



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Ipomoea murucoides (Convolvulaceae) como recurso de
invierno para *Leptonycteris nivalis* (Phyllostomidae) en
Tepoztlán, Morelos, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

RUBÉN SALINAS GALICIA



DIRECTOR DE TESIS:
DR. RODRIGO A. MEDELLÍN LEGORRETA
2013



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.

1. Datos del alumno

Apellido paterno
Apellido materno
Nombre(s)
Teléfono
Universidad
Facultad
Carrera
Número de Cuenta

1. Datos del alumno

Salinas
Galicia
Rubén
56 22 90 42
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
303321583

2. Datos del tutor

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

2. Datos del tutor

Dr.
Rodrigo Antonio
Medellín
Legorreta

3. Datos del sinodal 1

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Livia Socorro
León
Paniagua

4. Datos del sinodal 2

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Jorge Ernesto
Schondube
Friedewold

5. Datos del sinodal 3

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Luis Enrique
Eguiarte
Fruns

6. Datos del sinodal 4

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Jorge
Ortega
Reyes

7. Datos del trabajo escrito

Título

7. Datos del trabajo escrito

Ipomoea muruoides (Convolvulaceae) como recurso de invierno para *Leptonycteris nivalis* (Phyllostomidae) en Tepoztlán, Morelos, México.

Número de páginas

103

Año

2013



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
Director General
Dirección General de Administración Escolar
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Ipomoea murucoides (Convolvulaceae) como recurso de invierno para Leptonycteris nivalis (Phyllostomidae) en Tepoztlán, Morelos, México.

realizado por **Salinas Galicia Rubén** con número de cuenta **3-0332158-3** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dra. Livia Socorro León Paniagua

Propietario Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold

Propietario Tutor Dr. Rodrigo Antonio Medellín Legorreta

Suplente Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns

Suplente Dr. Jorge Ortega Reyes

Atentamente

"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU "

Ciudad Universitaria, D. F., a 21 de marzo de 2013

EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

MAG/mdm

AGRADECIMIENTOS

Agradezco primeramente al Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres del Instituto de Ecología de la UNAM, por todas las facilidades otorgadas para la realización de este proyecto y la experiencia profesional fomentada. En particular al Dr. Rodrigo Medellín por su orientación y dirección del trabajo y a la M. en C. Osiris Gaona por el apoyo en la logística de las salidas de campo; a la Dra. Ana Ibarra, los Maestros Horacio Bárcenas y Antonio de la Torre, así como al Biólogo Luis Viquez, por su inmensa e invaluable ayuda con análisis y revisiones.

Al Laboratorio de Ecología Funcional, del Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la UNAM, por el apoyo en la realización de experimentos. En particular al Dr. Jorge Schondube y al Dr. Jorge Ayala, por toda su asesoría, colaboración y recepción en su laboratorio.

A la M. en C. Guillermina Murguía, por su ayuda en la identificación de ejemplares de *I. murucoides* y consejos generales.

A la Biól. Gabriela López, por su ayuda en los estudios de polen.

Al Laboratorio de Desarrollo en Plantas de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por la donación de materiales de tinción.

A todos los revisores de la tesis: Dra. Livia León, Dr. Jorge Schondube, Dr. Jorge Ortega y Dr. Luis Eguiarte, por sus valiosos comentarios.

A Bat Conservation International, por la beca otorgada para la realización de este proyecto.

A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y a la Dirección General de Vida Silvestre, por los permisos otorgados para el desarrollo de la investigación, así como a la familia Orcasitas por su colaboración y facilidades para trabajar en su terreno.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi madre. Mujer que con todo el amor posible ha entregado su vida por sus hijos. Quien me enseñó las verdaderas cosas importantes de la vida y que con el ejemplo siempre ha funcionado. Sin ti nunca hubiera podido haber llegado a ningún lado. Te debo la vida entera. ¡Gracias mamá!

A mi hermano. Con ese espíritu de niño, te tocó ser hermano, compañero, amigo y a veces hasta figura paterna. También te debo mucho.

A mi sobrino. Alma de inocencia que casi como hijo propio he llegado querer. Has sido inspiración también para seguir adelante.

A la UNAM. Institución más grandiosa no puede existir. Esta Universidad me ha dado lo que en ningún otro lado podría haber encontrado. Le experiencia profesional, científica y cultural, pero sobre todo de vida. Porque no podría entender este país ni mi vida sin ella. Amor por principio, Orden como medio y Progreso como fin. Así es como Por mi Raza Hablará el Espíritu, raza cósmica que al grito de un ¡Goya! vibra en su afán de Vivir.

A todos los miembros del LECVT. Al Dr. Medellín por todas esas experiencias, comidas, regaños, aprendizajes y demás. A los que ya emigraron: Lacy, Paulina, Angélica, María, Rafa, Osiris. Los que llegaron antes que yo y como buenos masoquistas siguen ahí: Toño, Horacio, Ivonne. A los más recientes: Marina, Nora, Alma, Ceci, Víquez, Ana, Aseneth y Sergio. A Joaquín que es como del lab. También a Marco y Tania. Fue toda una experiencia mi paso por este Laboratorio.

A los de Morelia. Chon, Jorge, Romeo, Héctor, Nelly, Lety, Ely. Fue un placer haber habitado un rato en su laboratorio, siempre con pasteles y buen ambiente.

A todos los que me acompañaron a campo, que llegaron al fondo de las cuevas, a lo más alto de los cerros, a lo más recóndito del bosque, que pasaron frío invernal en la madrugada y calor infernal en el día, pero que conocieron a los extraordinarios murcis, a quienes también se les agradece, por supuesto.

A los amigos del curso en CR. Bernal, Ragdé, Diana, Mafer, Karen, Álvaro, Eu. Aunque fue poco el tiempo que convivimos, me dejaron lecciones y experiencias inolvidables. Espero encontrarlos de nuevo.

Al profe Armando y la miss Anabel del laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias, por haber permitido que me divirtiera “como enano” durante horas y horas en el cuarto oscuro. Prometo no dejar la Fotografía.

A los del Laboratorio de Ecosistemas de Montaña. Mariana, Alya, Julieta, Lucía, Inti, Carlos, Nihaib, Mónica, Bety, Vero, Víctor. La Biología me llevó a otros lados, pero recuerdo con cariño mi paso con ustedes.

A los viejos amigos de la Prepa: Homero, Gloria, Keropi, Karina, Nathaly, Odett. Muy buenos momentos aquellos, es bueno conservar su amistad, aunque sea a la distancia.

A los amigos de la carrera. Sara, Ricardo, Yola, Leslie, Yanus, que nos tocó empezar juntos esta maravillosa carrera. Cynthia, cuántas historias y vivencias compartimos, eres de las mejores amistades posibles en este mundo. Atziri y Gina, entre fotos y salamandras. Adriana y Yazmín, las manitas que son como ña y mugre. Nadia, Marlén, Joselin, Ramiro. A los del cuadro, siempre los querré a todos ustedes que se convirtieron en algo así como mi segunda familia y que me acompañaron en mis logros y caídas (en sentido literal y figurado), fiestas, viajes, comidas... Víctor, un gran compañero de campo y amigo, que junto con Pablo y Olmo son los mejores fotógrafos que conozco. Martha, todo un ejemplo de dedicación y amistad, aunque muy reclamona. Areli, con toda esa ternura que sale de tu panza en forma de arcoíris. Clau, mujer

incansable, trabajadora y admirable. Nallely, gracias por aguantar todas mis tonterías y permitirme conservar tu amistad, en verdad te aprecio querida princess de ecatepunk. Eréndira, Itzi, Eli, José, Gerardo, Sacbel, Cáver, Vero, Oso. Yoali, que por tu culpa empecé en la salsa.

A los amigos de Salsa, porque ahí encontré la mejor distracción y adicción posible. Maryanita, te conocí en la Biología, pero tú me llevaste al baile -donde te conocí un poco más- y siempre te querré nomás por eso y tu valiosa amistad. Luz, que iluminas el baile con risas de chocolate. Lorena, aunque pequeña de talla, gigante de corazón, siempre alegre y la mejor bailarina. Helga, Orlando, Dave, Cointa, Luis, Chucho, Jona, Axel, Piña, Aglae, Fany, Leslie, Edgar, ..., ..., todos los chorrocientos de integrantes y por supuesto la sensei Rebeca y la compañía/familia Pumas Son Casino.

A los que por distracción y defectuosa memoria no menciono.

A TODOS: ¡muchas gracias!!!

ÍNDICE

	Resumen/Abstract	9
Capítulo I.	Introducción general	14
	I.1. Interacciones planta-animal	15
	I.2. Murciélagos de México y su estado de conservación, el caso particular de <i>L. nivalis</i>	16
	I.3. Familia Phyllostomidae y <i>L. nivalis</i>	17
	I.4. La familia Convolvulaceae e <i>Ipomoea</i>	20
	I.5. Área de estudio: Tepoztlán y la Cueva del Diablo	23
	I.6. Antecedentes	25
	I.7. Objetivos e hipótesis	27
	I.8. Justificación	28
Capítulo II.	¿Es <i>I. murucoides</i> un alimento importante para <i>L. nivalis</i>?	29
	II.1. Introducción	29
	II.2. Métodos	31
	II.3. Resultados	33
	II.4. Discusión	34
	II.5. Conclusiones	39
Capítulo III.	Polinización en <i>I. murucoides</i> y la intervención de <i>L. nivalis</i>	40
	III.1. Introducción	40
	III.2. Métodos	43
	III.3. Resultados	46
	III.4. Discusión	48
	III.5. Conclusiones	52
Capítulo IV.	Oferta y demanda energética	54
	IV.1. Introducción	54
	IV.2. Métodos	57
	IV.3. Resultados	61
	IV.4. Discusión	65
	IV.5. Conclusiones	72

Capítulo V. Extrapolación: murciélagos y cacahuates	73
V.1. Introducción	73
V.2. Métodos	75
V.3. Resultados	77
V.4. Discusión	80
V.5. Conclusiones	84
Capítulo VI. Conclusiones generales y recomendaciones	85
Literatura Citada	89

RESUMEN

Leptonycteris nivalis es un murciélago que enfrenta problemas de conservación ya que sus números poblacionales han disminuido en las últimas décadas. Es importante ampliar la información sobre su ecología como hábitos de forrajeo, requerimientos nutricionales y características poblacionales, como lo señala el plan de recuperación para esta especie. Este murciélago es migratorio y pasa el invierno en la parte sur de su distribución. En Tepoztlán, Morelos, se encuentra la Cueva del Diablo, el único refugio de apareamiento conocido para esta especie, por lo que resulta trascendental la información que se obtenga en esta zona. Gracias a trabajos anteriores se sabe que en este lugar su dieta está compuesta principalmente por plantas de los géneros *Ipomoea* y *Agave*. En el Bosque Tropical Caducifolio de esta zona los árboles de *Ipomoea murucoides* son comunes, por lo que la relación entre estas plantas y *L. nivalis* podría ser importante, ya que usualmente *I. murucoides* florece durante la estancia de estos murciélagos, por lo que la planta ofrece alimento, pudiendo obtener a cambio beneficios para su reproducción sexual.

El presente trabajo aborda esta relación planta-animal para documentar los beneficios que ambas partes obtienen. Para ello se estudiaron, por un lado, los requerimientos energéticos necesarios para mantener a toda la colonia que se establece en la Cueva del Diablo, lo que implicó el monitoreo constante de la colonia a lo largo de su estancia. Los requerimientos energéticos se estimaron de manera indirecta por medio de un modelo matemático. También se estudiaron las respuestas de consumo, que aportan información sobre la capacidad fisiológica del animal para consumir el néctar. Además se realizó un estudio para verificar que la dieta tenía la misma composición durante la temporada estudiada. Por otra parte, se estimó la oferta del recurso alimenticio que provee *I. murucoides*, a través de la energía de su néctar, lo cual también

llevó a la realización de un monitoreo de la disponibilidad de flores y néctar durante la estancia de los murciélagos. Con base en la disponibilidad de alimento que proporciona, al final se estimó la capacidad de carga de *I. murucoides* para mantener a *L. nivalis*. Para conocer los beneficios obtenidos por la planta, se realizaron experimentos de polinización para caracterizar su sistema reproductivo e inferir la importancia de *L. nivalis* en la reproducción de esta planta.

Contrario a lo esperado, la floración de *I. murucoides* no coincidió del todo con la estancia de los murciélagos, iniciando en noviembre y terminando en abril, mientras que los murciélagos se establecieron de septiembre a febrero. Este retraso en la floración podría explicarse por variaciones interanuales en los patrones de lluvias. La planta resultó autoincompatible pero no hubo diferencia entre la polinización diurna y la nocturna, si bien la planta podría estar tomando estrategias reproductivas complejas. El pico de disponibilidad de néctar fue en febrero, mientras que el mayor número de murciélagos se registró en diciembre. En cuanto a los requerimientos energéticos, se estima que cada individuo necesita cerca de 100 kJd^{-1} , aunque los machos tienen requerimientos mayores que las hembras durante el apareamiento. Cada flor aporta 1.32 kJd^{-1} ; las flores producen más néctar y más concentrado en las primeras horas de la noche. Los experimentos de respuestas de consumo indican que *L. nivalis* es capaz de compensar la ingesta de néctares muy diluidos o muy concentrados, lo cual sugiere una gran capacidad fisiológica, que a su vez podría ser importante en su capacidad para colonizar distintos hábitats a los de especies ecológicamente similares. A pesar de que en la dieta *Ipomoea* siempre estuvo presente, la capacidad de carga para soportar a *L. nivalis* podría no estar limitada por *I. murucoides*, considerando que el murciélago se podría alimentar de otras especies que se encuentren más lejanas al área estudiada.

No se descarta la idea de que *L. nivalis* sea un polinizador importante para *I. murucoides* cuando la estancia de los murciélagos y la floración de estas plantas coincidan como en años usuales.

ABSTRACT

Leptonycteris nivalis is an endangered bat that faces conservation problems. During last decades its population numbers have declined. It is necessary to increase ecological information as feeding habits, nutritional requirements and population characteristics, as highlighted in the recovery plan for this species. *L. nivalis* is a migratory bat and spends the winter in the southern part of its distribution range. The only known mating roost for this species, The Devil's Cave, is located in Tepoztlán, Morelos, and the information obtained in the area is transcendental for the bat conservation. As a result of previous studies, we know that in this area the bat's diet is dominated mainly by *Ipomoea* and *Agave* plants. In the tropical deciduous forest of the area, *Ipomoea murucoides* trees are common, and therefore the relationship between the two species could be important, being that *I. murucoides* usually blooms during the presence of the bat, then the plant offers food, and could obtain benefits for its sexual reproduction.

This research approaches this ecological relationship to document the benefits that both parts obtain. I studied, for one hand, the necessary energetic requirements to maintain to the whole colony established in the Devil's Cave, what meant the constant monitoring of the bat colony along the season. The energetic requirements were estimated indirectly by mathematical models. Also, I studied intake responses, what provide information about the bat physiological capacity to consume the nectar. Moreover, I studied the diet to confirm that the composition was the same during the whole season. On the other hand, I estimated the offer of the feeding resource that *I. murucoides* provides through the energy of its nectar. This involved a monitoring of flower and nectar availability during the period that the bats were present in Tepoztlán. Finally, I estimated the carrying capacity for *L. nivalis* due to food availability provided by *I.*

murucoides. To know the benefits obtained by the plant, I performed pollination experiments to identify its breeding system and infer the importance of *L. nivalis* for the plant reproduction.

Unexpectedly, the flowering did not match totally with the period of the bat presence. Flowering began in November and finished in April, while the bat was from September to February. This delay could be explained by annual variations in rain patterns. The plant was self-incompatible, but there was no difference between diurnal and nocturnal pollination, although it could be adopting complex reproductive strategies. The maximum nectar availability was in February, but the greater bat colony size was in December. Each bat needs around 100 kJd⁻¹, although males require more energy than females during the mating period. Each flower offers 1.32 kJd⁻¹ in the night. The flowers produce more nectar and more concentrated in the first hours of the night. The intake responses experiments show that *L. nivalis* is able to ingest diluted as concentrated nectars, what suggests that this bat has a great physiological capacity. Although *Ipomoea* was always present in the bat's diet, carrying capacity could not be limited by *I. murucoides*, considering also that the bat could feed on other plant species located away from the study area.

I do not discard the idea that *L. nivalis* must be an effective pollinator for *I. murucoides* when the bat presence and the plant flowering coincide as in usual years.

Este escrito se dividió en seis capítulos, cada uno respondiendo a fines y preguntas particulares. En el primer capítulo se hace una introducción general que aborda tópicos muy generales relacionados con el trabajo, se describen las especies y el sitio de estudio, y se especifican los objetivos de todo el trabajo. Del segundo al cuarto capítulo se abordan temas particulares de la investigación (inclusive, parte de la información presentada en el capítulo IV fue empleada para una publicación en el *Journal of Comparative Biochemistry and Physiology A*). Cada capítulo presenta sección de introducción (de temas más particulares abordados en el capítulo), métodos, resultados, discusiones y conclusiones. Sin embargo, cada capítulo responde a preguntas particulares de toda la investigación, por lo que existe cierta conexión entre los capítulos. El último capítulo sintetiza la información generada en cada sección y presenta las conclusiones generales.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

En el mundo existen por lo menos 5,416 especies registradas de mamíferos y 1,116 de éstas son pertenecientes al orden Chiroptera (Wilson y Reeder, 2005). México es el tercer país del mundo en número de mamíferos con 529 especies, de las cuales 138 son de murciélagos, ocupando el quinto lugar a nivel mundial (Ceballos *et al.*, 2005; Medellín *et al.*, 2008).

Aproximadamente el 30% de las especies de murciélagos son parcial o totalmente dependientes de las plantas como fuente de alimento (polen, néctar, frutos), manteniendo una relación mutualista en la que la planta obtiene movilidad de su polen y/o semillas (Fleming, 1982). Existen alrededor de 50 especies de murciélagos que visitan flores, y alrededor de 750 plantas son polinizadas por ellos. En el Nuevo Mundo los murciélagos que realizan el servicio de polinización son de la familia Phyllostomidae, mientras que en el Viejo Mundo los miembros de la familia Pteropodidae son los encargados de esta importante función ecológica (Fleming, 1982; von Helversen y Winter, 2003).

Dentro de la familia Phyllostomidae se encuentra la subfamilia Glossophaginae, de la cual existen 12 especies en nuestro país (Medellín *et al.*, 2008), las cuales visitan plantas de importancia económica y/o ecológica. Uno de los ejemplos más claros es el de los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* que polinizan agaves, que son plantas con gran importancia

ecológica, económica y cultural en México. Estos murciélagos visitan plantas de muchas especies y regiones diferentes, incluyendo los cacahuates del género *Ipomoea*. La relación entre estas dos especies no ha sido tan estudiada como el caso de los agaves y algunas cactáceas columnares (ver por ejemplo: Valiente-Banuet *et al.*, 1996 y 1997; Slauson, 2000; Molina y Eguiarte, 2003; Moreno-Valdez *et al.*, 2004).

En el presente trabajo se aborda la relación que existe entre el murciélago magueyero mexicano *Leptonycteris nivalis* (Phyllostomidae) y el cacahuate *Ipomoea murucoides* (Convolvulaceae) durante el período invernal. Se busca documentar los beneficios que ambas especies obtienen a través de su interacción, pero la finalidad última de este estudio es aportar conocimientos sobre la ecología de este murciélago para en un futuro contribuir a las acciones de conservación que la especie necesita.

I.1. Interacciones planta-animal

En ocasiones, algunas plantas y animales dependen el uno del otro, si bien la relación no siempre es simétrica. Las interacciones entre los organismos pueden influenciar fuertemente la morfología, conducta y ecología de ellos mismos, de manera que se han fijado adaptaciones que son claramente el resultado de estas interacciones, las cuales pueden ser mutualistas, antagonistas o comensalistas (Abrahamson, 1989).

A veces la planta sólo funge como alimento para el animal sin que éste aporte beneficio alguno para ella, sino más bien un daño, caso en el que hablaríamos de herbivoría (antagonista). Otras plantas utilizan a los animales como medio de dispersión, sin aportar beneficio ni perjuicio al animal (comensalismo). En ocasiones la interacción es de carácter mutualista, donde ambas partes se ven beneficiadas. Entre animales y plantas pueden ocurrir tres tipos de mutualismos:

polinización, dispersión de semillas, y protección de depredadores; la mayoría de las plantas terrestres requieren de al menos uno de estos servicios (Howe y Westley, 1988). Es así que muchos animales frugívoros, sobre todo aves y mamíferos, dispersan las semillas de las plantas. Otro modo de interacción mutualista es la polinización, en que el animal consume el néctar y/o polen, facilitando la reproducción sexual de la planta al llevar su polen de una flor a otra (Abrahamson, 1989).

Algunos murciélagos y plantas se asocian en interacciones mutualistas como la polinización y la dispersión de semillas. El estudio de la biología de los murciélagos y las características de las plantas proporciona buenos ejemplos de cómo estos dos grupos de organismos se han asociado durante procesos coevolutivos (Voigt *et al.*, 2009).

I.2. Murciélagos de México y su estado de conservación, el caso particular de *L. nivalis*

Los murciélagos en general son uno de los grupos menos comprendidos y apreciados por la sociedad. Cuentan con el infortunio de una mala fama infundada, ya que se les considera como animales malévolos y se les suele asociar con ritos de brujería y magia (McCracken, 1992). Aunado al temor de enfermedades como la rabia, estos animales han sido perseguidos con la intención de eliminarlos, particularmente en zonas ganaderas, de manera que cuando se trata de erradicar a los murciélagos hematófagos muchas veces se eliminan también otras especies que, lejos de ser dañinas, son benéficas para los ecosistemas y algunas incluso para la economía humana, como lo es el caso de algunos nectarívoros (Pint, 1994; Hutson *et al.*, 2001). Otra amenaza que afecta a los murciélagos es la transformación de los ecosistemas, con la consecuente desaparición de su fuente de alimento y refugios, lo que conlleva a la desaparición de las especies (Mickleburg, 2002).

De las 138 especies de quirópteros que hay en nuestro país, 14 son endémicas y 37 se encuentran en algún estado de amenaza de acuerdo a la NOM-059, entre ellas *Leptonycteris nivalis* (DOF, 2010). En el caso de dicho murciélago, éste es además un murciélago migratorio, lo que dificulta su estudio y monitoreo; sin embargo, es aceptado que su tamaño poblacional se ha reducido en las últimas décadas (USFWS, 1994; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008), pasando de alrededor de 10,000 a 1,000 ó ningún individuo en algunos de sus refugios (Wilson, 1985, citado por López, 2010; USFWS, 1994; Hutson *et al.*, 2001).

Es una especie clasificada como amenazada de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF, 2010), además está en peligro de acuerdo a las normas de Estados Unidos (ESA, 2009) y en la lista roja de la IUCN en la categoría de en peligro de extinción (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008). También es una de las especies focales del Programa para la Conservación de Murciélagos de México (<http://pcmm.bioconciencia.org.mx>), organismo que se creó para contrarrestar los problemas de conservación de los murciélagos en México. Este programa se enfocaba originalmente en especies migratorias, pero ha ampliado sus esfuerzos hacia las especies endémicas y en riesgo de extinción, y tiene presencia e impacto en gran parte de la República Mexicana a través de acciones de investigación, conservación y educación ambiental.

I.3. Familia Phyllostomidae y *L. nivalis*

Esta familia es una de las de mayor número de especies dentro del Orden Chiroptera y es la más diversa en morfología y gremios alimenticios. Dentro de esta familia existen especies hematófagas, insectívoras, carnívoras, piscívoras, frugívoras, y nectarívoras (Altringham, 1996). Los miembros de esta familia se distribuyen únicamente en el continente americano, principalmente en zonas tropicales y subtropicales. De acuerdo con la clasificación taxonómica

de Simmons (2005), se divide en las subfamilias Brachyphyllinae, Carrollinae, Desmodontinae, Glossophaginae, Phyllonycterinae, Phyllostominae y Stenodermatinae. Los murciélagos nectarívoros se incluyen en las subfamilias Phyllonycterinae y Glossophaginae, aunque en algunas clasificaciones las especies de la primera se incluyen dentro de Glossophaginae, entre otras variaciones en las subfamilias (ver Datzmann *et al.*, 2010), si bien miembros de otras subfamilias pueden ocasionalmente complementar su dieta con néctar, del mismo modo en que los murciélagos nectarívoros pueden incluir frutos e insectos en la suya (Arita y Martínez del Río, 1990).

El género *Leptonycteris* contiene tres especies: *L. nivalis*, *L. yerbabuena* y *L. curasoae* (Simmons, 2005). En México habitan de manera parcialmente simpátrica las dos primeras, mientras que *L. curasoae* habita en Sudamérica. Anteriormente se planteaba a *L. yerbabuena* como subespecie de *L. curasoae*, pero además, también existía incertidumbre en la distinción morfológica de *L. nivalis* y *L. yerbabuena*, por lo que algunos reportes sobre *L. nivalis* en realidad se refieren a *L. yerbabuena* (Arita y Humphrey, 1988; Arita, 2005).

I.3.1. Historia natural de *Leptonycteris nivalis* (Saussure, 1860)

Se le conoce como murciélago magueyero mexicano, murciélago magueyero mayor o *Mexican long-nosed bat* en inglés. Es la especie más grande de los murciélagos glosófaginos que viven en México (Arita, 2005).

Descripción. Tiene un hocico alargado, pero no tanto como otros glosófaginos. Posee molares alargados y los superiores tienen las cúspides con ligera forma de W (Hensley y Wilkins, 1988; Vaughan *et al.*, 2011). La fórmula dentaria es $2/2, 1/1, 2/3, 2/2 = 30$ (Arita, 2005). Tiene un uropatagio escotado o reducido pero conspicuo, moderadamente peludo, con pelos de 3 a 4 mm

(Hensley y Wilkins, 1988). Su hoja nasal es triangular y pequeña. Tiene una lengua larga y extensible con grandes papilas pilosas en la punta. Tiene las orejas pequeñas (Hensley y Wilkins, 1988; Arita, 2005). El pelaje es café-gris pardo y es más oscuro en la parte posterior del dorso y más claro ventralmente y en la parte anterior del dorso; los pelos son blancos en la base y plateados en las puntas (Hensley y Wilkins, 1988). Sus medidas promedio son: 83 mm de longitud total, 17 mm de los pies, 15 mm longitud del oído, el antebrazo es mayor a 48 mm, la última falange del tercer dedo es mayor a 15 mm (Hensley y Wilkins, 1988; Arita, 2005; Medellín *et al.*, 2008). En apariencia es muy similar a *L. yerbabuena*, pero se puede distinguir de éste porque *L. nivalis* presenta un color con aspecto más grisáceo, el pelaje del dorso es más largo, también se distingue por ser de mayor tamaño (10% ó más), así como por un uropatagio más angosto y peludo y tener las alas más largas (Arita y Humphrey, 1988; Hensley y Wilkins, 1988; Arita, 2005; Cole y Wilson, 2006).



Figura 1. Murciélago magueyero mexicano, *Leptonycteris nivalis*. Fotografía en la Cueva del Diablo, Tepoztlán.

Reproducción. Toledo (2009) determinó que *L. nivalis* presenta un patrón reproductivo monoéstrico, por lo que sólo dan a luz una vez al año (Racey y Entwistle, 2000). La temporada de apareamiento dura aproximadamente dos meses, de finales de octubre a finales de diciembre, coincidiendo con el pico de floración de plantas de importancia alimentaria (Toledo, 2009). La cópula ocurre en invierno y sólo se ha documentado en un refugio: la Cueva del Diablo, en

Tepoztlán, Morelos. Las crías nacen en el norte de su distribución. Hasta ahora sólo se conoce la Cueva del Infierno, en Nuevo León, como refugio de maternidad, aunque probablemente Emory Cave, en Texas, también funciona como refugio de maternidad para algunas hembras (Brown, 2008).

Dieta. Su alimentación está dominada por néctar y polen de las flores de diversas especies de plantas. Es de hábitos generalistas, ya que se ha reportado que consume el polen y néctar de más de 30 especies, tanto de metabolismo CAM como C₃, destacando el género *Agave* e *Ipomoea arborescens*, dependiendo del hábitat que se encuentre (Sánchez y Medellín, 2007).

Hábitat y distribución. Su área de distribución cubre desde el sur de Texas y Nuevo México en Estados Unidos, donde se encuentra de junio a agosto, hasta el centro de México, donde permanece durante el invierno (USFWS, 1994; Figura 2). Anteriormente se consideraba que el límite sur de su distribución estaba en Centroamérica, en Guatemala, aunque al parecer los ejemplares capturados en estas zonas son *Leptonycteris yerbabuena* (Arita, 2005). Altitudinalmente, ocupa elevaciones desde medias a altas, por lo que el tipo de vegetación predominante en el que se establece también es variable, incluyendo el bosque tropical caducifolio, matorrales xerófilos, así como bosques de pino-encino.

I.4. La familia Convolvulaceae e *Ipomoea*

La familia Convolvulaceae está conformada por alrededor de 1,440 especies, de las cuales cerca de 250 se encuentran en México, distribuidas en 15 ó 17 géneros, dependiendo del autor (McDonald, 1991). *Ipomoea* es el género más numeroso de la familia con alrededor de 600 especies en el mundo y 150 en nuestro país (Austin y Pedraza, 1983; McDonald, 1991 y 1992; Austin y Huánman, 1996). Dentro del subgénero *Eriospermum* se encuentra la sección *Eriospermum*, y

dentro de ésta la serie *Arborescentes* (Austin y Huánman, 1996) en la que, como el nombre lo indica, se encuentran especies con forma de vida arbórea, además de algunas enredaderas leñosas; incluye diez especies, nueve de las cuales se encuentran en México (Murguía, 1995). Cabe destacar que es común referirse de manera errónea a cualquier ipomea arbórea como “*I. arborescens*”, particularmente en México (Austin, 1983; Murguía, 1995).



Figura 2. Mapa que muestra la distribución de *L. nivalis*. Tomado de USFWS (1994).

A estas especies se les da el nombre común de “cazahuates”, aunque también se les nombra como “cazahuate blanco/negro”, “ozote”, “palo bobo”, “palo de muerto”, “palo santo” o “patancán”, según la región. (Rzedowski, 1979). Destaca la utilidad de algunas especies de cazahuates como elemento ritual en la medicina tradicional, como substrato para la producción de hongos, como fuente para la producción de miel, como cercas vivas, además de ser un recurso natural para insectos, aves y mamíferos, ya que les proporcionan alimento y/o protección estacionalmente (Austin, 1983; Bullock *et al.*, 1987). Las especies arbóreas de *Ipomoea* son además de interés ecológico ya que son pioneras comunes en los bosques tropicales secos de México y

pueden jugar un papel importante en el soporte de las poblaciones de abejas y otros animales nectarívoros en una estación en la que pocos árboles florecen (Bullock *et al.*, 1987).

1.4.1. Historia natural de *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult. 1819

A este árbol se le da el nombre común de cazahuate en la región de Tepoztlán, en el estado de Morelos, si bien reciben el mismo nombre otras especies del género.

Descripción. Son árboles de 3 a 13 m de alto con troncos de hasta 40 cm de diámetro. Las hojas son de 9 a 20 cm de largo por 1 a 7 cm de ancho. Los pecíolos son de 1 a 6 cm. Presenta inflorescencias terminales o axilares, cada cima reducida a 1 ó 2 flores; pedúnculos de 0.2 a 2 cm de largo, pero si llevan más de una flor hasta de 2.5 cm de largo. Las brácteas, caducas, son de 10 a 19 mm de largo por 5 a 10 mm de ancho. Los pedicelos son de 1.5 a 5 cm de largo; los sépalos coriáceos de 14 a 28 mm de largo y 9 a 20 de ancho. La corola es de 5 a 8 cm de largo, de 5 a 9 cm de diámetro, con forma de embudo, blanca con algo de rojo tenue en la garganta, las regiones interplicales verdosas o amarillentas. Los estambres son de 25 a 40 mm de largo y las anteras de 9 a 10 mm; los pelos basales de 1.5 a 3 mm. El estilo es de 25 a 40 mm, con dos estigmas. La cápsula es 2-locular, 4-valvada, produce 4 semillas, éstas pilosas en los márgenes dorsales con pelos de 10 a 18 mm de largo (McPherson, 1981; Murguía Sánchez, 1995).

Fenología y reproducción. Es una especie caducifolia que pierde las hojas en la temporada seca, y normalmente florece y fructifica entre octubre y abril (McPherson, 1981).

Hábitat y distribución. Este árbol es común en matorrales secos y espinosos poco densos, así como en bosques caducifolios. Se establecen sobre suelos someros y pedregosos en pendientes ligeras o pronunciadas y con drenaje rápido, son más abundantes en zonas perturbadas (Murguía Sánchez, 1995). Crece en altitudes de 600 a 2,400 m s.n.m. Se distribuye

desde Durango hasta Guatemala por la vertiente del Pacífico sobre la Sierra Madre Occidental, el Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur (McPherson, 1981; Austin y Huáman, 1996; Figura 4).



Figura 3. Flor de cazahuate, *Ipomoea murucoides*, en los alrededores de la Cueva del Diablo, Tepoztlán.

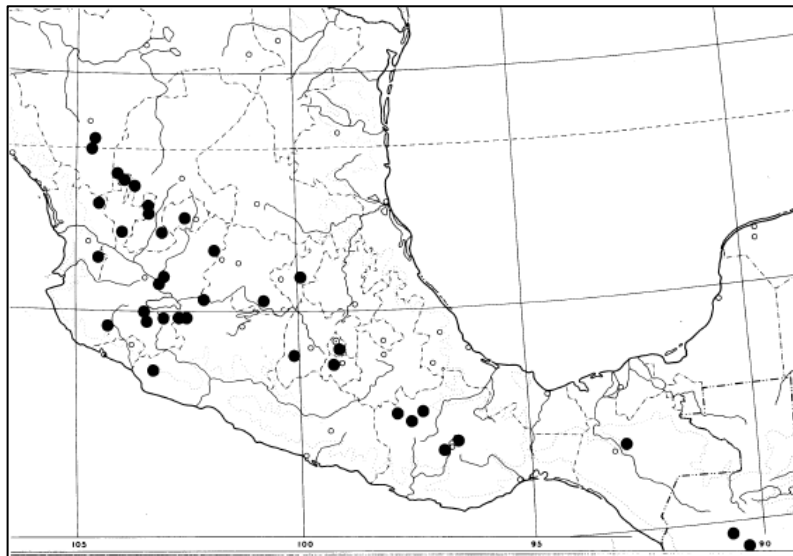


Figura 4. Mapa que muestra la distribución de *I. murucoides*. Tomado de McPherson (1981).

1.5. Área de estudio: Tepoztlán y la Cueva del Diablo

El municipio de Tepoztlán se encuentra en el Estado de Morelos. Limita al norte con el Distrito Federal, los municipios de Huitzilac y Tlalnepantla; al sur con los municipios de Yautepec y Jiutepec, al este con Tlalnepantla, Tlayacapan y Yautepec; y al oeste con Cuernavaca, Jiutepec y

Huitzilac (INEGI, 2008). El municipio cuenta con una población de 36,145 habitantes. De una extensión total de 292 km², el uso de suelo corresponde a la agricultura en 27%, zona urbana 5%, bosque 36%, selva 30%, matorral 1% y pastizal 1% (INEGI, 2008).

La Cueva del Diablo y la mayor parte del bosque tropical caducifolio de Tepoztlán se encuentran dentro de la zona de “uso tradicional” de acuerdo al plan de manejo del Parque Nacional El Tepozteco (DOF, 2011), mismo que a su vez se encuentra dentro del Corredor Biológico Chichinautzin. La ubicación de la entrada de la cueva está en las coordenadas 18°59'43” N, 99°03'40” W, a una altitud de 1,960 m s.n.m, en la localidad de Santo Domingo Ocotitlán (Figura 5).

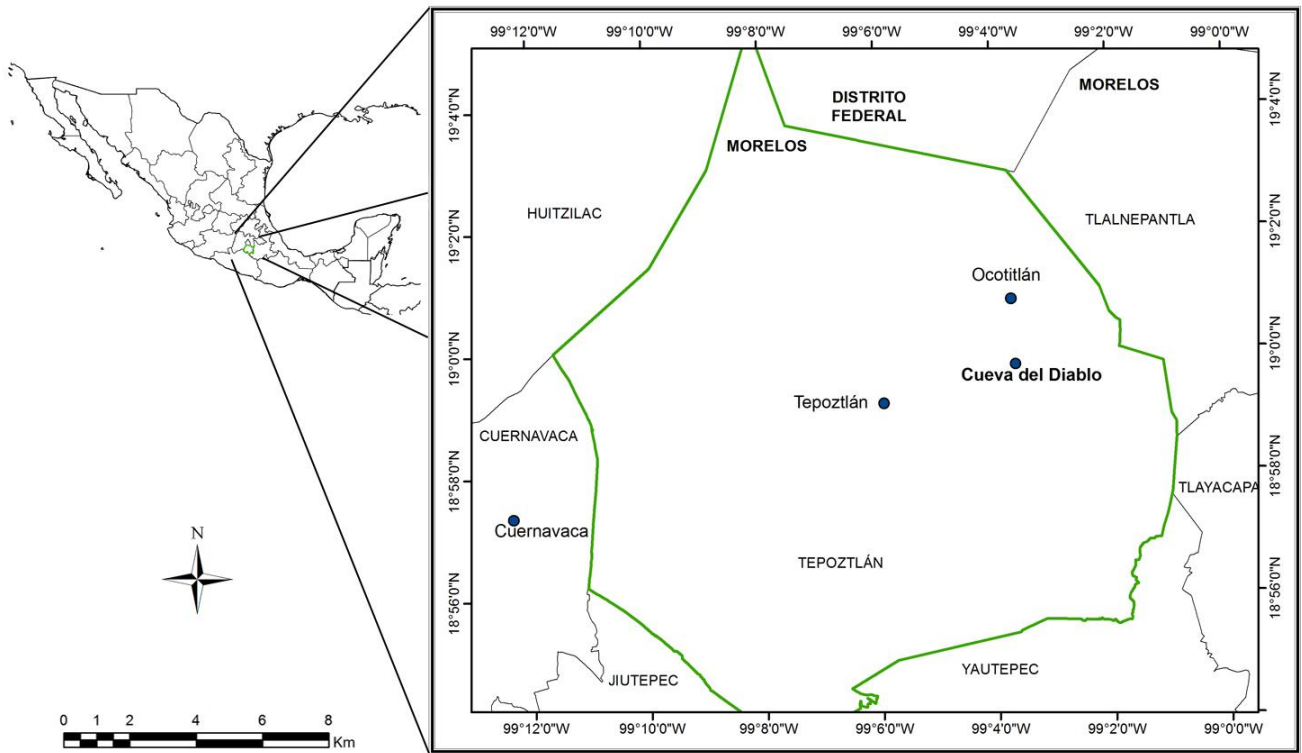


Figura 5. Mapa con la ubicación de la Cueva del Diablo y el Municipio de Tepoztlán.

En los alrededores de la cueva, la vegetación original corresponde al Bosque Tropical Caducifolio y en áreas a mayor altitud a bosques de Pino-Encino (Rzedowski, 1979). Por otro lado,

a pesar de encontrarse dentro de un Área Natural Protegida federal, es una zona impactada por las actividades humanas, ya que existen asentamientos humanos, zonas agrícolas y pecuarias, así como de extracción de otros recursos como el suelo, por lo que las especies representantes de la vegetación natural se encuentran en los bordes de caminos, de parcelas agrícolas o bien dentro de los jardines de las casas, y sólo en algunas zonas existen paisajes naturales más o menos conservados (obs. pers.).

La zona donde se localiza la cueva es de origen volcánico del grupo Chichinautzin, con derrames de lava basáltica, material volcánico clástico y aluvión. Se encuentra roca extrusiva básica, compuesta por andesita y su edad es del Plioceno, Pleistoceno y reciente. La cueva tiene numerosos túneles y cámaras con diferentes alturas. La temperatura ambiente, dependiendo de la zona, va de los 16 hasta los 28°C, la temperatura del suelo es de 15 a 23°C, el pH es ácido, con valores de 3 a 6 (Hoffman *et al.*, 1986).

Dentro de la cueva habitan principalmente tres especies de murciélagos: *Leptonycteris nivalis* y *Desmodus rotundus* de la familia Phyllostomidae, y *Pteronotus parnelli mexicanus* de la familia Mormoopidae; además se han reportado capturas ocasionales de *Anoura geoffroyi*, *Artibeus jamaicensis* y *Myotis velifer* (López-Segurajáuregui *et al.*, 2006). Por otra parte, se han observado cacomixtles (*Basariscus astutus*) y huellas de mapache (*Procyon lotor*) al interior de la cueva (obs. pers.). Éstos son los únicos vertebrados que habitan dentro de la cueva, aunque también se encuentran alrededor de 50 especies de artrópodos, además de ocho especies de hongos (Hoffmann *et al.*, 1986).

I.6. Antecedentes

Con otra ipomea arborescente, *Ipomoea wolcottiana* en Chamela, Jalisco, se ha demostrado que necesita de polinizadores para reproducirse sexualmente (Rosas *et al.*, 2010). En el trabajo de

Bullock *et al.* (1987) con esa misma especie, se registraron como visitantes florales diurnos 21 especies de abejas, además de dos especies de aves; mientras que para los nocturnos sólo se registró un esfíngido y no se documentó ninguna especie de murciélago, aunque no se realizaron observaciones durante la noche. En contraste, Sánchez (2004) y López (2010) han encontrado que “*Ipomoea arborescens*” forma parte importante de la dieta de *L. nivalis* durante su estancia en la Cueva del Diablo en Tepoztlán, hallando polen de esta especie en casi el total de las muestras de pelo y excretas. Además, se ha encontrado polen de *Ipomoea* sp. en los estómagos de *Leptonycteris yerbabuena*, *Glossophaga soricina* y *G. commissarisi* en Guerrero, Veracruz, Chiapas y Oaxaca (Álvarez y González-Quintero, 1970; Quiroz *et al.*, 1986; Sánchez y Álvarez, 2000; Riechers *et al.*, 2003), por lo que no es de sorprender que las flores de estas plantas también sean un recurso para *L. nivalis*. Otras especies de *Ipomoea* (enredaderas) en Chamela también son visitadas por murciélagos, como *I. ampullacea* e *I. neei* (Rosas *et al.*, 2010). No se han realizado estudios con *I. murucoides*.

No se tienen reportes de estudios fisiológicos sobre la alimentación para *L. nivalis*, pero sí para otras especies cercanas como *L. yerbabuena*, en la que se ha medido la respuesta de consumo y se muestra su preferencia por concentraciones de azúcar más altas en el néctar, así como ciertas limitantes digestivas para asimilar la energía de néctares diluidos (Ayala-Berdon *et al.*, 2008).

Moreno-Valdez (2004) estudió la disponibilidad del recurso alimenticio que representa el agave para *L. nivalis* en la cueva El Infierno, Nuevo León, y encontró que existe una correlación entre la población del murciélago y los agaves en floración. Otro estudio semejante es el de Petit y Pors (1996), quienes estimaron la tasa metabólica de campo de *L. curasoae* con base en modelos propuestos por Nagy (1987) y con ello estimaron la capacidad de carga de la población de

murciélagos de acuerdo a la disponibilidad de néctar de las cactáceas columnares de la isla Curaçao.

I.7. Objetivos e hipótesis

I.7.a. Objetivo general

- Caracterizar los rasgos generales de la interacción ecológica que ocurre durante el invierno entre *Leptonycteris nivalis* e *Ipomoea murucoides*

I.7.b. Objetivos particulares

- Evaluar la importancia relativa de *I. murucoides* dentro de la dieta de *L. nivalis* en una temporada de estancia en Tepoztlán, Morelos.
- Estimar la importancia de *L. nivalis* en la reproducción sexual de *I. murucoides*.
- Estimar de manera preliminar la capacidad de carga para *Leptonycteris nivalis* en Tepoztlán con respecto al recurso que representan las flores de *Ipomoea murucoides* durante el invierno.

I.7.c. Hipótesis

- Si *I. murucoides* constituye parte importante de la dieta de *L. nivalis*, esta planta también debe cubrir gran parte de los requerimientos energéticos del murciélago, y por lo tanto aportar una cantidad importante de energía que determine la capacidad de carga.

- Dado que la floración de *Ipomoea* ocurre durante la estancia de *L. nivalis* en la zona, y que la antesis es nocturna, el murciélago podría ser un elemento importante para la reproducción sexual de esta planta.

I.8. Justificación

Leptonycteris nivalis es un murciélago parcialmente endémico de México, es decir que casi la totalidad de su distribución se encuentra en nuestro país. Arita y Ortega (1998) consideran a *L. nivalis* en un estatus especial de conservación por ser polinizador, migratorio y refugiarse en cuevas donde también lo hace el vampiro común, *Desmodus rotundus*, lo que lo hace muy vulnerable a campañas de control del murciélago vampiro. Por estas razones se encuentra bajo distintas normas de protección (ver Sección I.2). Sin embargo, y sobre todo si se quiere trabajar en aspectos de conservación, falta mucho por averiguar sobre la ecología de *L. nivalis*, particularmente sobre las interacciones que mantiene con otros seres vivos.

El plan de recuperación propuesto para *L. nivalis* (USFWS, 1994) identifica diferentes acciones de recuperación que deben ser llevadas a cabo para mejorar el estado de la especie. Entre estas acciones se incluye la realización de estudios ecológicos con respecto a su alimentación, como lo es determinar la cantidad de alimento que necesita diariamente cada murciélago y la colonia. También señala que es necesario conocer las características necesarias del hábitat para soportar poblaciones viables, así como el monitoreo de colonias y refugios. Estos aspectos son abordados parcialmente a lo largo de este trabajo.

CAPÍTULO II

¿ES *I. murucoides* UN ALIMENTO RELEVANTE PARA *L. nivalis*?

II.1. Introducción

El análisis de la dieta es fundamental para entender muchos aspectos de los murciélagos que se alimentan de plantas (Voigt *et al.*, 2009). Los murciélagos han desarrollado evolutivamente diferentes adaptaciones para consumir diferentes alimentos. Los murciélagos nectarívoros presentan largas lenguas, una dentición reducida y un rostro de moderadamente alargado, como en las especies generalistas de *Glossophaga*, a muy alargado como en *Musonycteris harrisoni*, que es la especie con mayor grado de especialización morfológica (Tschapka y Dressler, 2002). Si bien los glosófagos poseen especializaciones morfológicas que promueven la nectarivoría, cabe destacar que muchos de ellos pueden complementar su dieta con otro tipo de alimento como polen, frutos e insectos, de los cuales obtienen proteínas que no se encuentran en el néctar, que es rico en azúcares pero no en otros nutrientes (Thomas, 1988). Adaptaciones fisiológicas hacen posible la digestión no sólo del néctar sino también del polen. La presencia de algunas enzimas en el tracto digestivo del murciélago facilita la extracción del contenido nutricional de los granos de polen de manera eficiente (Herrera y Martínez del Río, 1998; Roulston y Cane, 2000; Capítulo IV).

Existen distintas técnicas para estudiar la dieta de los murciélagos nectarívoros. A través del análisis de isótopos estables de carbono se puede obtener información sobre el tipo de metabolismo (C_3 ó CAM) de las plantas que se alimenta, pero no se puede saber de qué especies. Con esta técnica, Téllez (2001) determinó que *L. nivalis* es en general más especializado en plantas CAM (cactáceas y agaves) que *L. yerbabuena*, si bien durante el invierno *L. nivalis* cambia sus patrones de dieta hacia recursos de tipo C_3 .

Por otra parte, se puede extraer directamente el contenido estomacal, lo cual implica el sacrificio del animal. Técnicas menos invasivas pueden ser la revisión de excretas, o bien tomar muestras del polen que traen adherido en el pelaje (Voigt *et al.*, 2009). La última tiene la ventaja de no ser invasiva, ser de fácil aplicación y que no se requiere tener al individuo cautivo por mucho tiempo. La desventaja es que no permite la aplicación de acetólisis, requerida para la identificación fina de muchas especies mediante granos de polen (Sánchez, 2004; López, 2010).

También hay diferentes enfoques y métodos para analizar la dieta a través de las muestras de granos de polen. Por ejemplo, se puede realizar un conteo total de los granos (enfoque palinológico), o bien documentar sólo presencia/ausencia (enfoque quiropterológico). López (2010) realizó un estudio abordando ambos enfoques, llegando a resultados similares, aunque variando la importancia relativa de algunas de las especies de plantas. Por otra parte, las flores de distintas especies producen polen en distintas cantidades, por lo que la cantidad relativa de los granos encontrados no puede utilizarse directamente como un indicativo del uso relativo de las especies de plantas (Thomas, 1988).

De manera independiente, Sánchez y Medellín (2007) y López (2010) han empleado el análisis de excretas y de polen en pelo con *L. nivalis*, y en ambos estudios se determinó que *Ipomoea arborescens* (= *I. murucoides*) fue el componente principal de la dieta del murciélago

magueyero mexicano en Tepoztlán, encontrándose en más del 90% de las muestras de pelo analizadas.

El objetivo de esta parte del trabajo es confirmar que *L. nivalis* se alimenta principalmente de *I. murucoides* a lo largo de toda la temporada invernal 2010-2011 (durante el muestreo de los parámetros estudiados en los capítulos que se discuten más adelante). El objetivo no es detallar la composición de la dieta, considerando que previamente se han realizado trabajos finos y específicos para ese tema con *L. nivalis* (Sánchez, 2004; López, 2010). En esos mismos estudios, *I. murucoides* resultó el elemento principal de la dieta de *L. nivalis*, por lo que se espera que la importancia relativa de *I. murucoides* en la dieta permanezca alta durante toda la temporada invernal 2010-2011.

II.2. Métodos

Se realizaron muestreos de una noche cada 15-20 días, desde el 5 de septiembre de 2010 hasta el 2 de febrero de 2011, tiempo que permaneció el murciélago magueyero en la Cueva del Diablo. En total se realizaron nueve muestreos. En cada uno de ellos se colocó una red de niebla (6 m, Avinet, EUA) a la entrada de la cueva de las 2400 a las 0500 horas para atrapar murciélagos a su regreso al refugio. Este horario se eligió para asegurar la captura de individuos que ya habían forrajeado. A los organismos capturados se les tomaron muestras de polen empleando pequeños trozos (aprox. 125 mm³) de gelatina teñida con fucsina, preparada de acuerdo a Dafni *et al.* (2005). El cuadro de gelatina se frotó por el cuerpo del animal y se depositó en tubos de microcentrífuga, que fueron puestos en refrigeración hasta su análisis (Voigt *et al.*, 2009). Se tomaron muestras de la mayoría de los individuos capturados en la red, los que sumaron un total de 382 murciélagos, de los cuales se revisaron 208 muestras.

Una vez en el laboratorio, cada muestra se colocó en un portaobjetos y se expuso directo al fuego para fundir la gelatina, poco después se colocó un cubreobjetos encima de la muestra y se recubrieron los bordes con barniz de uñas transparente para fijar la preparación. Además de la simplicidad de la técnica, ésta se ha empleado previamente con la misma especie de murciélago en la misma zona (Sánchez, 2004).

Las preparaciones fueron revisadas al microscopio óptico en aumentos de 10x y 40x. Para analizar las muestras se siguieron transectos que cortaban la preparación de extremo a extremo, procurando mantener un balance en la exploración del campo (López, 2010). Se identificaron los granos de polen mediante comparación con fotografías de trabajos anteriores (Sánchez, 2004; López 2010) y con colectas de polen directamente de las flores de la zona, colectándolo con la misma técnica y material con el que se tomó el polen de los murciélagos.

Para analizar la composición de la dieta se siguió un enfoque quiropterológico de acuerdo con López (2010), es decir revisar sólo presencia/ausencia de los granos de polen de las especies, tomando como mínimo de granos 1 para granos grandes como *Bahuinia* y *Calliandra*, 3 para los pequeños y poco abundantes como *Ceiba* y *Pseudobombax* y 10 para los pequeños y muy abundantes como *Ipomoea* y *Agave* (Sánchez, 2004; López, 2010). También se encontraron granos de especies que no se identificaron; se tomó en cuenta su presencia a partir de un mínimo de 10 granos, ya que cuando estaban presentes eran generalmente abundantes. Cabe destacar que en una sola muestra podía ocurrir la presencia de más de una especie de planta. Para analizar de manera estadística las diferencias en la composición de la dieta entre los distintos muestreos se empleó una prueba de G (Zar, 2010).

Adicionalmente, se construyó una curva de acumulación de especies para evaluar el inventario de especies (se agruparon las especies de *Agave* por lo que para este análisis se manejan más bien como taxa y no como especies) de plantas registradas en la dieta. Como

unidad de muestreo se emplearon las muestras de polen obtenidas de cada murciélago individual. La curva suavizada se obtuvo con 100 aleatorizaciones utilizando el software EstimateS 8.2 (Cowell, 2006). Para describir la curva de acumulación se utilizó el modelo de Clench, ya que éste es el adecuado cuando la experiencia del colector aumenta con el tiempo de muestreo, por lo que también se aumenta la probabilidad de añadir nuevas especies, hasta llegar a un límite (Soberón y Llorente, 1993; Jiménez-Valverde y Hortal, 2003; Díaz-Francés y Soberón, 2005). Para ajustar esta función se empleó la estimación no lineal Simplex & Quasi-Newton (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003) utilizando el software Statistica 7.0 (StatSoft). La ecuación de Clench es la siguiente:

$$S_n = \frac{an}{(1 + bn)}$$

donde a es la tasa de incremento de nuevas especies al inicio del inventario y b es un parámetro de la forma de la curva. Para evaluar la calidad de los datos se puede calcular la pendiente al final de la curva del siguiente modo:

$$\frac{a}{(1 + bn)^2}$$

Cuando la pendiente adquiere un valor menor a 0.1 se considera que el inventario es fiable, al acercarse a este valor será necesario un esfuerzo de muestreo cada vez mayor para añadir más especies al inventario (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003).

II.3. Resultados

Las especies de plantas mejor representadas en la dieta fueron *Ipomoea murucoides* (Convolvulaceae) y *Agave* sp. (Agavaceae) durante toda la temporada. *Ceiba aesculifolia* (Bombacaceae), aunque en menor medida, también estuvo presente en varias ocasiones. Otros

granos presentes fueron de *Pseudobombax ellipticum* (Bombacaceae), *Calliandria houstoniana* y *Bauhinia unguolata* (Fabaceae). Cuatro especies más, no identificadas, aparecieron en unas pocas muestras (Figura 7). A principios de diciembre se presentó el mayor número de especies.

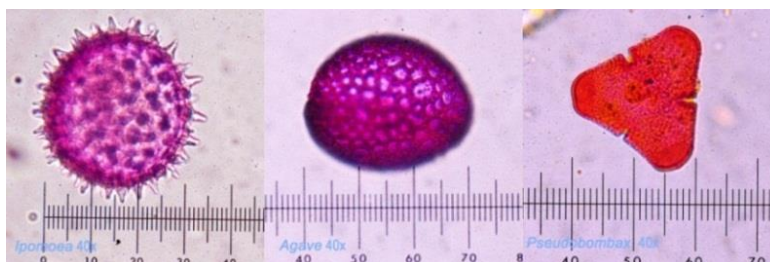


Figura 6. Algunos de los granos de polen de las muestras colectadas. De izquierda a derecha: *Ipomoea murucoides*, *Agave* sp., *Pseudobombax ellipticum*. Todas observadas al microscopio óptico con objetivo 40x.

Las especies presentes en la dieta durante casi toda la estancia de *L. nivalis* corresponden a *Ipomoea* y *Agave*, aunque la primera casi siempre está en un mayor porcentaje de las muestras. La mayoría de las demás especies se hallaron en un número reducido de muestras y no durante toda la temporada. Se encontró que la dieta no es homogénea durante los diferentes muestreos ($G=135.6, P<0.001$).

El modelo de Clench ($R^2=0.92$) para la curva acumulativa de especies sugiere que el muestreo fue muy completo (pendiente al final de la curva =0.05) para la temporada estudiada. Bajo este modelo, se calcula que la asíntota de la curva se encuentre en los 11 taxa, por lo que se habrían registrado el 93% de los taxa que se pueden encontrar con los métodos empleados (Figura 8).

II.4. Discusión

La diferencia estadística en la composición de la dieta a través de los distintos muestreos puede estar relacionada con el hecho de que en los primeros muestreos son pocas las especies que

aparecen y en proporciones bajas, además de que en octubre y diciembre apareció un mayor número de especies.

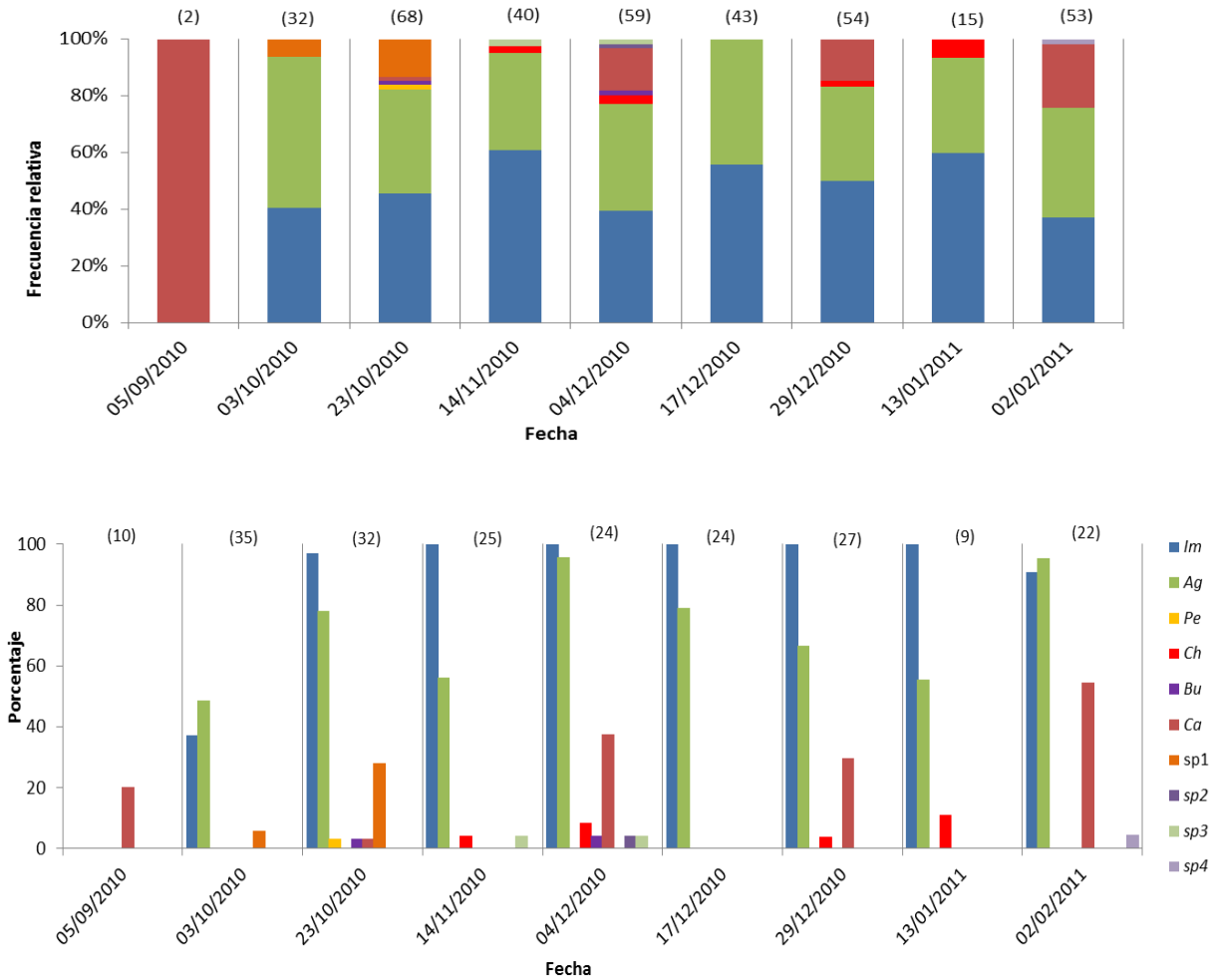


Figura 7. Dieta de *L. nivalis*. En la parte superior se muestra la importancia relativa por el número de observaciones independientes. Dado que en cada muestra podía haber más de una especie de polen, en la parte inferior se muestra la importancia considerando el número de murciélagos revisados. Los números entre paréntesis indican el número de muestras. *Im*= *Ipomoea*, *Ag*= *Agave*, *Pe*=*Pseudobombax ellipticum*, *Ch*= *Calliandria houstoniana*, *Bu*= *Bahinia unguulate*, *Ca*= *Ceiba aesculifolia*, *sp1*= Malvaceae, *sp2*= Asteraceae; *sp3* y *sp4* no se identificaron.

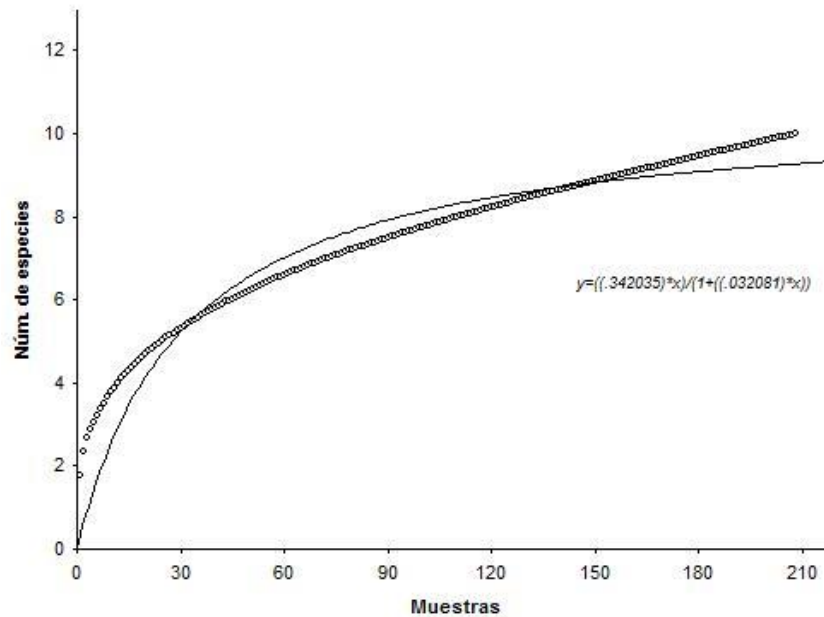


Figura 8. Curva de acumulación de especies de las plantas representadas en la dieta de *L. nivalis*. Los círculos corresponden a los valores observados aleatorizados. La línea continua es el modelo de Clench y la ecuación es la que describe esta curva ($a=0.342$ y $b=0.032$)

Sánchez (2004) reporta una mayor importancia de *Ipomoea* al principio de la temporada, en septiembre, y disminuye levemente conforme ésta avanza. En el presente estudio no se observó este patrón, siendo los primeros meses (septiembre y octubre) los que tienen menor número de muestras de caahuate, y su presencia no disminuye después, sino que permanece constante en proporciones elevadas.

En cuanto a *Agave*, Sánchez (2004) reporta que es en febrero cuando ocurre la mayor frecuencia de observaciones y en diciembre ocurre la menor frecuencia, mientras que *Ceiba aesculifolia* permanece constante de septiembre a enero y para febrero ya no está en las muestras. Durante 2010-2011, es en diciembre y febrero cuando ocurrió una mayor frecuencia de muestras con *Agave*. En el caso de *Ceiba aesculifolia*, apareció intermitentemente, faltando en octubre, noviembre y enero. Esto nos habla de que la importancia relativa de las plantas utilizadas como alimento puede variar en diferentes temporadas. Sin embargo, los granos de

Ipomoea siempre están en proporciones altas. El mayor número de especies representadas en la dieta fue a principios de diciembre, lo cual se podría asociar a que este momento es cuando ocurre al período reproductivo (Toledo, 2009).

Por otra parte, durante los primeros días de su estancia, *L. nivalis* debió complementar su dieta con recursos de otro tipo como frutos o insectos (que no se detectan con la técnica empleada), pues durante septiembre, y aún a principios de octubre, no todos los murciélagos traían polen adherido al pelo: sólo el 20% de los murciélagos traían polen. Brown (2008) especula que *L. nivalis* puede alimentarse principalmente de insectos cuando no hay agaves en floración en Texas, aunque por los métodos empleados lo maneja con precaución. También es posible que se alimenten del néctar de flores cuya morfología no está adaptada para dejar rastros de polen en el pelaje de los murciélagos, por lo que su uso no se detectaría, por ejemplo, Sánchez (2004) no detectó granos de *Stenocereus beneckei* en pelo, pero sí en excretas de *L. nivalis* en la Cueva del Diablo (aunque a partir de noviembre); *S. beneckei* tampoco fue registrada en este muestreo.

Por otra parte, Murguía (1995) señala que la revisión del polen mediante microscopía fotónica no permite una distinción clara de las especies de la serie *Arborescentes*, como lo sería con estudios de microscopía de barrido. De este modo, los granos identificados en este estudio pueden corresponder a *I. murucoides*, pero también cabe la posibilidad de que sea de otras especies del género *Ipomoea*. En altitudes menores, pero no tan lejanas en distancia (por ejemplo Tlayacapan, a aprox. 15 km de la cueva) existe al menos otra especie de *Ipomoea* arbórea: *I. pauciflora*, que presenta una fenología floral semejante a *I. murucoides* (Murguía, 1988), además existen otras tres especies de *Ipomoea* arbóreas en el estado de Morelos (McPherson, 1981). *L. yerbabuena* tiene la capacidad de desplazarse más de 50 km diariamente hacia los sitios donde se alimenta (Medellín *et al.*, en prep.); de tener al menos la misma capacidad, no sería difícil para *L. nivalis* alimentarse en zonas más lejanas a Tepoztlán, tomando en cuenta además que *I.*

murucoides tiene una distribución amplia y simpátrica con otros árboles de *Ipomoea* (McPherson, 1981).

Aunque aquí no se realizó un análisis de la diversidad de plantas visitadas por *L. nivalis*, los taxa encontrados no son muy diferentes a los reportados por Sánchez (2004) y López (2010), si bien estas autoras detallan un par de taxa más, por ejemplo *Stenocereous beneckeii* (Cactaceae), que aparece sólo en muestras de excretas y no de pelo. López (2010), en su estudio detallado de dieta (identificando cada una de las especies de *Agave*) registró el 81% de las especies de acuerdo con el modelo de Clench, obteniendo un buen registro representativo (pendiente al final de la curva = 0.15) con sus métodos empleados. Aquí se registró el 93% de los taxa (pendiente = 0.05), de manera que como la misma autora señala, las especies que faltan por registrarse deben ser poco abundantes dentro de la dieta de *L. nivalis*.

Los estudios de dieta de murciélagos nectarívoros presentan una tendencia por un número reducido de especies que se presentan en un porcentaje alto del total de granos contabilizados y por muchas especies con números bajos en el conteo de granos y en la presencia de las muestras (Stoner *et al.*, 2003; Sánchez, 2004; López, 2010). En el presente estudio, *Ipomoea* y *Agave* dominaron las muestras, pero cabe mencionar que se han reportado al menos 13 especies del género *Agave* como elementos de la dieta de *L. nivalis* en la región (López, 2010), por lo que la importancia relativa de cada especie de este género podría ser baja. Mientras tanto, las especies de *Ipomoea* pertenecientes a la serie *Arborescentes* presentes en la región (Morelos y zonas cercanas de la cuenca del Balsas) son sólo cinco (McPherson, 1981). Por ello, a pesar de que no se distinguieron las especies de *Ipomoea* y *Agave*, es probable que *I. murucoides* tenga una mayor importancia relativa que cualquier especie de *Agave*, aunque dicha especulación tendría que verificarse con técnicas que permitan distinguir a nivel de especie entre los granos de polen.

II.5. Conclusiones

El murciélago magueyero mexicano se alimentó del polen y néctar de plantas pertenecientes a al menos nueve géneros y seis familias distintas. Si bien la técnica empleada no permite discriminar entre los granos de polen de las distintas especies de *Ipomea*, como género sigue siendo el elemento principal de su dieta durante el otoño-invierno. La composición de la dieta varió a lo largo de la temporada, sólo *Ipomoea* y *Agave* fueron elementos constantes casi toda la temporada, aunque al principio *L. nivalis* debió complementar su dieta con otro tipo de recursos diferentes a *I. murucoides*, pues sólo el 20% de los murciélagos portaba algún tipo de polen (sólo de *C. aesculifolia*) en su pelaje, por lo que el restante 80% se alimentaba de algo que no dejaba rastros en el pelaje.

CAPÍTULO III

POLINIZACIÓN EN *I. murucoides* Y LA INTERVENCIÓN DE *L. nivalis*

III.1. Introducción

La polinización es el proceso de transporte de polen de las estructuras reproductivas masculinas (anteras en las plantas con flor) a las femeninas (estigmas) de una planta (Richards, 1986). Este proceso se puede dar de manera abiótica por agua o viento, o bien de manera biótica, como resultado de una de las interacciones que pueden existir entre plantas y animales (Bertin, 1989).

El sistema de apareamiento de una planta se refiere a la endogamia (autogamia) y el entrecruzamiento (alogamia), dado por la fracción de frutos y semillas producidas por autopolinización y polinización cruzada (Gurevitch *et al.*, 2006). El primer caso es cuando la fecundación se da entre gametos de la misma planta, mientras que en la polinización cruzada el polen de una planta llega al estigma de una flor de otra planta. Estas estrategias presentan ventajas y desventajas. Por ejemplo, la autopolinización presenta una garantía reproductiva ante la ausencia de polinizadores y aumenta su potencial de colonización (Lloyd, 1979), además de ahorrar energía y nutrientes en la producción de estructuras de atracción y recompensa. La principal desventaja es la reducción de variabilidad genética en las poblaciones, generando depresión por endogamia (Gurevitch *et al.*, 2006). La polinización cruzada proporciona una nueva

combinación de genes en cada planta, aumentando la variabilidad genética, pero esto requiere de una alta inversión en estructuras de atracción, así como la dependencia de vectores que realicen la transferencia del polen en el caso de la polinización biótica (Bertin, 1989). En algunas especies la formación de frutos viables no es posible por autopolinización, por lo que son autoincompatibles; del mismo modo existen especies capaces de producir frutos y semillas sin ser fecundadas (agamospermia), reproduciéndose asexualmente y sin la necesidad de vectores que transporten el polen (Bertin, 1989; Gurevitch *et al.*, 2006).

Muchos animales pueden fungir como polinizadores: insectos, aves, mamíferos o reptiles. Entre los mamíferos, destaca el grupo de los murciélagos (Winter y von Helversen, 2001). La polinización por murciélagos se asocia a diferentes adaptaciones, tanto en estos mamíferos como en las flores que polinizan. Los murciélagos nectarívoros tienden a tener un rostro alargado y lengua larga y retráctil con papilas alargadas en la punta, así como dientes muy pequeños, además de adaptaciones fisiológicas que les permiten llevar una dieta a base de néctar, que esencialmente es sólo agua y azúcar (Winter y von Helversen, 2001; Tschapka y Dressler, 2002, Ayala y Schondube, 2011; Capítulo IV).

Por otra parte, en las flores está lo que se denomina el síndrome de polinización de quiropterofilia, cuyas principales características son una anthesis nocturna, frecuentemente limitada a una sola noche, flores en forma de campana, relativamente grandes, olor intenso, color inconspicuo, y estar bien expuestas (Freeman, 1995; Winter y von Helversen, 2001; Tschapka y Dressler, 2002; von Helversen y Winter, 2003). Hay quienes discuten la existencia de los síndromes de polinización, considerando que la diversidad morfológica de las flores puede ser independiente del tipo de polinizador (Mitchell *et al.*, 2009; Ollerton *et al.*, 2009).

Fleming *et al.* (2009) hicieron una revisión de los procesos evolutivos de la polinización por murciélagos, encontrando que en total 67 familias de angiospermas tienen especies que son

polinizadas por quirópteros, y que los linajes más recientes de las angiospermas son los que tienen más plantas polinizadas por murciélagos. Del mismo estudio también se destaca que este tipo de polinización ha surgido independientemente en el 77% de las familias de plantas donde ocurre. von Helversen y Winter (2003) mencionan particularmente que la polinización por murciélagos glosófagos parece haber surgido independientemente de otros sistemas más de 100 veces.

Los estudios sobre polinización suelen incluir tratamientos de fertilizaciones manuales y experimentos de exclusión en los que se permite la visita de grupos de polinizadores de manera selectiva (Gurevitch *et al.*, 2006). De este modo se ha identificado el sistema reproductivo y los principales polinizadores en varias especies de plantas. Así, se ha demostrado la importancia de los murciélagos en la polinización de bombacáceas, cactáceas y agaváceas, entre otras (Nassar *et al.*, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Molina y Eguiarte, 2003; Quesada *et al.*, 2004; Arias *et al.*, 2006).

Son pocos los estudios sobre la reproducción en las plantas de la serie Arborescentes. En Chamela, *I. wolcottiana* se ha descrito como una planta autoincompatible (Rosas-Guerrero *et al.*, 2010), siendo diurnos sus principales visitantes, si bien no se han realizado observaciones nocturnas (Bullock *et al.*, 1987). En este estudio el objetivo es conocer el sistema de apareamiento (autógamo/alógamo) de *I. murucoides* y analizar su éxito reproductivo a través de distintas opciones de polinización, con la finalidad de vincular este aspecto con la aportación de los murciélagos a la reproducción sexual del cacahuete. Siendo un elemento abundante en el Bosque Tropical Caducifolio de la zona de Tepoztlán, la importancia de *L. nivalis* en la reproducción del cacahuete implicaría además que este murciélago es relevante para la estructura de la vegetación. Se partió de la idea de que al ser una planta con características quiropterofílicas y

ser dominante en la dieta de *L. nivalis* (Sánchez y Medellín, 2007; López, 2010; ver Capítulo II), los murciélagos contribuirían en gran medida a la formación de frutos.

III.2. Métodos

Se montaron seis tratamientos de polinización en campo. Los árboles de *I. murucoides* fueron seleccionados arbitrariamente dentro de un terreno cercano a la Cueva del Diablo en un área aproximada de 0.5 ha. En dicho terreno se llegó a un acuerdo con los propietarios para que no fueran cortados o manipulados los árboles experimentales, dado que la zona está sujeta a desmonte para la agricultura, ganadería, construcciones, o extracción de leña. El diseño original de los experimentos contemplaba 10 flores por 6 árboles por tratamiento. Sin embargo, en campo el número de repeticiones para cada tratamiento varió en función de la disponibilidad de botones florales dentro del terreno mencionado. Los tratamientos realizados fueron los siguientes:

- 1) Control. Las flores fueron únicamente etiquetadas y expuestas a las condiciones naturales. Se emplearon seis árboles distintos.
- 2) Agamospermia. Con la ayuda de pinzas, se emascularon botones florales inmaduros, en los que las anteras aún permanecían cerradas. Estas flores fueron excluidas de cualquier visitante. Con este tratamiento se sabría si la flor produce semillas aún sin ser polinizada, lo cual indicaría reproducción asexual. Se utilizaron seis árboles.
- 3) Autopolinización. De una misma flor, se frotaron directamente sus anteras contra el estigma. Las flores se excluyeron de cualquier visita. Este tratamiento señala si la especie es autocompatible. Se utilizaron cinco árboles.

- 4) Polinización cruzada. A flores previamente emasculadas, en el estigma se le frotaron anteras abiertas de flores de otro árbol, cuidando que estuviera a más de 50 m para asegurarse de que representaba un individuo genéticamente distinto. También fueron excluidas de visitantes. Este tratamiento representaría la reproducción sexual y la visita de polinizadores. Se usaron datos de cinco árboles.
- 5) Polinización nocturna. Las flores fueron excluidas de visitantes de las 0600 a las 1800 horas, y permanecieron disponibles a visitantes durante la noche. Se utilizaron datos de cuatro árboles.
- 6) Polinización diurna. Las flores fueron excluidas de las 1800 a las 0600 horas del día siguiente, permitiendo la visita de polinizadores durante el día, si bien las flores cerraban alrededor de las 1500 horas. Se emplearon datos de cuatro árboles.

Todas las exclusiones se realizaron empleando una malla de nylon blanca, de medidas aproximadas de 20x15 cm, procurando dejar espacio suficiente para la flor abierta (Figura 9). Para considerar la viabilidad del polen, se hicieron pruebas con acetocarmín (Dafni *et al.*, 2005) en el horario en que se realizaron las manipulaciones experimentales. Las flores bajo tratamiento fueron dejadas hasta su maduración en frutos, lo cual duró alrededor de cuatro meses. Los frutos fueron colectados y trasladados al laboratorio. Para medir las diferencias entre los distintos tratamientos se contabilizó el *fruit-set*, es decir la proporción de frutos formados del total de flores.

Los primeros experimentos se montaron en la temporada de invierno 2010-2011. Los resultados obtenidos en esta temporada fueron muy pocos porque muchas flores fueron abortadas: se registró 81% de abortos. Considerando este aspecto, los experimentos se repitieron en la temporada invernal 2011-2012, cuando el aborto fue de 75%, pero se utilizó un mayor

número de flores experimentales para obtener más datos. Para el análisis sólo se emplearon los datos de la segunda temporada.



Figura 9. Flor embolsada del tratamiento de polinización diurna, excluyendo visitantes durante la noche.

Por otra parte, se realizaron observaciones para conocer los visitantes florales diurnos y nocturnos. Durante el día, en cuatro períodos (0800, 1000, 1200 y 1400 horas) se realizaron observaciones de 20 minutos: 10 minutos de observación, 5 de descanso y 10 de observación. En cada observación se registró el número de visitantes a las flores, identificando el tipo de visitante a *grosso modo*: abejas, abejorros, aves, etc. Durante la noche, las observaciones se hicieron en cinco períodos (2000, 2200, 2400, 0200 y 0400) de 60 minutos. Para las observaciones nocturnas se emplearon lámparas infrarrojas (Wildlife Engineering, IRLamp6) y videocámaras de visión nocturna (Sony DCR-SR45). De esta manera se evitó el uso de luz visible para no intervenir en la conducta de los posibles visitantes. Estas observaciones se hicieron en seis ocasiones en enero, febrero y diciembre de 2011 y enero de 2012.

Para el análisis estadístico de los resultados experimentales, primeramente se transformaron los datos de proporción con la función arcoseno (Zar, 2010; Slauzon, 2005), se realizó una prueba de normalidad (Shapiro-Wilk) y de homocedasticidad (Leaven); posteriormente se realizó una prueba de ANOVA de una vía, como prueba post-hoc se utilizó la prueba de Schéffe, para encontrar diferencias entre los tratamientos de polinización. Los tratamientos Autopolinización y Agamospermia no produjeron frutos en ningún caso, por lo que

no se consideraron en el ANOVA, pues involucraban una varianza diferente por sí mismos. Por el bajo número de muestras, con los mismos datos se aplicaron pruebas no paramétricas (Kruskal-Wallis). Para todos los análisis estadísticos se utilizó el software SPSS 17.0.

III.3. Resultados

El sistema de apareamiento de *I. murucoides* es por alogamia, pues es autoincompatible y no produce frutos de manera asexual (agamospermia) (Figura 10, Tabla 1). Los tratamientos de polinización diurna, nocturna, cruzada y control no presentaron diferencias; tanto los resultados de ANOVA como los de Kruskal-Wallis mostraron este resultado ($F = 1.44, P = 0.28$; $\chi^2 = 3.94, P = 0.26$, respectivamente).

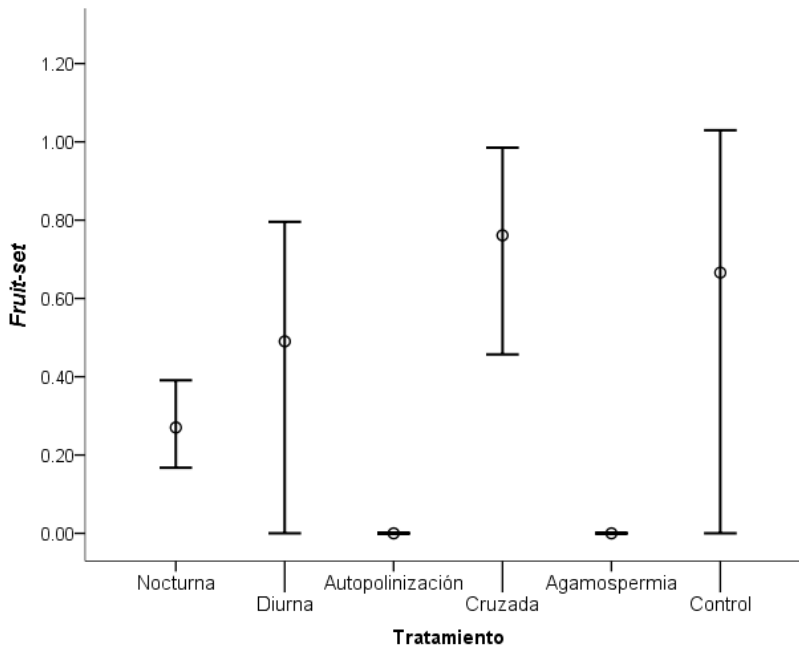


Figura 10. Resultados de los experimentos de polinización. Las barras indican los valores máximos y mínimos, los círculos son las medias.

Tabla 1. *Fruit-set* (media) para cada uno de los tratamientos en los experimentos de polinización.

Tratamiento	Flores	<i>Fruit-set</i> %
Polinización Nocturna	47	27.03
Polinización Diurna	49	47.82
Autopolinización	45	0
Polinización Cruzada	58	78.13
Agamospermia	47	0
Control	22	53.14

Se documentó muy poca actividad de los visitantes nocturnos durante las observaciones. No se logró registrar la visita de murciélagos a las flores y sólo ocurrieron un par de visitas de esfíngidos (Lepidoptera), mientras que durante el día los principales visitantes fueron abejas (Hymenoptera), constituyendo el 84.6% del total de visitas registradas. En menor medida, también se registraron visitas de abejorros, avispas (Hymenoptera) y colibríes (Trochilidae) (Tabla 2). También se observó la visita de moscas (Diptera) en algunas ocasiones, pero se detectó que éstas no hacían contacto con las anteras ni estigma. La actividad diurna es mucha y también es notorio que la mayor actividad de los visitantes se realiza en las primeras horas de la mañana, entre las 0800 y 1000 horas (principalmente por abejas), disminuyendo conforme avanza el día, siendo la actividad casi nula después de las 1400 h, además de que a las 1500 h la mayoría de las flores ya estaban casi o totalmente cerradas.

Tabla 2. Porcentaje de las visitas por grupo.

Visitante	% visitas
Abejas	85.6
Abejorros	4.8
Avispa	1.3
Colibríes	6.2
Esfíngidos	1.3

III.4. Discusión

Ipomoea murucoides resultó autoincompatible, del mismo modo que otras especies arbóreas de *Ipomoea*, como el caso de *I. wolcottiana* que habita en el bosque tropical caducifolio de Chamela (Bullock *et al.*, 1987; Chemas Jaramillo, 2004; Rosas-Guerrero *et al.*, 2010). La autoincompatibilidad y la incapacidad de formar frutos de manera asexual (agamospermia), indican que esta planta depende de un vector que promueva la polinización cruzada (Gurevitch *et al.*, 2006).

Un resultado que al parecer no apoya la hipótesis de que los murciélagos brindan un mayor éxito reproductivo a las plantas de cazahuate, es que el *fruit-set* fue estadísticamente igual en los demás tratamientos. Pero hay múltiples factores que pueden influenciar este resultado, ya sea por causa del polinizador o de la planta. En primer lugar, los resultados pueden variar en el tiempo, ya que el ambiente de polinización es muy variable, por lo que en una temporada puede haber baja producción de frutos y en otra no (Burd, 1994; Wilcock y Neiland, 2002).

La autoincompatibilidad y condición hermafrodita son factores que se han asociado con niveles bajos de *fruit-set* en muchas especies (Sutherland y Delph, 1984; Sutherland, 1986), factores que ocurren en *I. murucoides*. Valores relativamente bajos de *fruit-set* y altos niveles de aborto en especies quiropterofílicas sugieren una baja efectividad de estos polinizadores (Sutherland, 1986). La presencia de cargas mixtas de polen (presencia de polen de varias especies) en los murciélagos, el tamaño desproporcionado del murciélago en relación con los estigmas y el consumo activo del polen son argumentos que se han utilizado para señalar la hipótesis de los murciélagos como polinizadores poco efectivos (Fleming y Sosa, 1994; Ramírez, 1995). Sin embargo, diferentes estudios (Por ejemplo: Eguiarte *et al.*, 1987; Nassar *et al.*, 1997;

Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Molina y Eguiarte, 2003) demuestran que los murciélagos son los principales polinizadores de algunas plantas en ciertas regiones.

Considerando el gran porcentaje de flores abortadas (~80%), puede ser que el proceso de polinización no tenga tanta influencia sobre la formación de frutos, sino que la planta toma una estrategia distinta. Para explicar la gran proporción de abortos en flores de *I. wolcottiana* en Chamela, Parra y Bullock (2003) sugieren que la abundante producción de flores funciona más bien como donación de polen, es decir que la mayoría de las flores representan principalmente un aporte a la función masculina de la flor. Stephenson (1981) y Sutherland (1987) mencionan varias hipótesis que podrían explicar la baja producción de frutos en especies hermafroditas autoincompatibles. Una de ellas es que haya limitación por polen, es decir que no hay suficiente transferencia de polen entre las flores, lo cual estaría asociado con un mal desempeño de los polinizadores, o a que hay muchas más flores que polinizadores potenciales.

Un aspecto a considerar en este sentido es la estructura paisajística y la fragmentación. El comportamiento de forrajeo y el estado de la vegetación (paisaje) podrían intervenir también en la polinización, ya que el comportamiento de forrajeo de un polinizador es el resultado de un conjunto de mecanismos fisiológicos y conductuales que están sobrepuestos en un contexto ambiental (Waddington, 1983). Se ha documentado en algunas bombacáceas que la misma especie de planta puede tener un éxito reproductivo (debido a los murciélagos) diferente en zonas fragmentadas y conservadas (Quesada *et al.*, 2004). La presión por el cambio de uso de suelo en Tepoztlán es constante, modificando el paisaje del Bosque Tropical Caducifolio. La fragmentación también podría estar interviniendo en las visitas que realiza *L. nivalis* a *I. murucoides*. En este sentido hay que tomar en cuenta que los experimentos y la mayoría de las observaciones de visitantes florales se realizaron en los alrededores de la cueva del Diablo, y esa zona se encuentra altamente perturbada.

En el caso de *I. murucoides*, la idea de limitación por polen puede quedar descartada, ya que de ser el caso la polinización cruzada que se efectuó manualmente habría mostrado un *fruit-set* más alto que el control, lo cual no ocurrió de manera estadísticamente significativa. Además, la presencia de polen en el pelaje del murciélago (Capítulo II) revela que éste transfiere el polen entre las flores. No obstante, esto no implica que sólo se abortan las flores que no fueron polinizadas o que la polinización es lo que necesariamente limita el *fruit-set* (Stephenson, 1981).

Otra idea sugiere una limitación por recursos. En este caso la planta no cuenta con los recursos energéticos o de nutrientes necesarios para producir o madurar todos los frutos, independientemente del papel de los polinizadores. Por ejemplo, la disponibilidad de fósforo en el suelo que ocupa *I. wolcottiana* influye en la producción de flores, que a su vez está relacionada con la producción de frutos (Parra y Bullock, 1998 y 2003). Para examinar este aspecto en *I. murucoides* sería necesario estudiar las propiedades del suelo en que se encuentra y ver si existe alguna relación con la producción de flores y frutos.

Otra teoría habla de un aborto selectivo. Como parte de un proceso de selección sexual, cuando el éxito en la polinización es alto y se inician más frutos de los que se maduran, entonces la planta aborta selectivamente madurando sólo aquellos frutos de mejor calidad genética (Lee, 1984; Stephenson y Winsor, 1986; Sutherland, 1987; Willson, 1994), o bien abortando aquellos frutos dañados ya sea por parásitos o condiciones ambientales como calor o frío excesivos (Stephenson, 1981; Bawa y Webb, 1984; Sutherland, 1987). Qué flores se polinizaron primero, el número de frutos desarrollándose, la fuente del polen o la combinación de estos factores es lo que puede determinar qué flores se abortan. La sobreproducción de flores y su subsecuente aborto parece proveer a las plantas cierto grado de control sobre el número y calidad de su descendencia (Stephenson, 1981).

Esta idea que relaciona la producción de frutos de manera independiente de la historia de polinización de la flor, sugiere que no es una limitación lo que produce un bajo número de frutos. La sobreproducción de flores puede cumplir con el objetivo de atracción para asegurar la visita de polinizadores, ya que éstos se acercarían preferentemente a inflorescencias más grandes (Bell, 1985). Esta idea sugiere que la planta aborda una estrategia específica en la que aquellas flores abortadas contribuyen únicamente a la función masculina de la flor a través de la donación de polen (Sutherland, 1987). Para explorar esta idea experimentalmente se pueden realizar análisis de paternidad (Goluvob y Ortega, 2007). Dicha idea sugiere que las que producen más polen deberían de dejar una proporción mucho más alta de hijos por la función masculina. De este modo la planta también asigna cuidadosamente los recursos hacia la parte energéticamente más cara, que es la femenina, pues implica el desarrollo de nuevas estructuras (Stephenson, 1981; Sutherland, 1987).

En *I. wolcottiana* se han estudiado diferentes factores como la disponibilidad de fósforo, la herbivoría foliar, el parasitismo, la tasa de visitas y la morfología floral como determinantes del *fruit-set* y el aborto de flores, llegando a la conclusión de que la sobreproducción de flores funciona como estrategia de donación de polen (Parra y Bullock, 1998, 2000, 2003 y 2005). Algo similar puede estar ocurriendo con *I. murucoides* en Tepoztlán. Si bien no hay datos de limitantes por nutrientes en el suelo, es claro que la presencia de *L. nivalis* (e incluso otros visitantes florales) asegura la transferencia de polen, ya que el murciélago incluye en su dieta esta planta de manera ininterrumpida a lo largo de su estancia (Sánchez, 2004; ver Capítulo II), por lo que los cazahuates necesariamente reciben la visita de estos murciélagos, transportando su polen.

Esto también implica que, el hecho de no haber logrado la documentación de las visitas por murciélagos, no es un reflejo real de la interacción. Es decir, los murciélagos efectivamente visitan estas flores, como sabemos por la carga de polen, pero el diseño de muestreo empleado

no permitió documentar este hecho. Una variable no contemplada fue el sitio de las observaciones, ya que se hicieron sin conocer los patrones de forrajeo de *L. nivalis*, que de manera similar a *L. yerbabuena* podría desplazarse decenas de kilómetros hacia su área de forrajeo (Fleming *et al.*, 1992; Medellín *et al.*, en prep.). Conociendo el área de forrajeo y haciendo observaciones intensivas durante todo el período de actividad, probablemente se lograría registrar la visita de *L. nivalis* a las flores de *I. murucoides*.

Además, los murciélagos nectarívoros tienen requerimientos energéticos muy altos que los obligan a visitar una gran cantidad de flores en búsqueda de néctar (González-Terrazas *et al.*, 2012; ver Capítulo IV), facilitando el entrecruzamiento genético de las plantas, por lo que posiblemente este murciélago sea un factor importante en la variabilidad genética de *I. murucoides*. Sin embargo, este tema requiere ser estudiado más a fondo.

III.5. Conclusiones

Con esta parte del estudio se puede afirmar que *Ipomoea murucoides* necesita forzosamente de polinizadores que promuevan la polinización cruzada, ya que no es capaz de formar frutos por autopolinización ni por vía asexual.

También se determinó que en la temporada estudiada la producción de frutos de *Ipomoea murucoides* no fue debida principalmente a la polinización por murciélagos. A pesar de ello, no se puede desechar por completo la idea de que *Leptonycteris nivalis* sea pieza importante en la reproducción de la planta, pues tanto polinizadores diurnos como nocturnos propiciaron la formación de frutos en alguna medida y además varios estudios reportan que la dieta de *L. nivalis* en la zona está dominada por *Ipomoea*.

Al analizar la dieta de *L. nivalis* y revisar los resultados de los experimentos de polinización, surge la duda de por qué si los murciélagos tienen como principal fuente de alimento las flores de cacahuete, entonces no se registró la visita de quirópteros a las flores y el éxito reproductivo por polinización nocturna no fue particularmente alto. Probablemente intervino el azar, en la medida que no se lograron las observaciones en el momento adecuado en los árboles adecuados, por lo que el diseño de las observaciones presentó problemas. Conociendo más acerca del comportamiento de forrajeo y con observaciones más intensivas, probablemente se lograría registrar la visita de *L. nivalis* a las flores de *I. murcuoides*. Cabe destacar que hay tantas flores, que independientemente de la técnica empleada, puede ser difícil detectar las visitas de animales que tienen grandes áreas de forrajeo.

Por otra parte, el éxito reproductivo de la planta podría estar determinado por factores independientes a la visita de los polinizadores, de manera que aunque *L. nivalis* haga un papel óptimo como polinizador, la planta podría estar presentando estrategias (o limitantes) que enmascaran la indudable participación de los murciélagos o incluso de otros polinizadores.

CAPÍTULO IV

OFERTA Y DEMANDA ENERGÉTICA

IV. 1. Introducción

A través de sus alimentos, los animales obtienen la energía y los nutrientes que necesitan para llevar a cabo su ciclo de vida. La calidad de un alimento en particular depende no sólo de la composición química, nutrientes y energía almacenados en dicho alimento, sino también de la eficiencia con la cual dichos nutrientes y energía pueden ser extraídos y asignados a las funciones básicas del animal (Herbest, 1988; Hill *et al.*, 2008).

Muchas moléculas distintas sirven como nutrientes para los animales, incluyendo proteínas y aminoácidos, carbohidratos, lípidos y vitaminas. Los carbohidratos son la fuente principal de energía química y la mayor fuente de éstos son los azúcares simples (mono y disacáridos), la celulosa y el glucógeno (Randall *et al.*, 2002).

El principal alimento de los murciélagos glosófagos, como *L. nivalis*, es el néctar (Herbest, 1988). El néctar contiene principalmente azúcares en solución, siendo los principales la sacarosa, la fructosa y la glucosa, variando las proporciones de éstos según la especie de planta (Baker y Baker, 1983). Otros compuestos presentes en dilución en el néctar son los aminoácidos,

vitaminas, electrolitos, fenoles y antioxidantes, pero sólo en pequeñas cantidades. Los tipos de azúcares presentes en el néctar pueden estar relacionados con el tipo de polinizador que visita las flores, de manera que el néctar es trascendental para la mayoría de las especies polinizadas por animales (Baker y Baker, 1983; Thomas, 1988).

Todos los organismos necesitan de energía para llevar a cabo sus funciones biológicas. La velocidad con que un animal consume energía se denomina tasa metabólica, la cual es una medida cuantitativa de la actividad total de todos sus mecanismos fisiológicos, representando la intensidad de vida del animal. La tasa metabólica es uno de los determinantes más importantes de cuánto alimento necesita un animal (Hill *et al.*, 2008).

Se le llama tasa metabólica de campo (FMR, *Field Metabolic Rate*) a la energía que un organismo requiere diariamente para llevar a cabo todas sus actividades de manera habitual (Hill *et al.*, 2008). Está influenciada principalmente por la intensidad la actividad física y la temperatura del ambiente, además de otros factores como el sexo, el tamaño corporal y la condición reproductiva (Hill *et al.*, 2008).

La FMR de un murciélago nectarívoro determina la cantidad total de energía que éste debe ser capaz de consumir diariamente (von Helversen y Winter, 2003). Las especies pequeñas, como los murciélagos, tienen mayor gasto energético por unidad de peso que las especies grandes, además la FMR promedio de los glosófaginos es 60-70% más alta que la calculada para otros mamíferos euterios del mismo tamaño (Nagy, 1994).

Uno de los métodos para cuantificar la FMR es mediante el uso de agua doblemente marcada (DLW, del inglés *Doubly Labeled Water*), técnica adecuada para animales de tallas pequeñas (Butler *et al.*, 2004). Con el uso de esta técnica se emplean isótopos estables de oxígeno (^{18}O) y de hidrógeno (deuterio) para estimar la tasa respiratoria de los animales mediante medición de la erradicación del cuerpo de estos isótopos al paso del tiempo. Si bien el costo de

los isótopos puede ser relativamente bajo por las cantidades requeridas, el costo de los análisis sí es considerable (Butler *et al.*, 2004). Por otra parte, se puede estimar la FMR a partir de modelos como los de Nagy (1987 y 1999) y Voigt *et al.* (2006), que consideran el peso y el taxón al cual pertenece el animal. Además, estos modelos están desarrollados con base en resultados experimentales obtenidos con la técnica de DLW. Dichos modelos se han utilizado para trabajos con murciélagos como *Leptonycteris yerbabuena*, *L. curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Petit y Pors, 1996; González-Terrazas *et al.*, 2012).

Independientemente de las necesidades energéticas de los animales, éstos pueden presentar limitaciones fisiológicas, lo cual a su vez puede determinar su comportamiento de forrajeo. Una forma de abordar este aspecto es a través del estudio de la relación que existe entre la cantidad ingerida de alimento y el contenido energético de éste, lo que Castle y Wunder (1995) nombraron como las respuestas de consumo. Los animales incrementan el consumo de alimento cuando la calidad de éste disminuye, tratando de mantener un consumo constante de energía y/o nutrientes. Se dice que un organismo presenta alimentación compensatoria cuando logra mantener su consumo de energía y/o nutrientes constante ante cambios en la calidad de su alimento, lo cual logra modulando el consumo de alimento. Sin embargo, muchas especies no logran esto, al tener limitantes fisiológicas que impiden mantener un consumo constante de energía cuando la calidad del alimento cambia. Esto en general tiende a ocurrir cuando la calidad del alimento es baja, situación ante la cual estos animales ven disminuido su consumo total de energía y nutrientes (Castle y Wunder, 1995).

Las respuestas de consumo se han estudiado en colibríes y en algunos murciélagos filostómidos como *Choeronycteris mexicana*, que es capaz de obtener la energía de néctares muy diluidos o concentrados, mientras que otras especies como *Leptonycteris yerbabuena* y *Glossophaga soricina* presentan limitaciones fisiológicas que impiden la asimilación de energía de

néctares diluidos (Schondube y Martínez del Río, 2003; Ayala-Berdon *et al.*, 2008 y 2009; Ayala-Berdon y Schondube, 2011).

Adicionalmente a la información sobre limitaciones fisiológicas, las respuestas de consumo también proporcionan información ecológica en cuanto su gasto energético, y a posibles hábitos de forrajeo y sus efectos en la polinización, así como la capacidad de colonizar distintos hábitats (Ayala-Berdon y Schondube, 2011). Especies cercanas suelen presentar diferencias en su fisiología digestiva que les permite coexistir y explotar distintos recursos (Hill *et al.*, 2008). *L. nivalis* y *L. yerbabuena* presentan una distribución parcialmente simpátrica, pero están segregados altitudinalmente, encontrándose *L. nivalis* en partes más altas y frías (Arita, 1991).

En esta sección se pretende conocer la energía que proporciona el néctar de *I. murucoides*, así como los requerimientos energéticos de *L. nivalis*. Además, se evalúan las respuestas de consumo del murciélago con la finalidad de conocer las capacidades fisiológicas que permiten al murciélago magueyero alimentarse del néctar en el hábitat que lo hace. Dado su mayor tamaño respecto a otros glosófaginos, se espera que *L. nivalis* tenga requerimientos energéticos altos. Además debe presentar adaptaciones fisiológicas que le permitan obtener la energía que requieren, particularmente en el hábitat que utilizan.

IV.2. Métodos

IV.2.a. Energía del néctar

Para conocer la energía que aporta el néctar de *I. murucoides*, se estudió la producción de néctar durante la noche. De diciembre (cuando empezó la floración) a febrero (cuando los murciélagos dejaron la cueva) se realizaron mediciones cada 15-20 días, en promedio a 20 flores en cada

muestreo. Se seleccionaron de 5 a 10 flores por árbol en 3 a 5 árboles distintos y se cubrieron con mallas de nylon para evitar la visita de cualquier polinizador. Cada dos horas, de las 1800 a las 0600 h se midió el volumen empleando jeringas de insulina de 0.5 mL, y se tomó una pequeña muestra para medir concentración de azúcar utilizando un refractómetro portátil (0°-32° Brix, Krüss Optronic HRT32). No se restituyó el volumen tomado. El volumen se reporta en microlitros (μL), la concentración en porcentaje (% peso/volumen), aunque se transformó a $\text{mg}/\mu\text{L}$ (según Dafni *et al.*, 2005) para estimar la producción energética en kJ.

IV.2.b. Necesidades energéticas

Para conocer los requerimientos energéticos de *L. nivalis*, se estimó la tasa metabólica de campo a través de un modelo matemático desarrollado por Voigt *et al.* (2006), que es específico para murciélagos nectarívoros. En la siguiente ecuación se incluye el peso en kilogramos:

$$\text{kJd}^{-1} = 813.8 \times \text{peso}^{0.600}$$

Para aplicar el modelo se requiere tomar datos de peso de los animales, para lo cual en cada visita se capturaron varios individuos mediante redes de niebla, y fueron pesados con una pesola de 50g (0.5g de precisión). Además se les tomaron datos como sexo y condición reproductiva para distinguir diferencias en la FMR por sexo y durante la temporada de apareamiento. Después de ser procesados todos los ejemplares fueron liberados.

IV.2.c. Capacidad fisiológica

Para estudiar la capacidad fisiológica de *L. nivalis* de asimilar la energía del néctar se realizaron experimentos de respuestas de consumo. En enero de 2011 se capturaron 12 individuos, 8

machos y 4 hembras. Éstos fueron trasladados al Laboratorio de Ecología Funcional, en el Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, en la ciudad de Morelia, Michoacán.

Durante los primeros días en cautiverio, los animales fueron alimentados con dieta de mantenimiento (Mirón, 2005) y se colocaron en condiciones controladas de temperatura en jaulas de 0.5x0.5x0.5 m. Inesperadamente, y a pesar de cuidar aspectos como temperatura, humedad, luz u otras fuentes de estrés, se presentó una alta mortalidad de los individuos, por lo que los experimentos se realizaron únicamente con cuatro ejemplares.

Durante las noches en que se realizaron experimentos, se emplearon jaulas de vuelo de 4x4x2 m, donde se colocó a cada individuo en una jaula. Éstas fueron instaladas al aire libre en un fragmento de bosque a las afueras del campus, donde las condiciones climáticas son similares a las de Tepoztlán. Siguiendo un diseño de tipo cuadrado latino, a cada individuo se le presentaron disoluciones de sacarosa a diferentes concentraciones: 35% (1022 mmolL⁻¹), 25% (730 mmolL⁻¹), 15% (438 mmolL⁻¹), 5% (145 mmolL⁻¹), una concentración distinta cada noche, con una noche de descanso entre cada experimento, cuando fueron alimentados con dieta de mantenimiento. En cada jaula de vuelo se colocaron dos bebederos con la disolución, mismos que fueron pesados con una balanza (Ohaus, ScoutPro200, 0.01 g de precisión) al iniciar y al terminar los experimentos (2000 h a las 0400 h) para medir el consumo. Asimismo, se colocaron tres bebederos fuera de las jaulas, a manera de control para tomar en cuenta la pérdida por evaporación. Se utilizó sólo sacarosa y no otros azúcares dado que se ha observado que la composición de azúcares no afecta la respuesta de consumo en los murciélagos filostómidos (Rodríguez-Peña *et al.*, 2007; Ayala-Berdon *et al.*, 2008), además de que la composición de azúcares en otras especies de *Ipomoea* como *I. wolcottiana* es principalmente de sacarosa (Bullock *et al.*, 1987; Galleto y Bernardello, 2004).

Del mismo modo, los animales fueron pesados con la balanza al iniciar y al terminar cada experimento para determinar la ganancia en peso corporal. La ganancia en peso en una noche también se determinó en campo. Para ello se capturaron, pesaron y liberaron murciélagos a su salida de la Cueva del Diablo (2000 h) y a su regreso (0400 h).

Al término de los experimentos los animales fueron sacrificados para aprovechar sus tejidos en otros estudios moleculares, microbiológicos y fisiológicos. Los individuos fueron colectados bajo licencia otorgada por la Dirección General de Vida Silvestre (licencia FAUT-0001, Oficio Núm. SGPA/DGVS/02374/11 para especies incluidas en la NOM-059-SEMARNAT-2010).

IV.2.d. Análisis de datos

Para ver si hay diferencias entre los sexos en cuanto a su FMR durante toda la temporada, se realizó una ANOVA de dos vías. Para la producción de néctar, de acuerdo a pruebas de Shapiro-Wilk, los datos de producción durante la noche no fueron normales aún después de ser transformados, por lo que se aplicó la prueba no paramétrica de Friedman, similar a una prueba de ANOVA de medidas repetidas (Zar, 2010). La producción total de néctar en kJ sí sigue una distribución normal, por lo que se aplicó una ANOVA de una vía para encontrar diferencias entre los muestreos. Para las respuestas de consumo, se realizaron regresiones lineales de los datos transformados al logaritmo. Asimismo, se realizaron pruebas para ver si existen diferencias entre las respuestas de cada individuo. Además se verificaron las diferencias en el peso ganado comparando los datos de campo con los de los animales experimentales mediante una prueba de *t*. Se utilizó el software JMP 8.0 y SPSS 17.0.

IV.3. Resultados

IV.3.1. Oferta energética

Hay una diferencia en la producción energética total del néctar en los distintos muestreos ($F=4.6$, $P=0.002$). Esta diferencia está únicamente en el primer muestreo, donde la producción es menor respecto a las otras fechas. La producción de néctar no es homogénea durante la noche ni en volumen ($\chi_r^2 = 114.5$, $P < 0.001$), ni en concentración ($\chi_r^2 = 429.1$, $P < 0.001$), ni en producción energética (kJ) ($\chi_r^2 = 113.9$, $P < 0.001$). En la figura 11 se aprecia cómo varía la oferta energética durante la noche. La mayor producción de volumen ocurrió en la primera toma de muestra, con un volumen promedio de $144.98 \mu\text{L} \pm 13.52$ e.e., decreciendo drásticamente a un volumen de $38.63 \mu\text{L} \pm 5.65$ en la segunda muestra y el mínimo de $20.38 \mu\text{L} \pm 1.87$ en la última. La concentración no disminuyó tan rápido: en la primera muestra el promedio fue de 24.7% y 16.2% en la última. Tomando en cuenta la producción total de néctar durante la noche, en promedio se producen $78.07 \text{ mg} \pm 5.67$ e.e. de sacarosa o $1.31 \text{ kJ} \pm 0.08$ e.e. por flor por noche.

IV.3.2. Demanda energética

La tasa metabólica siempre es mayor a los 90 kJ a lo largo de la temporada, aunque se observa un aumento durante noviembre y diciembre (Figura 12). La FMR de los machos fue mayor a la de las hembras en cinco de los nueve muestreos, aunque en los primeros dos y en los últimos dos muestreos la FMR de ambos sexos resultó no ser diferente estadísticamente ($P=0.3$ y 0.25 para los dos primeros; $P=0.24$ y 0.37 para los dos últimos; Figura 13). Un macho adulto en plena temporada reproductiva (diciembre) necesita aproximadamente 110 kJd^{-1} mientras que una hembra en el mismo período necesita alrededor de 103 kJd^{-1} . Para ambos sexos la FMR es mayor al final de la temporada que al principio.

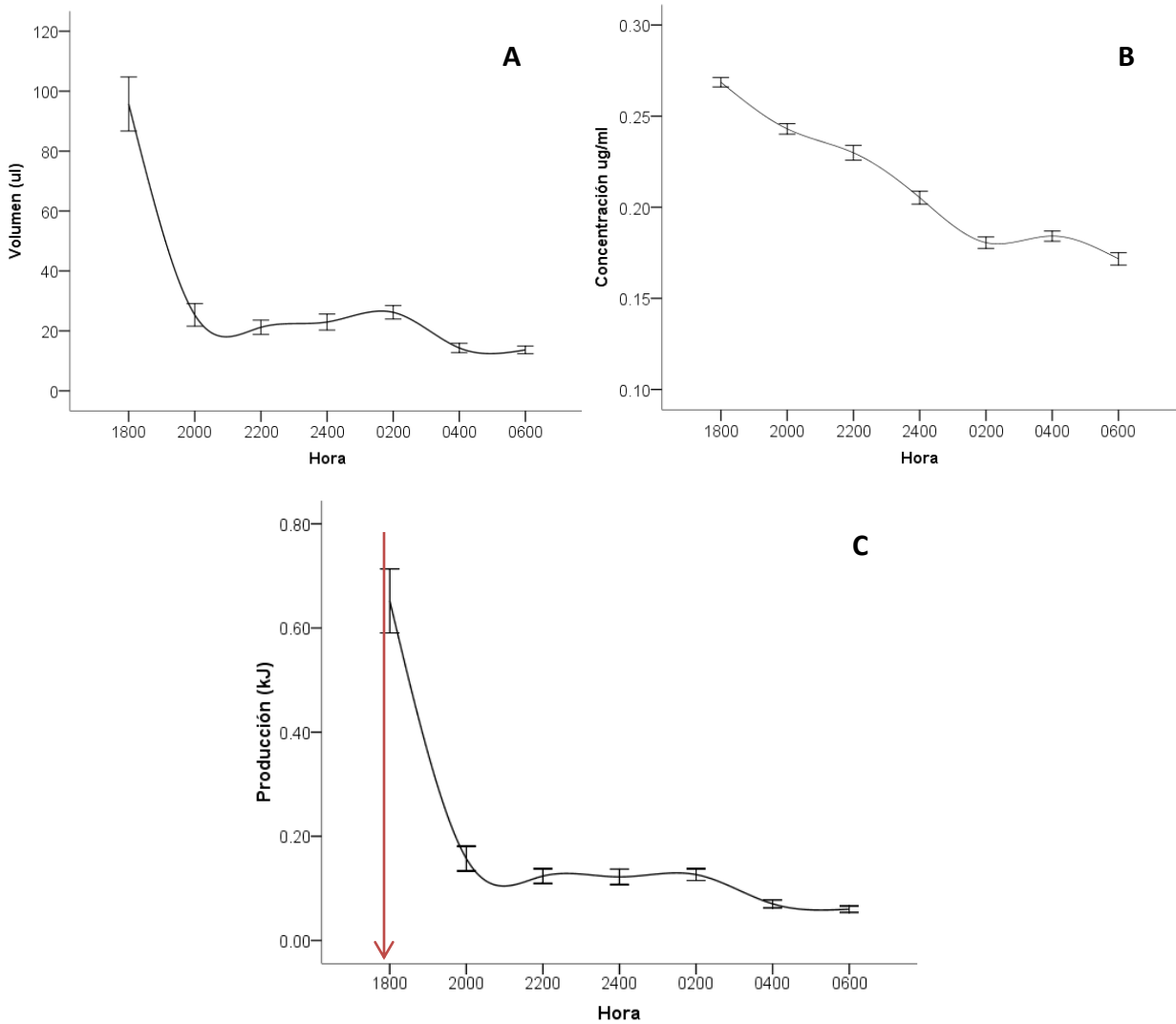


Figura 11. Oferta energética de la producción de néctar por flor de *I. muruoides*. A) Volumen producido. B) Concentración de azúcar. C) Producción energética. Las barras indican ± 1 e.e. La flecha indica la hora en que ocurre la antesis.

IV.3.3. Capacidad fisiológica

Durante las pruebas de respuestas de consumo (figura 14), *L. nivalis* incrementó su ingesta de alimento ante concentraciones bajas de azúcar y viceversa, es decir que presentó un comportamiento compensatorio. La relación entre la ingesta y la concentración se describe por la siguiente ecuación: $\text{LogConsumo} = 2.7445 - 0.936 \text{ LogConcentración}$ ($R^2=0.94$). No hubo

diferencias entre los individuos ($t=0.18$, $P=0.86$). Los murciélagos ingirieron 119.3g de alimento cuando se alimentaron de concentraciones bajas (145 mmol L^{-1}) y redujeron su ingesta a 18.5g cuando se alimentaron de la solución más concentrada (1022 mmol L^{-1}). El máximo volumen ingerido representó aproximadamente cinco veces el peso corporal. Los valores independientes de las pendientes no difieren estadísticamente del valor de -1 (media de las pendientes=-0.93, $t_3=1.45$, $P=0.24$). Un valor de pendiente de -1 indica que los animales son capaces de llevar a cabo alimentación compensatoria (McWhorter y Martínez del Río, 1999; Martínez del Río *et al.*, 2001), lo cual significa que los cambios en el volumen ingerido permitieron a los murciélagos obtener siempre la misma cantidad de energía ($6.07 \pm 0.6\text{g}$ de azúcar, $\approx 111.3 \text{ kJ}$) sin importar la concentración de las soluciones de las que se alimentaron.

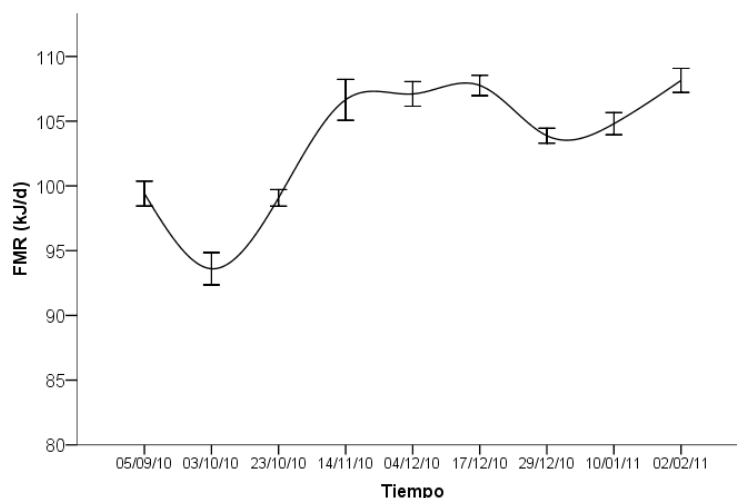


Figura 12. Tasa metabólica de campo de *L. nivalis* estimada por el modelo de Voigt *et al.* (2006). Las barras indican ± 1 e.e.

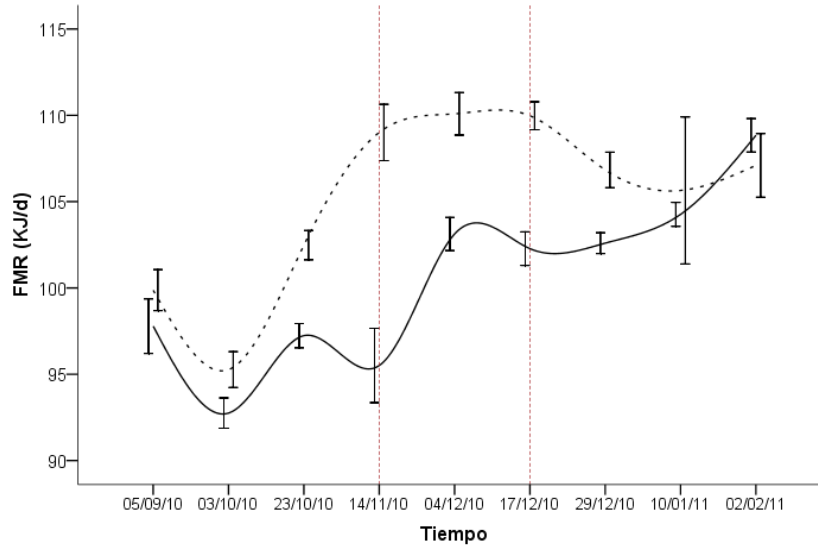


Figura 13. FMR para machos y hembras de *L. nivalis* a lo largo de la estancia. La línea continua es de hembras y la línea punteada de machos. Las divisiones verticales representan el período de apareamiento. Las barras indican ± 1 e.e.

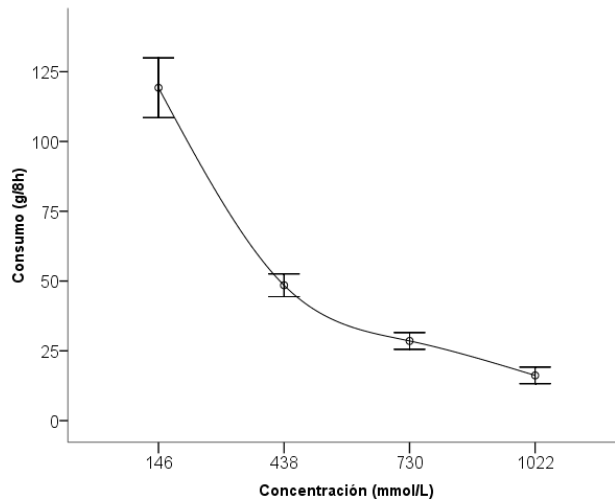


Figura 14. Respuesta de consumo de *L. nivalis* ante diferentes concentraciones de néctar. Las barras representan un error estándar.

La ganancia en peso fue independiente de la concentración de néctar ($F=0.21$, $P=0.64$), lo cual sugiere que ganan la misma masa corporal con concentraciones altas o bajas. La ganancia en peso corporal fue la misma en condiciones experimentales y en los animales medidos en campo ($t=3$, $P=0.64$).

IV.4. Discusión

Oferta energética

La tasa de producción de néctar puede estar determinada por diferentes factores y es difícil saber la(s) causa(s) de una determinada tasa de producción de néctar en una especie. Podría simplemente estar determinada genéticamente, o bien responder a condiciones ambientales, fisiológicas y morfológicas, o estar adaptada para atraer a sus visitantes (Zimmerman, 1988; Rathcke, 1992), esto sin considerar que también es posible que la flor reabsorba el néctar (lo cual no sucede en varias especies de *Ipomoea*: Galetto y Bernardello, 2004). Además, los visitantes pueden influenciar la tasa de producción de néctar a través de su remoción, estimulando la tasa en algunas especies y reduciéndola en algunas otras, si bien esta reducción también puede ser el reflejo del daño causado por la remoción en ciertos casos (Zimmerman, 1988; Rathcke, 1992). De todas las posibles variables que afectarían la producción de néctar, en el presente estudio la única manipulada fue la remoción sistemática, observándose que tras la remoción se reduce la producción de néctar, tanto en volumen como en concentración. Galetto y Bernardello (2004) encontraron que algunas especies de *Ipomoea* reducían su producción tras la remoción, mientras que otras aumentaban, mas sería necesario estudiar otras variables en *I. murucoides* para asegurar que la remoción de los visitantes efectivamente reduce la tasa de producción.

A pesar del decremento en la producción de néctar durante la noche, energéticamente sigue siendo un recurso valioso, pues la producción total de 1.32 kJ de las flores de *I. murucoides* está cerca del promedio de las flores que han coevolucionado con los murciélagos glosófagos, de 1.76 kJ por noche (Voigt *et al.*, 2006). En este trabajo no se realizaron mediciones diurnas del néctar, Bullock *et al.* (1987) encontraron que en *I. wolcottiana* la producción varía entre 11.1 y 34.3

μL a las 0900 h; no especifican la hora en que se midió la concentración, pero se reportan valores de 25.8% a 38.8%. En *I. murucoides* la producción más baja en volumen fue a las 0600 h, de 20.38 μL , y la total fue de 332.06 μL , y la concentración más baja fue de 13.8% a las 0600 h y la más alta de 24.7% a las 1800 h. *I. murucoides* parece producir un volumen mayor que *I. wolcottiana*, pero menos concentrado, lo cual se asemeja más a las características de las flores polinizadas por murciélagos (Fleming *et al.*, 2009). Voigt *et al.* (2006) mencionan que en promedio las flores polinizadas por murciélagos producen 540 μL de néctar, aunque esto varía mucho entre distintas especies y familias: las cactáceas y bromeliáceas son las que ofrecen mayor volumen, con más de 1100 μL , mientras que algunas fabáceas ofrecen a los murciélagos menos de 100 μL ; *I. murucoides* estaría en un valor intermedio.

Demanda energética y reproducción

Parece haber un incremento en la FMR de *L. nivalis* de mediados de noviembre a mediados de diciembre (Figura 12). Este período corresponde al apareamiento de la especie, pues en estas fechas coincidió también la captura de machos con testículos escrotados (Figura 15).

Al analizar la FMR por sexos, podemos ver reflejado el alto costo energético de la reproducción en ambos sexos, pero principalmente en los machos, que claramente tienen un mayor requerimiento energético que las hembras durante el apareamiento. Esto podría estar relacionado con el sistema de apareamiento o con mecanismos de selección sexual (Wilkinson y McCracken, 2003). Cabe destacar que durante el período de apareamiento parece haber una mayor proporción de machos que de hembras (Figura 18), por lo que podría haber mayor competencia intrasexual por el acceso a las hembras. También se ha observado que la mayor demanda de energía en murciélagos machos coincide con la espermatogénesis (Racey y Entwistle, 2000).

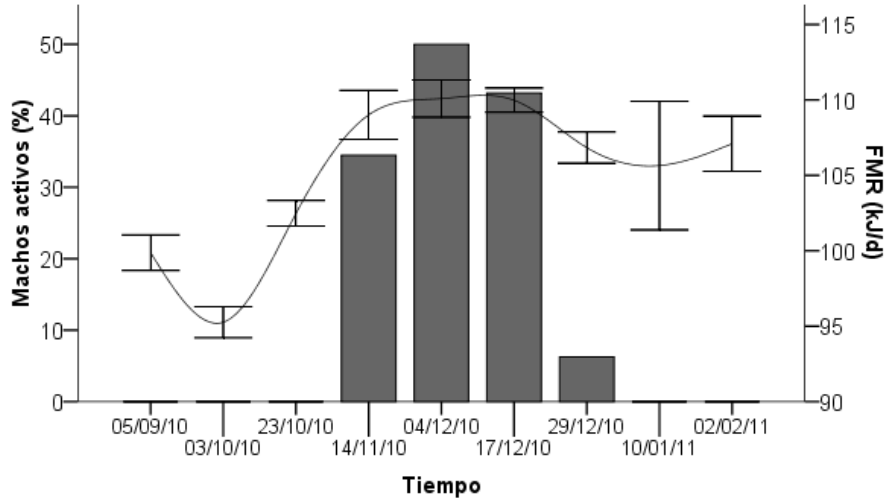


Figura 15. En las barras se muestra el porcentaje de capturas de machos sexualmente activos (testículos escrotados). La línea muestra la FMR de los machos a lo largo de la temporada. Las barras de error indican ± 1 e.e.

En general se reconoce que los costos de la reproducción son altos (Daly, 1978), pero Lane *et al.* (2010) señalan que son escasas las estimaciones del costo energético de la reproducción en mamíferos, particularmente en machos, y la mayoría de los datos provienen de especies con alto dimorfismo sexual. Estos autores realizaron un estudio con la ardilla roja (*Tamiasciurus hudsonicus*) que no presenta dimorfismo sexual, y concluyen que el alto costo de la reproducción en los machos podría ser una tendencia en todos los mamíferos. En el caso de esas ardillas el incremento en la FMR durante el apareamiento se asocia con un forrajeo más intenso durante la mayor abundancia de recursos. Con *L. nivalis* podría suceder algo similar, pero hace falta detallar los movimientos de forrajeo en Tepoztlán. England (2012) encontró que los juveniles de *L. nivalis* se desplazan más que las hembras adultas en Big Bend, Texas, pero dado que no hay machos en ese lugar durante el verano, no se pudo hacer un análisis por sexo.

En los últimos muestreos hubo un incremento en los requerimientos de las hembras respecto a los muestreos anteriores. Esto probablemente está relacionado con el hecho de que al final de la temporada es cuando están ya preñadas (Toledo, 2009) y es durante esta fase y la

lactancia cuando requieren mayor energía (Racey y Speakman, 1987). Además ambos sexos tienden a incrementar su FMR al final de la temporada, lo cual podría estar relacionado con el proceso migratorio de la especie, pues la migración requiere de la inversión de grandes cantidades de energía (Fleming y Ebby, 2003).

Sin embargo, cabe señalar que el modelo de Voigt *et al.* (2006) está diseñado con base en el peso de los individuos, por lo que no es una medición directa de la FMR. Si bien el peso de los animales está relacionado con su tasa metabólica (Hill *et al.*, 2008), la FMR no necesariamente varía temporalmente del mismo modo que el peso del individuo. De este modo, al principio de la temporada el peso podría ser más bajo debido a la pérdida de grasa durante la migración realizada para llegar a Tepoztlán, lo cual obligaría a consumir más alimento (es decir necesitan más energía) para reponer los tejidos. Lo que sí es cierto es que la reproducción asume más requerimientos energéticos, por lo que sí es de esperarse un aumento en la FMR como el observado (Figura 15).

Teniendo siempre en cuenta las razones por las cuales el peso varía (por ejemplo, condición reproductiva y migración), y al no contar con mediciones directas como las proporcionadas por la técnica de agua doblemente marcada, la estimación de la FMR por modelos alométricos como el empleado en este estudio sirve como una buena aproximación a los requerimientos energéticos del animal.

A partir de la evaluación de la variación en la FMR y asumiendo que el apareamiento en los machos exige el máximo nivel de energía, se podría extrapolar la temporada de apareamiento, la cual se restringiría a un mes de duración, de mediados de noviembre a mediados de diciembre. Toledo (2009), sobre la base de observaciones de su comportamiento, describió la temporada de apareamiento de finales de octubre a finales de diciembre, es decir dos meses de duración. Si bien en los resultados presentados aquí se observa un incremento en

la FMR de los machos a partir de finales de octubre, es de noviembre a diciembre que ésta permanece constante y en los niveles más altos para el caso de los machos, reduciéndose en enero y volviendo a aumentar en febrero, cuando migran dejando la Cueva del Diablo, poco antes de finalizar el invierno. Este aspecto deberá estudiarse más a detalle con medidas directas de la FMR.

Uso y aprovechamiento de la energía

Un macho adulto de *L. nivalis*, en temporada de apareamiento, requiere cerca de 110 kJd^{-1} , mientras que una flor de *I. muruoides* produce en total 1.32 kJd^{-1} . Si un macho en temporada de apareamiento pudiera consumir el total de dicha producción, necesitaría visitar cerca de 80 flores por noche para cubrir su demanda energética. Sin embargo, es poco probable que el murciélago visite la flor cuando se haya acumulado todo el néctar, cerca del amanecer. A las 2000 h (hora en que regularmente comienzan a salir de su refugio), se ha acumulado en promedio 0.8 kJ, por lo que a esa hora tendrían que visitar alrededor de 140 flores para satisfacer sus necesidades energéticas, asumiendo que su dieta estuviera compuesta exclusivamente por néctar de *I. muruoides*. Pero además, en las condiciones naturales, es probable que la primera visita que realice un murciélago a una flor no sea la primera visita que recibe dicha flor, por lo que tal vez el murciélago encuentre la flor con poco volumen, lo que propiciaría que tuviera que realizar un mayor número de visitas. Por otra parte, podría tomarse en cuenta la eficiencia del murciélago para extraer el néctar de la flor. González-Terrazas *et al.* (2012) estimaron que *L. yerbabuena* puede extraer aprox. 0.12 g de néctar al 17% en cada visita a flores donde el néctar se encuentra a 3 cm de profundidad (que es aproximadamente a la que se encontraría en las flores de *I. muruoides*). von Helversen y Winter (2003) estiman que un murciélago de 18 g

necesita extraer al menos 10 μ l de néctar al 17% en cada visita a flores que se encuentran separadas a 25 m de distancia en promedio.

La cantidad de flores que tenga que visitar y la distancia que tenga que volar significan otro gasto energético. De acuerdo con la teoría del forrajeo óptimo que desarrollaron originalmente MacArthur y Pianka (1966), un animal obtendrá el alimento que represente la mayor ganancia energética al más bajo costo de conseguirla (Begon, 2006). La distribución espacial del néctar debe permitir una recolección económica, de manera que la distribución de las flores en el hábitat influye en la recompensa obtenida por los murciélagos (von Helversen y Winter, 2003). Probablemente, al viajar más lejos de su refugio, exista una menor probabilidad de que las flores hayan sido visitadas, y por lo tanto obtener una mayor recompensa. Esto también motivaría un forrajeo solitario o en grupos muy pequeños, como ocurre con *L. yerbabuena* en Sonora (Horner *et al.*, 1998).

Una vez que al animal logró ingerir su alimento, tiene que asimilar los nutrientes y energía que contiene. Los vertebrados nectarívoros tienen distintas capacidades para asimilar la energía que se encuentra en el néctar que consumen (Ayala-Berdon y Schondube, 2011). Estudios en aves y en murciélagos han demostrado que hay animales que presentan una compensación, mientras que otros presentan limitaciones fisiológicas, principalmente al alimentarse de néctares muy diluidos. Murciélagos como *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuena* tienen limitaciones fisiológicas (Ayala-Berdon *et al.*, 2008 y 2009), mientras que *Choeronycteris mexicana* (Ayala-Berdon y Schondube, 2011) y ahora sabemos que también *L. nivalis* tienen la capacidad de presentar un comportamiento compensatorio que les permite asimilar la energía independientemente de la concentración del néctar que consumen. La energía asimilada durante los experimentos de respuesta de consumo (111.3 kJ) corresponde con la tasa metabólica de campo que pronosticaría el modelo de Voigt *et al.* (2006) de acuerdo con las fechas en que se

realizaron los experimentos (febrero-marzo; Figura 11), lo cual refleja que los resultados son ecológicamente válidos.

Especies cercanas comúnmente difieren en su fisiología digestiva (Hill *et al.*, 2008). *L. nivalis* y *L. yerbabuena* tienen capacidades digestivas distintas. Ambas especies son migratorias y presentan una dieta similar, además de que tienen una distribución parcialmente simpátrica. La diferencia en su distribución radica en que *L. nivalis* tiende a ocupar refugios a mayor altitud y en zonas más frías que *L. yerbabuena* (Arita, 1991). La capacidad digestiva de *L. nivalis* va acompañada de adaptaciones a nivel enzimático, pues la sacarasa presente en los intestinos de esta especie tiene mayor afinidad por su substrato (sacarosa, del néctar) respecto a la misma enzima que se encuentra en *L. yerbabuena* (Ayala-Berdon *et al.*, 2013). Probablemente la capacidad fisiológica de *L. nivalis* haya influido en esta segregación altitudinal, permitiéndole habitar sitios con temperaturas más frías, puesto que las capacidades fisiológicas que delimitan la cantidad de energía que un organismo puede asimilar tienen efectos importantes en el modo en que interactúan con su ambiente. Se ha sugerido que particularmente las capacidades digestivas tienen influencia en el comportamiento, ecología y distribución de murciélagos (Ayala-Berdon *et al.*, 2013; Ayala-Berdon y Schondube, 2011). De este modo se evitaría la competencia entre dos especies ecológicamente similares y filogenéticamente cercanas.

Otro aporte nutrimental para estos murciélagos es el polen. Se ha observado que también existen adaptaciones que permiten extraer su contenido nutricional de manera eficiente (Herrera y Martínez del Río, 1998). El polen es fundamentalmente fuente de proteínas, vitaminas y minerales, ya que el contenido principal del polen son enzimas. Se sugiere que el contenido proteico del polen también puede jugar un papel importante en la atracción de los polinizadores, en un modo similar que el contenido energético del azúcar del néctar (Roulston y Cane, 2000; Roulston *et al.*, 2000). El contenido nutricional del polen de *I. murucoides* es desconocido tanto en

valor calórico como proteico, pero posiblemente sea parte importante en la alimentación de *L. nivalis*, por lo que es un aspecto más a estudiar posteriormente, ya que al igual que su capacidad para extraer energía del néctar, podría tener adaptaciones fisiológicas particulares para el aprovechamiento del contenido del polen.

IV.5. Conclusiones

A través de su néctar, *Ipomoea murucoides* ofrece una cantidad de energía similar a la que ofrecen otras especies visitadas por murciélagos glosófagos, por lo que es un recurso energéticamente valioso para *L. nivalis*.

L. nivalis tiene requerimientos energéticos mayores que otros glosófagos como *L. yerbabuena*. Además, la demanda energética del murciélago maguero mexicano varía en relación con los patrones reproductivos, ya que durante el apareamiento se observa una tasa metabólica mayor. Asimismo, durante el período de cópula los machos presentan un incremento en su FMR mayor que el que exhiben las hembras, aunque este aspecto deberá ser revisado posteriormente con técnicas que permitan medir directamente la FMR.

Aunque *L. nivalis* tiene una demanda energética más alta respecto a otras especies de murciélagos nectarívoros, también es capaz de obtener su energía de manera eficiente. Como una característica que difiere entre dos especies hermanas y que además presentan una distribución parcialmente simpátrica, estudiar esta relación y otras adaptaciones ecofisiológicas más a fondo podría explicar la segregación altitudinal que existe entre *L. nivalis* y *L. yerbabuena*.

CAPÍTULO V

EXTRAPOLACIÓN: MURCIÉLAGOS Y CAZAHUATES

V.1. Introducción

Una población es un conjunto de individuos de la misma especie que coexisten en el mismo tiempo en un lugar específico y que pueden, al menos potencialmente, intercambiar información genética entre sí (Odum, 1972; Ricklefs, 1990; Begon *et al.*, 2006; Kunz *et al.*, 2009).

Las poblaciones tienen varias propiedades. Una de ellas es la densidad, que es el número de individuos en una unidad de espacio, ya sea superficie o volumen (Odum, 1972). Otro concepto importante asociado a la interacción de las poblaciones con el medio ambiente donde viven es el de capacidad de carga (K). Éste se puede definir como el tamaño poblacional máximo que el ambiente puede soportar. Está en función de la disponibilidad de recursos y promueve una densidad estable en la cual la población tiene una tasa de natalidad igual a la tasa de mortandad (Begon, 2006; Smith y Smith, 2009), por lo cual es un punto de equilibrio teórico en que la población ni aumenta ni decrece. No obstante, en la naturaleza existen fluctuaciones alrededor de este nivel, por debajo y por arriba de K , dependiendo de las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos, entre otros factores (Smith y Smith, 2009).

Para estimar tamaños poblacionales de murciélagos hay distintos métodos. Una opción es realizar conteos al interior de sus refugios cuando éstos son conocidos y accesibles. La relativa alta fidelidad de los murciélagos a sus refugios (Kunz, 1982; Lewis, 1995) hacen posible estimar el tamaño de la colonia por observaciones directas (Kunz y Reynolds, 2003; Tuttle, 2003; citados por Kunz *et al.*, 2009). Para realizar conteos al interior de cuevas se pueden utilizar herramientas como cámaras fotográficas o de video normales, o bien, sensibles al infrarrojo o de visión nocturna, que son más recomendables por minimizar el disturbio en comparación con el uso de luz visible (Kunz *et al.*, 2009).

Con plantas también existen varios métodos para hacer estimaciones poblacionales. En principio, se pueden emplear métodos de muestreo con o sin área. En el primer caso lo más sencillo es trazar cuadrantes y contar el número de individuos (o ramets) para obtener una densidad en un área conocida. Mientras tanto, los métodos sin área requieren de procesos estadísticos para estimar la densidad (Krebs, 1999).

Estudiando la disponibilidad de recursos para una especie, se puede hacer una aproximación a la capacidad de carga. Así, conociendo los requerimientos energéticos de *L. curasoe* y la disponibilidad de flores de cactus y la energía de su néctar, Petit y Poors (1996) estimaron la capacidad de carga para el murciélago en la isla de Curaçao. Asimismo, estos autores documentaron el tamaño de la colonia de murciélagos en la isla, encontrando que K correspondía con el número de murciélagos encontrados. De forma similar, Moreno (2004) encontró en el norte de México que hay una relación entre las abundancias de *L. nivalis* y de las flores de agaves.

La intención de este capítulo es hacer una primera aproximación a la capacidad de carga para *L. nivalis* en función del recurso que representa *I. murucoides* durante el invierno en Tepoztlán. Se hizo una estimación de la disponibilidad de flores y del tamaño de la colonia de *L.*

nivalis en la Cueva del Diablo. Con información de los requerimientos energéticos del murciélago y de la oferta a través del néctar de *I. murucoides* (Capítulo IV) se estimó la capacidad de carga dada por la cantidad de recurso generado por esta planta. Además de ser el componente principal de la dieta de *L. nivalis* (Sánchez, 2004; López, 2010; Capítulo II), al ser un elemento común de la vegetación de la zona y presentar una fenología floral que típicamente coincide con la estancia de los murciélagos (McPherson, 1981), se planteó que esta planta debía cubrir las necesidades energéticas para mantener a la colonia de *L. nivalis*.

V.2. Métodos

Se trabajó en el Bosque Tropical Caducifolio de los alrededores de la Cueva del Diablo. Con base en mapas de INEGI (Cartas topográficas E14A49 y E14A59), así como imágenes de satélite de Google Earth (imágenes de 2005) se analizó el área correspondiente al tipo de vegetación donde se podía establecer *Ipomoea murucoides*. En esta zona se seleccionaron aleatoriamente 20 puntos de muestreo (de los cuales sólo se utilizaron 15, pues al llegar al sitio en campo no había vegetación debido a construcción, o no correspondía al tipo de vegetación), donde se trazaron líneas de Canfield de 50 m para estimar la densidad de árboles de *I. murucoides*, siguiendo el método sugerido por Krebs (1999). Además, cada 15-20 días se visitaron los sitios de muestreo para contar el porcentaje de árboles de *Ipomoea* que presentaban flores, así como el número de flores disponibles en cada árbol. De este modo se estimó la densidad de *I. murucoides* así como la disponibilidad de sus flores, y por tanto de néctar (Capítulo IV) en el área de estudio (11 km²). La información de densidad debe tomarse con cierta precaución, pues el estado de conservación de la vegetación variaba entre cada punto de muestreo, es decir que la estructura de la vegetación no era homogénea debido a causas antropogénicas.

Por otra parte, para estimar el tamaño de la colonia de murciélagos se realizaron visitas al interior de la cueva cada 15-20 días. Tomando en cuenta información de estudios anteriores (Hoffman *et al.*, 1986; Sánchez, 2004; Toledo, 2009), se ubicaron puntos donde históricamente existían las colonias al interior de la cueva donde, como se ilustra en la figura 16, en ausencia de murciélagos, con globos inflados con helio, en el techo se trazó el cuadro que abarca la visión de una cámara de video. Con cuerdas que colgaban de los globos se midió el área proyectada en el suelo, y de este modo se estimó el área abarcada por la cámara, con la idea de posteriormente, sin globos y cuando los murciélagos hubiesen llegado se contarían los murciélagos filmados con la cámara y se extrapolaría al área estimada que ocupara la colonia.



Figura 16. Esquema que indica cómo se realizaron los conteos de murciélagos al interior de la cueva. La figura al centro representa la cámara montada en un tripié, los círculos de colores globos y los cuadros cafés murciélagos.

Una vez que los murciélagos llegaron a la cueva del Diablo, éstos se percharon en zonas distintas a las pensadas, donde la altura del techo era distinta y por lo tanto también el área captada por la cámara, además de que su ubicación podía variar en cada muestreo. Por esta razón sólo se contaron los individuos captados por la cámara y las estimaciones de área fueron subjetivas. Se utilizaron videocámaras de visión nocturna (Sony DCR-SR45) con la ayuda de lámparas infrarrojas (Wildlife Engineering, IRLamp6) para evitar el disturbio con luz visible.

Finalmente, para estimar K en cada muestreo, se multiplicó la energía en kJ que proporciona cada flor (Capítulo IV) por el número de flores por árbol por el número de árboles

con flor y se multiplicó el número estimado de murciélagos por la cantidad de energía que necesita cada murciélago. Se tomó en cuenta la diferencia en los requerimientos energéticos por sexo y por fecha.

V.3. Resultados

La densidad de árboles de *I. murucoides* es de $4,607 \pm 1,236$ individuos por km^2 . El área trabajada comprende aproximadamente 11 km^2 , por lo que habría 50,677 árboles de cazahuate en el área abarcada. Considerando que el área correspondiente a este tipo de vegetación en todo el municipio de Tepoztlán es de aproximadamente 90 km^2 (INEGI, 2008) existirían cerca de 414,600 árboles en el municipio si la estructura de la vegetación fuera similar a la encontrada en el área de estudio (aunque podría variar pues las otras zonas donde existe Bosque Tropical Caducifolio en Tepoztlán se encuentran a altitudes menores a los 1500 m s.n.m., otras zonas a mayores altitudes están urbanizadas o convertidas en campos agrícolas).

Contrario a lo esperado, no se observó disponibilidad de recursos florales en los primeros dos meses de estancia de *L. nivalis* en Tepoztlán. La floración de *I. murucoides* comenzó en el mes de noviembre, mientras que la colonia de murciélagos se estableció mayoritariamente desde un mes antes; del mismo modo, el mayor pico de floración se presentó cuando existió el menor número de murciélagos, en el mes de febrero (Figuras 17 y 18).

La disponibilidad de flores de *I. murucoides* (y por lo tanto de néctar) fue nula hasta el mes de noviembre de 2010, cuando empezó a aumentar constantemente, llegando a su máximo en el mes de febrero de 2011. No se cuenta con datos precisos de marzo, pero por estimaciones visuales, hubo menor disponibilidad que en el mes anterior, y para el mes de abril ya no se encontraron botones florales, únicamente frutos inmaduros.

El número de flores por árbol, así como el número de árboles con flor también fue aumentando conforme avanzaba la temporada (Figura 16). No todos los árboles florecían simultáneamente, aunque al final del muestreo la mayoría de los árboles presentaban flores, y en mayor número. A mediados de noviembre, el 2% de los árboles tenía flores, mientras que en febrero el 80% de los árboles presentaba flores.

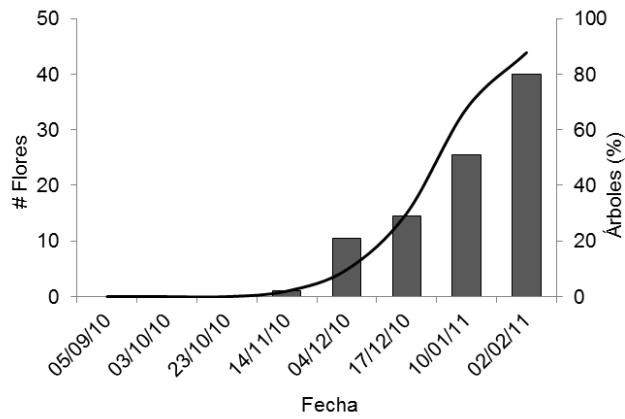


Figura 17. Disponibilidad media de flores por árbol (línea continua) y porcentaje de árboles con flores de *I. murucoides* (barras)

Por otra parte, el menor número de murciélagos en la cueva se registró en el mes de septiembre de 2010, cuando no se localizó una colonia bien establecida sino algunos grupos aislados. El siguiente número mínimo de individuos se registró en febrero de 2011, con aproximadamente 1,000 individuos, al final de la temporada. En marzo y abril de 2011 ya no se localizó una colonia establecida nuevamente, sólo algunos individuos solitarios (Figura 18).

Se puede observar que *I. murucoides* podría proporcionar mucha más de la energía que se necesita para soportar a toda la colonia de *L. nivalis* en Tepoztlán si coincidiera la floración con la estancia de los murciélagos (Figura 19). De este modo, a mediados de diciembre, *I. murucoides* proporciona la energía suficiente para cerca de 1,000 murciélagos, mientras que para esas fechas hay alrededor de 5,000 ejemplares de *L. nivalis*. Por el contrario, en febrero, cuando hay menos de

1,000 murciélagos, los árboles de *I. murucoides* ofrecen energía para un gran número de murciélagos: aproximadamente 12×10^5 individuos.

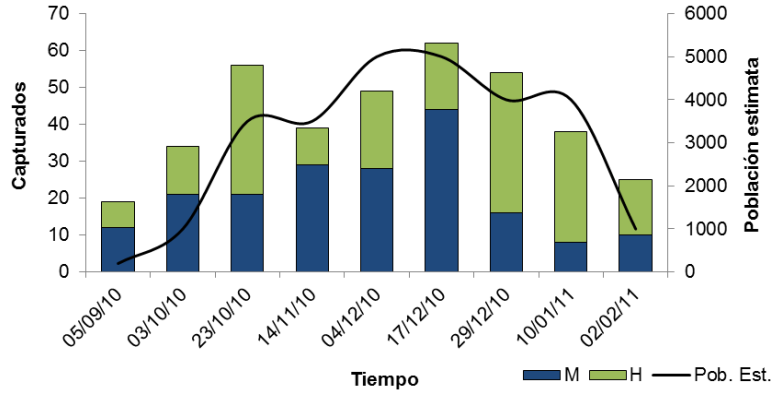


Figura 18. Estimación poblacional de *L. nivalis* durante su estancia en la Cueva del Diablo. Las barras indican la proporción de sexos en las capturas, y la línea es la población total estimada.

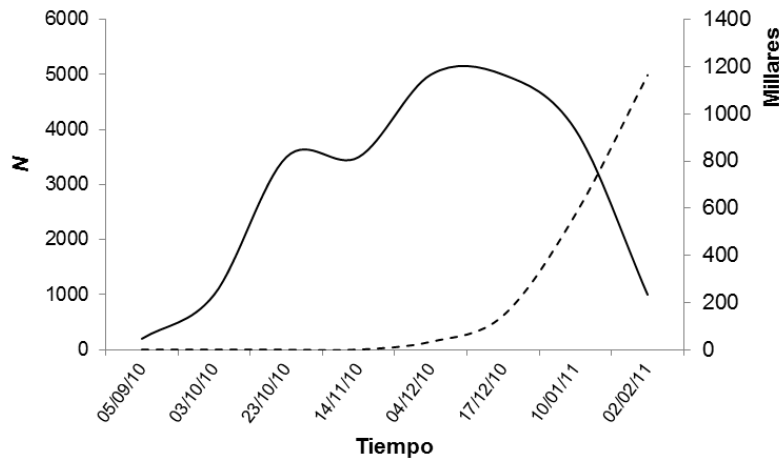


Figura 19. Tamaño poblacional observado (línea continua) y capacidad de carga K (línea punteada) dada por la disponibilidad de néctar de *I. murucoides*. K está estimada en 11 km^2 , superficie aproximada que ocupa el área de estudio. K resulta de dividir el producto de los k_j producidos por cada flor a través de su néctar por el total de flores presentes, entre los k_j que requiere cada murciélago individual. Nótese que K está en una escala diferente (eje vertical secundario) al número observado de murciélagos.

V.4. Discusión

McPherson (1981) reporta que *I. murucoides* florece desde octubre hasta abril. López (2010) detalla que en octubre de 2006 incluso el 40% de los árboles presentaban flores. Mientras tanto, para la temporada 2010-2011, la floración comenzó en noviembre con sólo el 2% de los árboles con flores, y fue hasta enero que aproximadamente el 50% de los árboles tenían flores.

En zonas tropicales, los cambios climáticos que han modificado los patrones de precipitación son la principal causa que afecta la fenología de las plantas (Cleland *et al.*, 2007). Se sabe que la fenología de *Ipomoea wolcottiana* en Chamela se ve muy influenciada en función de las lluvias, de manera que la floración puede retrasarse, interrumpirse y partirse en dos, o bien prolongarse; cuando se presentan lluvias muy intensas en verano es cuando la floración se retrasa (Bullock *et al.*, 1987). Este podría ser el caso de *I. murucoides* durante el año en que se realizaron las observaciones, ya que pudo haberse visto afectada por factores climáticos como la precipitación pues, particularmente para Tepoztlán, el período de lluvias del 2010 fue marcadamente mayor a lo normal (Figura 20), e incluso a nivel estatal se presentó una anomalía del 36.5% extra en la precipitación anual en el estado de Morelos (CONAGUA, 2010), lo cual representaría un año muy lluvioso. López (2010) también reporta que a finales de octubre fue el momento con mayor abundancia de murciélagos, con 4,000 individuos, dos meses antes a lo encontrado en el presente trabajo.

A pesar del aparente desfase entre la floración y la estancia de *L. nivalis* en Tepoztlán, los análisis de dieta realizados en la misma temporada (Capítulo II) indican que el murciélago visitaba flores de cacahuete casi desde el principio de la temporada, aun cuando no había recursos en las zonas cercanas a la cueva. Cabe mencionar que durante los muestreos de disponibilidad de flores tampoco se observaron otras especies como agaves o ceibas en floración.

Esto sugiere que *L. nivalis* forrajea en áreas más lejanas quizá a menores altitudes donde se encuentren otras especies como *I. pauciflora* (Murguía, 1986). Además, las poblaciones de cazahuate que se encuentran en altitudes mayores pueden retrasarse en su floración respecto a poblaciones que se encuentran en altitudes más bajas (Murguía, 1986).

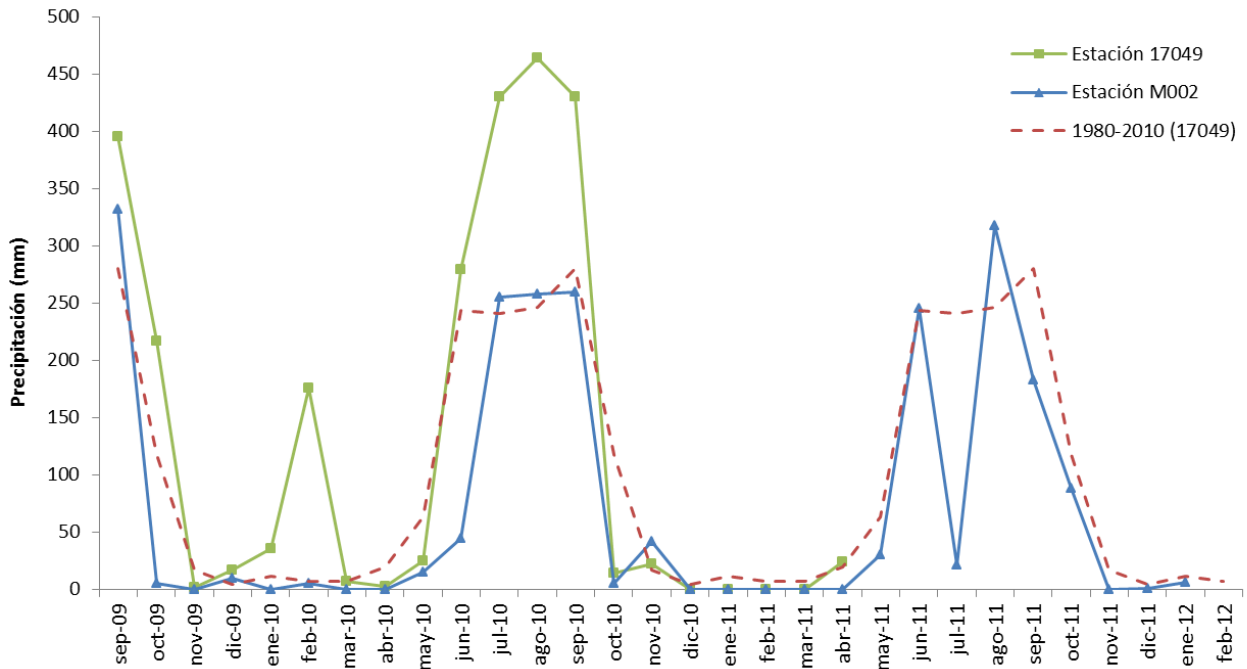


Figura 20. Precipitación en Tepoztlán. La línea discontinua indica los valores normales con datos de 30 años: de 1980 a 2010, estos datos provienen de la estación meteorológica 17049. La línea verde con cuadros son los datos de septiembre de 2009 a abril de 2011 fecha en la cual termina la información disponible de esta estación, por lo cual también se muestran datos de la estación M002 que no cuenta con datos históricos por iniciar funcionamiento en 2005, además de que se encuentra en una ubicación más lejana a la Cueva de Diablo y a menor altitud respecto a la estación 17049. Gráficos realizados con bases de datos proporcionadas por el Servicio Meteorológico Nacional.

Considerando que *L. nivalis* potencialmente tiene la capacidad de desplazarse más de 50 km diarios para conseguir su alimento, del modo en que lo hace *L. yerbabuenae* (Fleming, 1992; Medellín *et al.*, en prep.), es factible que el área de forrajeo no se restrinja a Tepoztlán. Además,

si no se encuentra el alimento presente en las zonas cercanas a la cueva, necesariamente se ve forzado a desplazarse a otros lugares para forrajear.

Los requerimientos energéticos para mantener a la colonia de *L. nivalis* fueron más altos en el mes de diciembre, cuando hay mayor número de murciélagos y éstos tienen una tasa metabólica más elevada, pues es cuando está ocurriendo el apareamiento (Toledo, 2009; Capítulo IV). Sin embargo, no es en esas fechas cuando hay mayor oferta energética por parte de *I. murucoides*, sino hasta el mes de febrero, para cuando la mayor parte de la colonia ha dejado la Cueva del Diablo.

Esto implicaría que la capacidad de carga para *L. nivalis* en Tepoztlán no está determinada principalmente por la disponibilidad del néctar de *I. murucoides*. Además, los agaves también formaron parte importante de la dieta durante esta estancia (Capítulo II), por lo que también aportaron parte importante de la energía consumida por estos murciélagos. Esto implica que la sobrevivencia de la colonia de *L. nivalis* en la cueva del Diablo no depende principalmente de un solo tipo de alimento, y que además éste no necesariamente se encuentra en la zona donde se localiza la cueva.

Los cálculos de K se hicieron con la producción de néctar a las 2000 h, por ello podría variar K ligeramente en función de la energía que en promedio está disponible para cada murciélago cuando es visitada la flor. Sin embargo, esto no modifica el desfase con la floración.

Por otra parte, a pesar de su dura capa de exina, el polen es parte importante de la dieta de muchos murciélagos nectarívoros, ya que se encuentran adaptados para poder explotar el polen e incluso tienen altos porcentajes de eficiencia de extracción de su contenido, como en el caso de *Leptonycteris curasoae* y *Anoura geoffroyi*, en los que la eficiencia puede ser mayor al 80%, según la especie de planta. Además, el contenido calórico también varía mucho, por ejemplo la familia Agavaceae es una de las que tienen mayor contenido calórico en el polen de sus especies (Herrera y Martínez del Río, 1998; Roulston y Cane, 2000). Es decir que, aunado a la producción

energética a través del néctar, la planta también ofrece energía (y otros nutrientes) a través de su polen, por lo que K podría ser mayor, sólo por *I. murucoides*, faltaría considerar otros recursos incluidos en la dieta de *L. nivalis*.

Cabe destacar que la cantidad de murciélagos en la Cueva del Diablo no cambió mucho respecto a monitoreos de años recientes (Sánchez, 2004; López-Segurajáuregui, 2010), pero aún se encuentra por debajo de niveles históricos, es decir que no ha existido una recuperación en números poblacionales.

Otros efectos de la disponibilidad de recursos

El desfase en la disponibilidad de recursos florales de *I. murucoides* y la estancia de *L. nivalis* en la cueva del Diablo puede tener varias implicaciones: 1) La importancia de *Ipomoea* en la dieta de *L. nivalis* no es tan grande al principio de la temporada como en años anteriores (Sánchez, 2004; Capítulo II), 2) El desfase entre la floración y la presencia de los polinizadores podría influir en el éxito reproductivo de la planta (Capítulo III), 3) El retraso en la disponibilidad de este alimento podría estar relacionado con el retraso en el período de apareamiento del murciélago (Capítulo IV).

El cambio climático global ha influido en los patrones fenológicos en distintas partes del mundo, pudiendo afectar las interacciones bióticas entre las especies (Walther *et al.*, 2002). Se sabe que los patrones reproductivos en murciélagos están relacionados con patrones climáticos vinculados a la disponibilidad de alimento (Racey y Entwistle, 2000); es así que los cambios en la floración tienen gran relevancia para la conservación de *L. nivalis* en la Cueva del Diablo y la vegetación circundante, pues se pueden afectar procesos como la reproducción, tanto del murciélago como de la planta, ya que se afecta la interacción entre ambos.

Por otra parte, la mayor oferta energética de *I. murucoides* sobrepasa por mucho la mayor demanda de *L. nivalis* en la cueva del Diablo. Es decir que hay mucho menos murciélagos de los que podría haber. Esto podría sugerir dos cosas: que efectivamente los niveles poblacionales de *L. nivalis* están muy por debajo de niveles históricos, o bien que existen otras colonias de gran tamaño que estuvieran aprovechando esos recursos.

V.5. Conclusiones

Contrario a lo que se esperaba, la capacidad de carga para la colonia de *L. nivalis* en la cueva del Diablo no estuvo definida principalmente por *Ipomoea murucoides*, ya que ésta no proporcionó los recursos necesarios cuando más se requirieron, al menos durante la temporada estudiada. Por otro lado, *I. murucoides* proporcionó muchísimo más néctar que el necesario en etapas posteriores de la estación invernal. Probablemente los factores climáticos actuales, como las lluvias, afectaron esta situación, pero resultará necesario estudiar este factor para trabajos posteriores. El desfase entre la floración y la estancia de los murciélagos podría tener implicaciones en la reproducción de ambas especies, por lo cual es un elemento a considerarse en estudios de conservación.

Es importante recordar que K en la realidad no puede estar delimitada por un solo factor, en este caso la disponibilidad de alimento, pues debe haber otros recursos que limiten el tamaño poblacional de la especie. Mientras tanto, la estimación de K en este trabajo es la primera aproximación a este parámetro para *L. nivalis* y es un paso importante para entender la dinámica de esta especie.

CAPÍTULO VI

CONCLUSIONES GENERALES Y RECOMENDACIONES

Tan sólo partiendo del hecho de que *Ipomoea murucoides* es el elemento principal de la dieta de *Leptonycteris nivalis*, queda claro que la planta es un recurso alimentario trascendental para este murciélago en Tepoztlán durante el invierno.

I. murucoides requiere necesariamente de vectores que transporten su polen para poder reproducirse sexualmente, por lo que los polinizadores, incluyendo a *L. nivalis*, son imprescindibles para la planta. *I. murucoides* y *L. nivalis* no fueron especies totalmente dependientes una de la otra, por lo menos en los meses que duró el estudio, ya que el murciélago puede recurrir a las flores de otras plantas para alimentarse, mientras que la planta se sirve de diferentes tipos de polinizadores. Además, la temporada de estancia de *L. nivalis* no coincidió del todo con la temporada de floración de *I. murucoides* en los alrededores de la cueva del Diablo, si bien el análisis de la dieta indica que los cazahuates son un recurso utilizado durante casi toda la estancia. Esto sugiere mayores distancias de vuelo al sitio de forrajeo, que se encontraría más lejano al área estudiada. Asimismo, el murciélago puede obtener recursos energéticos de otras plantas, como *Agave*, el segundo elemento en importancia dentro de su dieta.

En la primera parte de la estancia de *L. nivalis* en la Cueva del Diablo, la demanda energética no fue cubierta por *I. murucoides* ya que hubo un desfase entre la floración y la

estancia de los murciélagos. No obstante, en las etapas posteriores la oferta de recursos de *I. murucoides* rebasó por mucho los requerimientos energéticos de la colonia de *L. nivalis*. De este modo, la capacidad de carga para estos murciélagos durante el invierno en la Cueva del Diablo no está determinada únicamente por la oferta energética de *I. murucoides*.

A través de su néctar, *I. murucoides* proporciona una cantidad de energía similar a la que proporcionan otras especies de plantas visitadas por murciélagos. Por otra parte, *L. nivalis* es capaz de aprovechar al máximo y de manera eficiente la energía contenida en el néctar. También demanda mayor cantidad de energía para satisfacer sus necesidades metabólicas durante la temporada de apareamiento, y particularmente los machos son quienes presentan una FMR más alta durante ese período, aunque dicha conclusión deberá ser revisada posteriormente aplicando técnicas que permitan medir directamente la FMR.

Quedan pendientes muchas interrogantes por resolver sobre la ecología del murciélago magueyero mexicano. Es necesario determinar con mayor precisión dónde forrajea *L. nivalis*, establecer el costo energético de trasladarse diariamente a su lugar de forrajeo y hacer el balance de las ganancias que obtiene de su alimento. También sería útil la realización de estudios similares a éste, por una parte en Tepoztlán y la Cueva del Diablo con las otras especies de las que se alimenta, particularmente agaves, y conocer la energía que le aportan al murciélago. Además, se deben realizar estudios en otras áreas donde se establecen colonias, especialmente donde hay refugios de maternidad, así como otros refugios de apareamiento, de encontrarse.

Implicaciones para la conservación

A pesar de que *L. nivalis* tiene la capacidad de alimentarse de un rango amplio de néctares y asimilar su energía de manera eficiente, y por ende de colonizar nuevos hábitats, su estado de conservación no es favorable.

La temporada invernal es crucial para el murciélago magueyero mexicano, puesto que es entonces cuando ocurre el apareamiento, evento trascendental para la supervivencia de la especie. La disponibilidad de recursos durante esta temporada debe ser crucial para el éxito reproductivo, por lo que desfases entre la estancia de los murciélagos y la disponibilidad de su alimento, la perturbación y deforestación que sigue avanzando en la región, pueden repercutir en el estado de conservación de la especie.

El período de apareamiento, que es el momento cuando más demanda energética reflejó la colonia, no fue el de mayor disponibilidad de alimento, de manera que el éxito reproductivo podría verse afectado. Si como parece, la variación en patrones climáticos, particularmente la precipitación, afectan la disponibilidad de recursos para *L. nivalis*, el cambio climático podría jugar un papel importante a largo plazo en el estado de conservación de este murciélago.

Por otra parte, ya sea que de manera habitual, o por falta de recursos alimenticios en zonas inmediatas a la Cueva del Diablo, si el área de forrajeo de *L. nivalis* se ubica en zonas lejanas, esto implica también la necesidad de protección de mayores áreas de bosque tropical caducifolio, no únicamente las circundantes al refugio, sino proteger también el área donde se localiza su alimento. El cambio en el uso de suelo y el crecimiento de las zonas urbanas está afectando a toda la región, por lo que la disminución en la cobertura de vegetación natural también amenaza los sitios de forrajeo de *L. nivalis* y otros murciélagos.

Con este trabajo se puede sugerir que los planes de manejo para este murciélago deben tener muy en cuenta la conservación de las principales fuentes de alimento, es decir cazahuates y agaves. Así que no sólo se deberá trabajar en la conservación misma del murciélago, sino que se debe trabajar en la protección del hábitat donde se encuentra su alimento, ya que si bien la Cueva del Diablo se encuentra dentro de un Área Natural Protegida de carácter Federal, durante las visitas se pudo constatar que la zona de la cueva se encuentra amenazada por construcciones

irregulares cada vez más frecuentes, además de que toda la zona donde se establecen las ipomeas se encuentran bajo presión constante por cambio de uso de suelo.

Particularmente la cueva carece de protección, por lo que urge se tomen medidas para evitar poner en riesgo este importante refugio, que sirve además para otras especies de murciélagos como *Pteronotus parnelli*, *Micronycteris microtis*, *Anoura geoffroyi* y *Corynorhinus mexicana*, así como para otro tipo de fauna silvestre que se observó durante los muestreos. Se debe controlar el acceso a esta cueva, así como la urbanización de la zona, misma que el plan de manejo del ANP prohíbe.

De manera paralela a la realización de este trabajo, se ha intentado la colaboración y comunicación entre autoridades, academia y personas de la localidad. Sin la correcta vinculación de estos sectores, la conservación del murciélago magueyero mexicano difícilmente tendrá mejorías, por lo que la investigación científica debe continuar, sin dejar de lado otros aspectos como los sociales y de gestión.

LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W.G. 1989. Plant-Animal Interactions: An Overview. En: Abrahamson, W.G. (ed.). *Plant-Animal Interactions*. McGraw-Hill, Nueva York. Pp. 1-22.
- Altringham, J.D. 1996. *Bats: biology and behaviour*. Oxford University Press, Oxford. 262 pp.
- Álvarez, T. y L. González-Quintero. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18(1-4): 137-165.
- 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(11): 1675-1683.
- Arita, H. 2005. *Leptonycteris nivalis* (Saussure, 1860). En: Ceballos, G. y G. Oliva (coords.). *Los mamíferos silvestres de México*. CONABIO-FCE, México. Pp. 223-224.
- Arita, H. 1991. Spatial segregation in Long-nosed Bats, *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. *Journal of Mammalogy* 72(4): 706-714.
- Arita, H. y S. Humphrey. 1988. Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 29: 1-60.
- Arita, H. y C. Martínez del Río. 1990. Interacciones flor-murciélago: un enfoque zoocéntrico. *Publicaciones Especiales del Instituto de Biología* 4. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 35 pp.

- Arita, H. y J. Ortega. 1998. The Middle American bat fauna. Conservation in the Neotropical-Nearctic border. En: Kunz, T. y P. Racey (eds.). *Bat biology and conservation*. Smithsonian Institution, Washington. Pp. 295–308.
- Arroyo-Cabrales, J., B. Miller, F. Reid, A. Cuarón y P. de Grammont. 2008. *Leptonycteris nivalis*. En: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2010.1. www.iucnredlist.org
- Austin, D.F. y Z. Huáman. 1996. A synopsis of *Ipomoea* (Convolvulaceae) in the Americas. *Taxon* 45(1): 3–38.
- Austin, D.F. y R. Pedraza. 1983. Los géneros de Convolvulaceae en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 44: 3–16.
- Ayala-Berdon, J., R. Galicia, C. Flores-Ortíz, R.A. Medellín y J.E. Schondube. 2013. Digestive capacities allow the Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) to live in cold environments. *Journal of Comparative Biochemistry and Physiology A* 164: 622–628.
- Ayala-Berdon, J., J.E. Schondube, K.E. Stoner, N. Rodríguez-Peña y C. Martínez del Río. 2008. The intake responses of three species of leaf-nosed Neotropical bats. *Journal of Comparative Physiology B* 178: 477–485.
- Ayala-Berdon, J., J.E. Schondube y K.E. Stoner. 2009. Seasonal intake responses in the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina*. *Journal of Comparative Physiology B* 179: 553–562.
- Ayala-Berdon, J. y J.E. Schondube. 2011. A physiological perspective on nectar-feeding adaptation in phyllostomid bats. *Physiological and Biochemical Zoology* 84(5): 458–466.
- Baker, H. e I. Baker. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. En: Jones, C. y R. Little (eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, Nueva York. Pp. 117–141.
- Bawa, K.S. y J. Webb. 1984. Flower, fruit, and seed abortion in tropical forest trees: Implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany* 71: 36–751.
- Begon, M., C. Townsend y J. Harper. 2006. *Ecology*. Blackwell, Oxford. 738 pp.

- Bell, G. 1985. On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London* 224: 223–265.
- Bertin, R.I. 1989. Pollination Biology. En: Abrahamson, W.G. (ed.). *Plant-Animal Interactions*. McGraw-Hill, Nueva York. Pp. 23–86.
- Brown, C.M. 2008. Natural history and population genetics of the endangered Mexican long-nosed bat, *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllostomidae). Tesis de Maestría en Ciencias, Faculty of Graduate School, Angelo State University, Estados Unidos de América.
- Bullock, S., R. Ayala, I. Baker y H. Baker. 1987. Reproductive biology of the tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae). *Madroño* 34(4): 304–314.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: The role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review* 60(1): 83–139.
- Butler, P.J., J.A. Green, I.L. Boyd y J.R. Speakman. 2004. Measuring metabolic rate in the field: the pros and cons of the Doubly Labelled Water and Heart Rate methods. *Functional Ecology* 18(2): 168 – 183.
- Caballero Martínez, L.A. 2004. Observaciones sobre la conducta reproductiva de *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Tepoztlán, Morelos, México. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Autónoma del Estado de México. 118 pp.
- Castle, K.T. y B.A. Wunder. 1995. Limits to food intake and fiber utilization in the prairie vole *Microtus ochrogaster*: effects of food quality and energy need. *Journal of Comparative Physiology A* 164: 609–617.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales, R.A. Medellín y Y. Domínguez-Castellanos. 2005. Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 9: 21–71.
- Chemas Jaramillo, A. 1994. Biología floral y polinización de doce especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 92 pp.
- Cleland, E., I. Chuine, A. Menzel, H.A. Mooney y M.D. Schwartz. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution* 22(7): 357–365.

- Cole, F.R. y D.E. Wilson. 2006. *Leptonycteris yerbabuenae*. *Mammalian Species* 797: 1–7.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 8.2. Disponible en: <http://purl.oclc.org/estimates>
- CONAGUA: Comisión Nacional de Agua. 2010. Información de la red climatológica de tiempo real del Servicio Meteorológico Nacional. Disponible en:

http://smn.conagua.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=12:temperatura-y-precipitacion&catid=6:slider&Itemid=65
- Daly, M. 1978. The cost of mating. *American Naturalist* 112: 771–774.
- Dafni, A., E. Pacini y M. Nepi. 2005. Pollen and stigma biology. En: Dafni, E., P.G. Kevan y B.C. Husband (eds.). *Practical Pollination Biology*. Enviroquest, Cambridge, Ontario. Pp. 83–146.
- Datzmann, T., O. von Helversen y F. Mayer. 2010. Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evolutionary Biology* 10: 165.
- Díaz-Francés E. y J. Soberón. 2005. Statistical estimation and model selection of species accumulation functions. *Conservation Biology* 19(2): 569–573.
- DOF: Diario Oficial de la Federación. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, 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. 30 de diciembre de 2010, segunda sección, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México.
- DOF. 2011. Acuerdo por el que se da a conocer el resumen del Programa de Manejo del Parque Nacional El Tepozteco. 9 de mayo de 2011, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México.
- Eguiarte, L., C. Martínez del Río y H. Arita. 1987. El néctar y el polen como recursos: El papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* 19(1): 74–82.

- England, A.E. 2012. Pollination biology of *Agave palmeri* in New Mexico, and landscape use of *Leptonycteris nivalis* in relation to agaves. Tesis de Doctorado, Universidad de Nuevo México, Albuquerque. 191 pp.
- ESA: Endangered Species Act. 2009. Endangered and threatened wildlife and plants. Disponible en: http://frwebgate.access.gpo.gov/cgi-bin/getdoc.cgi?dbname=2009_register&docid=fr11fe09-78
- Fleming, T.H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. En: Kunz, T. (ed.). *Ecology of Bats*. Plenum, Nueva York. Pp. 287–325.
- Fleming, T.H. 1992. How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? En: Hunter, M.; T. Ohgushi y P. Price (eds.). *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Academic Press, San Diego, California. Pp. 355–391.
- Fleming, T.H. y P. Ebby. 2003. Ecology of bat migration. En: Kunz, T.H. y B. Fenton (eds.). *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. Pp. 156–208.
- Fleming, T.H., C. Geiselman y W. Kress. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany* 104(6): 1017–1043.
- Fleming, T.H. y V.J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75(4): 845–851.
- Freeman, P.W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of the Linnean Society* 56: 439–463.
- Galicia Castillo, R.C. 2004. Diversidad y abundancia de murciélagos en tres cuevas de Guerrero con diferentes niveles de actividad humana. Tesis de licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 98 pp.
- Galetto, L. y G. Bernardello. 2004. Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* species (Convolvulaceae) in relation to Pollinators. *Annals of Botany* 94: 269–280.
- García, E. 1964. *Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 246 pp.

- Golubov J. y J. Ortega. 2007. Los análisis de paternidad, ¿para qué nos sirven? En: Eguiarte, L.E., V. Souza y X. Aguirre (comps.). *Ecología Molecular*. SEMARNAT-UNAM-CONABIO, México. Pp. 163–181.
- González-Terrazas, T.P., R.A. Medellín, M. Knörnschild y M. Tschapka. 2012. Morphological specialization influences nectar extraction efficiency of sympatric nectar-feeding bats. *Journal of Experimental Biology* 215: 3989–3996.
- Gurevitc, J., S.M. Scheiner y G.A. Fox. 2006. *The Ecology of Plants*. Sinauer, Sunderland. 574 pp.
- Hayes, J.P., H.K. Ober y R.E. Sherwin. 2009. Survey and monitoring of bats. En: Kunz, T.H. y S. Parsons (eds.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. The John Hopkins University Press, Baltimore. Pp. 112–129.
- Hensley, A.P. y K.T. Wilkins. 1988. *Leptonycteris nivalis*. *Mammalian species* 307: 1–4.
- Herbest, L. 1988. Methods of nutritional ecology of plant-visiting bats. En: Kunz, T.H. (ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian, Washington. Pp. 233–246.
- Herrera, G. y C. Martínez del Río. 1998. Pollen digestion by the New World bats: effects of processing time and feeding habits. *Ecology* 79(8): 2828–2838.
- Hill, R., G.A. Wyse y M. Anderson. 2008. *Animal Physiology*. Sinauer, Massachusetts. 762 pp.
- Hoffmann, A., J. Palacios Vargas y J. Morales Malacara. 1986. *Manual de biospeleología (Con nuevas aportaciones de Morelos y Guerrero, Méx.)*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Pp. 81–114.
- Horner, M.A., T.H. Fleming y C.T. Sahley. 1998. Foraging energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 244: 575–586.
- Hutson, A.M., S.P. Mickleburgh y P.A. Racey. 2001. Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan. IUCN, Cambridge.
- Howe, H.F. y L.C. Westley. 1988. *Ecological Relationships of Plants and Animals*. Oxford University Press, Nueva York. 273 pp.

- INEGI: Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2008. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Tepoztlán, Morelos. Clave Geoestadística 17020. Disponible en: <http://mapserver.inegi.gob.mx/webdocs/prontuario/17020.pdf>
- Inouye, D., N. Faure, J. Lanum, D. Levine, J. Meyers, M. Roberts, F. Tsao y Y. Wang. 1980. The effects of nonsugar nectar constituents on estimates of nectar energy content. *Ecology* 61: 992–996.
- Jiménez-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.
- Krebs, C. 1999. *Ecological Methodology*. Addison-Wesley. 620 pp.
- Kunz, T.H., 1992. Roosting ecology of bats. En: Kunz, T.H. (ed.). *Ecology of Bats*. Plenum, Nueva York. Pp. 1–55.
- Kunz, T.H., M. Betke, N.I. Hristov y M.J. Vonhov. 2009. Methods for assessing colony size, population size, and relative abundance of bats. En: Kunz, T.H. y S. Parsons (eds.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. The John Hopkins University Press, Baltimore. Pp. 134–157.
- Kunz, T.H. y D.S. Reynolds. 2003. Bat colonies in buildings. En: O’Shea, T.J. y M.A. Bogan (eds.). *Monitoring trends in bat populations of the United States and Territories: Problems and prospects*. U.S. Geological Survey, Biological Resources Division, Information and Technology Report, USGS/BRD/ITR-2003-0003. Pp. 91–102.
- Lane, J.E., S. Boutin, J.R. Speakman y M. Humphries. 2010. Energetic costs of male reproduction in a scramble competition mating system. *Journal of Animal Ecology* 79: 27–34.
- Lee, T.D. 1984. Patterns of fruit maturation: A gametophyte competition hypothesis. *The American Naturalist* 123: 427–432.
- Lewis, S.E. 1995. Roost fidelity of bats: a review. *Journal of Mammalogy* 76: 481–496.
- Lloyd, D.G. 1979. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *The American Naturalist* 113(1): 67–69.

- López Segurajáuregui, G. 2010. Dieta del murciélago magueyero mexicano *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllostomidae) en cuatro cuevas del centro de México. Tesis de licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 138 pp.
- López Segurajáuregui, G., K. Toledo Gutiérrez y R.A. Medellín. 2006. Cueva del Diablo: a bat cave in Tepoztlán. *Association for Mexican Cave Studies Bulletin* 19: 264–270.
- MacArthur, R.H. y E.R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603–609.
- Martínez del Río, C., J.E. Schondube, T.J. McWhorter y L.G. Herrera. 2001. Intake responses in nectar-feeding birds: digestive and metabolic causes, osmoregulatory consequences, and coevolutionary effects. *American Zoologist* 41: 902–915.
- McCracken, G.F. 1992. Bats in magic, potions and medicinal preparations. *Bats* 10(3): 14–16.
- McDonald, J. 1991. Origin and diversity of Mexican Convolvulaceae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 62: 65–82.
- McDonald, J. 1992. Evolutionary implications of typical and anomalous secondary growth in arborescent *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119: 262–267.
- McPherson, G. 1981. Studies in *Ipomoea* (Convolvulaceae) I. The arborescens group. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68(4): 527–545.
- McWhorter, T.J. y C. Martínez del Río. 1999. Food ingestion and water turnover in hummingbirds: how much dietary water is absorbed? *Journal of Experimental Biology* 202: 2851–2858.
- Medellín, R.A.; H. Arita y O. Sánchez. 2008. *Identificación de los murciélagos de México. Clave de Campo*. Instituto de Ecología, UNAM, México. 78 pp.
- Mickleburg, S., A.M. Hutson y P.A. Racey. 2002. A review of the global conservation status of bats. *Oryx* 36(1): 18–34.

- Mirón, M.L. 2005. Efecto de la dieta en el fraccionamiento isotópico de ^{13}C y ^{15}N en el murciélago *Glossophaga soricina* (Chiroptera: Phyllostomidae). Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mitchell, R.J., R.E. Irwin, R.J. Flanagan y J.D. Karron. 2009. Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Annals of Botany* 103: 1355–1366.
- Molina-Freaner, F. y L.E. Eguiarte. 2003. The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from northwestern Mexico: contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany* 90(7): 1016–1024.
- Moreno-Valdez, A., R. Honeycutt y W. Grant. 2004. Colony dynamics of *Leptonycteris nivalis* (Mexican long-nosed bat) related to flowering *Agave* in Northern Mexico. *Journal of Mammology* 85(3): 453–459.
- Murguía Sánchez, G. 1986. Estudio comparativo de semillas maduras de dos especies arbóreas del género *Ipomoea* (Convolvulaceae). Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 61 pp.
- Murguía Sánchez, G. 1995. Morfología y anatomía reproductiva de nueve especies de la serie *Arborescentes* (*Ipomoea*, Convolvulaceae L.). Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90 pp.
- Nagy, K. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57(2): 111–128.
- Nagy, K. 1994. Field bioenergetics of mammals: what determines field metabolic rates? *Australian Journal of Zoology* 42: 43–53.
- Nagy, K., I.A. Girard y T.K. Brown. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annual Review of Nutrition* 19: 247–277.
- Nassar, J., N. Ramírez y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84(8): 918–927.
- Neuweiler, G. 2000. *The biology of bats*. Oxford University Press, Nueva York. 310 pp.

- Odum, E. 1972. *Ecología*. Interamericana, México. 639 pp.
- Ollerton, J., R. Alarcón, N. Waser, M. Price, S. Watts, L. Cranmer, A. Hingston, C. Peter y J. Rotenberry. 2009. A global test of pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany* 103: 1471–1480.
- Parra-Tabla, V. y S. Bullock. 1998. Factors limiting fecundity of the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 14: 615–627.
- Parra-Tabla, V. y S. Bullock. 2000. Phenotypic natural selection on flower biomass allocation in the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* Rose (Convolvulaceae). *Plant Systematics and Evolution* 221: 167–177.
- Parra-Tabla, V. y S. Bullock. 2003. Exploring the limiting causes of fruit production in the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* Rose (Convolvulaceae). *Plant Ecology* 166: 107–115.
- Parra-Tabla, V. y S. Bullock. 2005. Ecological and selective effects of stigma-anther separation in the self-incompatible tropical tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae). *Plant Systematics and Evolution* 252: 85–95.
- Petit, S. y L. Pors. 1996. Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar-feeding bats on Curaçao. *Conservation Biology* 10(3): 769–775.
- Pint, J.J. 1994. Who cares about Mexican bats? *National Speleological Society News* 52(3): 94.
- Quesada, M., K.E. Stoner, J.A. Lobo, Y. Herrerías, C. Palacios, M.A. Munguía-Rosas y K. O.-Salazar. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat pollinated bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131–138.
- Racey, P.A y A.C. Entwistle. 2000. Life-history and reproductive strategies on bats. En: Crichton, E.G. y P. H. Krutzsch (eds.). *Reproductive Biology of Bats*. Academic Press, San Diego. Pp. 363–414.
- Racey, P.A y A.C. Entwistle. 2003. Conservation ecology of bats. En: Kunz, T.H. y B. Fenton (eds.) *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. Pp.: 680–743.

- Racey, P.A. y J.R. Speakman. 1987. The energy cost of pregnancy and lactation in heterothermic bats. *Symposia of the Zoological Society of London* 57: 107–125.
- Ramírez, N. 1995. Producción y costo de frutos y semillas entre modos de polinización en 232 especies de plantas tropicales. *Revista de Biología Tropical* 43: 151–159.
- Randall, D., W. Burggren y K. French. 2002. *Eckert Animal Physiology. Mechanisms and Adaptations*. W.H. Freeman, Nueva York. 736 pp.
- Rathcke, B.J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. In: Hunter, M.D., T. Ohgushi y P.W. Price (eds.). *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego. Pp. 113–138.
- Richards, A.J. 1986. *Breeding Systems of Plants*. George Allen & Unwin Publishers, Londres. 529 pp.
- Ricklefs, R. 1990. *Ecology*. W.H. Freeman, Nueva York. 896 pp.
- Riechers, A., M. Martíniz-Coronel y R. Vidal. 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.
- Rosas-Guerrero, V., M. Quesada, W.S. Armbruster, R. Pérez-Barrales y S.D. Smith. 2010. Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution* 65(2): 350–364.
- Roulston, T.H. y J.H. Cane. 2000. Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution* 222: 187–209.
- Roulston, T.H., J.H. Cane y S.L. Buchmann. 2000. What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? *Ecological Monographs* 70(4): 617–643.
- Rzedowski, J. 1979. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp.
- Rodríguez-Peña N., K.E. Stoner, J.E. Schondube, J. Ayala-Berdón, C.M. Flores-Ortiz y C. Martínez del Río. 2007. Effects of sugar composition and concentration on food selection by Long-

- nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) and the Long-tongued bat (*Glossophaga soricina*). *Journal of Mammalogy* 88: 1466–1474.
- Sánchez, N. y T. Álvarez. 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 81: 23–62.
- Sánchez, R. 2004. Dieta del murciélago magueyero mayor *Leptonycteis nivalis* (Chiroptera: Phyllostomidae) en la cueva del Diablo, Tepoztlán, Morelos. Tesis de licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, México. 102 pp.
- Sánchez, R. y R.A. 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.
- Schondube, J.E. y C. Martínez del Río. 2003. Concentration-dependent sugar preferences in nectar-feeding birds: mechanisms and consequences. *Functional Ecology* 17: 445–453.
- Slauzon, L. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany* 87(6): 825–836.
- Simmons, N.B. 2005. Order Chiroptera. En: Wilson, D.E. y D.M. Reeder (eds.). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. Vol. 1. Johns Hopkins University Press, Baltimore. Pp. 312–529.
- Smith, T. y R. Smith. 2009. *Elements of Ecology*. Pearson, San Francisco. 649 pp.
- Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7(3): 480–488.
- Southwood, T.R. 1978. *Ecological Methods*. Chapman & Hall, Londres. 524 pp.
- Sutherland, S. 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental test with *Agave mckelveyana*. *Evolution* 41(4): 750–759.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review in Ecology and Systematics* 12: 253–279.

- Stephenson, A.G. y J.A. Winsor. 1986. *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. *Evolution* 40(3): 453–458.
- Stoner, K.E., K.A. Salazar, R.C. 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: 1357–353.
- Téllez, J.G. 2001. Migración de los murciélagos hocicudos (*Leptonycteris*) en el trópico mexicano. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 146 pp.
- Thomas, D. 1988. Analysis of diets of plant-visiting bats. En: Kunz, T. (ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian, Washington. Pp. 211–220.
- Toledo Gutiérrez, K.P. 2009. Hábitos reproductivos del murciélago magueyero mayor *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllostomidae) en la “Cueva del Diablo”, Tepoztlán, Morelos, México. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 95 pp.
- Tschapka, M. y S. Dressler. 2002. Chiropterophilly: On bat flowers and flower bats. *Curtis' Botanical Magazine* 19(2): 114–125.
- Tuttle, M.D. 2003. Estimating population sizes of hibernating bats in caves and mines. En: O'Shea, T.J. y M.A. Bogan (eds.). *Monitoring trends in bat populations of the United States and Territories: Problems and prospects*. U.S. Geological Survey, Biological Resources Division, Information and Technology Report, USGS/BRD/ITR-2003-0003. Pp. 31–40.
- USFWS: U.S. Fish and Wildlife Service. 1994. Mexican Long-Nosed Bat (*Leptonycteris nivalis*) Recovery Plan. U.S. Fish and Wildlife Service, Albuquerque. 91 pp.
- Valiente-Banuet, A., M. Coro Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 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. Coro Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbamia mezcalensis* and *Neobuxbamia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84(4): 452–455.
- Vaughan, T.A., J.M. Ryan y N.J. Czaplewski. 2011. *Mammalogy*. Jones and Bartlett, Sadbury, Massachusetts. 750 pp.
- Voigt, C., D.H. Kelm, B.J. Bradley y S. Ortmann. 2009. Dietary analysis of plant-visiting bats. En: Kunz, T.H. y S. Parsons (eds.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. The John Hopkins University Press, Baltimore. Pp. 593–609.
- Voigt, C., D.H. Kelm y G.H. Visser. 2006. Field metabolic rates of phytophagous bats: do pollination strategies of plants make life of nectar-feeders spin faster? *Journal of Comparative Physiology B* 176: 213–222.
- Voigt, C. y Y. Winter. 1999. Energetic cost of hovering-flight in nectar-feeding bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) and its scaling in moths, birds and bats. *Journal of Comparative Physiology B* 169: 38–48.
- von Helversen, O. y Y. Winter. 2003. Glossophagine bats and their flowers: cost and benefits for plants and pollinators. En: Kunz, T.H y B. Fenton (eds.) *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. Pp. 346–397.
- Waddington, K.D. 1983. Foraging Behavior of Pollinators. In: Real, L. (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press, Orlando. Pp. 213–239.
- Walther, G-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. Beebee, J-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg y F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- Wilcock, C. y R. Neiland. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science* 7(6): 270–277.
- Wilkinson, G.S. y G.F. McCracken. 2003. Bats and balls: Sexual selection and sperm competition in the Chiroptera. En: Kunz, T.H y B. Fenton (eds.) *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. Pp. 128–155.

- Willson, M.F. 1994. Sexual selection in plants: perspective and overview. *The American Naturalist* 144: S13–S39.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder. 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 2142 pp.
- Winter, Y. y O. von Helversen. 1998. The energy cost of flight: do small bats fly more cheaply than birds? *Journal of Comparative Physiology B* 168(2): 105–111.
- Winter, Y. y O. von Helversen. 2001. Bats as pollinators: foraging energetic and floral adaptations. En: Chitka, L. y J. Thomson (eds.). *Cognitive ecology of pollination. Animal behavior and floral evolution*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 148–170.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Nueva Jersey. 944 pp.
- Zimmerman, M. 1988. Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. En: J. Lovett-Doust y L. Lovett-Doust (eds.). *Plant Reproductive Ecology*. Oxford University Press, Nueva York. Pp. 157–178.