



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



**CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**

DIETA DE *Leptonycteris nivalis* EN UNA LOCALIDAD DEL CENTRO DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRO EN BIOLOGÍA INTEGRATIVA DE
LA BIODIVERSIDAD Y LA CONSERVACIÓN**

PRESENTA:

Biól. Silvia Edith Ramírez Díaz

**DIRECTOR: Dr. Jose Antonio Guerrero Enríquez
CODIRECTORA: Dra. Rosa Cerros Tlatilpa**

CUERNAVACA, MORELOS.

JUNIO, 2019

AGRADECIMIENTOS

A CONACYT por la beca otorgada (número 622891) para la realización de este proyecto.

A la Dra. Rosa Cerros Tlatilpa por invitarme a éste maravilloso proyecto, por creer en mi capacidad, por apoyarme, por su paciencia, pero sobre todo por su amistad, muchas gracias.

Al Dr. Jose Antonio Guerrero Enriquez por confiar en mi para la realización de este proyecto, su paciencia y apoyo incondicional en todo momento, es usted para mi un ejemplo a seguir, muchas gracias.

A los miembros del comité sinodal Dra. Veronica Zamora Gutierrez y Dr. Carlos Lara Rodriguez los cuales siempre estuvieron pendientes a los seminarios así como por sus importantes contribuciones al escrito.

A la Dra. Dra. Maria Cristina Mac Swiney González y a la Dra. Concepción Martínez Peralta por el tiempo invertido en la revisión de este trabajo, así como por sus valiosos comentarios para enriquecelo.

A mi madre por su amor, apoyo y comprensión, por no dejar de creer en mi, te amo infinitamente, muchas gracias por estar siempre conmigo.

A mis amadas hermanas Monica, Nohemi y Carlos, por su amor y apoyo, por que, a pesar de la distancia, siempre están ustedes para mi.

A mis muy amados sobrinos Emiliano y Nicolas, por ser la revolución de alegría y amor de esta familia.

A mis queridos Cuñados Cesar y Hector por su apoyo incondicional en las buenas y malas.

A mi amado Said, por que a través de los años me has demostrado tu apoyo incondicional, por que juntos hacemos un extraordinario equipo profesional y personalmente, sin tu ayuda, apoyo y comprensión nada de esto hubiera pasado.

Al M. en C. Luis Gerardo Avila y al M. en C. Alejandro Flores por su ayuda durante esta travesía, pero sobre todo por ser unas personas maravillosos, que siempre estuvieron para apoyarme y aconsejarme, los quiero mucho.

A mis amigas Sonia, Mich, Less, Norma y Rosio por alentarme en todo momento y creer en mi cuando ni yo misma lo hacia, las quiero mucho.

A la maestra Iveth Casto por ser un ejemplo a seguir, por que es una maravillosa mujer llena de cualidades, la cual siempre me brindo su afecto y apoyo, demostrándome que un par de palabras pueden consolar a un alma destrozada, te quiero mucho amiga.

Al maestro Luis Gil por ser parte de mi formación tanto profesional como personal, muchas gracias por ayudarme.

ÍNDICE DE CONTENIDO

Resumen.....	1
Introducción.....	3
Antecedentes.....	8
Justificación.....	10
Objetivos.....	12
General.....	12
Particulares.....	12
Hipótesis.....	12
Materiales y métodos.....	13
Área de estudio.....	13
Obtención de muestras.....	15
Catálogo de referencia de polen	16
Identificación del polen y caracterización de la dieta.....	16
Análisis de datos.....	17
Frecuencia de ocurrencia	18
Diversidad de la dieta.....	18
Resultados.....	19
Catálogo de referencia.....	19
Análisis de la dieta.....	19
Complejidad del muestreo de la dieta.....	22
Composición de la dieta.....	22
Variación interanual de la dieta.....	24
Variación de la dieta entre la estacionalidad climática.....	27
Composición y diversidad de la dieta entre sexos.....	30
Discusión.....	33
Conclusiones.....	42
Literatura citada.....	44

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la cueva Chichihuiteca en el estado de Morelos.....	14
Figura 2. Captura de murciélagos y muestras analizadas.....	20
Figura 3. Complementariedad de métodos con interpolaciones y extrapolaciones de datos de las muestras de pelo y excretas.....	21
Figura 4. Frecuencia de ocurrencia de cada uno de los ítems presentes en las laminillas de pelo y excretas a lo largo de dos periodos de muestreo.....	23
Figura 5. Frecuencia de ocurrencia de la dieta de una colonia residente del centro de México de <i>L. nivalis</i> entre 2015-2016 y 2017-2018.....	26
Figura 6. Frecuencia de ocurrencia de la dieta de una colonia residente del centro de México de <i>L. nivalis</i> de acuerdo a la estacionalidad climática.....	29
Figura 7. Frecuencia de ocurrencia de la dieta de una colonia residente del centro de México de <i>L. nivalis</i> entre sexos.....	32

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Análisis de complementariedad.....	21
Tabla 2. Completitud de los muestreos para las comparaciones entre la variación interanual, estacionalidad climática y sexual la dieta de una población de <i>Leptonycteris nivalis</i>	22
Tabla 3. Análisis de la diversidad interanual.....	24
Tabla 4. Índices de diversidad entre la estacionalidad climática.....	27
Tabla 5. Análisis de diversidad entre sexos.....	30

Resumen

La dieta de los murciélagos polinívoros varía en función de la disponibilidad temporal de los recursos florales y de sus requerimientos alimenticios. En este estudio se analizó la variación interanual, estacional y sexual de la dieta de una población de *Leptonycteris nivalis* en la cueva Chichihuiteca, Tepoztlán, Morelos. Se realizaron dos muestreos, el primero de marzo de 2015 a febrero de 2016 y el segundo de mayo de 2017 a abril de 2018. Se efectuaron capturas mensuales con ayuda de redes de niebla colocadas a la entrada de la cueva entre las 18:00-22:00 horas. Para el estudio de la dieta de *L. nivalis* se colectaron muestras de polen en pelo y de excretas de los individuos capturados. Las muestras de polen adheridos al pelo se obtuvieron con pequeños cubos de gelatina glicerinada, mientras que las excretas se colectaron de los murciélagos al momento de la captura o en sacos de manta en los que se colocaron de manera individual durante la noche. Para la identificación del polen se elaboró un catálogo de referencia de las plantas del área de estudio. Se analizó la variación de la composición de los recursos vegetales entre sexos (machos y hembras), interanual (2015-2016 y 2017-2018) y estacional (lluvias y secas). Para analizar la diversidad de la dieta de los diferentes conjuntos de datos, se utilizaron los números de Hill de diversidades verdaderas (q_0 , q_1 y q_2). Se obtuvieron 292 capturas de murciélagos a lo largo de los dos años de muestreos. Se examinó un total de 445 preparaciones, de las cuales 292 correspondieron a preparaciones tomadas del pelo y las 154 preparaciones restantes corresponden a preparaciones de muestras de excretas. De las 292 laminillas de polen de pelo corresponden a ambos periodos de muestreo 2015-2016 (109) y 2017-2018 (183). Se reportaron 51 ítems en la dieta de *L. nivalis* y 11 presentaron las frecuencias más importantes (*Pinus* sp., *Manfreda scabra*, *Ceiba* sp., *Ipomoea murucoides*, *Ipomoea* sp., *Agave* sp. 1, *Agave* sp. 2, *Agave* sp. 3, *Agave* sp. 4, *Agave* sp. 5 y *Pseudobombax ellipticum*). Estos 11 ítems constituyeron el 67.5% de la dieta de *L. nivalis*. Los índices de diversidad verdadera no presentaron diferencias significativas entre hembras y machos, así como tampoco entre estacionalidad climática. En contraste con la diversidad de la dieta entre años. Se concluye que, aunque la dieta de este murciélago depende principalmente de cuatro componentes (*Pinus* sp., *Manfreda scabra*, *Ceiba* sp. 1 y *Ipomoea* sp. 3), y que presenta variaciones

interanuales, lo que permite sugerir que esta especie está utilizando los recursos flores disponibles en la zona.

INTRODUCCIÓN

El mutualismo es la interacción en la que dos especies obtienen beneficios, que se obtienen pueden ser variados, como el incremento en la capacidad reproductiva y la supervivencia, ya sea por alimentación, cobijo o por lograr una forma eficaz de transportar los gametos a sitios más lejano que de forma individual sería difícil o imposible de realizar (Boucher *et al.*, 1982; Stachowicz, 2001). El mutualismo entre plantas y animales constituye la base para el funcionamiento de los ecosistemas (Kearns *et al.*, 1998), ya que incluye asociaciones como la dispersión de semillas y la polinización (Bascompte y Jordano, 2014).

En una relación mutualista planta-polinizador, los visitantes florales obtienen usualmente néctar, polen y aceites, mientras que las plantas aseguran la transferencia de sus gametos (Faegri y van der Pijl, 1979; Proctor *et al.*, 1996). El néctar floral cumple un papel fundamental y refleja un mecanismo de coevolución directa, ya que no es parte del sistema reproductivo de la planta, sino una recompensa que se ofrece a un agente externo para aumentar las posibilidades de polinización (Dafni, 1992). La producción de néctar implica un costo fisiológico para la planta, pero se justifica cuando los polinizadores llegan atraídos por el mismo y el polen se adhiere a sus cuerpos para ser trasferido a otros individuos de la población (Koptur, 1994).

La polinización animal representa uno de los procesos más importantes en la biología reproductiva de las angiospermas. Las especies polinizadas por animales se eleva de un promedio de 78% en las comunidades de zonas templadas a 94% en las comunidades tropicales (Ollerton *et al.*, 2011), favoreciendo así la polinización cruzada, la cual tiene mayor valor adaptativo al promover la mezcla de genes en la progenie. Por ello, las plantas mediante procesos de selección han desarrollado mecanismos complejos para asegurar este tipo de entrecruzamiento y prevenir la autopolinización (Robacker *et al.*, 1988), presentando un conjunto de características (síndromes) asociadas a diferentes tipos de polinizadores.

Los síndromes de polinización son un conjunto de rasgos florales que representan adaptaciones a tipos particulares de polinizador (Faegri y van der Pijl,

1979). El síndrome quiropterófilo se refiere a las flores que presentan características relacionadas con la atracción (olores florales con componentes de sulfuro y grandes volúmenes de néctar rico en hexosas) y la accesibilidad (estructuras prominentes para la transferencia del polen) para los murciélagos (Tschapka y Dressler, 2002). Las flores con este síndrome se caracterizan por la antesis nocturna (las flores solo abren por la noche), coloración monótona (blanco o verde), olor a moho, a menudo se ubican en ramas, troncos o suspendidas en tallos largos y las corolas son tubulares o radialmente simétricas y producen néctar diluido en un 17% y grandes cantidades de polen (Faegri y van der Pijl, 1979; Dobat y Peikert-Holle, 1985; Howe y Westley, 1988).

Las flores quiropterófilas presentan concentraciones bajas de azúcar en el néctar (alrededor del 17%) pero producen más néctar que las de cualquiera otra flor con otro síndrome. Por ejemplo, *Ochroma pyramidale* que tiene síndrome quiropterófilo produce más de 20 ml de néctar por noche, en comparación con *Bouvardia* que produce 1-6 ml por día, con una concentración del 20-25% de azúcar en el néctar y posee síndrome ornitófilo (Tschapka, 1998; Torres *et al.*, 2008). Además de azúcares (sacarosa, fructosa y glucosa), el néctar proporciona aminoácidos, lípidos, ácidos orgánicos, y antioxidantes entre otros (Harcombe *et al.*, 1993; Baker *et al.*, 1998).

Las flores quiropterófilas son visitadas y polinizadas por murciélagos principalmente que se alimentan de néctar y polen (Vogel, 1958, 1968, 1969a, b; Dobat, 1985). Se estima que aproximadamente 528 especies de plantas en 67 familias y 28 órdenes son polinizadas por murciélagos (Kunz *et al.*, 2011). Por ello, estas interacciones sustentan en gran medida la biodiversidad y funcionalidad de numerosas comunidades naturales y han tenido un papel central en la evolución de la biodiversidad terrestre (Thompson, 2006). Los murciélagos nectarívoros-polinívoros, utilizan varios sentidos para localizar a las flores, incluyendo la visión, el olfato y la ecolocación (Marshall, 1983). Los ecos de las flores con forma de campana tienen rasgos característicos con respecto a los ecos que refleja un llamado que emite el murciélago y se diferencian de los ecos de las hojas u otros objetos en su entorno: los ecos son comparativamente largos y de composición espectral compleja. Por lo que,

los murciélagos ecolocalizadores se beneficiarán de la evaluación de toda la información acústica a su disposición, incluidas las diferencias temporales/espectrales y de intensidad (von Helversen *et al.*, 2002; Simon *et al.*, 2006).

Por otro lado, los murciélagos nectarívoros-polinívoros presentan adaptaciones morfológicas para poder aprovechar estos recursos tales como el cráneo alargado, paladar estrecho, músculo masetero reducido, número y tamaño reducido de los dientes y una lengua modificada. Para extraer el néctar de las flores los murciélagos usan su lengua alargada, la cual puede presentar dos morfologías muy diferentes: la mayoría de las especies tienen lenguas con papilas similares a pelos, o bien, pueden presentar lenguas casi sin pelo pero que muestran distintos surcos laterales, con estas modificaciones recogen el néctar rápidamente durante visitas breves a la flor, además son voladores fuertes y ágiles, capaces de sostener el vuelo mientras se alimenta y desplazarse largas distancias de manera rápida y eficiente (Freeman, 1995; Fleming *et al.*, 2009; Tschapka *et al.*, 2015). Asimismo, tienen adaptaciones fisiológicas como una tasa metabólica alta y regulación hídrica que les permiten alimentarse de este recurso (Fleming y Muchhala, 2008).

Las plantas polinizadas por murciélagos presentan un mayor impacto a la pérdida de sus polinizadores debido a la estrecha relación o dependencia que tiene con ellos, a diferencia de aquellas plantas que son polinizadas por otro grupo de vertebrados como aves o roedores (Ratto *et al.*, 2018). Esto podría sugerir que los murciélagos son más efectivos que otros taxa para mover el polen entre las flores (Ratto *et al.*, 2018). Muchhala y Potts (2007) señalaron que, a una tasa similar de visitas a las flores, los murciélagos pueden transferir hasta cuatro veces más granos de polen en comparación con lo que es transferido por las aves. Esto podría explicarse con que el pelo de los murciélagos, en comparación con las plumas de las aves, tiene la capacidad de contener y despojarse de más granos de polen, haciendo que la dependencia en los murciélagos sea una estrategia más segura en términos evolutivos en relación con las aves. Estas plantas adaptadas a la polinización por murciélagos pueden representar un "callejón sin salida" evolutivo (Tripp, 2010), donde el cambio a un polinizador alternativo es poco probable, debido a su incapacidad para

transportar la gran cantidad de polen producido (Muchhala y Thomson, 2010). Los murciélagos nectarívoros-polinívoros contribuyen con el flujo génico de diferentes especies vegetales al transportar el polen en sus cuerpos, por lo que se les considera los eficientes y efectivos polinizadores (Heithaus *et al.*, 1974; Eguiarte *et al.*, 1987; Fleming y Sosa, 1994; Stoner, *et al.*, 2002).

Tal es el caso de las plantas que crecen a bajas densidades en las zonas áridas como las especies de cactus y agaves, ya que dependen del transporte de los granos de polen a largas distancias, la cual es una característica importante de los murciélagos nectarívoros-polinívoros (Fleming *et al.*, 2009).

Una forma de entender la relación entre los murciélagos y las plantas es a través del estudio de la dieta, la cual puede definirse como el conjunto de alimentos consumidos por los individuos de una especie, ya sea durante un evento de alimentación o por periodos en los que pueden presentarse fluctuaciones en la abundancia relativa de los recursos (Westoby, 1978). Para estudiar la dieta se emplean diversos métodos: análisis del contenido estomacal, marcadores moleculares, peinados de pelo o análisis de las excretas para conocer los ítems que están consumiendo. El estudio de las excretas y los peinados de pelo proporcionan información valiosa de manera no invasiva para la especie en estudio (Gallina y López-González, 2011).

Los murciélagos americanos que visitan flores pertenecen a la familia Phyllostomidae. Dentro de los filostómidos, las subfamilias Glossophaginae y Lonchophyllinae incluyen especies especializadas en el consumo del néctar, con la capacidad de sostener el vuelo (en suspensión) frente a una flor mientras toman el néctar con lenguas tan largas como sus cuerpos (von Helversen y Helversen, 1975a, b).

Dentro de las especies reportadas como nectarívoras-polinívoras en la subfamilia Glossophaginae se encuentra el murciélago magueyero mayor, *Leptonycteris nivalis* (Saussure, 1860), la cual es considerada importante ecológica y económicamente (Sánchez y Medellín, 2007). Esta especie de murciélago se

encuentra en diversos hábitats desde templados a tropicales y zonas desérticas, principalmente en zonas de transición entre bosques de coníferas y los bosques tropicales caducifolios (Arita, 1991). Las fluctuaciones en las poblaciones de esta especie responden a la disponibilidad de alimento (Easterla, 1972; Schmidly, 1991; Fleming y Nassar, 2002), por lo que realizan movimientos migratorios siguiendo “corredores de néctar” formados por las plantas con flores que comprenden su dieta (Fleming *et al.*, 1993).

Leptonycteris nivalis es un murciélago que poliniza varias especies del género *Agave* y cactáceas columnares (Sánchez y Medellín, 2007). Se distribuye en dos pequeñas regiones de Estados Unidos en los estados de Nuevo México y de Texas. En México su distribución es principalmente en elevaciones intermedias, a lo largo de la Sierra Madre Oriental y el Eje Neovolcanico, desde Sonora hasta Oaxaca (desde el norte del país hasta el centro). *L. nivalis* migra siguiendo los patrones de floración de los recursos alimenticios y evitando condiciones ambientales adversas (Arita, 1991; U.S. Fish and Wildlife Service, 1994; Arita, 2014). Sus principales refugios son cuevas, minas, túneles, ocasionalmente en árboles huecos y edificios abandonados (Pfrimmer y Wilkins, 1988; Gómez-Ruiz y Lacher, 2016). Se encuentra en estatus de amenazada (NOM-059-SEMARNAT-2010) y en peligro de extinción por la UICN, 2019.

En el estado de Morelos *L. nivalis* se registra como un habitante de la cueva del Diablo y en la cueva Chichihuiteca, ubicadas en el municipio de Tepoztlán (Sánchez y Medellín, 2007; Ariza, 2016). Esta última a pesar de encontrarse dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Corredor Biológico Chichinautzin, tiene una gran presión de la población local (por ejemplo: vandalismo dentro del refugio) (Ariza, 2016).

Considerando la importancia ecológica y el riesgo en el que se encuentra *L. nivalis*, es necesario desarrollar estudios acerca de la dieta de esta especie, ya que su distribución incluye diversos mosaicos ambientales y con diferente grado de fragmentación del hábitat como los que actualmente caracterizan al centro del país. En este estudio se documenta la dieta de una población residente de *L. nivalis* en una

localidad altamente perturbada por actividad antropogénica en el estado de Morelos, en el centro de México.

ANTECEDENTES

En Latinoamérica, la dieta de los murciélagos nectarívoros ha sido estudiada en especies de los géneros *Anoura*, *Glossophaga*, *Leptonycteris* y *Choeroniscus*. Estos estudios resaltan la importancia de las cactáceas y agaváceas en la dieta de estos murciélagos, pero también se reporta la ingesta estacional y ocasional de insectos (Nassar *et al.*, 1997; Soriano *et al.*, 2000; Muchhala y Jarrin-V., 2002; Zortéa, 2003; Muñoz-Romo *et al.*, 2005; Arias *et al.*, 2009).

En México, los estudios de la dieta de los murciélagos se ha realizado con distintos métodos tales como los contenidos estomacales como es el caso de algunas especies polinívoros-nectarívoros como *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766), *G. commissarisi* (Gardner, 1962), *G. leachii* (Gray, 1844), *G. morenoi* (Martínez y Villa, 1938), *Musonycteris harrisoni* (Schaldach y MacLaughlin, 1960), *Choeroniscus godmani* (Thomas, 1903), *C. mexicana* (Tschudi, 1844), *Anoura geoffroyi* (Gray, 1838) y *Leptonycteris yerbabuenae* (Martínez y Villa-R, 1940), reportando el consumo de 34 especies de plantas para todas ellas. En estos estudios los murciélagos se identificaron como los visitantes nocturnos más abundantes de las cactáceas columnares, a través de metodologías complementarias como muestras de pelo, excretas y videograbación, las cuales corresponden con los períodos de floración y fructificación de este grupo de plantas (Álvarez y González-Quintero, 1970; Quiroz *et al.*, 1986; Fleming *et al.*, 1993; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Álvarez y Sánchez-Casas, 1999; Sánchez-Casas y Álvarez, 2000; Riechers *et al.*, 2003; Caballero-Martínez *et al.*, 2009).

Se ha reportado que *L. nivalis* se alimenta del néctar de flores de *Agave*, Asparagaceae y de algunas flores de otras familias (Villa-Ramírez, 1967; Butanda-Cervera *et al.*, 1978; Téllez, 2001; Sánchez y Medellín, 2007). En años recientes, en un estudio de dieta de *L. nivalis* en Tepoztlán, Morelos, se señalaron diferencias en la composición alimentaria entre hembras y machos durante la temporada de

apareamiento; registrando diez especies vegetales consumidas por esta especie: *Stenocereus beneckeii* (Cactaceae), *Ceiba aesculifolia* y *Pseudobombax ellipticum* (Bombacaceae), *Ipomoea arborescens* (Convolvulaceae), *Calliandra houstoniana* y *Bauhinia unguolata* (Fabaceae), *Agave dasylirioides*, *A. horrida*, *A. inaequidens*, *A. salmiana* (Asparagaceae), se logro llegar a la determinación de estos diez ítems por medio de muestras tomadas de pelo y excretas (Sánchez y Medellín, 2007). Asimismo, en la Cueva del Diablo en Tepoztlán, Morelos se reportó que gran parte de la dieta de esta especie está comprendida por plantas con metabolismos CAM y C₃, identificando siete géneros en cinco familias: Cactaceae, Bombacaceae, Convolvulaceae, Fabaceae y Asparagaceae (López-Segurajauregui *et al.*, 2006, Sanchez y Medellín, 2007).

A pesar del desarrollo de nuevas técnicas como lo es la biología molecular, para conocer con mayor precisión la dieta des este grupo de mamíferos, aun no se han desarrollado estudios enfocados en la dieta de murciélagos nectarívoros-polinívoros, quizá se deba a los altos costos que este método implica, aunque esto es justificado con resultados mas presisos. Por lo que es importante desarrollar estudios con técnicas clásicas o modernas (deacuerdo al objetivo del trabajo) para conocer la dieta de los murciélagos de México, los cuales son aún escasos y se conoce poco las plantas que conforman la dieta los murciélagos en el norte y centro del país. Por ello, este estudio tiene como objetivo contribuir al conocimiento de la dieta de *L. nivalis* en en el centro del país en una cueva donde *L. nivalis* es residente.

JUSTIFICACION

Uno de los principales desafíos de la sociedad es identificar, proteger y conservar los servicios ecosistémicos que son críticos para la salud humana y mantener el funcionamiento de los ecosistemas (Kunz *et al.*, 2011). Uno de estos servicios es la polinización de plantas con flores por animales, ya que representa uno de los procesos más importantes de la biología reproductiva de las plantas, que incluye cerca del 90% de las especies de angiospermas dependen de ellas (Kearns *et al.*, 1998; Ollerton *et al.*, 2011).

Los murciélagos juegan un rol primordial (en comparación con otros vertebrados polinizadores) en el éxito reproductivo de las plantas que polinizan (Ratto *et al.*, 2018), a pesar de esto a nivel mundial, los quirópteros representan uno de los grupos de mamíferos más amenazados (Mickleburgh *et al.*, 2002). Los cuales son particularmente vulnerables al riesgo de extinción, dado que presentan hábitos alimenticios muy específicos (nectarívoros-polinívoros), además de que son sensibles a disturbios en las cuevas donde se refugian (Arita y Santos-del-Prado 1999). Por lo que la pérdida de murciélagos nectarívoros-polinívoros puede tener un impacto negativo en las especies de plantas de importancia agrícola como es el caso del género *Agave*, el cual es la base en la industria tequilera, así como en las comunidades de plantas naturales (Allen-Wardell *et al.*, 1998). La pérdida de murciélagos que se alimentan de néctar en hábitats tropicales y subtropicales tienen profundos efectos ecológicos y evolutivos en las comunidades de plantas en las que ésta pérdida ocurre (Fleming *et al.*, 2009).

Se ha argumentado que los sistemas de polinización se encuentran en una crisis debido a diversos factores tales como la fragmentación y pérdida de los hábitats, cambios en el uso del suelo, prácticas de agricultura moderna, uso de pesticidas y herbicidas, así como la invasión de plantas y animales no nativos a los ecosistemas naturales, por mencionar algunos (Kearns *et al.*, 1998).

Algunas especies de murciélagos polinizadores utilizan refugios o sitios de descanso, los cuales les proporcionan diversas condiciones necesarias para su

establecimiento como especies residentes o migratorias. Por ejemplo, el microclima apropiado puede minimizar los costos energéticos relacionados con la termorregulación, la digestión y la asimilación de los alimentos, el mantenimiento de un estado permanente de alerta que permite a los murciélagos evitar la depredación e interactuar socialmente, la gestación, el desarrollo embrionario, el cuidado parental, la lactancia, y espermatogénesis (Twente, 1955; Kunz, 1973; Humphrey, 1975; Tuttle y Stevenson, 1981; McNab, 1982; Hill y Smith, 1984; Bonaccorso *et al.*, 1992; Hamilton y Barclay, 1994). La destrucción y/o pérdida de estos refugios podrían diezmar las poblaciones de este importante grupo de murciélagos polinizadores. Además, las colonias de murciélagos en México a menudo son erradicadas en un intento de controlar al vampiro común *Desmodus rotundus*, el murciélago vampiro (Medellin, 2016).

Leptonycteris nivalis, que es una especie que se encuentra categorizada en Peligro en la Lista Roja de la UICN (Medellin, 2016) y amenazada en la norma mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010). La principal amenaza para la especie es la perturbación y la destrucción de su hábitat, la expansión de la agricultura, la introducción de especies exóticas, los incendios y la caza (Ratto *et al.*, 2018). Aunado a esto, se conocen pocos refugios donde sea residente, que es el caso de la colonia bajo estudio, por lo cual es de vital importancia identificar estos sitios para su conservación. Asimismo, la disminución en la abundancia de esta especie en los últimos años ha despertado el interés de diversos grupos para su conservación por su importante rol ecológico y económico.

OBJETIVOS

Objetivo general

1) Analizar la variación interanual, estacional y sexual de la dieta de una población residente de *L. nivalis* en la cueva Chichihuiteca, Tepoztlán, Morelos.

Objetivos particulares

a) Conocer el efecto de la complementariedad de métodos no invasivos para el estudio de la dieta de *Leptonycteris nivalis*.

b) Elaborar un catálogo de referencia de polen para el estudio de su dieta.

c) Estimar la frecuencia de ocurrencia y la diversidad de los recursos alimenticios consumidos por *Leptonycteris nivalis* en el sitio de estudio.

HIPÓTESIS

La dieta de los murciélagos polinívoros varía en función de la disponibilidad temporal de los recursos florales y de los requerimientos alimenticios, por lo que se espera:

- Que existan diferencias interanuales en la composición y diversidad de la dieta.
- Que existan diferencias en la estacionalidad climática en los recursos florales consumidos por *Leptonycteris nivalis*.
- Que existan diferencias en la composición y diversidad de la dieta entre hembras y machos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La cueva Chichihuiteca se localiza en el Corredor Biológico Chichinautzin, municipio de Tepoztlán, Morelos, en la localidad de Santa Catarina, (UTM: 0480863/2098593), a una altitud de 1,756 metros sobre el nivel del mar (Fig.1). La cueva es de origen volcánico, presenta dos entradas, cada una de ellas con una abertura perpendicular descendente, con una pendiente de alrededor de 45°, con orientación suroeste, ambas entradas constan de un túnel con una longitud de 100 y 200 m cada uno, estos conectan a una cámara más amplia. (AMCS, 1985), en varias secciones de la cueva se observa la filtración de agua. Además de *L. nivalis* se han reportado otras seis especies de murciélagos *Anoura groffroyi*, *Dermanura tolteca*, *Desmodus rotundus*, *Glossophaga soricina*, *Myotis velifer*, *Pteronotus parnellii* (Ariza, 2016). La vegetación del área de estudio consiste de bosque tropical caducifolio, propios de regiones de clima cálido y dominado por especie arborecentes que pierden sus hojas en la época seca del año durante un lapso variable, pero que por lo general oscila alrededor de seis meses (Rzedowski, 1994). La perturbación en la cueva es evidente y causada por disturbios antropogénicos, así como la alteración o degradación del refugio. Se observa basura en general, como botellas, bolsas, ropa, juguetes y desechos electrodomésticos debido a su cercanía con la zona urbana de Cuernavaca (Ariza, 2016).

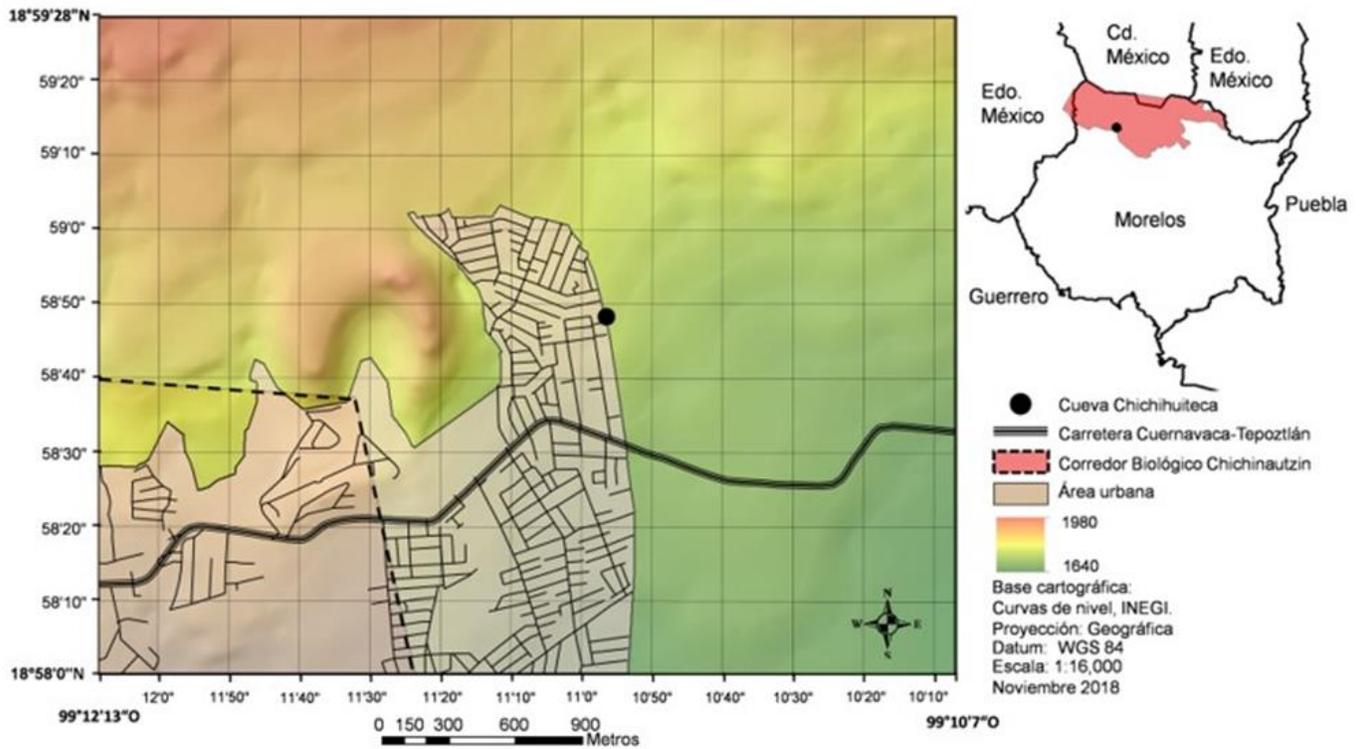


Figura 1. Ubicación de la cueva Chichihuiteca en el estado de Morelos

Obtención de muestras

Para el estudio de la dieta de *L. nivalis* se colectaron muestras de polen y excretas. Se realizaron dos muestreos, el primero se llevó a cabo de marzo de 2015 a febrero de 2016, como parte del proyecto para conocer la dinámica temporal de la colonia de murciélagos que habitan la cueva Chichihuiteca (Ariza, 2016). El segundo muestreo comprendió de mayo de 2017 a abril de 2018. Durante ambos muestreos se realizaron capturas mensuales colocando una red de niebla de (12 X 2.5) / (9 X 2.5) en la entrada de la cueva durante cuatro horas (18:00-22:00 h). Para cada organismo se registró la edad y el sexo (Rizo-Aguilar *et al.*, 2015).

Durante el primer muestreo se colectó polen del pelaje de los organismos capturados (tomando una muestra por individuo) usando cubos de gelatina glicerinada (Dafni *et al.*, 2005). Cada cubo se frotó en la región cefálica, dorsal y ventral de cada murciélago y se expuso al fuego para fundir la gelatina en un portaobjetos. Posteriormente, se colocó un cubreobjetos y se recubrieron los bordes con esmalte transparente de uñas para fijar la preparación. Cada laminilla se etiquetó con la información correspondiente sexo, condición reproductiva, fecha y número de colecta). Para complementar la caracterización de la dieta se colectaron excretas las cuales se obtuvieron sólo en el segundo muestreo. En este, además de colectar muestras de polen del pelaje se colectaron excretas de los murciélagos directamente al momento de la captura o de los sacos de manta en los que se colocaron de manera individual durante la noche. Las heces se guardaron en viales de plástico con etanol al 70%, debidamente rotulados con un número único de identificación.

Cada excreta se colocó en un portaobjetos con una gota de agua destilada para disolver el contenido y se disgregaron los fragmentos con una aguja de disección. Posteriormente, se añadió una gota de gelatina glicerinada para hacer laminillas temporales.

Catálogo de referencia de polen

Para la identificación del polen obtenido del pelo y de las excretas de los murciélagos, se elaboró un catálogo de referencia colectando plantas con síndrome de polinización quiropterofílico en la zona de estudio. Se realizaron colectas mensuales de febrero 2017 a enero de 2018, siguiendo una ruta por carretera y brechas para cubrir una zona de aproximadamente 10 km de radio alrededor de la cueva, abarcando diferentes ambientes como poblados, zonas de cultivo, vegetación secundaria, bosque tropical caducifolio, bosque de pino encino y matorral rosetófilo. Las plantas fueron herborizadas para su posterior identificación (Lot y Chiang, 1990). Los ejemplares colectados serán depositados en el herbario HUMO de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos.

Adicionalmente, en condiciones de campo se removieron anteras de las flores y se fijaron en alcohol al 70%. Posteriormente, los granos de polen se procesaron mediante acetólisis (Erdtman, 1960; Hesse *et al.*, 2009; Jones, 2012, 2014). El polen se montó en un portaobjetos con gelatina glicerizada y se etiquetaron las laminillas con la siguiente información: familia, género, especie, colector y número de colecta. También se obtuvieron granos de polen de ejemplares de herbario los cuales fueron procesados con la misma técnica. El polen de cada ejemplar colectado así como también los ejemplares de herbario se fotografiaron para la elaboración del catálogo de referencia.

Identificación del polen y caracterización de la dieta

Las laminillas de polen obtenidas del pelo y de las excretas se examinaron de izquierda a derecha, (zigzag) con un microscopio Nikon modelo Eclipse 80i. Se registró el tamaño, la forma, el número de aperturas y la ornamentación para la identificación de los granos de polen (Hesse *et al.*, 2009), dichas características se compararon con el polen del catálogo de referencia. La identificación se hizo al nivel taxonomico posible, cada una de estas categorías identificadas se considero como un ítem.

Para analizar la dieta se consideró la presencia/ausencia de los granos de polen de los taxa identificados en cada laminilla (Sánchez, 2004; López-Segurajáuregui, 2010). Cada muestra se evaluó como positiva en el caso de presentar por lo menos un grano de polen o restos de insectos, y negativo en caso de no presentar dicha evidencia, posteriormente se sumaron las muestras positivas y se obtuvo su porcentaje respecto al total (Caballero-Martínez *et al.*, 2009). Para el análisis de las laminillas, se revisaron primero todas las muestras tomadas del pelo de los dos periodos de muestreo (2015-2016 y 2017-2018) y posteriormente se revisaron las muestras de las excretas (tomadas únicamente en el segundo periodo 2017-2018), para analizar los datos de manera adecuada para que puedan ser comparables, y finalmente se sumaron los taxa de ambos métodos.

Análisis de datos

Para analizar la eficiencia de los métodos usados para el estudio de la dieta y su complementariedad, se utilizaron los datos de la riqueza de especies obtenidos de cada uno de ellos. Se analizó de manera independiente la riqueza estimada de los componentes de la dieta en las laminillas del pelo y la riqueza estimada a partir de las excretas. Estas estimaciones de riqueza se compararon con las estimaciones de riqueza obtenidas sumando los datos de ambos métodos. Para el análisis se utilizó el índice de riqueza verdadera de especies q_0 , usando la biblioteca iNEXT en el paquete R (Hsieh *et al.*, 2016) y una curva de completitud.

Para analizar la variación de la dieta entre años se compararon ambos muestreos correspondientes a 2015-2016 y 2017-2018, utilizando únicamente los datos obtenidos de las laminillas tomadas del polen de pelo. Para la variación de la dieta entre estacionalidad climática (lluvias y secas), se sumaron los datos de los dos muestreos y ambos métodos de colecta de polen (de pelo y excretas). Los datos se dividieron considerando para la estacionalidad lluviosa los meses de mayo a octubre, mientras que para la estacionalidad seca se incluyeron las muestras de noviembre a abril. Para la comparación de la composición de recursos entre sexos (machos y hembras) se consideraron los datos de ambos muestreos y ambos métodos.

Para el análisis de la completitud del muestreo en cada uno de los escenarios se utilizaron los estimadores que consideran como medida de completitud de los inventarios la cobertura de la muestra (*sample coverage*), que representa la fracción de las abundancias totales de la comunidad que están representadas en la muestra. Es decir, el número de individuos del universo del cual se obtiene la muestra, dividido entre el número de individuos observados en la muestra (Chao y Shen, 2003). Una razón para utilizar la cobertura de la muestra es que la representatividad de una muestra depende no solo del número de especies que faltan, sino también de sus abundancias promedio (Moreno *et al.*, 2011). Para analizar la completitud del muestreo se utilizó el marco de análisis sugerido por Chao *et al.*, (2014) con el paquete de R iNEXT (Hsieh *et al.*, 2016).

Para analizar la variación en la frecuencia de ocurrencia y la diversidad de la dieta, se calcularon los siguientes parámetros (Klare *et al.*, 2011).

- a) **Frecuencia de ocurrencia (FO):** se utiliza para determinar con qué frecuencia se presenta cierto recurso con respecto al total encontrado en las muestras (para cada uno de los métodos: pelo y excretas). Se obtuvo dividiendo el número de ocurrencia de cada categoría (es decir, en cuantas laminillas se registró) entre el número total de ocurrencias de todas las categorías tróficas en todas las laminillas, por cien.
- b) **Diversidad de la dieta:** con el fin de caracterizar y comparar la diversidad de especies que componen la dieta de *L. nivalis*, se utilizó el marco de análisis sugerido por Chao *et al.*, (2014) con el paquete R iNEXT (Hsieh *et al.*, 2016). Se calcularon los números de Hill (Hill, 1973), que están asociados con los estimadores de riqueza, abundancia y dominancia de las especies. El primer número de Hill (q_0) es utilizado para estimar la riqueza esperada de especies (el número de especies). El segundo número de Hill (q_1) es el exponencial del índice de entropía de Shannon y estima la diversidad de la dieta con respecto a las especies igualmente comunes y la riqueza de especies. El tercer número de Hill (q_2) es el índice de concentración inversa de Simpson y mide la dominancia de las especies abundantes y prevalentes (Moreno *et al.*, 2011).

Para saber si había diferencias significativas en las comparaciones se calcularon los intervalos de confianza con el método de Bootstrap utilizando 1000 replicas.

RESULTADOS

Catálogo de referencia

Se colectaron 73 ejemplares de angiospermas en los alrededores del sitio de estudio con sus respectivas muestras de polen. Adicionalmente, se incorporaron nueve muestras de polen de ejemplares de herbario con síndrome quiropterofílico, por lo que el catálogo incluyó 82 especies, correspondientes a 15 familias y 38 géneros.

Análisis de la dieta

En los dos periodos de muestreo se capturaron 292 individuos con una proporción sexual de 3:1 (215 machos y 77 hembras). Se examinaron 445 laminillas de las cuales 292 son de polen del pelo correspondientes a ambos periodos muestreados, 2015-2016 ($n=109$) y 2017-2018 ($n=183$). Del total de muestras obtenidas del pelo, 277 muestras resultaron positivas para granos de polen, lo que representa el 94.8%. De las 183 capturas de *L. nivalis* para el segundo periodo se obtuvieron 154 muestras de excretas. De éstas, 44 presentaron restos de insectos y ácaros, representando el 28.5%. (Figura 2).

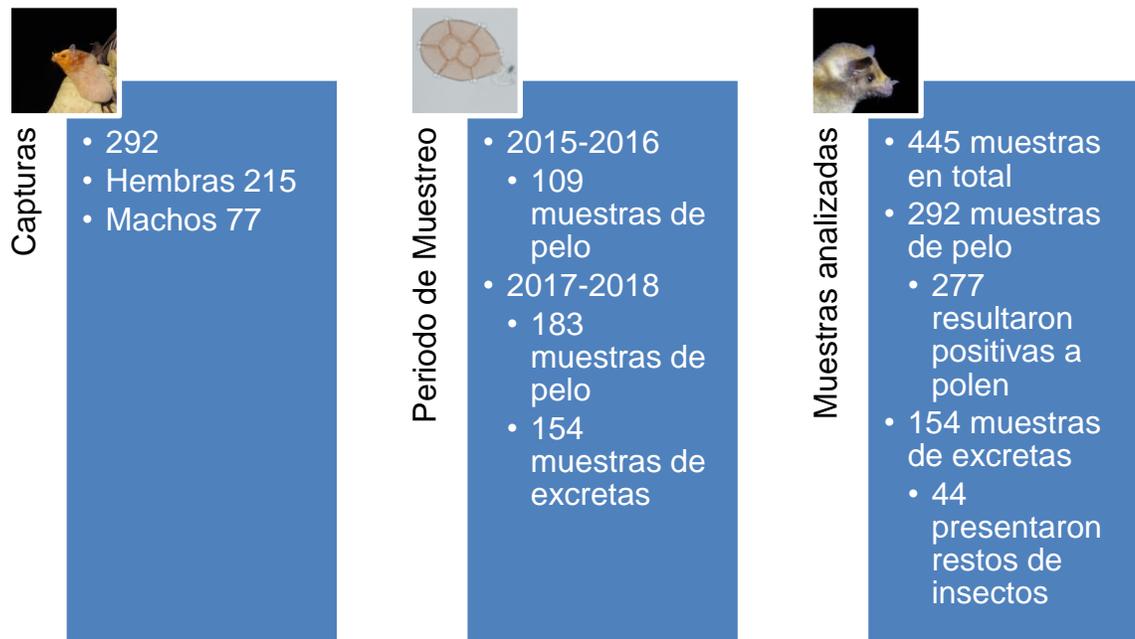


Figura 2. Captura de murciélagos y muestras analizadas.

En los resultados del análisis de complementariedad de métodos, se observó un total de 50 ítems en la dieta de *L. nivalis*, de los cuales 14 se reportaron en ambos métodos de colecta (pelo y excretas), lo que constituyen el 28% de la dieta. De los 29 ítems identificados en muestras de pelo, 15 fueron únicos y solo se encontraron con este método, los cuales representan el 30% de la dieta. En el caso de las excretas, 21 ítems fueron únicos, representando el 42%. Los índices de diversidad estimaron una riqueza de 29.66 ítems en la dieta a partir de muestras de pelo y una riqueza de 41.24 ítems para las excretas, por lo que representan el 54% y 77% respectivamente de la dieta de *L. nivalis*. Al utilizar ambos métodos para el estudio de la dieta, el estimador nos indicó que la dieta consiste de 53.12 ítems (Tabla 1).

Estos datos indican la importancia de la complementariedad de ambos métodos para conocer la dieta de *L. nivalis*, ya que cada uno ofrece datos valiosos para conocer los ítems que la constituyen (Figura 3).

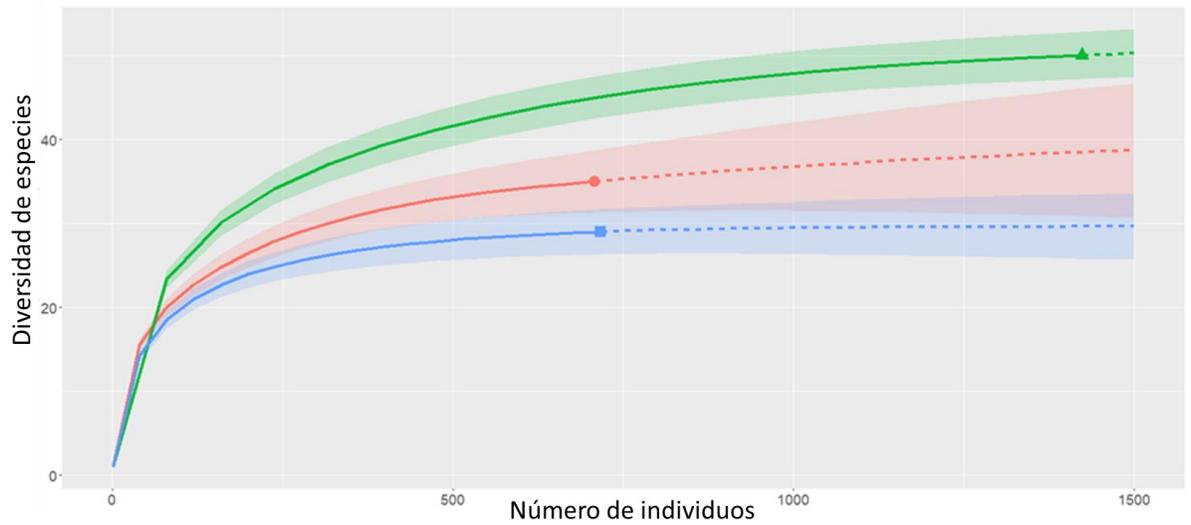


Figura 3. Complementariedad de métodos con interpolaciones y extrapolaciones de los datos de las muestras de pelo y excretas.

Interpolación
 Extrapolación
 ● Excretas
 ■ Pelo
 ▲ Pelo/Excretas

Tabla 1. Análisis de complementariedad (q0: riqueza de especies)

	Orden de diversidad	Estimada	Error estándar
Pelo	q0	29.666	1.304
Excretas		41.241	7.542
Combinados		53.123	3.655

Compleitud del muestreo de la dieta

Los resultados de los análisis de completitud para las comparaciones interanuales, la estacionalidad climática y sexuales nos indican que el esfuerzo de muestreo fue adecuado (Tabla 2).

Tabla 2. Compleitud de los muestreos para las comparaciones entre la variación interanual, estacionalidad climática y sexual la dieta de una población de *L. nivalis*.

	Número de muestra	Observadas	Compleitud
Machos	1074	50	0.99
Hembras	345	43	0.96
2015-2016	335	24	0.99
2017-2018	490	29	0.99
Lluvias	516	44	0.98
Secas	903	42	0.99

Composición de la dieta

Las especies más frecuentes encontradas en ambos métodos de muestreo fueron *Pinus sp.*, *Manfreda scabra*, *Ceiba sp.*, *Ipomoea murucoides*, *Ipomoea sp.*, *Agave sp.* (1-5) y *Pseudobombax ellipticum*. Estos 11 ítems de los 51 reportados en este trabajo constituyen el 67.5% de la dieta, en contraste con el 32.5% de los ítems restantes (40). Además, 28 ítems presentaron valores por debajo del 1% de frecuencia de aparición en el total del muestreo (Figur4).

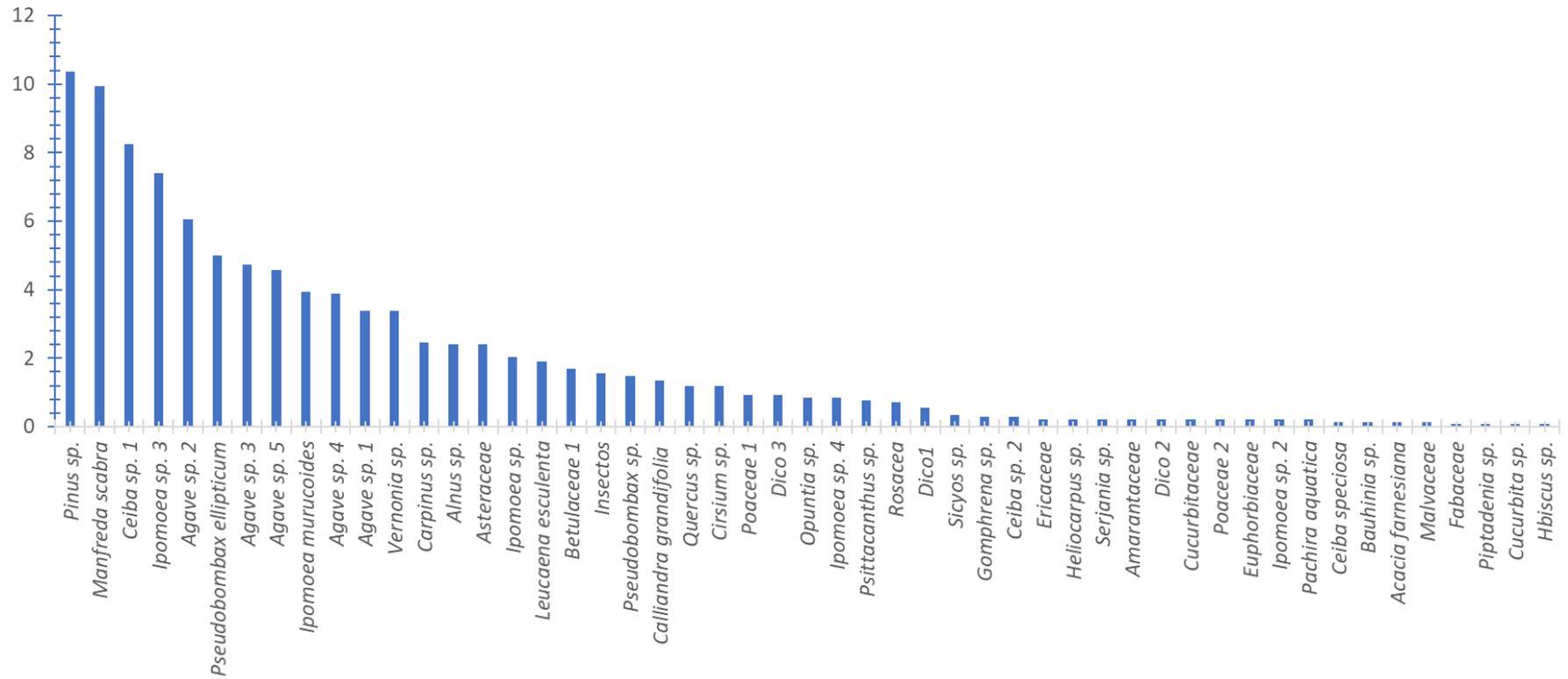


Figura 4. Frecuencia de ocurrencia de cada uno de los ítems presentes en las laminillas de pelo y excretas a lo largo de dos periodos de muestreo.

Variación interanual de la dieta

La riqueza estimada de ítems (q_0) entre el muestreo 2015-2016 y 2017-2018 varió notablemente con 24.12 y 29.66, respectivamente. El índice de equitatividad de Shannon (q_1) mostró que la dieta fue más diversa en el muestreo 2015-2016 con una equitatividad efectiva de 18.50 en comparación con el 14.83 del muestreo de 2017-2018. En el muestreo del 2017-2018 el índice de dominancia (q_2) fue menor en comparación del primero con 10.24 y 16.17 respectivamente. Los intervalos de confianza indicaron que hay diferencias significativas en los número q_0 , q_1 y q_2 de la comparación interanual (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis de la diversidad interanual (q_0 , q_1 , q_2).

	Números de Hill	Estimada	Limite inferior	Limite superior
2015-2016	q_0	24.12	24.00	26.91
2017-2018		29.66	29.05	36.79
2015-2016	q_1	18.50	17.85	19.88
2017-2018		14.83	14.38	16.09
2015-2016	q_2	16.17	15.47	17.72
2017-2018		10.24	10.05	11.33

Para el muestreo 2015-2016 la dieta consistió de 24 ítems, los de mayor frecuencia de ocurrencia fueron 12 (con frecuencias mayor al 3%) (*Manfreda scabra*, *Pinus* sp., *Ceiba* sp. 1, *Vernonia* sp., *Ipomoea* sp.3, *Ipomoea murucoides*, *Agave* sp. 1, *Agave* sp. 2, *Agave* sp. 4, *Carpinus* sp., Dico 1 y *Pseudobombax ellipticum*). Estos 12 ítems representan el 82.39% de la dieta. Los ítems con frecuencias más bajas (con menos del 1%) fueron cinco, los cuales representan el 2.69% de la dieta.

Para el 2017-2018 la dieta consistió de 29 ítems, los de mayor frecuencia de ocurrencia fueron nueve (*Manfreda scabra*., *Pinus* sp., *Ceiba* sp. 1, *Ipomoea murucoides*, *Agave* sp. 2, *Vernonia* sp., *Carpinus* sp., *Alnus* sp. y *Pseudobombax ellipticum*). Estos 9 ítems representan el 80.61% de la dieta. Los ítems con frecuencias bajas (con menos del 1%) fueron 13, los cuales representan el 7.14% de la dieta del segundo muestreo (Figura 5).

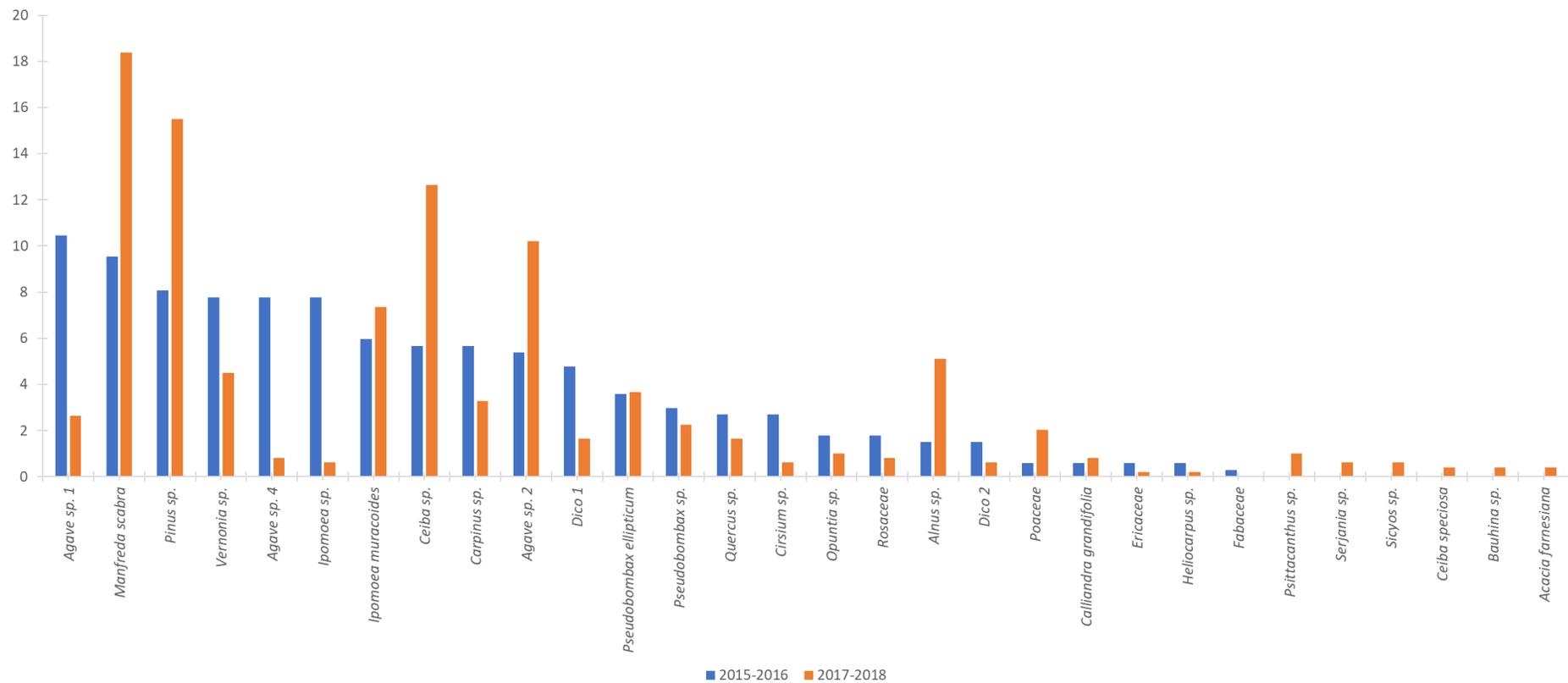


Figura 5. Frecuencia de ocurrencia de la dieta de una colonia residente del centro de México de *L. nivalis* entre 2015-2016 y 2017-2018.

Variación de la dieta entre la estacionalidad climática

La riqueza de especies estimada de ítems (q_0) entre las estaciones lluviosa y la seca varió con 48.04 y 43.99, respectivamente. El índice de equitatividad de Shannon (q_1) mostró que la dieta fue similar para la estacionalidad lluviosa y la seca con 24.38 y 24.65 respectivamente. El índice de dominancia (q_2) mostró que la dieta fue semejante con un valor de 17.80 para la estacionalidad lluviosa y de 18.88 para la estacionalidad seca (Tabla 4). Los intervalos de confianza indicaron que no hay diferencias significativas en los número q_0 , q_1 y q_2 de la comparación de estacionalidad climática.

Tabla 4. Índices de diversidad entre la estacionalidad climática (q_0 , q_1 , q_2).

	Números de Hill	Estimada	Limite inferior	Limite superior
Lluvias	q_0	48.04	44.90	62.05
Secas		43.99	42.27	56.34
Lluvias	q_1	24.38	23.19	26.35
Secas		24.65	24.04	26.03
Lluvias	q_2	17.80	17.24	19.74
Secas		18.88	18.51	20.37

La dieta en la estación lluviosa comprendió 44 ítems, de los cuales los que mayor frecuencia de ocurrencia presentaron fueron 15 (*Manfreda scabra.*, *Pinus* sp., *Ceiba* sp. 1, *Ipomoea* sp.3, *Ipomoea murucoides*, *Agave* sp. 1, *Agave* sp. 2, *Agave* sp. 3, *Agave* sp. 4, *Agave* sp. 5, *Carpinus* sp., *Leucaena esculenta*, *Calliandra grandifolia*, Asteraceae y *Pseudobombax ellipticum*). Estos ítems representan el 82.75% de la dieta. Los ítems con frecuencias más bajas (con menos del 1%) fueron 24, los cuales representan el 9.11% de la dieta.

La dieta en la estación climática de secas se constituyó por 42 ítems, de los cuales los que mayor frecuencia de ocurrencia fueron 12 (*Manfreda scabra.*, *Pinus* sp., *Ceiba* sp. 1, *Ipomoea* sp.3, *Ipomoea murucoides*, *Agave* sp. 2, *Agave* sp. 3, *Agave* sp. 4, *Agave* sp. 5, *Vernonia* sp., *Alnus* sp. y *Pseudobombax ellipticum*). Estos 12 ítems representan el 72.09% de la dieta. Los ítems con frecuencias de menos del 1%) fueron 16, y representan el 4.54% de la temporada de secas.

Estos resultados indican que la composición y la importancia de cada ítem fue distinta para cada estacionalidad climática, aunque se compartieron los ítems con frecuencias de ocurrencia altas entre las dos estaciones (*Manfreda scabra.*, *Pinus* sp., *Ceiba* sp. 1, *Ipomoea* sp.3, *Ipomoea murucoides*, *Agave* sp. 2, *Agave* sp. 3, *Agave* sp. 4, *Agave* sp. 5 y *Pseudobombax ellipticum* (Figura 6).

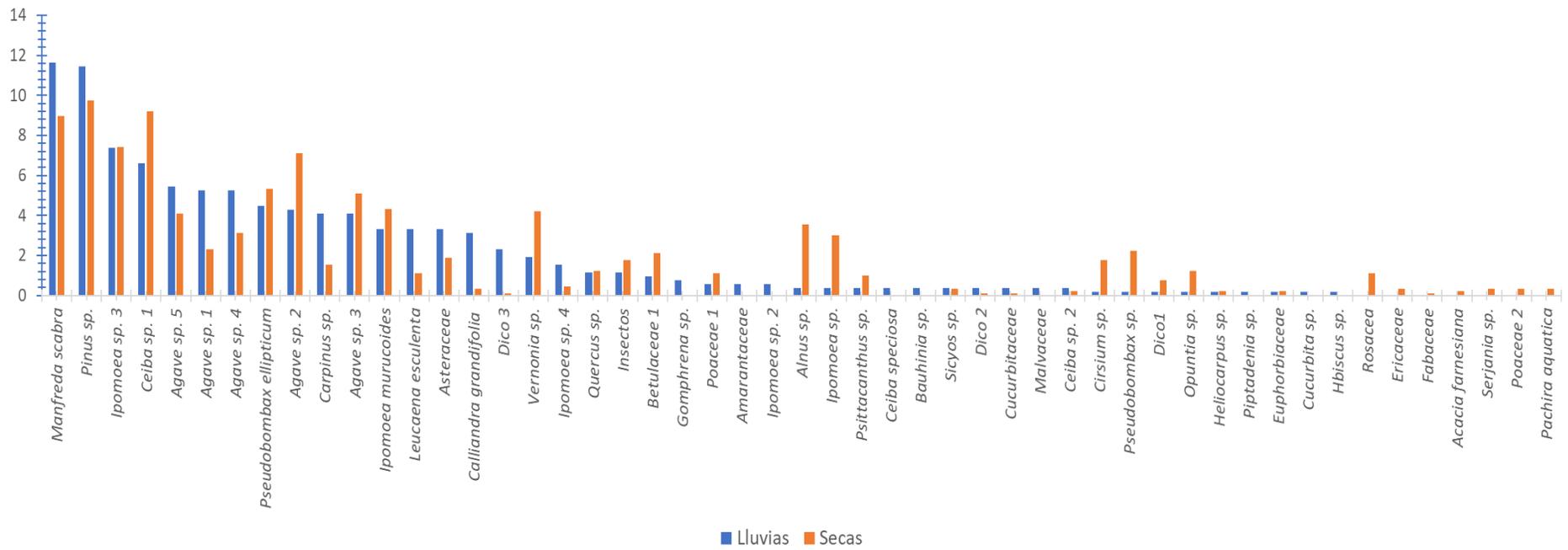


Figura 6. Frecuencia de ocurrencia de la dieta de una colonia residente del centro de México de *L. nivalis* de acuerdo a la estacionalidad climática.

Composición y diversidad de la dieta entre sexos

La riqueza de especies estimada de ítems (q_0) entre machos y hembras fue de 58.09 y 54.96 especies, respectivamente. Sin embargo, el índice de equitatividad de Shannon (q_1) mostró que las hembras presentaron un valor de 27.92 especies efectivas, en contraste con los machos que mostraron una equitatividad de 25.66. El índice de dominancia (q_2) mostró que los machos presentaron menor número de especies dominantes (18.73), es decir la dieta fue más equitativa en comparación con la dieta de las hembras, las cuales presentaron valores de 20.48 (Tabla 5). Los intervalos de confianza indicaron que no hay diferencias significativas en los número q_0 , q_1 y q_2 de la comparación entre sexos.

Tabla 5. Análisis de diversidad entre sexos (q_0 , q_1 , q_2).

	Números de Hill	Estimada	Limite inferior	Limite superior
Machos	q_0	58.09	51.84	85.53
Hembras		54.96	46.16	88.18
Machos	q_1	25.66	24.94	27.22
Hembras		27.92	25.63	30.85
Machos	q_2	18.73	18.42	20.16
Hembras		20.48	19.38	23.32

La dieta de los machos se constituyó por 50 ítems, de los cuales los que mayor frecuencia de ocurrencia presentaron fueron 11 (*Manfreda scabra.*, *Pinus sp.*, *Ceiba sp. 1*, *Ipomoea sp.3*, *Ipomoea murucoides*, *Agave sp. 1*, *Agave sp. 2*, *Agave sp. 3*, *Agave sp. 4*, *Agave sp. 5* y *Pseudobombax ellipticum*). Los ítems con frecuencias con menos del 1% fueron 24, los cuales representan el 5.77% de la dieta de los machos.

La dieta de las hembras consistió de 43 ítems, de los cuales los de mayor frecuencia de ocurrencia fueron 12 (*Manfreda scabra*, *Pinus sp.*, *Ceiba sp. 1*, *Ipomoea sp.3*, *Ipomoea murucoides*, *Agave sp. 1*, *Agave sp. 2*, *Agave sp. 3*, *Agave sp. 4*, *Vernonia sp.*, *Alnus sp.* y *Pseudobombax ellipticum*). Estos 12 ítems representan el 68.99% de la dieta. Los ítems con frecuencias bajas (con menos del 1%) fueron 19, los cuales representan el 7.83% de la dieta de las hembras.

Estos resultados indican que la composición y la importancia de cada ítem fue distinta entre machos y hembras, aunque compartieron los ítems con frecuencias de ocurrencia altas (*Manfreda scabra*, *Pinus sp.*, *Ceiba sp. 1*, *Ipomoea sp.3*, *Ipomoea murucoides*, *Agave sp. 1*, *Agave sp. 2*, *Agave sp. 3*, *Agave sp. 4* y *Pseudobombax ellipticum*) (Figura 7).

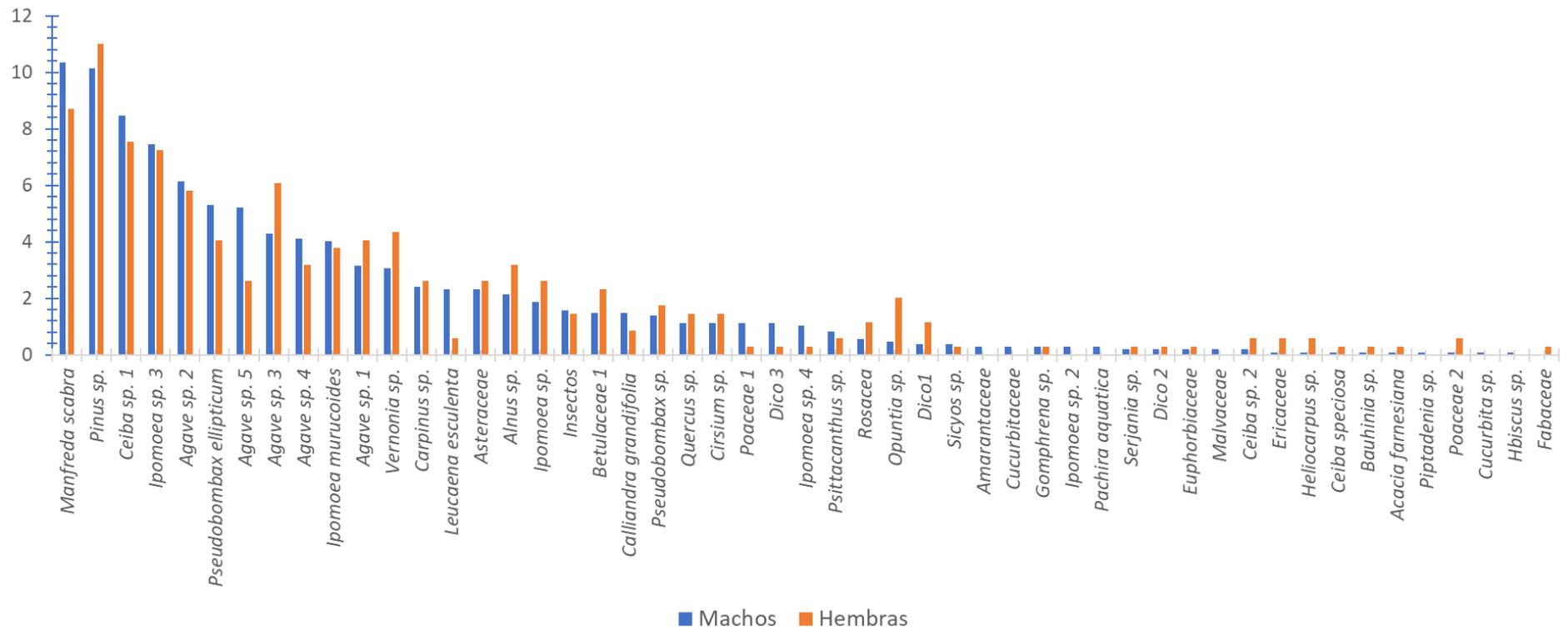


Figura 7. Frecuencia de ocurrencia de la dieta de una colonia residente del centro de México de *L. nivalis* entre sexos.

DISCUSIÓN

Este estudio evaluó la complementariedad de dos métodos no invasivos para estudiar la dieta de *Leptonycteris nivalis*. De acuerdo con Gallina y López-González, (2011), los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que un solo método no es suficiente para conocer la dieta, por lo tanto, resalta la importancia de estudios complementarios. Por otra parte, al analizar la riqueza de ítems registrados con cada método se puede notar que cada uno proporcionan información particular. Así también las especies que comparten como recurso.

Las frecuencias de ocurrencia mostraron que en todos los meses se presentaron recursos florales que fueron consumidos por *L. nivalis*. Los índices de diversidad verdadera mostraron que la dieta varía con respecto al número de especies presentes, así como las especies abundantes y se incrementa o disminuye la dominancia en algunas de ellas. Estos cambios en los recursos encontrados podrían estar ligados con la permanencia o el movimiento de algunos individuos de esta especie en la cueva. Aunque también existe la posibilidad de que algunos individuos realicen movimientos estacionales, por ejemplo, en respuesta a requerimientos energéticos más altos, y siguiendo gradientes de floración como ya se ha reportado en otros trabajos de *Leptonycteris* (Fleming y Nassar, 2002). Además de que algunos géneros de plantas cubren los altos requerimientos energéticos, como son la floración de los agaves, ya que son un recurso alimenticio fundamental porque producen grandes cantidades de néctar y polen durante la temporada de reproducción de los murciélagos nectarívoros (Álvarez y González-Quintero, 1970).

Sánchez y Medellín (2007), sugieren que *L. nivalis* es de hábitos alimenticios oportunista, ya que explota los recursos florales de la zona, respondiendo a la disponibilidad espacio-temporal de los recursos florales. Este comportamiento oportunista de alimentación ha sido bien documentado para el género *Leptonycteris* en las partes del norte de sus distribuciones en el estado de Morelos (Sanchez y Medellín, 2007).

En trabajos previos se reportaron 17 ítems que componen la dieta de *L. nivalis* (López-Segurajáuregui *et al.*, 2006 y Sánchez y Medellín 2007), en contraste con los 51 ítems en este estudio. Las diferencias en la composición de la dieta quizá se deban a la sistematización del muestreo y el número de muestras analizadas. Es posible señalar que un mayor número de muestras analizadas durante ciclos anuales proporciona información de las especies raras o poco frecuentes que son parte de la dieta de esta especie. Además, a pesar de las diferencias, las especies con las frecuencias de ocurrencia más importantes en la dieta de *L. nivalis* pertenecen a las familias Asparagaceae, Convolvulaceae, Malvaceae y Fabaceae. Asimismo se cuenta con estudios que indican que las familias Agavaceae, Bignoniaceae, Convolvulaceae y Cactaceae proveen de alimento a los murciélagos durante todo el año en el centro de México (Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

La información obtenida de la dieta en este trabajo permitió ampliar el conocimiento respecto a los recursos vegetales que está visitando este murciélago en la zona de estudio, así como la frecuencia de ocurrencia de cada uno de estos recursos. En un estudio previo se habían documentado solo 10 ítems en la dieta de esta especie (López-Segurajáuregui *et al.*, 2006; Sánchez y Medellín, 2007). De los 51 ítems identificados en este trabajo en la dieta de *L. nivalis*, 50 corresponden a recursos vegetales siendo los más importantes la familia Asparagaceae, Convolvulaceae y Malvaceae, las cuales presentan características asociadas al síndrome quiropterófilico como el género *Agave* (antesis nocturna, flores con colores pálidos, néctar diluido, entre otras).

Por otra parte, casi todas las plantas que aquí se registran tienen algunas de las características descritas para el síndrome quiropterófilico entre las que destaca la gran cantidad de polen en sus anteras y la producción de néctar durante la noche (Sazima y Sazima, 1975; Mori y Lovoba, 1982; Silva y Peracchi, 1999; McDonald, 2001; Tschapka y Dressler, 2002; Waser, 2005). Sin embargo, gran parte de estas plantas también concuerdan con algunas de las características del síndrome entomófilo y anemófilo; en particular las de la familia Asteraceae (Eguiarte *et al.*, 1987;

Harbone, 1995; Proctor *et al.*, 1996; Iqbal *et al.*, 2001; Arreola–Nava y Terrazas, 2003; Hernández–Conrique *et al.*, 2007).

El porcentaje de insectos encontrados en la dieta de *L. nivalis* es similar a lo ya reportado por Sánchez y Medellín (2007), quienes registraron 28.57% de exoesqueletos de insectos en la dieta de una colonia de esta especie habitando la cueva del Diablo, Morelos, ubicada a una distancia de 13 km de la colonia estudiada en este trabajo. Esta información podría sugerir que el consumo de este ítem ocurre de manera ocasional y en baja cantidad, o bien de manera accidental, ya que al alimentarse del néctar los insectos que también son atraídos por las flores pueden ser ingeridos.

En nuestro estudio se consideraron los granos de polen de *Alnus* sp. y de *Pinus* sp., los cuales presentaron frecuencias de ocurrencia alta y que por lo general se han excluido en otros trabajos (Sánchez-Casas y Álvarez, 2000). Esto se debe a la polinización anemofilia de ambos géneros (Lewis *et al.*, 1983). Es importante señalar que ambos ítems estuvieron presentes durante todo el muestreo y tuvieron frecuencias de ocurrencia altas, tanto en el pelo como en las excretas (se presentaron en 147 individuos de los 292 capturados). Debido a esto se incluyeron en el análisis para la caracterización de la dieta de *L. nivalis*. Los granos de polen de pino y alnus quizá se mantuvieron presentes en la dieta durante todo el año debido a que el sitio de estudio se encuentra en un área de transición de pino-encino, por lo que el polen se adhiere al pelo y puede ser ingerido cuando el animal se acicala, o bien que se haya quedado adherido en muchas flores de la zona y fue consumido de manera incidental cuando los individuos visitan las flores (O'Rourke, 1991). En este caso podríamos señalar que el consumo de estos ítems es pasivo. Por otra parte, se registraron granos de polen de las familias Asteraceae y Phytolacaceae y únicamente fueron identificadas a este nivel debido a la gran complejidad del polen de dichas familias, las cuales ya habían sido reportadas en estudios previos (Sánchez-Casas y Álvarez, 2000).

De las plantas registradas en la dieta de *L. nivalis*, cuatro especies de la familia Malvaceae constituyen el 16%. Las flores de *Ceiba* (Malvaceae) tienen características con síndrome quiropterófilico por la coloración y por producir néctar por las noches (Carranza y Blanco, 2000). Las flores son visitadas por murciélagos nectarívoros de los géneros *Anoura*, *Artibeus*, *Phyllostomus*, *Glossophaga* y *Leptonycteris* (Riechers *et al.*, 2003; Quesada *et al.*, 2004; Sperr, 2004; Lobo *et al.*, 2005; MacSwiney *et al.*, 2017). Por lo que nuestro estudio resalta la importancia de la familia Malvaceae en la dieta de *L. nivalis* y su relevancia para la conservación de sus poblaciones en esta zona del país.

Es este estudio también se registró polen de la familia Asteraceae. Las especies de esta familia presentan inflorescencias con características entomófilas, sin embargo, algunas especies atraen a otros animales que pudieran polinizarlas (Proctor *et al.*, 1996; Sánchez y Amat-García, 2005). Tal es el caso de murciélagos de los géneros *Leptonycteris* y *Glossophaga*, ya que existen registros de que ambos murciélagos se alimentan del néctar de esta familia (Sánchez-Casas y Álvarez; 2000; Riechers *et al.*, 2003).

La familia Fabaceae también se registró en este estudio; dado que producen néctar por la noche las especies del género *Calliandra*, formando no solo parte de la dieta del género *Leptonycteris* sino también del género *Glossophaga* (Lemke, 1985; Riechers *et al.*, 2003; Hernández-Conrique *et al.*, 2007).

En cactáceas columnares de los desiertos del norte de México se reportó que por la distancia a la que se encuentran distintas poblaciones de estas plantas, sería casi imposible que fueran polinizadas por otros agentes que no sean los quirópteros ya que pueden recorrer trayectos muy largos cada noche (Ceballos *et al.*, 1997). En nuestro estudio no se registraron en la dieta de *L. nivalis* cactáceas columnares del género *Stenocereus* distribuidas en el sur de Morelos (Martinez-Alvarado, 1985). Este género ha sido previamente reportado como un componente importante en la dieta de género *Leptonycteris*, pues los murciélagos de este género son su principal agente polinizador, en menor proporción también pueden ser polinizados por insectos y aves

(Ceballos *et al.*, 1997; Fleming y Nassar, 2002; Valiente- Banuet, 2002; Arreola-Nava y Terrazas, 2003; Ibarra- Cerdaña *et al.*, 2005). La ausencia de este género en la dieta caracterizada para esta zona del país podría deberse a que los murciélagos de la cueva Chichihuiteca no se mueven hasta la zona donde se encuentran individuos de *Stenocereus*, a más de 66 km de la cueva, aprovechando sólo los recursos disponibles cercanos a la zona del refugio. Otra cactácea registrada en este estudio fue el género *Opuntia* con frecuencias de ocurrencia por debajo del 1%, por lo que se sugiere que es un recurso ocasional de la dieta en esta zona del país.

Al analizar la composición de la riqueza de la dieta entre años, para el segundo muestreo ésta fue mayor en comparación con el primero. Además de que la importancia de los ítems entre años fue distinta ya que en el primer muestreo fue más homogénea, ya que los ítems con frecuencias de ocurrencia mayores al 10% fueron *Manfreda scabra*, *Pinus* sp., *Ceiba* sp., *Agave* sp. 2, representando el 55% de la composición de la dieta en este año. Estos datos nos sugieren que se presentó una diferencia notable en cuanto a las plantas que componen la dieta de esta especie año con año. Esta variación anual de la dieta puede deberse a la biología de los recursos florales, así como también a la presencia o ausencia de estos recursos debido a eventos naturales como incendios forestales o cambios en precipitación, así como antropogénicos como el cambio de uso de suelo por agricultura o urbanización, por mencionar algunos. Por lo que los murciélagos tienen que diversificar los parches donde forrajean (Regan *et al.*, 2015).

La variación temporal de la dieta de los murciélagos herbívoros es una consecuencia directa de la disponibilidad de los recursos alimenticios. Las causas documentadas en la literatura incluyen la migración, el uso estacional del ambiente y el cambio en la dieta (Bonaccorso, 1979; Dinnerstein, 1986; Ceballos *et al.*, 1997). Debido a lo anterior, se puede suponer que las hembras de *L. nivalis* de esta zona realizan migraciones (locales o regionales), con mayor abundancia de recursos para sus necesidades de alimentación y reproducción, como ha sido observado en otras regiones (Fleming, 1982).

El análisis de dieta en función de la estacionalidad climática mostró diferencias considerables en la composición de plantas utilizadas por *L. nivalis* en las temporadas seca y húmeda del año, lo que puede estar relacionado con la época de floración de diferentes plantas (Sánchez-Casas y Álvarez, 2000). Sin embargo, no existen estudios en la zona que documente la fenología de las plantas que sirven de recurso para *L. nivalis*, por lo que futuros estudios podrían enfocarse en el uso en función a la disponibilidad de los recursos.

La proporción de cada ítem en la dieta de *L. nivalis* y su variación a lo largo del año, están relacionadas con la variación estacional en la disponibilidad de los recursos vegetales en el área donde se encuentra esta especie. La hipótesis de cambios alimentarios dependiendo de la época del año ya había sido planteada por Álvarez y Gómez-Quintero (1970) y Quiroz *et al.*, (1986). En este estudio, se encontraron diferencias en las plantas consumidas por *L. nivalis* dependiendo de la época del año, lo que se relaciona de manera directa con la floración de las plantas. La mayoría de las plantas visitadas por murciélagos florecen en primavera o verano, época en la cual son más visibles las flores (Fleming, 1995). Los datos obtenidos en este estudio refuerzan esta hipótesis, ya que se observaron diferencias en la composición de especies para cada temporada registrando 44 ítems para la temporada de lluvias y 42 para la temporada de secas, pero compartieron ítems con frecuencia de ocurrencia más importante pertenecientes a las familias Asparagaceae, Convolvulaceae y Malvaceae. Sin embargo, aunque la composición es diferente, la dieta fue igualmente diversa para cada temporada.

Se estima que los murciélagos cuentan con un tiempo limitado para la alimentación debido a que requieren mucha energía en el vuelo para desplazarse. Por ello, seleccionar un alimento entre muchos elementos potenciales puede ser crítico para su supervivencia y éxito reproductivo (Morrison *et al.*, 1999). De aquí la importancia de realizar estudios enfocados en analizar las variaciones anuales, temporales y entre sexos. Estas nos indican que existen diferencias en la composición y la frecuencia de ocurrencia de cada ítem, a través del tiempo o si existen recursos más importantes durante el año para los murciélagos.

A pesar de que los ítems más importantes en la dieta de hembras y machos pertenecen a las familias Asparagaceae, Convolvulaceae y Malvaceae, el análisis comparativo entre sexos mostró diferencias en el consumo de recursos vegetales entre hembras y machos; además se observó la presencia de recursos vegetales únicos en cada sexo. Estos resultados se explican si las hembras se alimentan del recurso disponible más cercano y los machos realizan desplazamientos lejanos a otras zonas de forrajeo (Fleming *et al.*, 1993; Sosa y Soriano, 1996). Es posible que las discrepancias sexuales de las frecuencias de granos de polen en las muestras se deban a necesidades reproductivas de las hembras a que visiten con mayor frecuencia las flores para alimentarse de néctar o probablemente se acerquen a ellas en busca de los insectos (Caballero-Martínez *et al.*, 2009). Las diferencias entre los resultados de riqueza, equitatividad y dominancia quizá se deban a los requerimientos del estado reproductivo en el que se encuentran, aunque en este estudio no se evaluó detalladamente esto por que al inicio de la gestación las hembras se mueven o abandonan el refugio (posiblemente a una colonia de maternidad) y no regresan hasta después de la lactancia. Por lo que sería pertinente indagar en la condición reproductiva y determinar si los recursos que están consumiendo varían con relación a ésta.

Consideraciones de conservación

Además de la importancia de las áreas de forrajeo y los recursos vegetales que son primordiales para el establecimiento y permanencia de las especies de murciélagos polívoros-nectarívoros, los sitios de refugio que les proporcionan diversas condiciones para su establecimiento como especies residentes o migratorias también son un elemento a considerar para su conservación. La destrucción de refugios utilizados por los murciélagos nectarívoros por los pobladores locales tiene como base el hecho de que éstos los confunden con el vampiro *Desmodus rotundus*, especie que afecta fuertemente al sector ganadero. Ariza (2016) reportó a *L. nivalis* como una especie residente de la cueva Chichihuiteca, tras concluir un muestreo mensual durante un año, en el cual se capturó y videograbó a la especie todos los meses de muestreo. Estos datos coinciden con las capturas realizadas en los

muestreos de este trabajo, con lo que se puede señalar que la cueva funge como un refugio permanente para la especie. Esta particularidad nos podría sugerir que la zona cuenta con los recursos necesarios para satisfacer las necesidades de alimentación de *L. nivalis*. Por lo cual una manera de mitigar el impacto por actividades humanas a esta cueva sería informar a los pobladores locales acerca de la importancia de la diversidad de murciélagos, en particular los beneficios de los murciélagos nectarívoros, y la necesidad de proteger sus refugios. Algunas prácticas de difusión ya realizadas en lugares específicos cercanos a refugios importantes en el centro de México, han permitido disminuir las actividades destructivas realizadas cotidianamente por los habitantes, los cuales ahora son capaces de reconocer refugios habitados por vampiros distinguiéndolos de los de otras especies. En todo caso, el problema principal, que es la erradicación de las poblaciones de murciélagos en las cuevas, aun persiste y en la medida en que no se cuente con un método de control de las poblaciones de vampiro, el cual vaya de la mano a la divulgación, la sensibilización y la concientización de nuestras acciones, no será posible lograr una protección adecuada de los sistemas de polinización más vulnerables (Valiente-Banuet, 2002).

En México se han propuesto cuatro regiones como áreas prioritarias para la conservación de las glosófagos: la Sierra Madre Occidental, la Cuenca de Balsas, la Sierra Madre del Sur y las tierras bajas del sureste. Debido a la gran riqueza de especies de la región, las tierras bajas del sureste de México están relativamente bien representadas en el sistema mexicano de áreas protegidas (Gómez-Pompa y Dirzo, 1995). En particular, la cuenca del Balsas tiene una importancia primordial tanto para los murciélagos que se alimentan de néctar como para las plantas quiropterófilas (Valiente-Banuet *et al.*, 1996), pero está casi totalmente desprotegida. Una de las limitantes para definir acciones de conservación es la escasa disponibilidad de información sobre la biología y ecología de las especies en riesgo, por eso la importancia de este tipo de estudios. En el caso de los murciélagos nectarívoros *L. nivalis*, su sobrevivencia depende de la disponibilidad de alimento (por ejemplo, principalmente néctar de flores), y de sitios de refugio (por ejemplo, cuevas) que

reúnen las características requeridas. Además del conocimiento ecológico, la adecuada implementación de estrategias de conservación requiere considerar el componente social e incluir a las comunidades locales (Brosius *et al.*, 1998).

Para garantizar la preservación de la rica fauna de murciélagos que se alimentan de néctar en México y proveen el servicio de polinización para numerosas plantas, se deben tomar medidas para aumentar el número de áreas protegidas en esta zona (Arita y Santos del Prado, 1999). Por lo que trabajos como este contribuyen a la generación de información y con esta poder justificar la toma de decisiones para la creación de estas áreas. La cueva Chichihuiteca resguarda a una población residente de *L. nivalis*, la cual visita a un gran número de plantas de la región. Este refugio se encuentra dentro de un área Natural Protegida, pero a pesar de esto no cuenta con ninguna medida de protección. Por lo tanto, es importante promover medidas de conservación integrales basadas en un enfoque a nivel del ecosistema que permita la conservación de grandes grupos de especies mutualistas (por ejemplo: agaves, cactáceas columnares y murciélagos nectarívoros). No obstante, son necesarios otros estudios que documenten y con ellos se mejoren los planes de manejo de las reservas ya que no consideran la preservación de las interacciones mutualistas que se establecen entre los animales y las plantas, mismas que en la mayoría de los casos son desconocidas e involucran a especies de plantas y animales consideradas bajo algún grado de amenaza de conservación.

CONCLUSIONES

La riqueza de la dieta de *Leptonycteris nivalis* es cuatro veces mayor a la reportada en un estudio previo de una localidad cercana.

Se evidenció que los muestreos sistemáticos para el estudio de la dieta de *L. nivalis* proporcionan una completitud superior al 0.95, lo cual se sugiere que en este trabajo se reporta por lo menos el 95% de los ítems que está consumiendo esta especie en la zona de estudio.

De los 51 ítems reportados en este estudio, 28 presentaron frecuencias de ocurrencia por debajo del 1%, por lo que sugieren que son ocasionales.

Aunque la dieta de este murciélago depende principalmente de cuatro componentes (*Pinus* sp., *Manfreda scabra*, *Ceiba* sp. 1 y *Ipomoea* sp. 3), existen notables variaciones interanuales, lo que permite sugerir que esta especie está utilizando los recursos flores disponibles en la zona.

Las diferencias entre sexos fueron notables en la composición e importancias de los ítems, ya que los machos presentaron una dieta más diversa en comparación con las hembras (50 y 43 ítems, respectivamente).

La estacionalidad climática reflejó cambios en la composición de la dieta de esta especie, sugiriendo que *L. nivalis* está consumiendo los recursos florales que se presentan en cada temporada.

A diferencia de otros estudios que reportaron a las cactáceas columnares como parte de la dieta de *L. nivalis*, en este trabajo no se presentaron. Además de que se incluyó al polen de pino como parte del estudio, debido a que fue un componente importante de la dieta presente tanto en las laminillas pelo como de excretas (>10%), aunque se considera que lo adquieren de manera pasiva (por ejemplo, por deposición en las flores).

La variación alimentaria estacional se encuentra en función de las plantas que están en floración en un momento dado y varía considerablemente entre la época de lluvias y la de secas.

La complementariedad de métodos nos proporciona mejores resultados en comparación a que solo se emplee alguno de los dos, ya que se podría perder entre el 30 al 50 % de los ítems de la dieta.

LITERATURA CITADA

Aizen, M. A., Vázquez, D. P. y Smith-Ramírez, C. 2002. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 79-97.

Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, P. A., Dalton, V., Feinsinger, P., Inouye, D., Ingram, M., Jones, C. E., Kennedy, K., Nabham, G. P., Pavlik, B., Tepedino, V., Torchio, P. y Walker, S. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12: 8-17.

Álvarez, T. y González-Quintero, L. 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*. 18:137-165.

Álvarez, T. y Sánchez-Casas, N. 1999. Diferenciación alimentaria entre los sexos de *Glossophaga soricina* (Chiroptera: Phyllostomidae) en México. *Revista de Biología Tropical*. 47: 1129-1136.

Arias, E.; Cadenillas, R. y Pacheco, V. 2009. Dieta de murciélagos nectarívoros del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes. *Revista Peruana de Biología* 16: 187–190.

Arita, H. T. 1991. Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. *Journal of Mammalogy*, 72:706-714.

Arita, H. T. y Santos del Prado, K. 1999. Conservation biology of the nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* 80: 31–41.

Ariza, M. I. 2016. Tamaño, Estructura Poblacional Y Composición Temporal De La Comunidad De Murciélagos De La Cueva Chichihuiteca En El Estado De Morelos. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México. Pp.34.

Arreola–Nava, H. J. y Terrazas, T. 2003. Especies de *Stenocereus* con aréolas morenas: Clave y descripciones. *Acta Botánica Mexicana*. 64: 1–18.

Arteaga, L. L., Aguirre, L. F. y Moya, M. I. 2006. Seed Rain Produced by Bats and Birds in Forest Islands in a Neotropical Savanna. *Biotropica* 38 (6): 718-724.

Baker, H. G., Baker, I. y Hodges S. A. 1998. Sugar composition of nectar and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica*. 30: 559-586.

Bascompte, J. y Jordano, P. 2014. *Mutualistic Networks*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton, USA.

Bawa KS. 1990. Plant–pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399–422.

Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bull. Florida State Mus., Biol. Sci.* 24: 359-408.

Bonaccorso, F. J., Arends, A., Genound, M., Canton, D. y Morton, T. 1992. Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (*Mormoopidae*) in Venezuela. *J. Mammal.* 73:365-378

Boucher, D. H., James S. y Keeler, K. H. 1982. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 315-347.

Butanda-Cervera, A., Vazquez-Yañez, C. y Trejol, L. 1978. La polinización quitopterófila: una revisión bibliográfica. *Biotica*. 3: 29-35.

Caballero-Martínez, L. A.; Rivas-Manzano, I. V. y Aguilera-Gómez L. I. 2009. Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Ixtapan del Oro, Estado de México. *Acta Zoológica Mexicana*. 25: 161-175.

Ceballos, G. 2014. *Mammals of Mexico*. CONABIO-UNAM.

Ceballos, G. y Oliva, G. 2005. Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.

Ceballos, G., Arroyo-Cabrales, J., Medellín, R. A., Medrano-González, L. y Oliva, G. 2014. Diversity and Conservation. Pp. 1-44, en: Mammals of Mexico. Ed. Ceballos, G. Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.

Ceballos, G., Fleming, T., Chávez, C. y Nassar, J. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. Journal of Mammalogy. 8: 1220–1230.

Chao, A y Shen, T-J. 2003. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. Environmental and Ecological Statistics. 10: 429-443.

Chao, A., Gotelli, N. G., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K. y Ellison, A. M. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species biodiversity studies. Ecological Monographs. 84: 45–67.

Dafni, A. 1992. Pollination Ecology: a Practical Approach. Oxford: Oxford University Press. 250 pp.

Dafni, A., Pacini, E. y Nepi, M. 2005. Pollen and stigma biology. En: Practical Pollination Biology. Ed. Dafni, E., P. G. Kevan y B. C. Husband. Enviroquest, Cambridge, Ontario. Pp. 83-146.

Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. Biotropica 18: 307-318.

Dobat, K. 1985. Blüten und Fledermäuse. Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde (Chiropterophilie). Frankfurt/M: Verlag Waldemar Kramer. 370 pp.

Dobat, K. y Peikert-Holle, T. 1985. Blüten und fledermause. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main.

Easterla, D. A. 1972. Status of *Leptonycteris nivalis* (Phyllostomatidae) in Big Bend National Park, Texas. The Southwestern Naturalist. 17:287-292.

Eguiarte, L.; Martínez del Río, C. y Arita, H. 1987. El nectar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. Biotropica.;19: 74–82.

Erdtman, G. 1960. The acetolysis method. Svensk Botanisk Tidskrift 54: 561-564.

Faegri, K. y van der Pijl, L. 1979. The principles of pollination biology. 3rd. ed. Pergamon Press, Oxford. 248 pp.

Fleming, T. H. 1982. The foraging strategies of plant-visiting bats. In: Kunz, T. H. ed. Ecology of bats. New York: Plenum Press, 287–325

Fleming, T. H. 1995. Pollination and frugivory in phyllostomid bats of arid regions. Marmosiana. 1: 87-93.

Fleming, T. H. y J. Nassar. 2002. Population biology of the lesser long-nosed bat *Leptonycteris curasoae* in Mexico and northern South America. Pp. 283–305. In Fleming, T.H. y Valiente–Banuet, A. (eds) Columnar cacti and their mutualists: Evolution, ecology, and conservation. Tucson, Arizona. The University of Arizona Press. Arizona.

Fleming, T. H. y Muchhala, N. 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. Journal of Biogeography; 35:764–780.

Fleming, T. H. y Nassar, J. 2002. Population biology of the lesser long-nosed bat *Leptonycteris curasoae* in Mexico and northern South America. Pp. 283–305. En

Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation. Eds. Fleming, T. H. y Valiente-Banuet, A. University of Arizona Press, Tucson.

Fleming, T. H. y Nassar, J. 2002. Population biology of the lesser long-nosed bat *Leptonycteris curasoae* in Mexico and northern South America. Pp. 283–305. En Fleming, T.H. y Valiente-Banuet, A. (eds) Columnar cacti and their mutualists: Evolution, ecology, and conservation. Tucson, Arizona. The University of Arizona Press. Arizona.

Fleming, T. H. y Sosa, V. J. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75: 845-851.

Fleming, T. H., Geiselman, C. y Kress, W. J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of Botany* 104: 1017–1043.

Fleming, T. H., Nuñez, R. A. y Lobo, L. S. 1993. Seasonal Changes in the Diets of Migrant and Non-Migrant Nectarivorous Bats as Revealed by Carbon Stable Isotope Analysis. *Oecologia*, 94: 72-75.

Freeman, P. W. 1995. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. *Biological Journal of the Linnean Society* 56: 439-463.

Gallina, S. y López-González, C. 2011. Manual de técnicas para el estudio de la fauna. Volumen I. Universidad Autónoma de Querétaro-Instituto de Ecología, A. C. Querétaro, México. 377 pp.

Gomez-Pompa, A., y Dirzo, R. 1995. Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Mexico City, Mexico.

Gómez-Ruiz, E. P. y Lacher, T. E. 2016. Modelling the potential geographic distribution of an endangered pollination corridor in Mexico and the United States. *Biodiversity Research*. 23: 67-78.

Hamilton, I., y Barclay, R. M. R. 1994. Patterns of daily torpor and day-roost selection by male and female big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Canadian Journal of Zoology* 72:744–749

Harbone, J. B. 1995. Recent advances in chemical ecology. Plant Science Laboratories, University of Reading. Londres, Inglaterra.

Harcombe, P. A., Cameron, G. N., y Glumac, E. G. 1993. Above-ground net primary productivity in adjacent grassland and woodland on the coastal prairie of Texas, USA. *Journal of Vegetation Science*. 4:521–530.

Heithaus, E. R.; Opler, P. A. y Baker, H. G. 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant pollinator coevolution. *Ecology*. 55:412–419.

Helversen, D. v. y Helversen, O. v. 1975a. *Glossophaga soricina* (Phyllostomatidae) – Nahrungsaufnahme. Publ. Wiss. Film E 1837, 3-10.

Helversen, D. v. y Helversen, O. v. 1975b. *Glossophaga soricina* (Phyllostomatidae) – Flug auf der Stelle. Publ. Wiss. Film E 1838, 10-17.

Helversen, O. v. 1993. Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. En: Barthlott W, Naumann CM, Schmidt-Loske K, Schuchmann K-L, eds. Plant–animal interactions in tropical environments. Bonn: Museum Alexander König. 41–59.

Helversen, D. v., Holderied, M W. y Helversen, O. v. 2003. Echoes of bat-pollinated bell-shaped flowers: conspicuous for nectar-feeding bats? *Journal of Experimental Biology*, 206, 1025-1034.

Helversen, O. v. y Winter, Y. 2003. Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. In: Kunz T. H. y Fenton, M. B. (Eds.). *Bat Ecology*. The University of Chicago Press, USA. pp. 346-397.

Hernández–Conrique, D., Ornelas, J. F., García, J. G. y Vargas, C. F. 2007. Nectar production of *Calliandra longipedicellata* (Fabaceae: Mimosoideae), an endemic mexican shrub with multiple potential pollinators. *Biotrópica*. 1–9.

Hesse, M., Halbritter, H., Zetter, R., Weber, M., Buchner, R., Frosch-Radivo, A. y Ulrich, S. 2009. Pollen terminology. An illustrated handbook. Vienna: Springer. Pp. 266.

Hill, J. E. y Smith, Y. D. 1984. *Bats, A Natural History*. British Museum. London.

Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427–432

Howe, H. F. y Westley, L. C. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York. 274 pp.

Howell, D. J. 1974. Bats and pollen, physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology* 48:263-276.

Hsieh, T. C., Ma, K. H. y Chao, A. 2016. iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*. 7: 1451-1456.

Humphrey, S. R. 1975. Nursery roosts and community diversity of Nearctic bats. *Journal of Mammalogy*, 56:321-346.

Ibarra–Cerdeña C., Iñiguez–Dávalos, L. y Sánchez–Cordero, V. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* 92: 503–509.

Iqbal, M., Wijesekera, K. y Hapukotuwa, R. 2001. Fruits and flowers in *Brugmansia candida*. *Ceylon Journal of Science, Biological Sciences* 28: 19–20.

Jones, G. D. 2012. Pollen analyses for pollination research, unacetolyzed pollen. *Journal of Pollination Ecology*. 9: 96-107.

Jones, G. D. 2014. Pollen analyses for pollination research, acetolysis. *Journal of Pollination Ecology*. 13: 203-217.

Kearns, C. A., Inouye, D. W. y Waser, N. M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 29: 83–112.

Klare, U., Kamler, J. F. y Macdonald, D. W. 2011. A comparison and critique of different scat-analysis methods for determining carnivore diets. *Mammal Review*. 41: 294–312.

Koptur, S. 1994. Floral and extrafloral nectars of neotropical Inga trees: a comparison of their constituents and composition. *Biotropica* 26: 276–284.

Kunz, T. 1973. Resource utilization: temporal and spatial components of bat activity in central Iowa. *Journal of Mammalogy*. 54: 14–32.

Kunz, T. H., de Torrez, E. B., Bauer, D., Lobova, T. y Fleming, T. H. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1223: 1-38.

Lemke, T. O. 1985. Pollen carrying by the nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* in a suburban environment. *Biotropica* 17: 107–111.

Lewis, W. H., Vinaey, P. y Zeengre, V. E. 1983. Airborne and allergenic pollen in North America. The Johns Hopkins University Press. 288 pp.

Lobo, J. A., Quesada, M. y Stoner, K. E. 2005. Effects of pollination by bats on the mating system of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) populations in two tropical zones in Costa Rica. *Am Journal Botanic* 92:370–376. doi:10.3732/ajb.92.2.370

López-Segurajáuregui, G. 2010. Dieta del murciélago magueyero mexicano *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllosomidae) en cuatro cuevas del centro de México. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, México. 138 pp.

Lopez-Segurajaregui, G., Toledo-Gutierrez, K. y Medellin, R. A. 2006. Cueva del Diablo: a Bat cave in Tepoztlan. Association for Mexican Cave Studies Bulletin 19: 264-270.

Lot, A. y Chiang, F. 1990. Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos. Consejo Nacional de la Flora de México, México, D. F. 142 pp.

Marshall, A. G., 1983. Bats, flowers and fruits: Evolutionary relationships in the old world. Biological Journal of Linnaen Society. 20: 115-135.

McDonald, A. 2001. Revision of Ipomoea series Tyrianthinae (Convolvulaceae). Lundellia 4: 76–93.

McNab, B. K. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. In: Kunz, T. H. (Ed.), Ecology of Bats. Plenum, New York, NY, pp. 151–200.

Medellín, R. 2016. *Leptonycteris nivalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T11697A22126172. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T11697A22126172.en>. Downloaded on 13 May 2019.

Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E. y Pavón, N. P. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. Revista Mexicana de Biodiversidad, 82, 1249-1261.

Mori, S. A. y Lovoba, T. A. 1982. Bat/plant interactions in the Neotropics. The New York Botanical Garden. Comunicado especial. Nueva, York.

Morrison, M. L., Marcot, B. G. y Mannan, R. W. 1999. Wildlife-habitat relationships: concepts and applications. NCASI Technical Bulletin. Pp. 371.

Muchhala, N. y Jarrin -V., P. 2002. Flower Visitation by Bats in Cloud Forests of Western Ecuador. Biotropica 34: 387-395.

Muchhala, N. y Potts, M. D. 2007. Character displacement among bat-pollinated flowers of the genus *Burmeistera*: analysis of mechanism, process and pattern. *Proceedings of the Royal Society B- Biological Sciences*. 274: 2731–2737.

Muchhala, N. y Thomson, J. D. 2010. Fur versus feathers: pollen delivery by bats and hummingbirds and consequences for pollen production. *The American Naturalist*. 175: 717–726.

Muñoz-Romo, M., Sosa, M. y Quintero, Y. C. 2005. Digestibilidad del polen de cactáceas columnares en los murciélagos glosófagos *Glossophaga longirostris* y *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Revista de Biología Tropical*. 53: 277-280.

Nassar, J. M., Ramírez, N. y Linares, O. 1997. Comparative Pollination Biology of Venezuelan Columnar Cacti and the Role of Nectar-Feeding Bats in Their Sexual Reproduction. *American Journal of Botany*. 84: 918-927.

O'Rourke, M. K. 1991. Pollen in packrat middens. The contribution of filtration. *Grana* 30: 337–341.

Ollerton, J. Winfree, R. y Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*. 120: 321–326.

Pfrimmer, H. y Wilkins, K. T. 1988. *Leptonycteris nivalis*. *Mammalian Species*. 307: 1–4.

Proctor, M., Yeo, P. y Lack, A. 1996. The natural history of pollination. The New Naturalist Series. Harper Collins Publishers, London.

Quesada, M., Stoner, K. E., Lobo, J. A., Herrerías-Diego, Y., Palacios- Guevara, C., Munguía-Rosas, M. A., O.-Salazar, K. A. y Rosas-Guerrero, V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat–pollinated Bombacaceous trees. *Biotropica*. 36: 131–138.

Quiroz, D. L., Xelhuantzi, M. S. y Zamora, M. C. 1986. Análisis palinológico del contenido gastrointestinal de los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuena* de las Grutas de Juxtlahuaca, Guerrero. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México. 1-55.

Ratto, F., Simmons, B. I., Spake, R., Zamora-Gutierrez, V., MacDonald, M. A., Merriman, J. C., Tremlett, C. J., Poppy, G. M., Peh, K. S-H y Dicks, L. V. 2018. Global importance of vertebrate pollinators for plant reproductive success: a meta- análisis. The Ecological Society of America. 16: 82-90.

Regan, E. C., Santini, L., Ingwall-King, L., Hoffmann, M., Rondinini, C., Symes, A., Taylor, J. y Butchart, S. H. M. 2015. Global trends in the status of bird and mammal pollinators. Conservation Letters. 8:397–403.

Riechers, A., Martínez-Coronel, M. y Vidal, R. 2003. Consumo de polen de una colonia de maternidad de *Leptonycteris curasoae yerbabuena* en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Anales del Instituto de Biología UNAM. 74: 43-66.

Rizo-Aguilar, A., Ávila-Torressagatón, L. G., Fuentes-Vargas, L., Lara-Nuñez, A. C., Flores-Nuñez, G. I. y Albino-Miranda, S. 2015. Técnicas para el estudio de los murciélagos. Pp: 163- 188. En Manual de técnicas para el estudio de la fauna. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México.

Robacker, D. C., Meeuse, B. J. D. y Erickson, E. H. 1988. Floral aroma: how far will plants go to attract pollinators? BioScience. 38:390-398.

Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A., Arizmendi, C., Alcántara-Eguren, A. y Arita, H. 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.

Rzedowski, J. 1994. Vegetación de México. Editorial Limusa. México. Pp. 432.

Sánchez, N. D. y Amat-García, G. D. 2005. Diversidad de la fauna de artrópodos terrestres en el humedal Jaboque, Bogotá – Colombia. *Caldasia* 27: 311–329.

Sánchez, R. 2004. Dieta del murciélago magueyero mayor *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllosomidae) en la Cueva del Diablo, Tepoztlán, Morelos. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, México. 102 pp.

Sánchez, R. y Medellín, R. A. 2007. Food habits of the threatened bat *Leptonycteris nivalis* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a mating roost in Mexico. *Journal of Natural History*. 41: 1753-1764.

Sánchez-Casas, N. y Álvarez, T. 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana* 81:23–62.

Sazima, I. y M. Sazima. 1975. Polinização das flores pelos morcegos. Só Brasil. Editora ABZ Ltda. São Paulo. Brasil.

Schmidly, D. J. 1991. The bats of Texas. Texas A y M University Press, College Station, Texas, EUA. *Journal of Mammalogy*. 73: 233-234.

SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma oficial mexicana. NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. Órgano del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. 30 de diciembre de 2010, Segunda edición. 2:1.78.

Silva, S. S. y Peracchi, A. L. 1999. Visits of bats to flowers of *Lafoensia glyptocarpa* Koehne (Lythraceae). *Revista Brasileira de Biologia* 59: 19–22.

Simon, R., Holderied, M. W. y Helversen, O. v. 2006. Size discrimination of hollow hemispheres by echolocation in a nectar-feeding bat. *Journal of Experimental Biology*, 209: 3599–3609.

Soriano, P.J., Ruiz, A. y Nassar, J. M., 2000: Notas sobre la distribución e importancia ecológica de los murciélagos *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* en zonas áridas andinas. *Ecotropicos*. 13: 91-95.

Sosa, M. y Soriano, P. J. 1996. Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *Journal Tropical Ecology*. 12: 805-818.

Sperr, E. B. 2004. Blütenbesucher im Trockenwald: Nahrungswahl und Ökologie der hochspezialisierten Blumenfledermaus *Musonycteris harrisoni* und koexistierender Arten. Diploma–Thesis, University of Ulm. Ulm, Alemania.

Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience*. 51: 235-246.

Stoner, K. E., Quesada, M., Rosas-Guerrero, V. y Lobo, J. A. 2002. Effects of forest fragmentation on the Colima long-nosed bat (*Musonycteris harrisoni*) foraging in Tropical Dry Forest of Jalisco, Mexico. *Biotropica*. 34: 462–467.

Téllez, J. G. 2001. Migración de los murciélagos-hocicudos (*Leptonycteris*) en el trópico mexicano. Universidad Nacional Autónoma de México.

Thompson, J. N. 2006. Mutualistic webs of species. *Science* 312: 372-373.

Thompson, R. D., Mitchell, G. C. y Burns, R. J. 1972. Vampire bat control by systemic treatment of livestock with an anticoagulant. *Science* 177:806-808.

Tórres, I., Salinas, L., Lara, C. y Castillo-Guevara, C. 2008. Antagonists and their effects in a hummingbird-plant interaction: field experiments. *EcoScience*

Tripp, E. A. 2010. Taxonomic revision of *Ruellia* section *Chiropterophila* (Acanthaceae): a lineage of rare and endemic species from Mexico. *Systematic Botany* 35: 629–661.

Tschapka, M. 1998. A compact and flexible method for mistnetting bats in subcanopy and canopy. *Bat Research News*. 39: 140–141.

Tschapka, M. y Dressler, S. 2002. Chiropterophily: on bat-flowers and frowers bats. *Royal Botanical Gardenes Kew* 19:114-125.

Tuttle, M. D. y Stevenson, D. E. 1981. Variation in the cave environment and its biological implications. In *Cave gating*, ed. G. Hunt y R. R. Stitt. National Speleological Society, Hunstsville, AL, pp. 46-59

Tuttle, M., y Stevenson, D. 1982. Growth and survival of bats. Pp. 105–150 in *Ecology of bats* (T. Kunz, ed.). Plenum Publishing, New York.

Twente, J. W., Jr. 1955a. Aspects of a population study of cavern-dwellingbats. *Journal of Mammalogy* 36:379–390.

Twente, J. W., Jr. 1955b. Some aspects of habitat selection and otherbehavior of cavern-dwelling bats. *Ecology* 36:706–732.

U.S. Fish and Wildlife Service. 1994. Mexican Long-Nosed Bat (*Leptonycteris nivalis*) Recovery Plan. U.S. Fish and Wildlife Service, Albuquerque, New Mexico. Pp 91.

Valiente–Banuet, A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 99–104.

Valiente-Banuet, A., Arizmendi, C., Rojas-Martínez, A. y Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:103-119.

Villa-Ramírez, B. 1967. Los Murciélagos de México. Su importancia en la economía y la salubridad. Su clasificación sistemática. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma. México. 491 pp.

Vogel, S. 1958. Fledermausblumen in Südamerika. Österreichische Botanische Zeitschrift. 104: 491-530.

Vogel, S. 1968. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen I. Flora. 157: 562-602.

Vogel, S. 1969a. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen II. Flora 158: 185-222.

Vogel, S. 1969b. Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen III. Flora 158: 289-323.

Waser, N. M. 2005. Specialization and generalization in plant–pollinator interactions: A historical perspective. Pp. 3–17. In: Waser, N. y Ollerton, J. (eds.) Plant–Pollinator interactions. The University of Chicago press. Chicago.

Westoby, M. 1978. What are the biological bases of varied diets? The American Naturalist. 112: 627-631.

Wetterer, A. L., Rockman, M. V. y Simmons, N. B. 2000. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. Bulletin of the American Museum of Natural History 248:1–200.

Zortéa, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. Brazilian Journal of Biology. 63: 159-168.

Apéndice 1. Tablas de Frecuencia de Ocurrencia de los ítems presentes en la dieta de *Leptonycteris nivalis* en los análisis totales, interanuales, temporales y entre sexos

Tabla 1. Frecuencia de ocurrencia de la dieta de *L. nivalis* de cada ítem presente en todo el muestreo

Taxón	Frecuencia de Ocurrencia	Taxón	Frecuencia de Ocurrencia
<i>Pinus</i> sp.	10.36	<i>Ipomoea</i> sp. 4	0.85
<i>Manfreda scabra</i>	9.94	<i>Psittacanthus</i> sp.	0.78
<i>Ceiba</i> sp. 1	8.25	Rosacea	0.70
<i>Ipomoea</i> sp. 3	7.40	Dico1	0.56
<i>Agave</i> sp. 2	6.06	<i>Sicyos</i> sp.	0.35
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	5.00	<i>Gomphrena</i> sp.	0.28
<i>Agave</i> sp. 3	4.72	<i>Ceiba</i> sp. 2	0.28
<i>Agave</i> sp. 5	4.58	Ericaceae	0.21
<i>Ipomoea murucoides</i>	3.95	<i>Heliocarpus</i> sp.	0.21
<i>Agave</i> sp. 4	3.88	<i>Serjania</i> sp.	0.21
<i>Agave</i> sp. 1	3.38	Amaranthaceae	0.21
<i>Vernonia</i> sp.	3.38	Dico 2	0.21
<i>Carpinus</i> sp.	2.47	Cucurbitaceae	0.21
<i>Alnus</i> sp.	2.40	Poaceae 2	0.21
Asteraceae	2.40	Euphorbiaceae	0.21
<i>Ipomoea</i> sp.	2.04	<i>Ipomoea</i> sp. 2	0.21
<i>Leucaena esculenta</i>	1.90	<i>Pachira aquatica</i>	0.21
Betulaceae 1	1.69	<i>Ceiba speciosa</i>	0.14
Insectos	1.55	<i>Bauhinia</i> sp.	0.14
<i>Pseudobombax</i> sp.	1.48	<i>Acacia farnesiana</i>	0.14
<i>Calliandra grandifolia</i>	1.34	Malvaceae	0.14
<i>Quercus</i> sp.	1.20	Fabaceae	0.07
<i>Cirsium</i> sp.	1.20	<i>Piptadenia</i> sp.	0.07
Poaceae 1	0.92	Cucurbita sp.	0.07
Dico 3	0.92	Hbiscus sp.	0.07
<i>Opuntia</i> sp.	0.85		

Tabla 2. Frecuencia de ocurrencia de la dieta interanual

Taxón	2015-2016	2017-2018
<i>Agave</i> sp. 1	10.45	2.65
<i>Manfreda scabra</i>	9.55	18.37
<i>Pinus</i> sp.	8.06	15.51
<i>Vernonia</i> sp.	7.76	4.49
<i>Agave</i> sp. 4	7.76	0.82
<i>Ipomoea</i> sp.	7.76	0.61
<i>Ipomoea muracoides</i>	5.97	7.35
<i>Ceiba</i> sp.	5.67	12.65
<i>Carpinus</i> sp.	5.67	3.27
<i>Agave</i> sp. 2	5.37	10.20
Dico 1	4.78	1.63
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	3.58	3.67
<i>Pseudobombax</i> sp.	2.99	2.24
<i>Quercus</i> sp.	2.69	1.63
<i>Cirsium</i> sp.	2.69	0.61
<i>Opuntia</i> sp.	1.79	1.02
Rosaceae	1.79	0.82
<i>Alnus</i> sp.	1.49	5.10
Dico 2	1.49	0.61
Poaceae	0.60	2.04
<i>Calliandra grandifolia</i>	0.60	0.82
Ericaceae	0.60	0.20
<i>Heliocarpus</i> sp.	0.60	0.20
Fabaceae	0.30	---
<i>Psittacanthus</i> sp.	---	1.02
<i>Serjania</i> sp.	---	0.61
<i>Sicyos</i> sp.	---	0.61
<i>Ceiba speciosa</i>	---	0.41
<i>Bauhina</i> sp.	---	0.41
<i>Acacia farnesiana</i>	---	0.41

Tabla 3. Frecuencia de ocurrencia de la dieta entre temporadas

Taxón	Lluvias	Secas	Taxón	Lluvias	Secas
<i>Manfreda scabra</i>	11.63	8.97	<i>Ipomoea</i> sp.	0.39	2.99
<i>Pinus</i> sp.	11.43	9.75	<i>Psittacanthus</i> sp.	0.39	1.00
<i>Ipomoea</i> sp. 3	7.36	7.42	<i>Ceiba speciosa</i>	0.39	---
<i>Ceiba</i> sp. 1	6.59	9.19	<i>Bauhinia</i> sp.	0.39	---
<i>Agave</i> sp. 5	5.43	4.10	<i>Sicyos</i> sp.	0.39	0.33
<i>Agave</i> sp. 1	5.23	2.33	Dico 2	0.39	0.11
<i>Agave</i> sp. 4	5.23	3.10	Cucurbitaceae	0.39	0.11
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	4.46	5.32	Malvaceae	0.39	---
<i>Agave</i> sp. 2	4.26	7.09	<i>Ceiba</i> sp. 2	0.39	0.22
<i>Carpinus</i> sp.	4.07	1.55	<i>Cirsium</i> sp.	0.19	1.77
<i>Agave</i> sp. 3	4.07	5.09	<i>Pseudobombax</i> sp.	0.19	2.21
<i>Ipomoea murucoides</i>	3.29	4.32	Dico1	0.19	0.78
<i>Leucaena esculenta</i>	3.29	1.11	<i>Opuntia</i> sp.	0.19	1.22
Asteraceae	3.29	1.88	<i>Heliocarpus</i> sp.	0.19	0.22
<i>Calliandra grandifolia</i>	3.10	0.33	<i>Piptadenia</i> sp.	0.19	---
Dico 3	2.33	0.11	Euphorbiaceae	0.19	0.22
<i>Vernonia</i> sp.	1.94	4.21	<i>Cucurbita</i> sp.	0.19	---
<i>Ipomoea</i> sp. 4	1.55	0.44	<i>Hbiscus</i> sp.	0.19	---
<i>Quercus</i> sp.	1.16	1.22	Rosacea	---	1.11
Insectos	1.16	1.77	Ericaceae	---	0.33
Betulaceae 1	0.97	2.10	Fabaceae	---	0.11
<i>Gomphrena</i> sp.	0.78	---	<i>Acacia farnesiana</i>	---	0.22
Poaceae 1	0.58	1.11	<i>Serjania</i> sp.	---	0.33
Amaranthaceae	0.58	---	Poaceae 2	---	0.33
<i>Ipomoea</i> sp. 2	0.58	---	<i>Pachira aquatica</i>	---	0.33
<i>Alnus</i> sp.	0.39	3.54			

Tabla 4. Frecuencia de ocurrencia de la dieta entre sexos

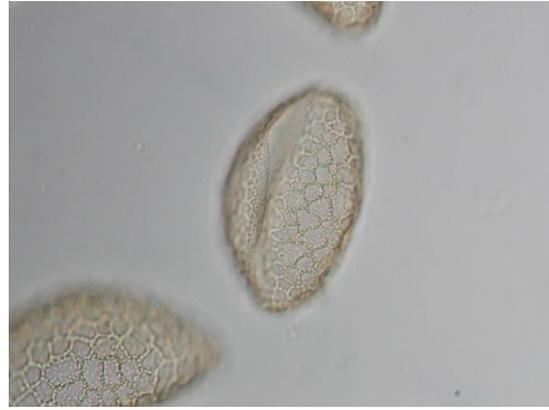
Taxón	Machos	Hembras	Taxón	Machos	Hembras
<i>Manfreda scabra</i>	10.34	8.70	<i>Psittacanthus</i> sp.	0.84	0.58
<i>Pinus</i> sp.	10.15	11.01	Rosacea	0.56	1.16
<i>Ceiba</i> sp. 1	8.47	7.54	<i>Opuntia</i> sp.	0.47	2.03
<i>Ipomoea</i> sp. 3	7.45	7.25	Dico1	0.37	1.16
<i>Agave</i> sp. 2	6.15	5.80	<i>Sicyos</i> sp.	0.37	0.29
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	5.31	4.06	Amaranthaceae	0.28	---
<i>Agave</i> sp. 5	5.21	2.61	Cucurbitaceae	0.28	---
<i>Agave</i> sp. 3	4.28	6.09	<i>Gomphrena</i> sp.	0.28	0.29
<i>Agave</i> sp. 4	4.10	3.19	<i>Ipomoea</i> sp. 2	0.28	---
<i>Ipomoea murucoides</i>	4.00	3.77	<i>Pachira aquatica</i>	0.28	---
<i>Agave</i> sp. 1	3.17	4.06	<i>Serjania</i> sp.	0.19	0.29
<i>Vernonia</i> sp.	3.07	4.35	Dico 2	0.19	0.29
<i>Carpinus</i> sp.	2.42	2.61	Euphorbiaceae	0.19	0.29
<i>Leucaena esculenta</i>	2.33	0.58	Malvaceae	0.19	---
Asteraceae	2.33	2.61	<i>Ceiba</i> sp. 2	0.19	0.58
<i>Alnus</i> sp.	2.14	3.19	Ericaceae	0.09	0.58
<i>Ipomoea</i> sp.	1.86	2.61	<i>Heliocarpus</i> sp.	0.09	0.58
Insectos	1.58	1.45	<i>Ceiba speciosa</i>	0.09	0.29
Betulaceae 1	1.49	2.32	<i>Bauhinia</i> sp.	0.09	0.29
<i>Calliandra grandifolia</i>	1.49	0.87	<i>Acacia farnesiana</i>	0.09	0.29
<i>Pseudobombax</i> sp.	1.40	1.74	<i>Piptadenia</i> sp.	0.09	---
<i>Quercus</i> sp.	1.12	1.45	Poaceae 2	0.09	0.58
<i>Cirsium</i> sp.	1.12	1.45	<i>Cucurbita</i> sp.	0.09	---
Poaceae 1	1.12	0.29	<i>Hbiscus</i> sp.	0.09	---
Dico 3	1.12	0.29	Fabaceae	---	0.29
<i>Ipomoea</i> sp. 4	1.02	0.29			

Apéndice 2. Catálogo de referencia.

Agave sp.



Agave horrida



Acacia farnesiana



Agave horrida



Agave dasylirioides



Bessera elegans



Bauhinia purpurea (1)



Ceiba speciosa (1)



Bauhinia purpurea (2)



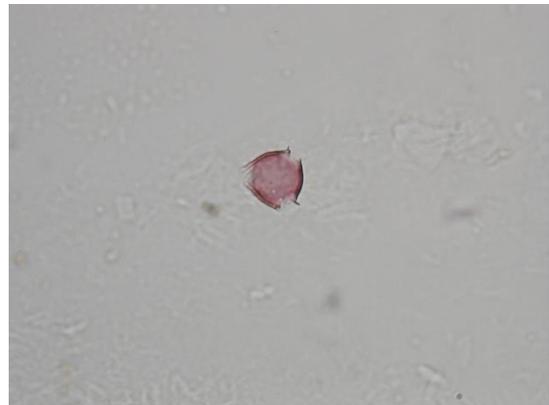
Ceiba speciosa (2)



Calliandra grandifolia



Cochlospermum sp.



Cordia morelosana



Grevillea robusta



Erythrina americana



Heliocereus speciosus



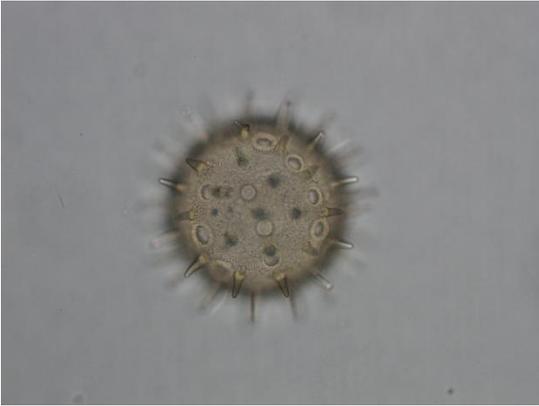
Galphimia glauca



Kniphofia uvaria



Hibiscus tiliaceus (1)



Calliandra sp. (1)



Hibiscus tiliaceus (2)



Calliandra sp. (2)



Ipomoea bracteata



Ipomoea murucoides



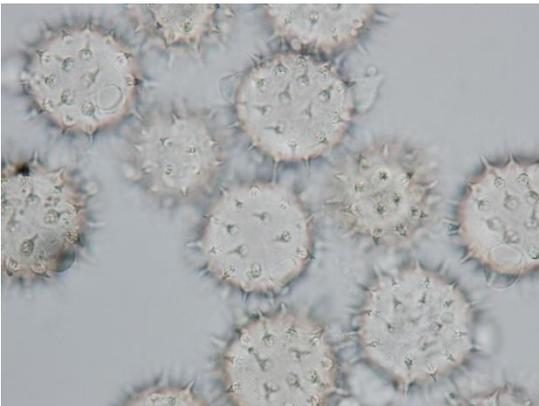
Ipomoea pauciflora



Lophospermum scandens



Lagoescea helianthifolia



Montanoa bipinnatifida



Lamourouxia longiflora



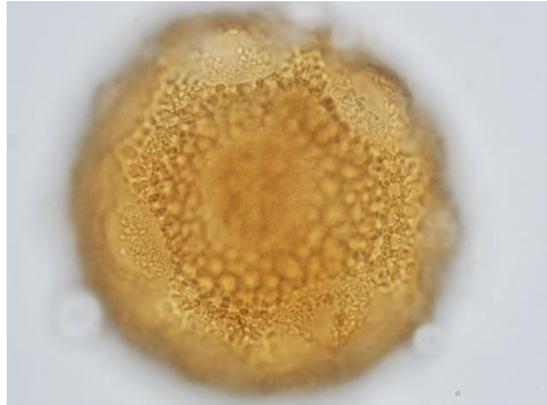
Myrtillocactus sp.



Nopalea auberi



Opuntia puberula



Opuntia auberi



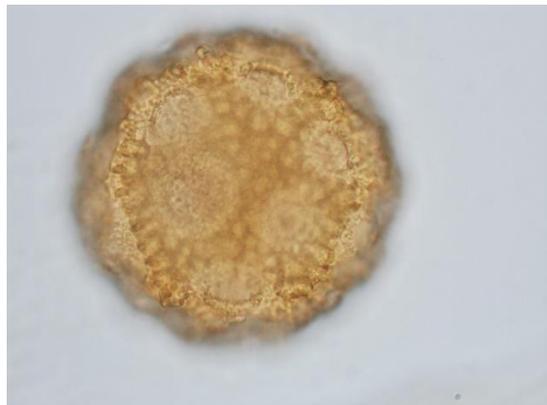
Opuntia pumila



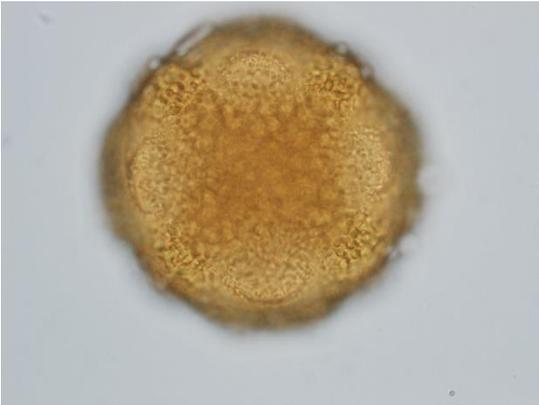
Opuntia ficus-indica



Opuntia pumila



Opuntia velutina



Pitcairnia sp.



Pitcairnia sp.



Pithecoctenium crucigerum



Pitcairnia sp.



Pseudobombax ellipticum



Pyrostegia venusta



Salvia sessei



Pyrostegia venusta



Sambucus nigra



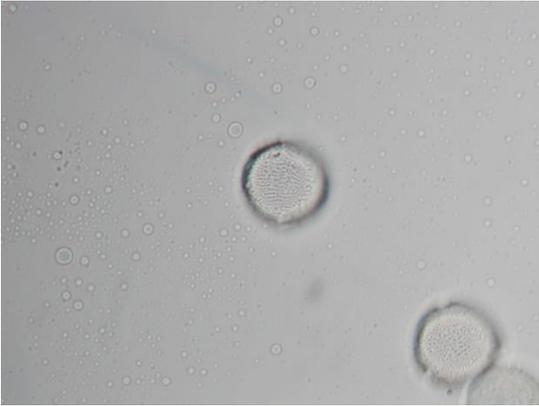
Salvia gesneriiflora



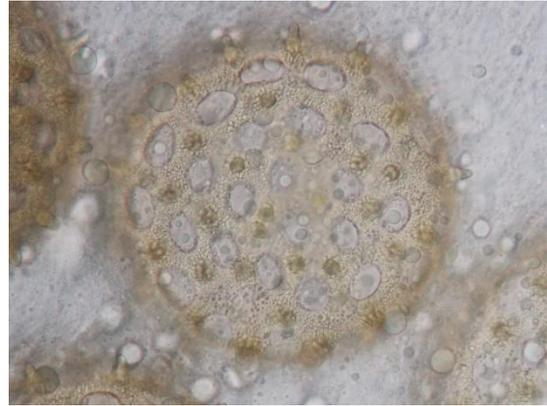
Schoenocaulon praecox



Solanra grandiflora



Ipomoea sp.



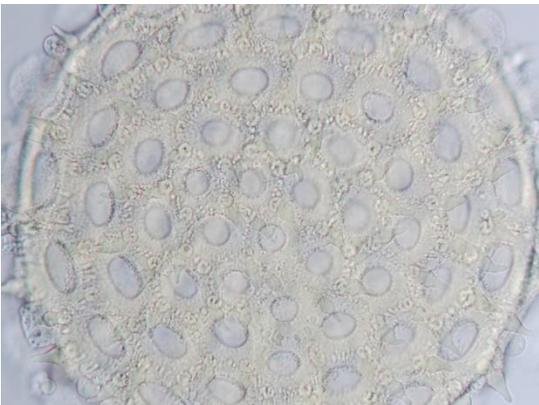
Ipomoea sp.



Tillandsia sp.



Ipomoea sp.



Tillandsia sp.



Fabaceae



Ceiba sp.



Opuntia sp.



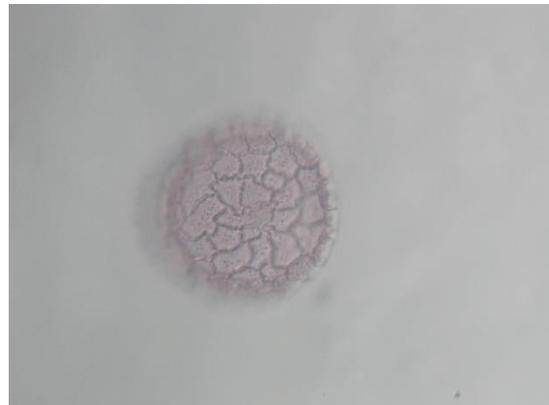
Opuntia sp.



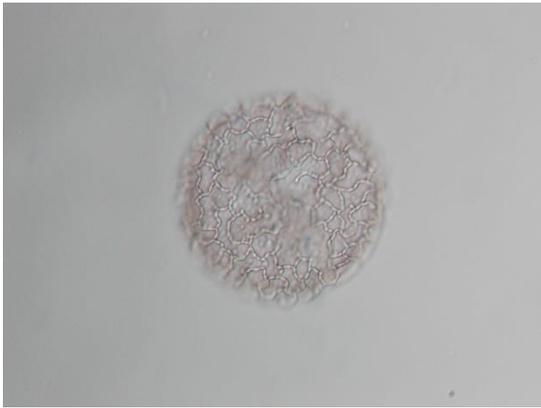
Salvia sp.



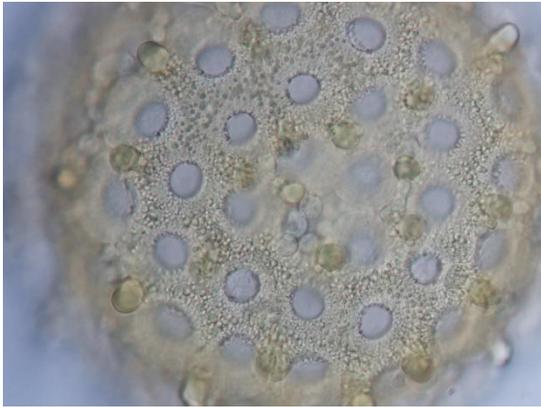
Dictietis sp.



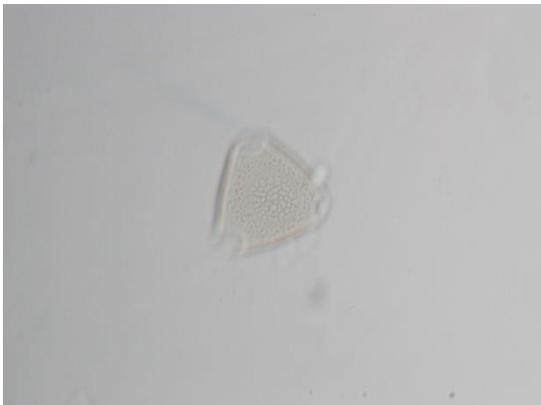
Bignoniaceae



Ipomoea sp.



Erythrina leptorhiza



Malpighiaceae



Porona nutans



Trichilia



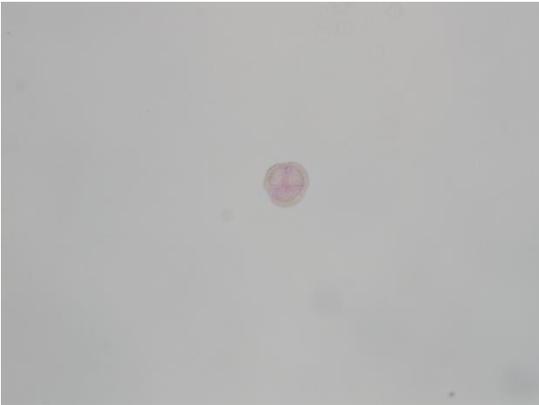
Ipomoea sp.



Tecoma stans



Tabebuia donnell-smithii



Therelia thevetioiden



Stenocereus beneckeii



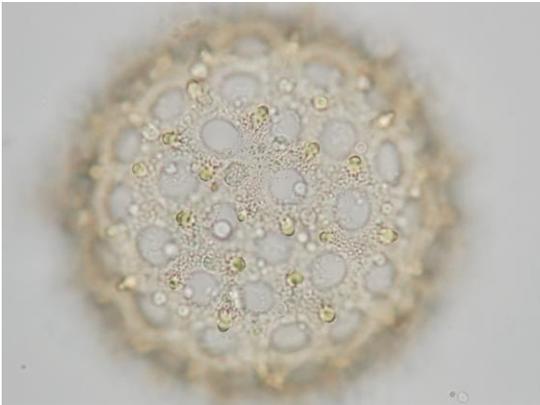
Vernonanthura liatroides



Yucca aloifolia



Yucca aloifolia



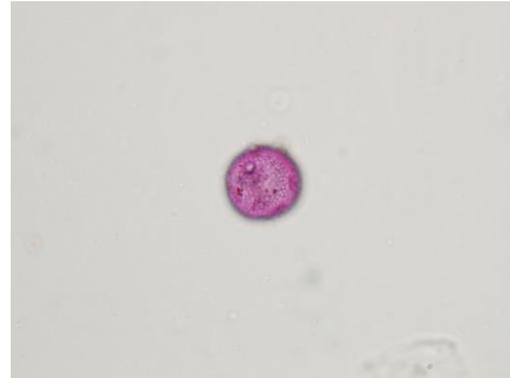
Apéndice 3. Ítems que conforman la dieta de *Leptonycteris nivalis*.

🦇 Ítem encontrado en el pelo 🌻 ítem encontrado en excretas

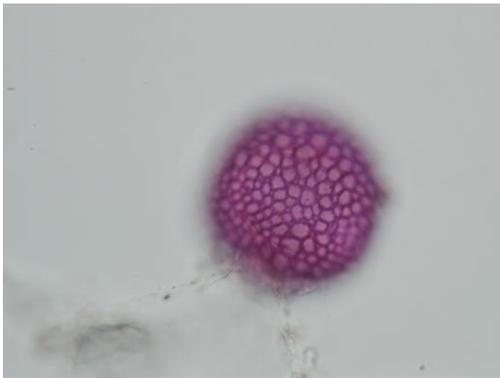
Pinus sp. 🦇 🌻



Betulaceae 1 🦇



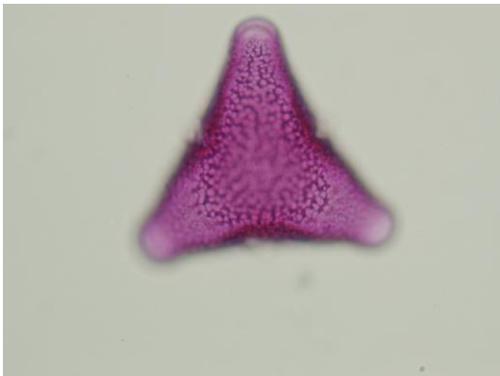
Agave sp. 1 🦇



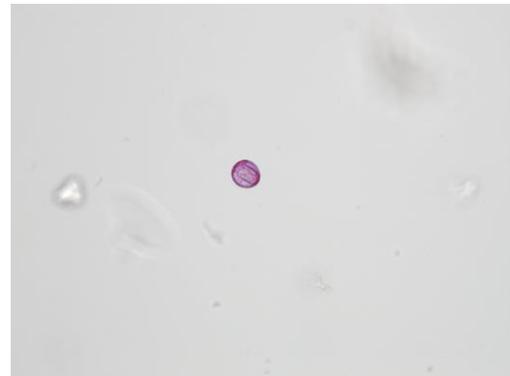
Vernonia sp. 🦇



Ceiba sp. 1 🦇 🌻



Rosaceae 🦇



Alnus sp. 🦇 🌻



Agave sp. 2 🦇 🌻



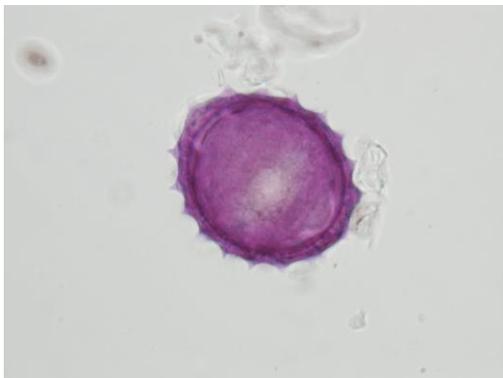
Quercus sp. 🦇



Pseudobombax ellipticum 🦇 🌻



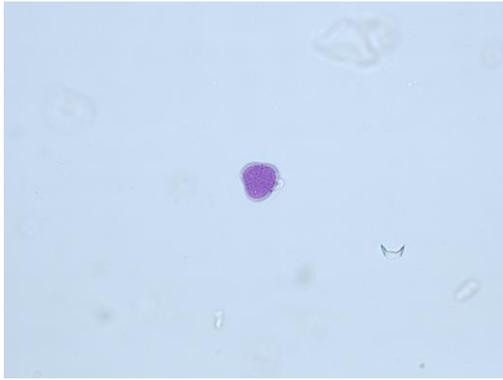
Cirsium sp. 🦇 🌻



Pseudobombax sp. 🦇 🌻



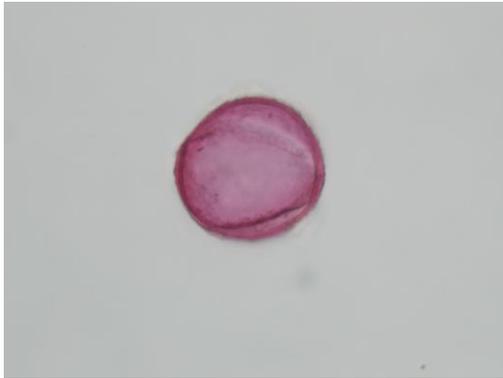
Ericaceae 🦇



Manfreda scabra 🦇 🌻



Dico 1 🦇



Calliandra grandifolia 🦇 🌻



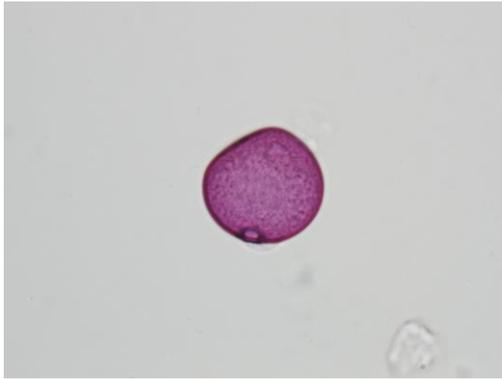
Opuntia sp. 🦇 🌻



Carpinus sp. 🦇



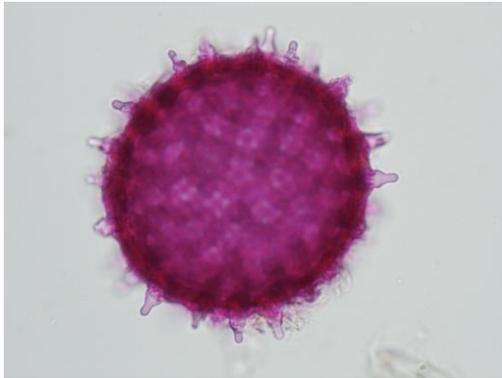
Poaceae 1 🦇 🌾



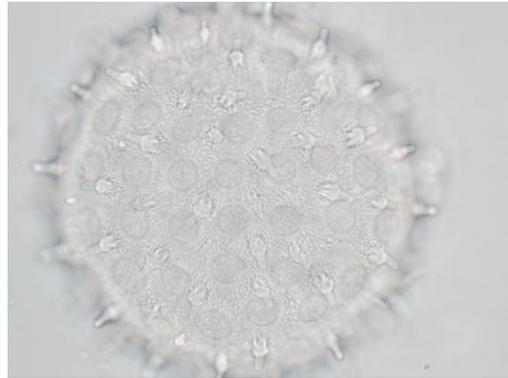
Agave sp. 3 🦇 🌾



Ipomoea murucoides 🦇



Ipomoea sp. 🦇



Heliocarpus sp. 🦇



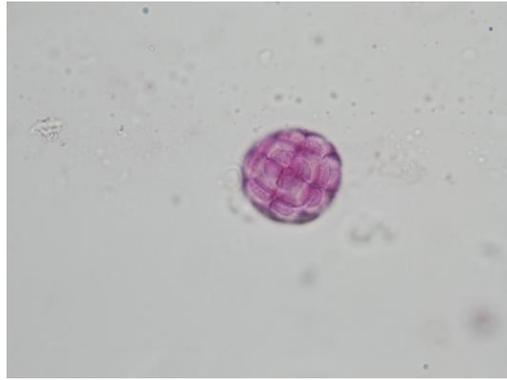
Fabaceae 🦇



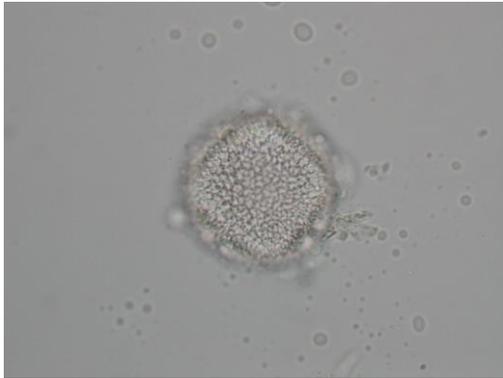
Psittacanthus sp. 🦇 🌻



Acacia farnesiana 🦇



Ceiba speciosa 🦇



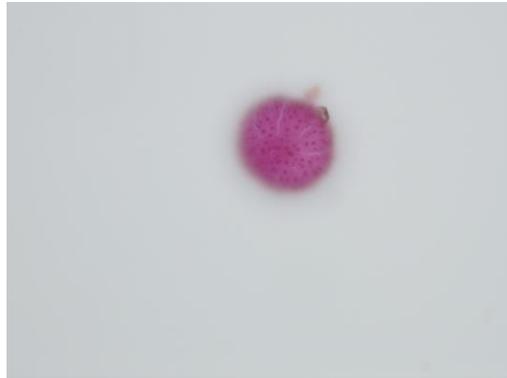
Serjania sp. 🦇



Bauhinia sp. 🦇



Sicyos sp. 🦇 🌻



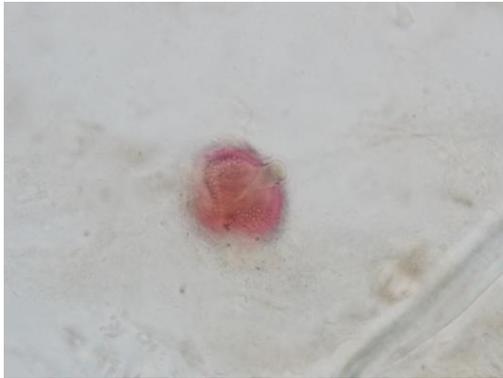
Amarantaceae 🌻



Cucurbitaceae 🌻



Leucaena esculenta 🌻



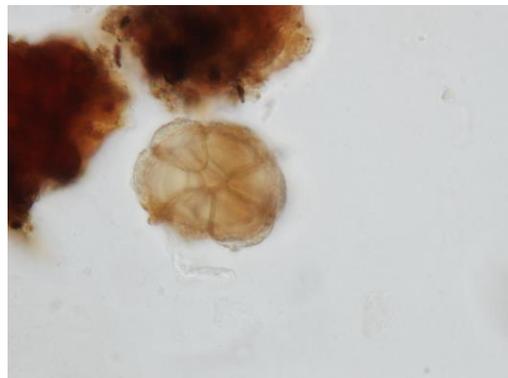
Asteraceae 🌻



Dico 2 🌻



Piptadenia sp. 🌻



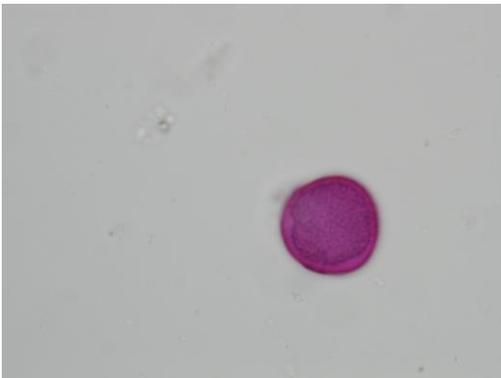
Gomphrena sp. 🌻



Dico 3 🌻



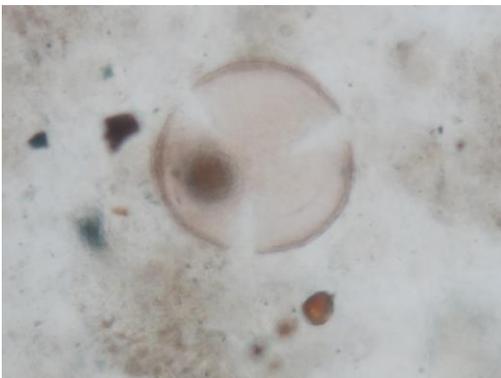
Poaceae 2 🌻



Cucurbita sp. 🌻



Euphorbiaceae 🌻



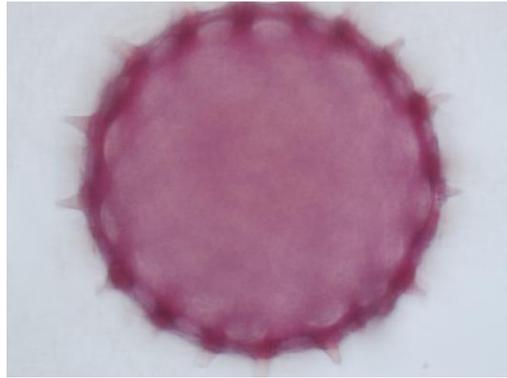
Malvaceae 🌻



Ipomoea sp. 2 🌻



Ipomoea sp. 4 🌻



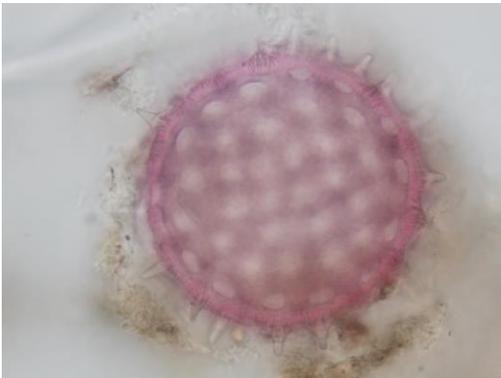
Hibiscus sp. 🌻



Agave sp. 4 🌻



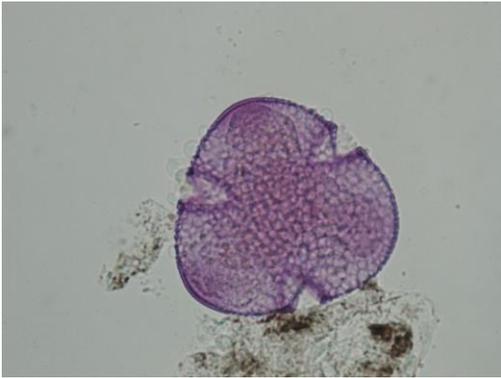
Ipomoea sp. 3 🌻



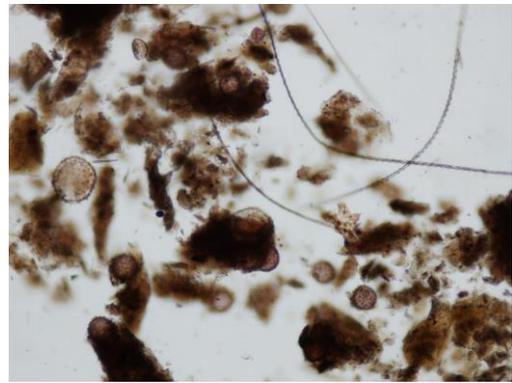
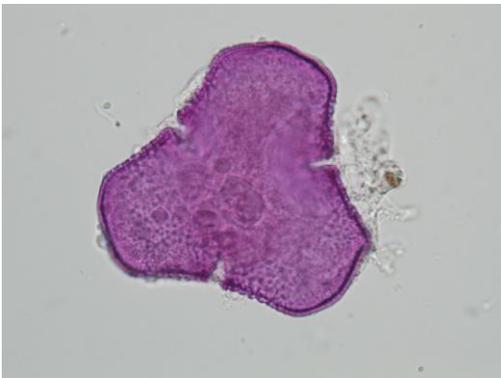
Agave sp. 5 🌻



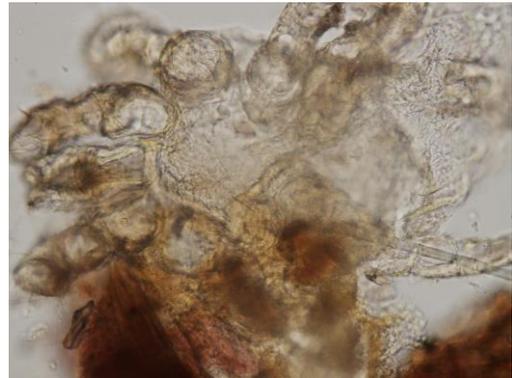
Pachira aquatica 🌻



Ceiba sp. 2



Insectos 🌻





FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Licenciatura en Biología

Programa Educativo de Calidad *Acreditado* por el CACEB 2007-2022

"2019, a 100 años del asesinato del General Emiliano Zapata Salazar"

Fecha: 3 de mayo de 2019

**Comisión de Seguimiento Académico
Maestría en Biología Integrativa de la
Biodiversidad y la Conservación
Presente**

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada "**DIETA DE *Leptonycteris nivalis* EN UNA LOCALIDAD DEL CENTRO DE MÉXICO**" de la alumna **Silvia Edith Ramírez Díaz**, con número de matrícula **7920170801**, aspirante al grado de Maestro(a) en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente

Dr. José Antonio Guerrero Enriquez



CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(C.I.C.B.)

Tlaxcala, Tlaxcala a 9 de abril de 2019

**Comisión de Seguimiento Académico
Maestría en Biología Integrativa de la
Biodiversidad y la Conservación**

Presente

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada "**DIETA DE *Leptonycteris nivalis* EN UNA LOCALIDAD DEL CENTRO DE MÉXICO**" de la alumna **Silvia Edith Ramírez Díaz**, con número de matrícula **7920170801**, aspirante al grado de Maestra en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente

ATENTAMENTE

Dr. Carlos Lara Rodriguez

"Por la Cultura a la Justicia Social"



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:
ISO 9001:2008-NMX-CC-9001-MNC-2008



Km. 10.5 Autopista Tlaxcala-Tehuacan, San Felipe Interoctiva, Tlaxcala C.P. 90120 Tel./Fax: 01(248) 48 1 54 82



Victoria de Durango, Dgo. a 15 de abril de 2019

**Comisión de Seguimiento Académico
Maestría en Biología Integrativa de la
Biodiversidad y la Conservación
Presente**

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada "DIETA DE *Leptonycteris nivalis* EN UNA LOCALIDAD DEL CENTRO DE MÉXICO" de la alumna Silvia Edith Ramírez Díaz, con número de matrícula 7920170801, aspirante al grado de Maestro(a) en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi VOTO APROBATORIO.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente



Dr. V. Zamora-Gutiérrez
Catedrática CONACYT
CUIDIR Unidad Durango, IPN



UNIVERSIDAD VERACRUZANA
CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES



Xalapa, Veracruz a 12 de mayo de 2019

**Comisión de Seguimiento Académico
Maestría en Biología Integrativa de la
Biodiversidad y la Conservación
Presente**

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada **"DIETA DE *Leptonycteris nivalis* EN UNA LOCALIDAD DEL CENTRO DE MÉXICO"** de la alumna **Silvia Edith Ramírez Díaz**, con número de matrícula **7920170801**, aspirante al grado de Maestro(a) en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto, emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente

Dra. María Cristina Mac Swiney González
Investigadora de Tiempo Completo
Centro de Investigaciones Tropicales
Universidad Veracruzana



03 de mayo de 2019

**Comisión de Seguimiento Académico
Maestría en Biología Integrativa de la
Biodiversidad y la Conservación
Presente**

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada "DIETA DE *Leptonycteris nivalis* EN UNA LOCALIDAD DEL CENTRO DE MÉXICO" de la alumna **Silvia Edith Ramírez Díaz**, con número de matrícula **7920170801**, aspirante al grado de Maestra en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente

Dra. Concepción Martínez Peralta