



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Refugio de apareamiento de *Leptonycteris nivalis*:
modelación y búsqueda de un recurso limitante

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

LEONORA TORRES KNOOP



DIRECTOR DE TESIS:
DR. RODRIGO MEDELLÍN LEGORRETA
2014



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

Torres
Knoop
Leonora
5665-7995
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
306513264

2. Datos del tutor

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

2. Datos del tutor

Doctor
Rodrigo Antonio
Medellín
Legorreta

3. Datos del sinodal 1

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

3. Datos del sinodal 1

Doctor
Gerardo Jorge
Ceballos
González

4. Datos del sinodal 2

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

4. Datos del sinodal 2

Doctor
Joaquín
Arroyo
Cabrales

5. Datos del sinodal 3

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

5. Datos del sinodal 3

Doctor
Enrique
Martínez
Meyer

6. Datos del sinodal 4

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

6. Datos del sinodal 4

Doctora
Ana Cecilia
Ibarra
Macías

7. Datos del trabajo escrito.

Título

Número de páginas

Año

7. Datos del trabajo escrito

Refugio de apareamiento de *Leptonycteris nivalis*: modelación y búsqueda de un recurso limitante

103 p.

2014

Agradecimientos

Muchas personas hicieron posible que pudiera llevar a cabo este trabajo, pero el espacio y la memoria no son suficientes para mencionar a todas.

Quiero agradecer particularmente a mi tutor Rodrigo Medellín por darme la confianza y el incondicional apoyo para realizar este trabajo y por supuesto por sus visitas voluntarias a las colecciones científicas. Sin duda alguna, la perseverancia, la pasión y la entrega a lo que amamos hacer es el mayor aprendizaje que me llevo de él.

Agradezco profundamente a Enrique Martínez Meyer, a quien no sólo considero un excelente asesor, sino un buen amigo. Lo sabemos todos, sin tu apoyo este trabajo jamás hubiera podido realizarse. Gracias.

En general, agradezco a todos los miembros del Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres. La tesis es lo menos que uno aprender a hacer con un grupo como ustedes.

Muchas gracias a todos los que me acompañaron a alguna de mis salidas de campo y se animaron a conocer y trabajar con murciélagos: Cecilia, Jose, Edith y Sergio, Jerónimo, Martín, Ana Galicia, Zubi, Fer Herce, Ana M. Flores, Mariau, Beto, Daniel Sambraus, Abi, Ana Ibarra y Marina. Imprescindibles.

A los amigos incondicionales que han representado un enorme apoyo para llegar a este punto y que por cuestiones de espacio no mencionaré individualmente, pero que saben perfectamente quienes son.

A Emma Gómez, quien me ayudó muchísimo a lo largo del proceso y con quien tuvimos la oportunidad de colaborar de una manera muy enriquecedora.

Agradezco a los sinodales que conformaron el Comité por su interés durante las revisiones del trabajo y sus importantes aportaciones para mejorarlo.

De manera muy atenta, agradezco a Bat Conservation International y Bioconciencia por el financiamiento del estudio.

Al Jardín Botánico del Instituto de Biología por el permiso otorgado para la realización del monitoreo de murciélagos dentro de éste, en los años 2012 y 2013.

Al Secretario de Ayuntamiento del municipio de Tonatico, Estado de México, Biól. Gregorio Daniel Acosta Cruz, por las facilidades brindadas para la realización del trabajo de campo en esta región y particularmente a Abel Herrera, quien nos guió y acompañó en prácticamente todas las salidas realizadas a la Cueva del Coyote y encontró un genuino interés la conservación y los murciélagos. Gracias.

Hago especial mención a todos los curadores de las colecciones científicas que permitieron mi visita y la del Dr. Rodrigo Medellín para revisar los ejemplares de *Leptonycteris nivalis* almacenados en ellas: Colección Osteozoológica del Laboratorio de Arqueozoolología "M. en C. Ticul Álvarez Solórzano", Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), Colección de Mamíferos del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC-M), Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM-I), Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología, UNAM, Colección de Mastozoolología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB) del Instituto Politécnico Nacional, el Museo Nacional de Historia Natural del Smithsonian (NMNH), Colección de Zoología de Vertebrados del Museo Americano de Historia Natural (NMNH).

Así como a las colecciones científicas que con toda disposición brindaron la información solicitada para este estudio: Colección Zoológica de la Universidad Autónoma de Aguascalientes (UAA), Colección de Vertebrados de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Baja California (CVUABC), Colección mastozoológica de la Universidad Autónoma de Campeche (UAC), Colección mastozoológica del Colegio de la

Frontera Sur Unidad San Cristóbal de las Casas, Chiapas, Colección Zoológica Regional (Mammalia) del Instituto de Historia Natural y Ecología de Chiapas (CZRMA), Colección de Mamíferos del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR Durango), Colección de mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur (CIBNOR), Colección de Vertebrados del Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad (IMECBIO) de la Universidad de Guadalajara, Colección de Mamíferos del Museo de Historia Natural “Alfredo Dugés” de la Universidad de Guanajuato, Colección de Mamíferos del Instituto Tecnológico de Huejutla, Hidalgo (HMAM), Colección de Mamíferos del Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla (CEAMISH), Colección de Mamíferos de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL), Colección de Vertebrados del Instituto Tecnológico de Estudios Superiores de Monterrey-Guaymas, AC Unidad Guaymas, Colección Mastozoológica del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Oaxaca, Colección de Mamíferos del Instituto de Ecología y Alimentos (IEA) de la Universidad Autónoma de Tamaulipas (UAT), Colección de Mamíferos del Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana (UV), Colección Mastozoológica del Museo de Zoología, Universidad Autónoma de Yucatán.

A mi familia, por todo el apoyo incondicional que siempre me ha brindado.

A Jose. No hay palabras para describir lo agradecida que estoy contigo. Ha sido un placer vivir esto a tu lado. A pesar de esta tesis, mi mejor idea sigues siendo tú.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	7
El murciélago magueyero mexicano.....	8
Migración y reproducción de <i>L. nivalis</i>	13
Estado de conservación de <i>L. nivalis</i>	15
Distribución y concepto de nicho ecológico.....	17
Modelación del nicho ecológico.....	21
OBJETIVOS PARTICULARES.....	25
HIPÓTESIS.....	25
ÁREA DE ESTUDIO.....	26
Cueva del Diablo.....	28
MÉTODO.....	30
1.- Modelación de nicho ecológico invernal.....	30
2.- Análisis de distancias ecológicas.....	37
3.- Trabajo de campo.....	39
4.- Revisión del Plan de Recuperación.....	41
RESULTADOS.....	42
Datos biológicos.....	42
Modelación de nicho ecológico.....	42
Distancias ecológicas.....	51
Modelos de nicho y distancias ecológicas.....	52
Trabajo de campo.....	54
Áreas sugeridas para la búsqueda de refugios de apareamiento.....	58
Análisis citogenéticos:.....	62
Revisión del Plan de Recuperación:.....	63
DISCUSIÓN.....	69
LITERATURA CITADA.....	79
ANEXOS.....	90

RESUMEN

El murciélago magueyero mexicano, es una de las pocas especies migratorias de México y la más grande dentro del grupo de los murciélagos nectarívoros. Es una especie catalogada como amenazada por la NOM-059-SEMARNAT-2010. Desafortunadamente sólo se conoce un solo refugio de apareamiento, la Cueva del Diablo, localizada en el municipio de Tepoztlán, Morelos. En 1994 se generó un plan de recuperación en donde se proponen acciones específicas para la conservación y recuperación de la especie.

En este trabajo se llevó a cabo una modelación del nicho ecológico del refugio de apareamiento de *L. nivalis*. Se utilizaron registros de diversas fuentes sobre las capturas y colectas de la especie en la temporada de invierno y que tuvieron lugar en el centro de México (temporada y región que coincide con el apareamiento observado en la Cueva del Diablo). Se utilizaron los programas de Maxent, GARP y Bioclim y posteriormente se usaron los mapas consenso de los tres para los análisis.

Además de la modelación de nicho ecológico se realizó un análisis de distancias ecológicas a la Cueva del Diablo, la cual consiste en la identificación de las zonas ambientalmente más parecidas a dicho punto, dados ciertos parámetros climáticos. El mapa obtenido del análisis de distancias ecológicas se sobrepuso con el de los modelos de nicho ecológico.

Como resultado se obtuvieron las zonas con mayor potencial de distribución de refugios de apareamiento de *L. nivalis*, o dicho de otra manera, las zonas que coinciden ambientalmente con los puntos donde se ha colectado la especie y específicamente donde se ha registrado el apareamiento. Esta región se identificó como una franja que atraviesa desde el suroeste del Estado de México, a lo largo del norte de Morelos y hasta el suroeste de Puebla.

Para corroborar los modelos se llevaron a cabo visitas a cuevas en las regiones predichas por los modelos. Durante el invierno de 2012 se encontraron pocos individuos de la especie en la Cueva del Coyote, en el municipio de Tonatico, Estado de México. Se colectó una hembra preñada. En 2013 se volvió a capturar a la especie en la misma cueva. Se realizó un lavado vaginal a una hembra y se identificó que se encontraba en la fase

transitoria entre diestro y proestro, lo que indica que posiblemente la hembra pasó por una etapa receptiva días anteriores y en caso de presentar poliestría estacional, en días posteriores volvería a encontrarse sexualmente receptiva, indicando que la Cueva del Coyote o las cuevas presentes en esta región, podrían tratarse de refugios de apareamiento de *Leptonycteris nivalis*.

Con este trabajo se pretendió cumplir una de las acciones propuestas en el punto 1.32 y 1.33 del Plan de recuperación de *Leptonycteris nivalis*: la predicción de zonas en las cuales puede haber más refugios y la localización de nuevos. Asimismo, con el objetivo de determinar el estado en el que se encuentra el plan de recuperación e identificar las acciones que aún faltan por hacer, se realizó una recopilación de los estudios enfocados en el murciélago maguero mexicano que desde la publicación de éste hasta la fecha se han realizado y se propone la actualización del mismo.

INTRODUCCIÓN

El orden Chiroptera representa un grupo de enorme relevancia, tanto ecológica como socioeconómica, ya que juega un papel crucial en los procesos ecológicos que tienen lugar en los ecosistemas que ocupa, así como en muchos de los cultivos principales del país y del mundo (López *et al.*, 2006). Representa el segundo grupo de mamíferos más diverso de México y del mundo con 138 y 1116 especies, respectivamente (Ceballos y Arroyo-Cabrales, 2012; Simmons, 2005; Wilson y Reeder, 2005).

Los murciélagos han tenido una radiación evolutiva sorprendente que ha derivado en una diversificación única dentro del grupo de los mamíferos, ya que no sólo tienen una enorme variación específica sino también morfológica y ecológica. Esta radiación se ve reflejada en la capacidad que este grupo tiene para utilizar distintos tipos de refugios, tales como cuevas, hojas de las plantas en selvas tropicales, copas de los árboles, oquedades y recovecos en edificios, entre otros. La diversidad ecológica que presentan se manifiesta igualmente en los distintos gremios tróficos que ocupan dado el tipo de alimentación que presentan (Arita y Fenton, 1997; Medellín, 2003; López *et al.*, 2006). Como resultado de esta enorme diversidad, también los servicios ecosistémicos que el grupo provee son muy variados: hay murciélagos insectívoros que contribuyen a la regulación natural de poblaciones de insectos y el control de plagas de cultivos importantes, como la palomilla en cultivos de maíz, calabaza, frijol, etc. (Whitaker 1993; Kunz y Pierson, 1994; López *et al.*, 2006; Kalka y Kalko, 2006; Williams-Guillen *et al.*, 2008). Los murciélagos frugívoros favorecen el transporte de nutrientes a lo largo del paisaje a través de la dispersión natural de semillas, así como a la regeneración de hábitats en zonas fragmentadas o deforestadas (Kunz y Pierson, 1994; Medellín y Gaona, 1999; Medellín, 2003; Melo *et al.*, 2009). Por otra parte, los murciélagos nectarívoros representan importantes polinizadores naturales de muchas especies de plantas, entre las cuales destacan diferentes especies de cactus, agaves y ceibas, facilitando la reproducción sexual de las plantas y con ello aumentando la

variabilidad genética de las mismas (Álvarez y González-Quintero, 1970; Easterla, 1972; Gardner, 1977; Sánchez y Medellín, 2007).

El murciélago magueyero mexicano, *Leptonycteris nivalis*, no es la excepción, ya que nos brinda grandes beneficios tanto ecológicos como económicos como polinizador natural de plantas a lo largo de gran parte del territorio mexicano. Esta especie se alimenta del néctar de las flores y junto con la especie hermana, *L. yerbabuena*, representan uno de los principales polinizadores de plantas de enorme importancia cultural, ecológica y económica, entre las cuales destacan los géneros *Agave*, *Pseudobombax*, *Ceiba* e *Ipomoea* (Álvarez y González-Quintero, 1970; Gardner, 1977; Wilson, 1985; Sánchez y Medellín, 2007; Galicia, 2013). Arita (1991) encontró que existe una asociación importante entre las distribuciones registradas para ciertas especies de agaves y las localidades registradas para ambas especies de murciélagos. La distribución de *L. yerbabuena* aparentemente coincide con la del agave espadín (*Agave angustifolia*), exceptuando algunas regiones del noreste de México y Baja California, donde se encuentra el murciélago pero no el agave. *Agave tequilana*, conocido como agave azul, se encuentra en regiones más restringidas, específicamente en Tequila, Jalisco, donde también se encuentra *L. yerbabuena*. Por otra parte, la distribución de *L. nivalis*, podría encontrarse asociada a la del maguey pulquero (*A. salmiana*), la cual ocurre de manera natural en las tierras altas de la Faja Volcánica Transmexicana a altitudes entre los 1,250 y 2,500 msnm (Arita, 1991).

El murciélago magueyero mexicano

Leptonycteris nivalis forma parte de la familia Phyllostomidae y de la subfamilia Glossophaginae. Es una de las tres especies nectarívoras migratorias y la de mayor tamaño de la subfamilia en México (Arita y Santos del Prado, 1999). A pesar de ser una especie con una distribución amplia en México, existe relativamente poca información sobre su biología y ecología. De hecho, durante muchos años hubo mucha confusión en la identificación de las especies que pertenecen al género *Leptonycteris* por el gran parecido entre ellas y por ser simpátricas en algunas zonas. Sin embargo, no fue sino hasta 1988, con la publicación de la “Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del género

Leptonycteris (Chiroptera: Phyllostomidae)” (Arita y Humphrey, 1988) en donde se establecieron los caracteres diagnósticos y las distribuciones para las tres especies que conforman el género, dos de las cuales se distribuyen de manera simpátrica en México. Esta situación ha ocasionado que la información generada sobre *L. nivalis* antes de esta fecha debe tomarse con precaución a razón de que se trate de la especie hermana *L. yerbabuena*, especialmente porque esta última se encuentra en mayor abundancia y presenta un intervalo de distribución más amplio, por lo que la mayor parte de la información es referente a ella (Arita, 1991).

Antes clasificado como *Ischnoglossa nivalis* (Saussure, 1860), el murciélago magueyero mexicano fue nombrado posteriormente como *Leptonycteris nivalis* (Flower y Lydekker, 1891) y tiene por localidad tipo el límite de la zona de nieve del Pico de Orizaba en el estado de Veracruz. A partir de su descubrimiento, se han descrito diferentes especies y subespecies, lo que generó durante mucho tiempo mucha confusión respecto a la clasificación general de los murciélagos magueyeros (Arita y Humphrey, 1988). Davis y Carter (1962), tras llevar a cabo una revisión taxonómica del género, sugirieron la existencia de tres especies para el género *Leptonycteris*: *L. nivalis*, *L. sanborni* y *L. curasoae*. En una posterior revisión taxonómica del género, Arita y Humphrey (1988) retomaron el epíteto *yerbabuena* propuesto originalmente por Martínez y Villa-R (1940) para reemplazar *sanborni*.

Así, el murciélago magueyero mexicano, *L. nivalis*, se distingue en general por ser la especie de mayor tamaño del género, presenta un pelaje relativamente más largo, laxo y grisáceo que su especie hermana simpátrica *L. yerbabuena*. Uno de los caracteres externos más importantes para distinguir a la especie es la longitud de la tercera falange del dedo medio, la cual siempre es mayor de 15 mm. *Leptonycteris nivalis* presenta un uropatagio muy escotado con pelo conspicuo en el borde. En cuanto a los caracteres internos, el cráneo de *L. nivalis* tiene el puente palatino relativamente ancho y con un borde en forma de "U". Además, si el objetivo es distinguirlo de la especie hermana, entonces la medida de la anchura interorbital (>5mm) es característica de esta especie. Por último, muchos de los ejemplares de *L. nivalis* parecen contener perforaciones en el paladar ocasionadas por macrosínidos, lo cual funciona como caracter de prueba pero no diagnóstico porque no todos los individuos de *L. nivalis* las presentan; sin embargo, no se

ha observado algún individuo de *L. yerbabuena* con estas perforaciones (Arita y Humphrey, 1988).

Baker y Cockrum (1966) fueron los primeros en sugerir que existe un aislamiento ecológico entre las especies hermanas del género que residen en México (*L. nivalis* y *L. yerbabuena*), reflejadas en una segregación altitudinal. Arita (1991) confirmó esta idea a partir de un análisis ambiental abarcando un mayor número de variables ambientales que los primeros autores. Él sugiere que la diferenciación del nicho ecológico entre ambas especies permite la existencia de zonas de coincidencia de las distribuciones en la zona oeste, centro y norte del área de distribución de *L. nivalis* (Arita y Humphrey, 1988). De hecho, prácticamente toda la distribución geográfica de *L. nivalis* se encuentra dentro del área de distribución de *L. yerbabuena*, excepto por la población localizada en el Parque Nacional Big Bend, Texas y algunas regiones de Coahuila (Easterla, 1972; Wilson, 1985; Arita 1991). Mientras que *L. nivalis* se encuentra en altitudes entre 1,000 a 2,200 msnm y se distribuye a lo largo de bosques de pino-encino, bosques tropicales caducifolios y las zonas de transición entre estos dos ecosistemas, *L. yerbabuena* se distribuye en altitudes menores, entre 0 y 800 msnm, a lo largo de bosques tropicales y subtropicales caducifolios, matorral xerófilo, bosque espinoso, pastizales y, en menor medida en bosques de pino. Asimismo, *L. nivalis* se distribuye en zonas donde la temperatura es menor, alrededor de los 20°C, mientras que *L. yerbabuena* alrededor de los 25°C (Arita, 1991).

Por otra parte, *L. nivalis* presenta una distribución casi endémica, se distribuye durante la primavera y el verano en la zona norte de México, a lo largo del Desierto Chihuahuense y un área muy pequeña en el sur de Estados Unidos, a donde llegan a finales de abril y principios de mayo a unas cuantas localidades en el sureste de Nuevo México, en el condado de Hidalgo en las montañas del Peloncillo (Arita y Humphrey, 1988) y en las montañas Animas (Hoyt *et al.*, 1994) y también en el suroeste de Texas (Easterla, 1972; Arita y Humphrey, 1988; Arita, 1991; Hoyt *et al.*, 1994; Ammerman *et al.*, 2009). A finales de verano y principios de otoño migra hacia el sur y llega hasta el centro de México, al sur de la Faja Volcánica Transmexicana, siendo Guerrero y Morelos los estados que se encuentran en el extremo más sureño de su distribución (Arita y Humphrey 1988; Arita, 2005).

La mayor parte de la información que se tiene sobre el murciélago magueyero mexicano proviene de la zona norte de su distribución (Sánchez y Medellín, 2007). Sin embargo, los estudios en el centro de México han aumentado en los últimos años y cada vez se conoce más acerca de su dieta, reproducción y migración (Téllez, 2001; Moreno *et al.*, 2004; Sánchez, 2004; Espinoza, 2008; López, 2010, Galicia, 2013).

El murciélago magueyero mexicano es una de las pocas especies con patrones migratorios en México (Hayward y Cockrum, 1971; Humphrey y Bonnacorso, 1979; Medellín *et al.*, 2009). Las colonias que se han encontrado en el norte de su distribución son acentuadamente estacionales y están conformadas en general por hembras preñadas y posteriormente, por hembras lactantes y postlactantes con crías, lo que sugiere que durante la mayor parte del año existe una segregación sexual. Así, durante el verano el murciélago magueyero mexicano forma colonias de maternidad en el norte, donde se llevan a cabo los procesos de gestación, nacimiento y lactancia de crías, desde abril hasta junio de cada año (Easterla, 1972; Wilson 1979; Téllez, 2001; Moreno-Valdéz *et al.*, 2004; Ammerman *et al.*, 2009). La cueva Emory representa uno de los pocos refugios conocidos para la especie en Estados Unidos y se encuentra localizado en el Parque Nacional Big Bend en Texas (Borrell y Bryant, 1942). De acuerdo con los monitoreos que se han llevado a cabo en esta cueva, los primeros individuos comienzan a llegar a la cueva posiblemente en el mes de mayo (Davis, 1960). El pico de la población se encuentra generalmente en julio y todos los individuos ya son capaces de volar, lo que sugiere que las crías nacen en regiones más sureñas, en el norte de México y posteriormente se mueven hacia el norte, a la región del Big Bend (Easterla, 1972; Schmidly, 1991; Ammerman *et al.*, 2009). Los últimos registros de *L. nivalis* en el año en esta región coinciden con el mes de agosto. A principios del otoño, las hembras y sus crías comienzan a bajar al centro de México, a la región de la Faja Volcánica Transmexicana y la Depresión del Balsas, donde coinciden con los machos adultos y durante el invierno se aparean (Téllez, 2001). Las hembras preñadas comienzan el regreso hacia el norte a principios de la primavera (Fig. 1).

A pesar de que se sabe que las hembras migran al centro de México para aparearse durante el invierno, en realidad solamente se han observado cópulas de esta especie en un refugio: la Cueva del Diablo (Téllez, 2001). Esta cueva se encuentra localizada en el Municipio de Tepoztlán, en el estado de Morelos, y es ocupada de manera estacional (en

otoño e invierno) por poblaciones con una proporción 1:1 (Téllez, 2001) y representa el único refugio de apareamiento conocido para la especie hasta ahora. Se localiza dentro de la zona de amortiguamiento del área de protección de flora y fauna del “Corredor Biológico Chichinautzin”, decretada por la CONANP (Comisión de Áreas Naturales Protegidas) en 1988. De acuerdo con la institución, las principales amenazas identificadas para esta ANP son el acelerado desarrollo urbano, la explotación no planificada de recursos maderables y no maderables, la presión que resulta de actividades y prácticas turísticas y, la sobreexplotación de los mantos acuíferos.

Además de las amenazas y presiones actuales en la región, la Cueva del Diablo se encuentra bajo fuertes presiones antropogénicas porque de manera regular grupos de personas entran a la cueva ya sea con fines religiosos, turísticos, deportivos o vandálicos, perturbando fuertemente a las poblaciones que residen en ella. Por esta razón, es de suma importancia concentrar y enfocar esfuerzos para identificar refugios de la misma relevancia biológica en el centro de México, así como reconocer áreas prioritarias en la región para la conservación de la especie.



Figura 1. Ciclo anual de vida de *L. nivalis* basado en: Barbour y Davis (1969), Hayward y Cockrum (1971), Easterla (1972), Humphrey y Bonnacorso (1979), Wilson (1985), Arita (1991), Schmidly (1991), Hoyt *et al.* (1994), Rojas-Martínez *et al.* (1999), Rojas-Martínez (2001), Moreno-Valdéz *et al.* (2000), Téllez (2001), Moreno-Valdez *et al.* (2004), Medellín *et al.* (2009), Ammerman *et al.* (2009), Toledo (2009), Galicia (2013).

Dado que los registros de *L. nivalis* en la cueva de Emory no son constantes todos los años, Easterla (1972) sugirió que el movimiento de las poblaciones del norte de México hacia esta cueva podría deberse a dos situaciones: (1) la población de *L. nivalis* ciertos años es más grande de lo que puede soportar el ecosistema de los sitios en el norte de México y, por lo tanto, se mueve hacia el norte en busca de más recursos; (2) la producción de flores con néctar es baja en ciertos años en el norte de México, lo que obliga a los murciélagos a buscar alimento en regiones más norteñas. De los machos existe menos información, Rojas-Martínez (2001) sugirió que en lugar de realizar una migración latitudinal, los machos podrían estar realizando una migración altitudinal en el centro de México, ocupando los ecosistemas de matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio y bosque de pino en diferentes épocas del año.

La abundancia y disponibilidad de alimento, así como la diversidad de plantas varía estacionalmente y a lo largo del gradiente latitudinal del área de distribución de *L. nivalis*. Cuando el murciélago se encuentra en el centro de México, las principales familias de plantas que conforman su dieta son Convolvulaceae, Agavaceae, Bombaceae, Cactaceae y Fabaceae, sin embargo, su dieta se restringe en el norte de México, donde se alimenta principalmente de las familias Agavaceae y Cactaceae y, en menor medida de las familias Amaryllidaceae, Bignoniaceae, Convolvulaceae y Fabaceae (Álvarez y González-Quintero, 1970; Hansley y Wilkins, 1988; Sánchez, 2004; Toledo, 2009; López, 2010).

Migración y reproducción de *L. nivalis*

Aun cuando se tiene información con respecto a la biología general de este murciélago, el conocimiento en cuanto a sus patrones reproductivos y migratorios aún es escaso y presenta muchas interrogantes que permanecen sin ser resueltas. Por esta razón, utilizar la información disponible sobre especies filogenéticamente cercanas y con patrones biológicos similares puede ser una buena herramienta para extrapolar a otras especies y realizar inferencias e hipótesis que faciliten su estudio. Este es el caso de la especie hermana *Leptonycteris yerbabuena*, el murciélago magueyero menor, de la cual

actualmente se cuenta con mucha más información por ser una especie mucho más conspicua y distribuida en un área más extensa que *L. nivalis*.

Leptonycteris yerbabuena tiene un área de distribución muy amplia, abarca desde el sur de Estados Unidos hasta Guatemala, Salvador y Honduras (Arita, 1991; Arita y Humphrey, 1988). Presenta patrones similares a los de *L. nivalis*: se aparea en el sur y posteriormente las hembras migran hacia el norte de México y sur de Estados Unidos; a finales de verano y principio del otoño, las crías y las madres migran al sur (Cockrum, 1991). Sin embargo, Rojas-Martínez (2001) demostró que en latitudes menores a los 21° N las poblaciones del murciélago magueyero menor no migran latitudinalmente sino que realizan movimientos altitudinales en la misma región a través de los matorrales xerófilos y las selvas bajas caducifolias, las cuales proveen al murciélago de recursos florales durante todo el año (Rojas-Martínez, 2001).

Asimismo, en las regiones tropicales y transicionales (latitudes menores a 29° N) se han observado dos temporadas reproductivas para la especie; evidencias de apareamiento en junio y julio y de octubre a diciembre. Dichas temporadas son inferidas por la captura de hembras preñadas en el periodo de septiembre a diciembre (Rojas-Martínez, 2001; Téllez, 2001; Stoner *et al.*, 2003; Galindo *et al.*, 2004; Sperr *et al.*, 2011) y de febrero a marzo (Arita, 1991; Cockrum, 1991; Ceballos *et al.*, 1997). Como consecuencia de lo anterior, algunos autores sugieren que las poblaciones residentes de *L. yerbabuena* son poliéstricas, es decir, las hembras tienen más de una temporada en la cual se encuentran sexualmente receptivas y por lo tanto pueden crías dos veces al año, una durante la primavera-verano y la otra en otoño-invierno (Rojas-Martínez *et al.*, 1999; Caballero, 2004), en contraste con la hipótesis de la existencia de dos poblaciones reproductivas distintas con un patrón monoéstrico en el cual, las hembras solamente durante un periodo específico del año se encuentran receptivas y por lo tanto se pueden reproducir (Ceballos *et al.*, 1997; Téllez, 2001; Galindo *et al.*, 2004).

De acuerdo con los datos disponibles sobre *L. nivalis*, la dinámica poblacional de ésta parece ajustarse a la observada en las poblaciones migratorias de latitudes mayores a los 29° N de *L. yerbabuena*, ya que no existen, hasta la fecha, datos que reflejen un segundo patrón reproductivo. Sin embargo, la posibilidad de la existencia de variaciones en los

patrones reproductivos y migratorios de *L. nivalis* no se puede rechazar hasta que se cuente con más información respecto a su reproducción y distribución.

La migración en los murciélagos representa un ejemplo de cómo el tipo de reproducción presente en los mamíferos ha permitido la evolución de diferentes estrategias adaptativas que aumentan la probabilidad de sobrevivencia. La fecundación interna y la gestación han permitido que las hembras sean las que en general se mueven largas distancias para tener y alimentar a sus crías en sitios más favorables, con mayor disponibilidad de alimento y en la temporada adecuada (Fleming y Eby, 2005; Medellín *et al.*, 2009). Las hembras de *L. nivalis* forman colonias de maternidad en zonas templadas (norte de México y sur de Estados Unidos) en donde durante la primavera y el verano no sólo hay una gran abundancia de recursos florales disponibles (Moreno-Valdez *et al.*, 2000; Moreno *et al.*, 2004; Fleming y Eby, 2005), sino también disponibilidad de cuevas de calor, las cuales resultan indispensables para la sobrevivencia de las crías (Aguilar y Ruíz, 1995; Ruíz, 2006). Las regiones templadas se caracterizan por ser muy estacionales y, por lo tanto también lo es la disponibilidad de alimento, por lo que se ha sugerido que la migración que posteriormente realizan las hembras y las crías hacia la región más sureña de su área de distribución, es una estrategia para evitar condiciones no favorables en otoño e invierno, tales como la escasez de recursos (Fleming y Eby, 2005). Los machos pueden cubrir sus necesidades fisiológicas y energéticas con pequeños movimientos altitudinales, alimentándose de los recursos florales que se mantienen constantes a lo largo del año en el centro de México (Rojas-Martínez, 2001; Téllez, 2001; Medellín *et al.*, 2009)

Estado de conservación de *L. nivalis*

De acuerdo con una recopilación realizada por Jones (1976) respecto a las poblaciones del género *Leptonycteris* en Estados Unidos, todos los investigadores involucrados parecieron coincidir en detectar un declive de las poblaciones de la especie (Jones, 1976; Wilson, 1985). Aunado a esto, se considera a *L. nivalis* como una especie vulnerable y susceptible a la extinción ya que, como la mayoría de las especies que

conforman la subfamilia Glossophaginae, tiene cierto grado de especialización respecto a los hábitos de alimentación y al hábitat que ocupa, además de ser una especie migratoria y sus poblaciones se encuentran en relativamente bajos números (Arita y Santos del Prado, 1999).

En un esfuerzo por conservar a la especie, en 1988 el murciélago magueyero mexicano fue declarado como especie en peligro de extinción por la USFWS a través de la Lista de Especies en Peligro (ESA, 2014; evaluación en 1988) y el Departamento de Parques y Vida Silvestre de Texas (Texas Parks and Wildlife Foundation: <http://www.tpwf.org/>) y en 1990 por el Departamento de Caza y Pesca de Nuevo México (New Mexico Department of Game & Fish: <http://www.wildlife.state.nm.us/>). En el 2008 incorporaron a *L. nivalis* a la Lista Roja de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) (IUCN, 2011). Además, actualmente se encuentra clasificada como especie Amenazada en la Norma Oficial Mexicana NOM-ECOL-059-2010 (DOF, 2010) y en 1994 se aprobó el “Plan de Recuperación del murciélago magueyero mexicano *Leptonycteris nivalis* entre Estados Unidos y México” (USFWS, 1994). Es difícil establecer el estado en el que se encuentra el plan ya que éste no está actualizado, razón por la cual es de suma urgencia realizar una revisión y modificación de acuerdo a los trabajos que se han llevado a cabo hasta a la fecha e identificar los puntos del plan que ya han sido cubiertos y los que aún faltan por cubrir.

Dentro del Plan de Recuperación, se identifica como una de las acciones de mayor prioridad (punto 1.3): “La protección y el monitoreo de refugios ya conocidos y la localización de nuevos” para la recuperación de la especie. Con este punto se pretende, no sólo proteger refugios a lo largo de toda su área de distribución, sino también todos los tipos de refugios que son utilizados durante el ciclo de vida del murciélago: refugios de invierno, de migración y de maternidad. El plan además contempla la búsqueda específica de nuevos refugios a partir de métodos como percepción remota en donde se utilice la información obtenida a partir de la caracterización ambiental de los refugios ya conocidos para la especie (USFWS, 1994).

Distribución y concepto de nicho ecológico

La distribución de una especie se determina por el nicho ecológico fundamental que ocupa (MacArthur, 1972) y éste, a su vez está limitado por factores históricos y ecológicos a los cuales se encuentra sujeta la especie. Los modelos de nicho ecológico (MNE) se han convertido en una herramienta muy utilizada y recurrente para evaluar, analizar y predecir la distribución potencial de las especies. Es un método que se basa en el concepto de nicho ecológico de Grinnell (1917), quien lo entendió como los requerimientos de hábitat y climáticos particulares de una especie y que se reflejan en áreas geográficas específicas (Peterson *et al.*, 2011). Posteriormente, menciona el nicho como la última unidad reconocible de distribución de una especie (Grinnell, 1924). Además de los conceptos de Grinnell, los MNE también se basan en el concepto de Hutchinson (1957) quien integra las ideas de Grinnell y Elton (1927) entendiendo el nicho ecológico como el conjunto de condiciones ambientales, dentro de un hiperespacio n -dimensional, en el cual una especie puede sobrevivir (Peterson *et al.*, 2011)

Dado que el nicho ecológico (*sensu* Grinnell y Hutchinson) determina la distribución que una especie puede tener, es la tolerancia que presenta ante dichas condiciones ecológicas y las combinaciones de éstas, las que limitan su área de distribución. De hecho, la ley de Shelford establece que aquel factor ambiental por el cual un organismo tiene el espectro de tolerancia más estrecho; es el que determina los límites de su distribución (Escolástico *et al.*, 2013). Así, la tolerancia o valencia ambiental de una especie a los factores ambientales presentes, determina la capacidad que ésta tiene para habitar distintos tipos de hábitats e incluso de colonizar nuevos (Escolástico *et al.*, 2013).

Posteriormente, Hutchinson (1978) distinguió dos tipos de variables ambientales que definen el nicho ecológico de una especie, por un lado llamó variables escenopoéticas a aquellas variables que afectan a la especie y permanecen estáticas (ej. altitud, topografía, precipitación, etc). El otro tipo de variables consisten en aquellas que se encuentran ligadas de una manera dinámica a las poblaciones de la especie, es decir, que pueden ser consumidas o modificadas por ella. A estas variables las llamó bionómicas (Peterson *et al.*, 2011). Peterson y colaboradores (2011), con el fin de clarificar los componentes involucrados en el concepto de nicho ecológico (*sensu* Grinnell y Hutchinson) bajo el

contexto de los modelos de nicho ecológico, retomaron esta idea y propusieron distinguir las variables que están ligadas de manera dinámica a la presencia de la especie (que no necesariamente son bióticas), de aquéllas que no involucran una interacción, variables desacopladas como recursos consumibles por los organismos (variables escenopoéticas en la definición de Hutchinson). La distinción entre los dos tipos de variables es de gran importancia dada la resolución a la cual cada una tiene efecto sobre la especie. Así, para fines prácticos y de aplicación, los autores sugieren que el espacio n -dimensional, considerando únicamente las variables escenopoéticas, es el que representa el nicho fundamental de una especie y, por lo tanto, estas variables son las que pueden ser utilizadas para las modelaciones de nicho ecológico. Estas variables son las que tienen un efecto sobre la especie a una resolución menor (geográficamente hablando) y no requieren de la información sobre las particularidades de cada especie respecto a los cambios dinámicos de sus poblaciones asociadas a las variables que modifican o consumen. De esta manera, los autores llamaron "espacio ecológico" al espacio n -dimensional formado por las variables escenopoéticas asociadas a una región geográfica (denominado "espacio geográfico") (Peterson *et al.*, 2011) (Fig. 2). Si una área geográfica específica es intersectada con un conjunto de capas ambientales digitales, se puede obtener un subconjunto del espacio ecológico existente correspondiente a dicha área (Peterson *et al.*, 2011) (Fig. 2).

Por otra parte, Hutchinson (1957) distinguió el concepto de nicho ecológico fundamental con el de nicho ecológico realizado. El primero consiste en el conjunto de condiciones ambientales bajo las cuales una especie puede sobrevivir y el segundo lo define como el subconjunto del nicho fundamental que realmente ocupa ésta dada la interferencia por las interacciones con otras especies (Peterson *et al.*, 2011). Esta última definición, aunque solamente considera la competencia como factor limitante, toma en cuenta la importancia de las interacciones bióticas para la existencia de una especie en determinado lugar.

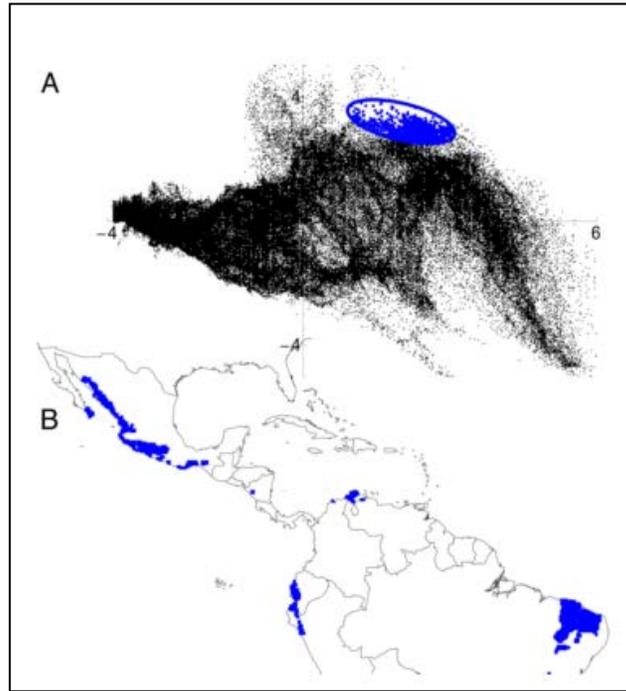


Figura 2. Imagen tomada de Soberón y Nakamura (2009). (A) Representación del espacio ecológico en dos dimensiones (los 2 principales componentes de 19 variables climáticas). Los puntos negros representan las posibles combinaciones de los componentes y la elipse azul representa el nicho fundamental teórico de una especie. (B) Proyección del nicho ecológico a un espacio geográfico, las regiones del mapa en azul representan las zonas en las que teóricamente existe el nicho fundamental de la especie, es decir, en donde se encuentran las condiciones favorables para que la tasa de crecimiento de las poblaciones de la especies sean positivas.

Soberón y Peterson (2005) sugieren que existen cuatro tipo de factores que intervienen en la distribución de un organismo: (1) los factores abióticos (o desacoplados), (2) los factores bióticos (representan las variables interactuantes con la especie que se estudia), (3) la accesibilidad que tiene una región a determinada especie de acuerdo a su historia biogeográfica y sus capacidades de dispersión y (4) la capacidad evolutiva de las poblaciones para colonizar nuevos ambientes y adaptarse a nuevas condiciones. Retomando las ideas de Pulliam (2000), los autores proponen un diagrama (nombrado diagrama de BAM) en donde se representa la interacción entre los primeros tres factores dentro de un espacio geográfico (denotado como G) (Fig. 3).

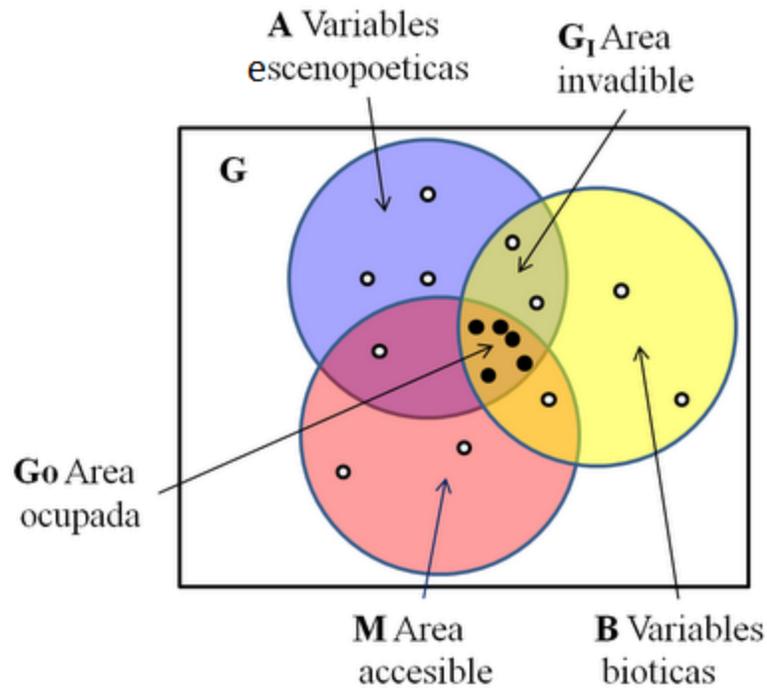


Figura 3. Tomada de CONABIO. Diagrama de BAM. Los círculos abiertos significan ausencia y los círculos cerrados presencias

El diagrama muestra como único espacio geográfico (G_o) en donde puede existir la especie, aquel donde hay una intersección entre las variables escenopoéticas favorables con las interacciones que favorecen la presencia de la especie y que se encuentra en un área accesible.

La región "M" (área accesible) (*sensu* Soberón y Peterson, 2005) es muy importante en la distribución de una especie, ya que las condiciones favorables (tanto por los factores bióticos como abióticos) se pueden encontrar en sitios que por razones históricas y biogeográficas, relacionadas con la capacidad de dispersión, no están al alcance de una especie y, sin embargo, representan zonas invadibles, en donde podrían establecerse poblaciones si éstas tuvieran acceso al área.

Jackson y Overpeck (2000) reconocen que las combinaciones posibles que conforman el nicho fundamental de una especie se encuentran limitadas por la geografía, por lo que diferencian el nicho fundamental del nicho fundamental existente de una especie, siendo éste último (Manning *et al.*, 2009) el conjunto de variables escenopoéticas asociadas

al área geográfica en donde se encuentran las condiciones favorables para que persista la especie (el área A en el diagrama BAM) y que a su vez, representa el nicho potencial de una especie (Peterson *et al.*, 2011).

Es importante distinguir entre los modelos de distribución de especies (MDE) y los modelos de nicho ecológico (MNE) o de distribución potencial. Los primeros refieren a los modelos que pretenden identificar las regiones geográficas ocupadas por la especie y requieren de datos de presencia y ausencia para que los procedimientos estadísticos, como regresiones lineales, contrasten ambos tipos de ambientes (donde está presente y ausente) . Por otro lado, los MNE buscan identificar el nicho fundamental existente o el nicho fundamental realizado en distintas regiones, de forma que se proyectan las regiones potenciales de distribución en las cuales se encuentran las condiciones favorables para que se mantenga la especie. Los MNE no utilizan datos de ausencias reales, por lo cual, la mayor parte de los estudios modelan el nicho ecológico y no la distribución actual de la especie (Peterson *et al.*, 2011).

Modelación del nicho ecológico

La modelación de nicho es un procedimiento metodológico que busca identificar relaciones no aleatorias entre los sitios de presencia conocida de una especie y un conjunto de variables ambientales que suponemos condicionan de manera directa o indirecta su distribución geográfica (Peterson, 2003; Soberón y Peterson, 2004). La información que se requiere para realizar un MNE consiste en un número de registros georreferenciados de una especie y un conjunto de capas ambientales digitales en formato de celdas (raster) de la región de estudio. Con esta información, el algoritmo de modelación, el cual consiste en un procedimiento matemático o estadístico, busca identificar dentro de un espacio ecológico las relaciones entre la presencia de la especie y el ambiente y lo proyecta a un espacio geográfico (Anderson y Martínez-Meyer, 2003; Ortiz-Martínez *et al.*, 2008; Anderson y Raza, 2010).

Es importante tomar en cuenta que aunque, no existe un número mínimo definido de registros necesarios para realizar los MNE, es recomendable usar la cantidad suficiente

para representar el espectro de los factores ambientales que la especie tolera, lo que no implica que entre más registros es mejor (Soberón y Peterson, 2005). Las presencias fehacientes de una especie en ambientes heterogéneos son más informativas que muchos registros en un mismo tipo de ambiente.

Existen diversas categorías de modeladores o algoritmos que se clasifican de acuerdo a la forma en la que identifican las asociaciones entre los puntos de presencia y las variables ambientales. Los algoritmos que utilizan métodos de regresión (GLM, GAM, árboles de regresión, etc.) requieren de datos de presencia y ausencia y tienen un mejor desempeño si el objetivo es modelar el nicho realizado o la distribución de una especie ya que utiliza información de sitios de ausencia, los cuales representan sitios a los cuales la especie ya tuvo acceso pero no se estableció (Austin *et al.*, 1990; Jiménez-Valverde *et al.*, 2008; Anderson y Raza, 2010; Barve *et al.*, 2011).

Otro grupo de algoritmos son los que utilizan métodos de envoltura ambiental (BIOCLIM y DOMAIN), los cuales representan los algoritmos más sencillos, pues trabajan con respuestas lineales entre las variables (Anderson y Raza, 2010).

Por último, los métodos de aprendizaje automático, son algoritmos complejos que utilizan presencias de la especie y pseudo-ausencias o datos de todo el entorno generados por los algoritmos que se obtienen de la región M. Los datos de pseudo-ausencias/entorno se utilizan para caracterizar las condiciones ambientales de la región de estudio y compararlas con los sitios en donde ocurre la especie. Estos algoritmos modelan "algo" entre la distribución potencial y la distribución actual de una especie, o entre el nicho fundamental y el nicho realizado de una especie (Jiménez-Valverde *et al.*, 2008; Peterson *et al.*, 2011)

Entre los algoritmos más utilizados en la modelación de nicho se encuentran GARP (Stockwell y Noble, 1992; Stockwell y Peters, 1999), Maxent (Phillips *et al.*, 2006, Phillips y Dudik, 2008) y Bioclim (Nix, 1986). GARP (por sus siglas en inglés: *Genetic Algorithm for Rule- set Prediction*), se basa en asociaciones no aleatorias entre los puntos de presencia de una especie y las capas ambientales que se utilizan para caracterizar el paisaje (de Siqueira *et al.*, 2009). Utiliza pseudoausencias, las cuales son datos obtenidos de manera aleatoria del espacio G_0 , que se encuentran a cierta distancia de la presencia más cercana y simulan ausencias verdaderas. GARP funciona a partir de la generación de reglas contrastantes a

través de distintos algoritmos, como regresiones logísticas y envolturas ambientales, que clasifican las presencias y las ausencias. El conjunto de reglas que el algoritmo elige para replicar las presencias y ausencias se va modificando de manera aleatoria y puntual, bajo un esquema que replica el proceso de generación de variación genética, y se ponen a prueba constantemente simulando un proceso de selección natural, de manera que solamente se van reteniendo las reglas que tienen un mayor poder predictivo o que tienen mayor significancia (se pone a prueba una hipótesis nula). Las reglas se evalúan de acuerdo al porcentaje de error de omisión (cuando el algoritmo predice como ausencia una presencia) y de comisión (cuando el algoritmo predice como presencia una ausencia), asignando un mayor peso al primero. Como resultado se obtienen distintas soluciones, por lo que es necesario realizar una interpretación posterior (por ejemplo, se pueden sumar los 10 mejores resultados e identificar la regiones que permanecen constantes en los 10 mapas) (Anderson *et al.*, 2003; Peterson, 2003; Anderson y Raza, 2010)

Maxent es el algoritmo más utilizado. Su uso ha aumentado especialmente en los últimos años. Este algoritmo utiliza puntos de presencia de la especie y requiere de un conjunto de datos con los cuales correlacionarlos, por lo que obtiene datos del *entorno*, es decir, realiza un muestreo aleatorio de los píxeles que forman parte de la región M y caracteriza el ambiente de manera general, pero a diferencia de las *pseudo-ausencias* de GARP no le asigna un significado de ausencia, por lo que puede estar a cualquier distancia de la presencia más cercana e incluso ser una presencia (Anderson y Raza, 2010). Maxent calcula un conjunto de funciones que relacionan cada una de las variables ambientales que describen el paisaje con el comportamiento de la variable de los píxeles donde está presente la especie (idoneidad del hábitat) y utiliza el principio de máxima entropía para maximizar la coincidencia entre la distribución estimada y el promedio empírico (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudík, 2008; Socorro, 2009). Maxent calcula la probabilidad de la presencia de la especie de acuerdo a la similitud de cada píxel a los píxeles de los puntos de entrenamiento que se utilizaron.

Bioclim es de los algoritmos más sencillos que hay, genera los modelos de nicho analizando cada variable de manera independiente y asignando intervalos en los cuales se encuentran las ocurrencias (Booth, 1990), es decir, toma como nicho ecológico la combinación de los intervalos de cada variable ambiental en los cuales caen las presencias.

Para evitar la sobreestimación por datos extremos, recorta cierto porcentaje más extremo de las ocurrencias de la especie, generalmente el 5%. Es un método que tiende a sobrepredecir (Nix, 1986; Peterson, 2001). Funciona a través de un sistema binario donde cada zona del área de distribución entra o no en el intervalo establecido de cada variable y como resultado final se muestran, en el espacio geográfico, los lugares que contienen las condiciones que cayeron dentro de los intervalos de cada variable. El resultado arrojado son zonas de presencia o ausencia de la especie y no de probabilidades. Bioclim no es un modelo correlativo por lo que sólo utiliza puntos de presencia de la especie, lo que implica que el tamaño del sitio de estudio no tiene ningún efecto en el resultado (Anderson y Raza, 2010).

En el presente trabajo hago uso de los métodos de modelación de nicho ecológico como una herramienta para identificar las zonas potenciales de distribución de más refugios de apareamiento de *L. nivalis*. Hasta el momento sólo se conoce una sola cueva donde esta especie se aparee, y eso hace que los esfuerzos de conservación de este murciélago sean muy inciertos. Asimismo, busco contribuir al conocimiento de la distribución y reproducción del murciélago magueyero mexicano en el centro de México y particularmente cubrir al menos de manera parcial el punto 1.32 y 1.33 del Plan de recuperación: la predicción de zonas en las cuales puede haber más refugios y la localización de nuevos. Finalmente, llevé a cabo una revisión del estado en el que se encuentran las acciones planteadas por el Plan de recuperación con el fin concentrar los trabajos realizados con *L. nivalis* desde entonces e identificar las acciones que faltan por hacer.

OBJETIVO GENERAL

Llevar a cabo una búsqueda dirigida de refugios de apareamiento de *Leptonycteris nivalis* a partir de las características ecológicas de los sitios de captura en el centro de México y de la Cueva del Diablo, Morelos, el único sitio de apareamiento hasta ahora conocido para la especie.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Modelar el nicho ecológico del refugio de apareamiento de *Leptonycteris nivalis* con base en las localidades de registro de la especie y en las variables ambientales de invierno en el centro de México.
- Identificar zonas ecológicamente similares a la Cueva del Diablo con base en un análisis de distancias ecológicas.
- Verificar en campo la presencia de individuos reproductivos de la especie en las zonas predichas por ambos análisis.
- Realizar una revisión y actualización del Plan de Recuperación del murciélago magueyero mexicano *Leptonycteris nivalis*

HIPÓTESIS

Las condiciones ambientales encontradas en la Cueva del Diablo no son únicas ni exclusivas a la zona donde ésta se encuentra, por lo que existen regiones ambiental y ecológicamente similares en donde podrían localizarse otros refugios de apareamiento de la especie.

ÁREA DE ESTUDIO

El análisis de modelación de nicho se llevó a cabo en la provincia de la Faja Volcánica Transmexicana y parte de la Depresión del Balsas. Por otra parte, el análisis de distancias ecológicas se basó en la localidad donde se encuentra la Cueva del Diablo, en el municipio de Tepoztlán, en el estado de Morelos.

La Faja Volcánica Transmexicana se caracteriza por presentar las montañas más altas del país con más de 5,000 metros de altitud, en donde destacan los volcanes Citlaltépetl, Popocatepetl e Iztaccíhuatl, entre otros. Se extiende a lo largo de 880 km, desde el Océano Pacífico hasta el Golfo de México, atravesando los estados de Jalisco, Puebla, Estado de México, Guanajuato, Veracruz, Tlaxcala, Michoacán, Oaxaca y el Distrito Federal (Morrone, 2001) (Fig. 4). El clima que predomina en la provincia es de tipo templado con lluvias en verano C(w), subhúmedo que se transforma en semicálido hacia el oeste y semiseco hacia el norte (Clasificación de Köppen modificado por García, 1998) (Fig. 5). La vegetación varía en toda la provincia pero se puede encontrar selva baja caducifolia, bosques de pino-encino, pastizales matorrales, pequeños parches de bosque mesófilo de montaña y tundra alpina (en las cimas de los volcanes) (Rzedowski, 1978, INEGI, 2011). Esta provincia se formó a partir del plegamiento y levantamiento de las formaciones compuestas por calizas, esquistos y areniscas provenientes del Cretácico Inferior. Con el movimiento y la generación de fracturas, se dio paso a material ígneo que posteriormente, a finales del Mesozoico y principios del Cenozoico, formó el continuo montañoso que lo caracteriza (Toledo, 2003). A partir de la actividad tectónica que tuvo lugar del Mioceno al Pleistoceno se terminó de formar la faja volcánica (Halffter *et al.*, 2008). La Faja Volcánica Transmexicana colinda al sur con la Depresión del Balsas, al norte con la Llanura Costera del Pacífico, La Sierra Madre Occidental y la Llanura Costera del Golfo Norte, al oeste se encuentra el Océano Pacífico y al este el Golfo de México (INEGI, 2011) (Fig. 4).

La Depresión del Balsas se encuentra a un promedio de 1000 msnm y abarca los estados de Guerrero, México, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Tlaxcala y Puebla, está localizada entre la provincia de la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur y al oeste está limitada por la Sierra Norte de Oaxaca (Morrone, 2001). De hecho, el 32% de su territorio también forma parte de la primera y el 67.8% de la Sierra Madre del Sur (CNA, 2000 en Toledo, 2003) (Fig. 4). La Depresión del Balsas se formó a partir de la actividad volcánica de la Faja Volcánica Transmexicana y de la Sierra Madre del Sur. Se encuentra formada por rocas sedimentarias del Paleozoico que se vieron modificadas por la actividad tectónica durante el Cenozoico, formando así una cuenca con cuerpos de agua importantes que con el tiempo establecieron salidas hacia el mar a través de la Sierra Madre del Sur. Los tipos de vegetación característicos de esta provincia son los bosques de pino y encino y bosques tropicales subhúmedos caducifolios. El clima predominante es tropical con invierno seco (Aw) (Rzedowski, 1978; Toledo, 2003).



Figura 4. Provincias Fisiográficas de México (CONABIO, 1997).

Yautepec, Morelos y por otra parte contiene la Sierra de Tepoztlán, conformada por diversas formaciones montañosas.

Esta cueva, también conocida como Grutas de Oztoyehualco, se encuentra en la zona de influencia del Área de Protección de Flora y Fauna del "Corredor Biológico del Chichinautzin", el cual consiste en un complejo de áreas naturales protegidas en donde se incluye a los parques nacionales de "Las Lagunas de Zempoala" y el " Cerro de Tepozteco". El complejo atraviesa los municipios de Huitzilac, Cuernavaca, Tepoztlán, Jiutepec, Tlayacapan, Tlalnepantla, Totolapan y Atlatlahuacan, Ocuilán, Morelos y la región del sur de la delegación Milpa Alta en el Distrito Federal (CONANP, 2012) (Fig. 6).

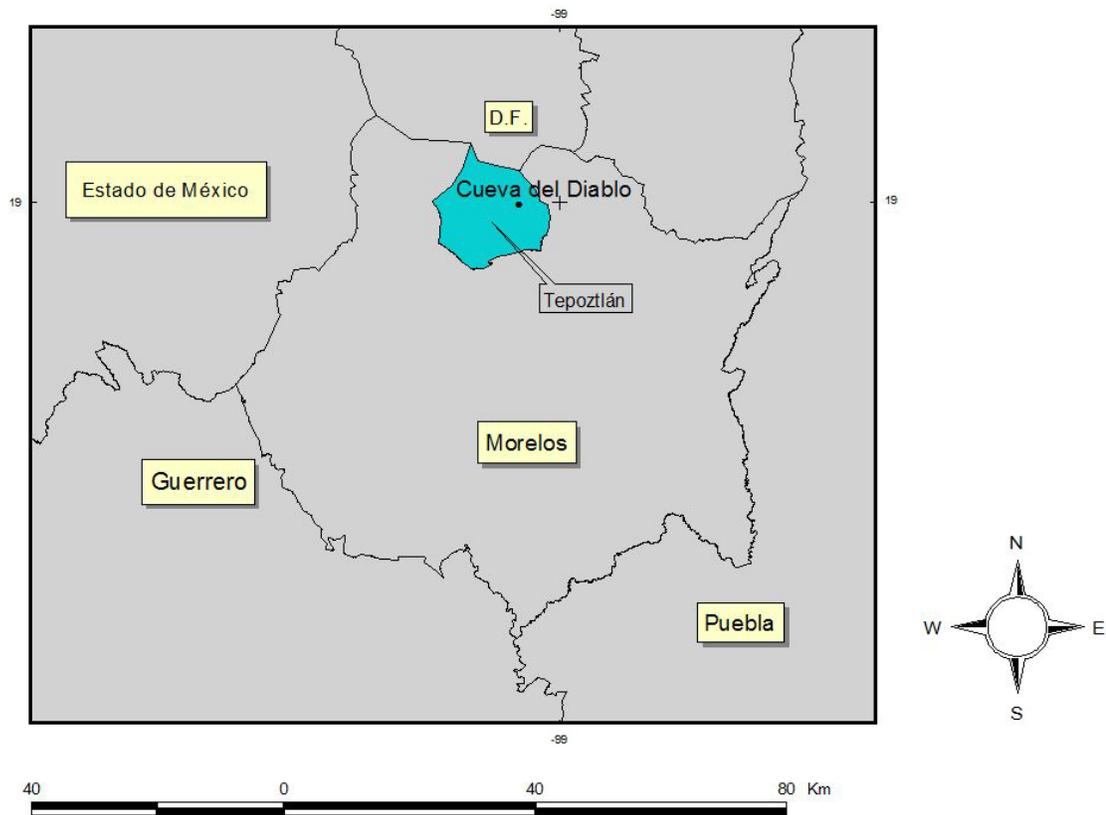


Figura 6. Mapa de la ubicación de la Cueva del Diablo en el municipio de Tepoztlán, Morelos

MÉTODO

México es uno de los países con mayor número de cuevas en el mundo. Se tiene registro de aproximadamente 7 mil cuevas; sin embargo se estima que existe cinco veces más esta cantidad llegando hasta 35 mil cuevas, de las cuales, la mayoría están formadas en suelos kársticos y areniscas y se originaron durante el Cretácico (Reddell, 1981; Memorias IX Congreso Nacional Mexicano de Espeleología, 2009). Tal riqueza espeleológica implica que la búsqueda de cuevas específicas de apareamiento de *Leptonycteris nivalis* presente diversas complicaciones y limitaciones. Aunado a esto, la búsqueda se restringe a los meses de invierno, cuando se espera encontrar individuos reproductivamente activos, por lo que es necesaria la implementación de estrategias que maximicen la posibilidad de encontrar estas cuevas.

Para poder identificar los sitios potenciales de refugios de apareamiento de *L. nivalis* se llevaron a cabo dos estrategias de análisis. La primera a través de una modelación del nicho ecológico de invierno (Nix, 1986; Guisan y Zimmermann, 2000; Peterson, 2001), la cual consiste en la identificación de zonas que presenten combinaciones de las variables ambientales que son favorables para la especie con base en los sitios de presencia de ésta. La segunda a partir de un análisis de distancias euclidianas multidimensionales a la Cueva del Diablo (Rice *et al.*, 2003; de Siqueira *et al.*, 2009) el cual también se basa en la similitud ambiental, pero únicamente del único sitio de apareamiento conocido para la especie.

1.- Modelación de nicho ecológico invernal

Para poder generar modelos de nicho ecológico se requiere de un conjunto de registros georreferenciados de la especie y uno de coberturas ambientales. La conformación de estos conjuntos debe basarse en la información biológica de la especie con la que se cuenta previamente, es decir, los registros deben tener un sentido geográfico y temporal y las coberturas ambientales deben ser elegidas de acuerdo a los factores

climáticos que sabemos o suponemos condicionan de manera directa o indirecta la distribución geográfica específica de la especie y la temporalidad de éstas debe coincidir con la de los registros utilizados (Guisan y Zimmermann, 2000).

Datos biológicos:

La información de los registros de *L. nivalis* se obtuvo y recopiló a partir de la literatura disponible, museos y colecciones nacionales y extranjeras y de los estudios y proyectos que se han realizado dentro del Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres del Instituto de Ecología de la UNAM en años anteriores.

Es importante destacar que fue hasta 1988, con la publicación de la revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* (Arita y Humphrey, 1988), cuando se lograron establecer los caracteres diagnósticos de esta especie y por lo tanto, existen muchos errores en la identificación de la especie en ejemplares colectados previo a este año. Para evitar incluir registros incorrectos en los modelos, fue necesario visitar algunas de las colecciones más importantes para esta especie y revisar cada uno de los ejemplares almacenados. Por lo anterior, muchos ejemplares que posiblemente se trataban de *L. nivalis* pero que no fue posible revisarlos por limitaciones de logística, tiempo y accesibilidad a las colecciones, no se incluyeron en los análisis.

Las colecciones visitadas fueron: la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM (CNMA), la Colección de Mamíferos del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la UNAM (CMFC), la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM), Colección Mastozoológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (IPN), la Colección Osteológica del Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano” del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), el Museo Nacional de Historia Natural del Smithsonian (NMNH por sus siglas en inglés) y el Museo Americano de Historia Natural (AMNH por sus siglas en inglés).

Por otra parte, también se contactó a los curadores de la mayoría de las colecciones mastozoológicas de México y en aquéllas donde hubo ejemplares, se solicitaron los datos de las colectas (Cuadro 1 de los Anexos).

Una vez recopilada y revisada la información, se seleccionaron para el análisis únicamente aquellos registros que coinciden con la temporalidad y distribución geográfica del apareamiento de *L. nivalis*, es decir, solamente se consideraron las capturas y colectas realizadas desde principios de otoño hasta finales de invierno (de agosto a marzo), que es cuando se ha registrado la presencia de las poblaciones de las hembras en el centro de México y que además se hayan realizado dentro de la provincia de la Faja Volcánica Transmexicana o parte de la Cuenca del Balsas (Morelos y norte Guerrero), regiones que representan la parte más sureña de su distribución. En caso de contar con información sobre el estado reproductivo de los individuos depositados en las colecciones, ésta también se tomó en cuenta para la selección de los registros.

Se generaron tres conjuntos de datos biológicos conformados por periodos cada vez más estrechos para producir modelos con diferentes temporalidades: (1) de agosto a marzo, este periodo se estableció porque agosto es cuando se comienza a registrar la llegada de individuos de las poblaciones migratorias a algunas cuevas del centro de México y en marzo la mayoría de los murciélagos ya se fueron (Téllez, 2001; Caballero, 2004). Asimismo, se ha reportado que en marzo comienzan a llegar las colonias al norte de México y sur de Estados Unidos y para el mes de agosto todos los individuos ya se fueron (Barbour y Davis, 1969; Schmidly, 1991; Moreno *et al.*, 2004; Ammerman *et al.*, 2009). Este período fue utilizado también por Rojas-Martínez (2001) para analizar la disponibilidad de recursos para poblaciones migratorias de los dos murciélagos magueyeros en el Desierto de Tehuacán; (2) de septiembre a febrero, en este período se excluyeron tanto el mes inicial de la temporada como el final para evitar incluir individuos en migración. Además, durante ese lapso, la población de la Cueva del Diablo se incrementa hasta el máximo anual (las estimaciones en este periodo han fluctuado de manera anual de 4,000 a 8,000) y en febrero la especie casi desaparece totalmente de la zona (Téllez, 2001; Caballero, 2004; Sánchez, 2004; Toledo, 2009; López, 2010; Galicia, 2013). (3) De noviembre a febrero, este periodo abarca únicamente la temporada de invierno. Noviembre y diciembre son los meses en los cuales se reporta actividad reproductiva en la Cueva del Diablo (Téllez, 2001; Toledo, 2009; López, 2010; Galicia, 2013).

Datos ambientales:

Se utilizaron dos fuentes distintas para las coberturas climáticas. El primer análisis de modelación, de aquí en adelante referido como “de clima anual”, se realizó a comienzos del invierno del año 2012 y en éste se utilizaron 19 variables climáticas globales de México: temperatura media anual, temperatura máxima del mes más cálido, temperatura mínima del mes más frío, temperatura media del trimestre del año más cálido, más húmedo, seco y frío, isothermalidad, estacionalidad de la temperatura, precipitación media anual, estacionalidad de precipitación, precipitación del mes más seco y húmedo y precipitación media del cuarto del mes más frío, seco, cálido y húmedo (Cuervo-Robayo *et al.*, 2013). También se utilizaron tres variables topográficas derivadas de un modelo digital de elevación: elevación, índice topográfico y aspecto, disponibles en la base de datos geográficos globales HYDRO-1k (USGS, 2001).

El segundo análisis de modelación de nicho, denotado como “de clima estacional”, se realizó en septiembre de 2013. En éste, a diferencia del anterior, además de las coberturas topográficas mencionadas anteriormente, se utilizaron las coberturas climáticas mensuales generadas también por Cuervo-Robayo y colaboradores (2013) (temperatura máxima, temperatura mínima y precipitación). Se realizaron tres conjuntos de capas ambientales correspondientes a la temporalidad de los conjuntos de datos biológicos antes mencionados. A cada uno se le agregó además las variables topográficas.

Con el objetivo de delimitar la región de análisis para las modelaciones de nicho, todas las coberturas fueron recortadas a un área que abarca un poco más de la Faja Volcánica Transmexicana y la Cuenca del Balsas con el Sistema de Información Geográfica ArcView (versión 3.2). Dicho de otro manera, se definió la región de análisis de los modelos (el parámetro M), la cual representa el área que de acuerdo a la capacidad y tipo de movimiento que presenta *L. nivalis* suponemos que ha sido explorada a lo largo de su historia, es decir, el murciélago ya fue capaz de “probar” diversos sitios del área y ha seleccionado los sitios que actualmente ocupa (Anderson y Raza, 2010; Barve *et al.*, 2011).

Modelación del nicho ecológico:

Para producir los modelos de nicho se utilizaron tres algoritmos distintos: Maxent 3.3.3k (Maximum Entropy Modeling) (Phillips *et al.*, 2006, Phillips y Dudík 2008), GARP (Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction) (Stockwell y Nobel 1992) y Bioclim (Nix, 1986). Se utilizó la plataforma OpenModeller (Muñoz *et al.*, 2009) para modelar con los últimos dos algoritmos utilizando la modalidad de GARP *with best subsets* (Anderson *et al.*, 2003).

Como resultado de la filtración que se realizó a los datos biológicos para el periodo de agosto a marzo (Cuadro 2 de Anexos), para el análisis de clima anual solamente se contó con 10 localidades únicas, por lo que se utilizó el 100% de los datos para realizar los modelos. Se utilizaron las configuraciones preestablecidas en los tres algoritmos.

Búsqueda de refugios de apareamiento de L. nivalis:

Con el objetivo de concentrar esfuerzos de búsqueda de los refugios de apareamiento a las regiones con el mayor potencial de distribución, se generó un mapa consenso, en el cual fue posible identificar las zonas donde coincidieron los tres algoritmos en la predicción. Para esto, establecí valores umbrales de corte para cada algoritmo basados en un criterio común de un error de omisión de <10%; es decir, se seleccionó el valor de probabilidad (en el caso de MaxEnt) o de consenso (en el caso de GARP) a partir del cual estuvieran contenidos al menos el 90% de los puntos de presencia de la especie y, en el caso de Bioclim se consideró la predicción donde cayó el 95% de los datos (Cuadro 1). Una vez obtenidos los mapas binarios, éstos se sumaron para identificar las zonas predichas por los tres algoritmos.

Los modelos de nicho ecológico del análisis de clima estacional contaban con un mayor número de localidades para generarlos ya que durante el periodo entre los inviernos del año 2012 y 2013, se obtuvieron más localidades de presencia de la especie. Se realizaron tres modelos acotando cada vez más el periodo abarcado tanto por los datos biológicos como por las coberturas climáticas (agosto-marzo, septiembre-febrero y noviembre-febrero). Para generar dichos modelos se utilizaron las coberturas climáticas mensuales generadas por Cuervo-Robayo y colaboradores (2013). Se hicieron dos modelos

para cada algoritmo (GARP, Bioclim y Maxent) y, para cada periodo con las coberturas ambientales mensuales correspondientes, uno utilizando el 100% de los datos como datos de entrenamiento y otro el 75% de los datos para modelar y el 25% restante para validar los modelos.

Los mapas obtenidos con el 75% de los datos solamente se utilizaron para evaluar los modelos generados. Los mapas generados con el 100% de los datos, correspondientes a cada algoritmo, se sumaron para generar nuevamente un mapa consenso para cada periodo. Cada mapa se convirtió a un mapa binario. Dado que GARP en general tiende a sobrepredecir la distribución, se decidió utilizar un valor de umbral de corte más estricto para este algoritmo, lo que implicó un error de omisión más alto (alrededor del 20%). Para Maxent y Bioclim se utilizó el mismo criterio que el procedimiento anterior (Cuadro 1).

Cuadro 1. Valores umbral para la conversión de los mapas de salida de cada uno de los algoritmos a mapas binarios.

ANÁLISIS DE CLIMA ANUAL	Algoritmo	Valores umbrales de corte	
	Maxent	Basado en el valor de "Logistic treshold": 0-0.591 (ausencia) y 0.592-0.832 (presencia)	
	Garp	Se utilizó el máximo consenso, se usaron los 10 mejores modelos seleccionados por el algoritmo.	
	Bioclim	Se dejó fuera un percentil de 5	
ANÁLISIS DE CLIMA ESTACIONAL	Periodo	Algoritmo	Valores umbrales de corte
	Agosto-Marzo	Maxent	Basado en el valor de "Logistic treshold": 0-0.199 (ausencia) y >0.199 (presencia)
		Garp	Se utilizó el consenso de 8 modelos
		Bioclim	Se usó el área que contenía el 100% de los datos
	Septiembre-Febrero	Maxent	Logistic treshold= 0-0.249 (ausencia) >0.249 (presencia)
		Garp	Se utilizó el consenso de 7 de los mejores modelos
		Bioclim	Mismo criterio que el anterior
	Noviembre - Febrero	Maxent	Logistic treshold= 0-0.404 (ausencia) >0.404 (presencia)
		Garp	Se utilizó el consenso de 9 modelos
		Bioclim	Mismo criterio que el anterior

Los tres mapas consenso (resultado de los tres periodos) fueron convertidos a su vez a mapas binarios, se tomó como presencia de la especie aquéllas zonas en donde hubo predicción de los tres algoritmos y como ausencia el resto del área. Dado que el objetivo era sumar nuevamente los tres mapas binarios resultantes para evaluar e identificar las zonas que fueron predichas en los tres periodos, fue necesario generar un código que permitiera identificar los diferentes periodos en el nuevo mapa consenso¹. Este último mapa consenso incorpora todos los modelos de nicho realizados ya que muestra las regiones potenciales de distribución de *L. nivalis* arrojadas a partir de los mapas consenso de cada periodo.

Evaluación de los MNE

Con el objetivo de evaluar el desempeño de los modelos utilizados, se registraron los valores obtenidos del área bajo la curva de los modelos de coberturas mensuales en los que se utilizó 25% de los datos para validar los modelos. Estos valores funcionan como medida de evaluación indirecta de los modelos que se realizaron con el 100% de los datos para entrenar a los algoritmos. Además, con base en el error de omisión de los puntos de prueba (25% de los datos), se realizó una prueba de Chi-cuadrada de bondad de ajuste para los periodos de agosto a marzo y de septiembre a febrero, para evaluar si los modelos resultantes predicen la distribución de las localidades mejor de lo esperado al azar. Dados los pocos registros que resultaron de la filtración para el periodo de noviembre a febrero, no se pudo llevar a cabo ninguna prueba estadística para evaluar los modelos correspondientes. De manera complementaria se calculó el error de omisión de los modelos en donde se utilizó el 100% de los datos para su construcción, resultante del establecimiento de los valores umbrales de corte previamente mencionados.

Para conocer las características ambientales de los datos de presencia con los que se generaron los modelos de nicho, se realizó un análisis exploratorio de éstos con base en los

¹ La presencia de la especie se representó en el periodo A (ago - mar) con un valor de 8 (representando los 8 meses que abarca). En el periodo B (sept.- feb.) con un valor de 60 (por los 6 meses que cubre) y por último, en el periodo C (nov.- feb.) con 400 (4 meses). Este código permitió la realización de distintas operaciones en Arcview.

promedios de temperatura mínima, máxima y precipitación de cada uno a lo largo del periodo considerado para cada análisis.

2.- Análisis de distancias ecológicas

Con el objetivo de identificar las zonas con el mayor parecido ambiental al punto donde se encuentra la Cueva del Diablo, de manera complementaria a los modelos de nicho ecológico se realizó un análisis de distancias ecológicas, el cual requiere del establecimiento de un punto geográfico como referencia (que corresponde una celda), a partir del cual se calcula la diferencia (distancia euclidiana) que existe entre éste y cada una de los puntos (celdas) del resto del mapa a analizar, teniendo como base las variables ambientales que se presuponen como condicionantes para la distribución de la especie.

En este estudio, por ser la Cueva del Diablo el único refugio de apareamiento conocido de *L. nivalis*, se utilizó a ésta como referencia y se calcularon las distancias euclidianas entre este punto y el resto de las celdas de la región M (la misma que fue utilizada para los MNE), es decir, la región a la cual se restringieron los análisis y a la que se presupone que tiene acceso la especie.

Se usaron las 19 variables climáticas de Worldclim (Hijmans *et al.*, 2005) y las tres topográficas mencionadas anteriormente (22 en total), así como las coordenadas de la Cueva del Diablo. Para evitar los sesgos que implican las distintas escalas de medición de las variables ambientales, las variables se estandarizaron a z (media= 0 y desviación estándar= 1). Para esto, a cada valor n se resta la media de la variable y el resultado se divide entre la desviación estándar típica: $Z = \frac{n-\mu}{\sigma}$. Cada cobertura se multiplicó por un factor de 1,000. Las capas ambientales estandarizadas fueron combinadas en el SIG para obtener una matriz de datos en la cual cada celda contuviera los valores correspondientes a cada variable.

En esta matriz se identificó la celda donde se encuentra la Cueva del Diablo y se calculó la diferencia entre el valor de la variable de cada celda y la de la Cueva del Diablo: $x_i - x$, donde x_i representa el valor de la variable de cada celda (ej. "Slope": -681) y x el valor de la Cueva del Diablo para esa variable ("Slope": 2791). Una vez obtenida esta medida se

generó un nueva columna en la que se aplicó la ecuación de la distancia euclidiana multidimensional:

$$D_{xy} = \sqrt{\sum_i^n (x_i - x)^2}$$

Es decir, la raíz cuadrada de la sumatoria de las diferencias de todas las variables de cada celda con respecto a la Cueva del Diablo.

Finalmente, el mapa obtenido fue reclasificado para establecer cuatro categorías de distancias ecológicas para identificar los sitios más similares: 0-2,500, 2.500-5,000, 5,000-10,000 y 10,000-20,000 siendo la primera categoría la que contiene las celdas con el mayor parecido ecológico a la región donde se encuentra la Cueva del Diablo. Las distancias utilizadas para los análisis subsecuentes fue de 0-5,000. Se buscó una distancia en la cual el número de celdas que entran en esta categoría no fuera tan alto que el análisis pierde especificidad, pero tampoco tan bajo que la probabilidad de encontrar a la especie se redujera a pequeños y aislados parches en el mapa.

El mapa de distancias ecológicas fue añadido a los análisis de MNE (de coberturas anuales y mensuales). El resultado final consistió en un mapa donde se muestran las regiones que fueron predichas por tres algoritmos distintos en tres periodos de datos distintos y las zonas con la menor distancia ecológica a la Cueva del Diablo.

Por último, a este mapa se le sobrepuso el mapa de Uso de Suelo y Vegetación serie IV generada por el Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI 2009: www.inegi.org.mx) y puesta a disposición del público por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (<http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>). Uno de los atributos que contiene esta capa es el nivel de degradación de la vegetación presente en cada polígono del mapa. Se encuentra dividido en cuatro categorías, asignando un valor de 0 a 3, donde el 3 representa las zonas de mayor degradación, como asentamientos humanos, el 2 se refiere a zonas impactadas pero con vegetación primaria y secundaria, el 1 para zonas con vegetación primaria y el 0 corresponde a cuerpos de agua.

Este estudio se concentró en las zonas que tuvieron un nivel de conservación aceptable (categorías 1 y 2), por lo que se generó un nuevo mapa para el área de estudio utilizando únicamente estas categorías. Posteriormente, se identificaron en el mapa de los modelos de nicho ecológico y de distancias ecológicas las regiones que aún mantienen vegetación conservada y así aumentar las probabilidades de encontrar los refugios de apareamiento.

Para facilitar la búsqueda en campo de cuevas donde se encontrara el murciélago maguero mexicano, se cruzó el mapa resultante de los análisis anteriores con el de los municipios y poblados de México (INEGI, 2010, 2012), así como con una base de datos de cuevas registradas y georeferenciadas en todo el país (Ruíz, 1996).

3.- Trabajo de campo

El mapa resultante de todos los análisis previamente mencionados sirvió para dirigir la búsqueda en campo de refugios donde individuos *Leptonycteris nivalis* estuvieran reproductivamente activos e indicaran actividad de apareamiento.

Se llevaron a cabo dos temporadas de visitas a las cuevas, la primera durante el invierno de 2012 y la segunda en el invierno de 2013. Durante las salidas de campo del primer año se buscó llegar a algunas de las cuevas previamente registradas por Ruíz (1996) en las regiones predichas por los análisis. Se colocaron redes de niebla de 3, 6, 9, y 12m (Avinet) (dependiendo de la amplitud y forma de la entrada de las cuevas) y se trató de abarcar toda el área para aumentar la probabilidad de captura de todas las especies presentes en la cueva. Las redes se abrieron entre las 16:00 y las 19:00 hrs y se cerraron entre las 21:00 y las 23:00 hrs.

Para la identificación de las especies se utilizó una clave de campo (Medellín *et al.*, 2008) y se siguió el protocolo de Kunz y Parsons (2009) para la toma de mediciones de los individuos capturados. Se tomaron los siguientes datos: largo del antebrazo (AB) (medido con un vernier), peso (utilizando pesolas de 20, 60 y 100 gr.), edad, la cual se estableció a partir del grado de calcificación de los huesos y del espacio entre las epífisis (se consideraron dos categorías: subadulto o adulto), sexo, estado reproductivo, inferido a través de palpación (se estableció si las hembras se encontraron inactivas, en estado de

lactancia o preñadas y si los machos presentaron testículos abdominales o escrotados) (Racey, 1988). En el caso de los machos con testículos escrotados se tomaron las medidas de ancho y largo del testículo derecho. La determinación del estado reproductivo fue un atributo especialmente importante en individuos de *Leptonycteris nivalis*, ya que éste era el que nos podía indicar si se encontraban reproductivamente activos.

En las salidas de la temporada de 2013 se siguió el mismo procedimiento que en las salidas anteriores, pero esta vez se contaba con el equipo necesario para la realización de pruebas citológicas a partir de lavados vaginales en las hembras. Estas pruebas fueron planeadas con la intención de tener evidencia objetiva sobre el estado reproductivo de las hembras y poder determinar en qué etapa del ciclo estral se encontraban. La palpación externa, aunque es útil para determinar si una hembra está preñada a partir de cierta etapa en la gestación, así como para determinar si se encuentra lactando o es un individuo postlactante, no es un método con el suficiente alcance para identificar hembras preñadas en las primeras etapas puesto que el feto es muy pequeño para poder ser percibido manualmente. Por la época del año en la que se realizaron las salidas de campo, la probabilidad de encontrar hembras con poco tiempo de gestación era muy alta, razón por la cual se decidió utilizar una técnica más sensible.

La citología vaginal exfoliativa es un método que recupera células desprendidas del epitelio vaginal para posteriormente caracterizarlas a través su observación en un microscopio. (Garza, 2011). A través de la caracterización celular de los frotis obtenidos es posible determinar la etapa del ciclo estral en el que se encuentra el organismo. Se debe identificar y cuantificar (cuando hay presentes varios tipos celulares) el número de células de cada tipo para determinar la etapa. Durante el proestro normalmente se observan células conglomeradas de tipo epiteliales, nucleadas y circulares con apariencia granulada o alternativamente, hebras de células. El estro se caracteriza por la presencia de un gran número de células cornificadas o queratinizadas y alargadas en forma de aguja o células redondeadas con bordes ásperos. A la etapa transitoria entre el estro y el diestro se le ha denominado metestro y en ésta es posible encontrar algunas células cornificadas en forma de aguja, unos cuantos leucocitos y células epiteliales redondeadas no cornificadas. Por último, la presencia de leucocitos es una característica diagnóstica de la etapa de diestro, en la primera fase de ésta se pueden encontrar en combinación con células epiteliales no

cornificadas o puede ser un frotis exclusivo de leucocitos. En la segunda parte de esta etapa también puede estar en combinación con células nucleadas epiteliales como indicador de que el organismo está entrando nuevamente a la fase proestro (Goldman *et al.*, 2007).

Para llevar a cabo esta técnica se introdujeron 2 μ l de solución fisiológica en el útero (se utilizó una micropipeta de volumen de 0.5 - 10 μ l), se absorbió y expulsó la solución repetidas veces dentro de éste para realizar el lavado del tejido y recuperar el mayor número posible de células desprendidas y posteriormente se depositaron unas gotas del lavado en un portaobjetos. Después de poner el cubreobjetos se le aplicó azul de metileno para teñir las células, seguido de un fijador para citología (Citofix) y, finalmente, la muestra fue observada más tarde en un microscopio óptico para hacer la caracterización del frotis.

4.- Revisión del Plan de Recuperación

Además de los análisis enfocados en la búsqueda de más refugios de apareamiento, se llevó a cabo una extensa revisión en la literatura para identificar todos los trabajos y estudios que se han elaborado en los últimos años y que de alguna manera han contribuido en alguno de los puntos propuestos en el Plan de Recuperación del murciélago magueyero mexicano (USFWS, 1994) como acciones urgentes para la comprensión y consecuente recuperación y conservación de la especie.

RESULTADOS

Datos biológicos

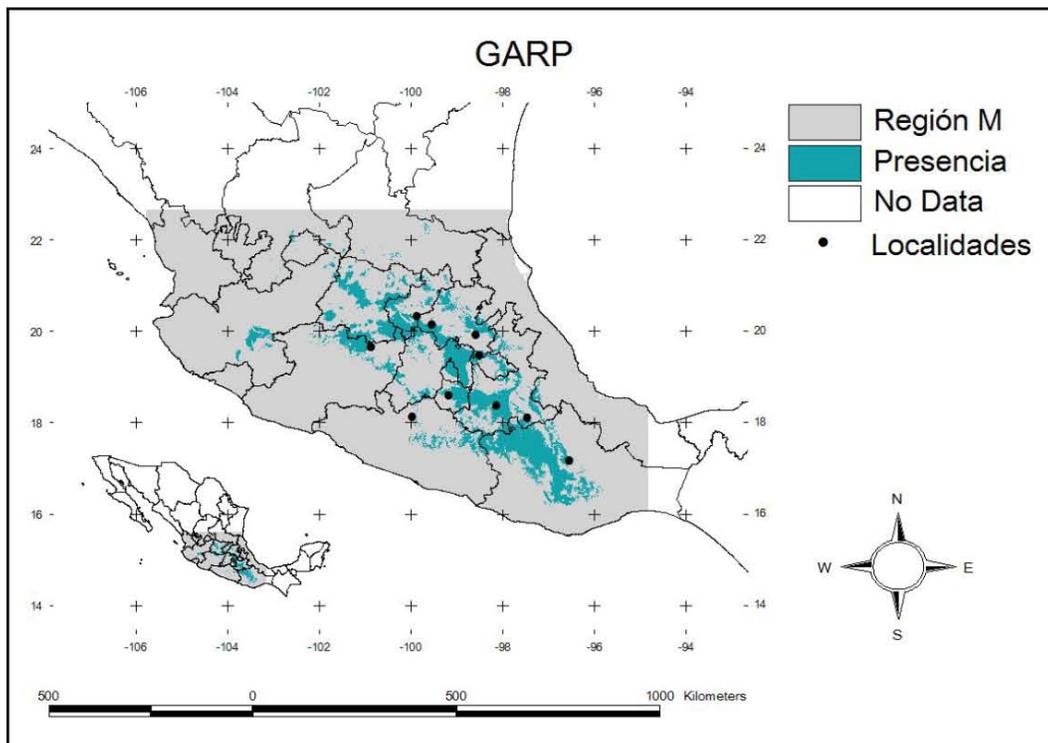
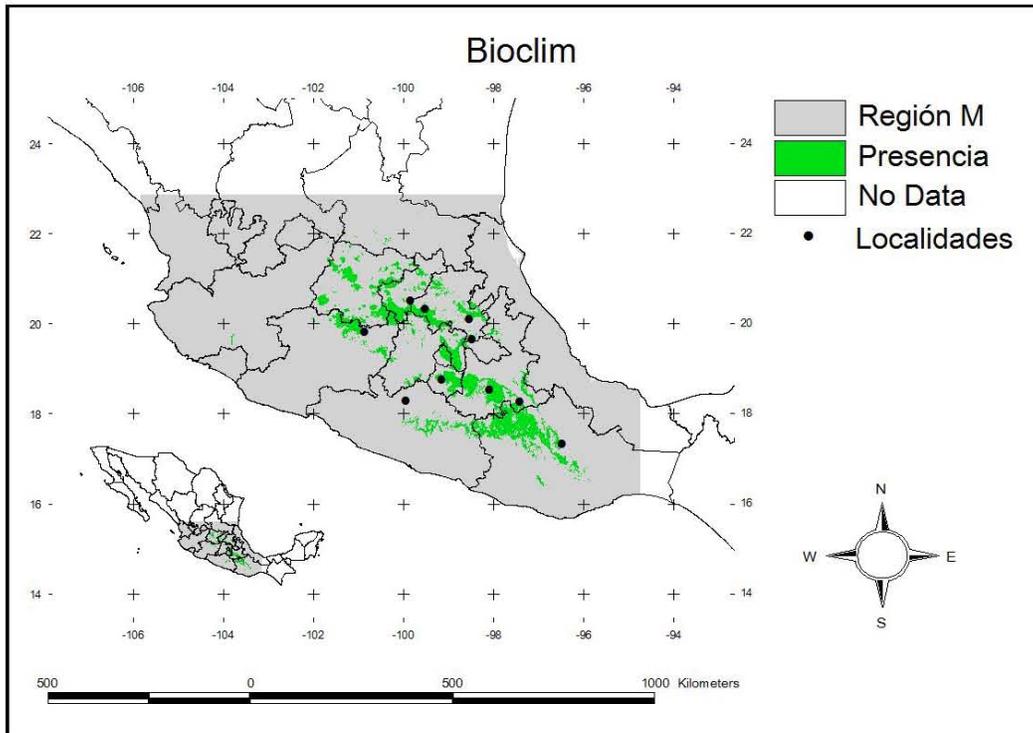
De todos los ejemplares revisados en las colecciones, el 73% estuvieron bien clasificados (253 ejemplares), el resto correspondieron en su mayoría a *L. yerbabuena*. En todos los casos comunicamos a los curadores las identificaciones erróneas para que se llevaran a cabo las correcciones. La mayor parte de los ejemplares consistieron en pieles y cráneos, aunque algunos solo consistían únicamente en cráneos y esqueletos, en los cuales la identificación de la especie está sujeta a más errores. Como se mencionó anteriormente se realizaron dos análisis de modelados de nicho basados en la información adquirida de las colecciones científicas, para el primer análisis se visitó la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA), la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM), el Museo Nacional de Historia Natural del Smithsonian (NMNH) y el Museo Americano de Historia Natural (AMNH).

Además, de las 23 colecciones nacionales a las que se les solicitó información, 22 respondieron. De éstas, 13 contienen en total 169 ejemplares clasificados como *L. nivalis* con 34 localidades únicas, la mayor parte de los ejemplares provienen de la colección de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de Nuevo León. Sin embargo, todos estos ejemplares excepto uno, fueron eliminados del análisis por existir dudas sobre su identidad o porque fueron colectados en fechas y sitios irrelevantes para mis preguntas. El único ejemplar incorporado al análisis está depositado en la Colección de Mamíferos del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR Durango) (Cuadro 1 de Anexos).

Modelación de nicho ecológico

Una vez filtrada la información obtenida a partir de las fuentes mencionadas, aunada a la generada por el Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres, para el invierno del año 2012 se contaba con apenas 10 localidades (Cuadro 2 de Anexos)

que se usaron para generar los modelos de nicho ecológico y distribución potencial con GARP, Maxent y Bioclim (los modelos de coberturas anuales) (Fig. 7).



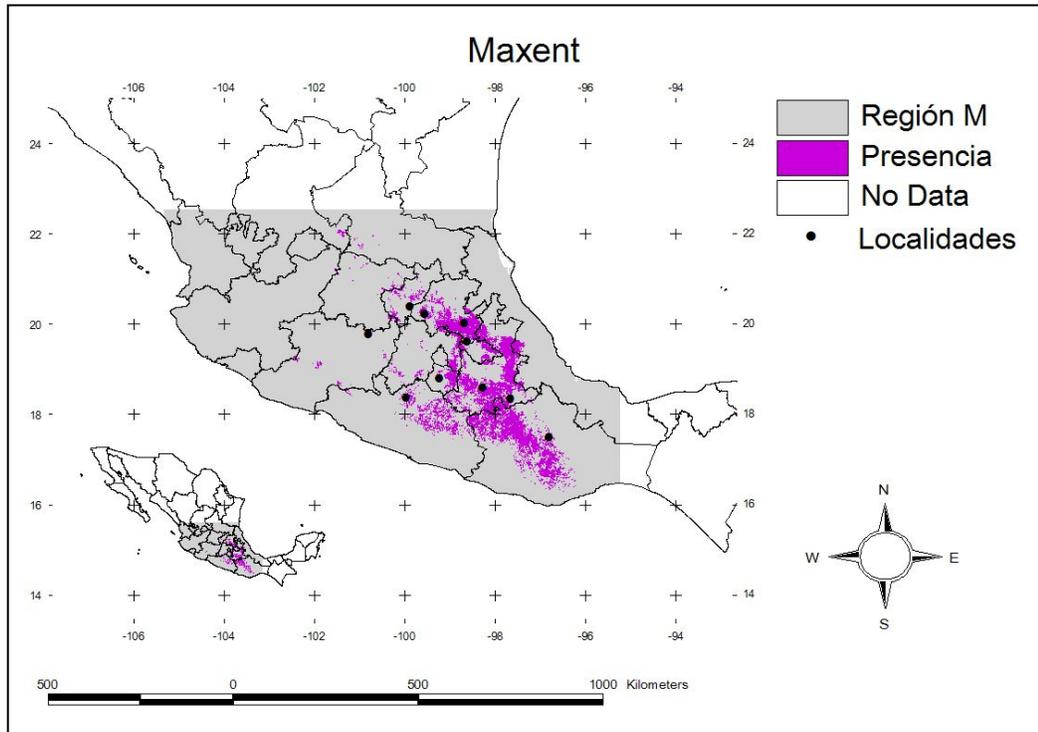


Figura 7. Modelos de distribución potencial para *Leptonycteris nivalis*.

Los tres mapas se superpusieron en el SIG para identificar las áreas de consenso entre los tres algoritmos (Fig. 8). En esta figura se observa que las mayores áreas de consenso abarcan desde el centro de Morelos cruzando la mayor parte del estado de Puebla hacia el noroeste y centro de Oaxaca, al sur de la Faja Volcánica Transversal. También la región sureste del Estado de México fue una zona con alto potencial y algunos parches en los estados de Guanajuato, Querétaro e Hidalgo.

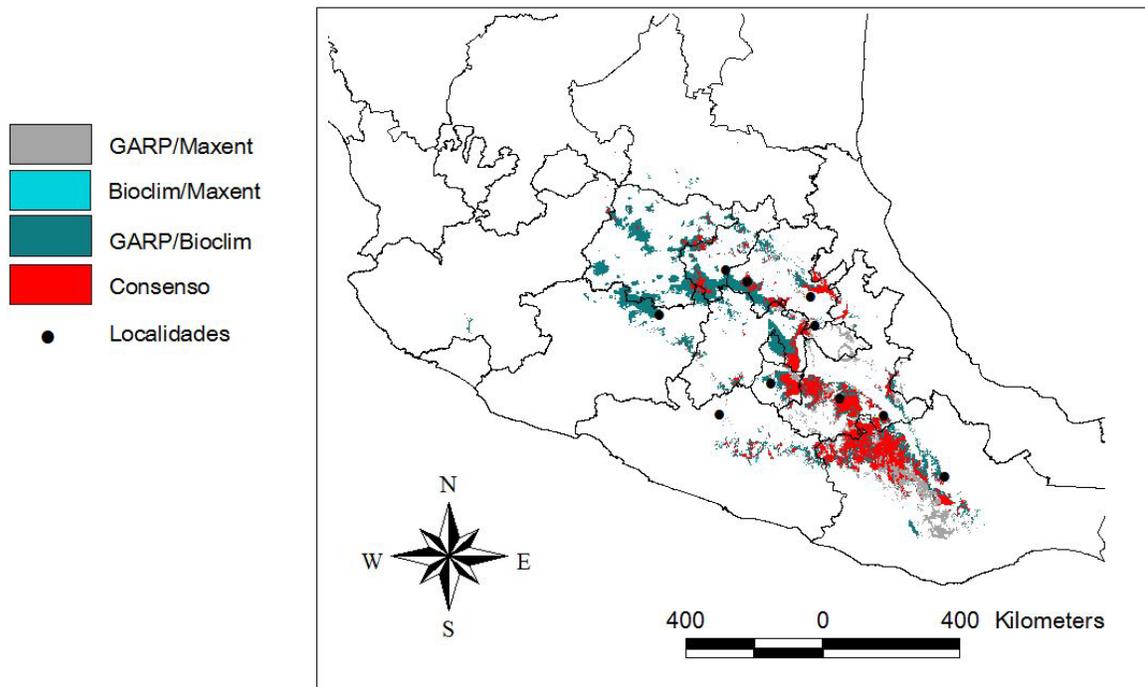


Figura 8. Mapa consenso de tres algoritmos de modelación, GARP, Maxent y Bioclim, usando 10 puntos de presencia de *Leptonycteris nivalis*. El color rojo indica la presencia predicha por los tres algoritmos, el color turquesa indica las zonas predichas por Bioclim y GARP, el color azul claro (apenas perceptible) indica la predicción de Bioclim y Maxent. El color gris hace referencia a zonas que predijeron Maxent y GARP.

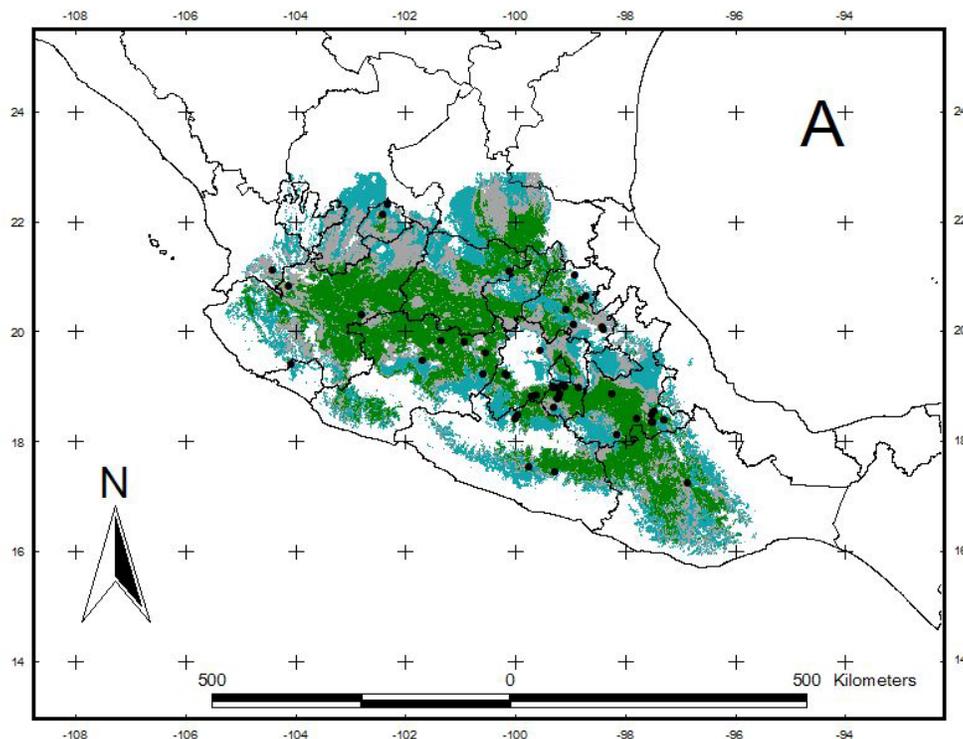
A partir de la cuantificación del número de localidades que cayeron fuera de la zona predicha por cada algoritmo una vez establecido el valor umbral de corte, se calculó el error de omisión como medida del desempeño de cada uno (Cuadro 2).

Cuadro 2. Errores de omisión de registros de cada algoritmo utilizado

Algoritmo	Error de Omisión (%)
Bioclim	40
GARP	50
Maxent	50

Dado que los análisis de clima anual se realizaron con un pequeño número de localidades, no es de sorprender los altos valores de error de omisión que se obtuvieron en los modelos. Por esta razón, durante los siguientes meses obtuvimos un mayor número de registros para incorporarlos a nuevo modelos. Se visitaron el resto de las colecciones antes mencionadas: la Colección de Mamíferos del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la UNAM, la Colección Mastozoológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN y la Colección Osteológica “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano” del INAH.

El número de localidades aumentó de 10 a 51 considerando el periodo entre agosto y marzo, 26 para el periodo entre septiembre y febrero y 16 para el periodo de noviembre a febrero. Con estos registros se generó un modelo de cada periodo (Cuadro 3 de los Anexos). Las regiones potenciales que se mantienen a lo largo de los tres periodos son las subprovincias de Chapala en Jalisco, Sierra y Bajíos Michoacanos, Mil Cumbres en el norte de Michoacán, parte de la provincia del Lago y Volcanes de Anáhuac en el noreste de Morelos y en la zona limítrofe de Puebla y Oaxaca. Estas zonas abarcan la Faja Volcánica Transmexicana y parte de la Depresión del Balsas (Fig. 9).



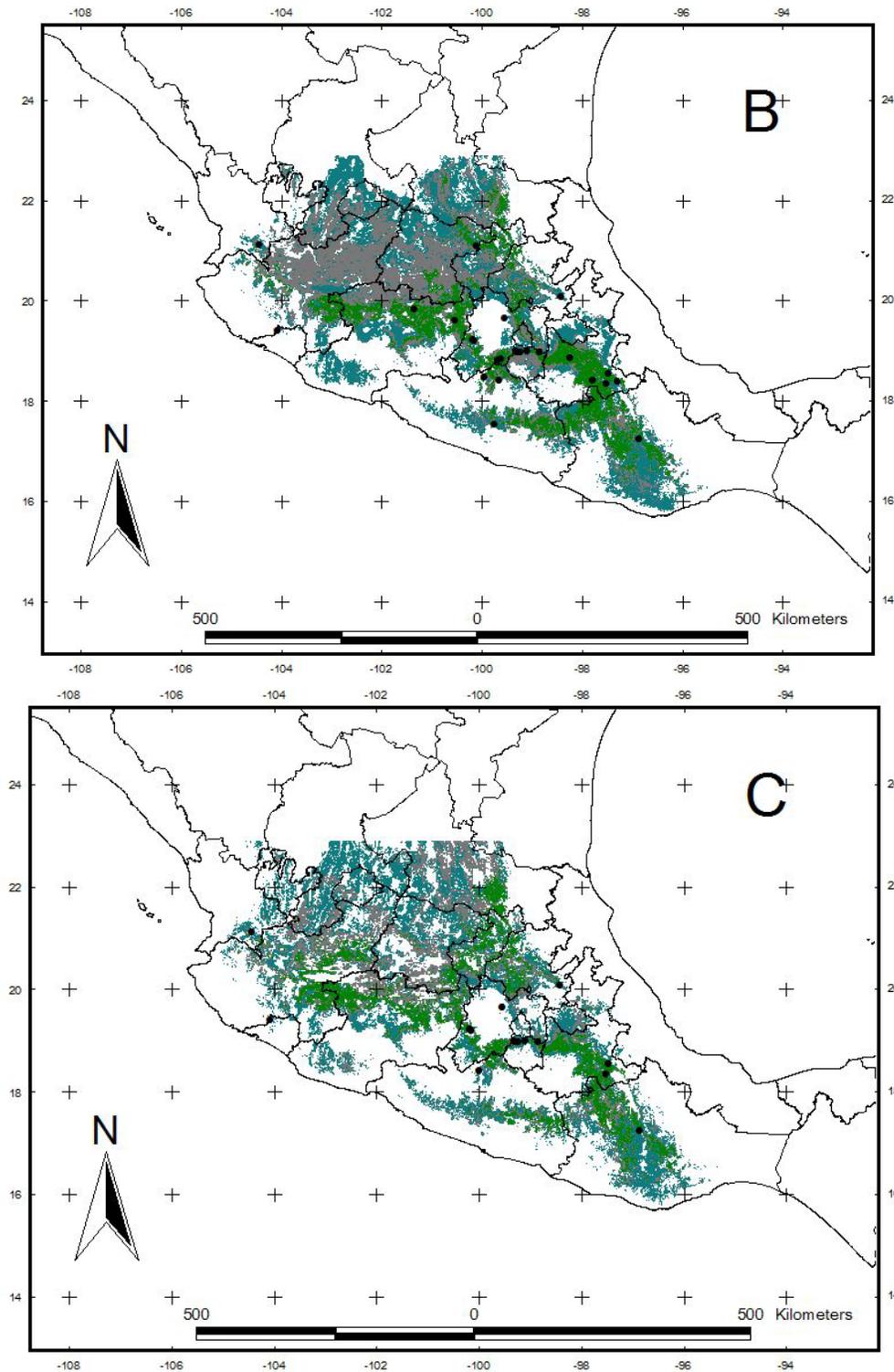


Figura 9. Mapas de consenso de la distribución potencial de *Leptonycteris nivalis* generados con GARP, Maxent y Bioclim para los periodos: (A) agosto a marzo (n=51), (B) septiembre a febrero (n=16) y (C) noviembre a febrero (n=26). Para todos los casos, el verde muestra el área de consenso de los tres algoritmos, el azul, el de dos algoritmos y el gris donde solamente predijo uno de ellos. Los círculos negros representan las localidades utilizadas para cada periodo.

Los mapas de consenso de los tres periodos fueron superpuestos en el SIG de manera que se identificaron las zonas donde los tres periodos coincidieron (Fig. 10). La región hidrológica del Bajo Atoyac, al sur del estado de Puebla y la región hidrológica de la Mixteca en Oaxaca, ambas localizadas en la subcuenca del Alto Balsas (DOF, 2010) representan zonas de coincidencia en la predicción de los modelos de nicho estacional y anual.

Mapa consenso de los tres períodos

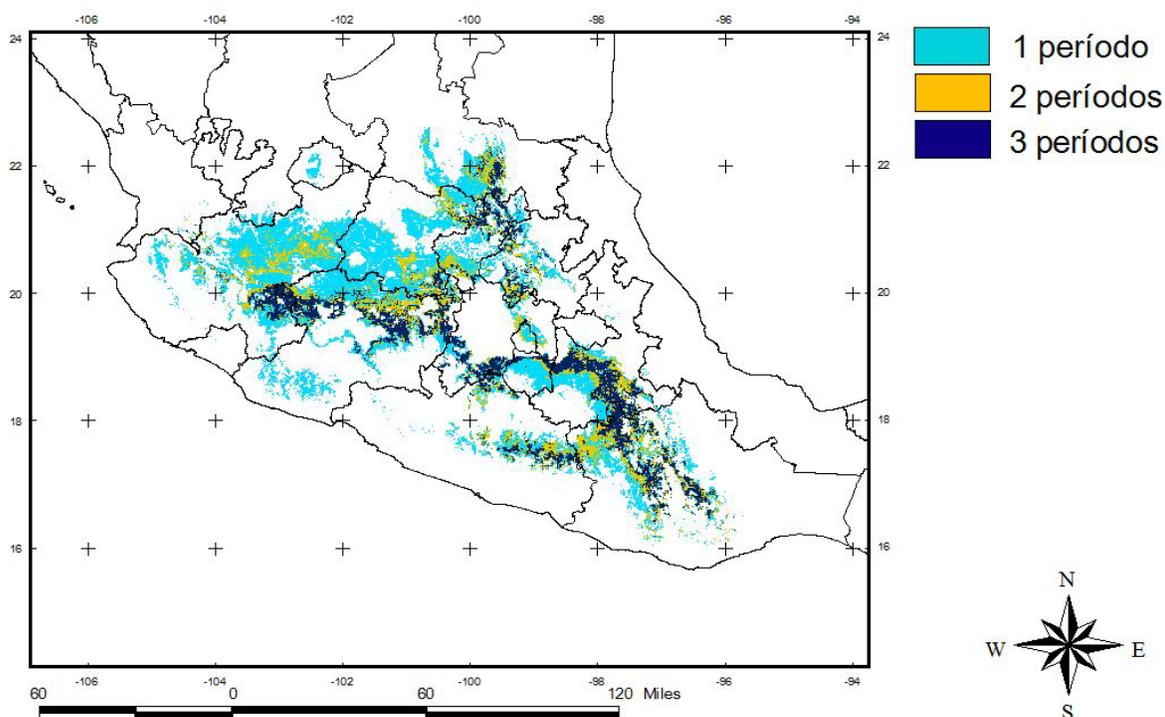


Figura 10. Mapa de consenso de la distribución potencial de *Leptonycteris nivalis* generados para tres periodos (agosto a marzo, septiembre a febrero y noviembre a febrero). El área azul oscuro representa las zonas predichas por los modelos generados en los tres periodos, el área naranja por dos periodos y el azul claro solamente por uno de ellos.

Los valores obtenidos para la evaluación de los modelos muestran diferentes resultados para cada algoritmo. GARP mostró el menor valor del área bajo la curva durante los primeros dos periodos (agosto-marzo, septiembre-febrero) pero el mayor para el periodo de noviembre a diciembre, en cual Bioclim tuvo el valor más bajo. Para la prueba de chi-cuadrada (X^2), en el primer periodo, Maxent fue el algoritmo que tuvo la X^2 menor y el valor de P mayor ($X^2=10.0211$, $P=0.00154$), a diferencia del periodo de septiembre a febrero, en el cual GARP mostró el valor de chi-cuadrada más bajo y la P más alta ($=4.6443$, $P=0.03115$). Esto significa que aunque para ambos casos se rechaza la hipótesis nula, la cual predice que las localidades se distribuyen en el área geográfica de manera aleatoria y por lo tanto tienen una distribución normal, un valor bajo X^2 significa que el modelo tuvo pequeñas diferencias entre la distribución de las localidades observadas y la distribución esperada dada el azar. Asimismo, el valor “p” es una medida de confiabilidad, es decir, un valor de p dado, tiene una probabilidad asociada de que la X^2 obtenida caiga en la distribución normal si la hipótesis nula es cierta. Entre menor es el valor de p , menor es la probabilidad asociada a la X^2 de cometer un error de tipo 1 (rechazar la hipótesis nula cuando es correcta).

Por último, el error de omisión observado en los modelos (los que se utilizaron durante el estudio) muestra una alta omisión de GARP en los tres modelos. Sin embargo, esta medida debe evaluarse con respecto al porcentaje del área predicha por el algoritmo ya que, entre mayor es ésta, mayor probabilidad tiene el algoritmo de contener todos los puntos de prueba, lo que también puede ocasionar un modelo con poca especificidad y sobrepredicción generando errores de comisión. Este es el caso de Bioclim, al cual se le estableció un valor umbral de corte más bajo posible (en donde cayera el 100% de los puntos de entrenamiento) (Cuadro 1) y por consiguiente es el algoritmo que en los dos primeros periodos predijo las áreas de mayor tamaño. Con GARP se hizo lo contrario, se establecieron valores umbrales de corte altos para evitar una sobrepredicción, aún cuando dejara fuera una alta proporción de puntos de entrenamiento. Llama la atención el hecho de que, al comparar Maxent con GARP, aún cuando los errores de omisión son de casi el doble en el segundo, la proporción de áreas predichas son muy parecidas, excepto por el periodo de agosto a marzo donde la diferencia del error de omisión es de más del doble y GARP predice un área un 10% menor que Maxent (Cuadro 3).

Cuadro 3. Valores de área bajo la curva y prueba de X^2 para los modelos realizados con el 75% de los datos utilizando el 25% restante como datos de prueba y error de omisión de los modelos realizados con el 100% de los datos. Los modelos de Noviembre-Febrero no fueron validados por el bajo número de ocurrencias.

Periodo	Algoritmo	Área bajo la curva	Prueba de X^2	P	Error de Omisión (%)	Porcentaje del área predicha (%)
Agosto-Marzo	Bioclim	0.705	21.3850	3.7568×10^{-06}	0	37.80
	GARP	0.70	17.4047	3.0207×10^{-05}	19.60	31.06
	Maxent	0.882	10.0211	0.00154	7.84	41.37
Septiembre-Febrero	Bioclim	0.94	17.4080	3.0155×10^{-05}	0	28.67
	GARP	0.91	4.6443	0.03115	23.07	22.91
	Maxent	0.917	9.7711	0.00177	11.56	22.27
Noviembre-Febrero	Bioclim	0.88	----	----	0	25.61
	GARP	0.92	----	----	18.75	18.90
	Maxent	0.903	----	----	12.5	17.68

Las tendencias de las variables ambientales (precipitación, temperatura máxima y mínima) de las localidades que se utilizaron para cada periodo (Figs. 1A, 1B y 1C de los Anexos) muestran que la precipitación en los tres periodos es la variable que presenta mayor variación. Por otra parte, en la Fig. 1A (gráfica que representa las localidades utilizadas para el periodo de agosto a marzo) se observa que la localidad 22 (Zimpahuacán, Estado de México) presenta valores muy contrastantes en las tres variables analizadas, indicando que posiblemente represente una localidad atípica cuando se compara con el resto de las localidades utilizadas. Para las Figs. 1B y 1C no ocurre lo mismo, dado que la localidad de Zimpahuacán es de una colecta realizada en el mes de agosto, ésta ya no se consideró para los siguientes periodos por lo que no se observa el mismo comportamiento.

Distancias ecológicas

El resultado del análisis de distancias euclidianas mostró resultados considerablemente distintos a los MNE ya que éste calcula la distancia euclidiana de cada celda de la región M a la celda de la Cueva del Diablo, Morelos.

Para determinar los sitios con mayor parecido ecológico a esta localidad pero que conformaran áreas continuas en el mapa con sentido ecológico y geográfico y lo suficientemente específico para acotarse a una zona que pudieran contener cuevas, se graficó el número acumulado de celdas en función de la distancia euclidiana a la Cueva del Diablo y se estableció como la distancia euclidiana adecuada 5,000 (las unidades son inespecíficas), distancia a la cual, el número de celdas mostró un claro ascenso (Fig. 11).

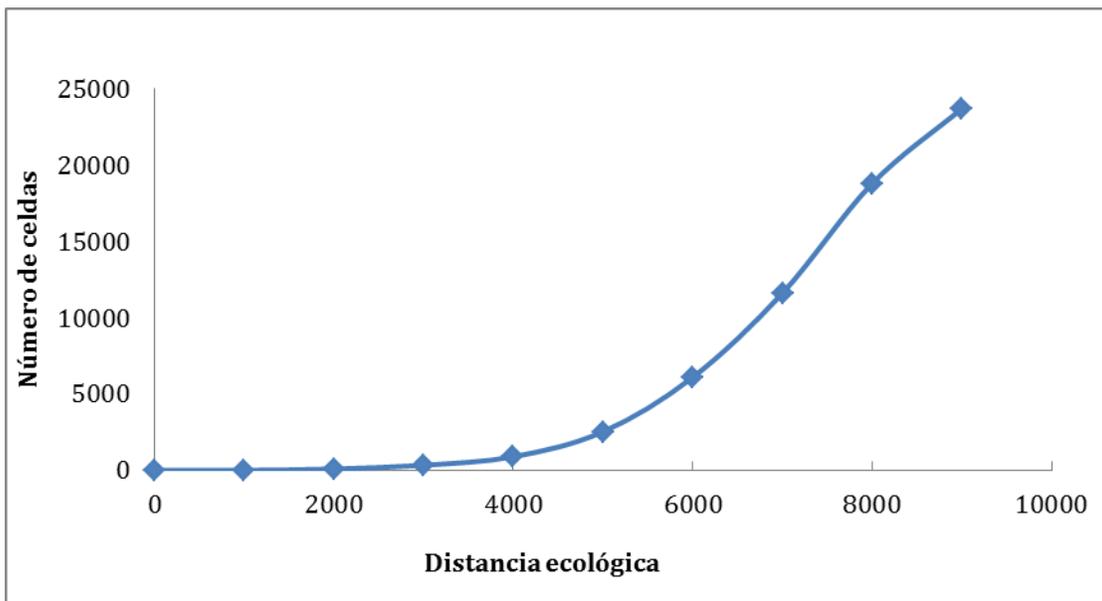


Figura 11. Número acumulado de celdas en función de la distancia ecológica.

Como resultado de esta categorización, la región con más parecido ecológico a la Cueva del Diablo, Morelos, se extiende a lo largo de las formación del Tepozteco, cruzando de forma transversal el norte del estado de Morelos hasta llegar al sur del Estado de México y una pequeñas zonas en el suroeste de Puebla, así como unos parches aislados al noroeste de Guerrero (Fig. 12). También se observa que, a diferencia de los mapas de distribución potencial, el mapa de distancias ecológicas muestra una región más acotada y más específica.

Distancias ecológicas

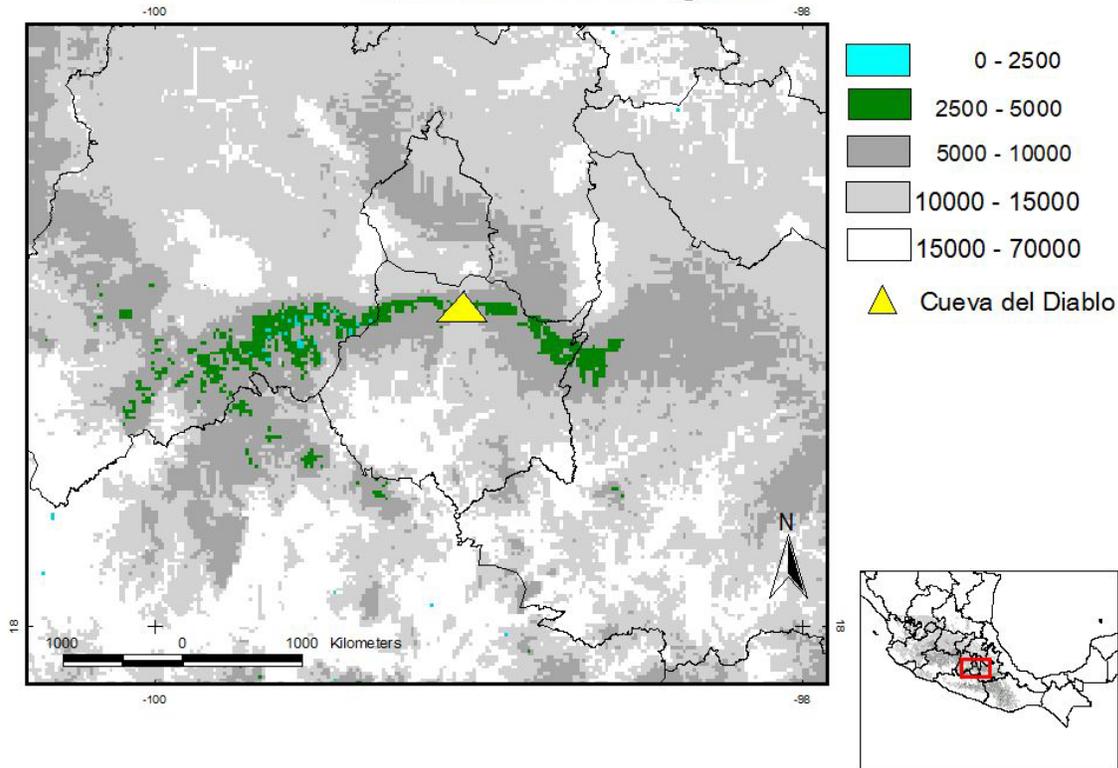


Figura 12. Mapa de distancias ecológicas (euclidianas) con respecto a la Cueva del Diablo, Morelos. Las celdas azules representan distancias menores a 2,500. El color verde representa las zonas con distancias entre 2,500-5,000. El gris oscuro representa la región con una distancia de 5,000-10,000. El gris claro representa las zonas con una distancia entre 10,000-15,000 y el resto mayor a 15,000.

Modelos de nicho y distancias ecológicas

Como resultado del traslape entre los modelos de nicho con coberturas anuales y el mapa de distancias ecológicas y del traslape entre los modelos con coberturas estacionales con el mapa de distancias ecológicas se produjeron igualmente dos mapas (Figs. 13 y 14). A diferencia de los modelos de nicho de clima estacional, los modelos de clima anual no predijeron como zona potencial de distribución la región con el mayor parecido ecológico a la Cueva del Diablo (Fig. 8 y Fig. 13).

Ambos mapas funcionaron como guía para la planeación del trabajo de campo para la corroboración de la presencia de la especie durante las temporadas de invierno de 2012 y 2013. Para la primera temporada, las localidades visitadas se eligieron en función del mapa de la Fig. 13 y la segunda temporada se planeó de acuerdo a los resultados obtenidos en las primeras salidas y al mapa de la Fig. 14. La región de Morelos-Estado de México-Puebla, muestra alta coincidencia en la predicción de ambos mapas (MNE de coberturas anuales/Distancias ecológicas y MNE de coberturas estacionales/Distancias ecológicas). Aunque especialmente existe una coincidencia alta en la predicción de esta región entre los modelos de nicho ecológico con clima estacional (Fig. 14) y el mapa de distancias (Fig. 10): toda el área seleccionada de las distancias ecológicas (celdas azules y verdes) coincide con el área potencial predicha por los modelos, lo que sugiere que esta región contiene características ecológicas similares al sitio focal y podría tratarse de una zona importante para el murciélago magueyero mexicano durante la época de apareamiento.

Consenso de modelos y distancias ecológicas

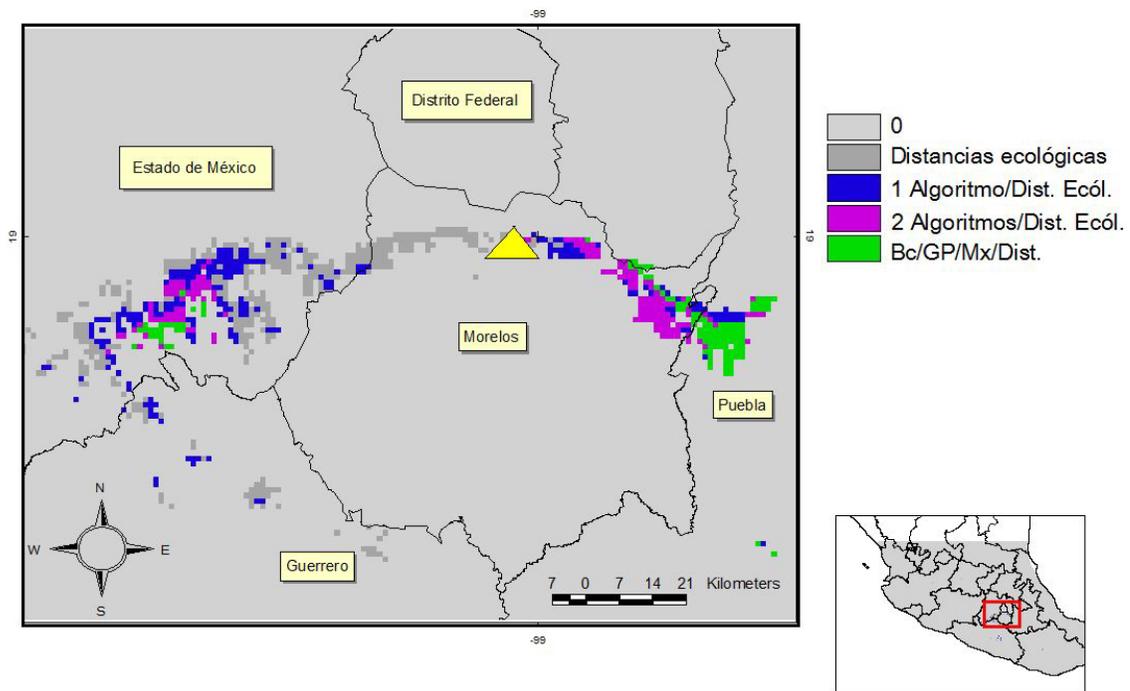


Figura 13. Zonas de traslape de los modelos de nicho ecológico del clima anual y el mapa de distancias ecológicas.

Consenso entre periodos y distancias ecológicas

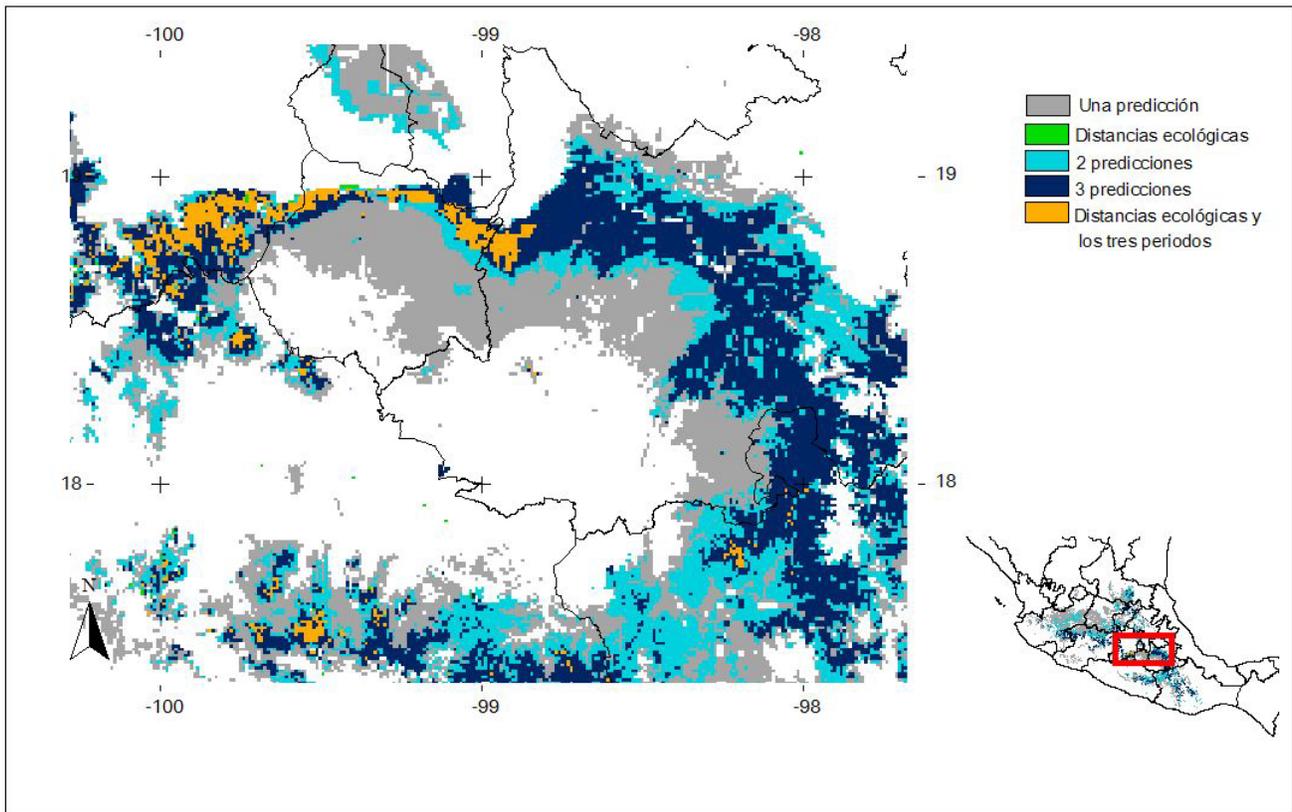


Figura 14. Mapa que muestra los sitios de traslape de los modelos de nicho ecológico de clima estacional y el mapa de distancias ecológicas. El color naranja muestra la zona donde coinciden los modelos de los tres periodos y los tres algoritmos con la distancia ecológica mínima (5,000). El azul marino representa las zonas donde tres de éstos coincidieron, ya sean dos periodos y las distancias o los tres periodos, al azul claro donde coincidieron dos y el gris donde solamente uno de los modelos o las distancias ecológicas predijo presencia.

Trabajo de campo

Durante el trabajo de campo del invierno de 2012 se realizaron en total 17 noches de muestreo y se visitaron 20 cuevas en 10 localidades distintas.

La primera salida se llevó a cabo a las localidades de Pinal de Amoles y San Juan Escanela, en Querétaro, a finales de diciembre del 2012. Estos sitios se eligieron con base en los primeros mapas obtenidos de los modelos de nicho (sin el traslape con el mapa de distancias) (Fig. 8) en los cuales esta región presentaba cierto potencial de contener a la especie, sin embargo no se le encontró.

La segunda salida se realizó a la localidad de San Juan Tlacotenco, municipio de Tepoztlán, Morelos, a mediados de enero de 2013. Se visitaron cuatro cuevas y en ninguna se encontró individuos de la especie de *L. nivalis*.

La siguiente salida de campo tuvo lugar a finales de enero del mismo año a la localidad de Ahuatenco, al este de la ciudad de Cuernavaca, Morelos. Se visitaron dos cuevas pero no se encontró a la especie. Durante la misma salida se visitó la localidad de Tonatico, en el Estado de México. A diez minutos de la cabecera municipal, a lado de la entrada de las "Grutas de la Estrella" encontramos en la Cueva del Coyote a 5 hembras de *L. nivalis*. No se detectó evidencia de preñez mediante palpación. Allí mismo encontramos un individuo macho de *L. yerbabuena*, sin testículos escrotados. La segunda noche en la Cueva del Coyote, capturamos 6 individuos de *L. nivalis*, 5 hembras que tampoco mostraron evidencia de preñez y un macho que no presentó testículos escrotados. Una de las hembras fue colectada (28 de enero de 2013) para corroborar la identificación y evaluar el estado reproductivo.

Visitamos nuevamente la Cueva del Coyote a principios de febrero y sólo capturamos dos individuos de *L. nivalis*, por lo que visitamos dos cuevas más en la región: "El Zapote", ubicada a la salida de las Grutas de la Estrella y "El Mogote" situada en la localidad del mismo nombre, en el límite del Estado de México con Guerrero. En ninguna de las dos encontramos individuos de la especie (Cuadro 4 de los Anexos).

Es posible que a cueva del Coyote represente un refugio de apareamiento dado que en el ensayo vaginal de una hembra encontré células de tipo nucleadas y redondeadas y además colecté una hembra que presentaba un embrión de 15 mm. Aunque este embrión es muy grande para poder suponer directamente que fue concebido en esa cueva, existe la posibilidad de que las etapas tempranas del desarrollo embrionario sucedan en la misma región en la que sucede el apareamiento (Fig. 2 de Anexos).

Con base en estos resultados y en los modelos y mapas que resultaron de los siguientes análisis (con coberturas estacionales), en la segunda temporada de campo concentramos la búsqueda de refugios alternativos en la región donde convergen los modelos y el análisis de distancias, es decir, en la franja que atraviesa desde el oeste de Puebla hasta el sur del Estado de México (Fig. 14). Asimismo, se llevaron a cabo visitas a la Cueva del Coyote, en

Tonatico, con el objetivo de obtener más información y buscar alguna población grande de la especie dentro de la cueva.

La primera salida se llevó a cabo a la Cueva del Coyote a principios de noviembre de 2013. Durante esta visita no encontramos un sólo individuo de *L. nivalis* pero capturamos aproximadamente 50 individuos de la especie hermana, *L. yerbabuena*, de los cuales la mitad fueron hembras preñadas en una etapa ya muy avanzada de la gestación. Además, encontramos *Artibeus jamaicensis*, *Pteronotus parnellii* y *Macrotus waterhousii*.

La segunda visita se realizó a principios de diciembre de 2013 a la comunidad de Tochimilco, Puebla. En esa ocasión colocamos redes en tres cuevas distintas, una localizada a 4 minutos de Tochimilco y las otras dos en el poblado de Tochimizolco, en el mismo municipio. En ninguna de las tres cuevas encontramos a la especie..

Finalmente, realizamos una última visita a la Cueva del Coyote a mediados de enero del 2014. En esa ocasión capturamos dos machos de *L. nivalis* la primera noche, uno de ellos con testículos escrotados y el otro sin actividad reproductiva. La segunda noche capturamos dos individuos de *L. nivalis* más: nuevamente un macho con testículos escrotados y una hembra a la cual se le realizó un lavado vaginal. Adicionalmente capturamos un individuo de *L. yerbabuena*, 12 individuos de *M. waterhousii* y dos de *Glossophaga commisarissi*.

A manera de resumen se presenta un mapa con todas las cuevas visitadas durante el estudio (Figs. 15 y 16)

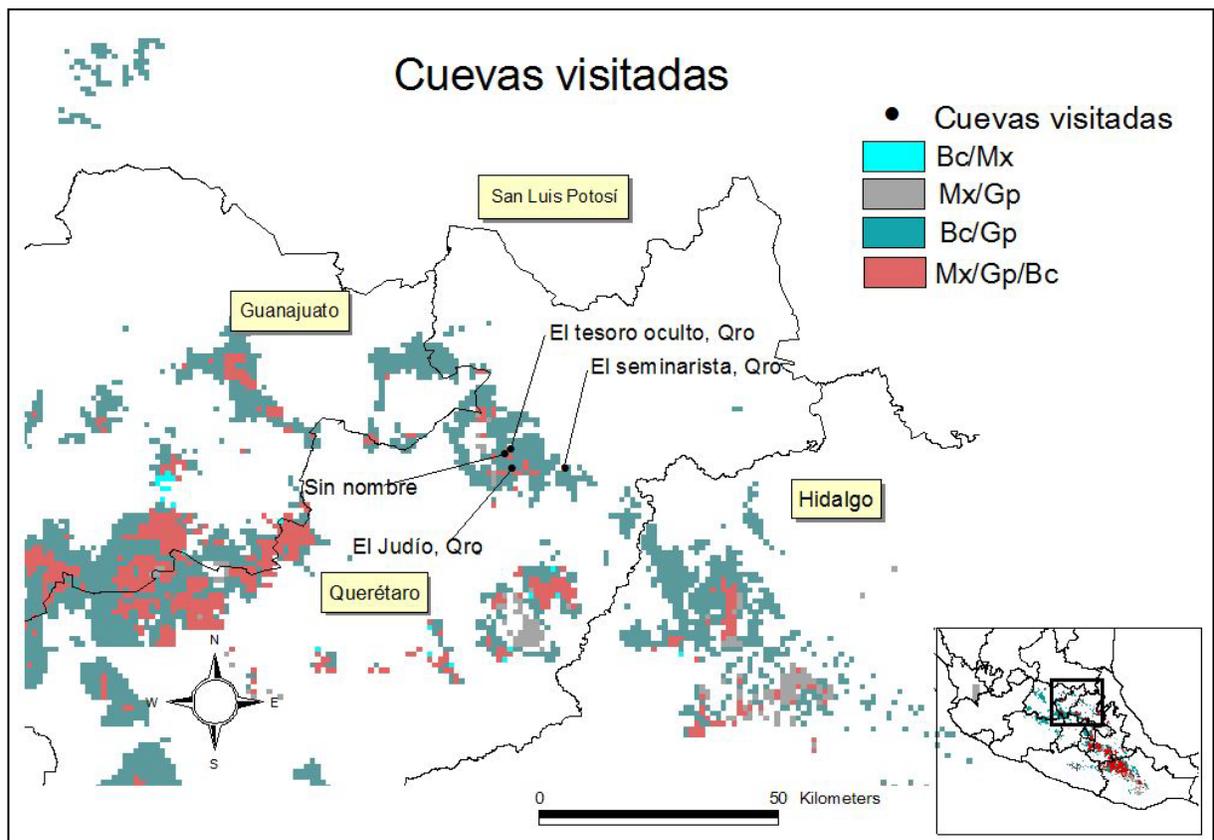


Figura 15. Cuevas visitadas en el estado de Querétaro, como resultado del análisis de MNE con capas anuales

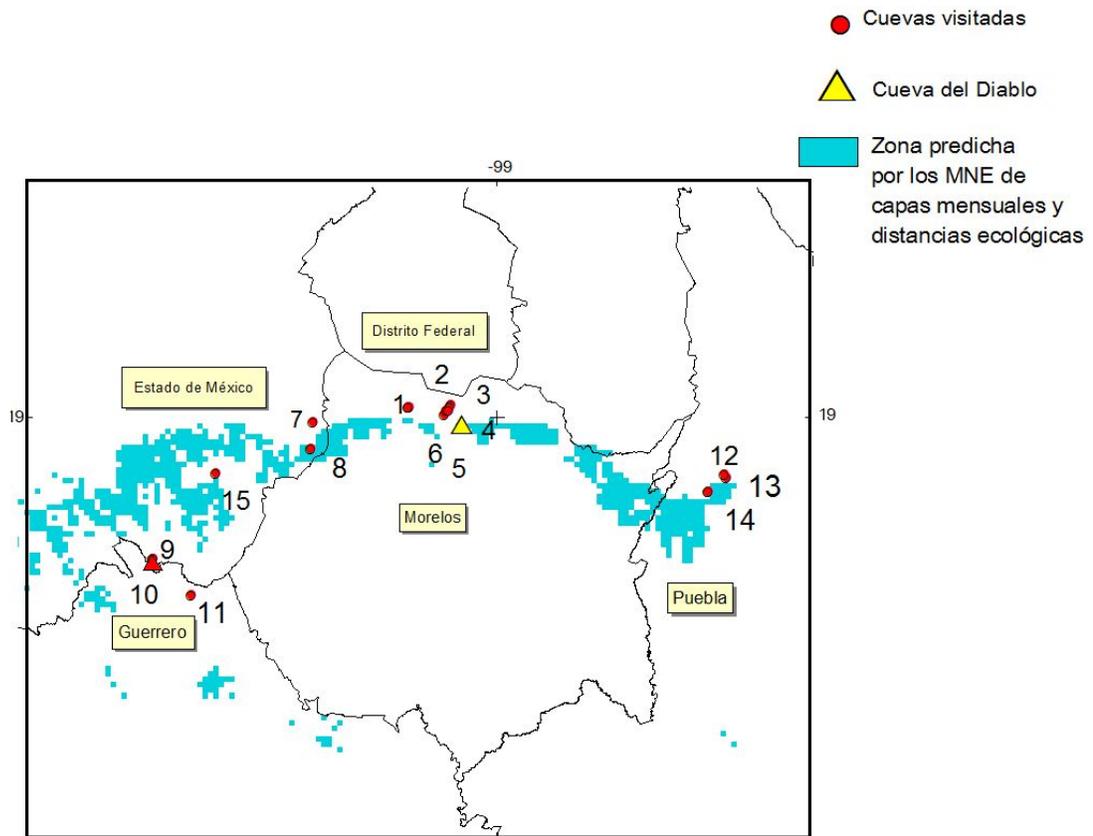


Figura 16. Cuevas visitadas en el centro de México. El área azul indica la zona de consenso entre los modelos de nicho de coberturas mensuales y en análisis de distancias ecológicas con distancia menor a 5,000. Cuevas visitadas: MORELOS (1) Cueva del `85, (2) Chimalacatépetl, (3) Hueco sin nombre, (4) Tezonticpan, (5) Sin nombre, (6) Sin nombre. EDO. MÉX.: (7) Cueva Ahuatlán, (8) 2da Cueva Ahuatlán, (9) Cueva del Coyote, (10) Entrada del río "Grutas de la Estrella", (11) Cueva de los Celarinos, PUEBLA: (12) Cueva sin nombre, Tochimizolco, (13) Acueducto de Tochimilco, (14) Cueva de Coamisco Tochimizolco, EDO. MÉX. (15) Cueva de las Bocas.

Áreas sugeridas para la búsqueda de refugios de apareamiento

Para identificar las áreas que aún mantienen vegetación primaria y con bajo nivel de perturbación se cruzó el mapa de uso de suelo y vegetación con el mapa de consenso del análisis de distancias ecológicas y de las predicciones de los periodos (Fig. 14). En el mapa resultante se observa que una proporción importante de la distribución potencial desaparece por completo desde la mitad de Morelos hasta Puebla, es decir, toda esta región presenta un alto nivel de perturbación. Por otro lado, se observa que desde el centro de Morelos, cerca del municipio de Tepoztlán, hacia el Estado de México, existen aún algunos

remanentes importantes con vegetación conservada (Fig. 17), por lo que, la Sierra del Tepozteco, las montañas del sureste del Estado de México y las zonas bajas de la Sierra Nevada, en Puebla, son sitios que mantienen condiciones favorables para la búsqueda de refugios de apareamiento de *Leptonycteris nivalis*.

Zonas conservadas de la distribución potencial de *L. nivalis*

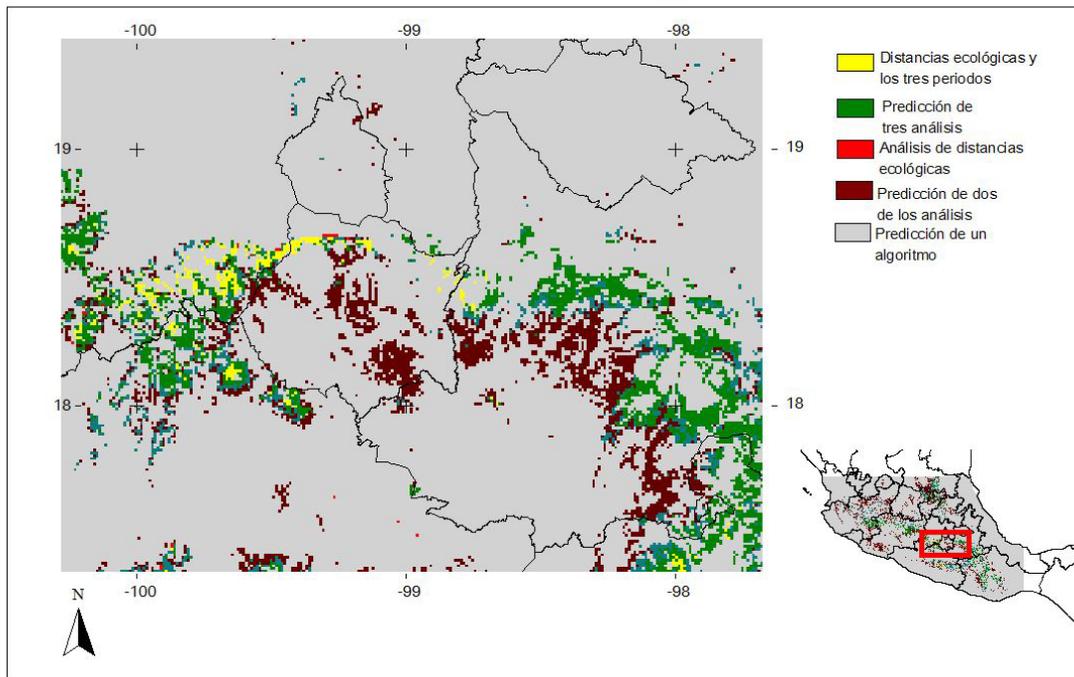


Figura 17. Áreas remanentes de posible localización de refugios de apareamiento de *Leptonycteris nivalis*, después de eliminar del mapa de consenso (Fig. 14) las áreas con vegetación con altos niveles de perturbación. En amarillo se muestran las zonas remanentes en donde convergen todos los modelos, en verde son las zonas que fueron predichas por tres de los análisis (ya sean dos algoritmos y las distancias ecológicas o tres algoritmos), el azul, apenas perceptible, son zonas predichas por dos de ellos y el marrón solamente por uno de los algoritmos.

Finalmente, con base en el mapa de vegetación remanente se generó una lista de municipios en los cuales, de acuerdo a este estudio, existe posibilidad de encontrar refugios de apareamiento de *Leptonycteris nivalis*, ya que es donde aparentemente se mantienen las condiciones ecológicas y de vegetación en las cuales, de acuerdo a los registros revisados, se ha encontrado a la especie (Cuadro 4).

Cuadro 4. Municipios en donde existen las condiciones ambientales más favorables y en mejor estado de conservación para encontrar refugios de apareamiento de *Leptonycteris nivalis*.

Estado	Municipio
Estado de México	Tejupilco
	Luvianos
	San Simón de Guerrero
	Temascaltepec
	Amatepec
	Sultepec
	Almoleya de Alquisiras
	Zacualpan
	Tetipac
	Taxco de Alarcón
	Buenavista de Cuéllar
	Huitzuc de los Figueroa
	Coatepec Harinas
	Ixtapan de la Sal
	Tonatico
	Zumpahuacán
	Malinalco
	Tenancingo
	Ocuilan
Atlautla	
Villa Guerrero	
Morelos	Cuernavaca
	Huitzilac
	Tepoztlán
	Yecapixtla
	Ocuituco
	Ozumba
	Tetela del Volcán
	Zacualpan

Puebla	Cohuecan
	Atzitzihuacán
	Tochimilco
	Tepemaxalco
	Acteopan
Guerrero	Leonardo Bravo
	Chilpancingo de los Bravo
	Eduardo Neri
	Tixtla de Guerrero
	Chilapa de Álvarez
	Atlixac
	Ahuacotzingo
	Zitlala
	Mártir de Cuilapan
	Alcozauca de Guerrero
	Xalpatláhuac
	Tetipac
	Taxco de Alarcón
	Buenavista de Cuéllar
	Huitzuc de los Figueroa
Oaxaca	San Miguel Amatitlán
	San Jerónimo Silcayoapilla
	Heroíca Ciudad de Huajuapán de León
	Asunción Coyutepeji
	Santiago Miltepec
	San Juan Bautista Suchitepec

Análisis citogenéticos:

Se realizó frotis vaginal a una sola hembra proveniente de la Cueva del Coyote (13 de enero de 2014). Las células predominantes en el frotis fueron de tipo nucleadas y redondeadas con algunos leucocitos presentes, indicando que posiblemente la hembra se encontraba en transición entre el diestro y el proestro (Fig. 18). Esta evidencia confirma las observaciones previas de la reproducción de esta especie demostrando que en diciembre las hembras pueden presentar etapas receptivas para el apareamiento.

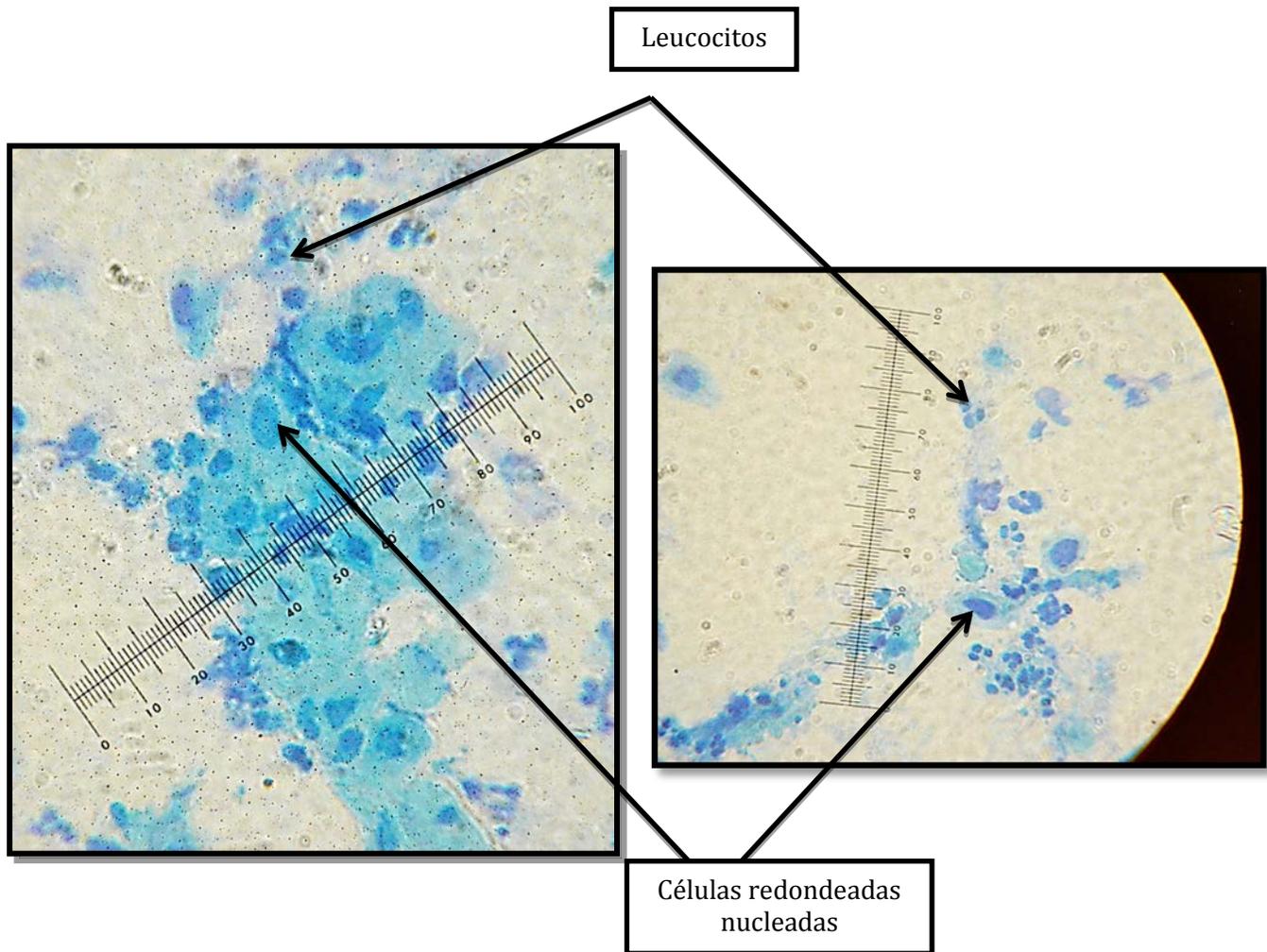


Figura 18. Células nucleadas presentes en el epitelio de la hembra a la cual se le realizó el frotis vaginal. La primera imagen tiene un aumento de 40x y la segunda de 100x.

Revisión del Plan de Recuperación:

Los objetivos planteados en el Plan de Recuperación se dividen en cuatro secciones que pretenden cubrir los aspectos sociales, biológicos y ecológicos que se requieren para tener el conocimiento y las herramientas suficientes para lograr una recuperación y mantenimiento de las poblaciones del murciélago magueyero mexicano a lo largo del toda su área de distribución.

Cada sección se subdivide a su vez en temas que derivan en acciones puntuales que faltan por hacer. Varias de las acciones propuestas han sido parcialmente cubiertas ya sea porque se han realizado en alguna parte de su distribución (especialmente en alguno de los refugios que se conocen en los extremos de todo el área que ocupa, como la Cueva del Diablo, la cueva de Emory en el Parque Nacional Big Bend y en la Cueva del Infierno en Nuevo León) o porque aún no se conocen todos los puntos de distribución de la especie a lo largo de todo el año.

La primera sección refiere a la protección, monitoreo y localización de refugios de la especie.

La protección de los refugios se propone lograr mediante el trabajo conjunto con los dueños de la tierra (cuando se trata de propiedades privadas) y con los encargados asignados (cuando son de propiedad pública) y a través de la educación ambiental de los habitantes de la región. Ambas acciones han sido llevadas a cabo por el Programa para la Conservación de Murciélagos de México (PCMM), una organización multisectorial que, con la participación de investigadores de distintas instituciones, busca la recuperación de las poblaciones de murciélagos que actualmente se encuentran amenazadas, así como la erradicación de la amenazas a través de la educación ambiental, acciones de conservación e investigación (Navarro *et al.*, 1996; Medellín, 2003). La protección a través del trabajo conjunto con las autoridades locales y con la difusión educativa se han llevado a cabo específicamente en La Cueva del Diablo, donde PCMM ha logrado, a través de discusiones y negociaciones con la Comisión Nacional de Áreas Protegidas (CONANP), que los dueños de los terrenos donde se encuentran varias de las entradas de la cueva ahora son vigilantes

comisionados por la CONANP y se encargan de mantener un registro y control de la entrada de la gente a la cueva. Asimismo, esta institución ha colocado material de difusión en la entrada de la cueva, lo que significa un mensaje directo a los visitantes para disminuir la perturbación en dicha cueva. Por otra parte, la educación ambiental, acompañada de la implementación de programas para la problemática de los murciélagos vampiros y la rabia en las poblaciones aledañas a los refugios también consisten en uno de los principales ejes de acción para su protección. PCMM trabajó en las comunidades aledañas a la Cueva del Diablo, Morelos, como en Santo Domingo Ocotitlán, desde el año 2000. Como parte de las actividades realizadas, desarrollaron un manual de actividades manuales y educativas dirigidas a los niños y adultos de la región, se trabajaron dinámicas en cuatro escuelas de cuatro comunidades de Tepoztlán, talleres manuales con las mujeres y una exposición sobre los mitos y creencias acerca de los murciélagos (Medellín, 2003; López *et al.*, 2006). Sin embargo, aún falta mucho por hacer en la zona y con las nuevas generaciones de niños y todavía más en las comunidades aledañas a los refugios que se encuentran en el resto del área de distribución.

Afortunadamente, en ninguno de los refugios registrados para *L. nivalis* se ha identificado la necesidad de colocar rejas que bloqueen las entradas de las cuevas e impidan el acceso de la gente, aunque es una medida que se ha utilizado en algunas ocasiones a causa de la creciente presión antropogénica y el riesgo que implica para las poblaciones de murciélagos que residen en ellas (punto 1.13 del plan). Como parte de las medidas de protección también se identifica como imprescindible la colaboración de los gobiernos mexicano y estadounidense con respecto a las leyes ambientales que conciernen en la protección de especies migratorias, tales como el reconocimiento del murciélago maguero mexicano como una especie amenazada bajo la Norma Oficial Mexicana NOM-059 (DOF, 2010) y como en peligro de extinción bajo los instrumentos legales equivalentes de Estados Unidos (USFWS, 1994; ESA, 2014; UICN, 2012).

Cabe mencionar que de acuerdo al sitio oficial del US Fish and Wildlife Service, el punto anterior y la traducción del Plan de Recuperación del inglés al español son las únicas acciones señaladas como concluidas (puntos 1.14 y 1.15 del plan). Es decir, la necesidad de actualizar el estado en el que se encuentra el Plan de Recuperación es evidente, ya que ésta es la única vía pública mediante la cual se pueden identificar las acciones que faltan por

hacer y que son clave para lograr la recuperación y estabilización de las poblaciones de la especie.

Dentro del rubro de protección aún hace falta diseñar y promover nuevas leyes ambientales de tipo estatal y nacional que regulen el nivel de perturbación permitido en cuevas de alta importancia, como la Cueva del Diablo en Tepoztlán, Morelos y la Cueva del Infierno, Nuevo León y prohíban la entrada de visitantes de cualquier tipo en temporadas críticas para las especies de murciélagos, tales como periodos de apareamiento o de partos y lactancia de crías. También es necesaria la realización de estudios que estimen el valor de los servicios ecosistémicos que esta especie brinda a la sociedad como uno de los principales polinizadores naturales de los agaves y cactáceas que caracterizan el paisaje de la mayor parte del territorio mexicano.

Como parte de la primera sección del plan también se proponen acciones específicas para el monitoreo de poblaciones de la especie en cuestión. Tanto en la cueva localizada en el Big Bend (Ammerman y Tabor, 2008; Ammerman *et al.*, 2009) como en la Cueva del Diablo se han llevado a cabo de manera constante monitoreos y estimaciones de las poblaciones que llegan cada año a los refugios (Téllez, 2001; Medellín, 2003; Caballero, 2004; López *et al.*, 2006; Sánchez y Medellín, 2007; Ayala *et al.*, 2013; Galicia, 2013). Sin embargo, aún hace falta desarrollar o concertar un método estandarizado de monitoreo de manera que los resultados en ambas zonas sean comparables, así como realizar monitoreos en cuevas que se encuentren en las regiones intermedias del área de distribución (en las zonas de transición).

La tarea de monitoreo también implica la predicción y búsqueda de nuevos refugios y la caracterización de los ya registrados. El presente estudio pretende cubrir una parte de estos puntos específicos del plan (1.32 y 1.33) a través de la predicción y búsqueda específica de refugios de apareamiento en el centro de México.

La segunda sección general del plan consiste en la determinación de las necesidades de forrajeo y la protección del hábitat donde lo llevan a cabo. El primer tema de esta sección en particular es el que ha recibido más atención: la determinación de los requerimientos alimentarios y, aunque aún falta mucho por conocer al respecto, se han identificado las especies principales que conforman la dieta de manera general en toda el área de distribución y un poco más específicamente en el centro de México y por lo tanto

durante la época de apareamiento (punto 2.1) (Álvarez y González, 1970; Easterla, 1972; Téllez, 2001; Sánchez y Medellín, 2007; Toledo, 2010). De igual forma, existe ya información sobre el consumo diario de néctar requerido por individuo en relación a la disponibilidad del recurso en el hábitat lo que ha contribuido a entender la manera en la que esta especie puede compensar la baja concentración de azúcares en el néctar de las flores en ciertas temporadas del año (Ayala *et al.*, 2013; Galicia, 2013). Lo anterior es de enorme relevancia para poder analizar la capacidad de carga que tiene un ecosistema y el efecto que puede tener la destrucción de éste en las poblaciones que albergan tanto refugios de descanso, como “de paso” u ocasionales. Asimismo, actualmente se llevan a cabo análisis de modelaciones de nicho de los recursos predominantes de la dieta de *L. nivalis* en el norte de México, identificando y probando la existencia de un corredor de néctar asociado a la migración de las poblaciones, así como las áreas que podrían representar sitios importantes de forrajeo para la especie (M. en C. Emma Gómez com. per. 2012).

Aunque no se ha determinado de manera exacta la distancia que pueden recorrer en una noche los individuos de *L. nivalis*, los primeros datos sobre la distancia recorrida durante la migración de la especie *L. yerbabuena* indicaban que ésta podía recorrer 500 km en siete meses y al menos 25 km en una noche (Ticul-Álvarez *et al.*, 1999). Recientemente se realizaron estudios con la misma especie, que indican que estos murciélagos son capaces de volar más de 100 km por noche (Medellín *et al.*, datos sin publicar). Los datos que se han obtenido de la especie hermana (*L. yerbabuena*) brinda buenas herramientas para modelar y diseñar las posibles rutas que *L. nivalis* siguen durante la migración, así como para la identificación del hábitat de forrajeo, ya que se tiene que considerar un área de al menos 50 km alrededor de los refugios. Esta información debe ser tomada en cuenta cuando se generen iniciativas de protección (punto 2.113).

En contraste con toda la información generada acerca de los requerimientos alimentarios en los últimos años, existe poca información sobre la ubicación específica de las áreas importantes de forrajeo de la especie a lo largo del país y sobre el impacto que tiene la explotación de las especies de agave para la producción de bebidas como el mezcal y el tequila, aunque se debe destacar que actualmente existen proyectos en curso que contribuyen de manera muy importante en este punto (ej., E. Gómez, datos sin publicar).

Los puntos 2.21, 2.22 y 2.23 abordan los temas de protección del hábitat de forrajeo y el trabajo conjunto con los agricultores y las productoras de mezcal y tequila. Este último ha sido trabajado específicamente con las productoras tequileras por el PCMM en Jalisco. Sin embargo, el contacto se realizó hace más de 10 años y aunque no se pudo solucionar ni llegar a un acuerdo sobre un manejo sustentable de los agaves para la producción del tequila, se logró identificar una de las problemáticas principales para lograrlo: la fragmentación de la cadena de producción, es decir, los agricultores encargados de la cosecha de la piña de los agaves no tienen ninguna relación con los compradores del producto y mucho menos con las grandes productoras de la bebida, por lo que establecer un modelo sustentable integral con la participación de las tres partes es sumamente complicado. Asimismo, PCMM también logró obtener un espacio de difusión en el Museo Nacional del Tequila, donde se integró una exposición permanente acerca del crucial papel que ejercen los murciélagos como polinizadores naturales de los agaves y la importancia de asegurar el mantenimiento y conservación de ambas poblaciones (agaves y murciélagos).

En conclusión, aunque ya hace varios años, sí se ha tenido contacto con las grandes productoras tequileras, por lo que es necesario retomar el contacto y buscar nuevas alternativas o modelos para lograr un trabajo conjunto entre la conservación de las poblaciones de los agaves de la región y la fuerte producción del tequila. Alternativamente, el surgimiento del mezcal en los últimos años como bebida alcohólica popular y de gran prestigio tanto nacional como internacional, abre una nueva oportunidad de colaboración con los productores de éste, teniendo como ventajas el hecho de que no tiene denominación de origen y el área potencial de trabajo es muy amplio, así como el modo artesanal de la producción del mezcal (a diferencia del industrial del tequila), la cual por definición no se realiza de forma masiva ni con la participación de grandes industrias.

Como se menciona anteriormente, se ha podido trabajar con instituciones gubernamentales -como la CONANP- para el reconocimiento de sitios importantes como la Cueva del Diablo, así como para el seguimiento de las normas del plan de manejo del área natural protegida del Corredor del Chichinautzin con el objetivo de detener y regular el enorme crecimiento que actualmente tiene la zona. Además, PCMM participó en la elaboración de la Ley de Equilibrio Ecológico y Protección Ambiental en donde se sugirió la protección de cuevas, cavernas, grutas, grietas naturales, entre otros posibles refugios de

murciélagos, por su importancia en el mantenimiento de las poblaciones y propuso la implementación de santuarios como una nueva categoría de áreas protegidas (Medellín, 2003; LGEEPA, 2008).

La tercera sección del plan habla sobre la determinación y el control de las amenazas y los factores limitantes que inciden sobre las poblaciones del murciélago magueyero mexicano. Las acciones propuestas consisten en la identificación y eliminación de nuevas amenazas o factores que las mantienen amenazadas. Aunque no hayan surgido o no se hayan identificado nuevas, las amenazas previamente identificadas siguen siendo alarmantes hoy en día para las poblaciones de la especie, ya que tanto el crecimiento de la población humana como la consecuente destrucción de hábitat no se ha reducido con los años, por el contrario ha aumentado significativamente. El 80% del territorio nacional se encuentra afectado a distintos niveles por los procesos de desertificación (Medellín, 2003).

Por último, la cuarta sección consiste en un análisis de viabilidad de las poblaciones (punto 4.4) con la finalidad de contar con las herramientas necesarias para determinar el riesgo de extinción de la especie a partir de la estimación de la estabilidad de las poblaciones desde el punto de vista genético y demográfico (puntos 4.1 y 4.3), los cuales hasta el momento permanecen sin ser respondidos. Estos análisis también contribuirían a la identificación, diseño y planeación del hábitat necesario para mantener a las poblaciones (punto 4.5). Actualmente, en la Cueva Emory, en Texas, se llevan a cabo estudios para el seguimiento y monitoreo de las poblaciones de *L. nivalis* con el fin de identificar las rutas migratorias y con ello completar el rompecabezas que aún hoy se mantiene respecto éstas (L.K. Ammerman, com. per. 2013).

DISCUSIÓN

En este estudio se realizó un análisis de la distribución invernal potencial del murciélago magueyero mexicano, *Leptonycteris nivalis*, con el fin de identificar sitios ecológicamente adecuados para la búsqueda de refugios de apareamiento en la Faja Volcánica Transmexicana.

Para ello, el primer paso fue realizar una búsqueda exhaustiva, recopilar y verificar los datos disponibles en colecciones científicas sobre sitios donde esta especie ha sido registrada. La proporción de ejemplares mal identificados en las colecciones consultadas aún es alta, sin embargo, es mucho menor a la observada por Arita y Humphrey en 1988, quienes estimaron que únicamente el 15% de los ejemplares analizados estaban correctamente identificados como *L. nivalis*. Asimismo, los ejemplares revisados reflejaron un sesgo de colecta muy importante, siendo La Cueva del Diablo, en Morelos, la localidad con mayor número de colectas, seguido de un número reducido de cuevas en Nuevo León. Esto puede deberse a que son cuevas conocidas desde hace tiempo, con poblaciones grandes y que además se encuentran muy cerca de ciudades con importantes centros de investigación, tanto en el Distrito Federal como en Monterrey.

La diversidad de ambientes en los que se ha encontrado a *L. nivalis* (selva baja caducifolia, matorral xerófilo, bosque de pino encino) y la capacidad compensatoria en el forrajeo documentada recientemente (Ayala *et al*, 2013; Galicia, 2013), indican que podría tratarse de una especie eurioica, es decir, con una tolerancia relativamente amplia a los factores ambientales. Esto implica que para llevar a cabo la modelación del nicho ecológico de esta especie es particularmente importante comprender la heterogeneidad de ambientes posibles en los cuales podría establecerse a partir de las localidades de presencia. Sin embargo, dados los grandes sesgos en las colectas y la relativa rareza que parece presentar la especie (Arita y Humphrey, 1988), la obtención de presencias únicas en ambientes distintos representó una limitación durante los análisis.

La discrepancia entre los resultados arrojados por los modelos de nicho con coberturas anuales y con las coberturas estacionales, demuestran la importancia de utilizar un número significativo de registros, utilizar registros confiables con georreferencias no ambiguas y que exista una correspondencia entre la temporalidad de los registros y la de las coberturas climáticas. En latitudes con climas templados y en ecosistemas como la selva baja caducifolia y matorrales xerófilos, los cambios estacionales en los regímenes de temperatura y precipitación son muy contrastantes, por lo que utilizar coberturas anuales para registros de una temporada determinada del año puede ocasionar que durante la modelación se pierdan detalles respecto a los requerimientos específicos de la especie durante el invierno (Peterson *et al.*, 2005).

En este estudio, los modelos de nicho anual no predijeron la zona con mayor parecido ambiental a la Cueva del Diablo, a diferencia de los modelos de coberturas estacionales. Esto se ve reflejado en los altos valores de los errores de omisión de los tres algoritmos utilizados. Posiblemente estos resultados pudieron deberse a la posible pérdida de especificidad en los modelos por utilizar coberturas ambientales anuales o a que las asociaciones generadas entre los puntos de presencia utilizados y las coberturas climáticas únicamente permitieron la modelación parcial del nicho ecológico de *L. nivalis*, es decir, existe la posibilidad de que sólo se haya modelado una fracción del nicho de la especie y por lo tanto, solamente se proyectó una fracción del espacio geográfico que puede ocupar. Incluso se puede deber al uso de localidades o registros erróneos. Esto tiene sentido si se considera que la mayoría de los registros de las colecciones científicas tienen descripciones de las localidades en general poco precisas y sujetas a distintas interpretaciones (por la falta de sistemas de geoposicionamiento en la época en la que se realizaron las colectas), lo que aumenta la probabilidad de error cuando se le asigna una georreferencia *a posteriori*. También tiene sentido si se toma en consideración que un porcentaje desconocido de los registros utilizados fueron capturas realizadas en espacio abierto y no en entradas de cuevas, lo que implica que, dadas las grandes distancias que puede recorrer diariamente esta especie, no es posible saber si los individuos colectados se encontraban dentro en una región que forma parte de su nicho ecológico, ya sea en zonas donde se encuentren los refugios donde habita o zonas de forrajeo, o por el contrario, que hayan sido individuos que

estaban de paso, trasladándose de un punto geográfico óptimo a otro. Estas limitaciones metodológicas complican la interpretación de los resultados de los modelos.

Sin embargo, dado que existe una región de coincidencia en la predicción de los modelos de nicho anuales y estacionales (región Mixteca de Oaxaca y el sur de Puebla), posiblemente ésta represente una zona que, aunque no es tan parecida ambientalmente a la Cueva del Diablo como otras regiones, posee las condiciones favorables para el establecimiento del murciélago. A reserva de que los registros utilizados en los modelos con coberturas estacionales también presentan las complicaciones mencionadas anteriormente, el hecho de haber sido una región predicha por ambos modelos indica que posiblemente las asociaciones entre las variables climáticas encontradas en esta región representen una fracción del espacio ecológico que puede ocupar el murciélago y por lo tanto, una zona potencial de distribución.

Durante el estudio no se encontró otro refugio de apareamiento de *L. nivalis* ya que el número de individuos capturados en la Cueva del Coyote fue muy bajo (en total 16 individuos) comparado con los números estimados para la Cueva del Diablo (más de 4,000 individuos en las últimas estimaciones). Sin embargo, los análisis realizados parecen haber predicho una zona importante para la especie (sur del Estado de México, entre los límites de los estados de Morelos y Guerrero) ya que, aunque en número pequeños, en ambos años se encontraron individuos reproductivamente activos, lo que indica que probablemente sí existen las condiciones ambientales necesarias para que se establezca la especie.

El hecho de haber encontrado pocos individuos pudo deberse a: (1) aunque La Cueva del Coyote en particular, no parece representar un refugio muy importante porque no contiene poblaciones grandes de *L. nivalis*, el tipo de clima y vegetación, aunado a la gran cantidad de cuevas presentes en la región, parecen indicar que efectivamente podría tratarse de un área adecuada para la existencia de refugios de apareamiento para la especie. (2) Aunque exista un corredor con condiciones ambientales adecuadas en el centro de México (como se muestra en la Fig. 16), la Cueva del Diablo representa el único refugio en donde la especie se congrega en tales cantidades en el sur de su distribución, el resto de la población se dispersa a lo largo de las cuevas de la región del centro de México en pequeños grupos. Easterla (1972) ya había sugerido que, en general, las colonias del norte de *L. nivalis* son más grandes que las del sur. En un estudio realizado con *Tadarida*

brasiliensis, López-González y Best (2006) al no encontrar en invierno en el centro y norte de México, cuevas que alberguen poblaciones tan grandes como las que se encuentran en verano en Nuevo México, plantean la posibilidad de que las colonias de maternidad que se congregan durante el verano en Estados Unidos se dispersan en pequeños grupos durante el invierno en México. Esto mismo podría estar ocurriendo con las poblaciones de *L. nivalis*. Sin embargo, es necesario realizar búsquedas más exhaustivas para descartar la posibilidad de otros refugios comparables a la Cueva del Diablo. (3) Una tercera explicación, aunque menos probable, es que el hallazgo de los individuos de *L. nivalis* en la Cueva del Coyote en ambos años fue circunstancial, lo que implica que, de existir otros refugios de apareamiento de la especie, posiblemente éstos se localicen en regiones con un perfil climático distinto o en sitios donde no se encuentren actuando presiones de selección relacionadas con factores bióticos que quizás han limitado la distribución de *L. nivalis* a lo largo de su historia y que no pueden ser evaluadas a través del método utilizado durante el estudio (Peterson, 2001), como por ejemplo, la posible competencia con *L. yerbabuena* (Baker y Cockrum, 1966; Arita, 1991).

Dados los pocos individuos encontrados en la Cueva del Coyote y las escasas evidencias obtenidas sobre el estado reproductivo de los individuos, especialmente de las hembras (presencia de un embrión en una hembra el primer año y una muestra citológica del útero de otra hembra en el segundo año), en este estudio no se puede concluir sobre la naturaleza del refugio encontrado porque no se cuentan con las herramientas y la información necesaria. Para hacerlo es necesario realizar estudios y monitoreos en la cueva y en la región enfocados en la estimación del tamaño de la población presente y posteriormente, analizar una muestra representativa de la misma a partir de métodos citológicos u otro método igual de informativo. No obstante, aun cuando fue de pocos individuos, el hallazgo de *L. nivalis* en la cueva proporciona una fuerte indicación de que la Cueva del Diablo no es el único refugio de apareamiento de la especie de que el murciélago magueyero mexicano es una especie con un patrón reproductivo definido, pues fue posible observar machos con testículos escrotados y hembras preñadas y receptivas durante el invierno en la región más sureña de su distribución durante dos años seguidos. La duración del ciclo estral de *L. nivalis* es desconocido, por lo que la única evidencia obtenida en este estudio, no permite concluir sobre el tipo de ciclo reproductivo que presenta la especie. Sin

embargo, dado que no existen evidencias de que exista otro periodo reproductivo en el año como sucede con *L. yerbabuena*, se propone que el murciélago magueyero mexicano presenta una monoestría, la cual implica que el individuo entra en fase receptiva una sola vez en el año, independientemente de la duración que tiene ésta o una poliestría estacional, donde el la hembra presenta un ciclo estral relativamente corto y al que entra de manera repetitiva durante cierta temporada del año, siendo el invierno, la época de apareamiento para esta especie.

Por otra parte, de acuerdo a los resultados y a las variables ambientales utilizadas sí existen regiones con un parecido ambiental a la zona donde se encuentra la Cueva del Diablo (Fig. 12) y éstas se encuentran localizadas dentro de la Faja Volcánica Transmexicana, la cual contiene una enorme cantidad de cuevas en las que podrían establecerse poblaciones de *L. nivalis*. La precipitación y la temperatura parecen ser variables adecuadas para la evaluación de favorabilidad del ambiente; en un análisis de diferenciación de nicho durante los movimientos migratorios de *L. nivalis*, Espinoza (2008) encontró que a lo largo de todas las localidades utilizadas por la especie, tanto en verano como en invierno, la temperatura (particularmente la temperatura mínima) se mantiene constante mientras que la precipitación presenta importantes variaciones, lo que sugiere que la temperatura mínima podría representar la variable ambiental restrictiva más importante para los movimientos migratorios y, por el contrario, la precipitación, posiblemente consista en la variable que determina los movimientos migratorios, ya que la especie busca condiciones distintas a lo largo de las estaciones. Estos resultados coinciden con los obtenidos en el análisis exploratorio de las variaciones de los parámetros ambientales de las localidades que se introdujeron a los modelos (Figs. 1A, 1B y 1C de los anexos). La precipitación tiene un efecto directo en el patrón de floración de las plantas de las que se alimenta *L. nivalis* y, como se ha sugerido repetidas veces, la migración de los murciélagos del género *Leptonycteris* parece estar determinada por la distribución de los recursos alimentarios, de forma que a partir de las diferencias estacionales y latitudinales en la floración se genera un "corredor de néctar" a lo largo de las vertientes del Pacífico y del Golfo (Fleming *et al.*, 1993). Moreno-Valdés y colaboradores (2000, 2004) sugieren que tanto los factores ambientales, como la disponibilidad y abundancia necesaria de recursos florales para alimentar a toda la población de murciélagos presentes en la zona, son

factores determinantes para que se lleve a cabo el patrón migratorio que observamos. Esta idea es contrastada por Galicia (2013), quien a partir de un análisis sobre el requerimiento energético de la población de la Cueva del Diablo durante el invierno y de la disponibilidad del recurso en la zona, encuentra que el hábitat tiene una mayor capacidad de carga de la requerida por la población de *L. nivalis*.

Las resultados obtenidos de las medidas que se utilizaron para evaluar los modelos (área bajo la curva, error de omisión y pruebas de chi-cuadrada), no señalan a un modelo en específico por su mejor desempeño, es decir, dependiendo del parámetro que se utiliza para evaluar, un algoritmo parece brindar mejores resultados que otro, por lo que es necesario mantener una visión integral de todos los parámetros que se utilizaron para la evaluación. El área bajo la curva ha sido un forma de evaluación muy criticada por varias razones, entre ellas que requiere de valores de ausencias, pseudoausencias o prevalencia para realmente ponderarlas con la sensibilidad de los modelos (identificación correcta de presencias) o que el área bajo la curva ROC se ve fuertemente afectada por el tamaño del área de análisis, entre otros (Lobo *et al.*, 2007; Peterson *et al.* 2011). Asimismo, la prueba de chi-cuadrada y los porcentajes de error de omisión son métricas de evaluación de los modelos que también tienen sus limitaciones, por lo que es importante considerarlas todas en su conjunto para ver distintos aspectos de la calidad de los mismos

En general, Bioclim presentó los valores más altos de X^2 y los menores valores de significancia, al igual que los menores errores de omisión, pero al mismo tiempo, también es el que predijo las áreas de mayor tamaño y por lo tanto tuvo un alto error de comisión. El procedimiento que se llevó a cabo durante el estudio (identificar y posteriormente utilizar las zonas de consenso de los tres algoritmos), permitió que el análisis se pudiera beneficiar de las ventajas que tiene cada uno de los algoritmos. Este método puede brindar ventajas, especialmente en estudios donde los registros de la especie son muy pocos, como es el caso de *L. nivalis*.

Este trabajo representa la primera búsqueda enfocada a un objetivo tan específico como los refugios de apareamiento de una especie de murciélago. El método utilizado permitió la identificación de zonas ambientalmente óptimas para la especie, permitiendo una mayor comprensión acerca de los factores abióticos que delimitan la distribución de la especie, así como la formulación de preguntas respecto a los posibles factores bióticos que

la restringen. Además, el uso de modelos de nicho ecológico resulta una herramienta útil para especies difíciles de detectar por los hábitos de movimiento que presentan, como es el caso de *L. nivalis*, porque permite focalizar los esfuerzos de búsqueda. Este trabajo genera una primera base a partir de la cual se pueden modificar y mejorar otros métodos de búsqueda para este tipo de especies.

Una de las principales limitaciones del uso de modelos de nicho es que son muy sensibles al número y calidad de los registros que se utilizan para generarlos. La alta proporción de registros erróneos en las colecciones y, por lo tanto, la poca cantidad de registros de *L. nivalis* realmente representó un problema porque muchos registros no pudieron ser utilizados por la imposibilidad de corroborar la identificación de manera personal. Por otra parte, como se mencionó anteriormente, los registros de especies voladoras y particularmente de especies con capacidades de vuelo tan impresionantes como la del murciélago magueyero mexicano, que puede volar alrededor de 100 km en una noche (Medellín *et al.*, datos sin publicar), generan grandes incertidumbres en cuanto a los sitios donde fueron registrados los individuos ya que, a menos que éstos se hayan capturado dentro de cuevas o durante el forrajeo (información que generalmente no contienen los ejemplares de las colecciones), no es posible asegurar que éstos hayan sido capturados en sitios con las condiciones óptimas para la especie. Para lo cual, con el objetivo de disminuir el error ocasionado por la inclusión de localidades atípicas, se recomienda ampliamente la realización de un análisis de los datos previo a generar los modelos, en donde se realice un perfil bioclimático de todas las localidades que se van a utilizar y poder evaluar la posible existencia de uno o más sitios atípicos que puedan afectar el desempeño de los modelos.

Aunado a lo anterior, los hábitos cavernícolas de la especie dificultan aún más la búsqueda, ya que probablemente las condiciones microclimáticas y morfológicas de las cuevas son cruciales en la distribución de la especie. Aunque Tuttle y Moreno (2005) encuentran que la preferencia de *Tadarida brasiliensis* por un sitio en particular no depende de las condiciones microclimáticas de la cueva, sino de las condiciones ambientales de la localidad en la que se encuentra y, en segunda instancia de las características geomorfológicas de la cueva (cuando éstas tienen un impacto en la temperatura del aire), también sugieren que el número de refugios que cumplen con los

requerimientos de la especie en realidad son pocos. Además, se ha encontrado que para que un refugio sea utilizado para un llevar a cabo un proceso fisiológico específico (el apareamiento en este caso), éste debe presentar las condiciones favorables específicas para tal proceso (Tuttle y Stevenson, 1981; Ávila, 2000), aumentando la dificultad de encontrar a la especie, dado el gran número de variables que deben ser consideradas.

Por otra parte, es importante tener en cuenta que los modelos generados en este estudio solamente consideraron variables desacopladas para modelar el nicho ecológico, es decir, se usaron aquéllas variables que no se ven afectadas por la presencia de la especie (variables escenopoéticas (*sensu* Hutchinson, 1978), por lo que no se toma en cuenta la historia biogeográfica de la especie ni las interacciones bióticas a las cuales se encuentra sujeta. Esto implica que particularidades como la competencia interespecífica observada con *L. yerbabuena* y otro tipo de interacciones no fueron consideradas.

El enfoque utilizado en este estudio, es decir, el uso de modelos de nicho y análisis de distancias ecológicas, demostró ser un buen primer acercamiento para el entendimiento de los requerimientos ambientales y climáticos de la especie, así como la identificación de áreas con potencial para la presencia de refugios de apareamiento de *L. nivalis*. Aquí se propone una lista de los posibles municipios en los cuales podría encontrarse otro refugio de apareamiento de *L. nivalis* y con ello, establecer una base de inicio para un próximo esfuerzo de búsqueda. Este enfoque no permite el análisis de todos los factores bióticos y abióticos que podrían estar influenciando la distribución del murciélago maguero mexicano. Por esta razón, es necesaria una siguiente etapa en donde se incorpore al análisis, la información respecto a los requerimientos geomorfológicos y microclimáticos de las cuevas asociados a los procesos fisiológicos particulares que tienen lugar en ellas, así como la información respecto a los posibles parches de forrajeo que están siendo utilizados por los murciélagos durante el invierno (zonas donde exista una alta densidad de recursos florales capaces de mantener poblaciones grandes de *L. nivalis*), lo que permitiría la caracterización del paisaje basada en el uso potencial que el murciélago le puede dar y con ello focalizar aún más los sitios potenciales de refugios que permitan maximizar los esfuerzos de búsqueda.

Por último, la revisión del Plan de Recuperación demostró que la información que se ha obtenido respecto a la biología del murciélago maguero mexicano es mucho mayor de

la que muestra el sitio oficial de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), por lo que la actualización del estado en el que éste se encuentra es de suma importancia para complementar y completar la información que aún falta por conseguir y, así contar con las herramientas necesarias para conservar a la especie.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- Las capas climáticas estacionales dieron mejores resultados para modelos de nicho ecológico estacionales que las capas climáticas anuales.
- El hallazgo de las hembras preñadas y en estro de *L. nivalis* refuerza la idea de que esta especie presenta un patrón reproductivo definido, siendo el invierno la época de apareamiento.
- Se identificaron tres posibles razones por las cuales se encontraron tan pocos individuos de la especie durante dos años consecutivos en la cueva del Coyote ya que aún no se cuenta con la información necesaria para hacer una conclusión sobre ella: (1) La región en la que se encuentra la Cueva del Coyote podría representar una zona en la que se localicen refugios de apareamiento aún cuando la cueva como tal no lo sea. (2) La Cueva del Diablo podría consistir en el refugio de apareamiento más importante de la especie. Posiblemente existen otros refugios de la misma naturaleza a lo largo del centro de México en los cuales el resto de la población se disperse en pequeños grupos. (3) Ni la Cueva del Coyote ni la región en la que ésta se encuentra son sitios en donde se distribuye normalmente *Leptonycteris nivalis*, por lo que su hallazgo durante este estudio fue circunstancial.
- Se identificaron las regiones (específicamente los municipios) en donde hay condiciones ambientales adecuadas en las cuales podrían encontrarse refugios de apareamiento. Dado que en este estudio fue imposible visitar todas las cuevas, se

recomienda la continuación y profundización de esta búsqueda en dichas áreas. Todos los municipios se encuentran ubicados a lo largo del corredor biológico Chichinautzin en el norte del estado de Morelos, en el suroeste de Puebla y sureste del Estado de México en la zona limítrofe con Morelos.

- Con base en los resultados obtenidos en este estudio, se sugiere y recomienda enfáticamente la realización de más estudios en la cueva del Coyote y especialmente la búsqueda de posibles refugios de apareamiento en esta región (zona limítrofe entre Guerrero y el Estado de México). Asimismo, de seguir encontrando evidencias de poblaciones de *L. nivalis* con actividad reproductiva en la cueva del Coyote y en toda la región, éstas deben considerarse como prioridad para su protección y conservación ya que como se observa en la figura 17, la mayor parte de la zona potencial de distribución de *L. nivalis* se encuentra altamente perturbada, por lo que asegurar la preservación de zonas de importancia como estas son cruciales para la conservación del murciélago magueyero mexicano.

- La mayoría de las acciones propuestas en el Plan de Recuperación ya han sido llevadas a cabo al menos parcialmente, lo que demuestra la necesidad de la realización de estudios complementarios en casi todos los aspectos biológicos de la especie. La sección que cuenta con menos información es la relevante a la viabilidad de las poblaciones de la especie (4.4). Sin embargo, actualmente estudios sobre la genética de las poblaciones de la cueva de Emory en Nuevo México y en la Cueva del Diablo ya están siendo llevados a cabo. Este estudio sugiere la actualización del Plan de Recuperación en el sitio oficial de la UICN.

LITERATURA CITADA

- Aguilar, M. S. y A. A. Ruíz. 1995. Una comunidad de murciélagos en una "Cueva de calor" como factor determinante en el sostenimiento de la diversidad animal cavernícola. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
- 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.
- Ammerman, L., M. McDonough, N. I. Hirstov y T. H. Kunz. 2009. Census of the endangered Mexican long-nosed bat *Leptonycteris nivalis* in Texas, USA, using thermal imaging. *Endangered Species Research*. 8: 87-92.
- Ammerman, L.K. y R.Tabor. 2008. Monitoring the colony size and population fluctuations of the endangered Mexican long-nosed bat in Big Bend National Park using thermal imaging. Reporte. Division of science and resource management Big Bend National Park.
- Anderson R. P., D. Lew, A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162 (2003): 211-232
- Anderson, R y E. Martínez-Meyer. 2003. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*, 116(2):167-179.
- Anderson, R.P. y A. Raza. 2010. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 37(7): 1378-1393.
- Arita, H. 1991. Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. *Journal of Mammalogy*. 74(4):706-714
- Arita, H. 2005. *Leptonycteris nivalis* 223-224 pp. En: Ceballos y Oliva (coord.) *Los mamíferos silvestres de México*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.

- Arita, H. y M. B. Fenton. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *TREE*, 12(2), pp.53–58.
- Arita, H. y S. R. Humphrey. 1988. Revision taxonómica de los murciélgos del género *Leptonycteris*. *Acta Zoológica Mexicana*, 29:1-60
- Arita, H.T. y K. Santos del prado, 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Library*, 80(1), p.31.
- Austin, M. P., A. O. Nicholls y C. R. Margules. 1990. Measurement of the realized quantitative niche: environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecological Monographs* 60:161–177.
- Ávila, R. 2000. *Patrones de uso de cuevas en murciélagos del centro de México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ayala-Berdon, J., R. Galicia, C. Flores-Ortíz, R. A. Medellín y J. Schondube. 2013. Digestive capacities allow the mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) to live in cold environments. *Comparative Biochemistry and Physiology*. Parte A. 164: 622-628.
- Baker, R.J. y E. L. Cockrum. 1966. Geographic and Ecological Range of the Long-Nosed Bats , *Leptonycteris American society of Mammalogists*, 47(2), pp.329–331.
- Barbour, R. W. y W. H. Davis. 1969. Bats of America. *University Press of Kentucky*, Lexington. 286 pp.
- Barve, N., V. Barve, A. Jiménez-Valverde, A. Lira-Noriega, S. P. Maher, A. T. Peterson, Soberón, J. y F. Villalobos. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11): 1810–1819.
- Booth. T.H. 1990. A climatic analysis method for expert systems assisting three species introductions. *Agroforestry Syst.* 10, 33-45
- Borrell, A. E. y M. D. Bryant. 1942. *Mammals of the Big Bend area of Texas*. Vol. 48. E. U. A: University of California
- Caballero L. 2004. *Observaciones sobre la conducta reproductiva de Leptonycteris nivalis (Chiroptera: Phyllostomidae) en Tepoztlán, Morelos, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma del Estado de México, Estado de México, México.
- Ceballos, G. y J. Arroyo-Cabrales, 2012. Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, (1):27-80

- Ceballos, G., T. H. Fleming, C. Chávez y J. Nassar. 1997. Population dynamis of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, México. *Journal of Mammalogists*. 78:1220-1230
- Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern popoulations of the long-nosed bats family Phyllostomidae. *An. Inst. Biol., Universidad Nacional Autónoma de México. Ser. Zool.* 62:181-202
- CONABIO. 1997. Provincias biogeográficas de México, escala 1:4000000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México
- Comisión Nacional de Áreas Protegidas (CONANP). 2012. Consultado en febrero de 2014: <http://www.conanp.gob.mx>
- Cuervo-Robayo, A. P., O. Téllez-Valdés, M. A. Gómez-Albores, C. S. Venegas-Barrera, J. Manjarrez y E. Martínez-Meyer. 2013. An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology*. doi:10.1002/joc.3848
- Davis, W. B. 1960. The mammals of Texas. Texas Game and Fish Comm., Austin, Bull. 27. 252 p.
- Davis, W. D. y D. C. Carter. 1962. Review of the genus *Leptonycteris* (Mammalia: Chiroptera). *Proc. Biol. Soc. Washington* 75:119-122
- De Siqueira F., G. Durigan, J. P. de Marco y A. T. Peterson. 2009. Something from nothing: Using landscape similarity and ecological niche modeling to find rare plant species. *Journal for Nature Conservation*, 17(1), pp.25–32.
- Diario Oficial de la Federación. (DOF). 2010. http://www.dof.gob.mx/nota_detalle_popup.php?codigo=5175730
Consultada en febrero de 2014
- Easterla, D.A. 1972. Status of *Leptonycteris nivalis* (Phyllostomidae) in Big Bend National Park, Texs. *The Southwestern Naturalist*, 17(3), pp.287
- Elton, C. S. 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Endangered Species Act. 2014. Mexican Long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*). Consultada en enero de 2014: <http://www.fws.gov/ecos/ajax/speciesProfile/profile/speciesProfile.action?sPCODE=A0AE>
- Escolástico L. C., Ma. P. Cabildo, V. R. M. Claramunt, V. T. Claramunt. 2013. *Ecología I. Introducción, organismos y poblaciones*. UNED, Madrid, España.

- Espinoza A. L. A. 2008. *Análisis de los nichos ecológicos estacionales de murciélagos migratorios*. Tesis de Maestría. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Fleming, T. H. y P. Eby. 2005. Ecology of Bat Migration. En: T. H. Kunz, y M. B. Fenton, *Bat Ecology*. University of Chicago Press. USA.
- Fleming, T.H., R. A. Núñez, L. S. L. Stenberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94, 72–75.
- Flower, W. H. y R. Lydekker. 1981. An introduction to the study of mammals living and extinct. Adams and Charles Black, Londres.
- Galicia, R. 2013. *Ipomea murucoides* (Convolvulaceae) como recurso de invierno para *Leptonycteris nivalis* (Phyllostomidae) en Tepoztlán, Morelos, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.
- Galindo C. G., A. Sánchez Q, T. H. Quijano y G. Herrera. 2004. Population dynamics of a resident colony of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in central Mexico. *Biotropica*. 36(3)382-391
- Gardner A. L. 1977. Feeding habits. En Baker RJ, Jones JK Jr, Carter DC, (eds.). *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, part II*. Texas Tech University Museum. p. 293–350. (Special publications of the Museum, Texas Tech University).
- García, E. - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), (1998). 'Climas' (clasificación de Köppen, modificado por García). Escala 1:1000000. México.
- Garza M., V. 2011 *Citología vaginal exfoliativa ¿Qué es y para qué sirve?* Congreso Veterinario de el Salvador. Educación continua de nivel mundial para Centroamérica y el Caribe. Recuperado de: <http://www.slideshare.net/congresoveterinario/citologia-vaginal-exfoliativa>
- Goldman, J. M., A. S. Murr, y R. Cooper. 2007. The rodent estrous cycle: Characterization of vaginal cytology and its utility in toxicological studies. *Births Defects Research*. 80:84-97
- Grinnell, J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist*. 51: 115–128.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. *Ecology*. 5(3):225-229
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2-3):147–186.

- Halffter, G., J. Llorente-Bousquets y J.J. Morrone. 2008. La perspectiva biogeográfica histórica, en *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 67-86.
- Hansley A P. y K. T. Wilkins. 1988. *Leptonycteris nivalis*. *Mammalian species*, (307), pp.1-4.
- Hayward B. J. y E. L. Cockrum. 1971. The natural history of the western long-nosed bat *Leptonycteris sanborni*. *Western New Mexico University Research in Science*, 1:75-123
- Hijmans, R.J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978
- Hoffman, A., J. G. Palacios-Vargas y J. B. Morales-Malacara. 1986. *Manual de bioespeleología*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Hoyt, R.A., Altenbach, J. Scoot y D. J. Hafner. 1994 Observations on Long-Nosed Bats (*Leptonycteris*) in New Mexico . *Southwestern Association of Naturalists* 39(2), pp.175-179.
- Humphrey, S. R. y F. Bonnacorso. 1979. Population and community ecology. Pp. 409-441, en R. J. Baker, J. K. Jones, Jr., y D. C. Carter (eds.) *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae. Parte 3*. Sec. Publ. Mus., Texas Tech Univ., USA.
- Hutchinson, G. E. 1957. Homage to Santa Rosalía, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*. 93:145-159
- Hutchinson, G. E. 1978. *An Introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven, CT.
- INEGI 2009. Conjunto Nacional de Información de Uso de Suelo y Vegetación escala 1:250,000, Serie IV. Departamento de Uso de Suelo, Dirección General de Geografía, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México
- INEGI, 2010. Localidades de la República Mexicana, 2010, escala: 1:1. Obtenido de Principales resultados por localidad (ITER). Censo de Población y Vivienda 2010. Editado por Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México, D.F.
- INEGI, 2011. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México- Geografía-Provincias Fisiográficas.
- INEGI, 2012. Áreas Geoestadísticas Municipales, escala: 1:250000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). Marco Geoestadístico 2013 versión 6.0c (Inventario Nacional de Viviendas 2012). Aguascalientes, Ags., México.

- IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 15 December 2011.
- Jackson, S. T. y J. T. Overpeck. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*.26:194-220
- Jiménez-Valverde, A., J.M. Lobo y J. Hortal. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14(6), pp.885–890.
- Jones, C. 1976. Economics and conservation Pp. 133-145 en R. J. Baker, J. K Jones, Jr., y D. C Carter (eds). *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae. Parte 1*. Special Publications 10. The Museum, Texas Tech University, USA.
- Kalka, M. y E. K. V. Kalko. 2006. Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous insects: dietary composition of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panamá. *J. Trop. Ecol.* 22:1-10
- Kunz, T. H. y S. Parsons. 2009. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. John Hopkins University Press. 2da edición, USA.
- Kunz, T. H. y E. D. Pierson. 1994. Bats of the World: an introduction. 1 – 46 p. p. En: Nowak, R. M. *Walker's bats of the world*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, USA.
- LGEEPA, 2008. Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente. Diario Oficial de la Federación (16 de mayo de 2008). Última reforma publicada el 16 de mayo de 2008.
- Lobo, J. M., A. Jiménez-Valverde y R. Real. 2007. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17:145-151.
- López-González, C. y T. L. Best. 2006. Current status of wintering sites of Mexican free-tailed bats *Tadarida brasiliensis mexicana* (Chiroptera: Molossidae) from Carlsbad Cavern, New Mexico. *Vertebrata Mexicana*, 18: 13-22
- López, S. G. 2010. *Dieta del murciélago magueyero mexicano Leptonycteris nivalis (Chiroptera: Phyllostomidae) en cuatro cuevas del centro de México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México
- López, S. G., G. K. Toledo, y R. A. Medellín L. 2006. Cueva del Diablo: a bat cave in Tepoztlán. *AMCS Bulletin 19/SMES (7): 264/270*
- MacArthur, R. A. 1972. *Geographical ecology*. USA. Princeton University Press.

- Manning A. D., J. Fischer, A. Felton, B. Newell, W. Steffen y D. Lindenmayer. 2009. Landscape fluidity: A unifying perspective for understanding and adapting to global change. *Journal of biogeography*.36:193-199
- Martínez, L y B. Villa-R. 1940. Segunda contribución al conocimiento de los murciélagos mexicanos. II. Estado de Guerrero. *Anal. Inst. Biol., Univ. Nal. Autón. México* 11:291-361
- Medellín, R. A. y O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, México. *BIOTROPICA*. 31(30):478-485
- Medellín, R. A. 2002. Justificación para la Creación de Santuarios para la Protección de Ecosistemas Cavernícolas. Estudios de Prospección y Gestión para Nuevas ANP's. México
- Medellín, R. A. 2003. Diversity and conservation of bats in Mexico: research priorities, strategies, and actions. *Wildlife Society Bulletin*, 31(1): 87 - 97.
- Medellín R. A., Arita H. T. y Sánchez O. 2008. Identificación de los murciélagos de México: Clave de campo. 2da edición. UNAM, México. 79 pp.
- Medellín, R.A., A. Abreu-Grobois, M. C. Arizmendi, E. Mellink, E. Ruela, C. Santana y J. Urbán. 2009. Conservación de especies migratorias y poblaciones transfronterizas, en Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, pp. 459-515.
- Medina, A., T. Salazar, J. L. Álvarez. 2010. Fisiografía y Suelos. En: Atlas del patrimonio natural, histórico y cultural de Veracruz; Enrique Florescano, Juan Ortíz Escamilla (coord.) México: Gobierno del Estado de Veracruz: Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana: Universidad Veracruzana, 2010. v. 1, p. 29-42
- Melo, F. P. L., B. Rodríguez-Herrera, R. L. Chazdon, R. A. Medellín y G. Ceballos. 2009. Small tent-roosting bats promote dispersal of large-seeded plants in a Neotropical Forest. *BIOTROPICA*. 41(6): 736-743
- Memorias IX Congreso Nacional Mexicano de Espeleología: Tabasco, ciencia y aventura en los confines de la tierra. Presentación del libro: Privilegios de la luz, maravillas subterráneas de México. (Lazcano S., Carlos. 2009). Unión Mexicana de Agrupaciones Espeleológicas: Disponible en: <http://www.uma.org/cong08/articulos/memorias2.pdf>
- Moreno-Valdez, A., W. E. Grant y R. L. Honeycutt. 2000. A simulation model of Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) migration. *Ecological modelling*. 134 (2000) 117-127

- Moreno-Valdez, A., R. L. Honeycutt y W. E. Grant. 2004. Colony dynamics of *Leptonycteris nivalis* (Mexican Long Nosed Bat) related to flowering *Agave* in northern Mexico. *Journal of Mammalogy*. 85(3):453-459.
- Morrone, J.J., 2001. *M&T- Manuales y Tesis SE, Vol. 3. Biogeografía de América Latina y el Caribe*, México D.F. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Muñoz, M.E.S., R. Giovanni, M. F. Siqueira, T. Sutton, P. Brewer, R. S. Pereira, D.A.L. Canhos y V. P. Canhos. 2009. OpenModeller: a generic approach to species' potential distribution modelling. *GeoInformatica*. Doi: 10.1007/s10707-009-0090-7
- Navarro, L., J. Arroyo y R.A. Medellín. 1996. Bat awareness in Mexico begins with children. *Bats Magazine* 14: 3-6.
- Nix, H. A. 1986. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. Pp. 4-15 en R. Longmore, (ed.). *Atlas of elapid snakes of Australia*. Australian Government Publishing Service, Canberra, Australia.
- Ortíz-Martínez T., V. Rico-Gray y E. Martínez-Meyer. 2008. Predicted and verified distributions of *Ateles geoffroy* and *Alouatta palliate* in Oaxaca, Mexico. *Primates*.49:186-194
- Peterson, A.T., 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor*, 103, pp.599–605.
- Peterson, A. T. 2003. Predicting the geography of species invasions via ecological niche modeling. *The quarterly Review of Biology*. 78(419-432)
- Peterson, A. T, J. Soberón, R.G. Pearson, R.P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura y M. B. Araújo. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press. 1ra ed. E.U.A.
- Peterson, A. T., C. Martínez-Campos, Y. Nakasawa y E. Martínez-Meyer. 2005. Time-specific ecological niche modeling predicts spatial dynamics of vector insects and human dengue cases. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*. 99:647-655.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson y R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), pp.231–259
- Phillips, S.J. y M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31 pp.161–175.
- Pulliam, H. R. 2000. Sources, sink and population regulation. *American Naturalist*. 132:652-661

- Racey, P. A. 1988. Reproductive Assessment in Bats Pp:31-45. En T. H. Kunz y Parsons, (eds.) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, London.
- Reddell, J.R., 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Gutemala and Belize. *Bulletin 27 of the Texas Memorial Museum*. The University of Texas at Austin, USA.
- Rice, N.H., E. Martínez-meyer y A. T. Peterson. 2003. Ecological niche differentiation in the *Aphelocoma* jays : a phylogenetic perspective. *Biological*, 80, pp.369–383.
- Rojas-Martínez A. 2001. *Determinación de movimientos altitudinales estacionales de tres especies de murciélagos nectarívoros (Phyllostomidae: Glossophaginae) en el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Balsas, México*. Tesis de Doctorado en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rojas-Martínez, A., A. Valiente-Vanuet, M. del C. Arizmendi, A. Alcántara-Egure y H. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: Does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography*. 26:1065-1077
- Ruiz, A. A. 2006. *Priorización de cuevas para la conservación de murciélagos cavernícolas de México*. Tesis de Maestría. UNAM. 89 pp
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.
- Sánchez, L. 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, L. 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): pp.1753-1764.
- Saussure, M. 1860. Note sur quelques mammiferes du Mexique. *Rev. Mag. Zool.*, Paris, ser.2, 12:281-293
- Schmidly, D.J., 1991. *The Bats of Texas*. Texas A&M Press, College Station, TX.
- Simmons, N.B., 2005. Evolution. An Eocene big bang for bats. *Science*.307(5709), pp.527–8.
- Soberón, J. y M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods and assumptions. *PNAS*. Pp. 1-7

- Soberón, J. y A. T. Peterson. 2004. Biodiversity Informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Phli Trans. R. Soc. Lond.* 359 (1444):689-698
- Soberón J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of model of fundamental ecological niches and sepcie's distributional areas. *Biodiversity informatics*.(2):1-10
- Socorro, B.C.B. 2009. *Análisis del hábitat óptimo y modelado de nicho ecológico para la conservación del venado cola blanca en el centro de Veracruz*. Tesis de de Maestría. Xalapa, Veracruz.
- Sperr, E. B., L. A. Caballero-Martínez, R. A. Medellín y M. Tschapka. 2011. Seasonal changes in species composition, resource use and reproductive patters within a guild of nectar-feeding bats in a west Mexican dry forest. *Journal of Tropical Ecology*. 27(2):133-145
- Stokwell, D y I. R. Noble. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of data anaylisis. *Mathematics and Computers in Simulation*. 33: 385-390.
- Stockwell, D. y D. Peters. 1999. The GARP modelling systems: problems and solutions to automated spatial prediction. *Geographical Information Science*. 13(2) pp. 143-158.
- Stoner K. E., K. O. Salazar, R. C. Fernández y Quezada M. 2003. Population dynamics, reproduction and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: Implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*.12:357-373
- Téllez-Zenteno, J. G. 2001. *Migración de 10s murciélagos hocicudos (Leptonycteris) en el tr6pico mexicano*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Álvarez, T., N. Sánchez-Casas y J. A. Villalpando. 1999. Registro de movimientos de *Leptonycteris yerbabuenae* en el centro de México. *Anala de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. 45:9-15
- Toledo, A. 2003. *Ríos, costas, mares. Hacia un añalisis integrado de las regiones hidrológicas de México* Primera., México: INE-Semarnat 2003.
- Toledo, G.K.P. 2009. *Hábitos reproductivos del murciélago magueyero mayor Leptonycteris nivalis (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) en la Cueva del Diablo, Tepoztlán, Morelos, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autçpnoma de México
- Tuttle, M. D. y A. Moreno. 2005. *Murciélagos Cavernícolas del Norte de México: Su Importancia y Problemas de Conservación*. Austin, TX: Bat Conservation International

- Tuttle, M.D. y D.E. Stevenson. 1981. Variation in the cave environment and its biological implications, p.46-59. In R. Stitt (ed.) *Cave Gating: a Handbook*. National Speleological Society, Albuquerque, Nuevo Mexico, EUA.
- USFWS. 1994. Plan de recuperación del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*) U. S. Fish and Wildlife Service, Albuquerque, Nuevo México. 100pp
- USGS, 2001. HYDRO 1k, Elevation Derivative Database. United States Geological Survey, Souix Falls, South Dakota. Disponible en:
<http://eros.usgs.gov/#/Find Data/Products and Data Available/gtopo30 info>.
- Williams-Guillen, K., I. Perfecto y J. Vandemeer. 2008. Bats limits insects in a Neotropical agroforestry system. *Science*. 320(5872):70
- Wilson, D. E. 1985. Status report: *Leptonycteris sanborni* Hoffmeister, Sanborn's long-nosed bat. United States Fish and Wildlife Service, Denver Wildlife Research Center, National Museum of Natural History, Washington, D.C., 35 pp.
- Wilson, D. E. 1979. Reproductive patterns. In *Biology of Bats of the new World family Phyllostomidae Part III: Reproductive patterns*. Special Publications The Museum, Texas Tech University. 16:1-441
- Wilson, D. E. y D. M. Reeder (eds.) 2005. *Mammal Species of the World: a Taxonomic and geographic Reference*. 3ed. The John Hopkins University Press. Vol. II. U. S. A
- Whitaker, J. O. 1993. Bats, beetles, and bugs. *Bats*, 11(1):23.
- West, R. C. 1964. Surface configuration and associated geology of Middle America. In: R. Wanhope y R. C. West (eds.). *Handbook of Middle American Indians*, University of Texas Press, Austin. p.363-383

ANEXOS

Cuadro 1. Colecciones mastozoológicas de México con las cuales se tuvo contacto. Las colecciones que presentaron ejemplares pero por su distribución y año de colecta podría tratarse de un error de identificación no se tomaron en cuenta para el análisis. No se obtuvieron datos de los ejemplares almacenados de todas las colecciones que contienen a *L. nivalis*.

Colección	Respuesta	Ejemplares de <i>L. nivalis</i>	Identificación correcta
Colección Zoológica de la Universidad Autónoma de Aguascalientes (UAA)	SI	SI	Posible error de identificación
Colección de Vertebrados de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Baja California (CVUABC)	SI	NO	-
Colección de mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur (CIBNOR)	SI	NO	-
Colección mastozoológica de la Universidad Autónoma de Campeche (UAC)	SI	NO	-
Colección mastozoológica del Colegio de la Frontera Sur Unidad San Cristóbal de las Casas, Chiapas	SI	SI	Sí entra en fecha y zona de interés
Colección de Mamíferos de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH)	NO		-
Colección Zoológica Regional (Mammalia) del Instituto de Historia Natural y Ecología de Chiapas (CZRMA)	SI	NO	-
Colección de Mastozoología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB)	SI	SI	Se vieron los ejemplares
Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología, UNAM	SI	SI	Se vieron los ejemplares
Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAMI)	SI	SI	Se vieron los ejemplares
Colección de mamíferos del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC-M)	SI	SI	Se vieron los ejemplares

Colección Osteozoológica del Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano”, INAH.	SI	SI	Se vieron los ejemplares
Colección de mamíferos del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR Durango)	SI	SI	Sí entra en fecha y zona de interés
Colección de Mamíferos del Museo de Historia Natural “Alfredo Dugés” de la Universidad de Guanajuato	SI	SI	-
Colección de Mamíferos del Instituto Tecnológico de Huejutla, Hidalgo (HMAM)	SI	NO	-
Colección de Vertebrados del Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad (UDEG)	SI	SI	-
Colección de Mamíferos (CMC) del Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla (CEAMISH)	SI	NO	-
Colección de Mamíferos de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL)	SI	SI	Sí
Colección Mastozoológica del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca	SI	SI	Posible error de identificación
Colección de Vertebrados del Instituto Tecnológico de Estudios superiores de Monterrey-Guaymas, AC Unidad Guaymas	SI	NO	-
Colección de Mamíferos del Instituto de Ecología y Alimentos (IEA) de Universidad Autónoma de Tamaulipas (UAT)	SI	Sin dato	-
Colección de Mamíferos del Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana	SI	SI	-
Colección Mastozoológica del Museo de Zoología, Universidad Autónoma de Yucatán	SI	NO	-

Cuadro 2. Localidades que se utilizaron para los modelos de nicho ecológico de clima anual.

Estado	Municipio	Localidad	Nombre de la cueva	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)
Morelos	Tepoztlán	Santo Domingo Ocotitlán	Cueva del Diablo	18.99527	-99.06111	1960
Morelos		Tres kilómetros sur de Tetecalita	Cueva del Salitre	18.74102	-99.17848	1072
Hidalgo		5km al Sur y 4.5 km al Este de la ciudad de Hidalgo	Grutas de Xoxafi	19.64	-98.49778	2560
Guerrero	Teloloapan	14 KM SW		18.276667	-99.97278	1500
Querétaro	Tequisquiapan			20.3118	-99.5336	2637
Puebla	Atexcal			18.2448	-97.441	2133
Puebla		Puebla		18.5126	-98.114	1471
Nayarit	Coapan	1.8 mi NO Coapan		21.151836	-104.4864	4650
Oaxaca	Ixtlán de Juárez	Puente de Fierro, 2.3km SW Guelatao de Juárez..		17.305751	-96.50861	1500
Hidalgo		San Francisco Tecajique, 1Km SO San Agustín Tlaxiaca		20.0941	-98.5705	2253
Querétaro				-99.875958	20.492616	1962

Cuadro 3. Localidades utilizadas en los modelos de nicho ecológico de clima mensual. Las celdas de color gris claro señalan las localidades que pertenecen al periodo de noviembre a febrero, las de color gris oscuro corresponden al periodo de septiembre a febrero y las de color blanco son las que abarcan todo el periodo considerado (agosto a marzo, incluyen las otras dos categorías).

Estado	Municipio	Localidad	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)
Hidalgo	1.5 km N Chilijapa		21.026	-98.870281	1242
Puebla	3 km S, 5 km E Tecola		18.843164	-98.197593	1901
Puebla	3.5 Km E Ajalpan		18.376791	-97.232122	1242
Hidalgo	4 km O San Lorenzo, Mpio. Cuauhtepc de Hinojosa	San Lorenzo	20.035013	-98.34856	2200
Estado de México	45 km O Valle de Bravo, Arroyo limítrofe con el Mpio Temascaltepec		19.203470	-100.559204	675
Michoacán	6.5 km N, 5 km O Tirstaran, Morelia		19.820471	-101.316305	2275
Michoacán	7 Km SE Patzcuaro		19.472215	-101.659502	2417
Guerrero	7 Km SW Omiltemi		17.51301	-99.718981	1685
Morelos	7.5 Km Carretera Cuernavaca-Morelos, tepoztlán		18.972000	-99.190500	1744
Puebla	Arroyo de las Canigos, 4 km N San Juan. Llano Grande		18.102277	-98.087462	1114
Morelos	Chamilpa	Universidad de Morelos. 500m NE del edificio de Ciencias Biológicas	18.980760	-99.272652	2025
Michoacán	Ciudad Hidalgo	Las Grutas de Tziranda	19.64	-99.4977778	1833
Estado de México	Cueva del Diablo, 1 km NE Valle de Bravo		19.188068	-100.118436	2041
Guerrero	Cueva Laguna Honda, Yerbabuena. 12 km NNO Teloloapan		18.451185	-99.940718	1757

Oaxaca	El Copudo, 3.2 Km S, 0.7 Km W Santa Catarina		21.106009	-100.074273	1684
Oaxaca	Etla, Zoquiapan		17.206638	-96.799231	1674
Morelos	Hacienda Xochimancas	Cueva del Salitre, 4km O de Hacienda Xochimancas	18.789749	-99.153497	1653
Puebla	Jardín Botánico 1.5 km W Zapotiltlán de Salinas		18.33321	-97.464916	1501
Hidalgo	Meztitlan	2 km S Meztitlan	20.578122	-98.763628	1281
Colima	Minatitlán	Rastrojitos, 2 KM NW, Minatitlán	19.401908	-104.067147	812
Estado de México	Ozumba	8 km S Ozumba	18.96604	-98.796934	2205
Michoacán	Queréndaro		19.810147	-100.889803	1854
Puebla	Salina Grande	7 Km S San Antonio Texcala	18.334657	-97.445195	1674
Hidalgo	San Francisco Tecajique,	1Km SO San Agustín Tlaxiaca	20.113487	-98.891106	2361
Puebla	San Martín Atexcal		18.400022	-97.735689	1824
Jalisco	San Sebastián		20.822836	-104.119774	1403
Hidalgo	Santiago de Anaya	Las Grutas de Xoxafi	20.3888889	-98.9727778	2003
Morelos	Santo Domingo Ocotitlán	Cueva del Diablo	18.996389	-99.060556	1957
Estado de México	Tonatico	2 Km E de Tonicato	18.803744	-99.649985	1635
Hidalgo	Tulancingo		20.082466	-98.362749	2193
Michoacán	Turundeo	3 km SO Turundeo	19.595981	-100.505718	2298
Estado de México	Valle de Bravo	Cueva de la Peña	19.224889	-100.150639	1860

Puebla	Villa Alegría, 6 km N Tehuacán		18.529901	-97.417281	1762
Guerrero	Yerbabuena		18.465447	-99.913787	1812
Hidalgo	Zacualtipan	1 km W Zacualtipan	20.653169	-98.666022	2095
Estado de Mexico	Zimpahuacan		18.83717	-99.581073	1664

No.	Fechas	Localidades visitadas	Municipio	Estado	Nombre de las cuevas	Especies encontradas
1	28-30 de diciembre de 2012	Pinal de Amoles San Juan Escanela Barranca	Pinal de Amoles	Querétaro	El Judío El Seminarista Mina "El Tesoro Oculto"	<i>Dermanura azteca</i> <i>Diphylla eucaudata</i> <i>Desmodus rotundus</i> <i>Corynorhinus mexicanus</i>
2	15-17 de enero de 2013	San Juan Tlacotenco	Tepoztlán	Morelos	Cueva del '85 Sin nombre Sin nombre Chimalacatépetl Tezonticpan	<i>Anoura geoffroyi</i> <i>Corynorhinus townsendii</i> <i>Glossophaga</i> sp. <i>Dermanura azteca</i>
3	27-29 de enero de 2013	Ahuatenco Tonatico	Tonatico	Morelos y Estado de México	Cueva de Las golondrinas Sin nombre Cueva del Coyote	<i>Macrotus waterhousi</i> <i>Leptonycteris nivalis</i> <i>Leptonycteris yerbabuena</i> <i>Glossophaga commissarisi</i> <i>Choeronycteris mexicana</i>
4	07-09 de febrero de 2013	Tonatico El Mogote	Tonatico	Estado de México	Cueva del Coyote Cueva El Zapote Cueva El Mogote	<i>Choeronycteris mexicana</i> <i>Leptonycteris nivalis</i> <i>Leptonycteris yerbabuena</i> <i>Glossophaga commissarisi</i> <i>Macrotus waterhousi</i> <i>Mormops megalophylla</i> <i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Pteronotus parnellii</i> <i>Balantiopterix plicata</i> <i>Glossophaga soricina</i> .

Cuadro 4. Localidades visitadas en las salidas de campo realizadas durante el primer bloque y especies capturadas en cada una.

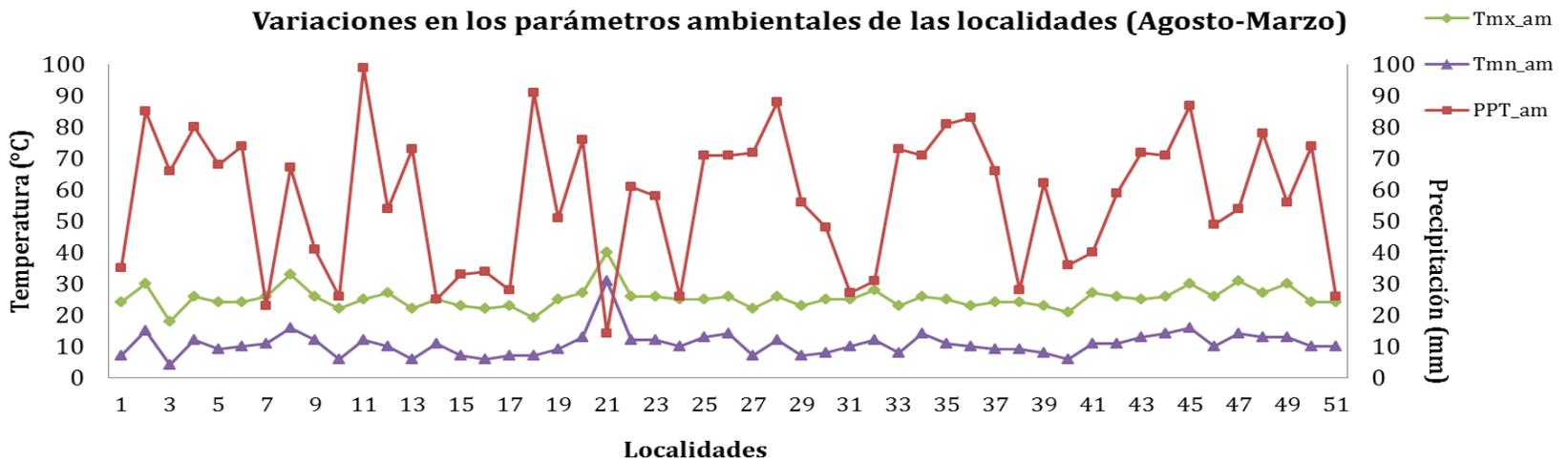


Figura 1A. Variaciones observadas en los promedios de la precipitación, temperatura mínima y máxima de las localidades utilizadas para los modelos de nicho de clima estacional del periodo de agosto a marzo.

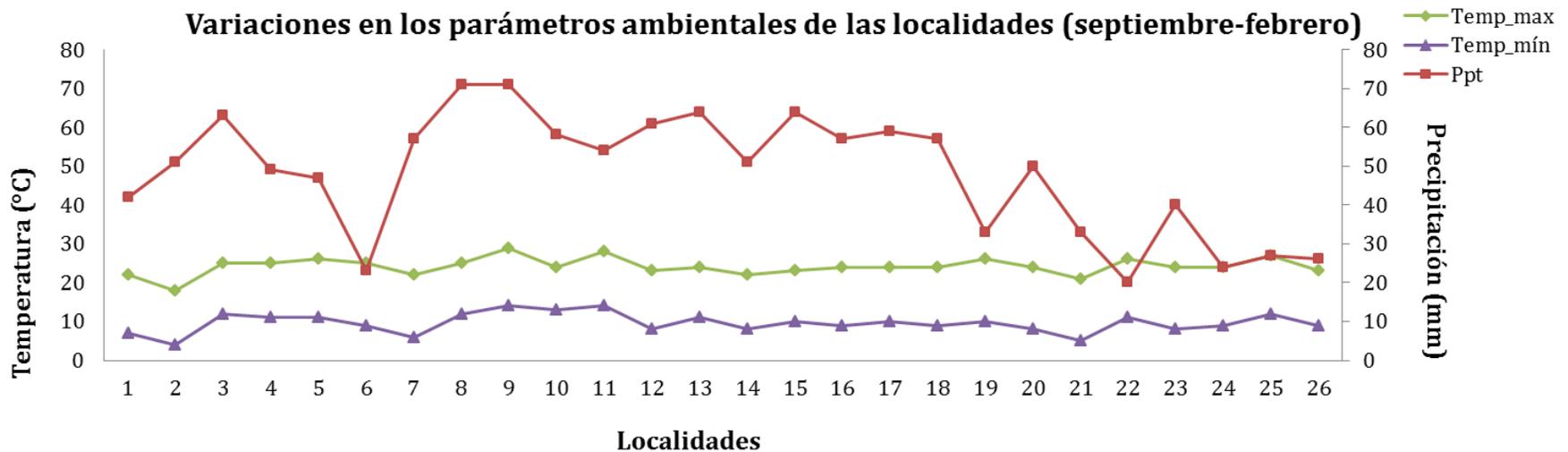


Figura 1B. Variaciones observadas en los promedios de la precipitación, temperatura mínima y máxima de las localidades utilizadas para los modelos de nicho de clima estacional del periodo de septiembre a febrero.

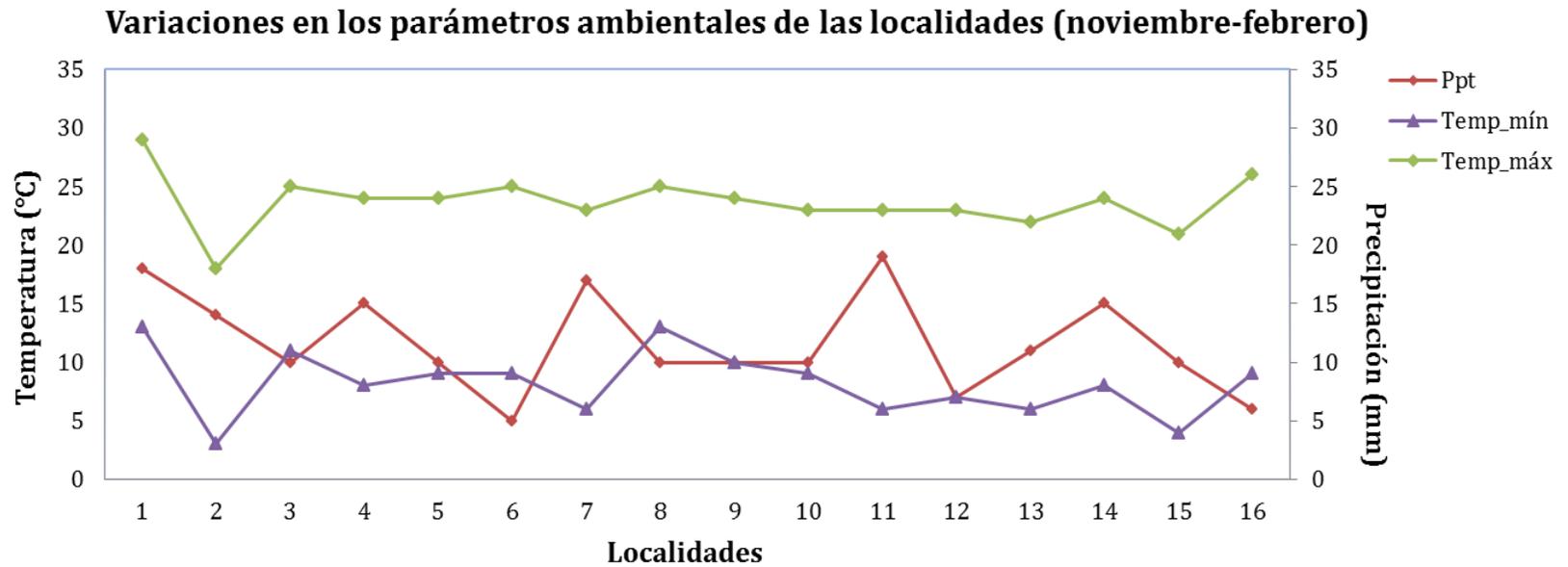


Figura 1C. Variaciones observadas en los promedios de la precipitación, temperatura mínima y máxima de las localidades utilizadas para los modelos de nicho de clima estacional del periodo de noviembre a febrero.

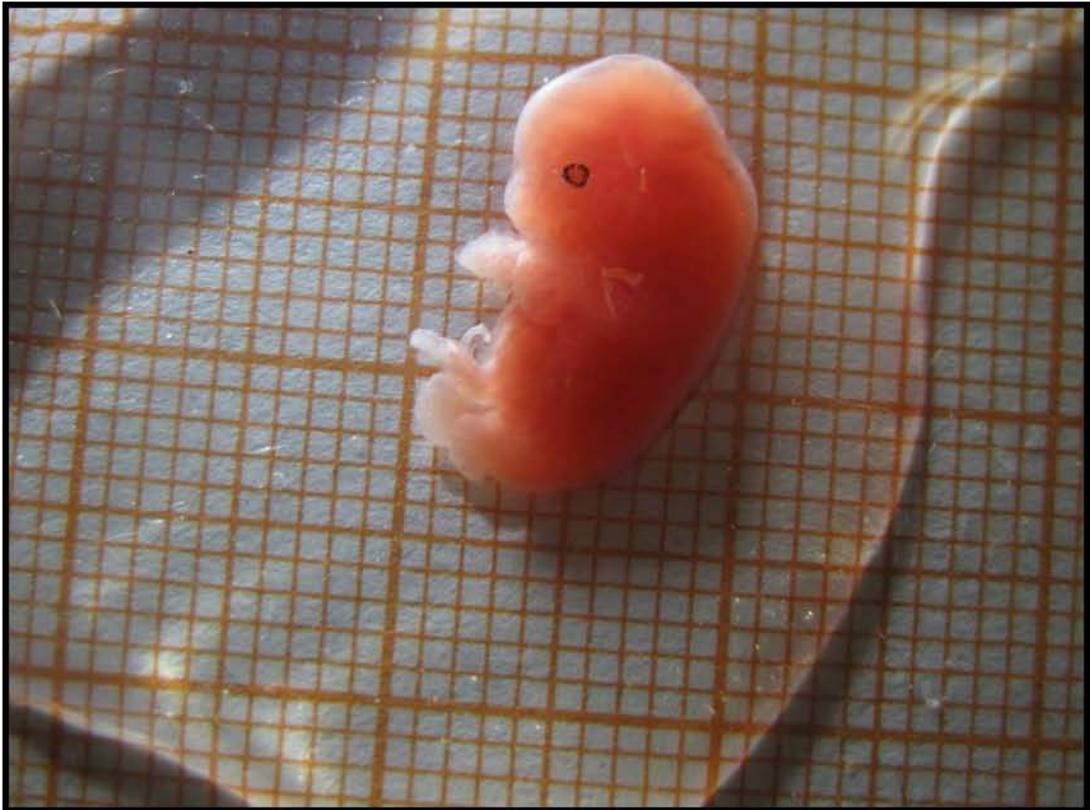


Figura 2. Fotografías del embrión encontrado en el ejemplar colectado en la cueva del Coyote, en Tonicato, Estado de México