ)	Columelas		Exina			Fotos
		EP	EE	EEmay	EEmen	Mayoría	Minoría		Cantidad	Separación	grosor (μ)	S:N	tectum (μ)	
1	<i>A. americana</i> (ssp. <i>americana</i>)	62 - 76 (67.6)	95 - 113 (102.8)	97 - 105 (100.2)	70 - 90 (80.8)	5 - 7	1 - 3, 10	2 - 4	d, m zc	semi	3 - 4	6:1		A. americana
2	<i>A. angustiarum</i>	43 - 60 (53.4)	69 - 76 (72.2)	72 - 76 (74.3)	51 - 54 (52.3)	5 - 7	1 - 3, 10	1 - 2	s, d	semi	2 - 3	5:1		A. angustiarum
3	<i>A. angustifolia</i>	59 - 74 (71.4)	85 - 95 (90.4)	81 - 90 (86.4)	58 - 80 (73)	10 - 15	otros	3 - 7	d, m	semi (+zc)	4 - 5	9:1	1 - 2	A. angustifolia
n

Tabla 9.- Ejemplo de base de datos con información sobre la morfometría de las especies del género *Agave* obtenidas del Herbario MEXU. No = número de morfoespecie; mspp. = tipo de morfoespecie; EP= eje polar y EE = eje ecuatorial (en vista meridional), EEmay = eje ecuatorial mayor y EEmen = eje ecuatorial menor (en vista polar); Mayoría = diámetro mayor de la mayoría de las lúminas, Minoría = diámetro mayor de la minoría de las lúminas; s = simplicolumelado, d = duplicolumelado, m = multicolumelado (>3); S:N = proporción sexina-nexina.

CONTEO POR MUESTRA								
	TOTAL	Agave mspp.	mspp. 1	mspp. 2	mspp.11	mspp. 12	mspp. 13	mspp. n
			Agave	Agave	Ceiba	Agave	Micror-Tricol	...
3 May 06								
42	161	156	31	25	3	3		...
16 Jul 06								
2	156	151	36	6	1	22	1	...
28 Ago 06								
6	153	145	13	6		41		...
8	158	154	16	16		52	4	...
22	163	106	25	12		36	15	...
...
CONTEOS TOTALES								
	TOTAL	Agave mspp.	mspp.1	mspp. 2	mspp.11	mspp. 12	mspp. 13	mspp. n
			Agave	Agave	Ceiba	Agave	Micror-Tricol	...
Primavera (1)	161	156	31	25	3	3	0	...
%	3.5	96.9	19.3	15.5	1.9	1.9	0.0	...
Verano (14)	2103	1845	200	111	3	476	27	...
%	45.2	87.7	9.5	5.3	0.1	22.6	1.3	...
Otoño (14)	2214	1883	62	27	0	298	6	...
%	47.6	85.0	2.8	1.2	0.0	13.5	0.3	...
Invierno (1)	176	52	0	0	0	16	1	...
%	3.8	29.5	0.0	0.0	0.0	9.1	0.6	...
CONTEO TOTAL	4654	3936	293	163	6	793	34	...
%	100.0	84.6	6.3	3.5	0.1	17.0	0.7	...
PRESENCIA/AUSENCIA								
	TOTAL	Agave mspp.	mspp. 1	mspp. 2	mspp. 11	mspp. 12	mspp. 13	mspp. n
Mínimo			Agave	Agave	Ceiba	Agave	Micror-Tricol	...
3	30	30	18	15	1	29	4	...
5	30	30	16	13	0	27	2	...
10	30	30	13	7	0	27	1	...
15	30	30	10	5	0	26	1	...

Tabla 10.- Ejemplo de base de datos con el conteo de granos en las muestras (por muestra/fecha y por época) y análisis de presencia/ausencia por mínimo de granos. mspp.=morfoespecie. Micror-Tricol=grano microreticulado-tricolpado.

La determinación de las especies a las que pertenecían los granos de polen de morfoespecie tipo *Agave*, se llevó a cabo en varias etapas:

- 1) Comparación de las microfotografías de las morfoespecies de las muestras de excretas con aquellas de las especies de *Agave* del Herbario MEXU de la cueva correspondiente para filtrar aquellas que fácilmente podían diferenciarse.
- 2) Mediante matrices de doble entrada (ver ejemplo en **Tabla 11**), se compararon los datos morfométricos de las morfoespecies de las muestras de excretas con aquellos de las especies de *Agave* que se distribuían alrededor de las cuevas y que se identificaron como posibles correspondencias a partir de las microfotografías (etapa 1). Se asignó un código de color para establecer si las características coincidían (coincidencia total = VERDE, coincidencia parcial = AMARILLO, sin coincidencia = ROJO). Al momento de la determinación, se dio un mayor peso a las características de la estructura y la ornamentación del grano de polen (lúminas, muri, columelas) sobre el tamaño y el grosor de la exina, ya que estos últimos puede variar dependiendo el grado de desarrollo del grano, su hidratación y la perspectiva de observación bajo el microscopio (Enrique Martínez², com. pers., 2010; [Faegri e Iversen, 1989](#)).
- 3) Si se llegaba a determinar más de una especie de *Agave* para una misma morfoespecie de las muestras, se consultó la información disponible sobre ésta última para intentar descartar aquellas que no correspondieran a las características de la colecta (p.e. fecha de colecta vs época de floración, abundancia, cultivo), lo cual se destinó a la sección de discusión del estudio.

² El Dr. Enrique Martínez Hernández es Investigador Titular del Instituto de Geología de la UNAM donde funge como director del Laboratorio de Palinología, donde se realizaron el análisis y determinación de las muestras de este estudio. El Dr. Martínez Imparte la asignatura de Palinología para el Posgrado de Ciencias Biológicas desde 1975, misma que fue cursada para la realización de este estudio.

Este método de determinación constituye una propuesta que podría resultar útil para avanzar en la resolución de la problemática para identificar granos de polen del género *Agave*. Las etapas descritas representaron filtros cuyo objetivo fue reducir el listado de posibles especies de *Agave* a las que pudieran corresponder los granos de polen de las muestras, en base a las características morfométricas observadas, principalmente. Con el objeto de aportar confiabilidad al proceso, cuando surgía cualquier duda en una etapa, esa especie ó especies se analizaban en la siguiente y así sucesivamente. Cuando no fue posible identificar a nivel de una especie en particular siguiendo los filtros mencionados, se reportaron todas aquellas especies que pudieran corresponder a los granos de polen en las muestras.

		4						14						45					
		<i>Agave applanata</i>						<i>Agave filifera</i>						<i>Agave xylonacantha</i>					
		T	L	M	C	E	F	T	L	M	C	E	F	T	L	M	C	E	F
mspp. 10	T	Red						Red						Red					
	L		Yellow						Yellow						Red				
	M			Green						Yellow						Red			
	C				Green						Yellow						Green		
	E					Yellow						Red						Red	
	F						Green						Yellow						Yellow

		2					7					32							39						
		<i>Agave angustiarum</i>					<i>Agave attenuata</i>					<i>Agave pedunculifera</i>							<i>Agave schidigera</i>						
		T	L	M	C	E	F	T	L	M	C	E	F	T	L	M	C	E	F	T	L	M	C	E	F
mspp. 29	T	Yellow						Yellow						Red						Yellow					
	L		Yellow						Yellow						Yellow						Yellow				
	M			Green						Green						Green						Yellow			
	C				Yellow						Red						Green						Red		
	E					Yellow						Yellow						Yellow						Yellow	
	F						Green						Yellow						Yellow						Yellow

Tabla 11.- Ejemplos de matrices de doble entrada contrastando características de los granos entre las morfoespecies identificadas en las muestras y las especies de *Agave* del herbario MEXU de la cueva correspondiente. En verde se indica la correspondencia total de las características, en amarillo la correspondencia parcial y en rojo la correspondencia nula. mspp.=morfoespecie, T=tamaño del grano, L=características de las lúminas, M=características de los muri, C=características de las columelas, E=características de la exina, F=microfotografía.

Para aquellas morfoespecies distintas a *Agave*, la determinación se realizó comparándolos con las muestras obtenidas de las Colecciones Palinológicas del Instituto de Geología de la UNAM ó con otros trabajos relacionados ([Sánchez-Dzib et al., 2009](#); [Sánchez, 2004](#); [Díaz, 2003](#); [Álvarez y Köhler, 1987](#); [Quiroz et al., 1986](#); [Pedraza, 1983](#); [Palacios, 1975](#)).

Se construyeron curvas de acumulación de especies (taxa) para cada cueva ([Díaz-Francés y Soberón, 2005](#); [Jiménez-Valverde y Hortal, 2003](#); [Soberón y Llorente, 1993](#)), considerando las frecuencias (porcentaje con respecto al total de granos contabilizado) de cada especie (taxa) por muestra, empleando los programas *EstimateS 8.0* (para aleatorizar los datos obtenidos en las muestras; [Colwell, 2006](#)) y *Species Accumulation Functions – Freeware Versión Beta* ([CIMAT, 2003](#)) con el que se corrieron tres modelos de funciones de acumulación de especies (Logarítmico, de Clench y Exponencial), para posteriormente seleccionar el modelo que se ajustara mejor al conjunto de datos para cada cueva a partir del radio de funciones de verosimilitud ([Díaz-Francés y Soberón, 2005](#)). Una vez seleccionado el modelo, se estimó la asíntota para conocer número total de especies predicho por el modelo y se calculó el esfuerzo de muestreo necesario para registrar el 95% de dicho total, la calidad del muestreo (pendiente al final de la curva) y la proporción de especies registradas.

En total y para cada cueva se construyeron gráficas de frecuencia (conteo de granos por taxa) y presencia (taxa presentes en las muestras considerando 10 granos mínimo) y se calculó el Índice de Simpson ([Simpson, 1949](#)) para estimar la dominancia de los taxa identificados en el conjunto de datos obtenidos (en total, agrupando *Agave* spp. y para especies del género *Agave*).

Considerando los taxa identificados para todas las cuevas, se agruparon aquellos reportados para cada época (primavera, verano, otoño e invierno) y se construyeron también gráficas de frecuencia y presencia.

VII. RESULTADOS

Colonias de *L. nivalis* y observaciones sobre floración

Desde marzo del 2006 hasta febrero del 2007 se realizó un esfuerzo total de muestreo de 180 horas, distribuido en 4 hrs/noche/cueva/mes. En total se capturaron 465 individuos identificados como *Leptonycteris nivalis*, de los cuales 307 fueron machos y 127 hembras, la mayor parte se encontraron sexualmente inactivos; sólo en la Cueva del Diablo se capturaron machos con testículos escrotados (10) y hembras preñadas (8); también sólo en esta cueva se capturaron individuos en todas las visitas a lo largo del año. Se tomaron un total de 320 muestras de excretas (**ANEXO 1**).

Las observaciones sobre la floración de las plantas (p.e. *Agave*, *Ipomoea*) en los alrededores de las cuevas (**Figura 8**) sugieren que durante la primavera y principios del verano la disponibilidad de recursos para *L. nivalis* es mayor en la Cueva de San Lorenzo y en las Grutas de Xoxafí, mientras que a mediados del verano los recursos son más abundantes en las Grutas de Tziranda, donde también existen plantas en floración a finales del otoño y principios del invierno, épocas en que la Cueva del Diablo cuenta con la mayor cantidad de recursos en comparación con las demás cuevas.

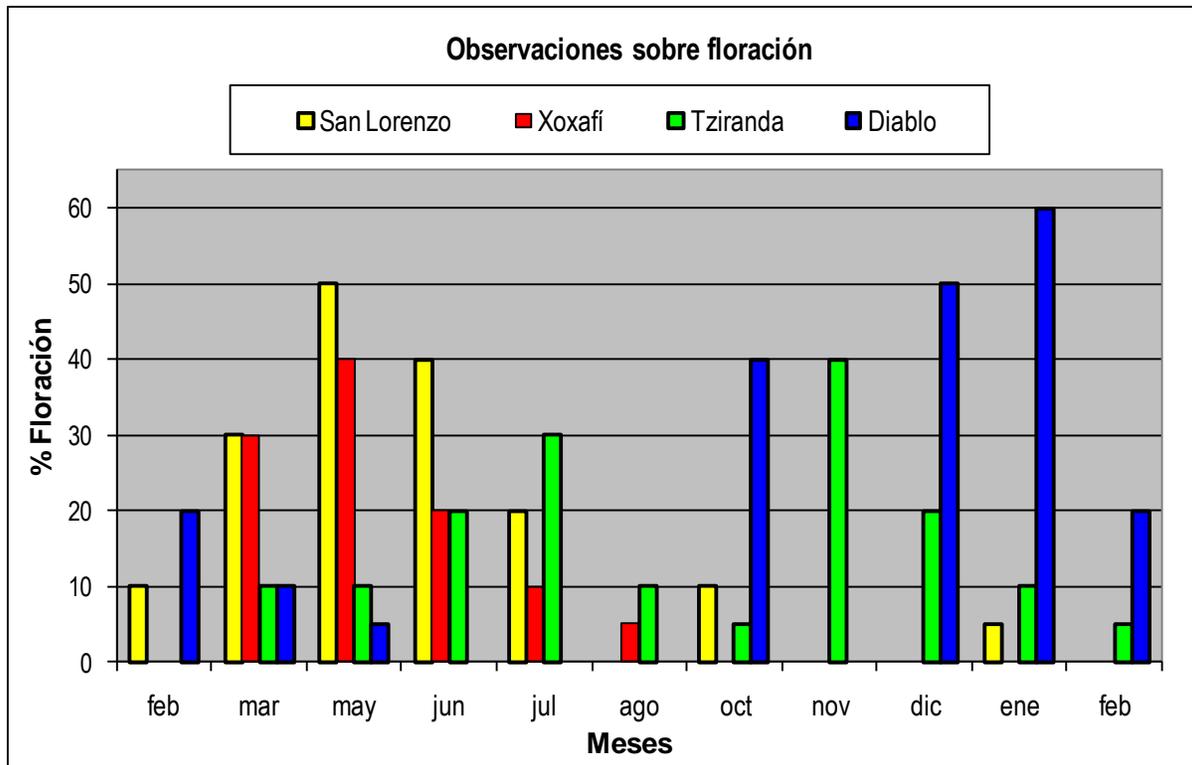


Figura 8.- Estimación general del porcentaje de plantas en floración con respecto al total de plantas observadas en los alrededores de las cuevas. Aunque las visitas a las cuevas se realizaron con 1 mes de separación (30 días aproximadamente), no siempre coincidían con los meses del calendario, es por ello que no se muestran datos para abril y septiembre (en el **ANEXO 1** se muestran las fechas de las visitas).

En general, la presencia de los murciélagos en las cuevas coincidió con las épocas de mayor disponibilidad de alimento, según las observaciones sobre floración. Sin embargo, en las Grutas de Tziranda (donde no fue posible estimar el tamaño de las colonias), no coincidieron de manera precisa los periodos más exitosos de muestreo con aquellos en que la mayor parte de las plantas cercanas a la cueva florecieron. En el caso de las Grutas de Xoxafí, los periodos en que se observó la mayor floración tampoco coincidieron de manera precisa con aquellos en que se registraron las colonias más grandes (ver **Figuras 9, 11, 13 y 15** más adelante).

Dentro de las áreas determinadas alrededor de las cuevas (**Figura 7**) se distribuyen 45 especies de agave (**ANEXO 2**), de las cuales, aproximadamente la mitad es compartida por 2 o más cuevas (Grutas de Tziranda – 16 especies, Cueva del Diablo – 16, Cueva de San Lorenzo – 31, Grutas de Xoxafí – 15). Se tomaron muestras de 43 especies en el Herbario MEXU

(ANEXO 3), ya que *A. bakeri* constituye un reporte único y *A. lurida* probablemente sea una especie extinta, pues ya no se le ha encontrado en el campo (Abisaí García-Mendoza³, com. pers., 2007).

Taxa identificados en las muestras

Debido a la disparidad en el número de muestras de excretas obtenidas en las diferentes cuevas (Grutas de Tziranda = 34, Cueva de San Lorenzo = 28, Cueva del Diablo = 256, Grutas de Xoxafí = 3) y al esfuerzo necesario para analizarlas (2 a 4 horas por muestra en promedio), se consideraron entre 28 y 30 muestras por cueva para el estudio y, se decidió no analizar las muestras de las Grutas de Xoxafí, considerando además que los resultados serían poco representativos para los objetivos de este estudio.

En general fue posible identificar a nivel de especie los granos pertenecientes al género *Agave*, aunque en algunas ocasiones la determinación quedó entre dos o tres posibles especies y, en otros no fue posible encontrar, entre las especies estudiadas alrededor de la cueva correspondiente, una cuyos granos de polen fueran similares a los observados en las muestras colectadas. Por otra parte, en la mayor parte de los casos, a menos que la identificación fuera sencilla, no se efectuó la determinación de granos de polen para aquellas morfoespecies que resultaron en porcentajes muy bajos con respecto al total de granos contabilizados (menos del 1%) y que generalmente estuvieron presentes en sólo una o ninguna muestra (considerando 10 granos mínimo, ver siguiente párrafo).

A continuación se presentan los resultados obtenidos para cada cueva en cuanto a las colonias, las capturas, y la determinación, conteo y presencia/ausencia de granos de polen en las

³ El Dr. Abisaí García-Mendoza es Investigador Titular del Instituto de Biología de la UNAM, especialista en Agavaceae y trabaja actualmente en el Jardín Botánico de dicho Instituto.

muestras de excretas colectadas. Para la estimación por presencia/ausencia se tomó en cuenta el mínimo de 10 granos, ya que a partir de la información de este estudio, se observó que las especies generalmente consideradas como contaminaciones (*Eucalyptus*, *Pinus*, *Alnus*, etc.) no sobrepasan dicha cantidad por muestra (ver casos resaltados con círculos rojos en las **Figuras 10, 12, 14 y 19**).

Grutas de Tziranda

Se capturaron un total de 47 individuos adultos (34 machos y 13 hembras) durante el periodo de muestreo, de los cuales se obtuvieron 34 muestras de excretas (**ANEXO 1**). Todos los machos presentaron testículos abdominales y las hembras se encontraban sexualmente inactivas. Verano y otoño fueron las épocas en que más individuos se capturaron. No fue posible localizar a la colonia de *L. nivalis* en la cueva; las cámaras donde se ha reportado la presencia de la especie, presentan una altura tal que dificulta la ubicación de la colonia y la estimación de su tamaño (15 a 20 m). Sin embargo, en julio se encontró una colonia de más de 500 individuos cerca de la segunda entrada de la cueva, pero no fue posible distinguir si eran *L. nivalis* o *L. yerbabuena*, ya que no logró capturarse ninguno y sólo durante esa visita a la cueva se localizó dicha colonia.

Las observaciones sobre floración (**Figura 9**) sugieren que los periodos de muestreo más exitosos (agosto y octubre) están ligeramente desfasados con relación a los picos de floración de los agaves que se encuentran en los alrededores de la cueva (julio y noviembre).

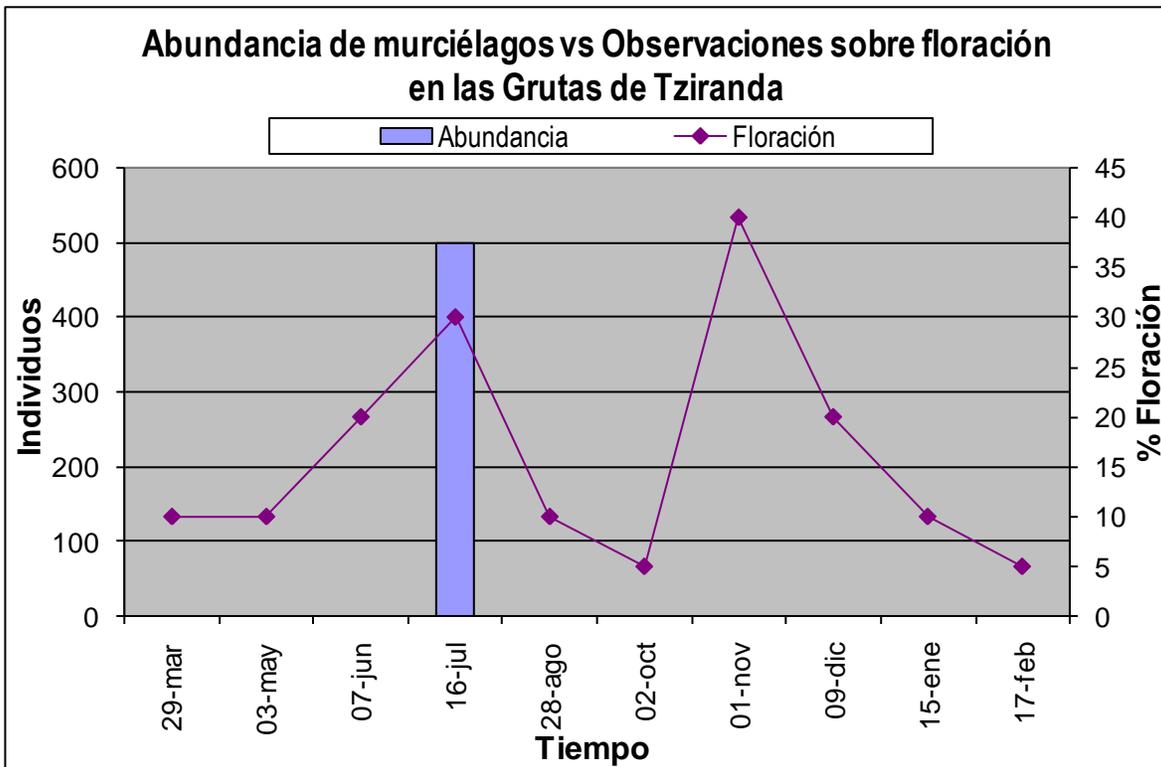


Figura 9.- Relación entre la abundancia de murciélagos estimada en las Grutas de Tziranda y las observaciones sobre floración de plantas en sus alrededores a lo largo del año.

Se analizaron 30 muestras de excretas en las que se identificaron 33 taxa en un total de 4660 granos contabilizados (**Figura 10**), en los cuales *Agave* spp. estuvo presente en el 100% de las muestras y constituyó el 84.5% de los granos. *A. americana*/*A. parryi* se observó en el 50.7% de los granos y se presentó en 96.7% de las muestras, mientras que *A. applanata*, *A. cupreata* y *A. schidigera* representaron el 15.1%, 6.3% y 6.3% respectivamente del total de granos observado y se presentaron en 73.3%, 43.3% y 30% de las muestras. Un grano desconocido tuvo una presencia del 23.3% y 4.5% de granos; *Ipomoea intrapilosa*/*I. murucoides* y otro grano no identificado (de ornamentación rugulada) en 13.3% de las muestras cada uno y con 4.5% y 2.3% de granos, respectivamente. El resto de taxa se presentó en menos del 2.5% de los granos y 10% de las muestras (**Figura 10**).

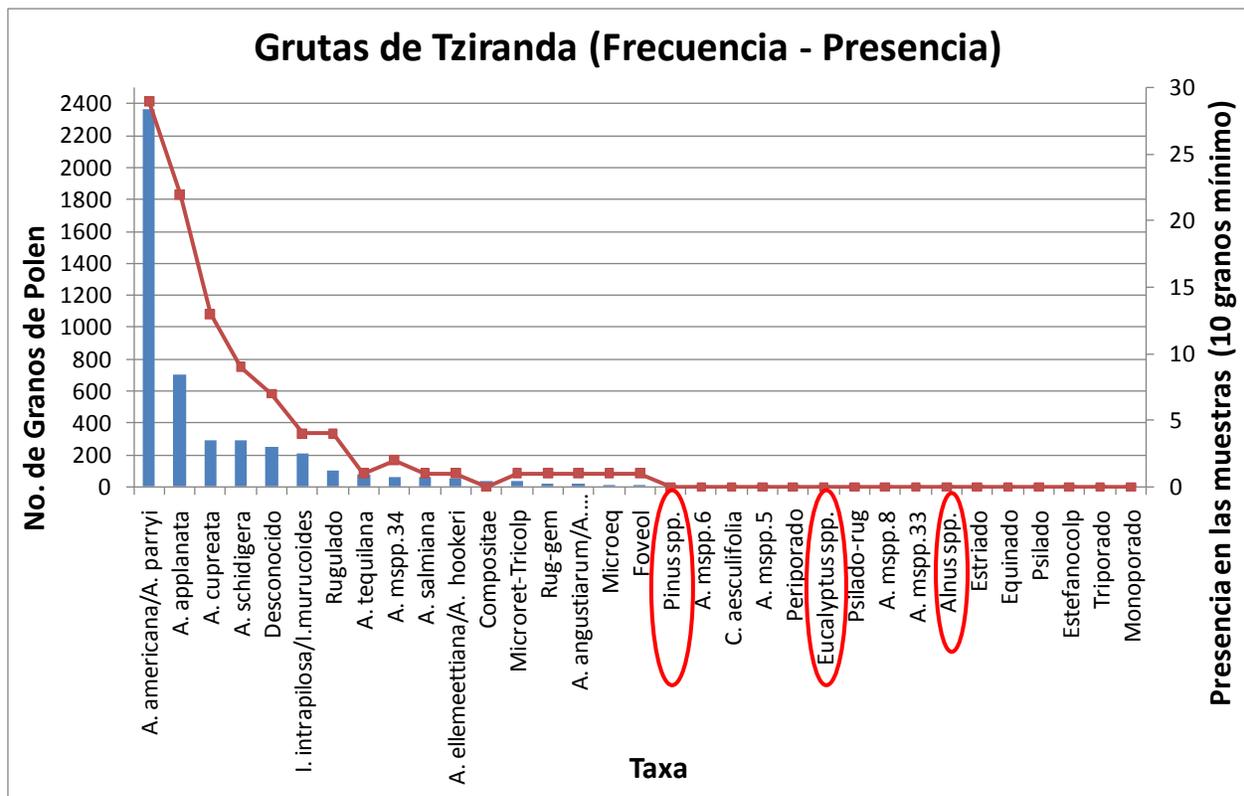


Figura 10.- Frecuencia (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de taxa identificados en las muestras colectadas en las Grutas de Tziranda. En los círculos rojos se muestran ejemplos de taxa que constituyen contaminaciones.

Considerando *Agave* spp. como un taxón, el índice de Simpson ($D=0.28$) estimó un 72% de probabilidad de que dos granos de polen seleccionados al azar pertenezcan al mismo taxa, lo que refleja una diversidad relativamente baja entre aquellos identificados en esta cueva en comparación con las demás, es decir, el polen de *Agave* tiene una alta dominancia entre los taxa encontrados en las excretas de *L. nivalis* para las Grutas de Tziranda.

Cueva de San Lorenzo

En esta cueva sólo se registró la presencia de *L. nivalis* a finales de la primavera y principios del verano (mayo y junio), periodo en que la mayor parte de los agaves alrededor de la cueva florecieron (**Figura 11**), según las observaciones. Un total de 28 murciélagos machos

adultos fueron capturados (sólo dos con testículos inguinales y el resto con testículos abdominales) y para todos se obtuvieron muestras de excretas (**ANEXO 1**). No fue posible localizar a los murciélagos dentro de la grieta donde se habían reportado anteriormente; sin embargo fueron observados en la parte superior de la cavidad.

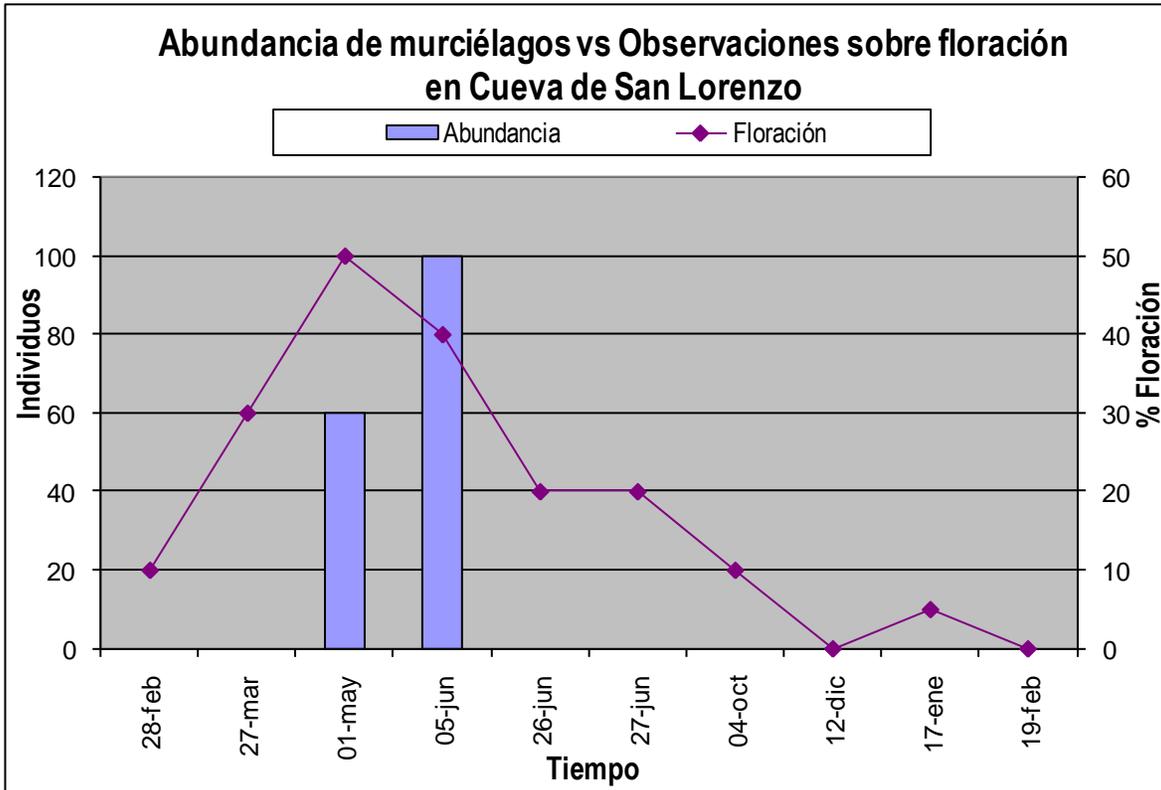


Figura 11.- Relación entre la abundancia de murciélagos estimada en Cueva de San Lorenzo y las observaciones sobre floración de plantas en sus alrededores a lo largo del año.

Se analizaron las 28 muestras de excretas colectadas en las que se identificaron 17 taxa (**Figura 12**) en 4477 granos contabilizados, de los cuales *Agave* spp. estuvo presente en el 100% de las muestras y el 80.9% de los granos. *A. salmiana*/*A. scaposa*/*A. titanota* estuvo en 89.3% de las muestras y 24.4% de los granos, mientras que *A. mapisaga*, *A. applanata* y una especie de agave no identificada estuvieron presentes en 71.4% de las muestras y en 21.6%, 10.2% y 9% de los granos. Asimismo, *A. americana*/*A. oscura* y Cactaceae se presentaron en 57.1% y 42.9% de las muestras y 10.2% y 18.1% de los granos, respectivamente. Los demás taxa estuvieron en menos del 10% de las muestras y 2.5% de los granos contabilizados.

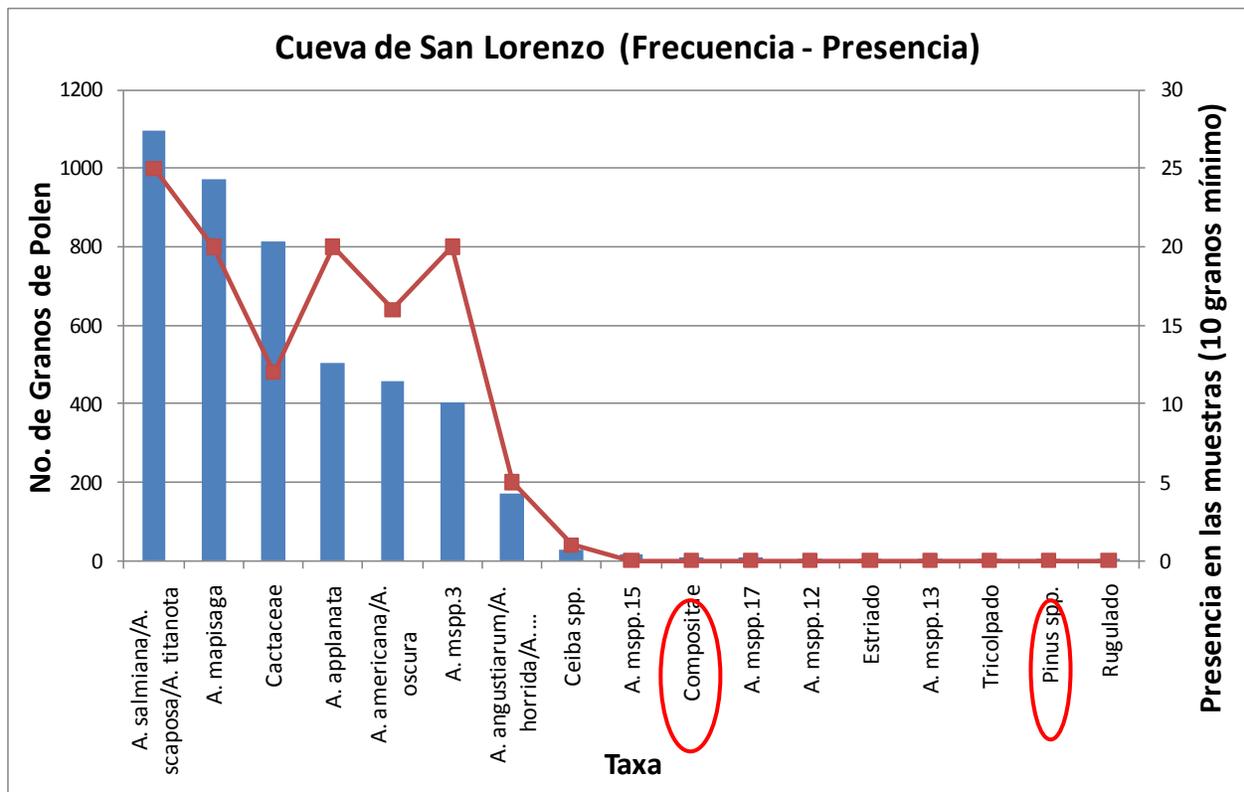


Figura 12.- Frecuencia (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de taxa identificados en las muestras colectadas en la Cueva de San Lorenzo. En los círculos rojos se muestran ejemplos de taxa que constituyen contaminaciones.

Considerando *Agave* spp. como un taxón, el índice de Simpson ($D=0.31$) estimó un 69% de probabilidad de que dos granos de polen seleccionados al azar pertenezcan al mismo taxa, lo que refleja una diversidad relativamente baja entre los identificados en esta cueva en comparación con las demás. Al igual que en las Grutas de Tziranda, el polen de *Agave* tiene una alta dominancia entre los taxa encontrados en las excretas de *L. nivalis* para la Cueva de San Lorenzo.

Cueva del Diablo

En esta cueva se capturó la mayor parte de los murciélagos; de 386 individuos capturados, 243 fueron machos (3 de ellos juveniles, capturados en agosto y diciembre) y 112 hembras (1 juvenil capturada en octubre). Se encontraron pocos machos con testículos inguinales a lo largo del año (35) y 10 con testículos escrotados durante otoño e invierno, así

como 8 hembras preñadas en marzo (**ANEXO 1**). Las estimaciones poblacionales (**Figura 13**) sugieren que durante estas dos estaciones se encuentran las colonias de murciélagos más grandes (llegaron a observarse hasta 4000 individuos) y ello coincide con los periodos en que se observaron floreciendo la mayor cantidad de cazahuates (*Ipomoea*). Sin embargo, se capturaron murciélagos en todas las visitas realizadas a la cueva durante el año, encontrándose las colonias más pequeñas en el verano.

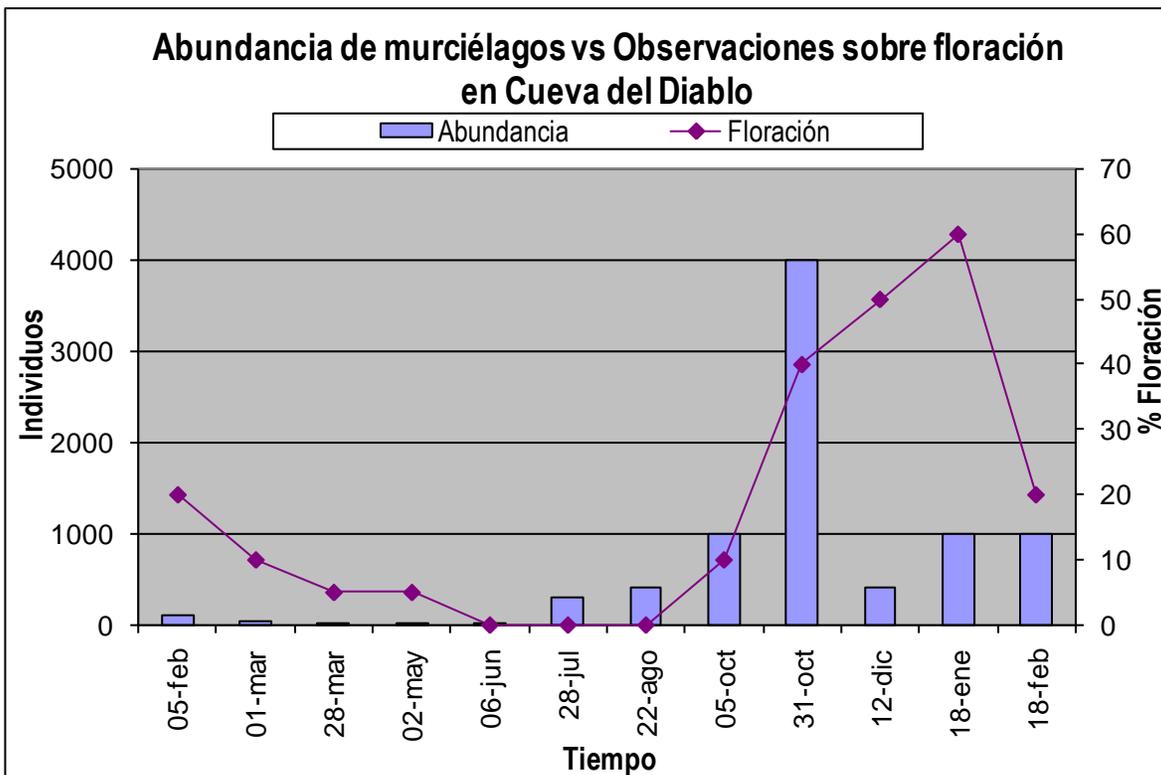


Figura 13.- Relación entre la abundancia de murciélagos estimada en Cueva del Diablo y las observaciones sobre floración de plantas en sus alrededores a lo largo del año.

Se analizaron 30 muestras en las que se identificaron 24 taxa en un total de 4921 granos contabilizados (**Figura 14**), de los cuales *Agave* spp. estuvo presente en el 50% de las muestras y 39.3% de los granos. *Ipomoea arborescens* y *Agave americana* se presentaron en 36.7% y 33.3% de las muestras, con 29% y 11.9% de los granos. *A. applanata* y *A. dasylirioides* (en este último parece que la época de colecta no coincide precisamente con la época de floración), estuvieron en el 26.7% de las muestras cada uno y representaron 9.6% y 8.9% de los

granos, respectivamente. Por su parte, *Ceiba aesculifolia* estuvo en 16.7% de las muestras y 10.9% de los granos, mientras que *Bauhinia* spp., *Pseudobombax ellipticum*, *Calliandra* spp., *A. angustiarum/A. horrida* y *A. inaequidens* estuvieron en el 10% de las muestras cada uno, con 6.5%, 6.4%, 3.8% y 2% de los granos, respectivamente. Los demás taxa se encontraron en menos del 10% de las muestras y el 2.5% de los granos.

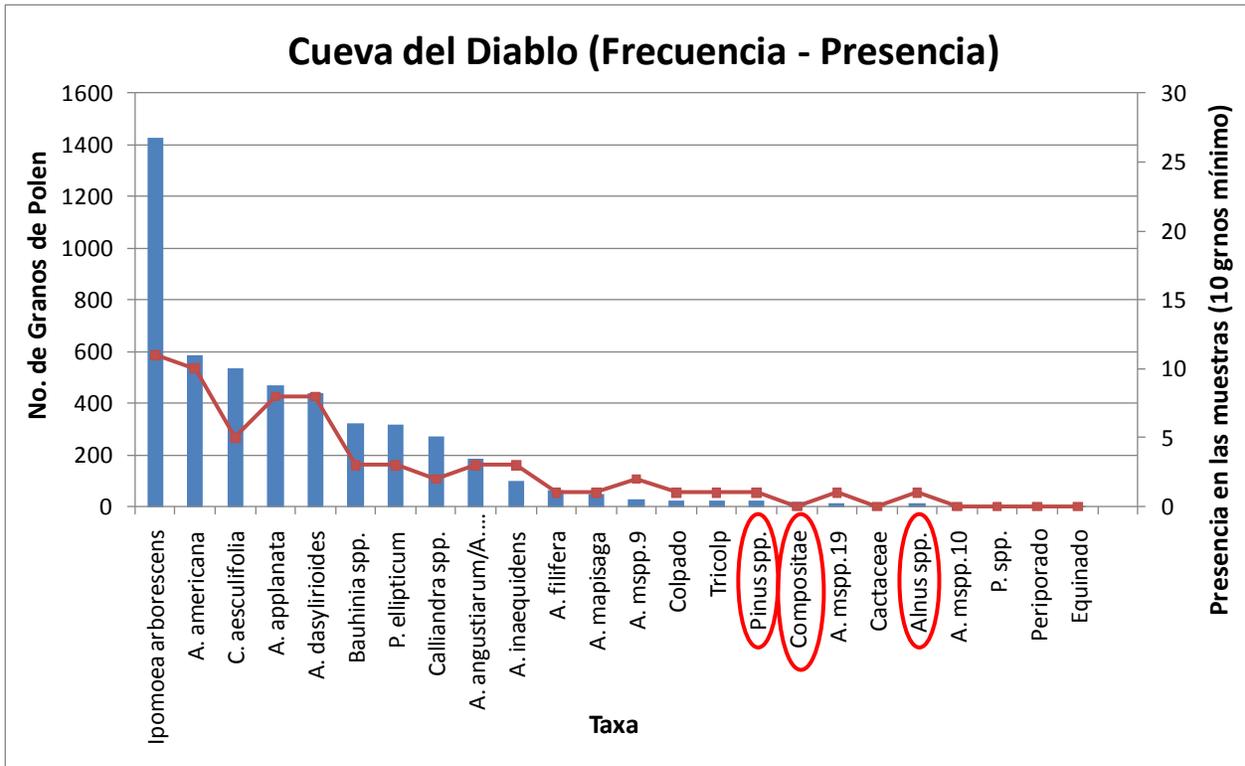


Figura 14.- Frecuencia (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de taxa identificados en las muestras colectadas en la Cueva del Diablo. En los círculos rojos se muestran ejemplos de taxa que constituyen contaminaciones.

Considerando *Agave* spp. como un taxón, el índice de Simpson ($D=0.74$) estimó un 26% de probabilidad de que dos granos de polen seleccionados al azar pertenezcan al mismo taxa, lo que refleja una diversidad que podría considerarse alta entre los identificados en esta cueva en comparación con las demás. A diferencia de las Grutas de Tziranda y la Cueva de San Lorenzo, en la Cueva del Diablo, el género *Agave* presenta una dominancia baja entre los taxa encontrados en las excretas de *L. nivalis*.

Grutas de Xoxafí

En esta cueva se capturó la menor cantidad de murciélagos magueyeros mexicanos, con un total de cuatro individuos a finales del verano (2 machos y 2 hembras adultos sin actividad sexual aparente), de los cuales se obtuvieron tres excretas (**ANEXO 1**). Casi todas las capturas correspondieron a *L. yerbabuena* y es probable que los datos obtenidos para la abundancia a partir de las estimaciones por observación se refieran principalmente a este murciélago.

Las observaciones sobre la floración (**Figura 15**), sugieren que los periodos en que las colonias de murciélagos (principalmente *L. yerbabuena*) son más grandes (julio y agosto) están ligeramente desfasados con relación a los picos de floración de los agaves que se encuentran en los alrededores de la cueva (marzo-junio). Debido al reducido éxito de muestreo, no se realizaron los análisis polínicos de las muestras de excretas para esta cueva.

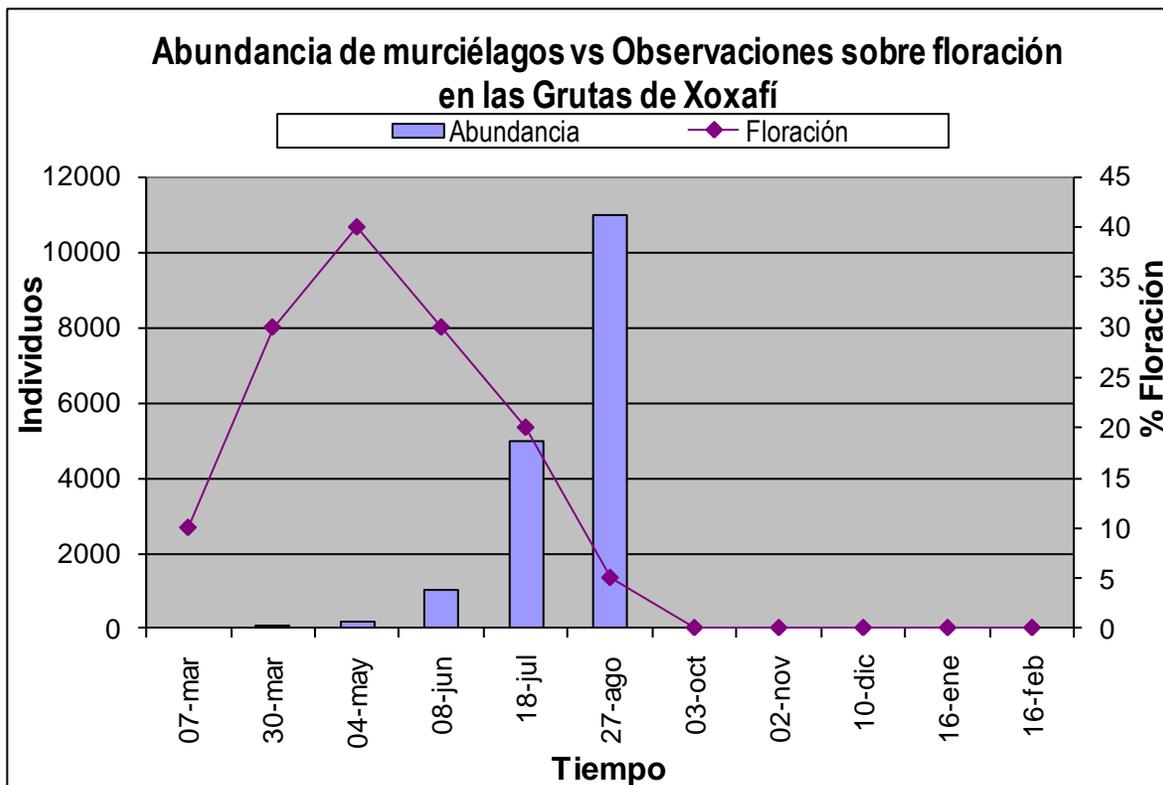


Figura 15.- Relación entre la abundancia de murciélagos estimada en las Grutas de Xoxafí y las observaciones sobre floración de plantas en sus alrededores a lo largo del año.

Como se menciona en otras secciones del estudio, el esfuerzo que implicó el análisis y la determinación de los granos de polen en las muestras fue significativo y, tomando en cuenta que en las Grutas de Xoxafí sólo se obtuvieron tres excretas, los resultados que se hubieran obtenido probablemente no serían representativos en el marco de los objetivos planteados, por lo que se decidió no analizarlas.

Curvas de acumulación de especies

Los resultados de elaboración de las curvas de acumulación de especies (taxa) para cada cueva se muestran en la **Tabla 12** y en las **Figuras 16, 17 y 18**. No se elaboró curva de acumulación para las Grutas de Xoxafí pues no se analizaron las muestras obtenidas.

Cueva	n	Modelo	a	b	ρ	TNS (a/b=asíntota)	LR	1/LR
Grutas de Tziranda	30	Logarítmico	10.6115	0.1168	0.9878	---	1.0000	1.0000
		de Clench	3.3138	0.0680	0.9937	48.7613	0.0402	24.8905
		Exponencial	2.2373	0.0678	0.9968	33.0000	0.0000	1.65E+09
Cueva de San Lorenzo	28	Logarítmico	17.3984	0.3362	0.9788	---	1.0000	1.0000
		de Clench	3.1115	0.1414	0.9907	22.0006	0.1987	5.0329
		Exponencial	4.5870	0.2567	0.9644	17.8685	0.0000	183000
Cueva del Diablo	30	de Clench	4.2884	0.1455	1.0000	29.4688	1.0000	1.0000
		Exponencial	2.7992	0.1153	0.9995	24.2701	0.0000	5.59E+28
		Logarítmico	6.4858	0.1427	0.9932	---	0.0000	1.53E+34

Tabla 12.- Valores obtenidos para cada modelo de curvas de acumulación de especies (taxa) por cueva utilizando *Species Accumulation Functions – Freeware Versión Beta* (CIMAT, 2003). a = tasa de crecimiento de nuevas especies al comienzo del muestreo, b = parámetro relacionado con la forma de la curva, ρ = varianza, TNS=número total de especies esperado, LR= función de verosimilitud. 1/LR=radio de las funciones de verosimilitud.

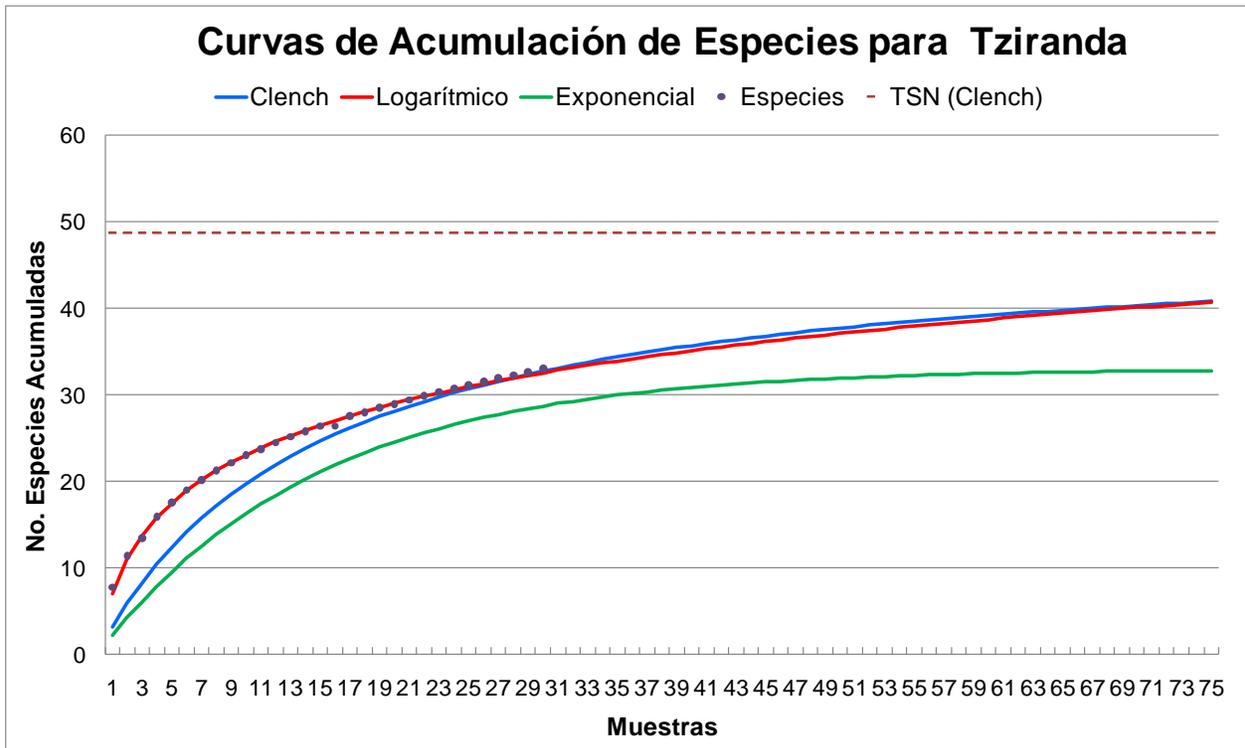


Figura 16.- Curvas de Acumulación con base en los datos de las Grutas de Tziranda para los modelos de Clench, Logarítmico y Exponencial, así como el Número total de especies esperado (TSN) para el modelo de Clench.

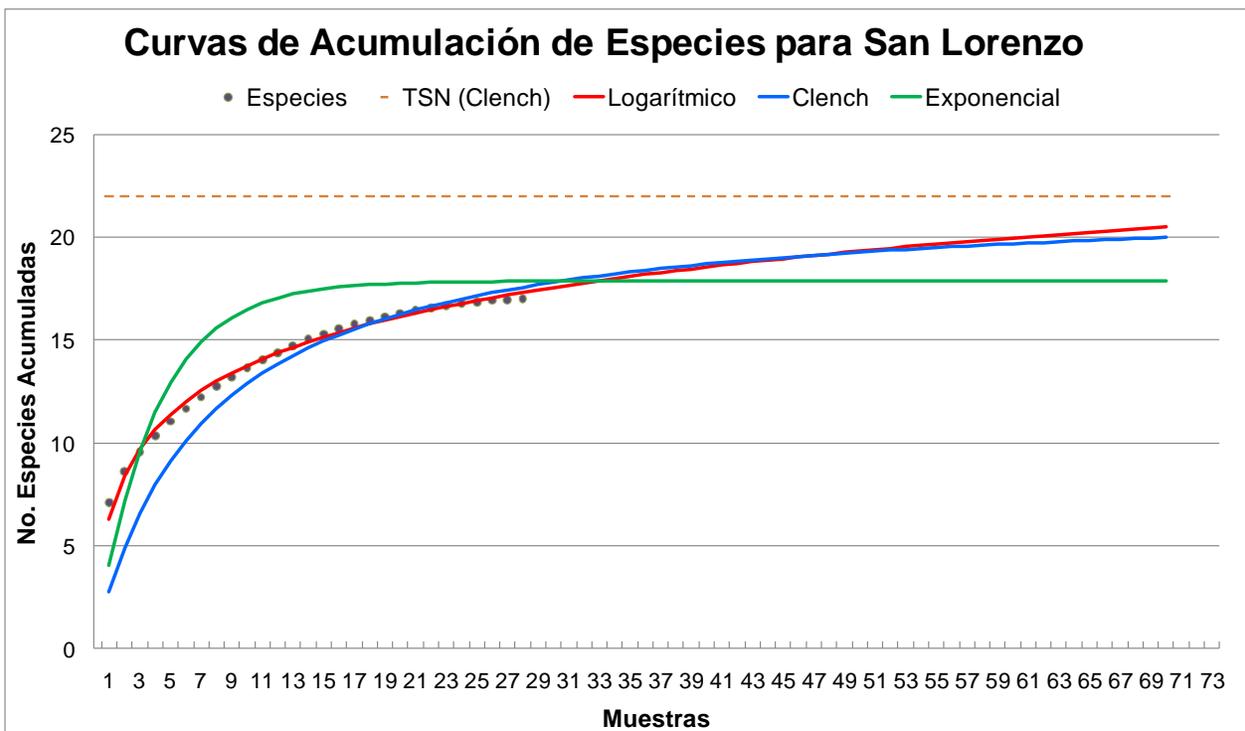


Figura 17.- Curvas de Acumulación con base en los datos de la Cueva de San Lorenzo para los modelos de Clench, Logarítmico y Exponencial, así como el Número total de especies esperado (TSN) para el modelo de Clench.

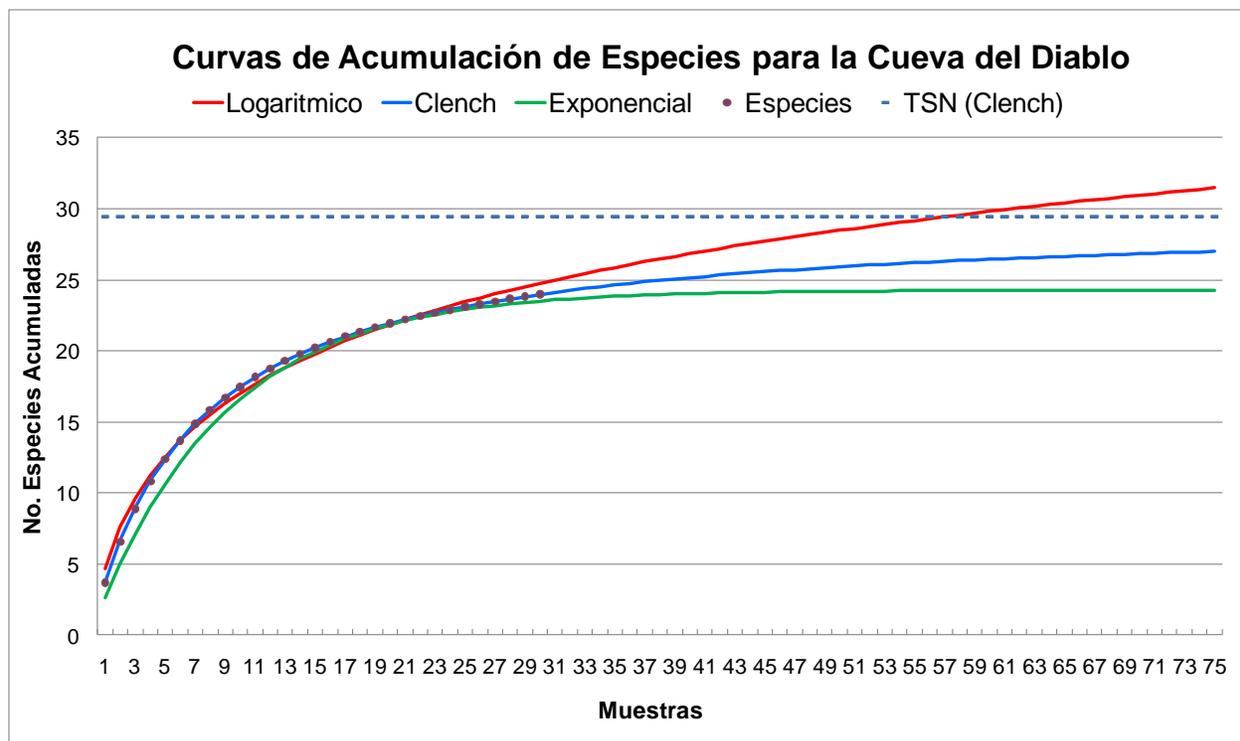


Figura 18.- Curvas de Acumulación con base en los datos de la Cueva del Diablo para los modelos de Clench, Logaritmico y Exponencial, así como el Número total de especies esperado (TSN) para el modelo de Clench.

Aunque el modelo Logaritmico se ajustó más a los conjuntos de datos de las Grutas de Tziranda y de la Cueva de San Lorenzo, sólo resultó 24 y 5 veces más probable que el modelo de Clench, respectivamente, mientras que el modelo Exponencial fue descartado (varios millones de veces menos probable que los otros modelos). El modelo Logaritmico generalmente es útil para describir situaciones en las que el área de muestreo es grande y los taxa son poco conocidos o ambos, mientras que los modelos de Clench y Exponencial son útiles en situaciones en las que el número total de especies (asíntota) será eventualmente registrada, es decir, donde el área de muestreo es pequeña, los taxa son conocidos o ambos, ó el observador acumula experiencia que incrementa la posibilidad de detectar nuevas especies conforme se dedica más tiempo al muestreo ([Díaz-Francés y Soberón, 2005](#)). Considerando las características del muestreo, se consideró que el modelo de Clench podría ser más adecuado para explicar la acumulación de especies en este estudio, donde se esperaría encontrar el

número total de especies eventualmente. Siendo así, al tomar en cuenta las asíntotas estimadas por el modelo de Clench para las tres cuevas, el esfuerzo de muestreo necesario para llegar a registrar el 95% del número total de especies se presenta en la **Tabla 13** junto con la calidad del muestreo (pendiente al final de la curva) y la proporción de especies (taxa) registrados ([Jiménez-Valverde y Hortal, 2003](#)).

Cueva	n	Taxa observados	TNS	a	b	Esfuerzo de muestreo (95%)	Pendiente de la curva	Proporción de taxa registrados
Grutas de Tziranda	30	33	48.76	3.31	0.07	279.57	0.36	68%
Cueva de San Lorenzo	28	17	22.00	3.11	0.14	134.34	0.13	77%
Cueva del Diablo	30	24	29.47	4.29	0.15	130.56	0.15	81%

Tabla 13.- Valores obtenidos para el esfuerzo de muestreo (95% de las muestras), la pendiente de la curva y la proporción de taxa registrados de acuerdo al modelo de Clench para cada cueva.

Resultados generales

Un total de 59 taxa fueron identificados en las muestras de excretas analizadas para las cuatro cuevas durante el año de estudio, de los cuales 20 constituyeron el 95% de los granos contabilizados y 32 estuvieron presentes en al menos una de las muestras (considerando 10 granos mínimo). En general, dichos taxa pertenecieron a cinco familias: Agavaceae, Cactaceae, Convolvulaceae, Bombacaceae y Fabaceae. De los 59 taxa, 26 correspondieron a *Agave* spp. Estos resultados se presentan en las **Figuras 19 y 20** y en el **ANEXO 4**, donde se incluyen datos sobre el conteo de granos para cada taxón y sobre la presencia de los mismos en las muestras (considerando 10 granos mínimo), incluyendo porcentajes.

Se analizaron 88 muestras en total y el conteo global de granos fue de 14066. *Agave* spp. constituyó el 67.5% de los granos contabilizados (9496) y estuvo presente en 82.9% de las

muestras (73). Considerando *Agave* spp. como un taxón, el índice de Simpson ($D=0.53$) estimó un 47% de probabilidad de que dos granos de polen seleccionados al azar pertenezcan al mismo taxa, lo que reflejaría una diversidad media entre los mismos si se compara con los índices estimados para cada cueva de manera independiente. Lo anterior sugiere que al considerar todos los taxa observados en las cuevas, *Agave* spp. presenta una dominancia media entre los mismos.

Tanto el conteo de granos como la presencia de los mismos en la muestras (considerando 10 mínimo), sugieren que *A. americana/A. parryi/A. oscura* (que no fue posible diferenciar por morfometría de los granos ni por coincidencia entre la época de colecta y de floración) y *A. applanata* son taxa relevantes en la dieta de *L. nivalis* (24.2% y 11.9% de los granos y presencia en 62.5% y 56.8% de las muestras, respectivamente).

Asimismo, desde el punto de vista de la presencia de los taxa en las muestras (10 granos mínimo), *A. salmiana/A. scaposa/A. titanota* (que no pudieron distinguirse entre sí por la morfometría de los granos y cuya época de floración parece no coincidir con la de colecta), *A. mapisaga* y 1 especie no identificada en la Cueva de San Lorenzo, también parecieran ser relevantes, ya que se encontraron en el 29%, 22.7%, 22.7% de las muestras respectivamente (aunque sólo en el 8.2%, 6.9% y 2.9% de los granos).

Desde el punto de vista del conteo, los datos también sugieren que *Ipomoea arborescens* y Cactaceae podrían ser relevantes puesto que constituyeron el 10.2% y 5.9% de los granos (aunque presentes en sólo el 12.5% y 13.6% de las muestras). En general, los demás taxa que se observaron tuvieron menos del 2.5% del total de granos (350) y se presentaron en menos del 10% de las muestras (nueve).

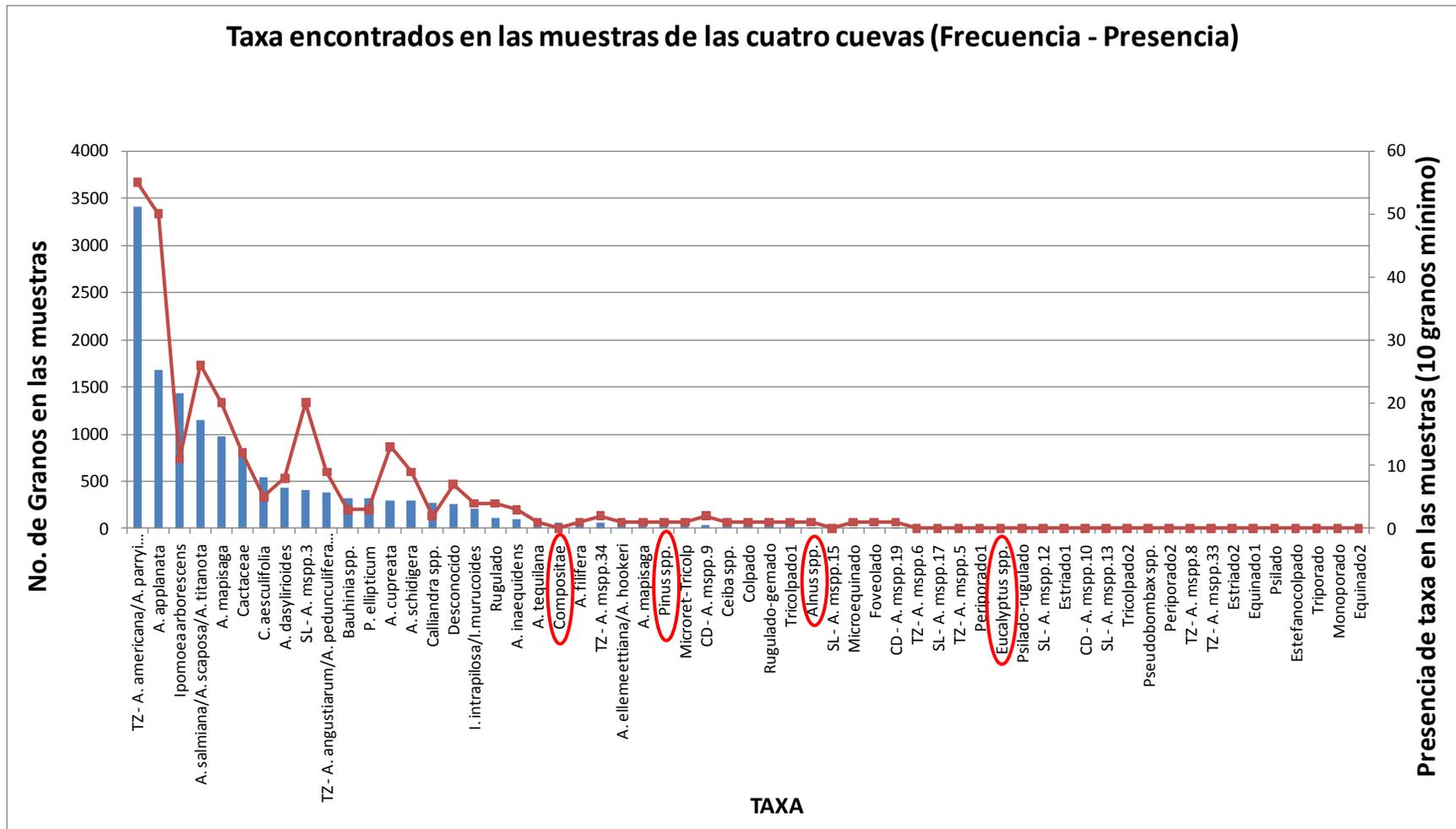


Figura 19.- Gráfica de frecuencia (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de las cuatro cuevas (con base en la información presentada en el ANEXO 4). En los círculos rojos se muestran ejemplos de taxa que constituyen contaminaciones.

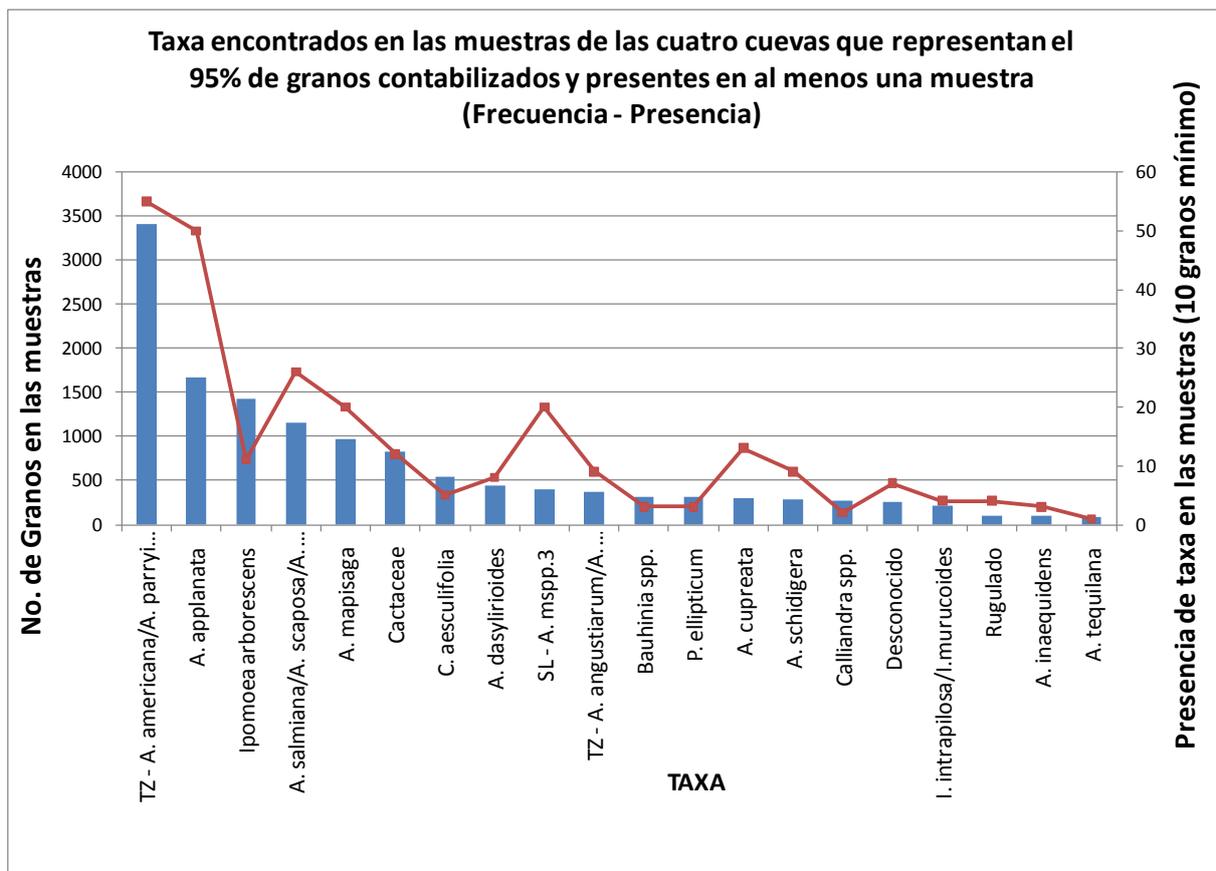


Figura 20.- Gráfica de frecuencia (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de taxa identificados en las muestras que representan el 95% de los granos contabilizados con presencia en al menos una muestra (10 granos mínimo), con base en la información presentada en el **ANEXO 4**.

Un total de 23 taxa fueron identificados en las muestras de excretas analizadas para las cuatro cuevas en **PRIMAVERA (Figura 21)**, de los cuales 13 constituyeron el 95.8% de los granos contabilizados y 16 estuvieron presentes en al menos una de las muestras. Se analizaron 16 muestras y el conteo total de granos fue de 2699. *Agave* spp. constituyó el 37.8% de los granos contabilizados (1021) y estuvo presente en 68.8% de las muestras (11), considerando 10 granos mínimo.

Cactaceae representó el 26.7% del total de granos para la época y estuvo presente en el 50% de las muestras. Por su parte, *A. applanata* y una especie desconocida de *Agave* se presentaron en 37.5% de las muestras cada uno (aunque con sólo el 9.9% y el 8.4% de los granos). *A. salmiana/A. scaposa/A. titanota* y *Ceiba aesculifolia* se presentaron en 37.5% y 31.3% respectivamente (aunque con 5.1% y 19.9% de los granos), y *Pseudobombax*

ellipticum en el 18.8% de las muestras y en el 11.7% de los granos contabilizados. Los demás taxa en primavera tuvieron menos del 2.5% del total de granos y se presentaron en menos del 10% de las muestras. Estos resultados estuvieron dominados por las muestras y taxa identificados en la Cueva de San Lorenzo en primer lugar (ocho muestras) y por la Cueva del Diablo en segundo (siete muestras).

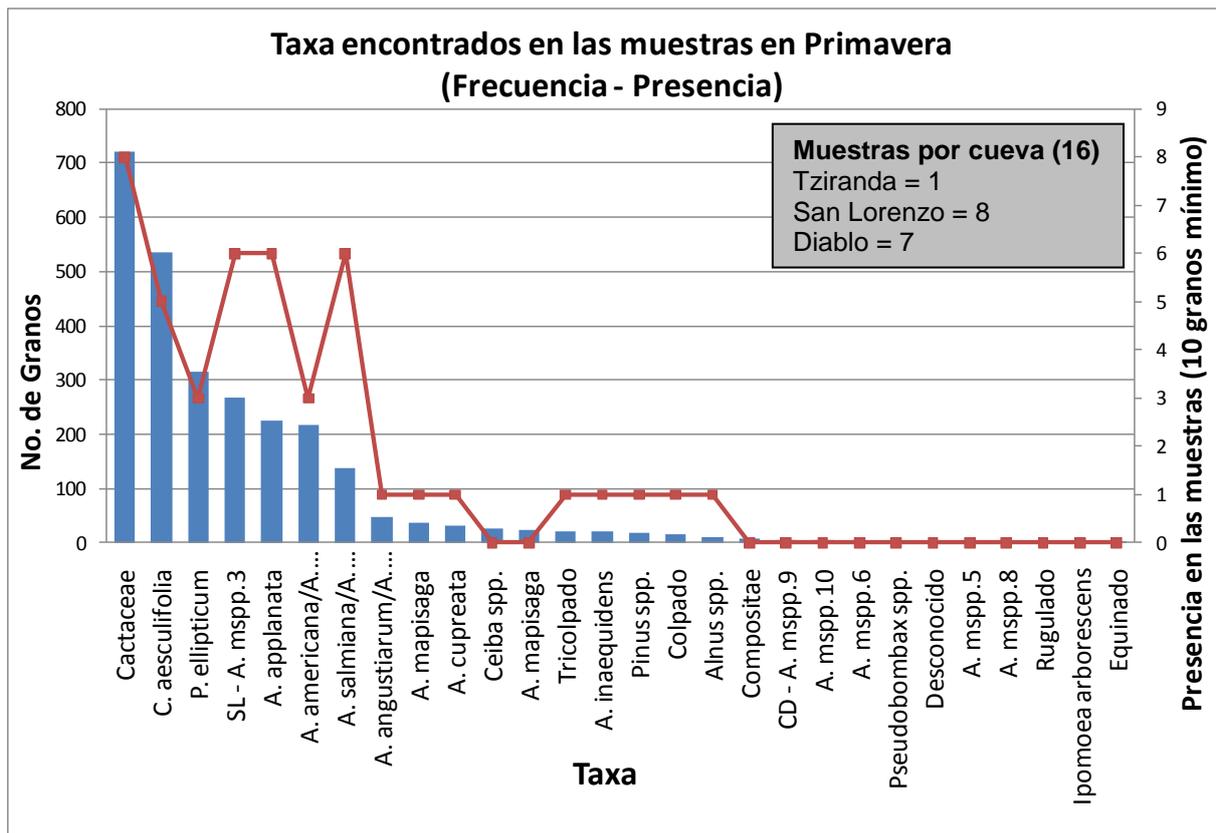


Figura 21.- Frecuencia (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de taxa identificados en las muestras en Primavera. En el recuadro se muestra el número de muestras analizadas para cada cueva en esta época.

Se identificaron 40 taxa en las muestras de excretas analizadas para las cuatro cuevas en **VERANO (Figura 22)**, de los cuales 13 constituyeron el 95.9% de los granos contabilizados y 17 estuvieron presentes en al menos una de las muestras. Se analizaron 44 muestras y el conteo total de granos fue de 6970. *Agave spp.* constituyó el 83.1% de los granos contabilizados (1021) y estuvo presente en 100% de las muestras, considerando un mínimo de 10 granos.

A. americana/A. parryi/A. oscura representó el 29.1% de los granos y estuvo presente en el 84.1% de las muestras; *A. appalanta*, *A. salmiana/A. scaposa/A. titanota* y *A. mapisaga* constituyeron el 16.3%, el 14.5% y 13.6% de los granos con presencia en 81.8%, 45.5% y 45.5%, respectivamente. Otra especie desconocida de *Agave* se presentó en 31.8% de las muestras (3.8% de los granos), mientras que *A. cupreata* y *A. dasyliroides* (cuyas épocas de floración parecieran no coincidir precisamente con las épocas de colecta) se presentaron en el 22.7% y 18.2% de las muestras (2.9% y 6.1% de los granos, respectivamente). *Cactaceae* y *Calliandra* spp., aunque presentes sólo en 9.1% y 4.5% de las muestras, constituyeron el 1.5% y 3.8% de los granos observados. El resto de los taxa se presentaron en menos del 10% de las muestras y en menos del 2.5% de los granos. Estos resultados estuvieron dominados por las muestras y taxa identificados en las Grutas de Tziranda (14 muestras) y en la Cueva de San Lorenzo (20 muestras).

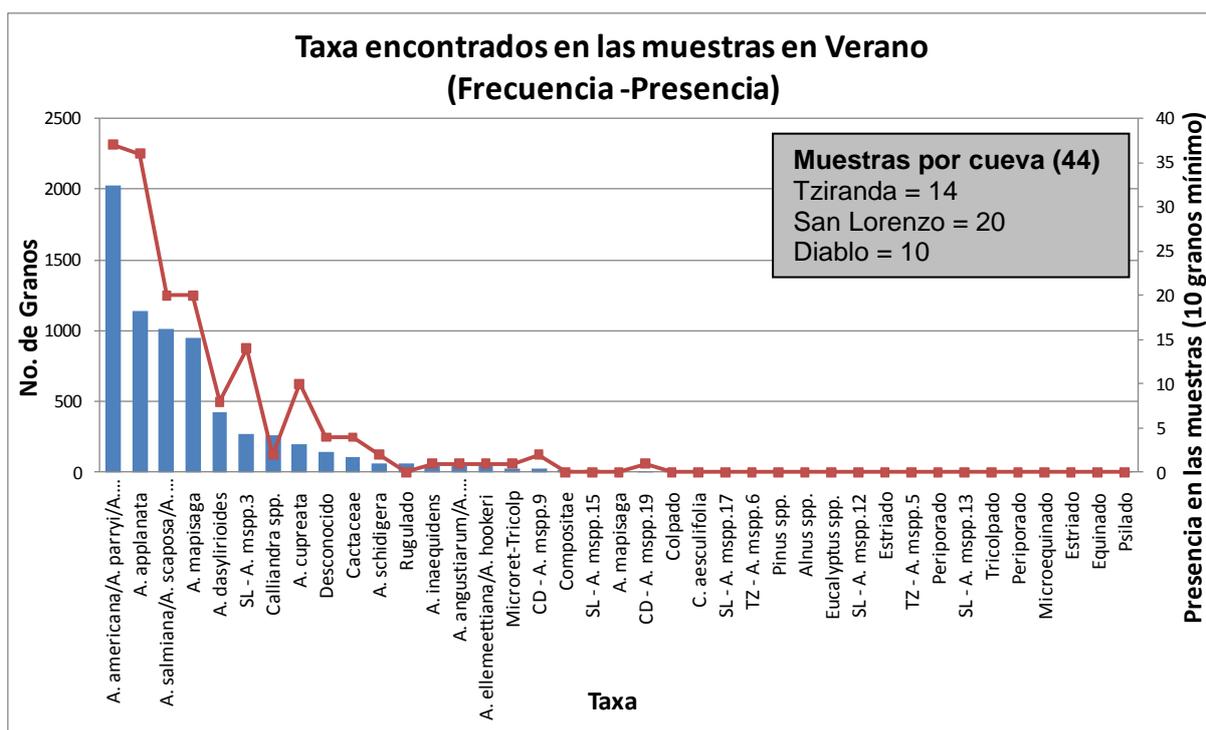


Figura 22.- Frecuencia (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de taxa identificados en las muestras en Verano. En el recuadro se muestra el número de muestras analizadas para cada cueva en esta época.

En las muestras de excretas analizadas para las cuatro cuevas en **OTOÑO (Figura 23)**, se identificaron 28 taxa, de los cuales 11 constituyeron el 96% de los granos contabilizados y 14 estuvieron presentes en al menos una de las muestras. Se analizaron 21 muestras y el

conteo total de granos fue de 3299. *Agave* spp. constituyó el 57.4% de los granos contabilizados (1894) y estuvo presente en 66.7% de las muestras (14), considerando 10 granos mínimo.

En esta época, *A. americana/A. parryi/A. oscura* se presentó en el 66.7% de las muestras y en 34.3% de los granos, *A. applanata* en el 38.1% de las muestras (aunque sólo 9.2% de los granos), *A. schidigera* en el 33.3% de las muestras (6.6% de los granos) e *Ipomoea arborescens* en el 23.8% de las muestras y 22.9% de los granos. Además, *Bauhinia* spp., un grano desconocido e *Ipomoea intrapilosa/I. murucoides* (especies arbóreas que no pudieron distinguirse por morfometría ó época de floración) estuvieron presentes en 14.3% de las muestras cada uno, con 9.3%, 3.3% y 3.2% de los granos. Los demás no sobrepasaron el 2.5% de granos ni la presencia en más de 10% de las muestras. Estos resultados estuvieron dominados por las muestras y taxa identificados en las Grutas de Tziranda (14 muestras).

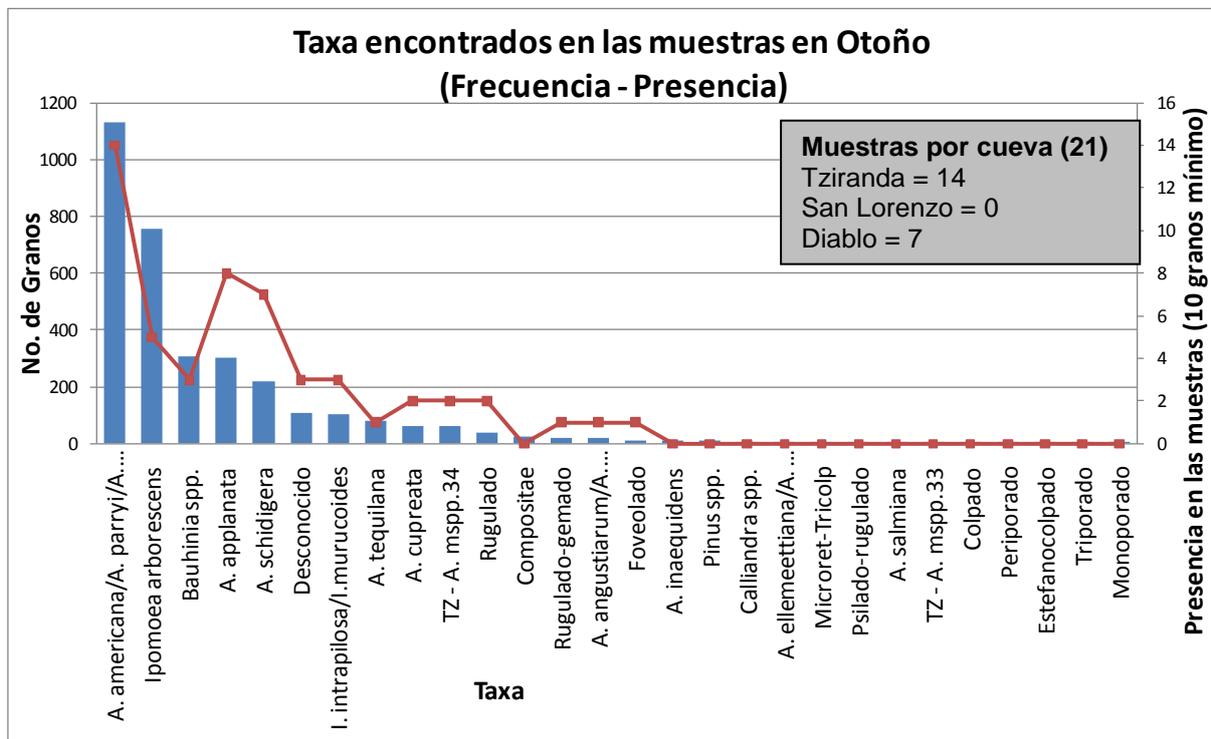


Figura 23.- Frecuencia (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de taxa identificados en las muestras en Otoño. En el recuadro se muestra el número de muestras analizadas para cada cueva en esta época.

Por último, se identificaron 18 taxa en las muestras de excretas analizadas para las cuatro cuevas en **INVIERNO (Figura 24)**, de los cuales ocho constituyeron el 95.4% de los granos contabilizados y siete estuvieron presentes en al menos una de las muestras. Se analizaron siete muestras y el conteo total de granos fue de 1158. *Agave* spp. constituyó el 28.9% de los granos contabilizados (335) y estuvo presente en 57.1% de las muestras (cuatro), considerando 10 granos mínimo. *Ipomoea arborescens* fue la especie con mayor presencia y número de granos durante el invierno (85.7% y 57.9%, respectivamente). Adicionalmente, *A. angustiarum/A. pedunculifera/A. horrida* (que no pudieron distinguirse por morfometría de los granos ó por época de floración), estuvo presente en 42.9% de las muestras y en 16.1% de los granos. Por su parte, *I. intrapilosa/I. murucoides*, *Agave filifera* (cuya época de floración no coincide precisamente con la de colecta), *A. americana/A. parryi/A. oscura*, *Agave inaequidens* y un grano no identificado (con ornamentación microequinada) estuvieron presentes en una muestra cada uno (aunque con 8.9%, 5.4%, 3.3%, 1.5% y 1% de los granos). Estos resultados estuvieron dominados por las muestras y taxa identificados en la Cueva del Diablo (seis muestras).

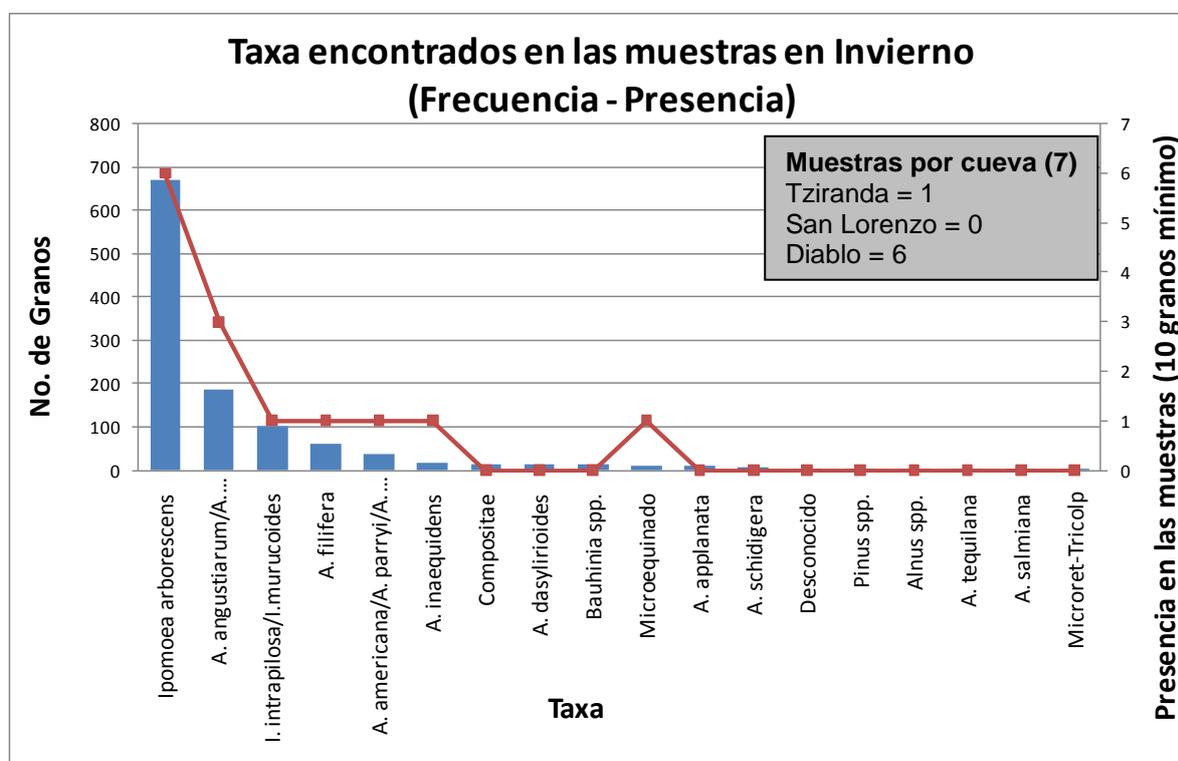


Figura 24.- Frecuencia (número de granos, indicados en columnas azules) y presencia (mínimo 10 granos, indicada con línea y puntos rojos) de taxa identificados en las muestras en Invierno. En el recuadro se muestra el número de muestras analizadas para cada cueva en esta época.

Hipótesis: dieta de *L. nivalis* en las diferentes épocas

A pesar de la disparidad en el número de muestras obtenidas por cueva (ver recuadros grises en las **Figuras 21, 22, 23 y 24**) fue posible identificar ciertas diferencias en el número de granos contabilizados y la presencia de los taxa en cada época. En primavera los grupos de plantas con mayor número de granos y presencia en las muestras de todas las cuevas fueron Agavaceae (*Agave* spp.), Cactaceae y Bombacaceae (*Ceiba* spp., *Pseudobombax* spp.), que en conjunto representaron el 97.8% de los granos y se presentaron en el 68.8%, 50% y 50% de las muestras, respectivamente.

En verano, Agavaceae y Cactaceae ocuparon el 84.6% de los granos con presencia en el 100% y el 9.1% de las muestras de las cuevas respectivamente. Agavaceae y Convolvulaceae (*Ipomoea* spp.) representaron el 83.4% de los granos y se presentaron en 66.7% y 38.1% de las muestras en otoño.

Finalmente, también en invierno estas dos familias de plantas ocuparon las proporciones más altas de los taxa observados en todas las cuevas, con 95.7% de los granos y presencia en 57.1% y 100% de las muestras respectivamente, pero se observa que la importancia relativa de las mismas se invierte.

En general, las observaciones en este estudio coinciden con la hipótesis planteada (**Figura 25**), ya que se esperaba que la importancia relativa de taxa de Agavaceae y Cactaceae fuera mayor en primavera, y que Agavaceae y Convolvulaceae lo fueran en otoño e invierno.

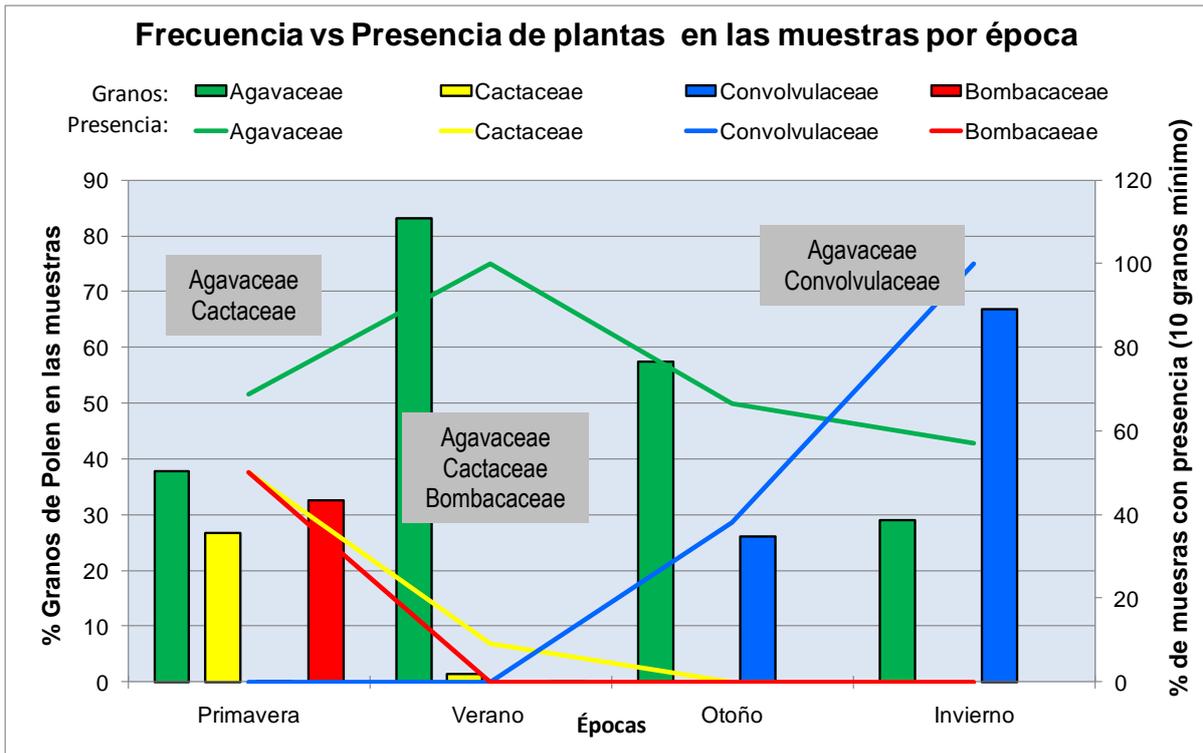


Figura 25.- Frecuencia de granos de polen y presencia de grupos de especies (taxa) en las muestras en primavera, verano, otoño e invierno. En los recuadros grises se muestra lo esperado según la Hipótesis para cada época.

VIII. DISCUSIÓN

Colonias de *L. nivalis* y observaciones sobre floración

En las cuatro cuevas estudiadas a lo largo del año, las colonias de *L. nivalis* fueron pequeñas en comparación con los reportes históricos de más de 10,000 individuos en otros refugios ([Easterla, 1972](#); [Koestner, 1941](#)). Sin embargo, en el caso de la Cueva del Diablo, las colonias más grandes se han registrado entre octubre y diciembre en la galería principal (3,000 individuos; [Sánchez, 2004](#)), lo que coincide con las observaciones de este estudio, pues la mayor colonia se reportó a finales de octubre (alrededor de 4,000 individuos). Posteriormente, la colonia disminuyó de tamaño hacia diciembre (aproximadamente 400 individuos) y aumentó hacia enero y febrero (1,000), pero esto se atribuye a que las fechas en que se visitó la cueva en diciembre coincidieron con visitas de otros estudios que se estaban realizando paralelamente en la misma, lo cual pudo haber movilizó a la colonia de la galería principal.

En el caso de las Grutas de Xoxafí, aunque *L. nivalis* es una de las especies reportadas para la cueva, sólo se capturaron cuatro individuos en todo el año al final de la época de disponibilidad de alimento (agosto), cuando las colonias de *L. yerbabuena* comienzan a migrar. Aparentemente, la colonia en esta cueva está dominada por esta última especie, que llega a formar agrupaciones de más de 10,000 individuos (Rodrigo Medellín, com. pers., 2007). Una posible explicación del número tan reducido de *L. nivalis* que se capturaron podría ser que la interacción entre estas especies en la localidad significara una competencia por alimento. Aunque hay estudios que han identificado a *L. nivalis* como un organismo más especializado en el consumo de recursos CAM que *L. yerbabuena* y, la existencia de un mecanismo ecológico de segregación alimentaria entre ellas, cuando ambas ocupan el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas ([Téllez, 2001](#)), sería interesante evaluar si este mecanismo se presenta también en localidades fuera del trópico

mexicano en donde se haya reportado el solapamiento en el área de distribución de estas especies.

Más del doble de los individuos capturados fueron machos (307 contra 127 hembras), y sólo en Cueva del Diablo y las Grutas de Tziranda se capturaron hembras (112 y 13, respectivamente), principalmente en invierno, lo que resulta congruente con las explicaciones sobre la migración que realiza la especie (principalmente las hembras) de norte a sur a finales del verano y de sur a norte a finales de invierno ([Téllez, 2001](#)). La información derivada de las capturas realizadas a lo largo del año en este estudio respalda los trabajos anteriores que indican que la Cueva del Diablo es el único refugio de cópula reconocido para *Leptonycteris nivalis* ([Sánchez, 2004](#); [Téllez, 2001](#)), pues sólo en ella se han reportado cópulas (Karla Toledo, obs. pers., 2007), y durante este trabajo se encontraron ejemplares con testículos escrotados e incluso hembras preñadas.

Existen reportes que sugieren que en las Grutas de Tziranda el patrón reproductivo de *L. nivalis* es muy similar al que presenta la especie en la Cueva del Diablo y que probablemente se trate de otro refugio de cópula con apareamientos que se presentan en invierno ([Téllez, 2001](#)). Sin embargo, aunque en este estudio sólo se capturaron 47 individuos en las Grutas de Tziranda (y sólo cuatro entre diciembre y marzo), no hubo señales de actividad sexual en los ejemplares (todos los machos con testículos abdominales y las hembras inactivas).

Con respecto a la Cueva de San Lorenzo, la presencia y la actividad de la especie también coincidió con otros estudios donde se le ha reportado sólo durante el verano, en congruencia con los picos de floración de los agaves y cactáceas de la zona y, donde se ha mencionado el uso de la cueva como refugio nocturno ([Téllez, 2001](#)).

En general, la presencia de los murciélagos en las cuevas pareciera desfasada, ya que los periodos en que las colonias y el éxito de captura resultaron más importantes en las Grutas de Tziranda, la Cueva de San Lorenzo y las Grutas de Xoxafí, coincidieron con aquellos en

que eran menos abundantes en la Cueva del Diablo. A pesar de que se cuenta con una cantidad reducida de datos para las primeras tres cuevas mencionadas, éstos sugieren que existen diferencias estacionales en la presencia de *L. nivalis* en los diferentes refugios estudiados, lo cual ha sido propuesto en trabajos anteriores para las colonias de la Cuenca del Balsas ([Tellez, 2001](#)) y para otras regiones de México y EUA ([Moreno-Valdez et al., 2004](#); [Cockrum y Petryszyn, 1991](#); [Easterla, 1972](#)). Aunque los datos sobre disponibilidad de alimento en este estudio se limitan a ciertas observaciones sobre las plantas en floración en zonas aledañas a las cuevas, éstos permitieron dar una idea sobre la relación entre la abundancia de las colonias en los refugios y la presencia de los recursos para su alimentación, que podrían explicar el desfase en la presencia de la especie en las cuevas en diferentes épocas. Sin embargo, es necesario continuar promoviendo y realizando estudios específicos sobre la disponibilidad de alimento, así como continuar obteniendo información sobre sus requerimientos de dieta y refugio, de manera que las decisiones sobre su conservación cuenten con argumentos cada vez mejores.

Identificación de taxa en las muestras y dieta de *L. nivalis*

Existen pocos estudios sobre la dieta de los murciélagos nectarívoros que reporten la identificación de *Agave* a nivel de especie con base en el análisis de granos de polen (ver **Tabla 1**), debido a la gran similitud entre los mismos. Por otra parte, de las 13 especies de *Agave* que se han reportado en la dieta de *L. nivalis*, sólo para cinco se realizaron análisis de polen en excretas, mientras que en el resto se trató de observaciones de visita floral.

En este trabajo pudieron observarse diferencias con respecto a las características de la ornamentación reticulada (lúminas, muri, columelas) de los granos de polen de *Agave*, lo cual permitió, en general, identificar a las diferentes morfoespecies observadas en las muestras. Sin embargo, en algunos casos ocurrió que para una misma morfoespecie, más de una especie de *Agave* correspondía en las características morfométricas de los granos de polen. Tales casos se presentan a continuación (ver **ANEXO 4**).

Agave americana / A. parryi / A. oscura

En las Grutas de Tziranda *A. americana* / *A. parryi* resultó con el mayor número de granos y la mayor presencia en las muestras (50.7% y 96.7%); *A. americana* sólo por debajo de *Ipomoea arborescens* en Cueva del Diablo (11.9% y 33.3%); y *A. americana* / *A. oscura* también resultó relevante en la Cueva de San Lorenzo (presencia en 57% de las muestras y en el 10% de los granos). De acuerdo a la información proporcionada por García-Mendoza y Galván (1995) y Gentry (1982), *A. americana* es un agave paniculado ampliamente cultivado y distribuido en México, cuya época de floración se ha registrado en verano (junio-agosto) y cuya inflorescencia (quiote) alcanza entre 5 y 9 m de altura con flores de entre 70 y 100 mm de largo. Por su parte, *A. parryi* también es un agave paniculado abundante que llega a utilizarse para la obtención de mezcal, común en laderas rocosas en pastizales, bosque de encino y pino-encino (1,500-2,500 msnm); este agave florece también entre junio y agosto (verano) y presenta un quiote de entre 4 y 6 m y flores de 60 a 75 mm. *A. oscura* es un agave espigado abundante que crece sobre las rocas volcánicas y florece asimismo en verano (junio-agosto), presenta un quiote de 3 a 5 m de alto y flores de 34 a 41 mm de largo.

No fue posible distinguir a partir de la morfometría de los granos de polen entre estas tres especies de *Agave*, ni descartar alguna de ellas, por ejemplo, por la época de floración en contraste con la época de colecta, ya que la mayor parte de los granos y su presencia se registraron en las muestras tomadas en verano, cuando florecen las tres especies. Las características de las plantas podrían sugerir una mayor probabilidad de que se trate de *A. americana*, ya que presenta un quiote más alto y flores más grandes que podrían facilitar su acceso a los murciélagos e indicar una mayor disponibilidad de néctar para los mismos (Tschapka y Dressler, 2002). Esta especie no ha sido reportada anteriormente en la dieta de *Leptonycteris nivalis*, a diferencia de *A. parryi* (aunque ésta se reportó a partir de observaciones experimentales de visita floral; Alcorn et al., 1961) que también presenta características quiropterofílicas. *A. oscura* tampoco ha sido registrado en la dieta de *L. nivalis* y, aunque se trate de un agave espigado, existen antecedentes que demuestran que

este tipo de especies también llegan a formar parte de la alimentación de murciélagos, incluyendo *L. nivalis* ([Sánchez, 2004](#); [Hevly, 1979](#); [Schaffer y Schaffer, 1977](#); [Cockrum y Hayward, 1962](#)).

A. angustiarum / *A. pedunculifera* / *A. horrida*

Aunque su número de granos y presencia en las muestras no fue tan relevante como los otros taxa, *A. angustiarum* / *A. pedunculifera* se observó en las Grutas de Tziranda y *A. angustiarum* / *A. horrida* / *A. pedunculifera* en las cuevas de San Lorenzo y del Diablo. Estas especies tampoco pudieron distinguirse a partir de su morfometría y las tres florecen a finales del invierno y principios de primavera (enero-marzo), lo cual coincide con las épocas de colecta de las muestras en que se observaron. *A. angustiarum* es un agave espigado que crece en riscos y se encuentra como parte de la selva baja caducifolia, sus fibras llegan a utilizarse localmente; *A. horrida* también es un agave espigado que se considera abundante en el estado de Morelos y que crece sobre rocas volcánicas; y *A. pedunculifera* es un agave espigado racemoso que se encuentra en laderas montañosas en selva baja caducifolia y, bosques de encinos y pinos ([Gentry, 1982](#)). *A. horrida* ya ha sido reportado en estudios previos como parte de la dieta de *L. nivalis* ([Sánchez, 2004](#)), a diferencia de las otras dos especies.

Cabe mencionar que Sánchez ([2004](#)) identificó cuatro morfoespecies (tipos polínicos) diferentes en muestras de *L. nivalis* en Cueva del Diablo, y consideró que dos de ellas podían pertenecer a *A. americana*, *A. angustiarum*, *A. inaequidens* ó *A. horrida*, pero descartó las dos primeras por no encontrarse en el municipio. Sin embargo, en este estudio sí fueron consideradas porque, como se menciona en la sección de métodos, la capacidad de vuelo de *L. nivalis* muy probablemente supera a la de *L. yerbabuena* y podría llegar a volar más de 30 km de distancia desde las cuevas por noche, sobrepasando la superficie delimitada por el municipio de Tepoztlán (ver **Figura 7**). Existen pocos estudios a nivel local sobre la distribución de estas especies de agave, que permitan determinar la distancia a la

que se encuentran sus poblaciones de la Cueva del Diablo, *A. americana* y *A. angustiarum* han sido reportadas sólo a nivel estatal en el Estado de México ([García-Mendoza y Galván, 1995](#)) y la primera constituye, como se mencionó anteriormente, una especie ampliamente distribuida y cultivada. Tomando esto en consideración, es posible que los datos obtenidos por Sánchez ([2004](#)) presenten problemas de identificación similares a los encontrados en este estudio y, que sea difícil determinar si se trataba también de *A. americana* o *A. angustiarum*.

A. salmiana / *A. scaposa* / *A. titanota*

Se identificó para la Cueva de San Lorenzo donde constituyó el complejo con mayor presencia en las muestras (89.3%) y número de granos (24.4%). Cabe mencionar que *A. salmiana* también se observó en las Grutas de Tziranda.

Existe poca información sobre *A. scaposa*, pero Gentry ([1982](#)) lo describe como un agave paniculado (quiate de 7 a 9 m de altura) cuya época de floración no se ha registrado en detalle (se han observado algunas plantas con inflorescencia en noviembre), es considerada rara en el norte de Oaxaca y endémica a la provincia de las Serranías Meridionales (Puebla y Oaxaca; [García-Mendoza y Galván, 1995](#)). *A. titanota* es un agave espigado (quiate de 3 m de altura, flores de 45 a 50 mm) que florece a finales del otoño y principios del invierno (octubre-diciembre), asociada a bosque espinoso con cactáceas y para la que se conoce una sola población en Rancho Tambor (norte de Oaxaca), aunque se ha estimado probable la existencia de otras en la región ([Gentry, 1982](#)). Por su parte, *A. salmiana* es un agave paniculado cuya floración se ha reportado a finales de primavera y en verano (mayo-agosto), su quiate llega a medir entre 7 y 8 m y sus flores entre 80 y 100 mm de largo. Constituye la principal especie cultivada para la obtención de pulque y ya ha sido reportada antes en la dieta de *L. nivalis* ([Sánchez, 2004](#)).

La morfometría de los granos no permitió distinguir entre estas especies y, la época de colecta (principios del verano), no coincide con las épocas de floración de *A. scaposa* y *A. titanota*. Sin embargo, la época de floración de *A. salmiana* coincide precisamente con la

época de colecta de las muestras, y tomando en cuenta sus características quiropterofílicas ([Tschapka y Dressler, 2002](#)) es probable que los granos observados en las muestras pertenezcan a esta especie.

En los casos en los que las épocas de floración coincidieron para las posibles especies de *Agave* presentes en las muestras, aunque no fue posible distinguir entre ellas por su morfometría, esto no necesariamente significa que *L. nivalis* esté comiendo una u otra, ya que estarían disponibles para el murciélago en los mismos periodos y, éste podría estar alimentándose de ellas al mismo tiempo. Para estos casos, se reitera la necesidad de mayores estudios sobre las poblaciones de estos agaves y sobre las visitas del murciélago a los mismos, así como la información complementaria sobre su alimentación.

Se identificaron también especies de *Agave* en las muestras que pudieron distinguirse de todas las demás distribuidas dentro del radio de 50 km alrededor de la cueva correspondiente a partir de la morfometría de los granos de polen, pero cuya época de floración no coincidió precisamente con las épocas de colecta. Es el caso de *A. cupreata* en las Grutas de Xoxafí y *A. dasylirioides* en la Cueva del Diablo. El primero fue observado principalmente en las muestras de verano, aunque también se registró en primavera y otoño en menor medida. *A. cupreata* es un agave paniculado cuya floración se ha reportado a finales del invierno y principios de primavera (enero-marzo; [Gentry, 1982](#)) y no existen reportes anteriores de su presencia en la dieta de *L. nivalis*. *A. dasylirioides* se observó casi exclusivamente en las muestras de verano, aunque algunos granos se registraron en las muestras de invierno. Esta especie de agave espigado se ha asociado a bosques mixtos de pino y maderas duras, su floración se reporta para finales de invierno (enero-febrero; [Gentry, 1982](#)) y ya ha sido reportado antes en la dieta de *L. nivalis* durante su estadía en Cueva del Diablo en invierno ([Sánchez, 2004](#)). El desfase entre las observaciones y la época de floración reportada para los agaves es considerable. Sin embargo, cabe resaltar que en el caso de *A. cupreata*, aunque estuvo presente en el 43% de las muestras de las Grutas de

Tziranda (13, tomando en cuenta un mínimo de 10 granos por muestra), sólo representó el 6.3% de los granos de polen (293) contabilizados, mientras que en la Cueva del Diablo *A. dasyliroides* se presentó en 8 muestras (26.7%) con un total de 437 granos (8.9%). Sería necesario, por un lado, realizar estudios fenológicos que permitieran evaluar la posibilidad de que estos agaves presenten floración hacia el verano y, así confirmar los datos obtenidos. Asimismo, los datos sobre la producción de néctar y polen permitirían evaluar si las cantidades de granos de polen “reducidas” que se observaron en las muestras de este estudio podrían haberse obtenido a partir de un número pequeño de individuos en floración de estas especies de agave.

Finalmente, hubo morfoespecies de *Agave* spp. que no fue posible identificar, algunas de las cuales resultaron relevantes en cuanto a su presencia en las muestras y el número de granos que registraron con respecto al total contabilizado. Tal es el caso de una de las morfoespecies identificadas para la Cueva de San Lorenzo (SL – A. mspp.3 con 9% de los granos y presencia también en 71.4% de las muestras, ver **Figura 12**). Ninguna de las especies (31) contra las que se comparó esta morfoespecie coincidió en cuanto a las características morfométricas.

Por otra parte, se observaron granos de polen pertenecientes a los géneros *Bauhinia* y *Calliandra* en las muestras de la Cueva del Diablo, que representaron el 2.3% y 1.9%, respectivamente, del total de granos contabilizados y estuvieron presentes en el 3.4% y 2.3% de las muestras (ver **ANEXO 4**). Sánchez ([2004](#)) determinó que se trataba de *B. ungulata* y *C. houstoniana*. Al comparar la morfometría de los granos observados en este estudio con la reportada por Sánchez ([2004](#)) y otros trabajos previos ([Quiroz et al., 1986](#); [Palacios, 1975](#); [Palacios, 1970](#)), resultó similar en el caso de *Bauhinia*, así como la época en que fueron registrados, por lo que podría tratarse de *B. ungulata*. En el caso de *Calliandra*, la morfometría y descripción del grano en otros estudios no coincidió con el

observado, ni con lo reportado por Sánchez (2004), como es el caso de la época del registro, por lo que no se logró identificar a nivel de especie.

Hipótesis: dieta de *L. nivalis* en las diferentes épocas

Como se mencionó anteriormente, los resultados obtenidos en este estudio en general respaldan la hipótesis, pues se observó una predominancia de polen de Agavaceae y Cactaceae en primavera y, de Agavaceae y Convolvulaceae en otoño e invierno. Sin embargo, cabe resaltar que también Bombacaceae fue relevante en primavera y, que en verano la importancia relativa de Agavaceae superó a todos los demás taxa, con Cactaceae muy por debajo; prácticamente no se observaron otros grupos (**Figura 25**).

Considerando que fue difícil homogeneizar el número de muestras de las cuatro cuevas por época (16 en primavera, 44 en verano, 21 en otoño y 7 en invierno; ver recuadros grises en las **Figuras 21, 22, 23 y 24**), es posible que algunas cuevas hayan predominado sobre las demás, dependiendo de la época y el número de muestras analizadas. Sin embargo, ya se ha mencionado que la presencia/abundancia de los murciélagos en las cuevas es estacional, de ahí que probablemente se capturaran más murciélagos en una cueva en cierta época. En este sentido fue posible identificar diferencias generales en la predominancia de familias de plantas observadas en las muestras para las distintas épocas.

La marcada presencia de Bombacaceae en las muestras de primavera se debe principalmente a *Ceiba aesculifolia* y *Pseudobombax ellipticum*, que presentaron números considerables de granos de polen (46% y 27%, respectivamente) y presencia (16.7% y 10%, respectivamente) en las muestras de la Cueva del Diablo para esa época. Sánchez (2004) también identificó como relevantes a estas especies para la dieta de *L. nivalis* (30% y 20% de las muestras, respectivamente; n=97) pero sus observaciones correspondieron a otoño e invierno. Es posible que debido al reducido número de muestras obtenidas para la Cueva

del Diablo en estas épocas (n=7 en otoño y n=6 en invierno), no haya sido posible detectar a dichas especies en las muestras de este estudio.

Por otra parte, la marcada predominancia de Agavaceae en verano, puede relacionarse con el alto número de muestras obtenidas en esta época y a que en las tres cuevas se registró una cantidad importante de granos de polen (47% en Tziranda, 96.5% en San Lorenzo y 83% en Cueva del Diablo) y presencia en las muestras (100% en cada una) de dicho taxón en esa época. En contraposición, Cactaceae sólo fue observada en las muestras de San Lorenzo tanto en verano (3.3% de los granos y 20% de las muestras) como en primavera (53.1% de los granos y 100% de las muestras). La relevancia de Cactaceae en esta cueva localizada en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán resultó menor a lo esperado, tomando en cuenta los reportes de alta disponibilidad de alimento proveniente de cactáceas columnares en la región ([Valiente-Banuet et al., 1997a](#), [1997b](#); [Rojas-Martínez, 1996](#); [Valiente-Banuet et al., 1996](#)) y, en cambio, el género *Agave* resultó de importancia considerable.

Estos resultados corroboran la importancia de Agavaceae y, particularmente de las especies del género *Agave*, en la dieta de *L. nivalis* en el centro de México, señalada en estudios anteriores ([Sánchez, 2004](#); [Téllez, 2001](#); [Rojas-Martínez, 1996](#)).

Por otra parte, las observaciones de este estudio sugieren una diversidad de especies identificadas en la dieta de *L. nivalis* (al menos 20 taxa pertenecientes a 5 familias: Agavaceae, Cactaceae, Bombacaceae, Convolvulaceae y Fabaceae), por encima de la reportada para el extremo norte de su distribución. La disponibilidad de recursos y los reportes de especies en la dieta de *L. nivalis* en dicha región, parecen limitarse a las familias Agavaceae y Cactaceae, que resultan abundantes durante el invierno en esas regiones, considerando además, que no existen especies de Selva Baja que proporcionen recursos invernales en esa latitud ([Rojas-Martínez, 1996](#); [Fleming et al., 1993](#); [Cockrum, 1991](#); [Kuban, 1989](#); [Easterla, 1972](#); [McGregor et al., 1962](#); [Alcorn et al., 1961](#)). Esto es congruente

además, con los reportes que sugieren el aumento en el número de especies que presentan síndrome quiropterológico con un patrón latitudinal de norte a sur ([Téllez, 2001](#); [Rojas-Martínez *et al.*, 1999](#); [Rojas-Martínez, 1996](#)) y, que mencionan el bajo número de especies de cactáceas columnares y agaves en el sudoeste de Estados Unidos y el noroeste de México ([Valiente-Banuet *et al.*, 1996](#)).

Alcance del estudio

Los resultados obtenidos en este estudio se derivan del análisis de un número de muestras que podría considerarse reducido (alrededor de 30 por cueva para todo el año). En general, los trabajos relacionados con la captura y la obtención de datos sobre *L. nivalis* son muy pocos y, reportan tamaños de muestra relativamente pequeños: 13 ejemplares ([Álvarez y González, 1970](#)), 33 ejemplares (en casi 3 años; [Rojas-Martínez, 1996](#)), 80 (en un año; [Díaz, 2003](#)) a los casi 140 en la Cueva del Diablo durante el invierno ([Sánchez, 2004](#)).

El modelo de acumulación de especies que se ajustó de mejor manera al conjunto de datos y las características del muestreo, sugiere que se obtuvieron datos representativos en el estudio. De acuerdo con Jiménez-Valverde y Hortal ([2003](#)), en situaciones similares, a partir de proporciones superiores al 70% de las especies (taxa) detectadas, las estimaciones de riqueza asintótica se hacen estables y, cuando la pendiente de la curva (tasa de entrada de nuevas especies) se hace aproximadamente <0.1 , el muestreo puede considerarse suficientemente fiable. En este estudio se logró detectar una proporción relativamente alta de los taxa esperados o predichos por el modelo en cada cueva, siendo 68% en Tziranda (33 taxa), 77% en San Lorenzo (17) y 81% en Cueva del Diablo (24), donde se estimó un número total de especies (asíntota de la curva) de 48.76, 22.0 y 29.47, respectivamente. Adicionalmente, el valor de la pendiente de la curva resultó cercano a 0.1 para San Lorenzo y Cueva del Diablo (0.13 y 0.15, respectivamente), aunque un poco mayor para las Grutas de Tziranda (0.36).

Por otra parte, el esfuerzo de muestreo que sería necesario para registrar el 95% de las especies (taxa) predichas por el modelo en las diferentes cuevas a lo largo del año (279.57 muestras para Tziranda, 134.34 para San Lorenzo), sería difícil de alcanzar tomando en cuenta los números bajos de capturas reportados por estudios anteriores y que *L. nivalis* no es considerada una especie abundante, sumando a esto que además es migratoria ([USFWS, 1994](#)). En el caso de la Cueva del Diablo es posible que pudiera alcanzarse el número de capturas indicadas por el modelo (130.56 para la Cueva del Diablo), pero es posible que la mayor parte de ellas fueran obtenidas en otoño e invierno, cuando los individuos vuelven del norte para reproducirse.

No es posible generalizar esta situación a otras cuevas en el área de distribución de la especie, pues cabe mencionar que Sánchez ([2004](#)) ha reportado que la dieta de la especie en el norte de su área de distribución es menos diversa, con *Agave* spp. como el taxón dominante en las muestras analizadas (el resto con porcentajes de presencia menores al 20% de las muestras).

Resulta importante considerar también, que los datos obtenidos en estudios de dieta de murciélagos nectarívoros especializados como *L. nivalis* ó *L. yerbabuena* ([Álvarez y González, 1970](#)) generalmente se caracterizan por un número reducido de especies (taxa) que se presentan en la mayor parte de las muestras y que representan un porcentaje alto del total de granos contabilizados y, por muchas especies (taxa) con números bajos en el conteo de granos y en la presencia en las muestras ([Sánchez, 2004](#); [Díaz, 2003](#); [Riechers et al., 2003](#); [Stoner et al., 2003](#); [Petit, 1997](#); [Sosa y Soriano, 1993](#); [Quiroz et al., 1986](#); [Álvarez y González, 1970](#)), como fue el caso en el presente trabajo (ver **Figura 19**). Tomando en cuenta lo anterior, conforme siguiera avanzando el muestreo, sería menos frecuente registrar una especie (taxa) nueva y probablemente se trataría de especies (taxa) ocasionales que no representarían un número alto de granos ó una presencia considerable en el total de muestras ([Jiménez-Valverde y Hortal, 2003](#)).

El alcance de este estudio en cuanto sus resultados sobre la dieta de *Leptonycteris nivalis* están enmarcados a su vez por el tipo de muestra (excretas) y horario de muestreo (03:00 a 07:00 hrs., cuando se observó que la mayor parte de los individuos regresaban a la cueva). Es importante mencionar esto, porque la información que puede obtenerse a partir de las muestras de excretas se limita a lo que el murciélago ingirió, cuando mucho, 60 minutos antes de su captura ([Thomas y LaVal, 1988](#)). Como consecuencia y, tomando en cuenta el horario de muestreo, este estudio permitió registrar aquellos taxa consumidos por *L. nivalis* aproximadamente entre las 02:00 y las 07:00 hrs., lo que significa que probablemente aquellas plantas con anthesis nocturna y producción de néctar tardíos, fueron detectadas con mayor facilidad y, que posiblemente, esta sea una razón para que aparezcan en mayor proporción en las muestras ([Sánchez, 2004](#)).

Conteo de granos de polen vs presencia/ausencia

A partir de las discusiones de Thomas y LaVal ([1988](#)) sobre la dificultad de concluir acerca de las preferencias alimentarias a partir del conteo de granos en las muestras, pareciera que los estudios sobre la dieta de los murciélagos nectarívoros, desde el punto de vista palinológico se han reducido (ver **Tabla 2**), aunque se siguen realizando con algunas variantes (p.e. [Soto-Centeno y Kurta, 2006](#); [Díaz, 2003](#); [Riechers et al., 2003](#); [Martino et al., 2002](#)).

Para este trabajo, en el caso de aquellos componentes que ocuparon los mayores porcentajes, como es el caso de *A. americana/A. parryi/A. oscura*, *A. applanata*, *Ipomoea arborescens*, *A. angustiarum/A. angustifolia/A. horrida*, *A. salmiana/A. scaposa/A. titanota*, *A. mapisaga* ó Cactaceae (ver **ANEXO4**), en general tanto el enfoque palinológico (conteo-frecuencia de granos), como el quiropterológico (presencia en las muestras), parecieran coincidir, aunque la importancia relativa de cada taxa no siempre es la misma. Por ejemplo, en el caso de *Agave* spp. como grupo ó de *A. americana/A. parryi/A. oscura* y *A. applanata*, en ambos enfoques aparecen como los primeros taxa de la lista. Sin embargo, *Ipomoea*

arborescens aparece en 3er lugar si se considera el enfoque palinológico (conteo), pero en 8º si se considera presencia/ausencia. Ocurre lo mismo con *Ceiba aesculifolia* que se ubica en 7º lugar por conteo y en 13º por presencia.

Es posible que estas diferencias entre los enfoques no sean significativas al momento de concluir sobre cuáles de estos taxa forman parte de la dieta de *L. nivalis*, ya que es probable que todos ellos lo sean considerando sus porcentajes, pero sí al intentar determinar cuáles de ellos son los principales. Esto concuerda con las reflexiones antes expuestas sobre los resultados obtenidos por Álvarez y González (1970), ya que la importancia relativa de los diferentes taxa llega a ser distinta dependiendo el enfoque con que se analicen los datos. Esto puede tener implicaciones al momento de la toma de decisiones sobre la conservación y la protección del murciélago y sus plantas de alimentación, por lo que podría resultar relevante conocer la información que provea cada uno de los enfoques. A partir de los resultados de este estudio, se recomienda incluir ambos tipos de análisis en futuros trabajos sobre dieta de murciélagos nectarívoros especializados, de manera que pueda contarse con un panorama completo de los taxa que la componen, la proporción en que éstos se encuentran en las muestras, en contraste con las posibles contaminaciones. Lo anterior sin perder de vista que los dos enfoques no son comparables, pero pueden ser complementarios.

Por otra parte, ya se ha mencionado que en la presentación de resultados de este estudio se tomó en cuenta un mínimo de 10 granos por muestra para considerar un taxa como presente en la misma, pues se observó que aquellos que se habían reportado como contaminaciones en trabajos anteriores (*Pinus*, *Eucalyptus*, *Alnus*, *Compositae*, etc.), en general, no sobrepasaban dicha cantidad. Sin embargo, como se menciona en el apartado de consideraciones metodológicas, la definición del número mínimo de granos por muestra para considerar la presencia/ausencia de taxa en los estudios sobre dieta de murciélagos nectarívoros, ha variado de uno a otro. Para evaluar la relevancia de esta situación, se

emplearon los resultados de este trabajo para comparar la importancia relativa que tienen los diferentes taxa dependiendo del número mínimo de granos que se considere.

En la **Tabla 14** se puede observar que, por ejemplo, para los taxa con mayor presencia en las muestras (*A. americana*/*A. parryi*/*A. oscura* y *A. applanata*), el número mínimo de granos con que fueran considerados presentes no modificaría de manera relevante su consideración como parte de la dieta del murciélago, aunque existe una diferencia relevante en los porcentajes; considerando tres granos mínimo estarían en 62 (70.5%) y 64 (72.5%) muestras, mientras que con 15 granos mínimo, sólo estarían presentes en 50 (56.8%) y 40 (45.5%) muestras.

Otro ejemplo importante es el caso de Compositae, que es comúnmente observado y que ya se ha reportado como contaminación, mismo que aquí se presenta en 8 (9.1%) de las muestras con tres granos mínimo y en seis (6.8%) con cinco granos mínimo, mientras que no figura tomando en cuenta 10 ni 15 granos mínimo. Asimismo, *Pinus* spp. se presenta en tres (3.4%) de las muestras con tres granos mínimo y en una muestra (1.1%) para todos los demás mínimos. Estos ejemplos permiten observar también que la importancia relativa de los taxa, puede variar dependiendo el número mínimo de granos que se utilice.

Estos análisis sugieren que la información provista por los enfoques palinológico (conteo) y quiropterológico (presencia/ausencia), es similar aunque la importancia relativa de los diferentes taxa varía, lo cual se vuelve relevante para aquellos que no son los más representados, ya que podrían pasar por contaminaciones ó viceversa. El número mínimo de granos que se considere para determinar la presencia de un taxa en las muestras podría, si es muy pequeño, darle importancia a aquellos que en realidad sean contaminaciones.

Número mínimo de granos	3 granos		5 granos		10 granos		15 granos	
	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
AGAVE spp.	74	84.1	74	84.1	73	83.0	72	81.8
<i>A. americana/A. parryi/A. oscura</i>	62	70.5	59	67.0	55	62.5	50	56.8
<i>A. applanata</i>	64	72.7	59	67.0	50	56.8	40	45.5
<i>Ipomoea arborescens</i>	12	13.6	12	13.6	11	12.5	10	11.4
<i>A. salmiana/A. scaposa/A. titanota</i>	32	36.4	30	34.1	26	29.5	23	26.1
<i>A. mapisaga</i>	28	31.8	26	29.5	20	22.7	21	23.9
Cactaceae	21	23.9	16	18.2	12	13.6	10	11.4
<i>C. aesculifolia</i>	7	8.0	5	5.7	5	5.7	5	5.6
<i>A. dasylirioides</i>	10	11.4	9	10.2	8	9.1	7	7.9
SL - <i>A. mspp.</i> 3	25	28.4	23	26.1	20	22.7	14	15.9
<i>A. angustiarum/A. pedunculifera/A. horrida</i>	15	17.0	12	13.6	9	10.2	6	6.8
<i>Bauhinia</i> spp.	5	5.7	5	5.7	3	3.4	2	2.2
<i>P. ellipticum</i>	3	3.4	3	3.4	3	3.4	3	3.4
<i>A. cupreata</i>	18	20.5	16	18.2	13	14.8	10	11.4
<i>A. schidigera</i>	17	19.3	16	18.2	9	10.2	9	10.2
<i>Calliandra</i> spp.	3	3.4	3	3.4	2	2.3	2	2.2
Desconocido	18	20.5	14	15.9	7	8.0	4	4.5
<i>I. intrapilosa/I. murucooides</i>	8	9.1	6	6.8	4	4.5	3	3.4
Rugulado	4	4.5	4	4.5	4	4.5	4	4.5
<i>A. inaequidens</i>	4	4.5	4	4.5	3	3.4	3	3.4
<i>A. tequilana</i>	7	8.0	5	5.7	1	1.1	1	1.1
Compositae	8	9.1	6	6.8	0	0.0	0	0
<i>A. filifera</i>	3	3.4	3	3.4	1	1.1	1	1.1
Pinus spp.	3	3.4	1	1.1	1	1.1	1	1.1
TOTALES	88	100.0	88	100.0	88	100.0	88	100.0

Tabla 14.- Comparación entre la presencia en las muestras de los diferentes taxa y sus porcentajes, de acuerdo a cuatro diferentes mínimos (3, 5, 10 y 15 granos). En rojo se indican ejemplos que permiten observar la variación de los resultados dependiendo el número mínimo de granos considerado.

Frente a estas situaciones, también se recomienda el análisis simultáneo con ambos enfoques, ya que puede ayudar a identificar los casos en que es necesaria información adicional sobre la planta y sobre la alimentación del murciélago. La proporción de granos obtenida a través del conteo, permite apreciar que Compositae y *Pinus* spp. representan sólo el 0.4% (62 granos) y 0.3% (36 granos) del total de granos contabilizado, respectivamente, que en comparación con los taxa que resultaron más relevantes parecería despreciable y podrían considerarse contaminaciones a pesar del número de muestras en que se presenten. En contraposición, aunque *Ceiba aesculifolia*, *Bauhinia* spp., *Pseudobombax ellipticum*, y *Calliandra* spp. sólo se presentaron en 5.7% (5), 3.4% (3), 3.4%

(3) y 2.3% (2) muestras, ocuparon más de 300 granos de polen cada uno, lo cual es poco probable si fueran depositados en las flores por el aire ó por insectos (como *Pinus* spp. ó Compositae). Esto sugeriría entonces la posibilidad de que dichos taxa fueran relevantes y la necesidad de mayores estudios al respecto.

Conservación de *L. nivalis* y de sus plantas de alimentación

Al describir el estado de conservación del murciélago magueyero mexicano en los diferentes listados de riesgo, se mencionó que está clasificado como especie amenazada en la NOM-059-SEMARNAT-2001 y como En Peligro de Extinción en la Lista Roja de la UICN y en la *Endangered Species Act* (ESA) de los Estados Unidos. Asimismo, se señaló que las principales amenazas identificadas para *L. nivalis* están constituídas por la pérdida de las plantas de las que se alimenta y por la destrucción de sus refugios. Atender estos dos problemas forma parte esencial del Plan de Recuperación del Murciélago Magueyero ([USFWS, 1994](#)) entre México y EUA, cuyo objetivo es transferir a la especie de la categoría En Peligro de Extinción a Amenazada. Los criterios propuestos para tomar dicha decisión consisten en lograr la protección de seis poblaciones de la especie y su hábitat, y que éstas se mantengan durante 10 años consecutivos, considerando además que la información disponible indique que puedan mantenerse hacia el futuro. Si el Plan se implementaba según lo propuesto, la transferencia de la especie a la categoría de Amenazada debía realizarse para el año 2014.

Más de 15 años han pasado desde la publicación del Plan de Recuperación y no es claro si su implementación ha tenido éxito, además de un seguimiento adecuado. Como parte de la documentación publicada en relación con el Plan, se generó un cuadro para registrar los progresos en su Implementación (ESA, *species profile – plan action status*) donde se enlistan las Acciones Prioritarias y el estado que guardan las actividades al respecto, identificando responsables. De las 31 acciones enlistadas, sólo una aparece completa (traducción al español del Plan) y sólo dos se encuentran en proceso (asegurar el

cumplimiento de las leyes federales y estatales en EUA y, asegurar el cumplimiento de las leyes y regulaciones que protegen el hábitat de forrajeo). Es claro que varios estudios y esfuerzos de conservación se han realizado desde la publicación del Plan tanto en EUA como en México, sin embargo, no aparecen en el cuadro mencionado. Algunos ejemplos de lo anterior son:

- Acción 1.112 Trabajar en cooperación con los dueños de la tierra para establecer áreas de protección para los refugios: el PCMM ha trabajado para decretar como Santuarios 10 cuevas identificadas como prioritarias en México ([Medellín, 2002](#)).
- Acción 1.121 Desarrollar un programa de educación ambiental para obtener apoyo de la sociedad: el PCMM cuenta con un componente que atiende este punto y se trabaja con varias comunidades para difundir información sobre los murciélagos y la importancia de conservarlos ([Medellín, 2003](#)).
- Acción 1.122 Desarrollar e implementar un programa que atienda la problemática con los murciélagos vampiro: el PCMM en cooperación con otras instituciones atiende algunas solicitudes al respecto ([Medellín, 2002](#)).
- Acción 1.22 Monitoreo de refugios ocupados y desocupados: el PCMM y varios laboratorios de instituciones académicas en México, incluyendo el Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres de la UNAM, han desarrollado proyectos de investigación sobre la especie que incluyen la obtención de información poblacional sobre las colonias en distintos refugios, varios de los cuales se mencionan en este documento.
- Acción 2.111 Inventariar las plantas de alimentación: este estudio y otros más citados en él, se han dedicado a producir información sobre la dieta de la especie.

Al parecer el Plan no ha sido actualizado ni adaptado a la luz de la nueva información disponible sobre la especie y su hábitat. Es necesario, por tanto, evaluar qué grado de

avance tienen las acciones propuestas por el Plan y qué es necesario cubrir todavía para cumplir sus objetivos.

Se espera que los resultados del presente estudio contribuyan con el Plan de Recuperación mencionado, en tanto proporcionan información sobre las plantas que componen la dieta de *L. nivalis* en el extremo sur de su área de distribución y los datos poblacionales que pueden contribuir al seguimiento de los refugios y sus colonias, incluyendo la única cueva reconocida como refugio de cópula para la especie. Como se ha mencionado, ambos elementos se encuentran considerados como Acciones Prioritarias del Plan de Recuperación.

Adicionalmente, esta información puede ser útil para las evaluaciones de la especie en los listados de riesgo. En México, la NOM-059-SEMARNAT-2001 emplea el Método de Evaluación de Riesgo (MER) para determinar si las especies ameritan la inclusión en el listado y en qué categoría deben incluirse. En este sentido, la información provista por este estudio puede aportar datos relevantes para la evaluación del criterio C (Vulnerabilidad biológica intrínseca del taxón) del MER, con respecto a los aspectos alimentarios y grado de especialización de *L. nivalis*. Asimismo, provee orientación sobre las necesidades de información para la evaluación del criterio B (Estado del hábitat con respecto al desarrollo natural del taxón), ya que contribuye con el conocimiento sobre los requerimientos de hábitat para la especie, en tanto identifica las especies (taxa) de plantas de las que se alimenta.

Los datos obtenidos con este trabajo también pueden contribuir a la revisión quinquenal de 23 especies del suroeste listadas como En Peligro de Extinción en la ESA, incluyendo a *Leptonycteris nivalis*, cuyo aviso se publicó en el Registro Federal del Departamento del Interior de los Estados Unidos, a través del USFWS en Febrero de 2009. Esta revisión tiene por objeto asegurar que la clasificación de las especies en dicha categoría esté justificada con base en la mejor información disponible.

El presente estudio corrobora el alto grado de especialización de *Leptonycteris nivalis* a la alimentación a partir de agaves, lo que sugiere que su conservación está relacionada directamente con la disponibilidad de los recursos provistos por estas plantas. Asimismo, debido a la estrecha relación polinizador-planta entre este murciélago y los agaves, también la conservación de éstos últimos está relacionada con la del murciélago.

De todas las especies de *Agave* identificadas en la dieta de *L. nivalis* durante este estudio, sólo *A. dasylirioides* (Cueva del Diablo) y *A. titanota* (aunque posiblemente se trate de *A. salmiana* ó *A. scaposa*) se encuentran en la NOM-059-SEMARNAT-2001, la primera como Amenazada y la segunda bajo Protección Especial y, ninguna de ellas está en la Lista Roja de la UICN ni en la ESA. Cabe reiterar, sin embargo, que la información disponible sobre las especies de *Agave* en México es limitada, sólo existen algunos estudios generales sobre las mismas y pocos que evalúen en ellas aspectos relevantes para la conservación de *L. nivalis* (tamaños/densidades poblacionales, fenología, producción de néctar y polen, entre otros), o para su propia conservación.

Es necesario desarrollar más estudios que permitan obtener información poblacional, biológica y ecológica sobre *L. nivalis* y las diferentes especies que componen su dieta, particularmente sobre aquellas del género *Agave*, así como obtener los datos que contribuyan al conocimiento sobre la relación polinizador-planta entre ellos. Esta información resulta indispensable para determinar la disponibilidad de recursos para el murciélago y sus necesidades de conservación.

Finalmente, en este trabajo se presentan algunas reflexiones sobre los métodos empleados para el análisis de muestras en los estudios de dieta de murciélagos nectarívoros, mismas que buscan contribuir en los debates sobre las mejores vías para obtener información, analizarla e interpretarla con el fin de obtener resultados y emitir recomendaciones que aporten elementos para la toma de decisiones sobre la conservación de los murciélagos, particularmente de *Leptonycteris nivalis*.

IX. CONCLUSIONES

- La dieta de *Leptonycteris nivalis* a lo largo del año en las cuevas estudiadas del centro de México se compone principalmente de *Agave* spp., siendo *A. americana* (posiblemente *A. parryi* ó *A. oscura*), *A. applanata*, *A. salmiana* (posiblemente *A. scaposa* ó *A. titanota*) y *A. mapisaga* las que se registraron en mayor porcentaje por conteo de granos de polen y presencia en las muestras.
- *A. americana* (posiblemente *A. parryi* ó *A. oscura*), *A. applanata*, *A. salmiana* (posiblemente *A. scaposa* ó *A. titanota*) y *A. mapisaga* no habían sido registradas en la dieta del muricélago magueyero mexicano anteriormente.
- Además de *Agave* spp., también resultaron relevantes en la dieta de *L. nivalis*: *Ipomoea arborescens*, Cactaceae, *Ceiba aesculifolia*, *Pseudobombax ellipticum*, *Bauhinia* spp. y *Calliandra* spp., reportadas anteriormente como parte de la alimentación de la especie.
- *L. nivalis* se alimenta principalmente de Agavaceae (*Agave* spp.), Cactaceae y Bombacaceae (*Ceiba aesculifolia* y *Pseudobombax ellipticum*) en primavera, de Agavaceae (*Agave* spp.) y Cactaceae en verano, y de Agavaceae (*Agave* spp.) y Convolvulaceae (*Ipomoea arborescens*) en otoño e invierno, en general, coincidiendo con la hipótesis de los movimientos altitudinales.
- La diversidad de especies encontradas en la dieta de *L. nivalis* en el centro de México parece ser mayor a la descrita en el extremo norte de su área de distribución, donde se han reportado principalmente especies pertenecientes a Agavaceae y Cactaceae.
- Las características morfométricas de los granos de polen de *Agave* spp. permiten su identificación a nivel de especie ó a nivel de un grupo reducido de especies, sin embargo, es necesario realizar más estudios sobre palinología, fenología y distribución a menor escala (local) del género *Agave* en México.

- Los datos sugieren que la presencia y abundancia de los murciélagos en las cuevas se relaciona con las épocas de floración de las plantas alrededor de las mismas, lo que se traduce en una ocupación estacional de los refugios a lo largo del año.
- La mayor parte de los individuos capturados fueron machos y sólo en la Cueva del Diablo (Tepoztlán, Morelos) en invierno se detectaron ejemplares de ambos sexos sexualmente activos y cópulas, lo que respalda a dicha cueva como único refugio de reproducción conocido para la especie.
- El análisis de muestras de excretas por conteo de granos de polen y por presencia/ausencia arrojan resultados similares en la mayor parte de los casos, pero es recomendable presentar ambos de manera complementaria para identificar las posibles contaminaciones ó la necesidad de obtener mayor información sobre las especies de plantas observadas y sobre la alimentación de los murciélagos.
- Se recomienda a su vez, establecer el número mínimo de granos que se utilizará para considerar a una especie (taxa) presente en las muestras, a partir de las proporciones observadas en el conteo global de granos, de manera que se identifique la cantidad en que se presentan las especies generalmente consideradas como contaminaciones (*Compositae*, *Pinus* spp., *Eucalyptus* spp., *Alnus* spp.).
- Es necesario estudiar la disponibilidad de recursos para *L. nivalis* y otros murciélagos nectarívoros provista por los agaves (p.e. abundancias, producción de néctar y polen). Los resultados de éste y otros estudios que han identificado especies particulares de dicho grupo de plantas aprovechadas por los murciélagos pueden guiar algunas de las líneas futuras de investigación.

X. REFERENCIAS

- Alcorn, S. M., S. E. McGregor y G. Olin. 1961. Pollination of saguaro cactus by doves, nectar feeding bats and honey bees. *Science*, 133: 1594-1595.
- Allen-Wardell, G., P. Bernhardt, R. Bitner, A. Burquez, S. Buchmann, J. Cane, P. Cox, V. Dalton, P. Feinsinger, M. Ingram, D. Inouye, C. Jones, K. Kennedy, P. Kevan, H. Koopowitz, R. Medellin, S. Medellin-Morales, G. Nabhan, B. Pavlik, V. Tepedino, P. Torchio y S. Walker. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, 12: 8-17.
- Álvarez, A. y E. Köhler. 1987. Morfología del polen de las Agavaceae y algunos géneros afines. *Grana*, 26(1):25-46.
- Álvarez, T. y L. González Quintero. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos glosophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. México. 18: 137 - 165.
- Álvarez, T., N. Sánchez-Casas y J. A. Villalpando. 1999. Registro de los movimientos de *Leptonycteris yerbabuenae* en el centro de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 45:9-15.
- Arias-Cóyotl, E., K. E. Stoner y A. Casas. 2006. Effectiveness of bats as pollinators of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in wild, managed in situ, and cultivated populations in La Mixteca Baja, central Mexico. *American Journal of Botany*, 93: 1675-1683.
- Arita, H. T. 1991. Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. *Journal of Mammalogy*, 72:706 – 714.
- Arita, H. T. 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. *Journal of Mammalogy*, 74(3): 693 – 702.
- Arita, H. T. 2005a. *Leptonycteris nivalis*. 223-224 pp. En: Los mamíferos silvestres de México (G. Ceballos y Giselle Oliva, coords.). CONABIO / Fondo de Cultura Económica. México.
- Arita, H. T. 2005b. *Leptonycteris curasoae*. 221-222 pp. En: Los mamíferos silvestres de México (G. Ceballos y Giselle Oliva, coords.). CONABIO / Fondo de Cultura Económica. México.
- Arita, H. T. y D. E. Wilson. 1987. Long - nosed bats and agaves: the tequila connection. *Bats*, 5(4): 3 - 5.
- Arita, H. T. y K. Santos del Prado. 1999. Conservation biology of nectar – feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy*, 80(1): 31 – 41.
- Arita, H. T. y C. Martínez del Río. 1990. Interacciones flor-murciélago: un enfoque zocéntrico. Publicaciones Especiales No. 4. Instituto de Biología, UNAM. México. 35p.p.
- Arita, H. T. y S. R. Humphrey. 1988. Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 29:1-60.
- Arizaga, S., E. Ezcurra, E. Peters, F. Ramírez y E. Vega. 2000. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert II. The role of pollinators. *American Journal of Botany*, 87(7): 1011-1017.
- Arizona-Sonora Desert Museum. 2007. Center for Sonoran Desert Studies: Migratory Pollinators Program, Lesser long-nosed bats (*Leptonycteris curasoae*). <http://www.desertmuseum.org/pollination/bats.php>
- Arroyo-Cabrales, J., B. Miller, F. Reid, A. D. Cuarón y P. C. de Grammont. 2008. *Leptonycteris nivalis*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 30 May 2010.
- Ávila, R. 2000. Patrones de uso de cuevas en murciélagos del centro de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, 121p.p.
- Baker, R. J. y E. L. Cockrum. 1966. Geographical and ecological range of the long-nosed bats, *Leptonycteris*. *Journal of Mammalogy*, 47:329 – 331.

- Bowman, P. W. 1931. Study of a peat bog near the Matamuk River, Quebec, Canada, by the method of pollen análisis. *Ecology*, 12: 694-708.
- Butanda-Cervera, A., C. Vázquez-Yañez y L. Trejo. 1978. La polinización quiropterofílica: una revisión bibliográfica. *Biótica*, 3(1):29 - 35.
- Caballero, L. A. 2004. Observaciones sobre la conducta reproductiva de *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Tepoztlán, Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UAEMéx.
- Ceballos, G. y G. Oliva (coord.). 2005. Los mamíferos silvestres de México. FCE/CONABIO. México. 223-224p.p.
- CIMAT. 2003. Species Accumulation Functions – Freeware Version Beta. Centro de Investigación en Matemáticas A. C.
- Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of Northwestern populations of the long nosed bats family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología. UNAM. Serie de Zoología*, 62:181 – 202.
- Cockrum, E. y B. Hayward. 1962. Hummingbird bats. *Natural History* 71:39–44.
- Cockrum, E. L. y Y. Petryszyn. 1991. The long-nosed bat, *Leptonycteris*: an endangered species in the southwest?. *Occasional Papers The Museum of Texas Tech University*, 142:1-32.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide), Versión 8.0.
- Dafni, A., P. G. Kevan y B. C. Husband. 2005. *Practical Pollination Biology*. Enviroquest. Canada. 1 - 589 p.p.
- Davis, W. B. y D. J. Schmidly. 1997. *The mammals of Texas – online edition*. Texas Tech University.
- Díaz, I. 2003. Repartición del alimento entre los murciélagos nectarívoros (Phyllostomidae: Glossophaginae); de “Las Grutas” del municipio de Hidalgo, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, UMSNH. Morelia, Michoacán, México.
- Díaz-Francés, E. y J. Soberón. 2005. Statistical Estimation and Model Selection of Species-Accumulation Functions. *Conservation Biology*, 19(2):569 - 573.
- Dobat, K. y T. Peikert-Holle. 1985. Blüten and Fledermäuse – Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde (Chiropterophilie). Waldermar Kramer, Frankfurt/Main.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 1988. Ley General de Equilibrio Ecológico para la Protección al Ambiente (LGEEPA). Última Actualización 5-Julio-2007. México.
- Easterla, D. 1972. Status of *Leptonycteris nivalis* (Phyllostomidae) in Big Bend National Park, Texas. *The Southwestern Naturalist* 17(3):287 - 292.
- Eguiarte, L. y A. Burquez. 1987. Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, an iteroparous species of Agavaceae. *Southwestern Naturalist*, 32: 169-178.
- Eguiarte, L. y V. Souza. 2007. Historia natural del Agave y sus parientes: evolución y ecología. En: *En lo ancestral hay futuro: del tequila, los mezcales y otros agaves*. P. Colunga-García, A. Larqué, L. Eguiarte y D. Zizumbo-Villarreal (eds.). CICY/CONACYT/CONABIO/SEMARNAT/INE. México.
- Endangered Species Act (ESA). 2010. Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*). <http://www.fws.gov/ecos/ajax/speciesProfile/profile/speciesProfile.action?spcode=A0AE>
- Erdtman, G. 1966. *Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms*. Hafner Publishing Company, New York.
- Faegri, K. e J. Iversen. 1989. *Textbook of pollen analysis*. John Wiley & Sons. London. 1-330 p.p.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geología de México: una sinopsis. En: *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. T. P. ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (comp.). Instituto de Biología/UNAM. México, 3-109 p.p.
- Fleming, T. H. 1987. Fruit bats: prime movers of tropical seeds. *Bats*, 5(3): 3 – 8.
- Fleming, T. H. 1995. The use of stable isotopes to study the diets of plant-visiting bats. 99-110p.p. In: *Ecology, Evolution and Behavior of Bats* (P. A. Racey and S. M. Swift). Zoological Society of London Press, Oxford, UK.

- Fleming, T. H., M. D. Tuttle y M. A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *Southwestern Naturalist*, 41:257-269.
- Fleming, T. H., R. A. Nuñez, L. da Silveira y S. L. Sternberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia*, 94: 72 – 75.
- García, E. y Z. Falcón. 1993. Nuevo Atlas Porrúa de la República Mexicana. 9ª ed. Porrúa. México. 219p.p.
- García-Mendoza, A. y R. Galván. 1995. Riqueza de las familias Agavaceae y Nolinaceae en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 56: 7-24p.p.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding Habits. 293-350 p.p. In: *Biology of the New World Family Phyllostomatidae* (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. and D. C. Carter, eds.) Special Publications of the Museum, Texas Tech University, 13: 1 - 364.
- Geiselman, C. K., S. A. Mori, y F. Blanchard. 2006. Database of Neotropical bat/plant interactions [online]. New York: New York Botanical Garden.
- Gentry, H. S. 1982. *Agaves of Continental North America*. Arizona University Press. Tucson. 670p.p.
- Handley, C. O., Jr. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. Brigham Young University Science Bulletin. Biological Series, 20:1-90.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming y P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56: 841 - 854.
- Herrera, L. G. y C. Martínez del Río. 1998. Pollen digestión by new world bats: effects of processing time and feeding habits. *Ecology*, 79(8): 2828-2838.
- Hevly, R. H. 1979. Dietary habits of two nectar and pollen feeding bats in southern Arizona and northern Mexico. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 14:13–18.
- Hoffmann, A., J. G. Palacios-Vargas y J. B. Morales-Malacara. 1986. Manual de bioespeleología. UNAM. México.
- Horner, M. A., T. H. Fleming y C. T. Sahley. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology*, 244:575 - 586.
- Howell, D. J. 1974. Acoustic behavior and feeding in glossophagine bats. *Journal of Mammalogy*, 55(2): 293 - 308.
- Howell, D. J. y D. Burch. 1974. Food habits of some Costa Rican bats. *Revista de Biología Tropical*, 21(2):281 - 294.
- http://www.nybg.org/botany/tlobova/mori/batsplants/database/dbase_frameset.htm
- Huerta, M. C. 1989. Nuevos registros de murciélagos para el estado de Michoacán, México. *Boletín Coordinación de Investigación Científica. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán*, 13:38-39.
- Huerta, M. C. 1991. Los quirópteros de “Las Grutas” Ciudad Hidalgo, Michoacán, México. Tesis profesional de licenciatura. Escuela de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Michoacán, México. 105p.p.
- Hutson, A. M., S. P. Mickleburgh y P. A. Racey (comp.). 2001. Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge. UK.
- INAFED. 2005. Instituto Nacional para el Federalismo y Desarrollo Municipal. (http://www.e-local.gob.mx/wb2/ELOCAL/ELOC_Enciclopedia).
- INEGI. 1985. Síntesis Geográfica del Estado de Michoacán. Secretaría de Programación y Presupuesto. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.
- INEGI. 1992. Síntesis Geográfica del Estado de Hidalgo. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.
- INEGI. 1999. Aspectos geográficos de Michoacán de Ocampo. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (<http://www.inegi.gob.mx/inegi/default.aspx?s=geo&c=&e=16>).
- IUCN 2010. 2010 IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.iucnredlist.org>

- Jimenez-Valverde, A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*. 8: 151-161.
- Koestner, E. J. 1941. An annotated list of mammals collected in Nuevo Leon, Mexico, in 1938. *Great Basin Naturalist*, 2:9-15.
- Koopman, K. F. 1981. The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68:352 – 369.
- Kuban, J. F. 1989. The pollination biology of two populations of the Big Bend century plant, *Agave havardiana* Trel.,: a multiple pollinator syndrome with floral specialization for vertebrate pollinators. Ph.D. dissertation, Syracuse University, Syracuse, New York, USA.
- Kunz, T. H. 1982. Roosting ecology. 1 – 55 p.p.. In: *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press. New York.
- Kunz, T. H. y E. D. Pierson. 1994. Bats of the world: an introduction. 1 – 46 p. p. In: Nowak, R. M. Walker's bats of the world. The Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- Lemke, T. O. 1985. Pollen carrying by the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. *Biotropica*, 17(2): 107 - 111.
- Lobo, J. A., M. Quesada, K. E. Stoner, E. J. Fuchs, Y. Herrerías-Diego, J. Rojas y F. Saborío. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany* 90(7): 1054 – 1063.
- Lobova, T. A., C. K. Geiselman and S. A. Mori. 2009. Seed Dispersal by Bats in the Neotropics. *Memoirs of the New York Botanical Garden Press*. (Monograph).
- López, M. R. 1980. Ciudad Hidalgo, monografías municipales. Gobierno del Estado de Michoacán. México. 150p.p.
- Ludlow-Wiechers, B. y L. Ojeda. 1983. El polen del género *Agave* de la Península de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 44:29-42.
- Madrigal, S. X. 1972. Excursión al centro y noreste. Guías botánicas de excursiones en México. *Sociedad Botánica de México*. 161-173p.p.
- Martino, A. M. G., J. O. Aranguren y A. Arends. 2002. Feeding habits of *Leptonycteris curasoae* in northern Venezuela. *The Southwestern Naturalist*, 47(1): 78 – 85.
- McCracken, G. F. 1992. Bats in magic, potions and medicinal preparations. *Bats*, 10(3): 14 – 16.
- McGregor, S. E., S. M. Alcorn y G. Olin. 1962. Pollination and pollination agents of the saguaro. *Ecology*, 43(2): 259-267.
- Medellín, R. A. 2002. Justificación para la Creación de Santuarios para la Protección de Ecosistemas Cavernícolas. *Estudios de Prospección y Gestión para Nuevas ANP's*. México.
- Medellín, R. A. 2003. Diversity and conservation of bats in Mexico: research priorities, strategies, and actions. *Wildlife Society Bulletin*, 31(1): 87 - 97.
- Medellín, R. A. 2006. Murciélagos: del Maleficio al Beneficio. La Prensa. UNAM. Número 72. Año II.
- Medellín, R. A. y O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*. 31(3): 478 – 485.
- Medellín, R. A. y O. Gaona. 2000. Qué tienen los murciélagos que unos los quieren destruir y otros los quieren salvar? *Especies*, revista sobre conservación y biodiversidad, 9: 4 – 8.
- Medellín, R. A., J. G. Téllez y J. Arroyo. 2004. Conservation through research and education. En: *Conserving migratory pollinators and néctar corridors in Western North America*. Gary Paul Nabhan (ed.). Arizona-Sonora Desert Museum Studies in Natural History. The University of Arizona Press.
- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. Sánchez. 2008. Identificación de los Murciélagos de México. *Clave de Campo*. 2ª edición. Instituto de Ecología. UNAM
- Medellín, R. A., A. Abreu-Grobois, M. del C. Arizmendi, E. Mellink, E. Ruelas, E. Santana y J. Urbán 2009. Conservación de especies migratorias y poblaciones transfronterizas.

- En: Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO. México, pp. 459-515.
- Messenger, S. L., C. E. Rupprecht y J. S. Smith. 2003. Bats, emerging virus infections, and the rabies paradigm. En: Bat ecology (T. Kunz y M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press. 622-679p.p.
- Mohr, C.E. 1972. The status of threatened species of cave-dwelling bats. National Speleological Society Bulletin, 34(2): 33–47.
- Moreno-Valdez, A., R. L. Honeycutt y W. E. Grant. 2004. Colony dynamics of *Leptonycteris nivalis* (Mexican long-nosed bat) related to flowering *Agave* in northern Mexico. Journal of Mammalogy, 8(3):453-459.
- Nabhan, G. P. and T. H. Fleming. 1993. Endangered mutualisms. Conservation Biology. 7: 457 – 459.
- Nowak, R. M. 1994. Walker's bats of the world. The Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- Ojeda, L., B. Ludlow-Wiechers y R. Orellana. 1984. Palinología de la familia Agavaceae para la Península de Yucatán. Biótica 9(4):379-398.
- Palacios, R. 1970. Morfología del polen de las especies mexicanas más comunes del género *Bauhinia* (Leguminosae). Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, 18:107-136.
- Palacios, R. 1975. Observaciones en el polen con probable polinización quiropterófila. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. 21: 115-143.
- Palacios, R., B. Ludlow-Wiechers y L. Ojeda. 1988. Consideraciones sobre la exina en *Yucca*, observadas al microscopio de luz y microscopio de barrido. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 48:153-154.
- Pragowski, J. y B. Raj. 1979. On some pollen morphological concepts. Grana, 18:109-113.
- Pedraza, R. A. 1983. Estudio palinológico de la familia Convolvulaceae en México. I. Géneros *Ipomoea* L. y *Turbina*. Raf. Biotica, 8(4):387-411.
- Petit, S. 1997. The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curacao. Biotropica 29(2): 214 – 223.
- Quiroz, D. L., M. S. Xelhuantzi y M. C. Zamora. 1986. Análisis palinológico del contenido gastrointestinal de los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae* de las Grutas de Juxtlahuaca, Guerrero. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Colección científica, Serie Prehistoria, 154(1):1- 60p.p.
- Rabinowitz, A. y Tuttle, M.D. 1980. Status of summer colonies of the endangered gray bat in Kentucky. Journal of Wildlife Management, 44: 955 – 960.
- Reid, W. H., C. E. Freeman y J. E. Becvar. 1985. Nectar sugar variability in two species of *Agave* (Agavaceae). The Southwestern Naturalist, 30(3): 443-445.
- Riechers, A., M. Martínez-Coronel, R. Vidal López. 2003. Consumo de polen de una colonia de maternidad de *Leptonycteris curasoae yerbabuena* en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoología, 74(1): 43 – 66.
- Rocha, M., A. Valera y L. E. Eguiarte. 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave littaea* (Agavaceae) species in central México. American Journal of Botany, 92(8): 1330-1341.
- Rojas Martínez, A. M. 1996. Estudio poblacional de tres especies de murciélagos nectarívoros considerados como migratorios y su relación con la presencia estacional de los recursos florales, en el Valle de Tehuacan y la Cuenca del Balsas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 88p.p.
- Rojas Martínez, A. M. y A. Valiente-Banuet. 1996. Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. Acta Zoológica Mexicana, 67:1-23.
- Rojas Martínez, A. M., A. Valiente-Banuet, M. del C. Arizmendi, A. Alcantara-Eguren y H. T. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist?. Journal of Biogeography, 26: 1065-1077.

- Russell, A. L., R. A. Medellín y G. F. McCracken. 2005. Genetic variation and migration in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Molecular Ecology*, 14: 2207 – 2222.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México.
- Sahley, C. T. 1990. Power output during commuting flight of a nectar feeding bat, *Leptonycteris curasoae*. *Bat Research News* 31(4): 92-93.
- Sánchez, L. R. A. 2004. Dieta del murciélago magueyero mayor *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllosomidae) en la Cueva del Diablo, Tepoztlán, Morelos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UAEM. Toluca, Estado de México, México.
- Sánchez, L. R. A. y R. Medellín. 2007. Food habits of the threatened bat *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a mating roost in Mexico. *Journal of Natural History*, 41(25 – 28): 1753 – 1764.
- Sánchez-Casas, N. y T. Álvarez. 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana*, 81: 23 – 62.
- Sánchez-Dzib, Y., S. Sosa-Nájera y M. del S. Lozano-García. 2009. Morfología Polínica de Especies de la Selva Mediana Subperennifolia en la Cuenca del Río Candelaria, Campeche. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 84 :83-104.
- Saussure, M. H. 1860. Note complénaire sur quelques mamifères du Mexique. *Revue et Magazine de Zoologie*. Paris, Ser. 2, 13:3.
- Schaffer W. M. y M. V. Schaffer. 1977. The reproductive biology of Agavaceae: I. Pollen and nectar production in four Arizona Agaves. *Southwestern Naturalist* ,22:157–168.
- SCT, 2006. Secretaría de Comunicaciones y Transportes. Coordinación General de Planeación y Centros SCT. Subdirección de Cartografía. Cartas de los Estados de la República Mexicana.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001. Protección ambiental – Especies nativas de México de flora y fauna silvestres – Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial*. 6 Marzo 2002. 1 – 56 p.p.
- Simmons, N. B. 2005. An Eocene big bang for bats. *Science*, 307: 527 – 528.
- Simmons, N. B. and A. L. Wetterer. 2002. Phylogeny and convergence in cactophilic bats. In: *Columnar cacti and their mutualists* (T. H. Fleming and A. Valiente-Banuet, ed.), 87-121 p.p. The University of Arizona Press.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163:688.
- Slauson, L. A. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany*, 87:825-836.
- Soberon, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*. 7: 480-488.
- Soriano, P. J., M. Sosa y O. Rossell. 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* – Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes venezolanos. *Revista de Biología Tropical*, 39(2): 263 – 268.
- Sosa, M. y P. J. Soriano. 1993. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). *Revista de Biología Tropical*, 41(3): 529 – 532.
- Soto-Centeno, J. A. y A. Kurta. 2006. Diet of two nectarivorous bats, *Erophylla sezekorni* and *Monophyllus redmani* (Phyllostomidae), on Puerto Rico. *Journal of Mammalogy*, 87(1): 19 – 26.
- Stebbing, R.E. 1988. Conservation of European Bats. Christopher Helm, London. (RPa)
- Stoner, K. E., K. A. O.-Salazar, R. C. R.-Fernández y M. Quesada. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 12: 357 – 373.
- Stroo, A. 2000. Pollen morphological evolution in bat pollinated plants. 225-242pp. In: Dafni, A., H. Hesse and E. Pacini (edit.). *Pollen and Pollination*. Springer Verlag. Germany.

- Tejedor, A. 2005. A new species of funnel – eared bat (Natalidae: Natalus) from Mexico. *Journal of Mammalogy*, 86(6): 1109 – 1120.
- Tellez, J. G. 2001. Migración de los murciélagos-hocicudos (*Leptonycteris*) en el trópico mexicano. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, 146p.p.
- Thomas, D. W. y R. K. LaVal. 1988. Survey and Census Methods. 77-89p.p. In: T. Kunz (ed.) *Ecological and Behavioral Methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. USA.
- Tieszen, L. L., T. W. Boutton, K. G. Tesdahl y N. A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for ¹³C analysis of diet. *Oecologia*, 57: 32-37.
- Tschapka, M. y S. Dressler. 2002. Chiropterophily: on bat-flowers and flower bats. *Curti's Botanical Magazine*, 19(2): 114 – 125p.p.
- U. S. Fish and Wildlife Service. 1994. Plan de Recuperación del Murciélago Hocicudo Mexicano (*Leptonycteris nivalis*). U. S. Fish and Wildlife Service. Albuquerque, Nuevo México. 100p.p.
- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. M. Rojas y L. C. Domínguez. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12:103-119.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, M. del C. Arizmendi y P. Dávila. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany*, 84(4): 452-455.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, M. del C. Arizmendi y P. Dávila. 1997b. Floral biology and pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environment*, 37:331-341.
- Valiente-Banuet, A., R. Santos Gally, M. C. Arizmendi y A. Casas. 2007. Pollination biology of the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 68: 1-8.
- Villa-Ramírez, B. 1967. Los murciélagos de México. UNAM. México.
- Von Helversen, O. y Y. Winter. 2003. Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. 346 – 396 p.p. En: *Bat Ecology* (T.H. Kunz and M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press. USA.
- Whitaker, J. O., Jr. 1993. Bats, beetles, and bugs. *Bats*, 11(1):23.
- Wilson, D. E. 1985. Status report: *Leptonycteris sanborni* Hoffmeister, Sanborn's long-nosed bat. U.S. Fish and Wildlife Service, Denver Wildlife Research Center, National Museum of Natural History, Washington, DC, USA.

XI. ANEXOS

ANEXO 1.- CAPTURAS Y MUESTRAS POR FECHA/CUEVA

Abd = testículos abdominales

Ing = testículos inguinales

Esc = testículos escrotados

Ina = inactiva

Pre = preñada

Lac = lactante

(#) = juveniles

Totales

Cueva	Individuos	Sexo		Estado Reproductivo						Muestras
		♂	♀	Abd	Ing	Esc	Ina	Pre	Lac	Excretas
Diablo	386	243	112	197	35	10	101	8		256
Tziranda	47	34	13	34			13			34
San Lorenzo	28	28		26	2					28
Xoxafi	4	2	2	2			2			3
TOTAL	465	307	127	259	37	10	116	8		320

Cueva del Diablo

Fecha de muestreo	No. <i>L. nivalis</i>	Sexo		Estado Reproductivo						Muestras
		♂	♀	♂			♀			Excretas
				Abd	Ing	Esc	Ina	Pre	Lac	
4-5 Feb – 06	16	16		10	5	1				6
1-2 Mar – 06	15	8	7	7	1		7			9
28-mar-06	12	12					4	8		5
23-Abr-06	15	15		14	1					10
02-may-06	26	26		24	2					16
06-jun-06	2	2		2						1
28-jun-06	4	4		4						3
29-jun-06	4	4		4						2
22-Ago-06	46	38	8	37	1		8			21
23-Ago-06	63	44 (2)	16	43	2		17			35
05-oct-06	53	25	28	14	7	3	28			51
31-oct-06	43	13	29 (1)	12	2		29			34
11-Dic-06	25	18 (1)	6	4	9	5	6			17
18-Ene-07	38	12	26	6	5	1	26			30
18-Feb-07	24	15	9	16			8			16
Total	386	240 (3)	111 (1)	197	35	10	101	8		256

Grutas de Tziranda

Fecha de muestreo	No. <i>L. nivalis</i>	Sexo		Estado Reproductivo						Muestras
		♂	♀	♂			♀			Excretas
				Abd	Ing	Esc	Ina	Pre	Lac	
29-mar-06	1		1				1			
03-may-06	1	1		1						1

07-jun-06	0								
16-jul-06	1	1		1					1
17-jul-06	2	2		2					1
28-Ago-06	16	10	6	10			6		10
29-Ago-06	4	4		4					3
02-oct-06	17	12	5	12			5		9
01-nov-06	2	2		2					2
9-Dic-06	0								
15-Ene-07	2	2		2					1
17-feb-07	1		1				1		1
Total	47	34	13	34			13		34

Cueva de San Lorenzo

Fecha de muestreo	No. <i>L. nivalis</i>	Sexo		Estado Reproductivo						Muestras Excretas
		♂	♀	Abd	♂			♀		
					Ing	Esc	Ina	Pre	Lac	
28-Feb/1-Mar 06	0									
27-Mar-06	0									
1-May-06	8	8		7	1					8
5-Jun-06	20	20		19	1					20
26-Jun-06	0									
27-Jun-06	0									
4-Oct-06	0									
12-Dic-06	0									
17-Ene-07	0									
19-feb-07	0									
Total	28	28		26	2					28

Grutas de Xoxafi

Fecha de muestreo	No. <i>L. nivalis</i>	Sexo		Estado Reproductivo						Muestras Excretas
		♂	♀	Abd	♂			♀		
					Ing	Esc	Ina	Pre	Lac	
7-8 Mar-06	0									
30-Mar-06	0									
4-May-06	0									
8-Jun-06	0									
18-Jul-06	0									
27-Ago-06	4	2	2	2			2			3
3-Oct-06	0									
2-Nov-06	0									
10-Dic-06	0									
16-Ene-07	0									
16-Feb-07	0									
Total	4	2	2	2			2			3

ANEXO 2.- ESPECIES DE *Agave* DISTRIBUIDAS EN LAS ÁREAS ALREDEDOR DE LAS CUEVAS (50km de radio)

Especie	Datos de Colecta (etiqueta Herbario MEXU)			Cuevas*	
	Estado-Municipio	Localidad	Fecha de colecta		
1	<i>A. americana</i>	Hidalgo-Nicolás Flores	1.5Km N Santa Cruz. Bosque aciculifolio abierto con enebro, encino, cactáceas y arbustos espinosos, perturbado por cultivos. 1800msnm	18Jun1983	SL, TZ, CD, GX
2	<i>A. angustiarum</i>	Michoacán-Jungapeo	San José Purúa. Ladera con rocas sedimentarias, selva baja caducifolia	10Mar1984	SL, TZ, CD
3	<i>A. angustifolia</i>	EdoMex-Ixtapan de la Sal	1km O San Alejo, carretera Coatepec Harinas-Ixtapan. Matorral xerófilo perturbado con <i>Eysenhardtia</i> , <i>Quercus</i> y compuestas 1676msnm	14Jul1998	SL, TZ, CD
4	<i>A. applanata</i>	EdoMex-Jilotepec	Km 96.5 autopista México-Qro. Cultivado a orillas de terrenos con maiz	19Jun1994	SL, TZ, CD, GX
5	<i>A. asperima</i>	Zacatecas-Sombrerete	3km al sur de Sombrerete, carretera a Fresnillo. Planicie con pastizal. 1310msnm	1Jun1998	TZ, GX
6	<i>A. atrovirens</i>	Oaxaca-San Pedro Nopala	Cerro Pericón, 6km N San Pedro Nopala. Bosque de <i>Quercus laeta</i> y <i>Q. castanea</i> , con <i>Furcraea longaeva</i> , <i>Dasyliirion</i> y <i>Nolina</i> . 2700msnm	16Abr1990	SL
7	<i>A. attenuata</i>	Michoacán-Charo	La Yerbabuena, 2km al E de Las Trojes y 27km Mil Cumbres, carretera Morelia. Ladera caliza 90° inclinación con <i>A. attenuata</i> , <i>Echeveria</i> , <i>Manfreda</i> , <i>Sedum</i> y <i>Ageratum</i> . Rodeada con bosque de <i>Quercus</i> , <i>Pinus</i> , <i>Eysenhardtia</i> , <i>Acacia</i> , <i>Buddleia</i> y <i>Vernonia</i> . 2100 msnm	9Nov1997	TZ, CD
	<i>A. bakeri</i>	No hay ejemplares	Reporte único (A. García-Mendoza, com. pers.)	---	TZ, CD
8	<i>A. celsii</i>	Hidalgo-Jacala	1km S Minas Viejas, carretera Tamazunchale-Jacala. Bosque mesófilo de montaña con <i>Pinus</i> , <i>Quercus</i> y <i>Carya</i> sobre el talud de la carretera. 2400 msna	9Jun1987	SL, TZ, GX
9	<i>A. cupreata</i>	Guerrero-Zitlala	Topiltepec. Transición de encinar con selva baja caducifolia, suelo calizo muy pedregoso 17° 39' 02" N 99° 13' 27" W	28Mar2002	TZ, CD
10	<i>A. dasylirioides</i>	Morelos-Tepoztlán	Cerro a 500m S San Juan Tlacotenco. Bosque de <i>Quercus</i> con <i>Clethra</i> , <i>Garrya</i> , <i>Arbutus</i> . 2438msnm	15Nov1996	CD
11	<i>A. difformis</i>	Querétaro-Peñamiller	8 km al NE de Peña Blanca Matorral espinoso 21° 03.422' N 99° 43.785' W	20Jun1997	GX
12	<i>A. elleemettiana</i>	Oaxaca-Huautla de Jiménez	Aprox. 1.5 Km de Aguacatitla por la terracería de Aguacatitla a Sta. Cruz de Juárez . Paredes de roca expuesta a la orilla de la terracería. 1589msnm 18° 9' 53.5" N 96° 50' 43.1" W	12May2001	TZ, CD
13	<i>A. filifera</i>	Hidalgo-Tepeapulco	Cerro Xihuingo, Ciudad Sahagún 2600 msnm	27Jun1961	SL, TZ, CD, GX
14	<i>A. funkiana</i>	Querétaro-Jalpan	2km de Puerto Animas, camino a Ahuacatlán. Bosque de encino y matorral, ladera de cerro 1200msnm	26 jul1989	GX

15	<i>A. macroculmis (gentryi)</i>	Querétaro-Cadereyta	3km E Sombrerete. Matorral bajo espinoso. 2520msnm 20° 47' N 99° 40' W	12May1997	SL, CD, GX
16	<i>A. ghiesbreghtii</i>	Puebla-Esperanza	8km NO de La Esperanza, carretera a Orizaba. Matorral xerófilo de Agave, Nolina, Dasylirion y Ephedra. 2340 msnm.	25Jun1992	SL, CD
17	<i>A. hookeri</i>	Michoacán-Tzitzio	A 3km S de Mil Cumbres, camino a Villa Longin. Bosque Mesófilo de Montaña 2500msnm	11Oct1983	TZ
18	<i>A. horrida</i>	Morelos-Tepoztlán	200m N mirador La Pera, autopista México-Cuernavaca. Matorral rosetófilo con Agave, Hechita, Senecio, Quercus, Bursera y Cedrela. Derrame volcánico del Chichinautzin 2250msnm	19Ene1996	SL, CD
19	<i>A. inaequidens</i>	Michoacán-Tlalpujahua	Cerca de Pichardo, 5 km al SW de San Francisco Los Reyes. Bosque de Pino-Encino 2700msnm	21Ene1988	SL, TZ, CD
20	<i>A. karwinskii</i>	Oaxaca-San Miguel Ejutla	9k delante de San Martín de los Canseco, rumbo a Ejutla. Cultivada. 1490msnm	14Sept1989	SL
21	<i>A. kerchovei</i>	Puebla-Caltepec	Cerro del Castillo, al SE de Coatepec 18° 10' N 97° 22' W	28Dic1988	SL
22	<i>A. lechuguilla</i>	Hidalgo-Pachuca	3.5km al SE Pachuca, ladera entre la col. Abundio Mtz. Y SAHOP 2600msnm	20Jun1981	CD, GX
23	<i>A. lophanta (univittata)</i>	Veracruz-Naolinco	2 km N de Almolonga. Malpaís volcánico con selva baja caducifolia. 730msnm	20Mar2001	SL, GX
	<i>A. lurida</i>	No hay ejemplares	Especie probablemente extinta, no se ha encontrado más en el campo (A. García-Mendoza, com. pers.)	---	SL
24	<i>A. macroacantha</i>	Oaxaca-Valerio Trujano	6km SE Tomellín camino a San P. Jalpetongo. Selva baja caducifolia con Bursera, Acacia y Agave. 790m 17° 44' 25" N 96° 59' 10" W	12Jun2002	SL
25	<i>A. mapisaga</i>	Querétaro-Amealco	Laguna de Servín. 2730msnm 20° 16.29' N 100° 15.761' W	3Ago1996	CD, GX
26	<i>A. marmorata</i>	Puebla-Zapotitlán	5km SO Zapotitlán, carretera Tehuacán-Huajuapán. Ladera de cerro con matorral rosetófilo de <i>A. marmorata</i> , <i>A. kerchovei</i> , <i>A. macroacantha</i> , <i>Ferocactus</i> y <i>Echinocactus</i>	26Mar1997	SL
27	<i>A. obscura</i>	Puebla-Eochochitlan	Cerros calizos a un lado de Papaloapan en ruta a San Miguel Eochochitlan. Bosque caducifolio. 1350 msnm	12Jun1985	SL
28	<i>A. parryi</i>	Chihuahua	Sobre camino Quirire-La Bufa en el Cañón Río Batopilas. 1500 ft	30Jul1972	TZ
29	<i>A. peacockii</i>	Hidalgo-Cardonal	N Santa Teresa Davoxtha, en los límites con El Sauz, sobre la carretera. Matorral desértico rosetófilo con mezquite, cactáceas y arbustos espinosos, perturbado por cultivo. 2040msnm	20Oct1983	SL, GX
30	<i>A. pedunculifera</i>	Guerrero-Coyuca de Catalán	El Terrero, 53 km al SO de Cd. Altamirano. Selva baja caducifolia muy perturbada 730msnm	25Mar1983	TZ
31	<i>A. pendula</i>	JB IBUNAM-Veracruz-Dos Rios	Cerro Gordo (cerca de Xalapa)	10Feb1999	SL
32	<i>A. polyacantha</i>	Veracruz-	3km NO de Coacoatzintla y 26km N desviación Banderilla-Noalinco. Culvitada en jardín a partir de	Abr1996	SL

		Coacoatzintla	ejemplar colectado en bosque de Pinus pseudostrobus, Agnus, Baccharis y Verbesina. Malpaís volcánico. 1300 msnm		
33	<i>A. potatorum</i>	Puebla-Zapotitlán	La Virgen, 8km N Zapotitlán, carretera Tehuacán-Huajuapán. Matorral xerófilo con <i>A. kerchovei</i> , <i>Echinocactus platyacanthus</i> , <i>Ferocactus</i> y <i>Mammillaria</i>	20Sept1997	SL
34	<i>A. rhodacantha</i>	Oaxaca-San Pedro Jaltepetongo	2km S de Jaltepetongo camino a San Gabriel Almoloyas. Palmar 2ª de <i>Brahea dulcis</i> , <i>Juniperus flaccida</i> , <i>Flourensia glutinosa</i> y <i>Solanum lanceolatum</i> . 1950 msnm 17° 40' 32" N 97° 02' 06" W	9Jun2002	SL
35	<i>A. salmiana</i>	Hidalgo- Ajacuba	Poblado Emiliano Zapata, 19km después de Ajacuba rumbo a San Agustín Tlaxiaca (de W a E). Matorral crasicaule altamente perturbado 2170msnm	11Abr1990	SL, TZ, CD, GX
36	<i>A. scaposa</i>	Puebla- Acajete	2km S colonia Santa Rosa de San Jerónimo Ocotitlán. Terrenos erosionados a orillas del encinar con <i>Opuntia</i> , <i>Poygala</i> , <i>Mammillaria</i> . 2400msnm 19° 00' 52" N 97° 58' 45" W	28May2003	SL
37	<i>A. schidigera</i>	Zacatecas-Juchipila	W Pueblo Viejo, Sierra de Morones, Cerro de Piñones, por la brecha al rancho de Lorenzo Magallanes. Bosque de encino. 2167msnm 21° 20' 03" N 103° 13' 30" W	17Sep1998	TZ
38	<i>A. striata</i>	Hidalgo-Santiago de Anaya	O Patria Nueva a la orilla del camino. Matorral xerófilo 1920msnm	May1991	SL, TZ, GX
39	<i>A. stricta</i>	Puebla-Caltepec	5km S Tehuacán. Matorral xerófilo con <i>Agave stricta</i> , <i>Dasyllirion</i> , <i>Bursera</i> , <i>Hechtia</i> y <i>Euphorbia</i> . 2010msnm 18° 25' 01" N 97° 25' 23" W	12Sep1998	SL
40	<i>A. tequilana</i>	Jalisco-Tequila	Hijuelo de una planta cultivada que crecía en el Rancho El Indio y enviada al JB UNAM 29Jun1993 por Ing. Ana Valenzuela	27Jun2000	TZ
41	<i>A. titanota</i>	Puebla-Santiago de Miahuatlán	500m O del puente Calapa. 975msnm 18° 09' 44" N 97° 15' 49" W	18Ene2003	SL
42	<i>A. triangularis</i>	Puebla-Chapulco	8km NO Azumbilla, carretera Esperanza-Tehuacán. Matorral esclerófilo de <i>Agave</i> , <i>Nolina</i> , <i>Dasyllirion</i> , <i>Rhus</i> y <i>Yucca</i> . 2300msnm	26Jun1987	SL
43	<i>A. xylonacantha</i>	Hidalgo-Metzitlán	Barranca de Metzitlán. Selva Baja Caducifolia	26Abr2001	TZ, GX

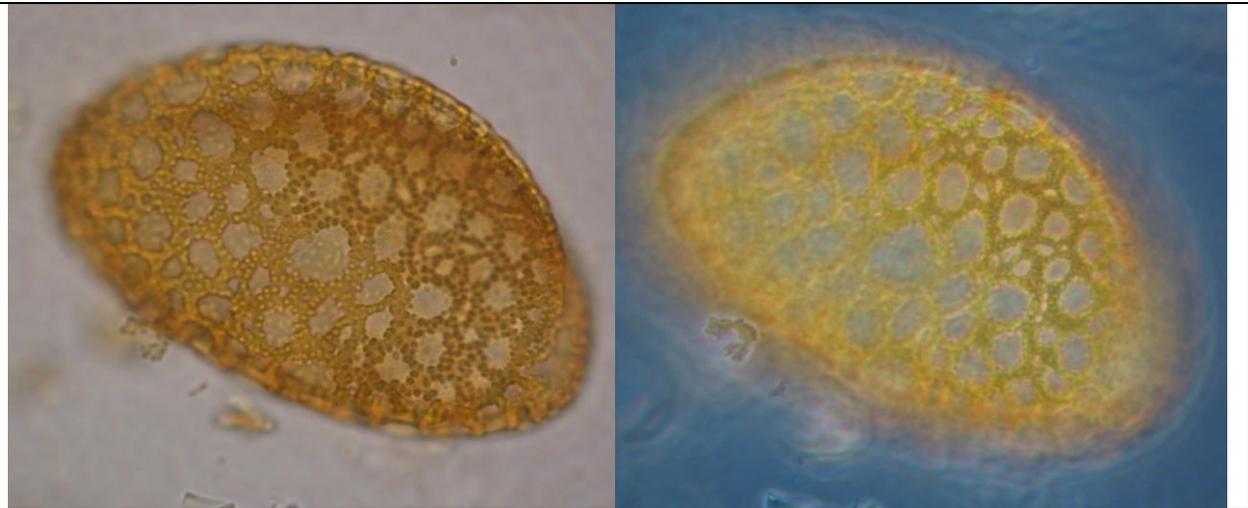
*SL= Cueva de San Lorenzo, TZ=Grutas de Tziranda, CD= Cueva del Diablo, GX= Grutas de Xoxafi

ANEXO 3.- GRANOS DE POLEN DE MUESTRAS DE ESPECIES DEL GÉNERO *Agave* TOMADAS EN EL HERBARIO MEXU. Morfometría y microfotografías.

EP= Eje Polar=max-min(promedio) EEmay=Eje Ecuatorial mayor s= simplicolumelar m=multicolumelar S:N = proporción sexina-nexina
 EE=Eje Ecuatorial EEmen=Eje Ecuatorial menor d= duplicolumelar zc= en zonas de convergencia Imágenes: luz normal-contraste de fases (100x)

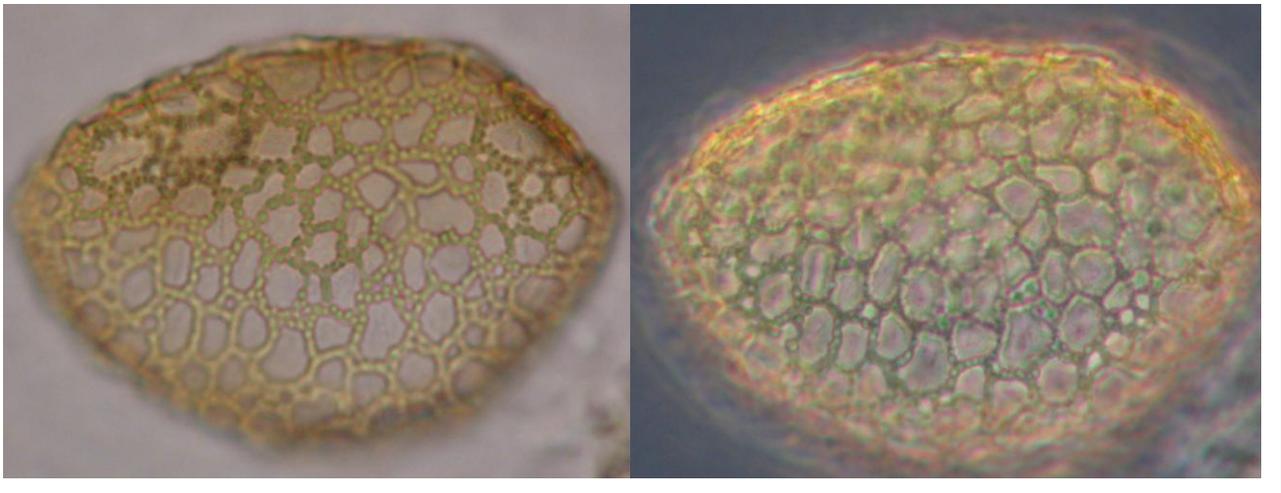
Agave americana

Tamaño (μ)	EP	62 - 76 (67.6)
	EE	95 - 113 (102.8)
	EEmay	97 - 105 (100.2)
	EEmen	70 - 90 (80.8)
Lúminas (μ)	Mayoría	5 - 7
	Minoría	1 - 3, 10
Muri (μ)		2 - 4
Columelas	Cantidad	d, m, zc
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	6:1



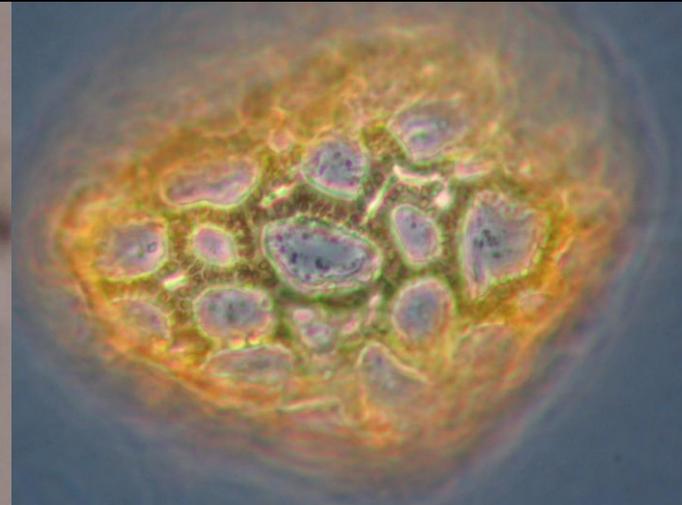
Agave angustiarum

Tamaño (μ)	EP	43 - 60 (53.4)
	EE	69 - 76 (72.2)
	EEmay	72 - 76 (74.3)
	EEmen	51 - 54 (52.3)
Lúminas (μ)	May	5 - 7
	Min	1 - 3, 10
Muri (μ)		1 - 2
Columelas	Cantidad	s, d
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	5:1



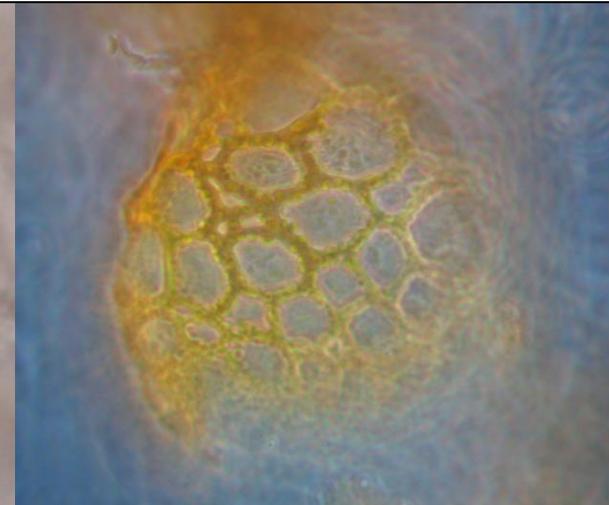
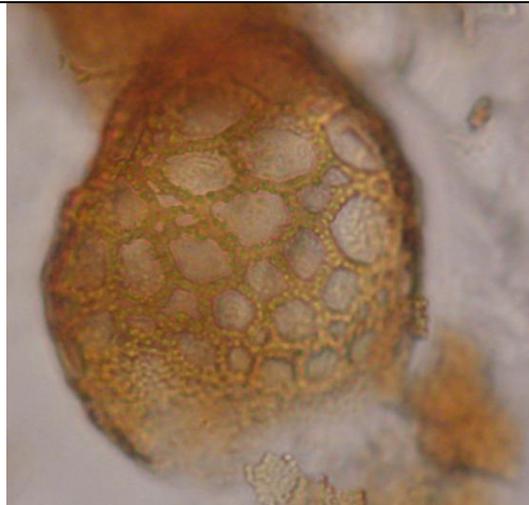
Agave angustifolia

Tamaño (μ)	EP	59 - 74 (71.4)
	EE	85 - 95 (90.4)
	EEmay	81 - 90 (86.4)
	EEmen	58 - 80 (73)
Lúminas (μ)	May	10 - 15
	Min	otros
Muri (μ)		3 - 7
Columelas	Cantidad	d, m
Exina	grosor (μ)	4 - 5
	S:N	9:1



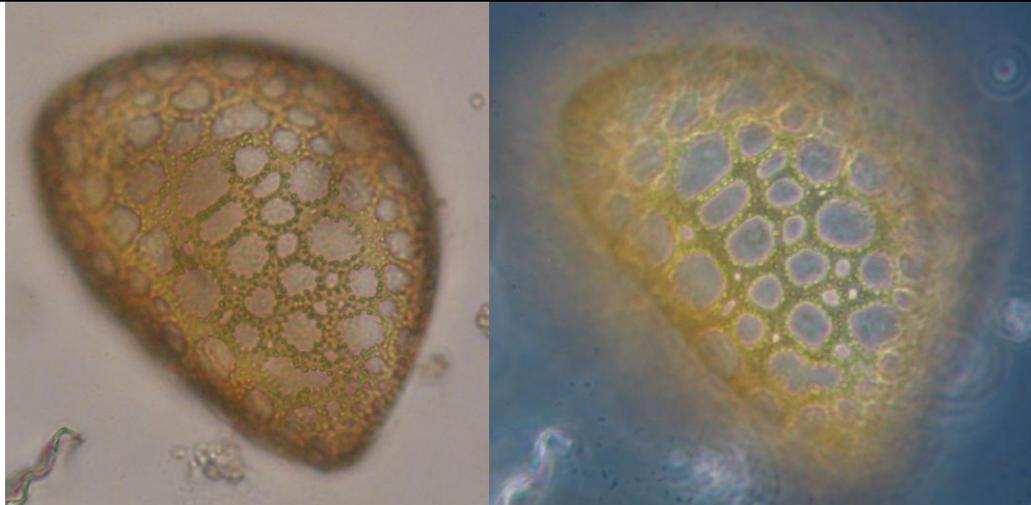
Agave applanata

Tamaño (μ)	EP	75 - 89 (81.4)
	EE	107 - 122 (113.4)
	EEmay	108 - 113 (110.5)
	EEmen	75 - 82 (78.2)
Lúminas (μ)	May	10 - 15
	Min	5 - 7, pequeñas
Muri (μ)		2 - 4
Columelas	Cantidad	s, d (1-2μ)
Exina	grosor (μ)	4 - 5
	S:N	7:1



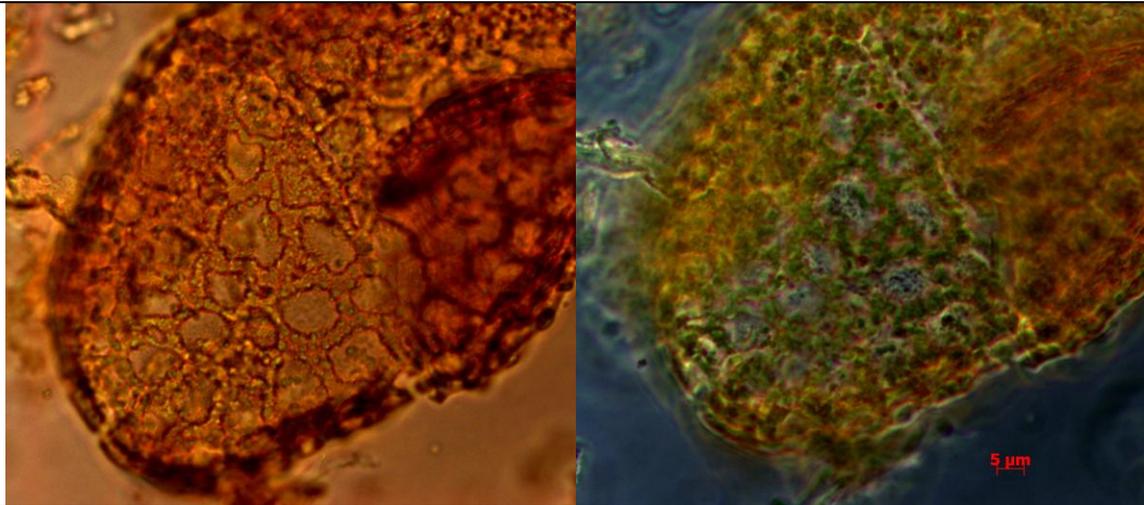
Agave asperrima

Tamaño (μ)	EP	63 - 85 (72.6)
	EE	98 - 119 (110.6)
	EEmay	95 - 105 (102.2)
	EEmen	80 - 86 (83.4)
Lúminas (μ)	May	10 - 12, 5 - 8
	Min	1 - 3
Muri (μ)		2 - 4
Columelas	Cantidad	s, d, m
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	7:1



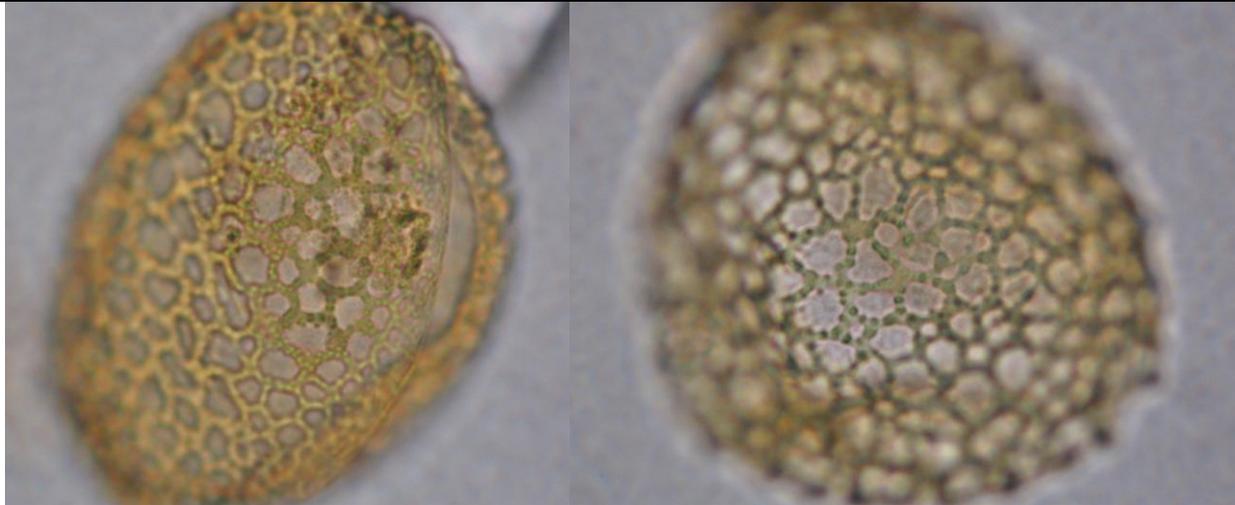
Agave atrovirens

Tamaño (μ)	EP	76 - 90 (85)
	EE	121 - 127 (124.7)
	EEmay	117 - 138 (124.5)
	EEmen	62 - 71 (67)
Lúminas (μ)	May	10 - 13
	Min	5
Muri (μ)		2 - 4
Columelas	Cantidad	m (1 ó + μ)
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	8:1

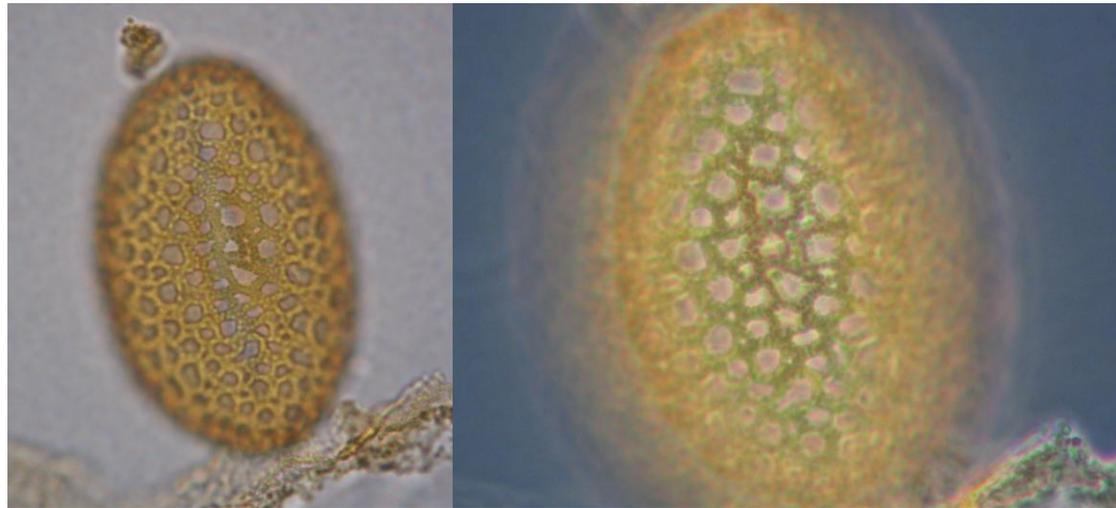


Agave attenuata

Tamaño (μ)	EP	56 - 75 (64.6)
	EE	77 - 87 (82.6)
	EEmay	78 - 83 (80.5)
	EEmen	51 - 67 (59)
Lúminas (μ)	May	5 - 7
	Min	1 - 4, 10
Muri (μ)		1-2
Columelas	Cantidad	d , m (difícil)
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	6:1

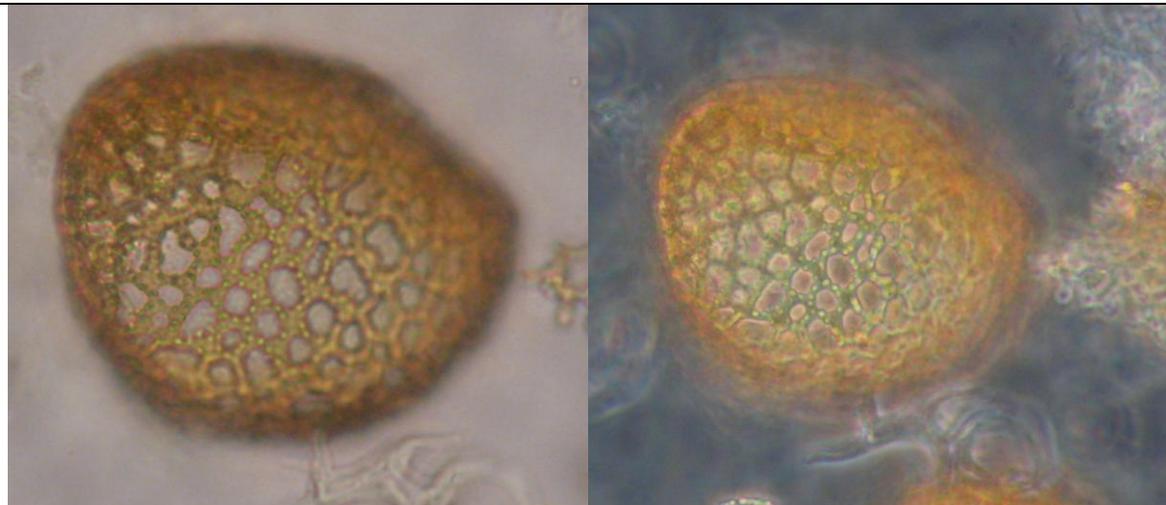
**Agave celsii**

Tamaño (μ)	EP	54 - 68 (61)
	EE	84 - 96 (90.4)
	EEmay	80 - 91 (86.8)
	EEmen	53 - 66 (57.8)
Lúminas (μ)	May	2 - 5
	Min	1 ó menos (foveolas?)
Muri (μ)		2 - 4
Columelas	Cantidad	m
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	5:1



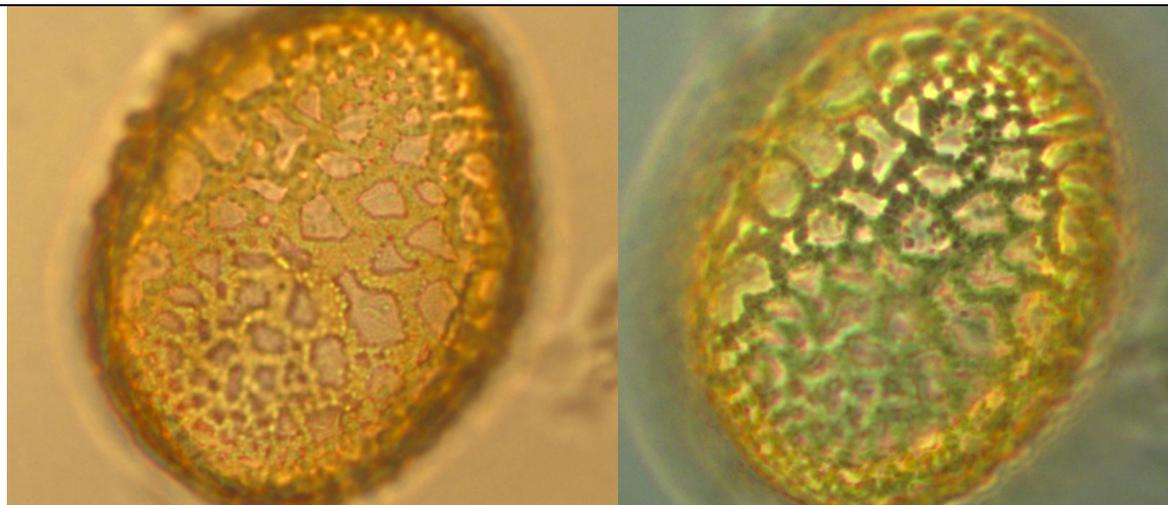
Agave cupreata

Tamaño (μ)	EP	64 - 72 (66.8)
	EE	90 - 104 (96.3)
	EEmay	89 - 99 (92.8)
	EEmen	68 - 80 (76.4)
Lúminas (μ)	May	5 - 8
	Min	1 - 3, 10
Muri (μ)		1 - 3 (+zc)
Columelas	Cantidad	s, d
Exina	grosor (μ)	4 - 5
	S:N	5:1



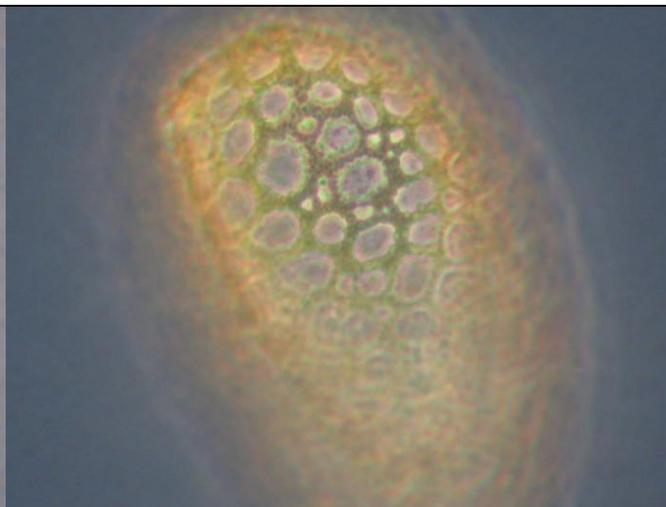
Agave dasylirioides

Tamaño (μ)	EP	51 - 58 (55)
	EE	71 - 78 (75)
	EEmay	70 - 76 (74)
	EEmen	53 - 58 (55.6)
Lúminas (μ)	May	5 - 10
	Min	1 - 2 (extremos)
Muri (μ)		2 - 4
Columelas	Cantidad	m
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	4:1



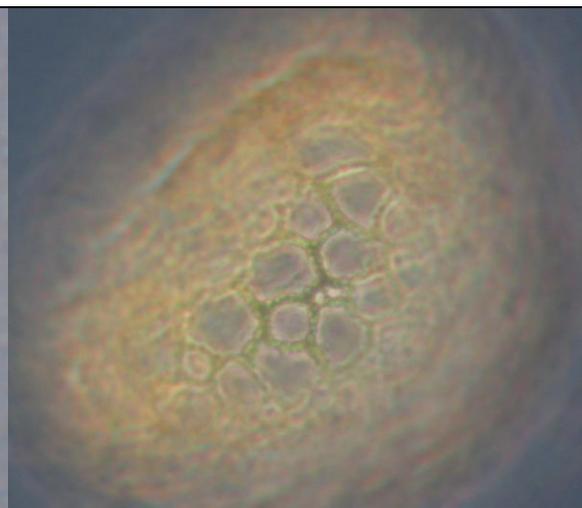
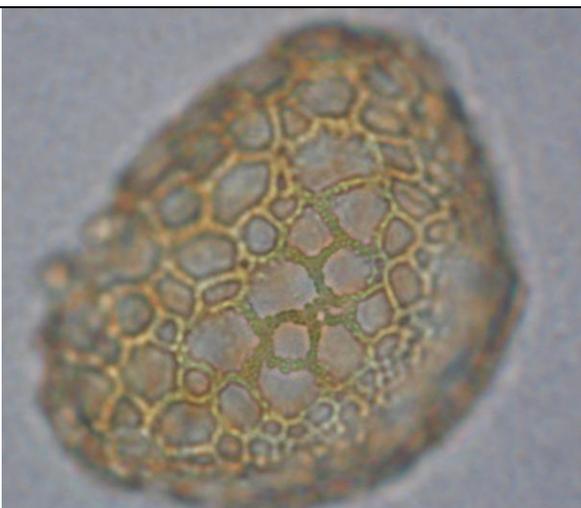
Agave ellemettiana

Tamaño (μ)	EP	41 - 49 (46.6)
	EE	69 - 81 (75.5)
	EEmay	65 - 76 (72)
	EEmen	49 - 52 (49.6)
Lúminas (μ)	May	5 - 8
	Min	otros
Muri (μ)		2 - 4
Columelas	Cantidad	d, m
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	5:1



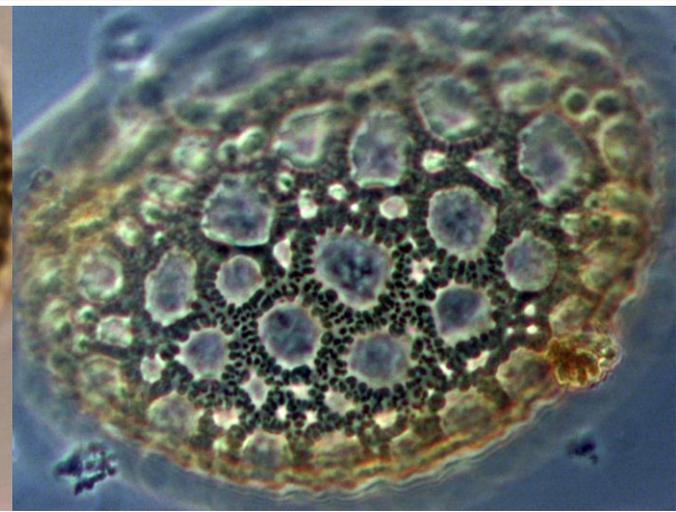
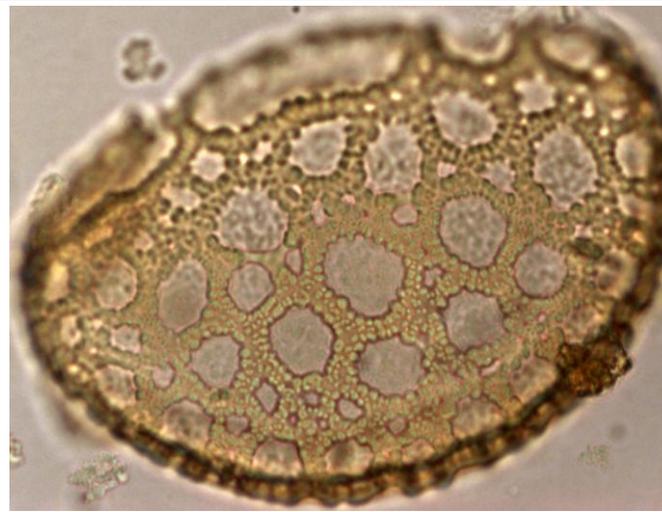
Agave filifera

Tamaño (μ)	EP	38 - 61 (50.5)
	EE	69 - 79 (74.1)
	EEmay	67 - 73 (70)
	EEmen	54 - 60 (57.2)
Lúminas (μ)	May	10 - 15
	Min	5 - 8, pequeñas
Muri (μ)		2 - 3
Columelas	Cantidad	s, d, m
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	5:1



***Agave macroculmis* (gentry)**

Tamaño (μ)	EP	76 - 105 (87.3)
	EE	108 - 136 (121.8)
	EEmay	124 - 131 (127)
	EEmen	89 - 105 (97.5)
Lúminas (μ)	May	10 - 15
	Min	<5
Muri (μ)		2 - 5
Columelas	Cantidad	m (1μ)
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	4:1



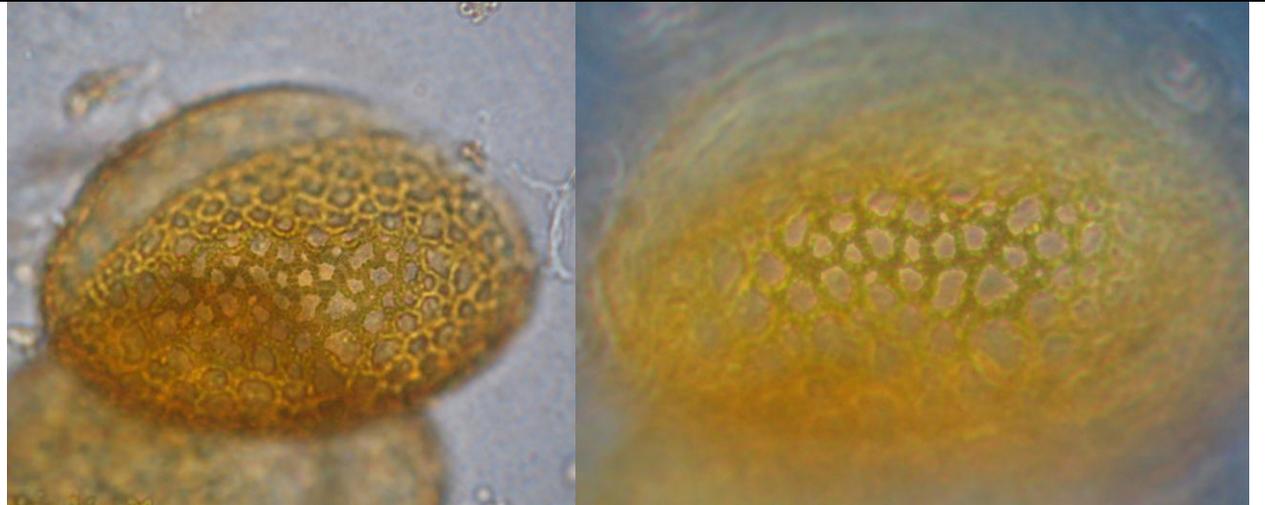
Agave ghiesbreghtii

Tamaño (μ)	EP	64 - 68 (66.2)
	EE	93 - 110 (100)
	EEmay	93 - 100 (95.8)
	EEmen	67 - 79 (70.8)
Lúminas (μ)	May	5 - 8, <3
	Min	10
Muri (μ)		2 - 3
Columelas	Cantidad	m (-1μ)
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	4:1



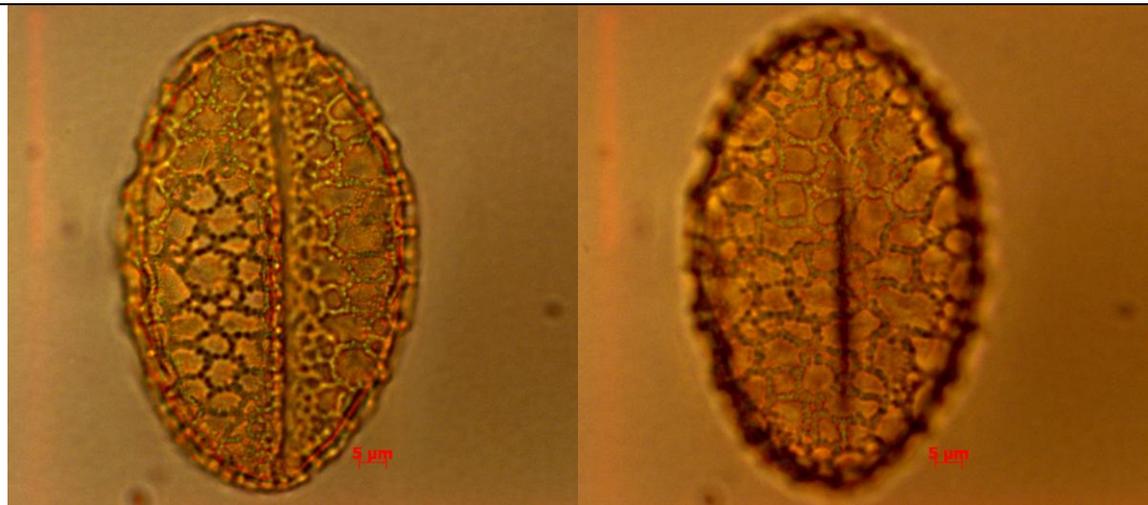
Agave hookeri

Tamaño (μ)	EP	70 - 77 (71)
	EE	101 - 106 (103.4)
	EEmay	91 - 99 (96)
	EEmen	67 - 86 (79)
Lúminas (μ)	May	5 - 8
	Min	otros
Muri (μ)		2 - 3
Columelas	Cantidad	d, m zc
Exina	grosor (μ)	4 - 5
	S:N	5:1



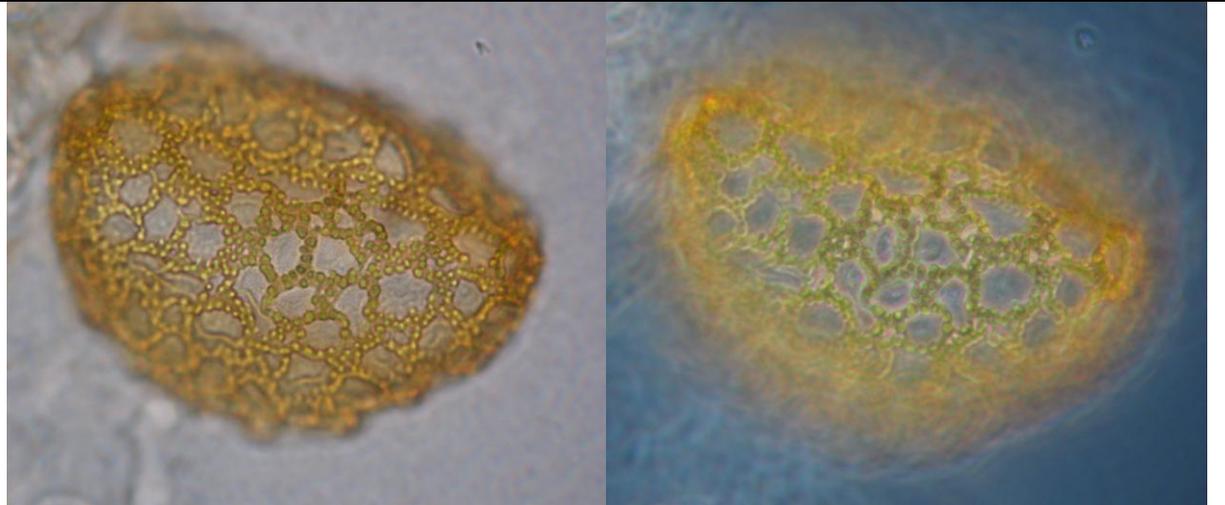
Agave horrida

Tamaño (μ)	EP	82 - 97 (87.2)
	EE	50 - 79 (59.8)
	EEmay	85 - 93 (88.2)
	EEmen	51 - 56 (53.6)
Lúminas (μ)	May	5- 8, 10
	Min	<3μ
Muri (μ)		1 - 3 zc
Columelas	Cantidad	s, d zc (difícil)
Exina	grosor (μ)	2- 3
	S:N	3:1



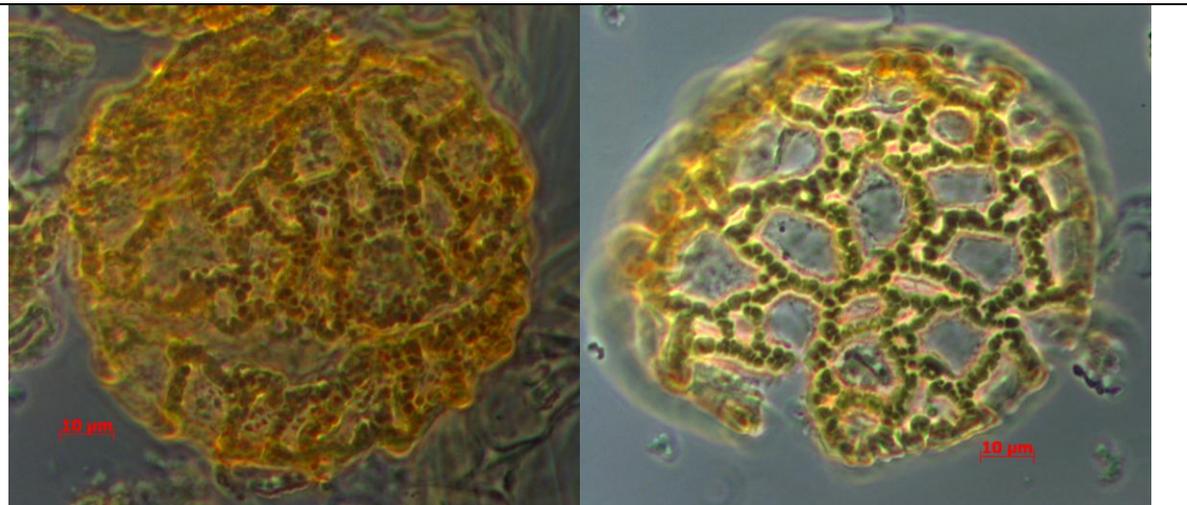
Agave inaequidens

Tamaño (μ)	EP	69 - 79 (74.4)
	EE	106 - 123 (112)
	EEmay	100 - 110 (105.4)
	EEmen	77 - 88 (82.2)
Lúminas (μ)	May	10 - 12
	Min	5 - 7, 1 - 3
Muri (μ)		2 - 5
Columelas	Cantidad	s, d, m zc (1-2 μ)
Exina	grosor (μ)	4
	S:N	6:1



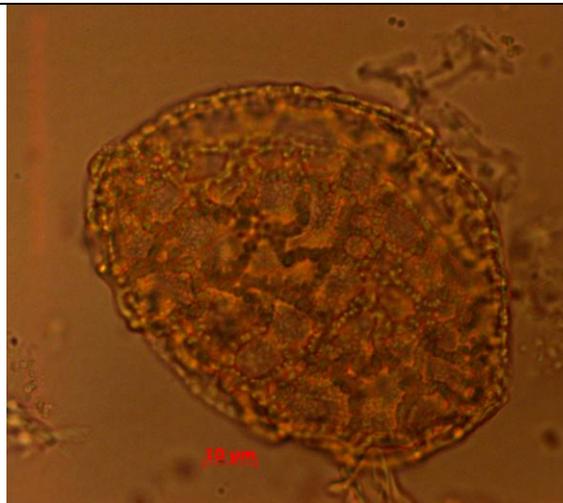
Agave karwinskii

Tamaño (μ)	EP	75 - 89 (82)
	EE	90 - 98 (93.2)
	EEmay	85 - 89 (86.7)
	EEmen	73 - 85 (76.5)
Lúminas (μ)	May	10 -20
	Min	5 ó menos
Muri (μ)		3 - 5
Columelas	Cantidad	s, d (1-2 μ)
Exina	grosor (μ)	4 - 5
	S:N	8:1



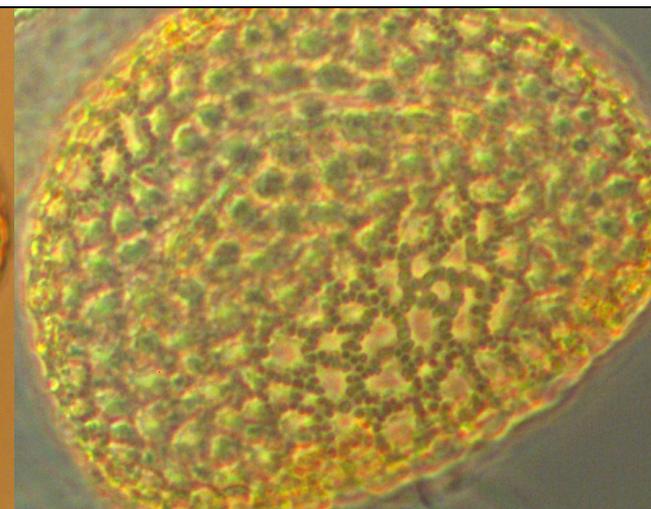
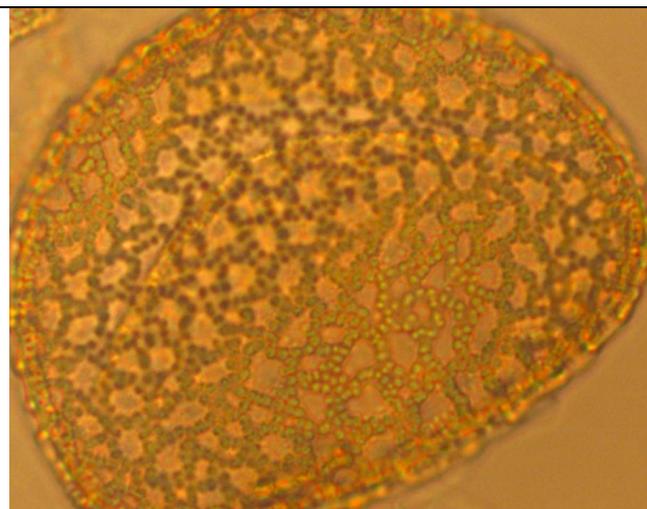
Agave kerchovei

Tamaño (μ)	EP	55 - 67 (60.3)
	EE	72 - 89 (82.8)
	EE _{may}	71 - 82 (75)
	EE _{men}	54 - 63 (58)
Lúminas (μ)	May	5 - 10
	Min	otros
Muri (μ)		2 - 3
Columelas	Cantidad	s, d, m, (+1μ; difícil)
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	4:1



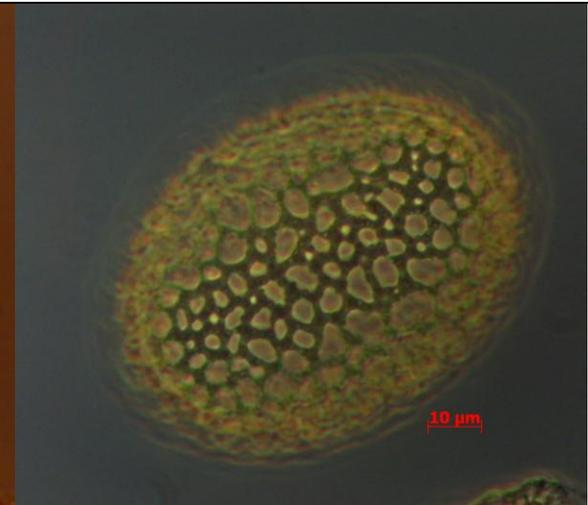
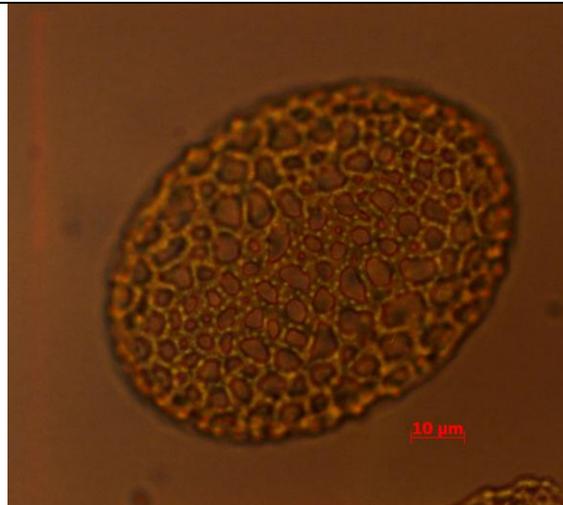
Agave lechuguilla

Tamaño (μ)	EP	64 - 77 (70)
	EE	92 - 108 (97.6)
	EE _{may}	88 - 98 (92.8)
	EE _{men}	67 - 75 (70.4)
Lúminas (μ)	May	2 - 5
	Min	otros
Muri (μ)		1 - 2
Columelas	Cantidad	s, d
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	4:1



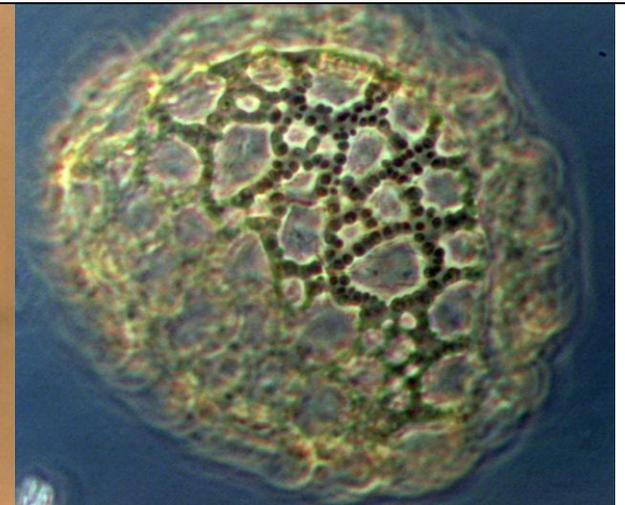
Agave lophanta (univittata)

Tamaño (μ)	EP	50 - 57 (52.8)
	EE	69 - 95 (79.8)
	EEmay	70 - 83 (76.4)
	EEmen	49 - 64 (57.8)
Lúminas (μ)	May	3 - 8
	Min	1 - 2, 10
Muri (μ)		2 - 3
Columelas	Cantidad	s, d
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	3:1

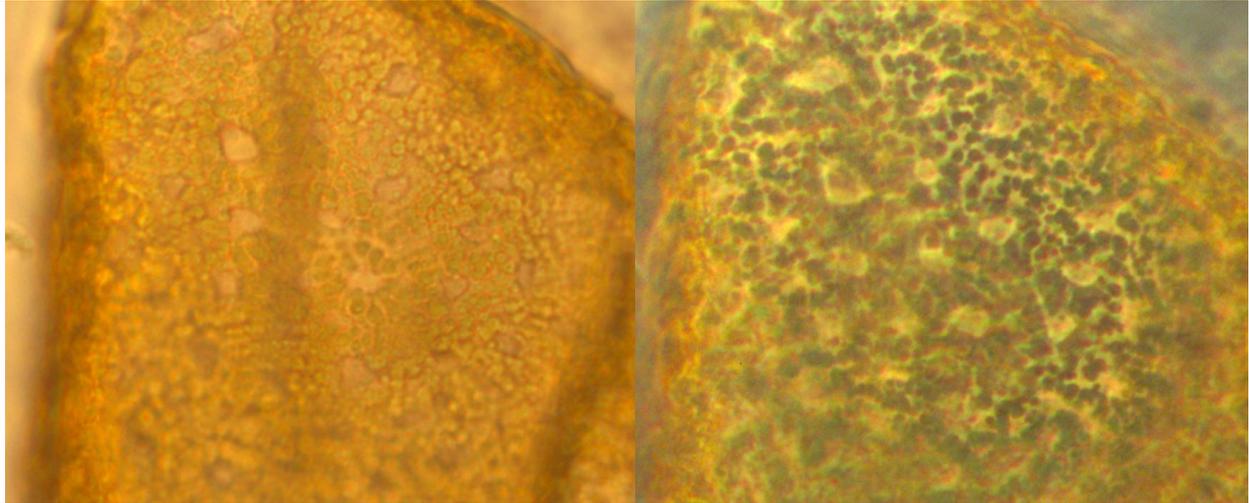


Agave macroacantha

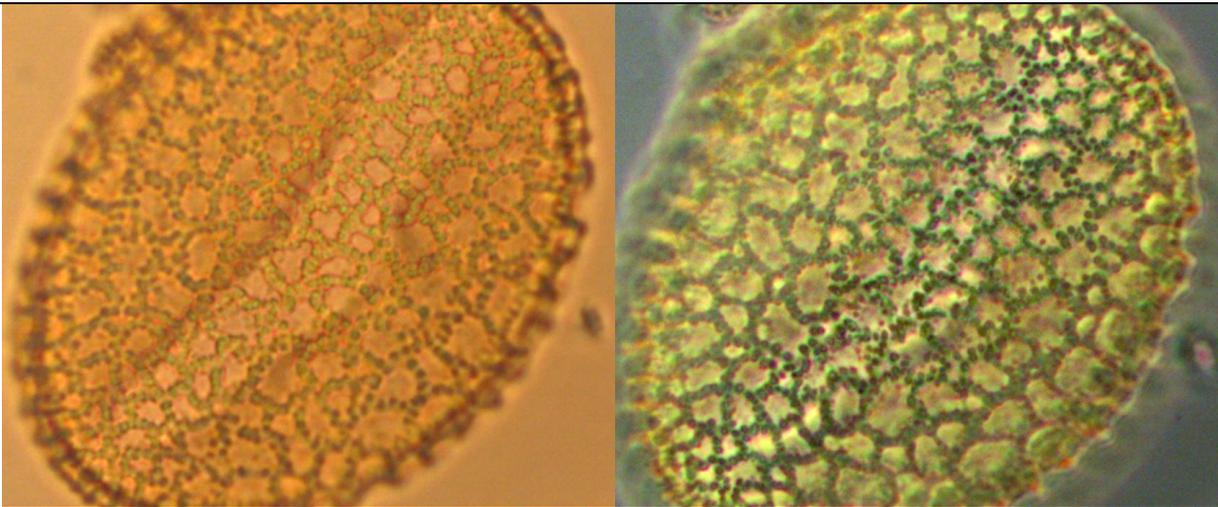
Tamaño (μ)	EP	72 - 85 (76.3)
	EE	88 - 97 (93)
	EEmay	86 - 95 (92.1)
	EEmen	72 - 78 (76)
Lúminas (μ)	May	5 - 10
	Min	<3, >10
Muri (μ)		2 - 4
Columelas	Cantidad	s, d, m zc (1-2μ)
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	6:1



<i>Agave mapisaga</i>		
Tamaño (μ)	EP	90 - 98 (93.3)
	EE	117 - 141 (126)
	EE _{may}	126 - 132 (128.2)
	EE _{men}	98 - 103 (100.5)
Lúminas (μ)	May	<5
	Min	otros
Muri (μ)		5 ó más
Columelas	Cantidad	m
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	5:1

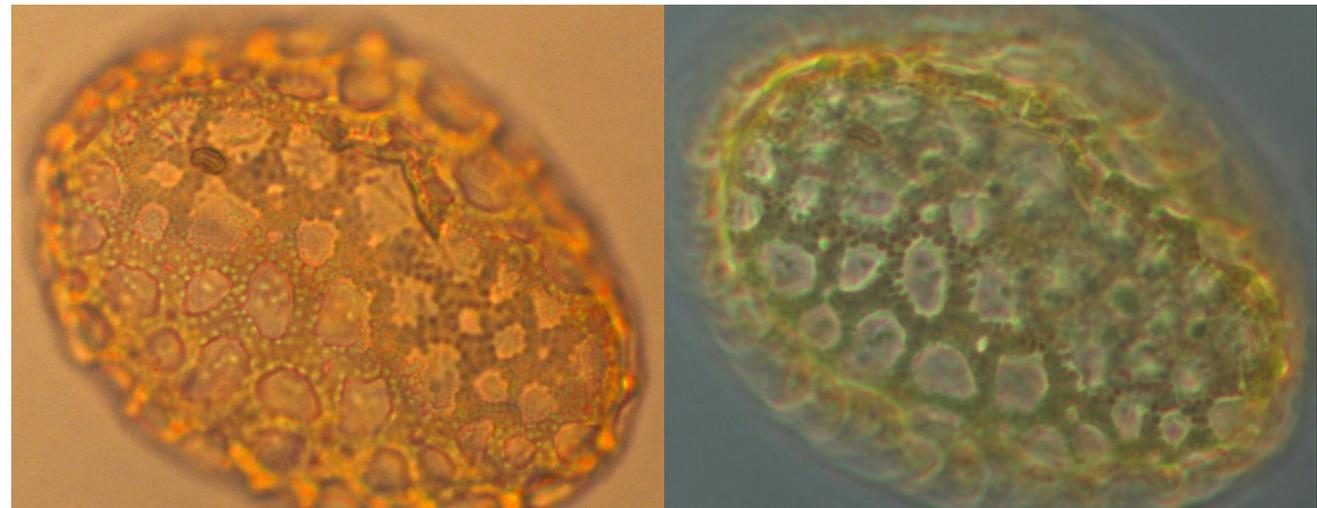


<i>Agave marmorata</i>		
Tamaño (μ)	EP	51 - 61 (57.8)
	EE	77 - 84 (79.9)
	EE _{may}	70 - 85 (75.2)
	EE _{men}	54 - 65 (59.2)
Lúminas (μ)	May	3 - 7
	Min	otros
Muri (μ)		1 - 2
Columelas	Cantidad	s, d, m zc (1μ)
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	4:1

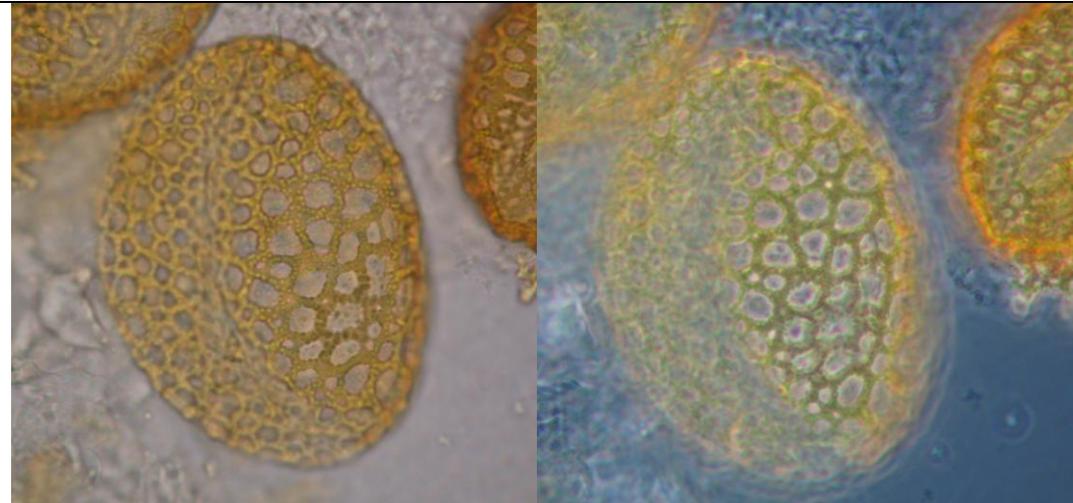


Agave obscura

Tamaño (μ)	EP	56 - 61 (58.1)
	EE	67 - 89 (80.7)
	EEmay	78 - 89 (96.5)
	EEmen	50 - 66 (71.3)
Lúminas (μ)	May	5 - 8
	Min	10, pequeñas
Muri (μ)		2 - 4
Columelas	Cantidad	m (1-2μ)
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	5:1

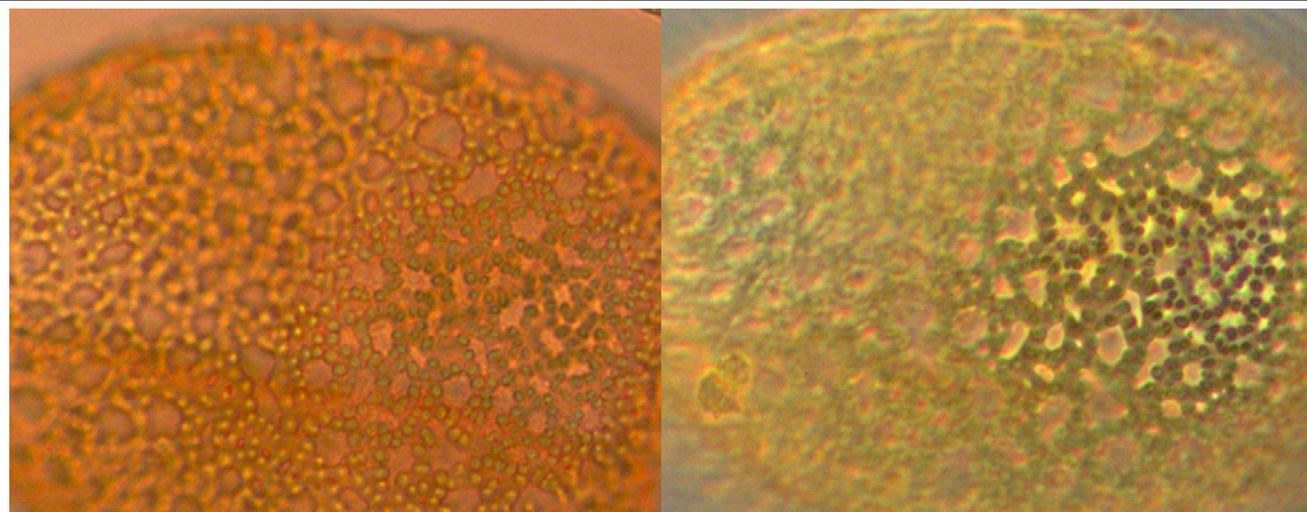
**Agave parryi**

Tamaño (μ)	EP	50 - 65 (59.2)
	EE	80 - 92 (86.6)
	EEmay	82 - 90 (87.2)
	EEmen	57 - 70 (64.6)
Lúminas (μ)	May	5 - 8
	Min	1 - 4, 10
Muri (μ)		2 - 4 (algunos adelgazan)
Columelas	Cantidad	s, d, m
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	4:1



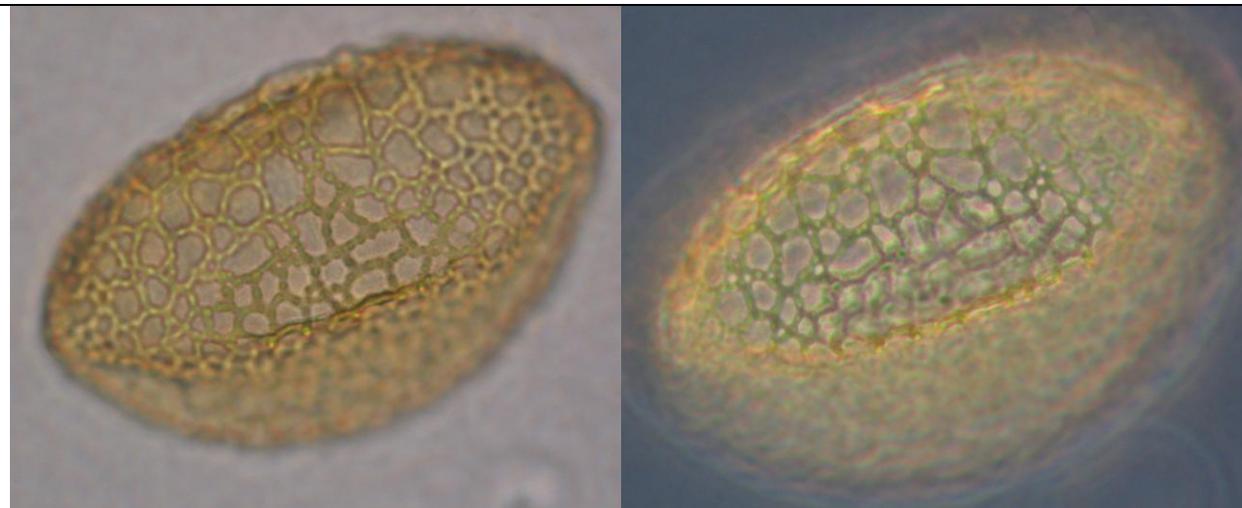
Agave peacockii

Tamaño (μ)	EP	62 - 74 (69.1)
	EE	101 - 112 (108.1)
	EEmay	95 - 108 (102)
	EEmen	65 - 79 (71)
Lúminas (μ)	May	2 - 5
	Min	otros
Muri (μ)		2 - 4
Columelas	Cantidad	s, d, m zc (1μ)
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	5:1



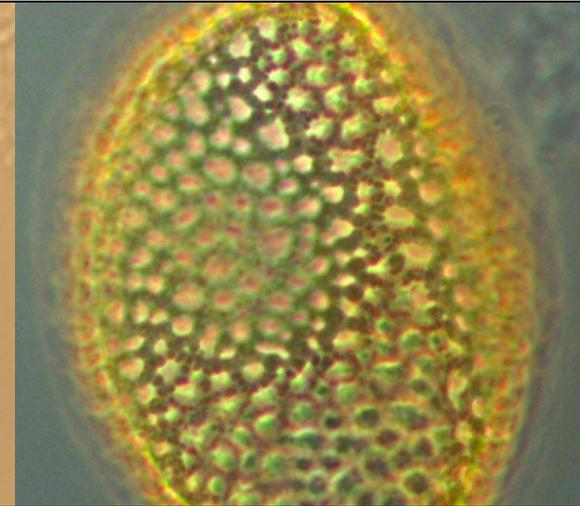
Agave pedunculifera

Tamaño (μ)	EP	47 - 65 (52.2)
	EE	79 - 87 (84)
	EEmay	81 - 93 (87.4)
	EEmen	45 - 56 (52.2)
Lúminas (μ)	May	5 - 8
	Min	1 - 4, 10
Muri (μ)		1 - 2
Columelas	Cantidad	s, d (difícil)
Exina	grosor (μ)	3
	S:N	5:1



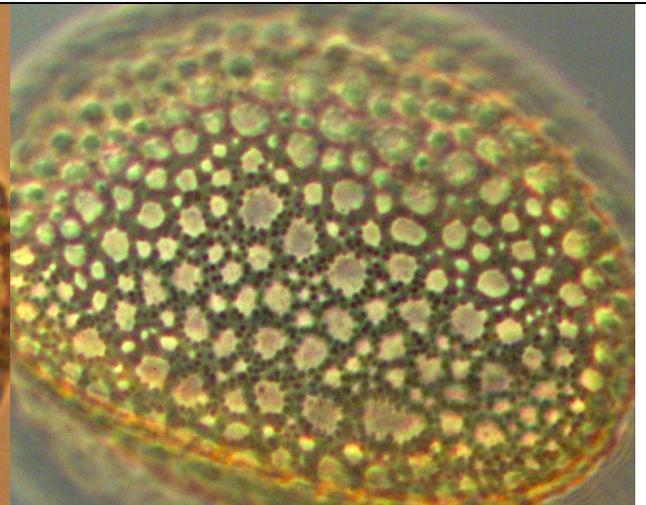
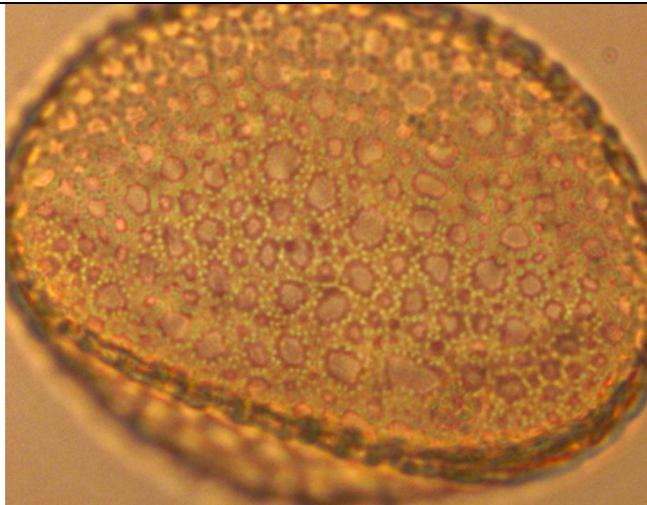
Agave pendula

Tamaño (μ)	EP	55 - 59 (56.4)
	EE	86 - 94 (90.4)
	EEmay	80 - 95 (85.1)
	EEmen	49 - 59 (54.6)
Lúminas (μ)	May	1 - 5
	Min	otros
Muri (μ)		1 - 3
Columelas	Cantidad	d, m
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	4:1



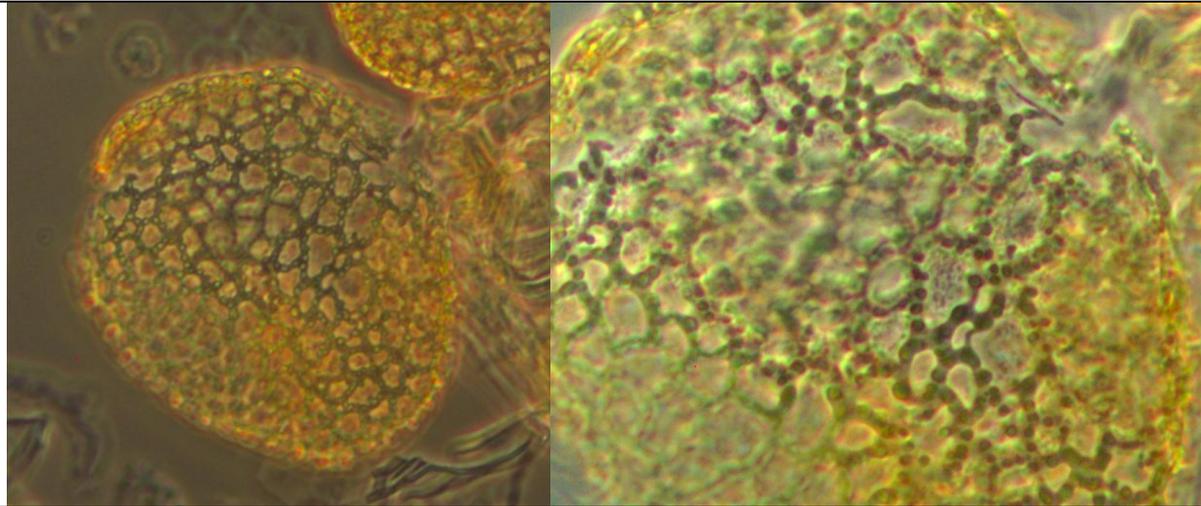
Agave polyacantha

Tamaño (μ)	EP	57 - 74 (67.3)
	EE	91 - 98 (93.3)
	EEmay	85 - 90 (87.8)
	EEmen	58 - 73 (65.3)
Lúminas (μ)	May	1 - 5
	Min	otros
Muri (μ)		1 - 2, 3 - 4 zc
Columelas	Cantidad	d, m
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	4:1



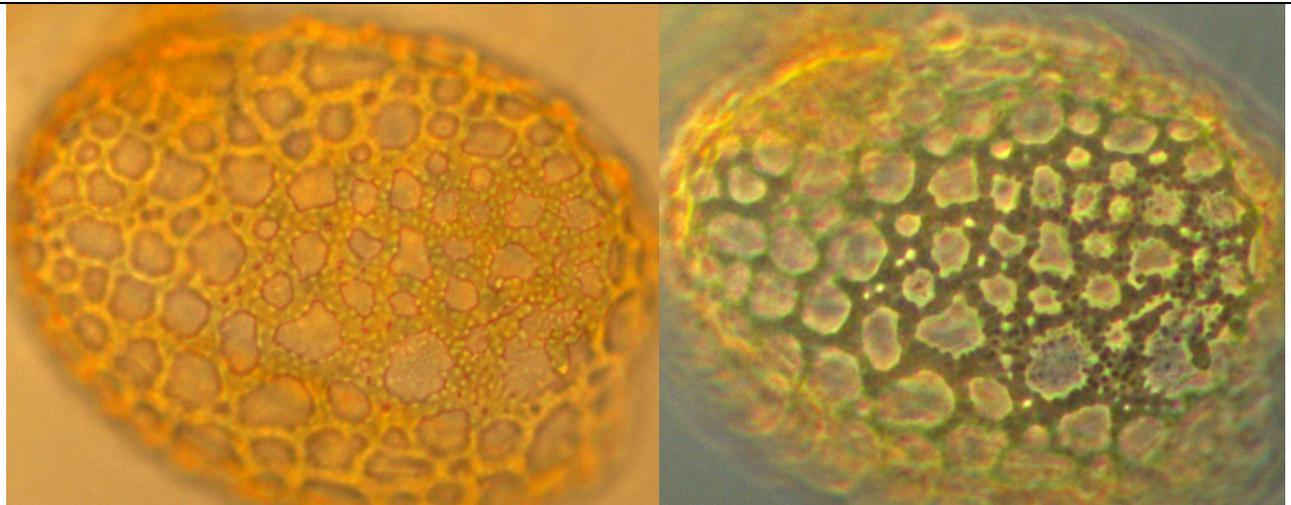
Agave potatorum

Tamaño (μ)	EP	67 - 78 (72.5)
	EE	88 - 103 (95.3)
	EEmay	89 - 100 (94.2)
	EEmen	71 - 86 (77.5)
Lúminas (μ)	May	5 - 10
	Min	2 - 4
Muri (μ)		1 - 2
Columelas	Cantidad	s, d (1-2μ)
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	5:1



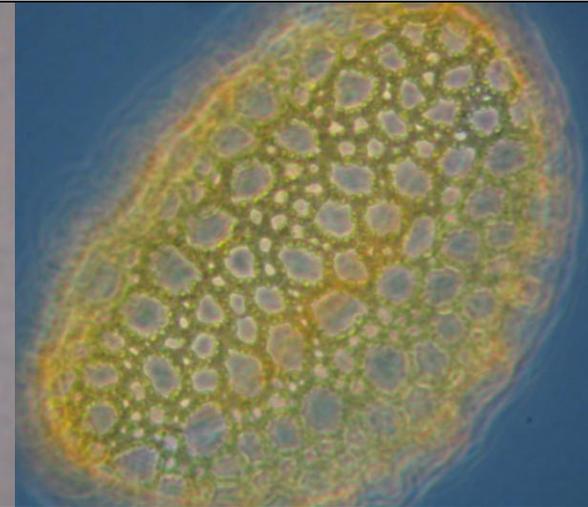
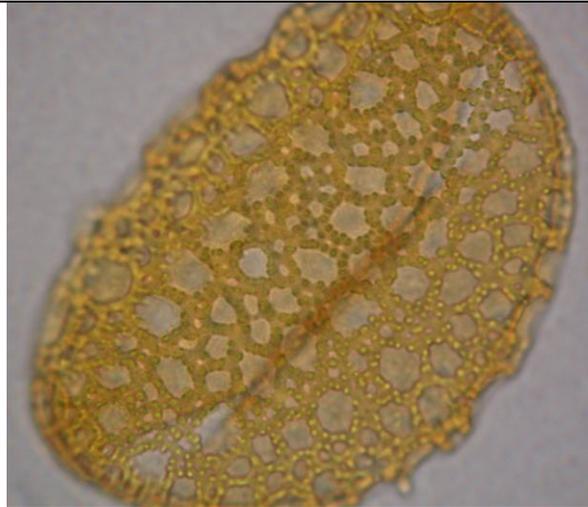
Agave rhodacantha

Tamaño (μ)	EP	60 - 69 (65.2)
	EE	72 - 97 (87)
	EEmay	85 - 97 (90.5)
	EEmen	59 - 78 (65.7)
Lúminas (μ)	May	3 - 8
	Min	1 - 2 zc, 10
Muri (μ)		2 - 4
Columelas	Cantidad	m
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	4:1



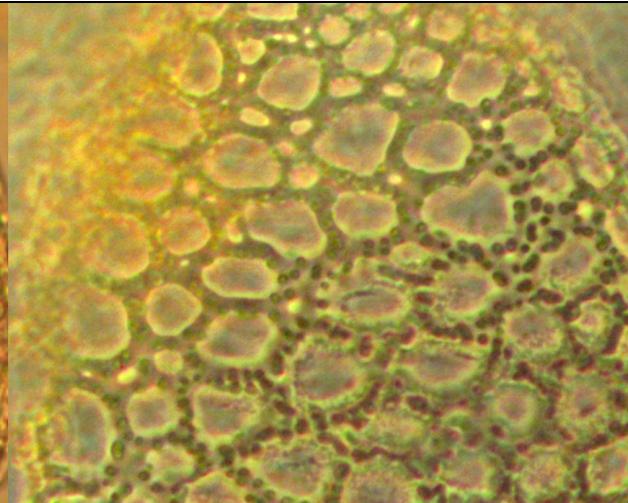
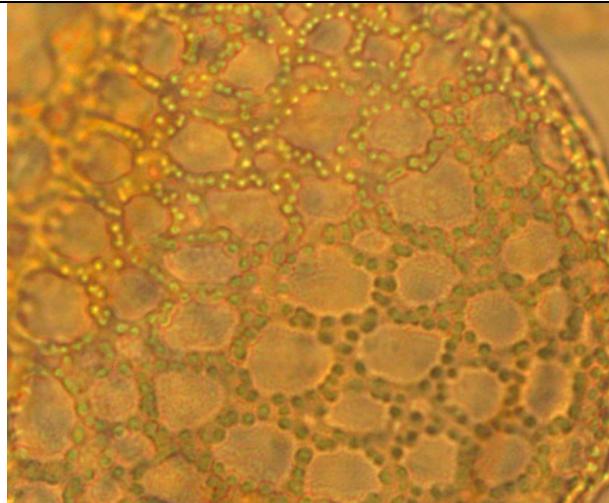
Agave salmiana

Tamaño (μ)	EP	71 - 87 (77.8)
	EE	133 - 141 (135.2)
	EEmay	123 - 135 (128.2)
	EEmen	88 - 91 (89.8)
Lúminas (μ)	May	5 - 10, 1 - 3 (muri)
	Min	20 ó más
Muri (μ)		2 - 4 (compuestos?)
Columelas	Cantidad	s, d, m (1μ)
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	6:1



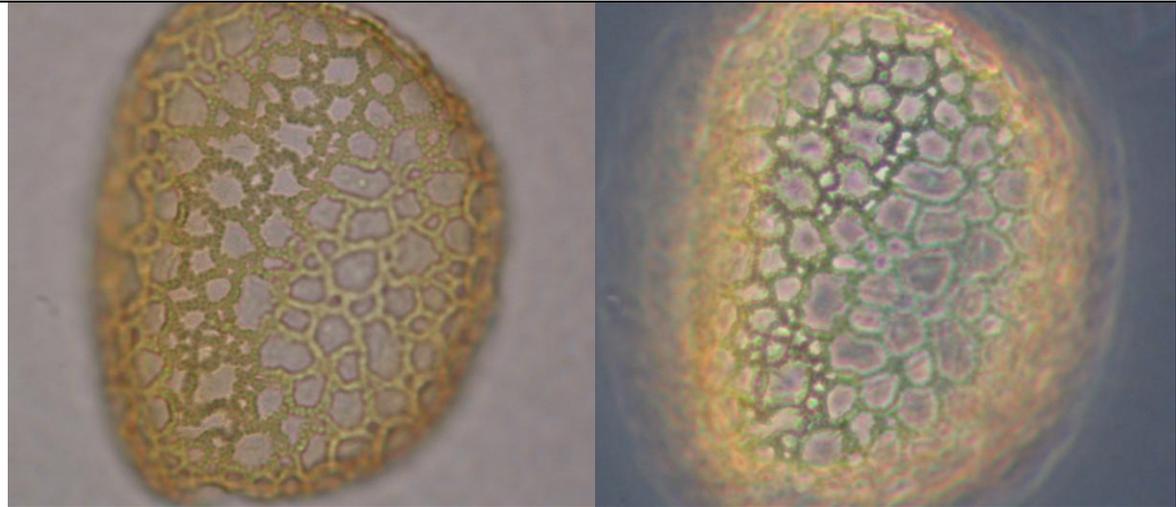
Agave scaposa

Tamaño (μ)	EP	80 - 92 (85.6)
	EE	112 - 126 (117.5)
	EEmay	106 - 115 (110)
	EEmen	78 - 93 (86.5)
Lúminas (μ)	May	5 - 8
	Min	10 - 12, 1 - 3
Muri (μ)		1 - 4 (compuestos?)
Columelas	Cantidad	s, d, m
Exina	grosor (μ)	3 - 4
	S:N	5:1



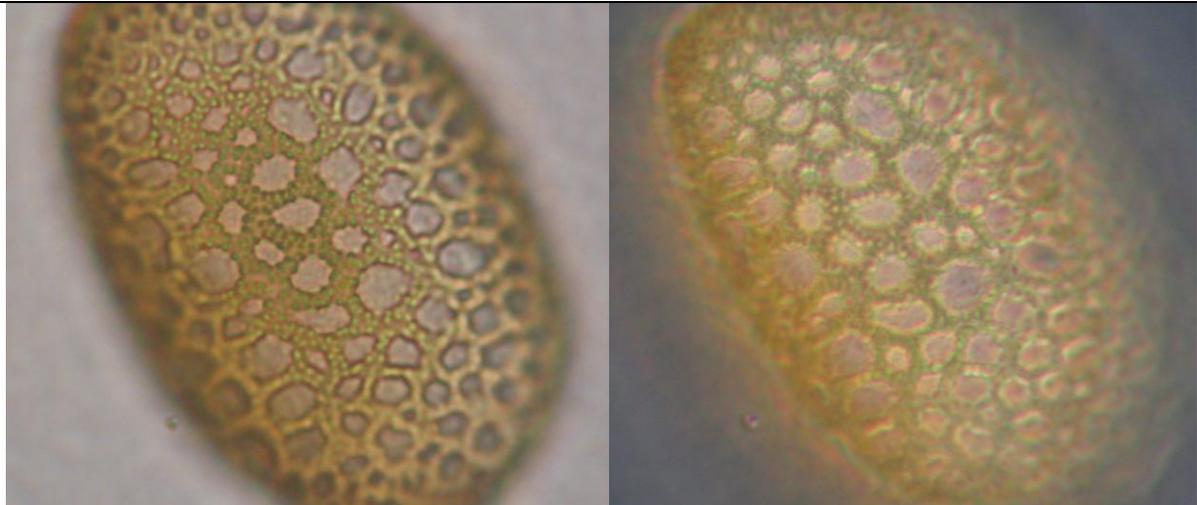
Agave schidigera

Tamaño (μ)	EP	46 - 53 (49.6)
	EE	71 - 86 (78.4)
	EEmay	74 - 83 (78.6)
	EEmen	48 - 61 (53.4)
Lúminas (μ)	May	5 - 8
	Min	1 - 4, 10
Muri (μ)		2
Columelas	Cantidad	d, m
	grosor (μ)	2 - 3
Exina	S:N	4:1



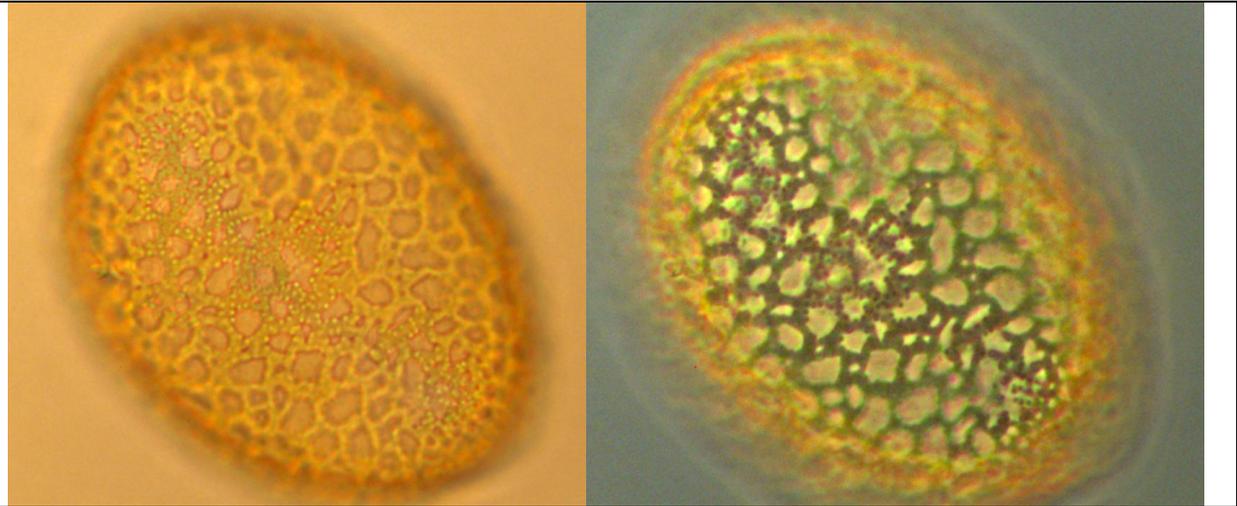
Agave striata

Tamaño (μ)	EP	46 - 54 (50.6)
	EE	70 - 80 (75)
	EEmay	70 - 78 (73.8)
	EEmen	50 - 58 (53.6)
Lúminas (μ)	May	1 - 5
	Min	otros
Muri (μ)		1 - 3
Columelas	Cantidad	d, m
	Separación	poco
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	6:1
	tectum (μ)	



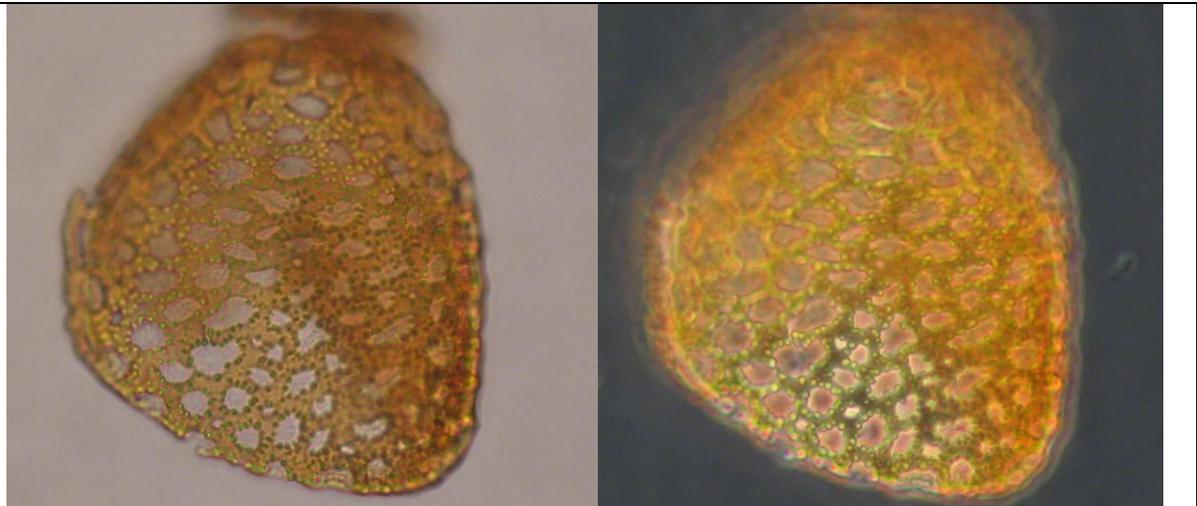
Agave stricta

Tamaño (μ)	EP	50 - 54 (52.3)
	EE	68 - 79 (71.3)
	EEmay	63 - 84 (74.5)
	EEmen	45 - 58 (52.8)
Lúminas (μ)	May	5 - 8
	Min	1 - 4
Muri (μ)		1 - 2
Columelas	Cantidad	m
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	4:1



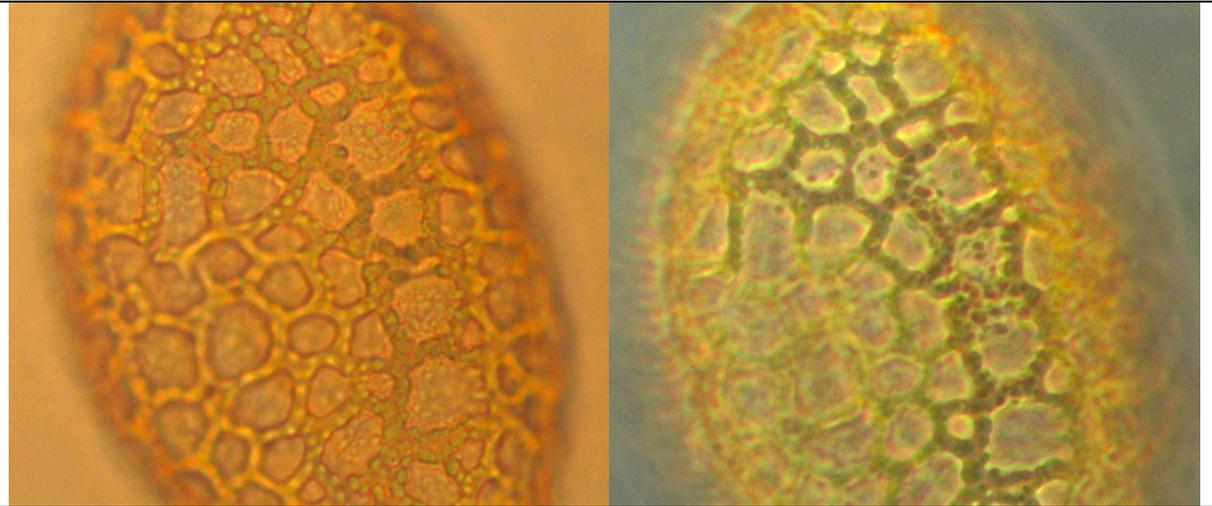
Agave tequilana

Tamaño (μ)	EP	66 - 82 (73.6)
	EE	91 - 105 (96.8)
	EEmay	90 - 100 (97.4)
	EEmen	66 - 85 (73.8)
Lúminas (μ)	May	5
	Min	1 - 4, 10
Muri (μ)		3 - 5
Columelas	Cantidad	d, m (1- 2 μ)
Exina	grosor (μ)	4 - 5
	S:N	7:1



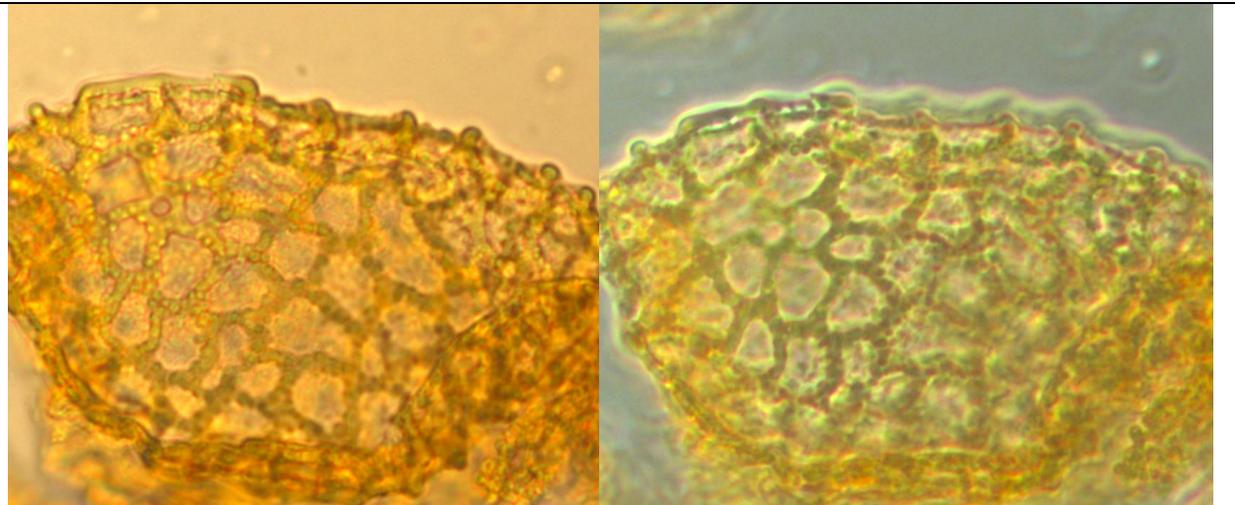
Agave titanota

Tamaño (μ)	EP	57 - 70 (64.3)
	EE	90 - 101 (97.2)
	EEmay	93 - 105 (97.3)
	EEmen	62 - 72 (64.6)
Lúminas (μ)	May	5 - 10
	Min	otros
Muri (μ)		2 - 3
Columelas	Cantidad	s, d (1-2 μ)
Exina	grosor (μ)	2 - 4
	S:N	5:1



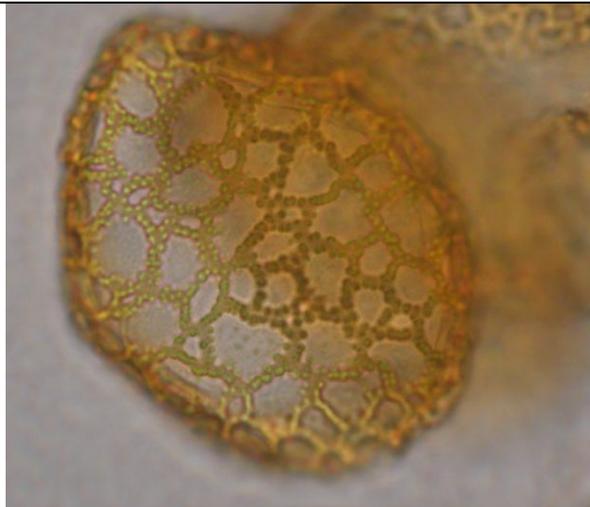
Agave triangularis

Tamaño (μ)	EP	46 - 62 (53.7)
	EE	77 - 97 (87.1)
	EEmay	84 - 90 (87.2)
	EEmen	55 - 66 (58.2)
Lúminas (μ)	May	5 - 10
	Min	otros
Muri (μ)		2 - 3
Columelas	Cantidad	d, m (difícil)
Exina	grosor (μ)	2 - 3
	S:N	6:1



Agave xylonacantha

Tamaño (μ)	EP	47 - 56 (53)
	EE	71 - 83 (77.2)
	EEmay	76 - 82 (78)
	EEmen	50 - 67 (56.8)
Lúminas (μ)	May	5 - 10
	Min	1 - 4
Muri (μ)		1 - 2
Columelas	Cantidad	s, d
Exina	grosor (μ)	3
	S:N	5:1



ANEXO 4.- TAXA IDENTIFICADOS EN LAS MUESTRAS DE EXCRETAS ANALIZADAS PARA LAS CUATRO CUEVAS DURANTE EL AÑO DE ESTUDIO CON DATOS SOBRE FRECUENCIA (NÚMERO DE GRANOS) Y PRESENCIA (10 GRANOS MÍNIMO).

Código para identificación de granos: No identificado, Muy probable.

Código para identificación por fenología: Coincide época de colecta con época de floración, No coincide.

Líneas negras= 95% del conteo de granos y presencia en al menos una muestra.

Granos	%	Taxa		Taxa	Presencia	%
9496	67.5	AGAVE spp.		AGAVE spp.	73	82.9
3405	24.2	TZ - <i>A. americana</i> / <i>A. parryi</i> SL - <i>A. americana</i> / <i>A. oscura</i> CD - <i>A. americana</i>	1	TZ - <i>A. americana</i> / <i>A. parryi</i> SL - <i>A. americana</i> / <i>A. oscura</i> CD - <i>A. americana</i>	55	62.5
1677	11.9	<i>A. applanata</i>	2	<i>A. applanata</i>	50	56.8
1428	10.2	<i>Ipomoea arborescens</i>	3	<i>A. salmiana</i> / <i>A. scaposa</i> / <i>A. titanota</i>	26	29.5
1152	8.2	<i>A. salmiana</i> / <i>A. scaposa</i> / <i>A. titanota</i>	4	<i>A. mapisaga</i>	20	22.7
971	6.9	<i>A. mapisaga</i>	5	SL - <i>A. mspp.3</i>	20	22.7
824	5.9	Cactaceae	6	<i>A. cupreata</i>	13	14.8
543	3.9	<i>C. aesculifolia</i>	7	Cactaceae	12	13.6
437	3.1	<i>A. dasyliroides</i>	8	<i>Ipomoea arborescens</i>	11	12.5
404	2.9	SL - <i>A. mspp.3</i>	9	TZ - <i>A. angustiarum</i> / <i>A. pedunculifera</i> SL - <i>A. angustiarum</i> / <i>A. horrida</i> / <i>A. pedunculifera</i> CD - <i>A. angustiarum/a. horrida</i>	9	10.2
376	2.7	TZ - <i>A. angustiarum</i> / <i>A. pedunculifera</i> SL - <i>A. angustiarum</i> / <i>A. horrida</i> / <i>A. pedunculifera</i> CD - <i>A. angustiarum/a. horrida</i>	10	<i>A. schidigera</i>	9	10.2
320	2.3	<i>Bauhinia</i> spp.	11	<i>A. dasyliroides</i>	8	9.1
315	2.2	<i>P. ellipticum</i>	12	Desconocido	7	8.0
293	2.1	<i>A. cupreata</i>	13	<i>C. aesculifolia</i>	5	5.7
292	2.1	<i>A. schidigera</i>	14	<i>I. intrapilosa</i> / <i>I. murucoides</i>	4	4.5
273	1.9	<i>Calliandra</i> spp.	15	Rugulado	4	4.5
254	1.8	Desconocido	16	<i>Bauhinia</i> spp.	3	3.4
208	1.5	<i>I. intrapilosa</i> / <i>I. murucoides</i>	17	<i>P. ellipticum</i>	3	3.4
105	0.7	Rugulado	18	<i>A. inaequidens</i>	3	3.4
97	0.7	<i>A. inaequidens</i>	19	<i>Calliandra</i> spp.	2	2.3
81	0.6	<i>A. tequilana</i>	20	TZ - <i>A. mspp.34</i>	2	2.3
62	0.4	Compositae	21	CD - <i>A. mspp.9</i>	2	2.3
62	0.4	<i>A. filifera</i>	22	<i>A. tequilana</i>	1	1.1
61	0.4	TZ - <i>A. mspp.34</i>	23	<i>A. filifera</i>	1	1.1

49	0.3	<i>A. ellemeettiana/A. hookeri</i>	24	<i>A. ellemeettiana/A. hookeri</i>	1	1.1
47	0.3	<i>A. mapisaga</i>	25	<i>A. mapisaga</i>	1	1.1
36	0.3	<i>Pinus</i> spp.	26	<i>Pinus</i> spp.	1	1.1
34	0.2	Microret-Tricolp	27	Microret-Tricolp	1	1.1
30	0.2	CD - <i>A. mspp.9</i>	28	<i>Ceiba</i> spp.	1	1.1
26	0.2	<i>Ceiba</i> spp.	29	Colpado	1	1.1
25	0.2	Colpado	30	Rugulado-gemado	1	1.1
21	0.1	Rugulado-gemado	31	Tricolpado1	1	1.1
21	0.1	Tricolpado1	32	<i>Alnus</i> spp.	1	1.1
16	0.1	<i>Alnus</i> spp.	33	Microequinado	1	1.1
15	0.1	SL - <i>A. mspp.15</i>	34	Foveolado	1	1.1
14	0.1	Microequinado	35	CD - <i>A. mspp.19</i>	1	1.1
13	0.1	Foveolado	36	CD - <i>A. mspp.10</i>	0	0.0
11	0.1	CD - <i>A. mspp.19</i>	37	Compositae	0	0.0
9	0.1	TZ - <i>A. mspp.6</i>	38	SL - <i>A. mspp.15</i>	0	0.0
7	0.0	SL - <i>A. mspp.17</i>	39	TZ - <i>A. mspp.6</i>	0	0.0
5	0.0	TZ - <i>A. mspp.5</i>	40	SL - <i>A. mspp.17</i>	0	0.0
4	0.0	Periporado1	41	TZ - <i>A. mspp.5</i>	0	0.0
4	0.0	<i>Eucalyptus</i> spp.	42	Periporado1	0	0.0
4	0.0	Psilado-rugulado	43	<i>Eucalyptus</i> spp.	0	0.0
4	0.0	SL - <i>A. mspp.12</i>	44	Psilado-rugulado	0	0.0
4	0.0	Estriado1	45	SL - <i>A. mspp.12</i>	0	0.0
4	0.0	CD - <i>A. Mpp.10</i>	46	Estriado1	0	0.0
3	0.0	SL - <i>A. mspp.13</i>	47	SL - <i>A. mspp.13</i>	0	0.0
3	0.0	Tricolpado2	48	Tricolpado2	0	0.0
3	0.0	<i>Pseudobombax</i> spp.	49	<i>Pseudobombax</i> spp.	0	0.0
3	0.0	Periporado2	50	Periporado2	0	0.0
2	0.0	TZ - <i>A. mspp.8</i>	51	TZ - <i>A. mspp.8</i>	0	0.0
2	0.0	TZ - <i>A. mspp.33</i>	52	TZ - <i>A. mspp.33</i>	0	0.0
1	0.0	Estriado2	53	Estriado2	0	0.0
1	0.0	Equinado1	54	Equinado1	0	0.0
1	0.0	Psilado	55	Psilado	0	0.0
1	0.0	Estefanocolpado	56	Estefanocolpado	0	0.0
1	0.0	Triporado	57	Triporado	0	0.0
1	0.0	Monoporado	58	Monoporado	0	0.0
1	0.0	Equinado2	59	Equinado2	0	0.0
14066	100	TOTALES		TOTALES	88	100