



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN
PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
UNIDAD OAXACA

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE
RECURSOS NATURALES
ESPECIALIDAD EN BIODIVERSIDAD DEL NEOTRÓPICO

**“ESTRUCTURA Y DIETA DEL ENSAMBLE DE LOS MURCIÉLAGOS
NECTARÍVOROS DE SAN MARCOS ARTEAGA, SIERRA MIXTECA,
OAXACA”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

BIOL. TANIA M. PALACIOS ROMO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. MIGUEL ÁNGEL BRIONES SALAS



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO

ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 30 del mes de mayo del 2011 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)** para examinar la tesis de grado titulada: **“Estructura y dieta del ensamble de los murciélagos nectarívoros de San marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca”**

Presentada por la alumna:

Palacios

Apellido paterno

Romo

materno

Tania Margarita

nombre(s)

Con registro:

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| A | 0 | 9 | 0 | 5 | 2 | 8 |
|---|---|---|---|---|---|---|

aspirante al grado de: **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA
Directora de tesis

Dr. Miguel Ángel Briones Salas

Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

Dr. Gabriel Ramos Fernández

Dr. Jorge Albino Vargas Contreras

M. en C. Gladys Isabel Manzanero Medina

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

Dr. Juan Rodríguez Ramírez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACION PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
IPN



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 30 del mes mayo del año 2011, el (la) que suscribe **Palacios Romo Tania Margarita** alumno (a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **A090528**, adscrito (a) al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección de los Dr. Miguel Ángel Briones Salas y cede los derechos del trabajo titulado: **"Estructura y dieta del ensamble de los murciélagos nectarívoros de San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca"** al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: posgradooax@ipn.mx ó tamaparo@yahoo.com Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Palacios Romo Tania Margarita



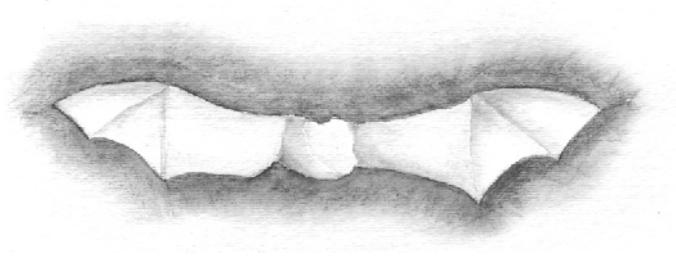
CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
CIDIIR
UNIDAD OAXACA
IPN

RESUMEN

Los murciélagos nectarívoros son considerados como los principales mamíferos polinizadores al generar una relación mutualista con las plantas de las que se alimentan. En el estado de Oaxaca los estudios sobre este fenómeno biológico son escasos. El objetivo de la presente investigación fue estimar la variación espacio-temporal en la estructura y dieta de los murciélagos nectarívoros con relación a la disponibilidad de alimento. El estudio se realizó en el Municipio de San Marcos Arteaga en la Sierra Mixteca de Oaxaca, de septiembre de 2009 a agosto de 2010, e incluyó dos sitios de muestreo con características vegetales diferentes (tetecheras y bosque de encino). La obtención del polen del pelaje de los quirópteros se realizó por frotación corporal al momento de la captura con un hisopo humedecido con agua destilada, este polen se observó mediante la técnica de electrónica de barrido. Se capturaron cinco especies nectarívoras: *Anoura geoffroyi* (n=3), *Choeronycteris mexicana* (n=3), *Leptonycteris curasoe* (n=13), *L. nivalis* (n=11) y *Choeroniscus godmani* (n=2), quienes consumieron a *Calliandra eriophylla*, *Tecoma stans* e *Ipomea pauciflora*; y a especies de los géneros *Ipomea*, *Agave* y *Pinus*; y de las familias *Cactaceae* y *Bombacaceae*. El recurso más consumido fueron las especies del género *Agave*. Los valores más altos de diversidad para los murciélagos fueron en el bosque de encino y la temporada de lluvias (secas $H' = 1.0114$; lluvias $H' = 1.3705$; tetechera $H' = 0.988$; bosque de encino $H' = 1.282$) que fueron en donde se presentó la mayor riqueza y abundancia de recursos florales. Así mismo, la distribución de sexos y la actividad reproductiva de estos polinizadores también se vieron influenciadas por el factor del alimento, en donde se observó una correspondencia entre los picos de abundancia y riqueza floral con los picos de individuos sexualmente activos (noviembre de 2009, junio y julio de 2010). Los análisis de regresión lineal simple indicaron que el factor que tuvo mayor influencia sobre la riqueza y abundancia de los murciélagos, fue la abundancia tanto temporal como espacial del recurso floral. Estos resultados demuestran que la estructura y dieta del ensamble de los murciélagos nectarívoros, están altamente determinadas por la disponibilidad temporal y espacial del alimento y que por lo tanto, el área del estudio es una zona importante de distribución para estos mamíferos.

ABSTRACT

Nectar-feeding bats are considered the main pollinators mammals that have a mutualistic relationship with the plants they eat. In Oaxaca State, biological studies on this phenomenon are scarce. The aim of this study was to estimate the spatial and temporal variations in the structure and diet of nectar-feeding bats in relation to food availability. The study was conducted in San Marcos Arteaga, in the Sierra Mixteca of Oaxaca, from September 2009 to August 2010, and included two sampling sites with different vegetable features (tetecheras and oak forest). The pollen collection of bats was carried out by rubbing body at the time of capture with a swab moistened with distilled water, the pollen was observed by scanning electron technique. Five species of bats were captured: *Anoura geoffroyi* (n=3), *Choeronycteris mexicana* (n=3), *Leptonycteris curasoe* (n=13), *L. nivalis* (n=11) and *Choeroniscus godmani* (n=2), who consumed *Calliandra eriophylla*, *Tecoma stans*, *Ipomea pauciflora*; and species of the genus *Ipomea*, *Agave* and *Pinus*; and families *Cactaceae* and *Bombacaceae*. The resource more consumed were the species of genus *Agave*. The highest values of diversity for bats were in the oak forest and the rainy season (dry season $H' = 1.0114$; rainy season $H' = 1.3705$; tetechera $H' = 0.988$; oak forest $H' = 1.282$) those were that presented the greatest richness and abundance of floral resources. Similarly, the sex distribution and reproductive activity of these pollinators were also influenced by the factor of food, where it showed a correlation between the peak floral abundance and richness peaks sexually active (November 2009, June and July 2010). The simple linear regression analysis indicated that the factor that had the most influence on the richness and abundance of bats, was the temporal and spatial abundance of floral resources. These results show that the structure and assembly of the diet of nectar-feeding bats are highly determined by the temporal and spatial availability of food and therefore the study area is an important area of distribution for these mammals.



Agradecimientos

En el desarrollo de este proyecto comprendí que la ecología es una ciencia compleja que requiere el aporte de diversos especialistas para su estudio, y que el crecimiento va de la mano con la amistad de los que te acompañan en el proceso, por lo que no hubiera podido realizar este proyecto sin ustedes, gracias:

Miembros de la comisión revisora de la tesis:

Dr. Jorge A. Vargas Contreras, Dr. Gabriel Ramos Fernández, Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez y M. en C. Gladys Isabel Manzanero Medina.

Al CONACYT por la beca otorgada durante la maestría.

Al CIIDIR-Unidad Oaxaca por el apoyo financiero a través de los proyectos SIP 20100263: Representatividad mastofaunística en las áreas comunales protegidas del estado de Oaxaca y SIP 20090672: Diversidad mastofaunística en las áreas comunales protegidas de la Sierra Madre de Oaxaca.

Dr. Miguel Ángel Briones Salas, por su valiosa asesoría en la dirección de esta tesis y apoyo logístico para su realización.

Dra. Silvia Espinoza Matías, por el apoyo técnico brindado en el procesamiento, observación y fotografías de granos de polen de este estudio.

Dr. Felipe Palma Cruz, por su asesoría en la identificación de los Agaves.

Dr. Carlos García Estrada, por su asesoría en el procesamiento del polen.

Biol. Antonio Sánchez Vázquez, maestro, compañero de trabajo y gran amigo, a quien agradezco su apoyo en mi desarrollo personal y profesional, y por sus acertadas observaciones al manuscrito.

Biol. Mario Lavariega Nolasco, por la elaboración de los mapas de esta tesis y ser mi compañero de congresos.

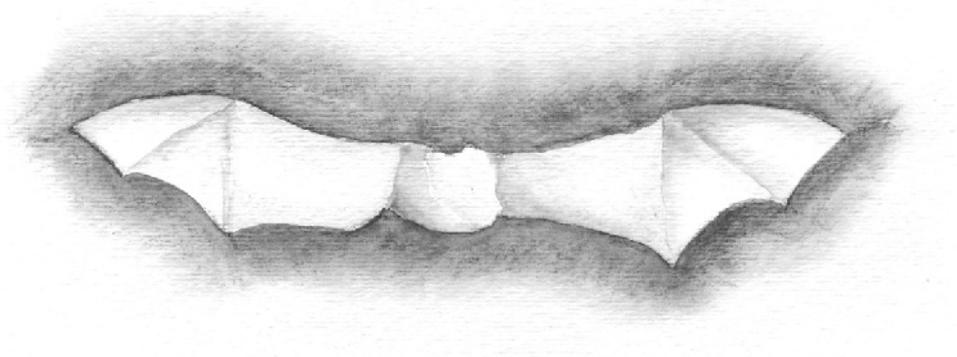
A los mixtecos: José, Jonathan e Ivan, entrañables amigos de quienes aprendí que con una buena actitud todo momento puede disfrutarse, por las innumerables aventuras que hemos compartido y su ayuda en el trabajo de campo y laboratorio.

A mis amigos del laboratorio de Mastozoología, Yazmín, Natalia, Beatriz y Mario por sus enseñanzas y compañerismo.

A mi gran amiga Araceli, que a pesar de las circunstancias seguimos caminando juntas en la vida.

A Enrique, por impulsarme a creer en mí e iniciar este proyecto de vida, y por las hermosas ilustraciones con las que dejaste huella en este trabajo...

Y finalmente a quienes ya no tuve la oportunidad de dar las gracias por ser una parte fundamental en esta etapa de mi vida: Dr. Alejandro Flores por sus enseñanzas y su gran carisma que hacían más ameno este arduo proceso, y a Guillermina por enseñarme a vivir la vida plenamente.



Dedicatoria:

*A ti querido **Padre Celestial**...por la vida y tu amor que son las alas bajo las cuales me resguardo...*

*A mis **padres** por su amor incondicional que me hizo llegar hasta aquí...*

*A mi **hermano**... inseparable cómplice de la vida...*



“La posibilidad de realizar un sueño es lo que hace que la vida sea interesante”

Contenido General

| | Pág. |
|--|------|
| 1. INTRODUCCIÓN | 1 |
| 2. ANTECEDENTES | 5 |
| 2.1 Terminología sobre comunidades | 6 |
| 2.2 Adaptaciones anatómicas y fisiológicas de los murciélagos nectarívoros | 8 |
| 2.3 Murciélagos nectarívoros en México | 9 |
| 2.4 Adaptaciones anatómicas y fisiológicas de las plantas | 12 |
| 3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS | 14 |
| 3.1 Objetivos | 15 |
| 3.2 Hipótesis | 15 |
| 4. MÉTODOS | 16 |
| 4.1 Descripción del área de estudio | 17 |
| 4.2 Muestreos | 19 |
| 4.3 Determinación de dietas de los murciélagos nectarívoros. | 23 |
| 4.4 Análisis de datos | 24 |
| 5. RESULTADOS | 30 |
| 5.1 Representatividad del ensamble de murciélagos nectarívoros | 31 |
| 5.2 Estructura del ensamble de murciélagos nectarívoros | 32 |
| 5.3 Dieta del ensamble de murciélagos nectarívoros | 43 |
| 5.4 Variaciones en la estructura del ensamble de murciélagos nectarívoros con respecto a la disponibilidad de alimento | 49 |
| 6. DISCUSION | 57 |
| 7. CONCLUSIONES | 63 |
| LITERATURA CITADA | 65 |
| ANEXOS | 72 |

Índice de figuras

| | Pág. |
|---|------|
| Figura 1. Definición de términos relacionados con conjuntos de especies en función de la geografía, filogenia y/o el uso de los recursos. Tomado de Fauth <i>et al.</i> (1996) y Moreno (2007). | 7 |
| Figura 2. Ubicación geográfica del área de estudio y zonas de muestreo en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 19 |
| Figura 3. Cuadros de muestreo de vegetación en la zona de estudio. | 23 |
| Figura 4. Curva de acumulación de especies, representación gráfica de la función ajustada de los datos. | 31 |
| Figura 5. Abundancia de especies y organismos por gremio del ensamblaje de murciélagos en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 33 |
| Figura 6. Distribución temporal y espacial de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 35 |
| Figura 7. Distribución temporal de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 35 |
| Figura 8. Distribución espacial de sexos de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 37 |
| Figura 9. Distribución temporal de sexos de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 38 |
| Figura 10. Distribución temporal de sexos de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 38 |
| Figura 11. Distribución temporal y espacial de sexos de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 39 |
| Figura 12. Estructura temporal de edades de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 40 |
| Figura 13. Estructura espacial de edades de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 40 |
| Figura 14. Actividad reproductiva temporal de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 42 |
| Figura 15. Actividad reproductiva espacial de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 42 |
| Figura 16. Actividad reproductiva temporal y espacial de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 43 |

| | | |
|------------|--|----|
| Figura 17. | Periodo de floración y abundancia relativa floral, de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en los sitios de estudio en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 44 |
| Figura 18. | Frecuencia relativa de las especies vegetales determinadas por el polen de las muestras del pelaje de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. (n=59). Especie 7 (Bombacaceae); Especie 8 (Cactaceae). | 47 |
| Figura 19. | Abundancia relativa de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia y del ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 50 |
| Figura 20. | Regresión lineal simple entre las abundancias temporales del ensamble de MN y de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 51 |
| Figura 21. | Regresión lineal simple entre la abundancia temporal del ensamble de MN y la riqueza temporal de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 51 |
| Figura 22. | Regresión lineal simple entre las riquezas temporales del ensamble de MN y de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 52 |
| Figura 23. | Regresión lineal simple entre las abundancias temporales del ensamble de MN y de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en la “tetechera”, en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 52 |
| Figura 24. | Regresión lineal simple entre las abundancias temporales del ensamble de MN y de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en el “encinar”, en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 53 |
| Figura 25. | Regresión lineal simple entre la abundancia temporal del ensamble de MN y la riqueza temporal de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en la “tetechera”, en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 53 |
| Figura 26. | Regresión lineal simple entre la abundancia temporal del ensamble de MN y la riqueza temporal de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en el “encinar”, en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 54 |
| Figura 27. | Regresión lineal simple entre las riquezas temporales del ensamble de MN y de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en la “tetechera”, en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 54 |
| Figura 28. | Regresión lineal simple entre las riquezas temporales del ensamble de MN y de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en el “encinar”, en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. | 55 |

Índice de Cuadros

| | Pág. |
|--|------|
| Cuadro 1. Murciélagos nectarívoros registrados en Oaxaca y su situación de conservación. | 11 |
| Cuadro 2. Especies de murciélagos colectadas en el área de estudio. | 32 |
| Cuadro 3. Abundancia por sitio y temporada de las especies de un ensamble de murciélagos nectarívoros de San Marcos Arteaga, Oaxaca. Sitios de estudio: tetechera (sitio 1), encinar (sitio 2); Temporada: secas (Noviembre-Abril), lluvias (Mayo-Octubre). | 34 |
| Cuadro 4. Resumen de parámetros de diversidad de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Oaxaca., en dos sitios de estudio y temporadas climáticas. Riqueza de especies (S), Índice de diversidad de Shannon (H'), valor máximo de H' (Hmax). Equitatividad (J'), dominancia (λ) y especies más abundantes. | 36 |
| Cuadro 5. Periodo de floración de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en los sitios de estudio en San Marcos Arteaga, Oaxaca. Presente (*), ausente (-). | 44 |
| Cuadro 6. Especies vegetales en floración en los sitios de estudio que coinciden con las especies determinadas por el polen de las muestras del pelaje de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Oaxaca. Presente (*), ausente (-). | 46 |
| Cuadro 7. Frecuencias de las especies vegetales determinadas por el polen de las muestras del pelaje de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Oaxaca. (n=59). | 46 |
| Cuadro 8. Especies vegetales presentes en las muestras del pelaje de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Oaxaca. Presente (*). | 48 |
| Cuadro 9. Cuadro 9. Valor de importancia del recurso alimenticio para las especies vegetales presentes en las muestras del pelaje de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Oaxaca. Especie 7 (Bombacaceae); Especie 8 (Cactaceae). N= Fuentes de polen. | 48 |

1:

INTRODUCCIÓN

Los murciélagos son particularmente abundantes en los trópicos y contribuyen en gran medida a los patrones observados de riqueza y diversidad de especies a nivel local (Estrada y Coates-Estrada, 2001; Stevens *et al.* 2004), así mismo muestran una amplia variedad en sus hábitos alimentarios (carnívoros, frugívoros, nectarívoros, hematófagos e insectívoros) por lo que desempeñan diversos servicios ambientales como la dispersión de semillas, polinización de flores, control de poblaciones de plagas, entre otros (Fleming, 1988; Stevens *et al.*, 2004; Moreno, 2007; Vargas-Contreras *et al.*, 2008).

En el caso particular de los murciélagos que dependen de las flores para su alimentación llamados por lo tanto murciélagos nectarívoros (MN), contribuyen con el flujo génico y el tamaño efectivo poblacional de diferentes especies vegetales al transportar el polen en sus cuerpos, por lo que se les considera los principales mamíferos polinizadores (Heithaus *et al.*, 1974; Eguiarte *et al.*, 1987; Stoner, 2002). En América los MN pertenecen a la subfamilia Glossophaginae, que en México esta representada por 12 especies de las cuales diez se distribuyen en el estado de Oaxaca (Arita y Santos-del-Prado, 1999).

La importancia del papel de estos murciélagos se refleja en el desarrollo de un sistema de relación mutualística polinizador-planta, a través del cual ambos grupos obtienen beneficios para su alimentación y reproducción. Es por esta dependencia que la variación de la disponibilidad espacial y temporal de los recursos florales, puede determinar el comportamiento, biología y finalmente la integración de los ensamblajes ecológicos de estos quirópteros, quienes al ser polinizadores especialistas son menos flexibles para aprovechar los recursos y son más susceptibles a las extinciones locales por fragmentación del hábitat, así

como por las bajas densidades poblacionales y distribución restringida de algunas especies de este gremio que ha favorecido la disminución de sus poblaciones, no obstante existe un gran vacío en la información respecto a su biología y las interacciones ecológicas en las que intervienen (Heithaus *et al.*, 1974; Heithaus *et al.*, en 1975; Fleming y Heithaus, 1986; Fleming, 1988; Arita y Martínez del Río, 1990; Arita y Santos-del-Prado, 1999; Slauson, 2000; Chávez y Ceballos, 2001; Stoner, 2002; Stoner *et al.*, 2002; Patterson *et al.*, 2003; Vargas, 2008; Caballero-Martínez *et al.*, 2009).

En México algunos estudios han aportado información sobre la dieta (Eguiarte *et al.*, 1987; Álvarez y Sánchez Casas, 1997; Sánchez-Casas y Álvarez, 2000; Stoner, 2002; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Riechers *et al.*, 2003; Ibarra-Cerdeña *et al.*, 2005; García, 2006; Caballero-Martínez *et al.*, 2009), demografía, reproducción y movimientos migratorios de estos mamíferos (Ceballos *et al.*, 1997; Galindo-Galindo *et al.*, 2000; Stoner *et al.*, 2003; García, 2006).

Para el estado de Oaxaca, en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán se tienen estudios sobre el papel de estos quirópteros en la polinización de cactus columnares (Valiente-Banuet *et al.*, 1996) y sobre los movimientos migratorios del MN *Leptonycteris curasoae* (Rojas *et al.*, 1999), pero hasta el momento no se han reportado estudios sobre la relación entre el alimento y la ecología de los murciélagos glosófagos, por lo que en esta investigación se aporta información sobre la variación espacio-temporal en la estructura y dieta del ensamble de los murciélagos nectarívoros con relación a la disponibilidad de alimento en el municipio de San Marcos Arteaga, ubicado en la Sierra Mixteca de Oaxaca.

Este municipio está incluido dentro de la región prioritaria para la conservación (RPC) Mixteca y cuenta con una alta riqueza natural como resultado del manejo de sus pobladores, a pesar de ubicarse en una región caracterizada históricamente por los serios problemas de erosión de suelos y deforestación (Semarnat, 2008). La existencia de inventarios faunísticos para este municipio es nula, para mamíferos terrestres, Briones-Salas y Sánchez-Cordero (2004) reportan sólo un registro de este grupo para Huajuapán de León (*Peromyscus gratus zapotecae*, Hooper, 1957), para el caso de MN, en la base de datos de la colección regional mastozoológica del CIIDIR-OAX (OAX.MA.026.0497), se registra para este Distrito sólo a *Glossophaga soricina* (Anexo 1).

Desde el punto de vista aplicado, el conocimiento de la biología de una especie brinda las bases ecológicas para su manejo y conservación, por lo que la presente investigación hace un aporte al conocimiento de las interacciones murciélago-planta y los factores que influyen en su funcionalidad, así mismo generara nuevos datos en este tema para la Sierra Mixteca de Oaxaca. Por lo que esta información puede ser tomada como base para generar estudios diversa índole sobre esta tema para la región, así como para plantear estrategias y políticas adecuadas de conservación comunitaria reduciendo distintos tipos de presión que ponen en riesgo a estos murciélagos, y a nivel municipal, estatal y federal a través de la preservación de corredores de alimentación y movimiento.

2:

ANTECEDENTES

2.1 Terminología sobre comunidades

En ecología de comunidades los términos “comunidad”, “taxa”, “ensamblaje” y “ensamble” significan cosas distintas para diferentes autores (Krebs, 1985), por tanto, este trabajo retoma la propuesta de Fauth *et al.* (1996), quienes discuten estos conceptos de acuerdo con la filogenia, geografía y uso de los recursos:

- 1) Contexto filogenético (taxa): Especies relacionadas filogenéticamente considerando jerarquías taxonómicas lineanas (géneros, familias, orden, clases).
- 2) Contexto geográfico (comunidades): Conjunto de especies que coexisten en un tiempo y espacio definidos.
- 3) Contexto de uso de recursos (gremios): Los organismos pueden no pertenecer al mismo grupo taxonómico, ni encontrarse en la misma área, en el caso de los gremios, el factor unificador es el uso común de recursos.

Estos tres contextos y los resultados de las interacciones de los mismos, son representados por dichos autores en un diagrama de Venn (Fig. 1). En este esquema, la intersección entre el contexto filogenético (taxa) y geográfico (comunidad), es llamado ensamblaje (*assemblage*), definido como el grupo de especies relacionadas filogenéticamente dentro de una comunidad. Como lo indica Moreno (2007), un ejemplo sería: los mamíferos de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán.

Cuando se unen el uso de los recursos con el contexto geográfico, se crean los gremios locales. Por otro lado, las especies relacionadas filogenéticamente que explotan la misma clase de recurso, pero no necesariamente están dentro de una misma comunidad, no tienen un término definido, sino más bien, en su lugar es usado un descriptor.

Finalmente, como lo puntualizan Fauth *et al.* (1996), un ensamble (ensamble) requiere la intersección de los tres contextos, esto es, cuando se conjuntan la características de uso similar de recursos (gremios) en grupos de especies taxonómica y geográficamente definidas (ensamblaje).

Esta terminología de estudio de las comunidades ecológicas en subconjuntos, es ejemplificada por Patterson *et al.* (2003), indicando que la ecología de los murciélagos pertenece al estudio de los ensamblajes y el estudio de murciélagos frugívoros o insectívoros se enfoca a los ensambles. Así mismo, como ejemplos de ensamble, Moreno (2007), cita a los murciélagos nectarívoros del Valle de Zapotitlán, mientras que Fauth *et al.* (1996), mencionan a los insectos del Desierto de Mojave que se alimentan de semillas.

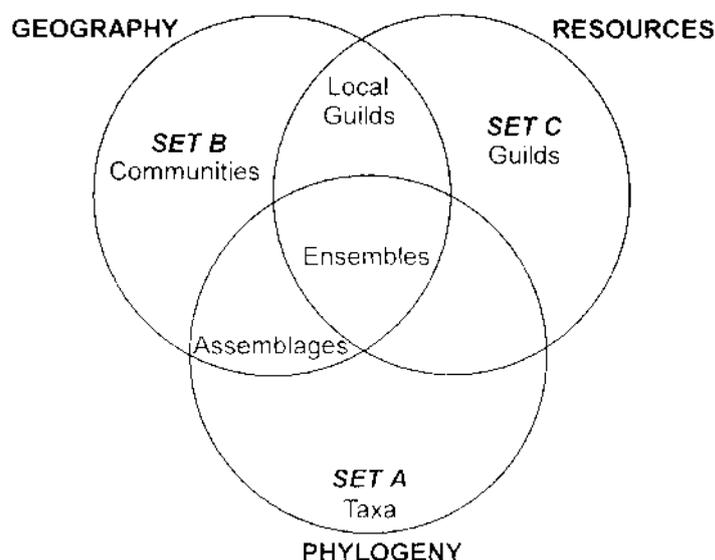


Figura 1. Definición de términos relacionados con conjuntos de especies en función de la geografía, filogenia y/o el uso de los recursos. Tomado de Fauth *et al.* (1996) y Moreno (2007).

2.2 Adaptaciones anatómicas y fisiológicas de los murciélagos nectarívoros

El término de nectarívoro se refiere a las adaptaciones de ciertos grupos de animales especializados en alimentarse de polen y néctar de flores (Fleming, 1988; Arita y Martínez del Río, 1990). Un ejemplo de ello son los MN, quienes presentan adaptaciones anatómicas y fisiológicas específicas para satisfacer casi exclusivamente sus requerimientos energéticos y nutricionales principalmente de plantas ácido crasuláceas (Slauson, 2000).

Dentro de las adaptaciones anatómicas de los MN, se puede mencionar la dentadura, que es simple y reducida en número y tamaño de los dientes en comparación con murciélagos frugívoros e insectívoros. La lengua es larga y extensible, en dos tipos: el primero es característico de los géneros *Lonchophylla*, *Lionycteris* y *Platalina*, consta de dos canales laterales profundos que permiten el escurrimiento del néctar. El otro tipo es característico del resto de los glosófaginos, presenta una gran cantidad de papilas especializadas para coleccionar néctar (Arita y Martínez del Río, 1990).

Así mismo, el rostro de los MN suele ser muy alargado, el sistema digestivo es corto en comparación con otros murciélagos y el vuelo es lento y con capacidad de maniobrar en espacios reducidos entre la vegetación y revolotear durante algunos segundos; las alas son cortas, con una gran carga alar y puntas alargadas. A diferencia de los murciélagos insectívoros, en los MN, el aparato de ecolocalización es poco efectivo, una consecuencia morfológica es la reducción en tamaño y complejidad de la hoja nasal, en cambio poseen una vista y un olfato muy desarrollados, así como una alta capacidad de estimación espacial. Poseen

un cerebro grande, como lo demuestra su un alto coeficiente de encefalización (Arita y Martínez del Río, 1990; Cajas, 2005).

Fisiológicamente, los MN tienen tasas metabólicas altas y capacidad de digerir polen a pesar de la cubierta de exina (sustancia protectora contra la desecación y condiciones adversas) que presentan estos granos. Para compensar la diuresis crónica por pérdida de electrolitos dado el exceso de agua que contiene el néctar, poseen riñones muy simplificados que producen una orina bastante diluida, por lo que es posible que durante la épocas del año en las que no hay flores suficientes los MN se vean restringidos a lugares con abundante agua (Arita y Martínez del Río, 1990; Cajas, 2005).

2.3. Murciélagos nectarívoros en México

El origen de los MN es poco claro, aunque se sabe que la nectarivoría se originó independientemente en el Viejo y el Nuevo Mundo. Dentro de la familia Phyllostomidae, los murciélagos más especializados en utilizar el néctar y el polen como alimento se encuentran dentro de la subfamilia Phyllostominae, aunque se sabe que algunos miembros de otras subfamilias aprovechan ocasionalmente ese recurso (Heithaus *et al.*, 1975; Arita y Martínez del Río, 1990).

La familia Phyllostomidae tuvo su origen en la región Neotropical en Sudamérica y en la actualidad sólo algunas especies extienden su distribución fuera de esta zona zoogeográfica. Una de las tribus de esta familia es Glossophagini (Ramírez-Pulido *et al.*, 2005), que tuvo su origen en esta zona,

aunque ha extendido su distribución hasta la parte subtropical de Norteamérica (Arita y Martínez del Río, 1990).

Los MN, aparecieron durante el Mioceno y evolucionaron a partir de un murciélago insectívoro de la subfamilia Phyllostominae, se cree que la evolución de este tipo de alimentación se debió a que mientras buscaban insectos en las flores y frutos en las plantas ingerían polen, néctar y pulpa (Fleming 1988; Arita y Martínez del Río, 1990).

La tribu Glossophagini reúne alrededor de 29 especies de quirópteros adaptados para la nectarivoría (Cartners *et al.*, 2002). En 1999, Arita y Santos–del-Prado identificaron 12 especies de MN para México, cuya mayor riqueza y distribución se registró en sitios con temperaturas relativamente altas y bajos niveles de precipitación media anual, por lo que la vegetación predominante en estos sitios son selvas bajas caducifolias, selvas medianas subcaducifolias, matorrales espinosos, cardonales y tetecheras. En el estado de Oaxaca, se han registrado diez de estas 12 especies exceptuando *Lichonycteris obscura* y *Musonycteris harrisoni* (Cuadro 1).

Dentro de estas diez especies *Choeroniscus godmani*, se clasifica como especie de distribución restringida y bajas densidades locales; así mismo, *Glossophaga commissarisi*, *G. leachii*, y *G. morenoi*, se consideran especies con distribuciones restringidas pero de alta densidad poblacional son. Las especies ampliamente distribuidas pero con bajos niveles poblacionales son *Choeronycteris mexicana*, *Hylonycteris underwoodi* y *Leptonycteris nivalis*. Finalmente las especies ampliamente extendidas con altos niveles de población son *Anoura*

geoffroyi, *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae* (Arita y Santos-del-Prado, 1999).

Respecto a su estado de conservación, algunas de las especies mencionadas se encuentran listadas en alguna categoría de riesgo a nivel nacional e internacional: para la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 1996) *C. godmani* y *C. mexicana* se encuentran en la categoría de casi amenazados (NT), *L. curasoae* de vulnerable (VU) y *L. nivalis* en peligro (EN). Así mismo, estas últimas tres especies, se encuentran bajo la categoría de Amenazada (A) en la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-ECOL-2001; SEMARNAT, 2010).

Dentro de los MN existen diversos niveles de especialización, que van desde los menos especializados como el de *G. soricina*, que es una especie que se alimenta de una gran cantidad de insectos, frutos y polen, hasta el de especies como *L. curasoae* con alto grado de nectarivoría, especialmente hacia la familia Cactaceae (Arita y Martínez del Río, 1990).

Cuadro 1. Murciélagos nectarívoros registrados en Oaxaca, estatus de conservación y rareza.

| Distribución restringida y baja densidad local | Distribución restringida y alta densidad poblacional | Amplia distribución y bajos niveles poblacionales | Amplia distribución y altos niveles poblacionales |
|--|--|---|---|
| <i>C. godmani</i> (A y NT) | <i>G. commissarisi</i> | <i>C. mexicana</i> (A y NT) | <i>A. geoffroyi</i> |
| | <i>G. leachii</i> | <i>H. underwoodi</i> | <i>G. soricina</i> |
| | <i>G. morenoi</i> | <i>L. nivalis</i> (A y (EN)) | <i>L. curasoae</i> (A y VU) |

NOM-059-ECOL-2001; SEMARNAT, 2002: A (Amenazada)

IUCN: vulnerable (VU), en peligro (EN), casi amenazados (NT).

2.4. Adaptaciones anatómicas y fisiológicas de las plantas

Arita y Martínez (1990) indican que es posible especular sobre el origen de las características de las plantas polinizadas por MN como una respuesta evolutiva a las preferencias alimentarias de estos mamíferos, presentando características tales como: posición de las flores organizadas en una panícula lejos del follaje, con colores claros dominantes en los petaloides y rosáceos en el perianto, considerados visualmente atractivos para los visitantes nocturnos; anteras largas o abundantes, con antesis y producción de néctar nocturna y en mayores cantidades que en otras flores, muy diluido y con un olor semejante a la fermentación. Así mismo, el polen contiene el doble de productos nitrogenados y es rico en ciertos aminoácidos requeridos por los MN.

Estas particularidades conforman a lo que se le conoce como síndrome de quiropterofilia, las cuales evolutivamente han ofrecido mejores recompensas para los MN, lo que ha permitido a las plantas obtener un mayor número de visitas y por tanto ser más eficaces para recibir y dispersar polen (Heithaus *et al.*, 1974; Arita y Martínez, 1990; Nassar *et al.*, 1997).

Las especies vegetales polinizadas por murciélagos pertenecen principalmente a las familias Cactaceae, Agavaceae, Bombacaceae, Convolvulaceae, Fabaceae y Bignoniaceae, por lo que las relaciones planta-polinizador se han vuelto más estrechas en las selvas bajas caducifolias, selvas medianas subcaducifolias, matorrales espinosos y en cardonales y tetecheras que en otros ecosistemas (Arita y Martínez del Río, 1990; Aranguren, 2007; Fleming y Sosa, 1994; Ruiz *et al.* 1997; Arita y Santos-del-Prado, 1999; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003).

Cerca de 42 de 70 especies de cactus columnares de la tribu Pachycereeae y Cereeae distribuidas en México, producen flores con características quiropterofilicas, la mayoría de estas especies son incompatibles y requieren un vector para transferir el polen entre plantas genéticamente diferentes para producir semillas viables (Valiente-Banuet *et al.*, en Cajas, 2005), dentro de algunas otras especies notables polinizadas por murciélagos se encuentran los magueyes (*Agave* spp.), morros (*Crescentia* spp.) y algunas especies de las familias Sapotaceae, Convolvulaceae y Bombacaceae (Eguiarte *et al.*, 1987; Cajas, 2005).

Slauson (2000), menciona que los cactus columnares son altamente viables para el consumo de los MN durante la primavera y a principios del verano, mientras que los agaves del grupo ditepalae florecen significativamente a finales del año, por lo que pueden proveer potencialmente un importante recurso alimenticio cuando otras plantas ácido crasuláceas no están disponibles.

Algunos autores sugieren que la relación murciélago-agave puede llegar a ser un mutualismo muy cerrado, Howell y Roth (1981) observaron que en sitios con poblaciones bajas o casi nulas de murciélagos, la producción de semillas fértiles en las agaváceas, fue menos del 5% comparado con áreas donde los murciélagos estaban presentes. En otro estudio de la alimentación de los cactus y agaves por parte de *G. longirostris* y *L. curasoae* en los enclaves semiáridos de Venezuela, Nassar *et al.*, (2003), determinaron a estos quirópteros como cactófilos obligados, concluyendo que dada la fuerte interdependencia entre éstos y las plantas ácido crasuláceas, una perturbación que afecte a un componente de la interacción tendría un fuerte efecto sobre la otra.

3:

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

3.1 Objetivos

El objetivo general de este estudio es estimar la variación espacio-temporal en la estructura y dieta del ensamble de los murciélagos nectarívoros con relación a la disponibilidad de alimento en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

Derivados del anterior se establecieron los siguientes objetivos particulares:

1) registrar las variaciones en la estructura (riqueza de especies, abundancia relativa, estructura de edades y condiciones reproductivas) y dieta del ensamble de los murciélagos nectarívoros durante un año dentro de la localidad de estudio, en dos sitios con asociaciones vegetales diferentes (cardonales- tetecheras y bosque de encino-agaváceas), 2) estimar la disponibilidad de alimento (riqueza y abundancia) para los murciélagos nectarívoros a lo largo de un año en dos sitios con asociaciones vegetales diferentes (cardonales- tetecheras y bosque de encino-agaváceas), y 3) estimar la relación entre la estructura y la dieta del ensamble de los murciélagos nectarívoros respecto a la disponibilidad espacio-temporal de alimento a lo largo de un año.

3.2 Hipótesis

Dado que los ensambles de murciélagos presentan cambios espacio-temporales en su estructura taxonómica y ecológica, se espera que la diversidad y actividad reproductiva del ensamble de MN estén positivamente correlacionadas con la disponibilidad de recurso floral (abundancia y riqueza).

4:

MÉTODOS

4.1 Área de estudio y periodo de muestreo

El estudio se realizó en la localidad de San Marcos Arteaga, municipio del mismo nombre, Distrito de Huajuapán de León. Se encuentra inmerso en la zona montañosa de la Sierra Mixteca, y se ubica entre los 97° y 98° 30' de longitud oeste, y 15° 45' y 18° 15' de latitud norte, a una altura de 500 a 3000 msnm con un área aproximada de 40,000 Km² (Rzedowski, 1983). En esta región la temporada de lluvias se extiende de mayo a octubre (>100 mm de precipitación por mes), los meses más secos son marzo y abril (< 50 mm por mes), con un promedio anual de 700 mm de precipitación y una temperatura de 27°C (Sánchez-Cordero, 2001; INEGI, 2002).

En el territorio de San Marcos Arteaga confluyen dos subprovincias fisiográficas: la Depresión del Balsas y la de Montañas y Valles del Occidente, así mismo es atravesado por el río Mixteco, afluente del río Balsas, por lo que posee una gran diversidad estructural que se caracteriza por un relieve intrincado y de diversa fisonomía, conformado principalmente de rocas metamórficas e ígneas paleozoicas y mesozoicas, así como de rocas calizas, constituyendo diversas pendientes, cerros, valles, cañadas y cuencas (Ortiz *et al.*, 2004). Como resultado a estos gradientes de relieve, se presentan, amplias porciones de matorrales espinosos, cardonales y tetecheras, así como representativos manchones de encinares, pinares y bosque de galería (Torres, 2004).

La investigación se realizó de septiembre de 2009 a agosto de 2010, en donde los muestreos tanto de murciélagos como de plantas, se realizaron mensualmente en dos sitios con asociaciones vegetales diferentes (Fig. 2), con la

finalidad de poder hacer el análisis espacio-temporal entre las variaciones de la estructura del ensamble de MN con respecto a la disponibilidad de alimento.

El primer sitio, denominado para este trabajo “tetechera” (17°42′ 50.81” N y 97° 52′ 36.69” W) se ubica a una altura de 1,654 msnm, la vegetación predominante son cardonales en asociación con tetecheras (Torres, 2004), teniendo como especies representativas a *Neobuxbaumia* sp., *Stenocereus* sp., *Ipomea pauciflora*, *Brahea* sp., *Acacia farnesiana*, *A. cochliacantha*, *Opuntia* sp., *Agave potatorum* y *A. angustifolia*.

En el segundo sitio, denominado “encinar” (17°43′22.96” N y 97°55′15.33” W), a una altura de 1,978 msnm, la vegetación se encuentra conformada por un bosque de encino en asociación con agaváceas (Torres, 2004), en donde se encuentran las especies de *A. potatorum*, *A. seemanniana*, *A. angustiarum* y a especies de los géneros *Opuntia*, *Mammillaria* y *Brahea*, entre otros, así como algunos individuos de *I. pauciflora*.

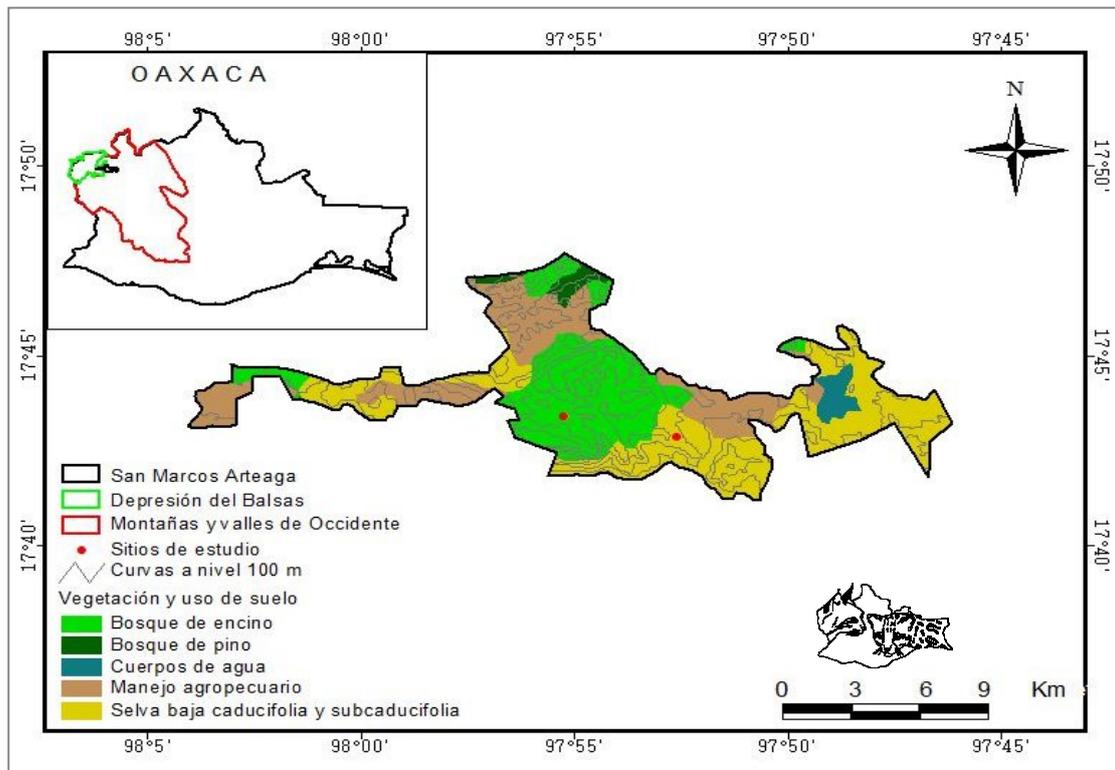


Figura 2. Ubicación geográfica del área de estudio y zonas de muestreo en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

4.2 Muestreos

4.2.1 Captura de murciélagos

Se realizaron muestreos mensuales durante un año, de septiembre de 2009 a agosto de 2010, con dos noches consecutivas de trabajo en cada sitio. Para evitar sesgos relacionados con la fobia lunar no se efectuaron muestreos en periodos de luna llena (Estrada y Coates-Estrada, 2001; García *et al.*, 2006; Vargas-Contreras *et al.*, 2009).

Se colocaron cinco redes de niebla (12 x 2.5 m), para la captura de murciélagos. Estas permanecieron abiertas desde el inicio del crepúsculo vespertino hasta seis horas después de su colocación, con intervalos de revisión de 30 a 45 min, dependiendo de la recurrencia de organismos capturados en cada periodo. Estas redes se colocaron en los sitios de paso de los murciélagos (bordes de fragmentos de vegetación, cruces de caminos y entre la vegetación con síndrome de quiropterofilia).

Los murciélagos se liberaron en el mismo sitio de su captura al cerrar las redes, para cada murciélago se registró: especie, sexo, clase de edad, condición reproductiva y medidas somáticas (masa corporal, longitud total, longitud de cola vertebral, longitud de pata derecha, longitud de oreja derecha y de antebrazo derecho). Así mismo, se prepararon ejemplares de referencia de cada especie para su depósito y registro en la colección regional mastozoológica del CIIDIR-OAX (OAX.MA.026.0497). Las especies fueron determinadas de acuerdo con Álvarez *et al.* (1994) y Medellín *et al.* (1997).

Los individuos se clasificaron como crías, jóvenes y adultos, de acuerdo al grado de osificación en las epífisis de las falanges (los jóvenes se distinguen de los adultos por el grado de osificación), las características del pelaje, el peso y la condición reproductiva (Anthony, 1998; Vargas-Contreras *et al.*, 2008). Para determinar la condición reproductiva de los individuos, en el caso de las hembras se observó el desarrollo de las glándulas mamarias: no visibles, largas o lactantes, la presencia de embriones y la apertura de la vagina: abierta o cerrada. En el caso de los machos, se examinó la posición y el tamaño de los testículos, y se consideraron individuos activos a aquellos que mostraban los testículos

escrotados (Briones-Salas, 1991; Tirira, 1998; García *et al.*, 2006; Caballero-Martínez *et al.*, 2009).

4.2.2 Colecta de polen consumido

La obtención de las muestras de polen del pelaje de los MN se realizó al momento de la captura antes de ser liberados de la red, mediante la frotación de la región cefálica, dorsal y ventral de las extremidades posteriores y las membranas alares con un hisopo humedecido con agua destilada. Las muestras se conservaron en seco en frascos de plástico individuales, rotulados con los datos del animal, fecha, hora y sitio de colecta (García *et al.*, 2006).

4.2.3 Disponibilidad de alimento

La cantidad disponible de alimento en los sitios de estudio para los MN, se determinó a través de la riqueza y la abundancia relativa de las especies vegetales con síndrome quiropterofílico, mediante un muestreo completamente al azar por cuadros de 100 m² (10x10), para cubrir desde especies rosetofilas hasta especies que alcanzan un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 10 cm. La ventaja de este método es que en los cuadros se considera toda clase de especie vegetal, por lo que los muestreos son más homogéneos y tienen menos impacto de borde en comparación a los transectos (Mostacedo y Fredericksen, 2000).

Para la realización del muestreo se eligió al azar un punto inicial para el primer cuadro y posteriormente se realizó un cuadro adicional a 250 m hacia cada uno de los cuatro puntos cardinales (Vargas-Contreras *et al.*, 2009), se continuó

sucesivamente del mismo modo duplicando la distancia a partir del primer cuadro, hasta que el número de especies acumulativas se estabilizó en relación al tamaño del área muestreada (promedio corrido), como lo indican Mostacedo y Fredericksen (2000), cuando esto sucede, se puede decir que el muestreo es representativo, dado que el número de especies se mantendrá constante aunque aumente el esfuerzo de colecta. Para este estudio, el promedio corrido en la “tetechera” se alcanzó en el cuadro siete y en “los encinos” se alcanzó en el cuadro cinco, para ambos sitios se muestrearon siete cuadros con la finalidad de homogeneizar el área total muestreada (Fig. 3).

En cada cuadro se identificó a nivel de género (y en algunos casos de especie) las plantas potenciales a ser consumidas por los MN. Se realizó un seguimiento mensual fenológico durante todo el ciclo de investigación de estas plantas, con la finalidad de conocer la disponibilidad del alimento a través del tiempo, para esto, se contabilizaron directamente o por extrapolación el número de flores presentes en cada uno de los organismos dentro de los cuadros.

Con el objetivo de identificar con mayor puntualidad las familias y géneros vegetales a los que pertenecen los granos de polen hallados en los MN, se realizó una base palinológica de referencia de las plantas con características del síndrome quiropterofílico del área de estudio (Thomas, 1988; Muchhala y Jarrín-V, 2002; Riechers *et al.*, 2003; Caballero-Martínez *et al.*, 2009).

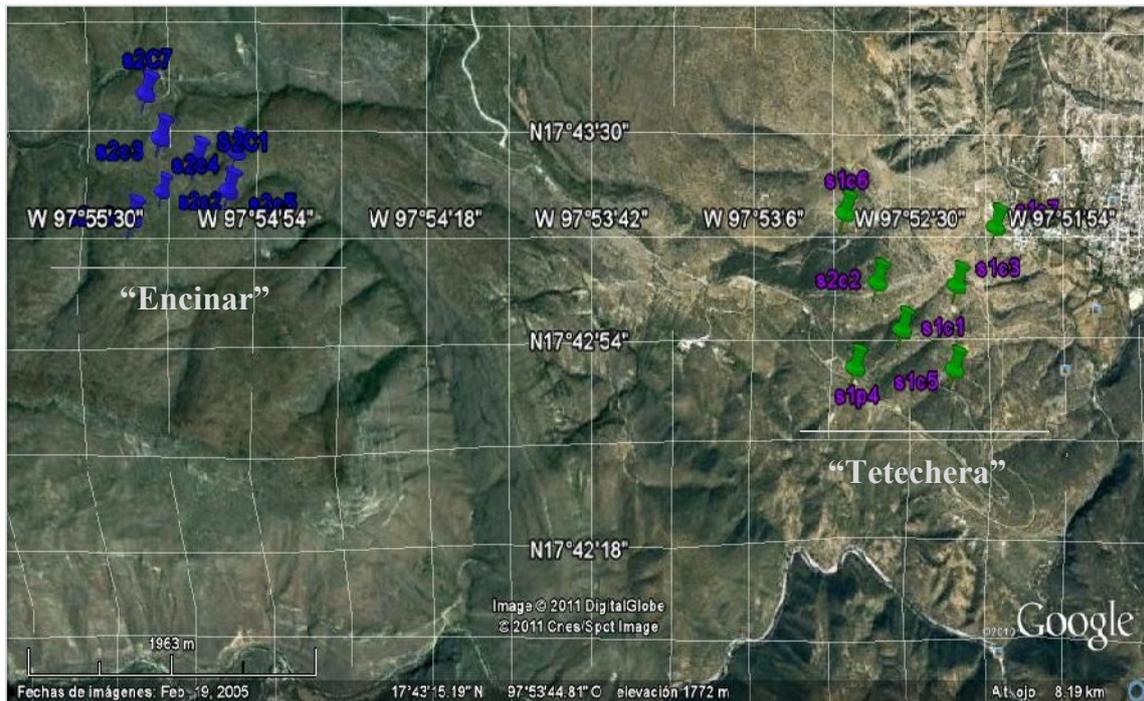


Figura 3. Cuadros de muestreo de vegetación en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

4.3 Determinación de dietas de los MN

El polen colectado del pelaje de los MN y de las plantas con síndrome quiropterofílico se procesó y observó en el Laboratorio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Cada muestra se montó sobre un portamuestra de aluminio previamente preparado con una cinta adhesiva de carbón conductivo, a través del raspado de los hisopos para extraer los granos de polen de las fibras del algodón. Posteriormente, las muestras fueron cubiertas en su superficie con una fina cubierta metálica, mediante una ionizadora de oro-paladio, para finalmente proceder a realizar las observaciones en un microscopio electrónico de barrido (MEB) JEOL JSM-5310LV.

Se tomó como una muestra positiva aquella con al menos tres granos de polen del mismo tipo (Thomas, 1988). Se digitalizaron y fotografiaron las vistas de los descriptores correspondientes para la descripción palinológica: polar, ecuatorial y ornamentación de la exina.

Los granos de polen se determinaron a nivel de familia y en algunos casos hasta género y especie con ayuda de las muestras de la colección de referencia y por comparación con ilustraciones de publicaciones palinológicas (Sánchez-Casas y Álvarez, 2000).

4.4 Análisis de datos

4.4.1 Normalidad de los datos

Se verificó la normalidad de los datos (abundancia de MN por mes, riqueza y abundancia de MN por especie, abundancia y riqueza de recurso floral) con el programa Statgraphics Centurion, que determina el comportamiento de las variables mediante las medidas estadísticas descriptivas de asimetría y curtosis. Este análisis se confirmó con la prueba estadística de Shapiro & Wilk (González, 2006).

Para los análisis de correlación, se usó el coeficiente de correlación de Pearson (R) para los datos de comportamiento normal (abundancia total de MN mensual, riqueza y abundancia de MN por especie temporal y espacial y riqueza de recurso floral) y el coeficiente de correlación de Spearman (Rho) para los datos no paramétricos (abundancia de recurso floral).

4.4.2 Representatividad del ensamble de murciélagos nectarívoros

El esfuerzo de captura se obtuvo en general para toda el área de estudio, mediante la suma total de metros red empleados cada noche por el total de horas trabajadas ($m \times rh$) (Medellín, 1993).

Se realizaron curvas de acumulación de especies con la finalidad de evaluar la eficiencia del esfuerzo de captura para alcanzar una estimación aceptable de la riqueza del ensamble de MN. Los datos se basaron en presencia-ausencia por periodos de captura y fueron aleatorizados 100 veces para eliminar el efecto de orden específico en que se ingresan los datos en la construcción de las curvas, este procedimiento se realizó con el programa EstimatesS (Colwell, 2006; Moreno, 2001).

Los datos aleatorizados fueron ajustados a dos modelos asintóticos: el primero fue el de Clench que es recomendado para taxa poco conocidas y áreas relativamente grandes, y el Exponencial negativo, que se recomienda para taxa bien conocidas y áreas relativamente pequeñas (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). Estos modelos fueron evaluados por medio del programa *Species Accumulation Functions* (Díaz-Francés y Gorotiza, 2002; Díaz-Francés y Soberón, 2005), que usa relaciones de máxima verosimilitud entre los modelos candidatos para seleccionar el mejor y, adicionalmente calcula el número que representa la asíntota y los parámetros de cada modelo.

En las funciones de ambos modelos, ρ es el coeficiente de determinación de la pendiente (un valor cercano a 1, indica un buen ajuste del modelo), a es la tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario y b es un

parámetro relacionado con la forma de la curva. La asíntota de la curva, es decir, el número total de especies predicho por ella, se calcula como a/b . El esfuerzo de muestreo (nq) necesario para registrar una determinada proporción de la fauna se estima como $n_q = q/(b*(1-q))$ para Clench y como $n_q = 1/b \ln(1/(1-q))$ para el modelo exponencial (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003).

4.4.3 Estructura del ensamble de murciélagos nectarívoros

La estructura del ensamble de los MN de este estudio fue determinada por la riqueza específica, abundancia de especies, diversidad y equidad, aunado a la estructura de edades y proporción de sexos de los individuos. Los atributos ecológicos fueron analizados para determinar cambios estructurales en relación al tiempo y espacio en el ensamble. La distribución espacial se estudio con respecto a los dos sitios de muestreo (“tetechera” y “encinar”), para la distribución temporal se dividieron los datos en temporada de secas (noviembre-abril) y lluvias (mayo-octubre).

a) Parámetros de diversidad

Se utilizó el índice de riqueza específica (S), que permite medir la biodiversidad con base únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas. Con el índice de Shannon, se midió la diversidad del ensamble, los valores dados por este índice fueron comparados entre sí con una *t*-de student modificada por Hutcheson. Se obtuvo la H_{max} , que indica los valores de la diversidad en condiciones de igualdad máxima de abundancias, es decir, suponiendo que todas las especies de la muestra

tuviesen las mismas abundancias (Magurran, 2004; Moreno, 2001; Vargas-Contreras *et al.*, 2008).

La dominancia se determinó con el índice de Simpson ($\lambda = \sum p_i^2$), este índice manifiesta la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie, toma en cuenta el valor de importancia de cada especie y refleja el grado de dominancia de una comunidad por lo que está fuertemente influido por la importancia de las especies dominantes. Finalmente, los valores de equidad se obtuvieron mediante el índice de equidad de Pielou (J'), que mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada. Su valor va de 0 a 1, de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran, 2004; Moreno, 2001).

Todas las pruebas utilizadas para esta sección, se consideraron estadísticamente significativas cuando $P > 0.05$.

b) Proporción de sexos, estructura de edades y reproducción

La proporción de sexos se determinó como la proporción de hembras y machos sobre el total de individuos sexados, esto se obtuvo tanto para el total de datos del ensamble, así como para su distribución por temporada y espacio. Para comprobar la posible desviación sobre una hipotética relación 1:1, se realizó una prueba de bondad de ajuste de χ^2 para el contraste de una proporción en el caso de la totalidad de los datos (Briones-Salas, 1991., Rius *et al.*, 1993; Sosa-Escalante, 1997). Del mismo modo, se realizó una prueba bondad de ajuste de χ^2 de independencia para probar la hipótesis nula de que dos criterios de

clasificación aplicadas al mismo conjunto de individuos son independientes, en este caso sexo y temporada/sitio (Wayne, 1980., Ríus *et al.*, 1993).

4.4.4 Dieta

Se determinó la importancia de cada uno de los recursos florales consumidos por el ensamble de MN mediante el índice de valor de importancia de los recursos (IVIR). Entre mayor sea el valor del IVIR, mayor es el uso que una especie da a determinado recurso, por lo que podría decirse que indica una preferencia hacia esta planta, pero no en el sentido estricto de la palabra, ya que puede existir un valor alto en la frecuencia de uso de una especie vegetal como una posible respuesta a su alta disponibilidad en el ambiente. Este índice también muestra cuáles son las especies de murciélagos que utilizan más alguna determinada especie vegetal. (Amaya-Márquez *et al.*, 1991; Muñoz *et al.*, 1997).

El valor del IVIR se obtiene mediante una razón de uso, este valor de uso (P) se halla empleando las frecuencias de registro de determinado polen (*i*) en una determinada especie de murciélago (*x*) (suma del número de individuos de la especie *x* de murciélago que fueron encontrados con el tipo de polen *i*) con relación al total de registros de polen de todos los recursos utilizados por las especies de murciélagos. La fórmula empleada corresponde a:

$$P_x = \frac{\sum_{i=1}^1 \text{Frecuencia del recurso } i \text{ en la especie de murciélago } x}{\text{No. de recursos totales utilizados por la especie/murciélago}}$$

El IVIR, suma el uso (P) que cada especie de murciélago hace sobre la planta (recurso i).

$$IVIR = \sum_x^n (P_{ix} + P_y + \dots + P_j)$$

Donde:

IVIR: Índice de Valor de Importancia del recurso floral i para la comunidad de murciélagos.

P: Grado de explotación del recurso floral i (frecuencia relativa de los granos de polen) por parte de la especie de murciélago x.

4.4.5 Variaciones en la estructura del ensamble de murciélagos nectarívoros con respecto a la disponibilidad de alimento

La relación entre la disponibilidad de alimento y la variación espacio-temporal de la estructura del ensamble de los murciélagos nectarívoros se determinó con un análisis de regresión lineal simple (Statgraphics Centurion, Wayne, 1980., Ríos *et al.*, 1993; Vargas-Contreras *et al.*, 2009).

Para este análisis se consideraron como variables independientes a la disponibilidad temporal y espacial del alimento tanto en abundancia como en riqueza, y como variables dependientes a la abundancia y riqueza del ensamble MN temporal y espacialmente.

5:

RESULTADOS

5.1 Representatividad del ensamble de murciélagos nectarívoros

Con un esfuerzo acumulado de captura de 900 mrh por noche, para un total de 288 h de trabajo en 48 noches de muestreo por los dos sitios, al final del estudio se capturaron 11 especies y 69 organismos para toda la comunidad de murciélagos, de los cuales 32 se distribuyen entre cinco especies nectarívoras.

De acuerdo con el programa *Species Accumulation Functions*, el modelo exponencial negativo de acumulación de especies fue el que ligeramente se ajusto mejor a los datos ($\rho = 0.999738$, $a = 1.565$, $b = 0.306$, $\text{asíntota} = 5.116$, $n_{0.95} = 9.8$), aunque el modelo de Clench, también muestra una asíntota cercana al número de especies de MN capturadas ($\rho = 0.996844$, $a = 2.484$, $b = 0.422$, $\text{asíntota} = 5.892$, $n_{0.95} = 45.078$) (Fig. 4).

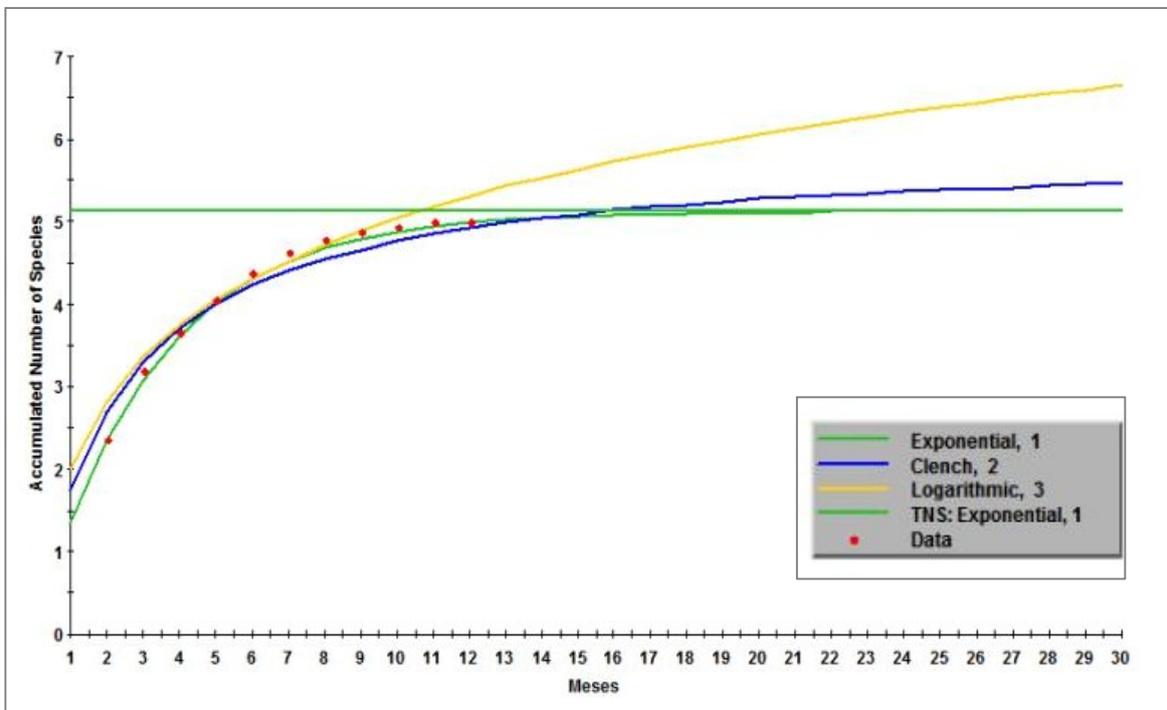


Figura 4. Curva de acumulación de especies, representación gráfica de la función ajustada de los datos.

5.2 Estructura del ensamble de murciélagos nectarívoros

5.2.1 Parámetros de diversidad

Como se mencionó, en este estudio se obtuvieron 11 especies y 69 organismos para toda la comunidad de murciélagos, de los cuales 32 pertenecen al ensamble de MN y se distribuyen entre cinco especies: *A. geoffroyi* (n=3), *C. mexicana* (n=3), *L. curasoe* (n=13), *L. nivalis* (n=11) y *C. godmani* (n=2) (Cuadro 2, Anexo 2.)

De los cuatro gremios presentes en la zona de estudio (frugívoros, insectívoros, nectarívoros y hematófagos), los MN son los más representativos con respecto a la riqueza de especies y al número de organismos (Fig. 5).

Cuadro 2. Especies de murciélagos colectadas en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

| Familia | Subfamilia | Especie |
|------------------|-----------------|-----------------------------|
| Phyllostomidae | Glossophaginae | <i>A. geoffroyi</i> |
| | | <i>C. godmani</i> |
| | | <i>C. mexicana</i> |
| | | <i>L. curasoe</i> |
| | | <i>L. nivalis</i> |
| | Phyllostominae | <i>Macrotus waterhousii</i> |
| | | <i>Sturnira lilium</i> |
| | Stenodermatinae | <i>Sturnira ludovici</i> |
| | | <i>Artibeus jamaicensis</i> |
| | Desmodontinae | <i>Desmodus rotundus</i> |
| Vespertilionidae | | Vespertilioninae |

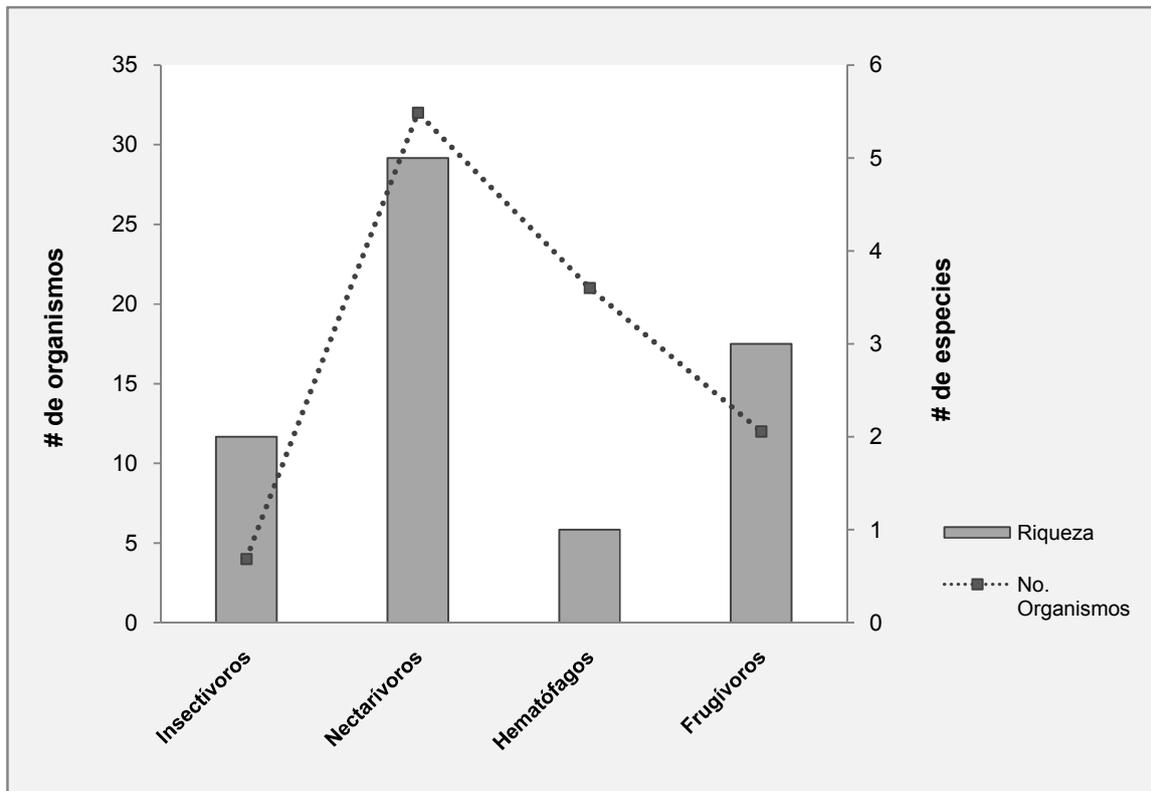


Figura 5. Abundancia de especies y organismos por gremio del ensamblaje de murciélagos en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

En cuanto a la distribución espacial del ensamble, se tuvo mayor diversidad en el sitio “encinar” (Cuadro 4), no obstante, el índice Shannon no muestra una diferencia significativa entre ambos sitios ($t_{0.05 \ 28} = 1.701$, $P > 0.05$). El valor de la Hmax, para la “tetechera” fue de 1.38 y de 1.61 para el “encinar”. La dominancia fue mayor en la “tetechera” ($\lambda = 0.48$), por lo que la equidad fue mayor en el “encinar” ($J'=0.79$). Las especies más abundantes fueron *L. curasoe* y *L. nivalis* para el sitio uno y dos respectivamente (Cuadro 3 y 4).

En noviembre de 2009 (S=2 y n=8) y julio de 2010 (S=3 y n=7), se obtuvieron los valores mas elevados de riqueza y abundancia, por otro lado,

durante los meses de agosto y diciembre de 2009 así como enero de 2010 no se tuvo ningún ejemplar colectado (Fig. 6 y 7). No se observa una diferencia significativa en la diversidad del ensamble con respecto al tiempo (secas $H' = 1.0114$; lluvias $H' = 1.3705$; $t_{0.05, 26} = 1.706$, $P > 0.05$). En ambas temporadas, los valores de diversidad se acercaron a la igualdad máxima de abundancias (H_{max} lluvias = 1.61, H_{max} secas = 1.09), por lo que la equidad tuvo un valor de 0.9 y el valor de la dominancia fue muy bajo ($\lambda = 0.3$), estos dos últimos valores fueron iguales para ambas temporadas, aun así, las especies con mayor presencia fueron *L. nivalis* y *L. curasoe* para secas y lluvias respectivamente (Cuadro 3 y 4).

Cuadro 3. Abundancia por sitio y temporada de las especies de un ensamble de murciélagos nectarívoros de San Marcos Arteaga, Oaxaca. Sitios de estudio: tetechera (sitio 1), encinar (sitio 2); Temporada: secas (noviembre-abril), lluvias (mayo-octubre).

| Especie | Sitios de estudio | | Temporada | |
|---------------------|-------------------|-----------|-----------|-----------|
| | Tetechera | Encinar | Secas | Lluvias |
| <i>A. geoffroyi</i> | 0 | 3 | 0 | 3 |
| <i>C. godmani</i> | 1 | 1 | 0 | 2 |
| <i>C. mexicana</i> | 2 | 1 | 2 | 1 |
| <i>L. curasoe</i> | 10 | 3 | 4 | 9 |
| <i>L. nivalis</i> | 2 | 9 | 6 | 5 |
| Total | 15 | 17 | 12 | 20 |

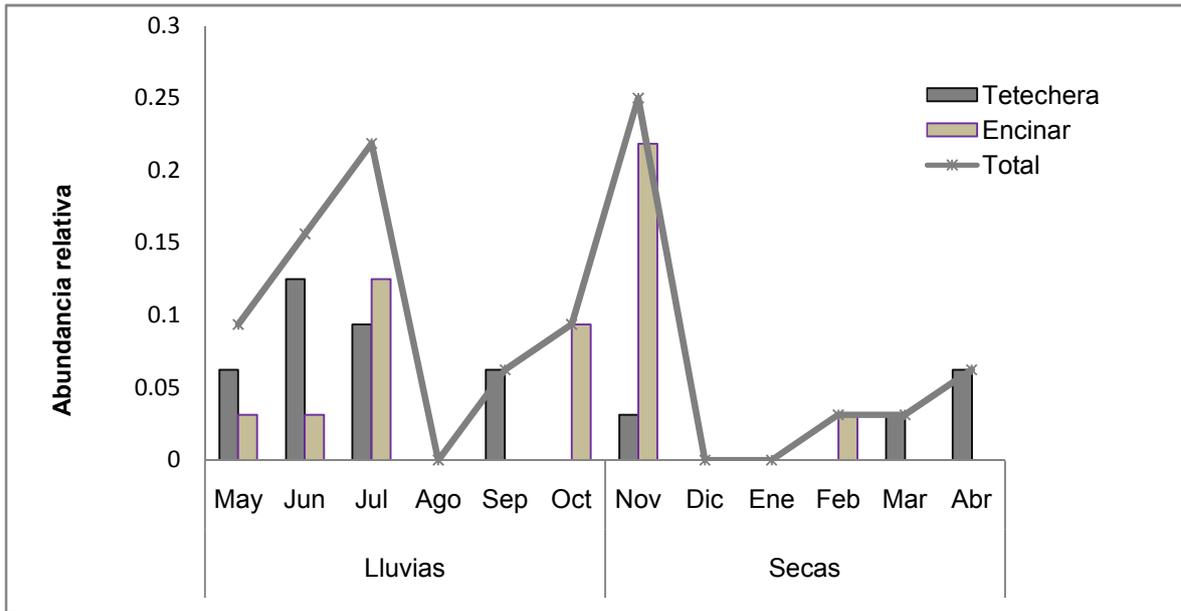


Figura 6. Distribución temporal y espacial de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

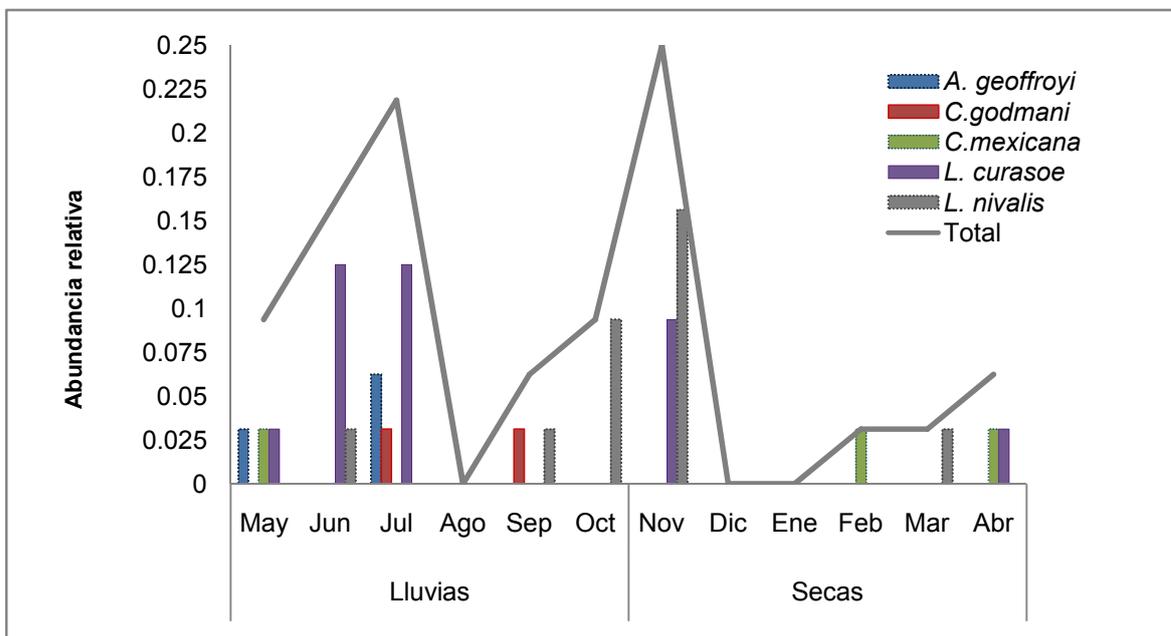


Figura 7. Distribución temporal de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

Cuadro 4. Resumen de parámetros de diversidad de un ensamble de murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca., en dos sitios de estudio y temporadas climáticas. Riqueza de especies (S), Índice de diversidad de Shannon (H'), valor máximo de H' (Hmax). Equitatividad (J'), dominancia (λ) y especies más abundantes.

| Parámetro | Espacial | | Temporal | |
|-----------------------------|---|----------------------|---|----------------------|
| | Sitio 1 "tetechera" | Sitio 2 "encinar" | Secas (Nov-Abril) | Lluvias (May-Oct) |
| S | 4 | 5 | 3 | 5 |
| H' | 0.988 | 1.282 | 1.011 | 1.370 |
| t-Hutcheson | (t _{0.05 28} = 1.701T, P > 0.05) | | (t _{0.05 26} = 1.706T, P > 0.05) | |
| Hmax | 1.38 | 1.61 | 1.09 | 1.61 |
| J' | 0.73 | 0.79 | 0.92 | 0.85 |
| λ | 0.48 | 0.35 | 0.39 | 0.3 |
| Especie dominante | <i>L. curasoe</i> | <i>L. nivalis</i> | <i>L. nivalis</i> | <i>L. curasoe</i> |

5.2.2 Proporción de sexos, estructura de edades y reproducción

a) Proporción de sexos

Considerando el total de individuos capturados, la proporción de sexos del ensamble de MN fue de 1:1, al tener 16 organismos por cada sexo (Fig.8).

La prueba de χ^2 de independencia para los criterios de proporción de sexos con respecto al sitio y proporción de sexos con respecto a la temporada climática, con una significancia $\chi^2_{0.05 1}=0.00393$, $P > 0.05$, mostró que existe una diferencia significativa entre las frecuencias observadas y las esperadas para ambos criterios ($X_{\text{tiempo}}= 2.1$; $X_{\text{espacio}}= 0.13$), esto indica que existe una dependencia hacia los factores bajo estudio para la distribución de los sexos, que es más marcada para el factor del tiempo. En la "tetechera" se tiene una relación 1:1 (N=8, 53.3% de

machos y N=7, 46.6% para hembras) y de 1:1 para el “encinar” (N=8, 47% de machos y N=9, 53% para hembras). Para la temporada de secas la relación es de 2:1 (N=8, 66.6% de machos y N=4, 33.3% para hembras), y de 1:1.5 para la temporada de lluvias (N=8, 40% de machos y N=12, 60% para hembras) (Fig.9 y 10).

Se registró un pico de machos en noviembre de 2009 (N=6), que en su mayoría se localizaron en el “encinar” (N=5) y un pico de hembras en julio de 2010 (N=5), que se distribuyeron equitativamente entre los dos sitios (Fig.9 y 10).

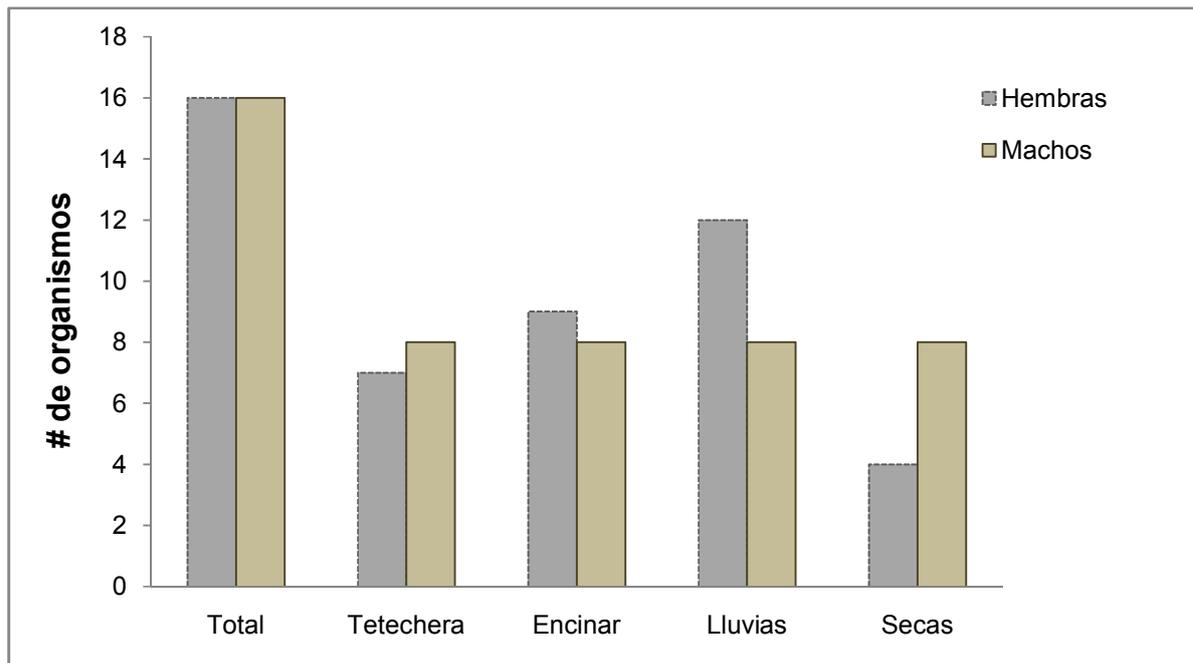


Figura 8. Distribución espacial y temporal de sexos de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

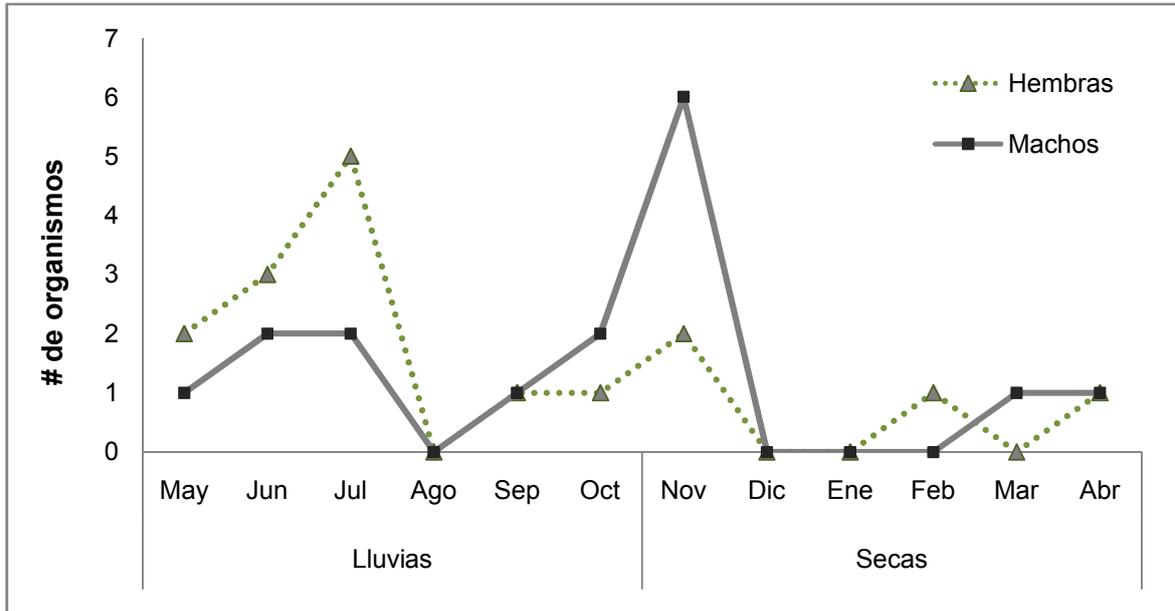


Figura 9. Distribución temporal (mensual) de sexos de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

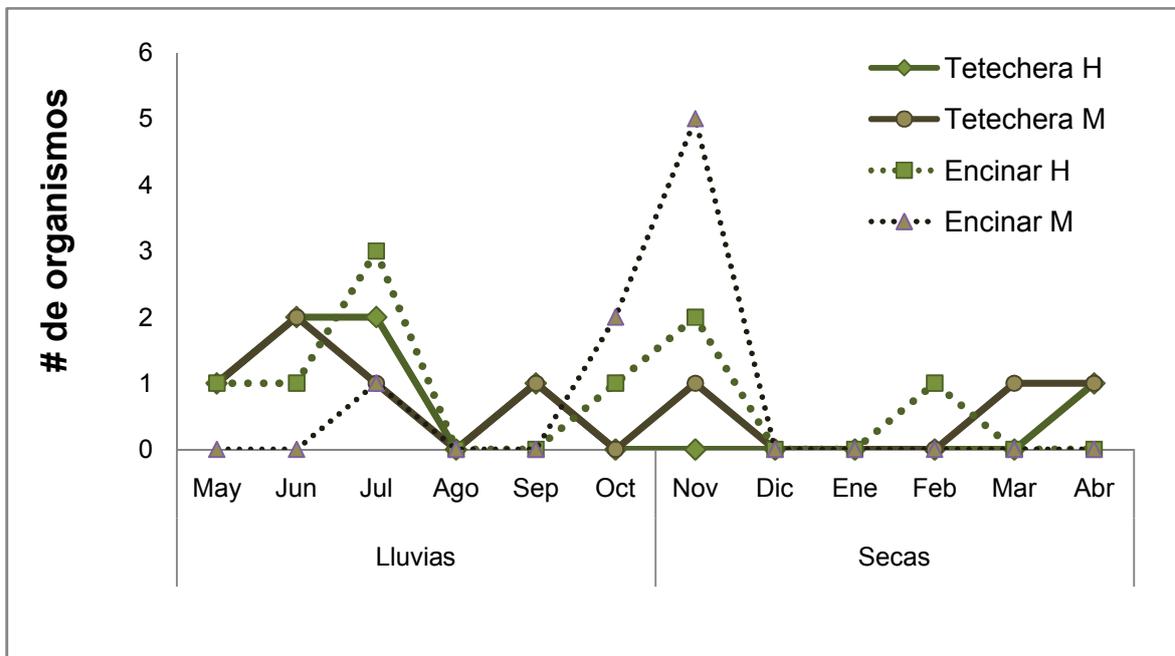


Figura 10. Distribución espacial y temporal (mensual) de sexos de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca (H=hembras; M= machos).

b) Estructura de edades y reproducción

El número de individuos adultos capturados para el ensamble de MN, fue significativamente mayor que el de los jóvenes (N=30, 93.75% de adultos y N=2, 6.5% de jóvenes), por lo que no fue necesario realizar una prueba estadística para evidenciarlo. Este fenómeno se debió a que los individuos adultos tuvieron una presencia constante durante todo el estudio, con un pico durante los meses de noviembre de 2009 y julio de 2010. Los dos únicos jóvenes se presentaron en la época de lluvias (septiembre de 2009 y junio de 2010) (Fig.11 y 12).

Los individuos adultos tuvieron una abundancia espacial equitativa entre los sitios (“tetechera” n=14 adultos y n=1 jóvenes; “encinar” n=16 adultos y n=1 jóvenes) (Fig.11). Los picos con el mayor número de adultos, fueron en noviembre de 2009 en el “encinar” (N=), junio y julio de 2010 en la “tetechera” (Fig.13). No hubo registros para crías.

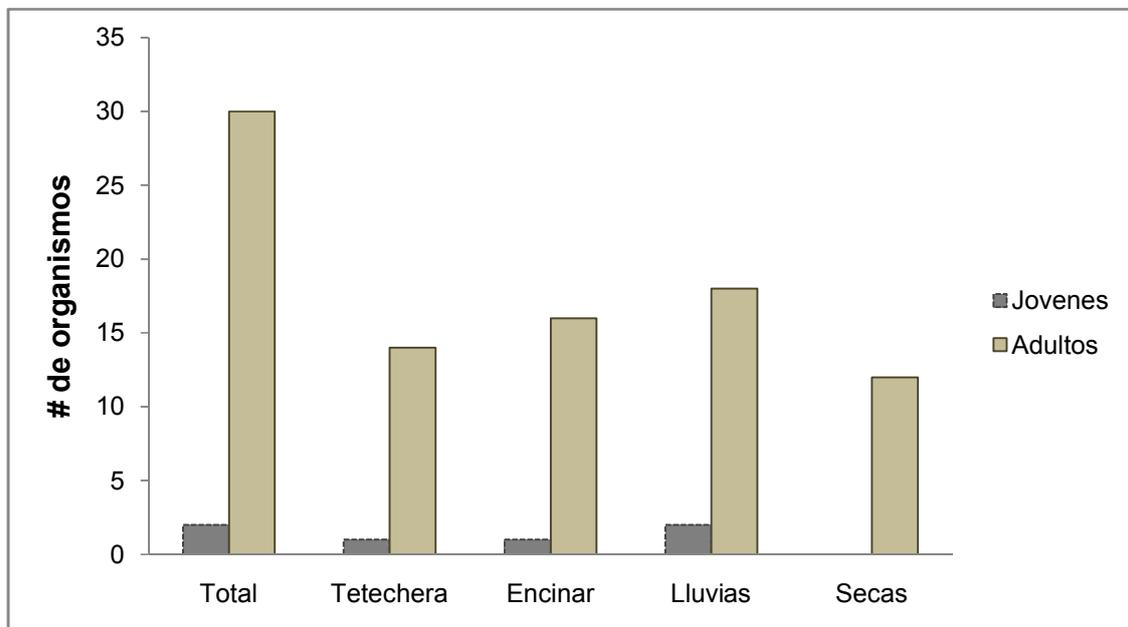


Figura 11. Estructura espacial y temporal de edades de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

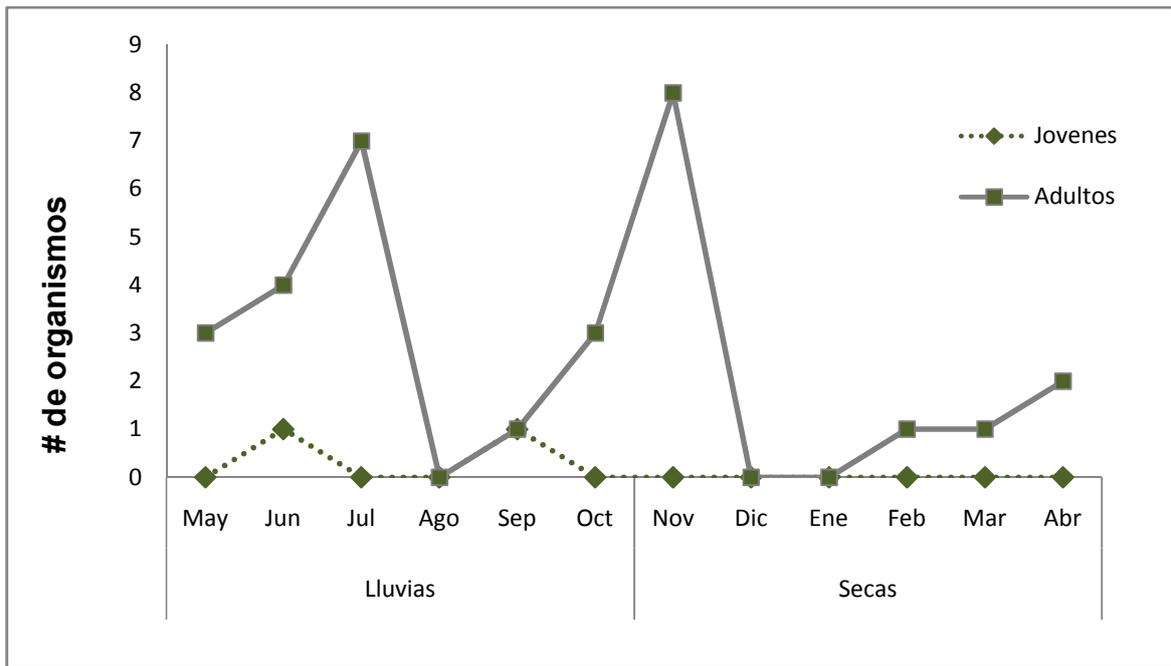


Figura 12. Distribución temporal (mensual) de edades de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

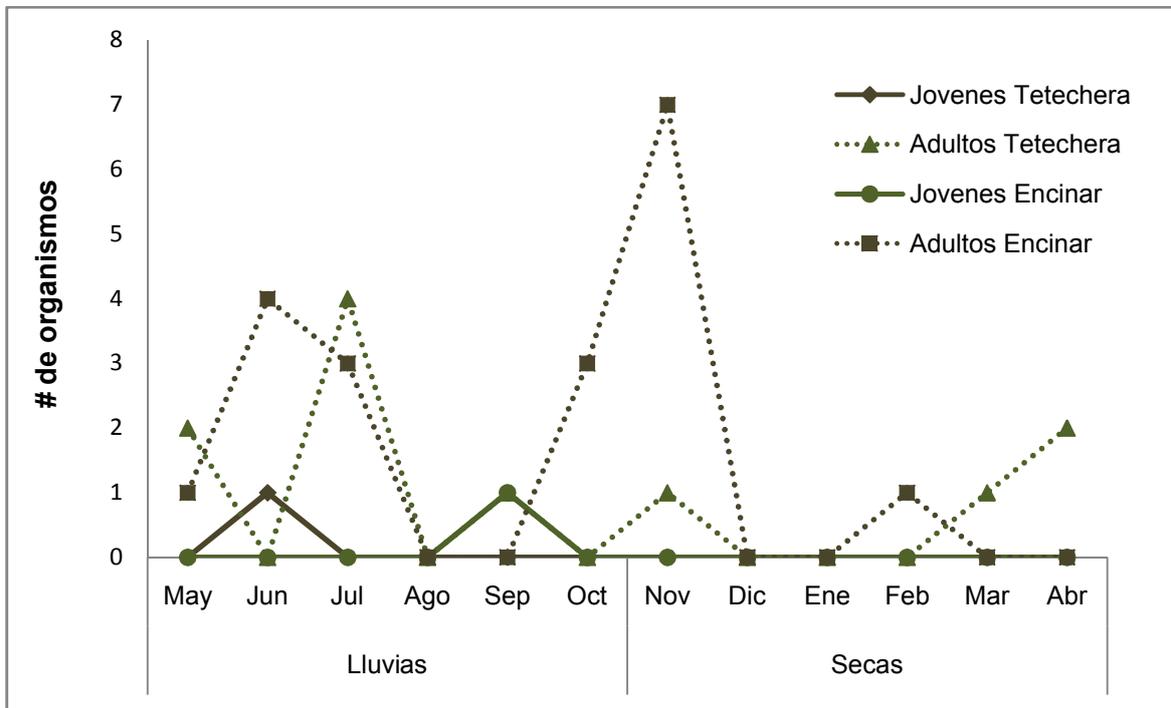


Figura 13. Estructura espacial y temporal por meses de edades de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

En relación con la actividad reproductiva de manera general para el ensamble de MN, el número de hembras activas (receptivas y preñadas) fue más alto y constante a lo largo del estudio (68.8%; N= 11) con respecto a las hembras inactivas (31.2%; N= 5). Así mismo, el número de machos activos (87.5%; N= 14) fue muy alto comparado con el número de machos inactivos (12.5%; N= 2). Por lo tanto, la mayoría de los individuos del ensamble tuvieron actividad reproductiva (78.1%; N= 25).

Se tuvieron dos picos de actividad, uno por temporada, en donde el primer pico se presentó en noviembre de 2009 con seis machos y dos hembras en actividad (secas), y en julio de 2010 (lluvias) con tres hembras activas, dos de ellas preñadas y dos machos activos (Fig. 14). La hembra preñada restante se presentó en mayo de 2010, por lo que las tres únicas hembras preñadas registradas en este trabajo corresponden a la temporada de lluvias. Los meses con menor actividad fueron agosto, septiembre y diciembre de 2009, así como enero y febrero de 2010. Se tuvo un 70% (N= 14) y 91.7% (N= 11) de organismos activos en la temporada de lluvias y de secas respectivamente.

En ambos sitios la mayoría de los organismos tuvieron actividad reproductiva (“tetechera”: 73.3%; N= 11; “encinar” 88.23%; N= 15). Para el “encinar” la totalidad de los machos fueron activos; así mismo, este sitio tuvo un pico de actividad para el mes de noviembre de 2009 con siete organismos activos (dos hembras y cinco machos) (Fig. 15 y 16). Dos de las hembras preñadas se registraron en el “encinar” y la restante en la “tetechera”.

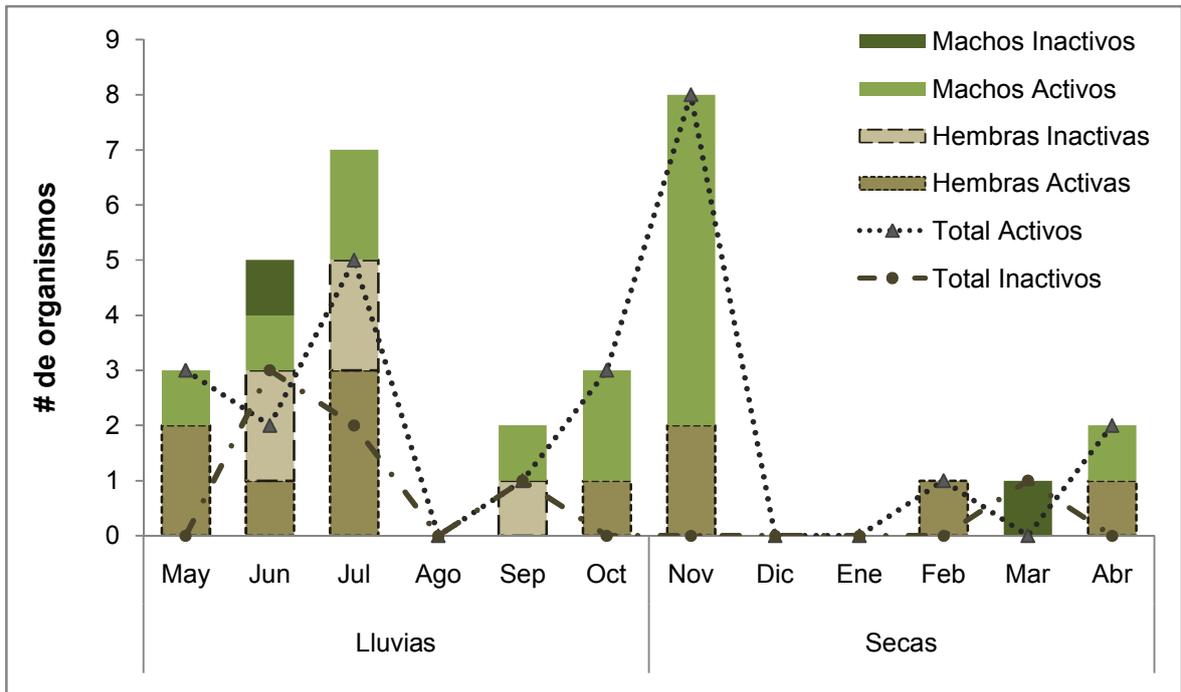


Figura 14. Actividad reproductiva temporal de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

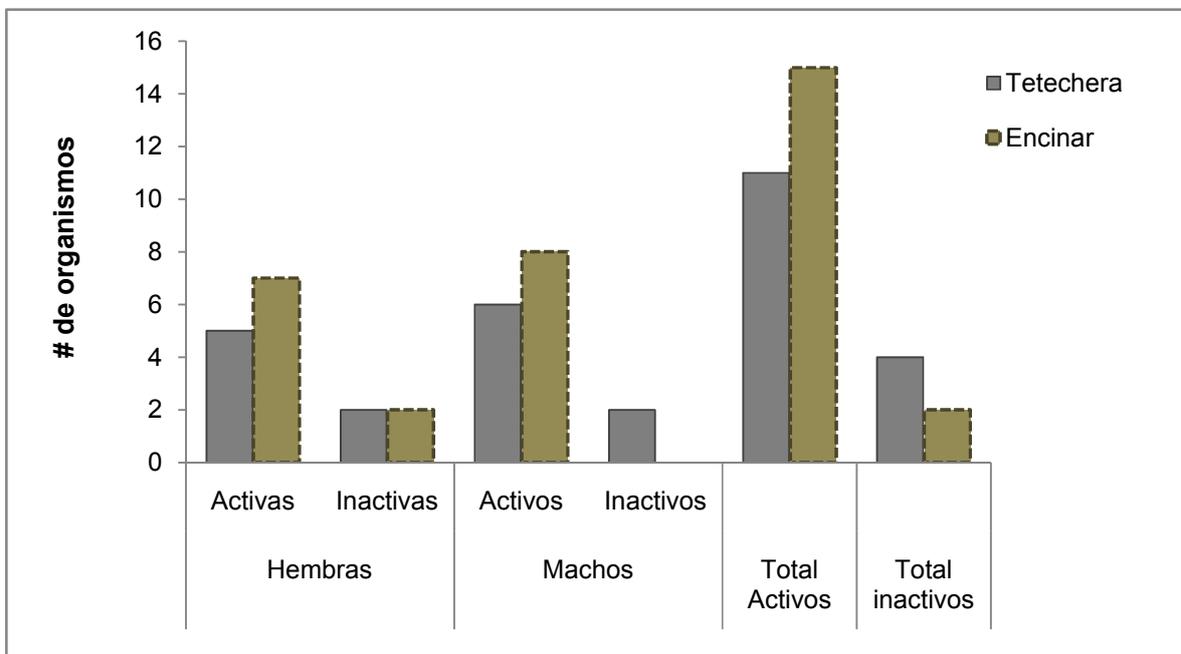


Figura 15. Actividad reproductiva espacial de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

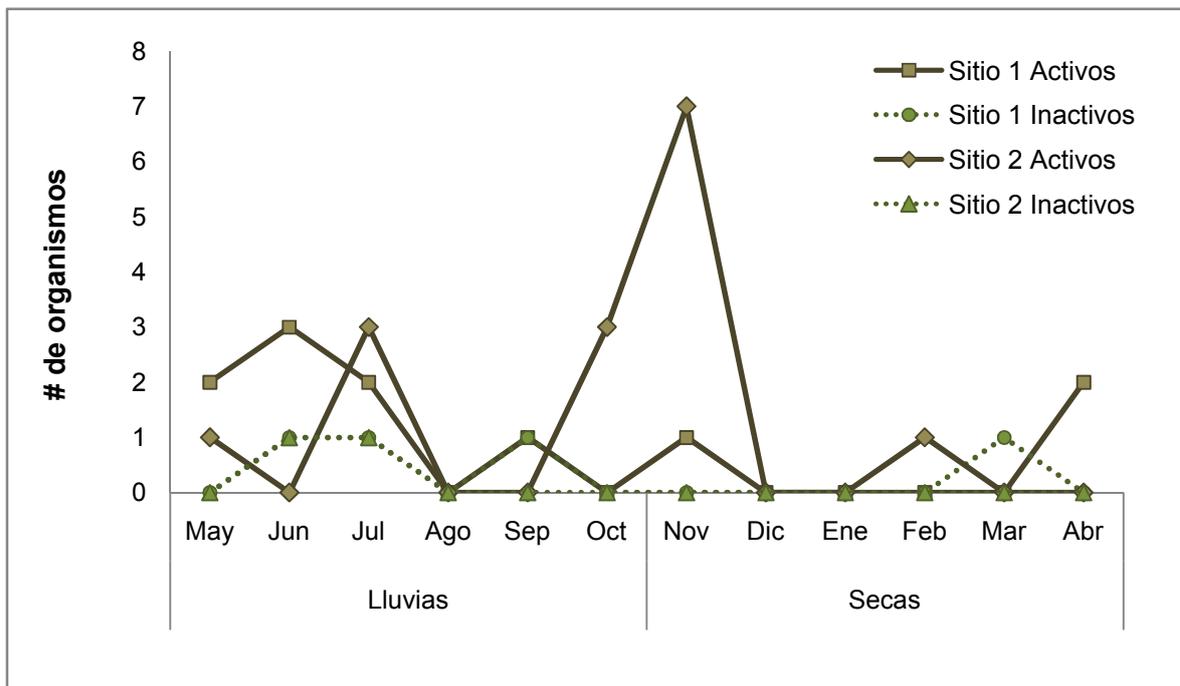


Figura 16. Actividad reproductiva temporal y espacial de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

5.3 Dieta del ensamble de murciélagos nectarívoros

Las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia presentes en el área de estudio fueron: *A. angustifolia.*, *A. potatorum.*, *A. seemanniana.*, *A. angustiarum.*, *C. eriophylla.*, *I. pauciflora.*, *Tecoma stans* y *Cephalocereus* sp. Esta última especie no presentó periodo de floración en el transcurso de este trabajo. Los meses sin disponibilidad de recursos florales fueron septiembre y diciembre de 2009, la temporada y sitio con mayor abundancia floral fue la de secas y el “encinar” respectivamente (Cuadro 5 y Fig. 17). Las especies con mayor abundancia relativa floral fueron *A. angustifolia.*, *A. potatorum* y *A. seemanniana*, mientras que *C. eriophylla* y *A. angustiarum* presentaron los valores más bajos.

Cuadro 5. Periodo de floración de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en los sitios de estudio en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. Presente (*), ausente (-).

| Temporada | Mes | Especie | Tetechera (Sitio 1) | Encinar (Sitio 2) | |
|-----------|------------|-----------------------|----------------------|-------------------|---|
| Lluvias | Mayo | <i>A.angustifolia</i> | * | - | |
| | Junio | <i>T. stans</i> | * | * | |
| | | <i>A.angustifolia</i> | * | - | |
| | Julio | <i>C. eriophylla</i> | * | * | |
| | | <i>A.angustifolia</i> | * | - | |
| | Agosto | <i>C. eriophylla</i> | * | - | |
| | Septiembre | - | - | - | |
| | Octubre | <i>A. potatorum</i> | - | * | |
| | Secas | Noviembre | <i>I. pauciflora</i> | * | * |
| | | | <i>A. potatorum</i> | * | * |
| | | <i>A. seemanniana</i> | - | * | |
| Diciembre | | - | - | - | |
| Enero | | <i>A. angustiarum</i> | - | * | |
| Febrero | | <i>A. seemanniana</i> | - | * | |
| Marzo | | <i>A.angustifolia</i> | * | - | |
| Abril | | <i>A.angustifolia</i> | * | - | |

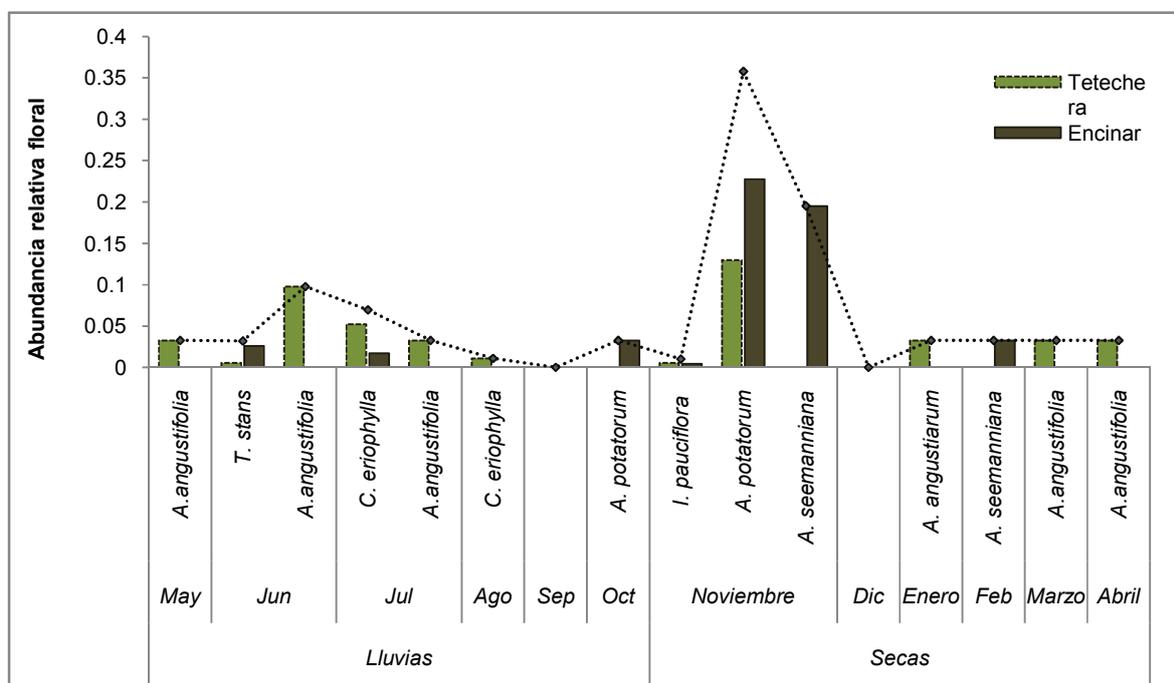


Figura 17. Periodo de floración y abundancia relativa floral, de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en los sitios de estudio en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

Del pelaje de los MN se obtuvieron 32 muestras de polen, en donde 29 resultaron positivas, de las cuales en el MEB se observaron ocho morfotipos de polen (Anexo 3).

Se determinó a *C. eriophylla.*, *T. stans* e *I. pauciflora*. Se identificó a nivel de género a los morfotipos correspondientes al género *Ipomea* presente en las muestras de junio y julio de 2010 y a *Pinus* presente en febrero 2010, se determinaron a nivel de familia a los morfotipos de las familias Bombacaceae (octubre-noviembre 2009, mayo-julio 2010) y Cactaceae (abril 2010).

No fue posible discriminar las diferentes especies para los morfotipos del género *Agave*, por lo que se consideró globalmente para los registros de noviembre de 2009 como *A. potatorum* y *A. seemanniana* que presentaron su periodo de floración en este mes, así como para los morfotipos registrados de febrero a julio de 2010, se les considero de la especie en floración en esas fechas: *A.angustifolia* (Cuadro 6).

La mayor frecuencia de muestras positivas de polen corresponde al género *Agave*, seguido de la especie siete (Bombacaceae) y de *I. pauciflora* (Cuadro 7, Fig. 18). El mes con mayor frecuencia de polen fue noviembre de 2009 (n=17), seguido de julio (n=15) y junio (n=10) de 2010. Así mismo, los meses con mayores morfotipos fueron junio (*Agave* sp., *T.stans.*, *Ipomea* sp., y Bombacaceae), julio (*Agave* sp., *C. eriophylla.*, *Ipomea* sp., Bombacaceae) y noviembre (*Agave* sp., *I. pauciflora* y Bombacaceae).

Cuadro 6. Especies vegetales en floración en los sitios de estudio que coinciden con las especies determinadas por el polen de las muestras del pelaje de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. Presente (*), ausente (-).

| Temporada | Mes | Especie | Tetechera (Sitio 1) | Encinar (Sitio 2) | Muestras de MN | |
|-----------|------------------------|------------------------|----------------------|-------------------|----------------|---|
| Lluvias | May | <i>A. angustifolia</i> | * | - | * | |
| | Jun | <i>T. stans</i> | * | * | * | |
| | | <i>A. angustifolia</i> | * | - | * | |
| | Jul | <i>C. eriophylla</i> | * | * | * | |
| | | <i>A. angustifolia</i> | * | - | * | |
| | Ago | <i>C. eriophylla</i> | * | * | - | |
| | Sep | - | - | - | - | |
| | Oct | <i>A. potatorum</i> | - | * | * | |
| | Secas | Noviembre | <i>I. pauciflora</i> | * | * | * |
| | | | <i>A. potatorum</i> | * | * | * |
| | | <i>A. seemanniana</i> | - | * | | |
| Diciembre | | - | - | - | - | |
| Enero | | <i>A. angustiarum</i> | - | * | - | |
| Febrero | <i>A. seemanniana</i> | * | - | * | | |
| Marzo | <i>A. angustifolia</i> | * | - | * | | |
| Abril | <i>A. angustifolia</i> | * | - | * | | |

Cuadro 7. Frecuencias de las especies vegetales determinadas por el polen de las muestras del pelaje de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca (n=59).

| Familia | Especie | Frecuencia de ocurrencia |
|----------------|----------------------|--------------------------|
| Agavaceae | <i>Agave sp</i> | 26 |
| Bombacaceae | Especie 7 | 14 |
| Convolvulaceae | <i>I. pauciflora</i> | 6 |
| | <i>Ipomea sp.</i> | 5 |
| Fabaceae | <i>C. eriophylla</i> | 3 |
| Cactaceae | Especie 8 | 2 |
| Bignoniaceae | <i>T. stans</i> | 2 |
| Pinaceae | <i>Pinus sp.</i> | 1 |

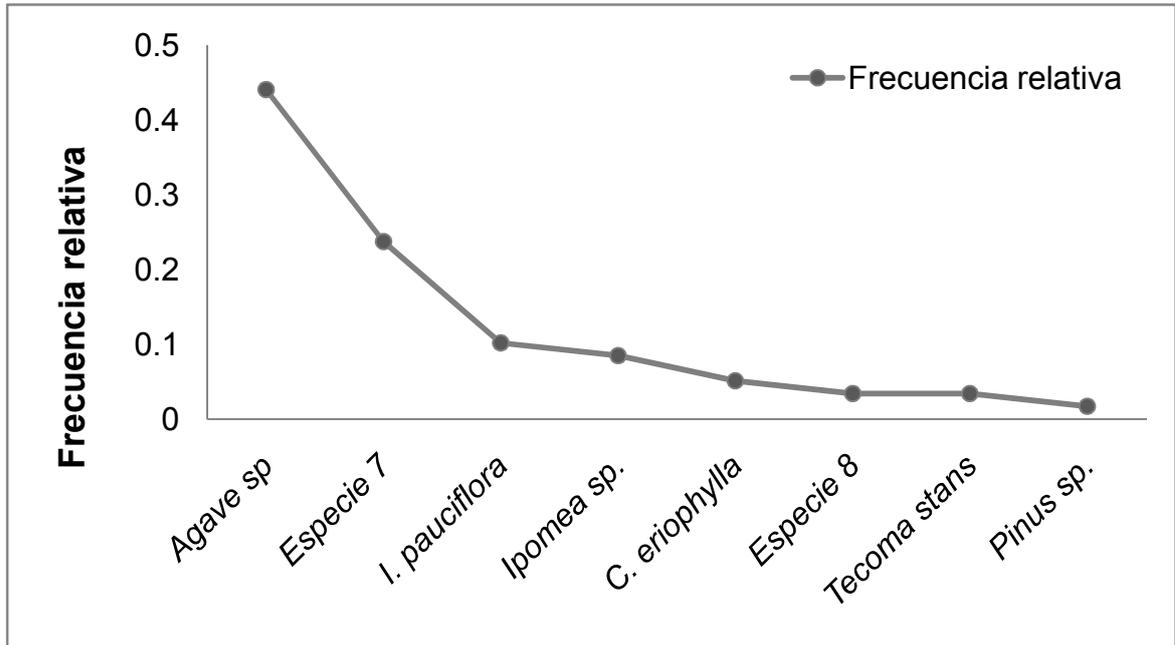


Figura 18. Frecuencia relativa de las especies vegetales determinadas por el polen de las muestras del pelaje de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca (n=59). Especie 7 (Bombacaceae); Especie 8 (Cactaceae).

El índice de valor de importancia del recurso alimenticio, indica que el polen de las especies del genero *Agave* (IVIR=5.25), constituyo el recurso más explotado por los MN, el polen de la especie siete (Bombacaceae) fue el segundo recurso más utilizado (IVIR=2.75), seguido de *C. eriophylla* (IVIR=1.5) e *I. pauciflora* (IVIR=1.13). *T. stans* (IVIR=0.37) y *Pinus sp.*, (IVIR=0.25), tienen los valores más bajos para este análisis (Cuadro 9).

Cuadro 8. Especies vegetales presentes en las muestras del pelaje de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. Presente (*).

| Especie | <i>A. geoffroyi</i> | <i>C. godmani</i> | <i>C. mexicana</i> | <i>L. curasoe</i> | <i>L. nivalis</i> |
|----------------------------|---------------------|-------------------|--------------------|-------------------|-------------------|
| <i>A. angustifolia</i> | * | | * | * | * |
| <i>A. potatorum</i> | | | | * | * |
| <i>A. seemanniana</i> | | | * | * | * |
| <i>C. eriophylla</i> | * | * | | * | |
| <i>Pinus</i> sp. | | | * | | |
| <i>I. pauciflora</i> | | | | * | * |
| <i>Ipomea</i> sp. | | | | * | |
| <i>T. stans</i> | | | | * | * |
| Especie 7 (Bombacaceae) | * | | * | * | * |
| Especie 8 (Cactaceae) | | | * | | * |

Cuadro 9. Valor de importancia del recurso alimenticio para las especies vegetales presentes en las muestras del pelaje de un ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. Especie 7 (Bombacaceae); Especie 8 (Cactaceae). N= Fuentes de polen.

| Especie | N | <i>C. eriophylla</i> | <i>T. stans</i> | <i>Agave</i> sp. | <i>I. pauciflora</i> | <i>Ipomea</i> sp. | <i>Pinus</i> sp. | Especie 7 | Especie 8 |
|---------------------|---|----------------------|-----------------|---------------------|----------------------|----------------------|---------------------|--------------|--------------|
| <i>A. geoffroyi</i> | 3 | 0.33 | 0.00 | 0.67 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.33 | 0.00 |
| <i>C. godmani</i> | 1 | 1.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>C. mexicana</i> | 4 | 0.00 | 0.00 | 0.75 | 0.00 | 0.00 | 0.25 | 0.25 | 0.25 |
| <i>L. curasoe</i> | 6 | 0.17 | 0.17 | 1.83 | 0.33 | 0.83 | 0.00 | 1.17 | 0.00 |
| <i>L. nivalis</i> | 5 | 0.00 | 0.20 | 2.00 | 0.80 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 0.20 |
| IVIR | | 1.50 | 0.37 | 5.25 | 1.13 | 0.83 | 0.25 | 2.75 | 0.45 |

5.4 Variaciones en la estructura del ensamble de murciélagos nectarívoros con respecto a la disponibilidad de alimento

Se observa una coincidencia entre los picos de abundancia de los MN y los picos de disponibilidad de alimento en espacio y tiempo (noviembre de 2009 y julio de 2010) para ambos grupos (Fig. 19).

Con respecto al factor del tiempo, los análisis de regresión lineal simple, indican una relación positiva significativa entre las distribuciones temporales de las abundancias del ensamble de MN con respecto a las del recurso floral (abundancia de MN/mes= $1.30 + 0.73 \cdot \text{abundancia de recurso floral/mes}$, $R^2=0.96$, $P= 0$, $n= 12$) (Fig. 20); así mismo, esta distribución temporal de la abundancia del ensamble mostró una relación positiva significativa con la riqueza de especies vegetales disponibles en el tiempo (abundancia de MN/mes= $- 0.48 + 2.69 \cdot \text{riqueza de recurso floral/mes}$, $R^2=0.83$, $P= 0.0008$, $n= 12$) (Fig. 21). Igualmente, existe una relación positiva aunque en menor medida, entre las riquezas temporales del ensamble y las del recurso floral (riqueza de MN/mes= $0.78 + 0.54 \cdot \text{riqueza de recurso floral/mes}$, $R^2=0.42$, $p= 0.175$, $n= 12$) (Fig. 22).

Existe una relación positiva significativa entre la abundancia del ensamble con respecto a la abundancia del recurso floral en cada sitio (abundancia de MN/mes S1= $0.97 + 0.49 \cdot \text{abundancia de recurso floral/mes S1}$, $R^2=0.92$, $P= 0.02$, $n= 12$; abundancia de MN/mes S2= $0.77 + 0.52 \cdot \text{abundancia de recurso floral/mes S2}$, $R^2=0.93$, $P= 0.03$, $n= 12$) (Fig. 23 y 24). En este mismo sentido, se tiene una relación positiva significativa entre la abundancia del ensamble con respecto a la riqueza del recurso floral en ambos sitios (abundancia de MN/mes S1= $0.29 + 1.04 \cdot \text{riqueza de recurso floral/mes S1}$, $R^2=0.61$, $P= 0.03$, $n= 12$; abundancia de

MN/mes S2= 0.06 + 2.03*riqueza de recurso floral/mes S2, R²=0.82, P= 0.001, n= 12) (Fig.25 y 26).

Finalmente, sólo en el “encinar” (S2), se observó una relación significativa entre las riquezas de ambos grupos (riqueza de MN/mes S1= 0.59 + 0.26*riqueza de recurso floral/mes S1, R²=0.25, P= 0.42, n= 12; riqueza de MN/mes S2= 0.36 + 0.58*riqueza de recurso floral/mes S2, R²=0.53, P= 0.07, n= 12).

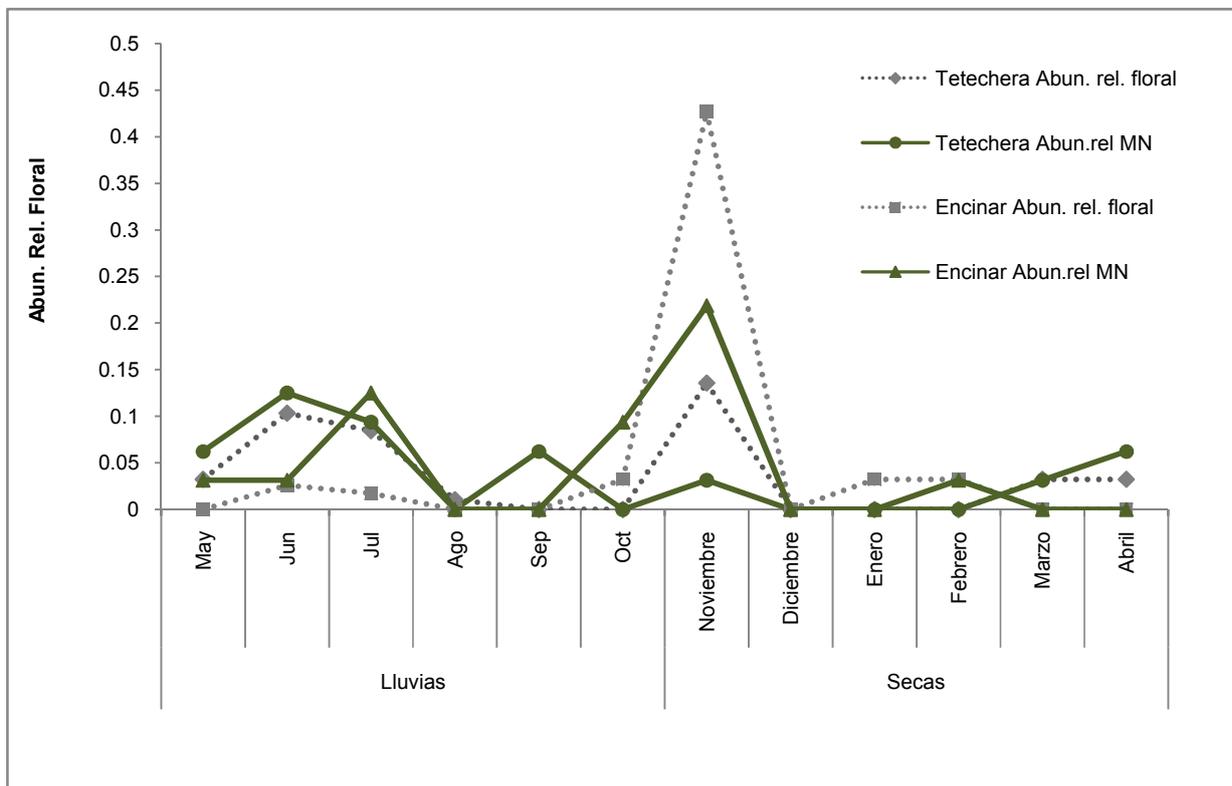


Figura 19. Abundancia relativa de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia y del ensamble de MN en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

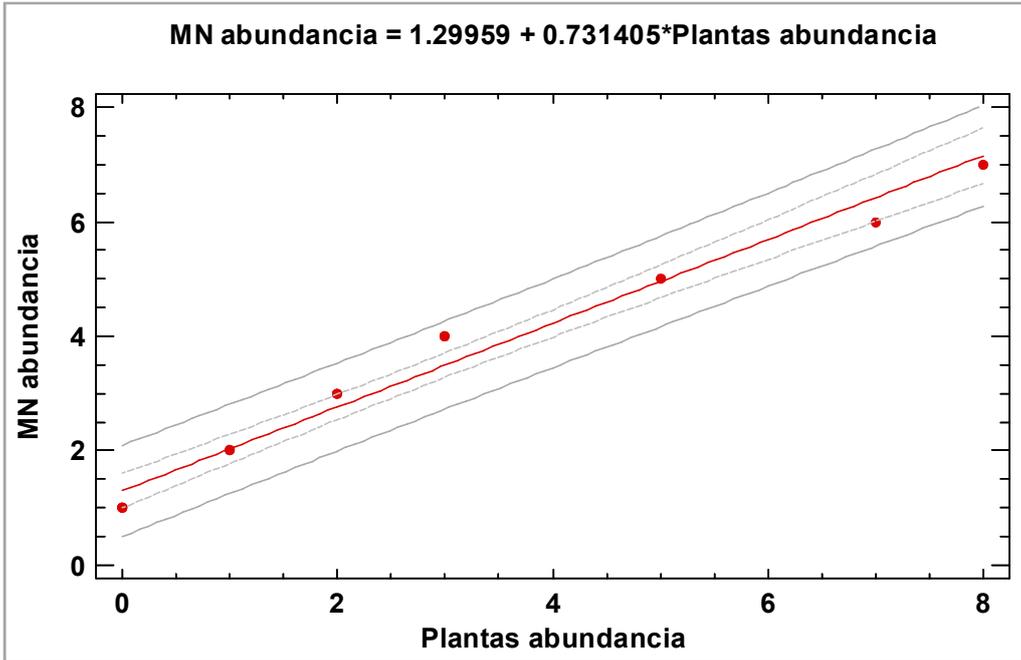


Figura 20. Regresión lineal simple entre las abundancias temporales del ensamble de MN y de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

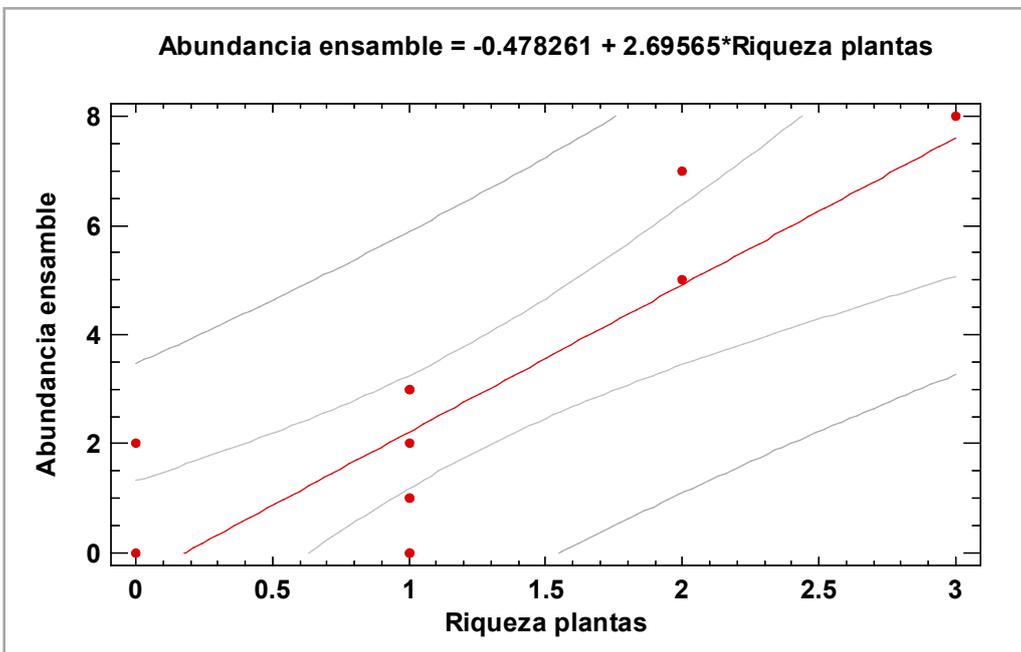


Figura 21. Regresión lineal simple entre la abundancia temporal del ensamble de MN y la riqueza temporal de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

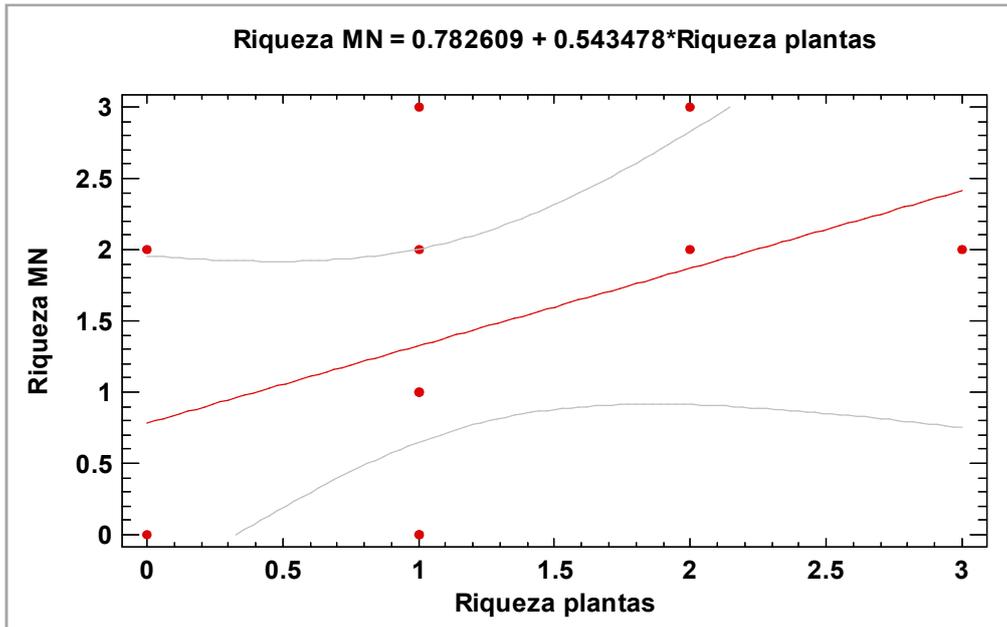


Figura 22. Regresión lineal simple entre las riquezas temporales del ensamble de MN y de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

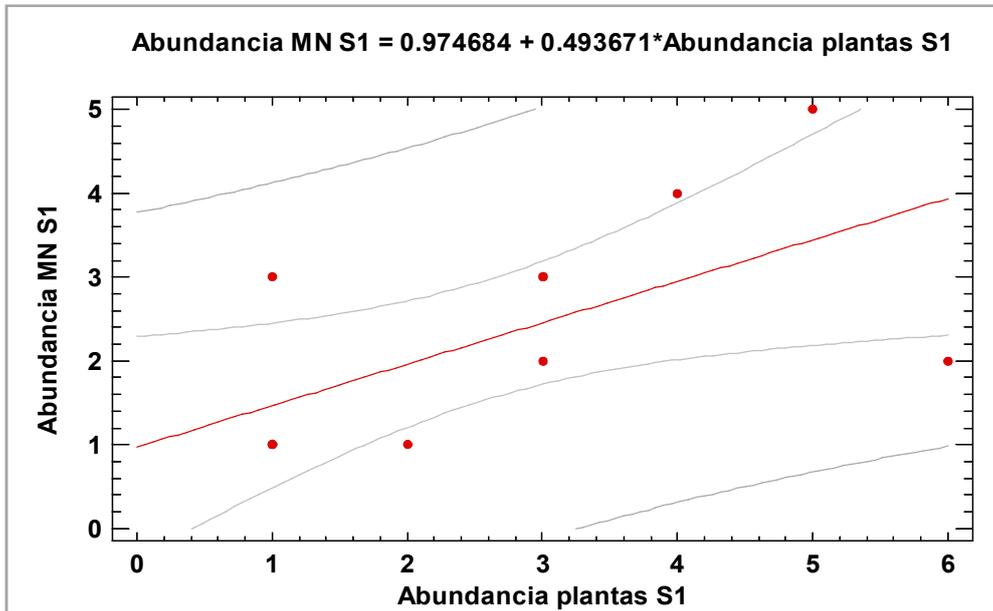


Figura 23. Regresión lineal simple entre las abundancias temporales del ensamble de MN y de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en la “tetechera”, en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

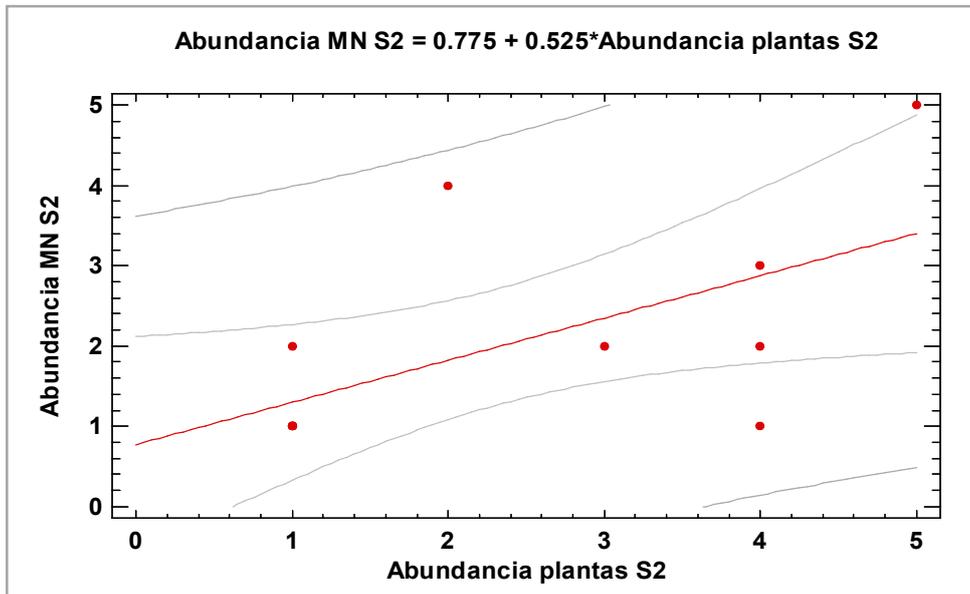


Figura 24. Regresión lineal simple entre las abundancias temporales del ensamble de MN y de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en el “encinar”, en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

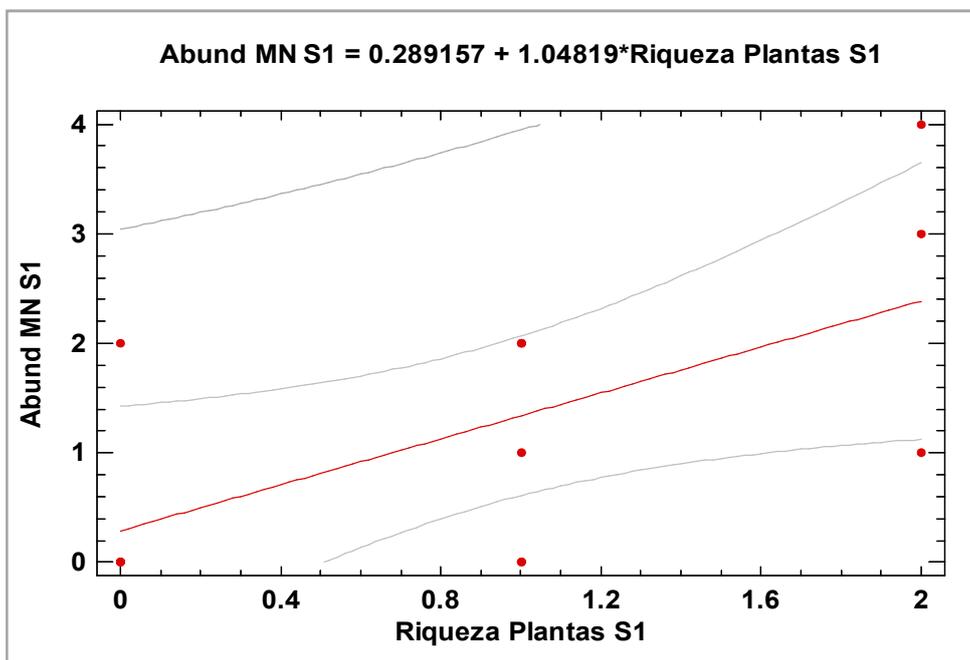


Figura 25. Regresión lineal simple entre la abundancia temporal del ensamble de MN y la riqueza temporal de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en la “tetechera”, en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

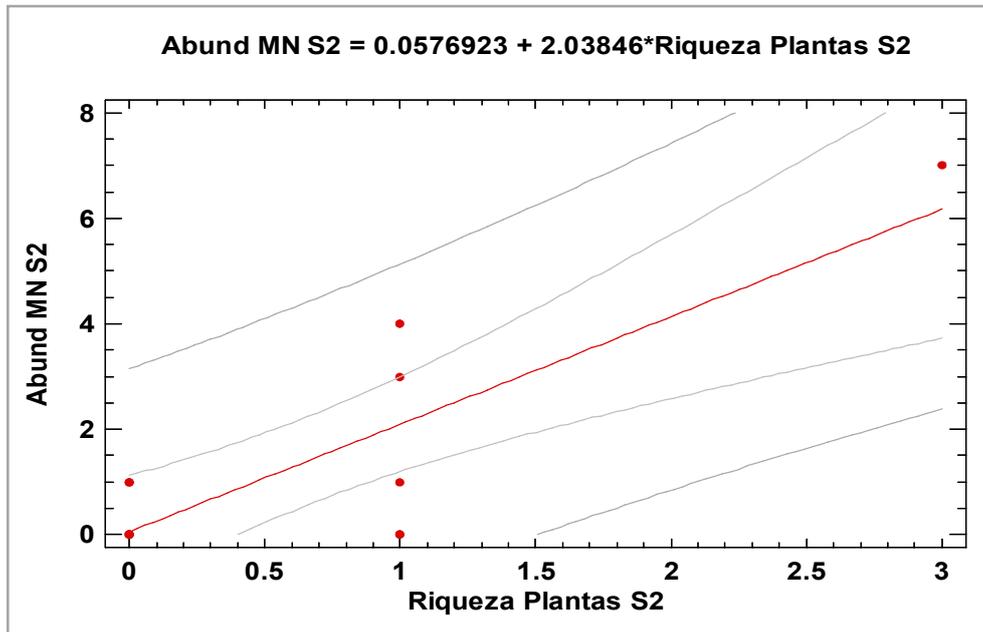


Figura 26. Regresión lineal simple entre la abundancia temporal del ensamble de MN y la riqueza temporal de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en el “encinar”, en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

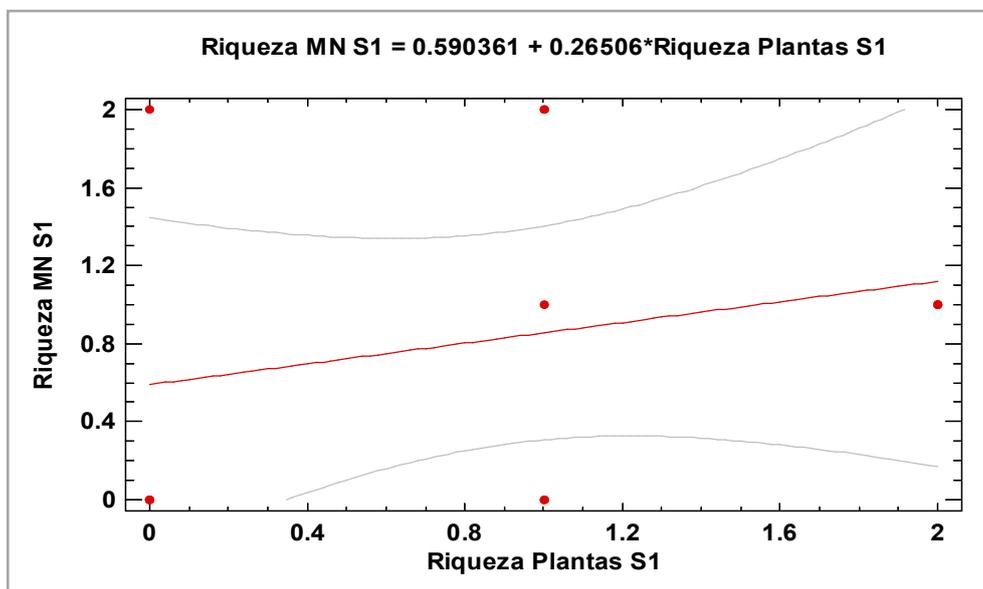


Figura 27. Regresión lineal simple entre las riquezas temporales del ensamble de MN y de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en la “tetechera”, en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

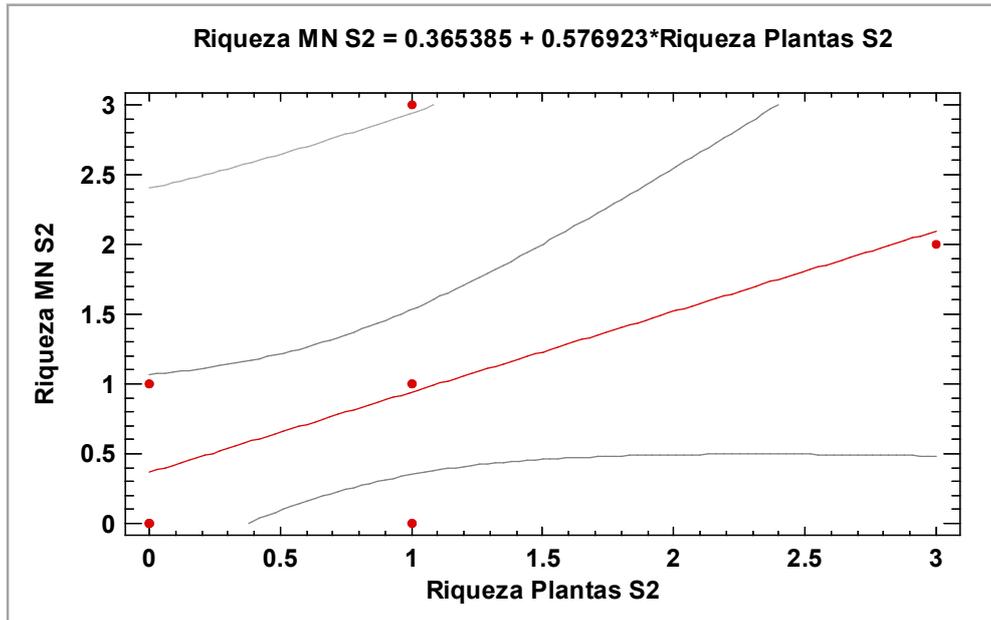


Figura 28. Regresión lineal simple entre las riquezas temporales del ensamble de MN y de las especies vegetales con síndrome de quiropterofilia en el “encinar”, en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.

6:

DISCUSSION

En este trabajo se registraron 32 individuos de MN distribuidos en cinco especies: *A. geoffroyi* (n=3), *C. mexicana* (n=3), *L. curasoe* (n=13), *L. nivalis* (n=11) y *C. godmani* (n=2), lo que lo hace el ensamble con mayor representatividad en comparación con el resto de los gremios registrados para esta localidad (frugívoros, insectívoros, nectarívoros y hematófagos). Los valores asintóticos de las curvas de acumulación de especies, indican que ya se ha alcanzado el valor asintótico para el ensamble, esto se corrobora con el estudio de modelado de distribución geográfica potencial de MN en San Marcos Arteaga, Oaxaca., de Lavariega *et al.*, (datos no publicados) quienes indican solamente cuatro de las cinco especies encontradas en campo (*A. geoffroyi*, *L. curasoe*, *L. nivalis* y *C. mexicana*).

La relevancia de el área de estudio como sitio de distribución para los MN, se observa con respecto a otros trabajos de este tipo en donde la representatividad de este gremio es menor, por ejemplo, García *et al.*, (2006) para la parte media de la Sierra Madre de Chiapas con un mayor esfuerzo de muestro que el del presente estudio (seis sitios de colecta y 93,980 mrh) documentan 237 organismos pertenecientes a seis especies de MN, esto es el 13.9 y 7.9% de riqueza y abundancia en relación al resto de los gremios, que para este estudio fue de 45 y 46% respectivamente. Del mismo modo Vargas-Contreras *et al.*, 2008 para el centro y sur de Campeche, con cinco sitios de muestreo y 17406±10 677mrh por sitio, reportan 1911 murciélagos y 29 especies, de las cuales solo una es nectarívora: *G. soricina* (n=121), esto es el 3.4 y 6.3% de diversidad y abundancia de los registros del estudio.

Cabe mencionar que todas las especies de MN registradas en esta investigación, se encuentran bajo alguna categoría de riesgo a nivel nacional e internacional: *C. mexicana* y *L. nivalis* poseen baja densidad poblacional y están amenazados y en peligro; *A. geoffroyi* y *L. curasoeae*, quienes a pesar de tener una amplia distribución y alta densidad poblacional también se han categorizado como amenazados y vulnerables (IUCN, 1996; NOM-059-ECOL-2001, SEMARNAT, 2010; Arita y Santos-del-Prado, 1999), finalmente resalta la presencia en este estudio de *C. godmani*, especie considerada extremadamente rara por su distribución restringida, baja densidad local y amenazada (Arita y Santos-del-Prado, 1999), hasta 2002 solo se había colectado un ejemplar en la reserva de Chamela-Cuixmala (Stoner, 2002).

Con respecto a la dieta de los MN, el consumo de las familias, géneros y especies vegetales encontradas en esta investigación (*C. eriophylla.*, *T. stans*, *Ipomea* sp., *I. pauciflora*, *Agave* sp, *Pinus* sp, Bombacaceae y Cactaceae) ha sido reportado en diversos estudios (Arita y Martínez del Río, 1990; Fleming y Sosa, 1994; Ruiz *et al.* 1997; Arita y Santos-del-Prado, 1999; Cajas, 2005; García *et al.*, 2006). De acuerdo a su presencia, los granos de polen más abundantes en los quirópteros fueron los del genero *Agave* y de los de la familia Bombacaceae. La presencia de polen de *Pinus* sp., *T. stans.*, *Ipomea* sp y la especie de la familia Cactaceae fue ocasional, lo que indica que la floración de estas plantas se presenta en periodos muy cortos o que su abundancia no fue significativa para la inversión costo-beneficio del forrajeo, o que no constituyen una parte importante en la dieta de los MN.

Resalta el papel del género *Agave* como el recurso con mayor frecuencia de uso por parte de las especies nectarívoras de San Marcos Arteaga, con excepción de *C.godmani*, quien solo tiene registros de *C. eriophylla* a pesar de que había disponibilidad de *A. angustifolia* en uno de los dos meses de su captura (julio de 2010). Se presume el consumo de *A. angustifolia.*, *A. potatorum* y *A. seemanniana* por parte de los MN en la zona de estudio, esto coincide con lo encontrado por Arita (1991), que indica que *L. curasoe* es uno de los polinizadores más importantes de *A.angustifolia* por la estrecha asociación del área de distribución de ambas especies, así mismo, se reconoce a *C. mexicana*, *L. nivalis* y *L. curasoe* como las especies nectarívoras más especializadas a nivel evolutivo para el consumo de polen de agaves (Flores, 2007; Scheinvar 2008). A pesar de que se tuvo disponibilidad de *A. angustiarum* en enero de 2010, no se realizaron capturas de MN para esa fecha, esto pudo deberse a la baja abundancia del agave en ese mes, o a que no existe una preferencia o dependencia por parte de los MN a esta especie.

En los sitios de muestreo no se registró a *Ipomea* sp., *Pinus* sp., y las especies de las familias Bombacaceae y Cactaceae, cuyo polen se presentó en cargas mixtas con especies registradas para la zona de estudio, lo que indica el forrajeo en zonas aledañas por parte de los MN en la misma noche. Así mismo, la distribución temporal de estos quirópteros que a lo largo del estudio exhibió dos picos de riqueza y abundancia en noviembre de 2009 y julio de 2010, y una presencia nula de MN en agosto y diciembre de 2009 y enero de 2010, indica movimientos locales y probablemente regionales con la finalidad de aprovechar el alimento disponible en distintas áreas en determinadas fechas. Estos movimientos

se deben a la alta capacidad de vuelo de las especies de MN registradas en este trabajo como resultado de sus tallas grandes, por ejemplo, *L. curasoae* tiene la capacidad de trasladarse de 25 a 100 km en una noche desde su sitio de descanso, a comparación de otros MN pequeños que por lo mismo se desplazan menos y dependen más de los recursos locales como los del genero *Glossophaga* que no se registraron para esta zona (Stoner, 2002; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003), como lo indican Arita y Santos-del-Prado (1999) el tamaño de los murciélagos se relaciona con sus constricciones energéticas en relación al comportamiento de forrajeo y dieta.

Las fluctuaciones espacio-temporales de los MN coinciden con las fluctuaciones de la disponibilidad del alimento. Existió una mayor riqueza y abundancia de los recursos florales en noviembre de 2009 (secas) en el “encinar”, así como en la “tetechera” en junio y julio de 2010 (lluvias), del mismo modo, la riqueza y abundancia del ensamble fueron mayores en el “encinar” y en la temporada de lluvias, por lo que este sitio y temporada reflejan los valores más altos de diversidad para el índice Shannon. A pesar de ello, los valores para este índice no mostraron diferencias significativas entre los dos sitios de muestreo y las temporadas estacionales, como lo discute Moreno (2001), aún y cuando el índice de Shannon sea aplicado cumpliendo los supuestos del modelo y su variación refleje cambios en la estructura de una comunidad, resulta generalmente difícil de interpretar por sí mismo, y sus cambios sólo pueden ser explicados regresando a los datos de riqueza y abundancia de las especies, esto se corrobora con lo observado en campo y los valores de los criterios espacio- temporales analizados.

Así mismo, la distribución de sexos y la actividad reproductiva del ensamble, también se vieron influenciadas por el factor del alimento, en donde se observó el mayor número de machos en la temporada de secas y el mayor número de hembras en la de lluvias, con las tres hembras reportadas en este estudio. La mayoría de las capturas fueron de organismos sexualmente activos, por lo que cuando se presentaron los picos de machos (noviembre de 2009 en el “encinar”) y hembras (julio de 2010 en ambos sitios de muestreo) estos eran individuos activos, incluyendo dos de las tres hembras preñadas. La diferencia entre estos picos, es que la abundancia floral fue marcadamente mayor en noviembre de 2009 y que presentó a las especies de *I. pauciflora*, *A. potatorum* y *A. seemanniana*, en cambio en julio de 2010 se tuvo una menor abundancia y riqueza de recurso ya que sólo estuvieron disponibles *C. eriophylla* y *A. angustifolia*, por lo que se puede deducir un indicio de preferencia de las hembras hacia estas especies vegetales. No se tuvieron registros para crías. La presencia de hembras preñadas en mayo y julio de 2010, sugieren al menos un periodo de nacimientos al año en la zona, pese a esto, el número de datos es muy bajo para definir un patrón reproductivo.

Finalmente los análisis de regresión lineal simple mostraron que el factor que tuvo mayor influencia sobre la riqueza y abundancia de los MN, fue la abundancia tanto temporal como espacial del recurso floral. Aunque cabe señalar, que si se observó una relación significativa aunque en menor medida en el “encinar”, entre la riqueza de las especies vegetales sobre la riqueza del ensamble.

7:

CONCLUSIONES

Esta investigación documenta por primera vez para el estado de Oaxaca el uso de los recursos florales por los MN a través de un año y la influencia de esta disponibilidad sobre dichos murciélagos. Los resultados obtenidos en esta investigación demuestran que la estructura y dieta del ensamble de MN, están altamente determinadas por la disponibilidad temporal y espacial del alimento y que por lo tanto, el área del estudio es una zona importante de distribución para este ensamble.

La alta representatividad de MN en comparación con otros gremios para San Marcos Arteaga, Oax., se puede atribuir en gran parte a la abundancia y riqueza de las familias Agavaceae (*Agave* sp.), Convolvulaceae (*Ipomea* sp.) y Fabaceae (*C. eriophylla*), en orden de importancia. Igualmente aunque en menor medida, el resto de las especies con síndrome quiropterofílico que se encuentran en la zona contribuyen con este fenómeno, no obstante de tener bajas densidades.

Aunado a esto, las cinco especies del ensamble tuvieron cargas mixtas de polen para las mismas fechas, por lo que las dietas de estos quirópteros y la polinización mutualística fue diversificada y oportunista, teniendo diferentes niveles de generalización reflejada en parte por la fluctuación temporal y espacial de la estructura del ensamble.

Es por esta marcada dependencia hacia el recurso floral, que las necesidades dietéticas de los MN deben tomarse como uno de los componentes prioritarios para su conservación, la estrecha relación mutualística que presentan muestra que el manejo intenso de algunas plantas o la modificación de los ecosistemas pueden tener un efecto negativo en las interacciones bióticas

nectarívoro-planta, ya que al mismo tiempo, la disminución de polinizadores puede tener un efecto negativo sobre las poblaciones de las plantas que consumen.

La región de la mixteca oaxaqueña, no cuenta con estudios poblacionales y ecológicos de murciélagos de cualquier grupo, en el tenor de la presente investigación, se sugiere que futuros estudios en esta zona se enfoquen en la biología y comportamiento de los MN con el uso de las herramientas de radiotelemetría y videograbaciones para conocer sus patrones de actividad, tales como forrajeo, horarios de actividad, movimientos locales y etapas reproductivas. Asimismo se sugiere estudiar la biología de polinización de las especies vegetales reportadas en este estudio, con la finalidad de determinar con precisión el papel de los MN en el éxito reproductivo de las plantas.

Por otro lado, se puntualiza la necesidad no solo de realizar estudios con MN, si no también con el resto de los gremios y realizar una mayor difusión de la importancia que representan estos animales a nivel ecológico.

LITERATURA CITADA

- Álvarez, T., Álvarez-Castañeda S.T. y López V. J. 1994. **Claves para murciélagos mexicanos**. *Instituto Politécnico Nacional*. México, DF.
- Amaya-Márquez., Stiles G., Rangel-Ch O.1991. **Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): Una perspectiva palinológica**. *Caldasia* 23(1):301-322
- Anthony, E. L. 1988. **Age determination in bats**. En: T. H. Kunz, (eds.), *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Washington, DC. Smithsonian Institution Press. pp. 47-57
- Aranguren D. C., 2007. **Frugivoría y dispersores primarios de *Pilosocereus tillianus* (Gruber & Schaltzi) en el enclave semiárido de lagunillas**. Mérida, Venezuela.
- Arita H., y Martínez del Río C., 1990. **Interacciones flor – murciélago: un enfoque zoocéntrico**. Universidad Nacional Autónoma de México. Publicaciones Especiales. 35 pp.
- Arita H., y Santos del Prado K., 1999. **Conservation biology of nectar feeding bats in México**. *Journal of Mammalogy* 80(1): 31-41.
- Briones-Salas M. 1991. **Patrón demográfico y reproductivo de *Liomys pictus* (Rodentia: Heteromyidae) en un bosque tropical caducifolio**. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de México.
- Briones-Salas M. y Sánchez-Cordero V., 2004. **Mamíferos**. En: A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, pp. 423-447
- Caballero-Martínez., Rivas M., Aguilera G., 2009. **Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (chiroptera: Phyllostomidae) en Ixtapan del oro, estado de México**. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 25(1): 161-175.
- Cajas C. J. 2005. **Polen transportado en el pelo de murciélagos nectarívoros en cuatro bosques secos de Guatemala**. Informe de Tesis para Licenciatura de Biología. Universidad de San Carlos de Guatemala Facultad de Ciencias químicas y farmacia. 97pp.

- Cartners B., Lundrygan I., Myers P., 2002. **A phylogeny of the neotropical nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae) based on morphological and molecular data.** *Journal of mammalian evolution*. Vol 9 No. 1/2 23-52.
- Chávez C. y Ceballos G., 2001. **Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México.** *Revista Mexicana de Mastozoología* 5: 27-44.
- Colwell, R. K., 2006. **EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 7.5.** Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, USA.
- Díaz-Francés, E. y Gorotiza., 2002. **Inference and model comparison for species accumulation functions using approximating pure-birth processes.** *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. 7:29-43
- Díaz-Francés, E. y Soberón J., 2005. **Statistical Estimation and Model Selection of Species-Accumulation Functions.** *Conservation Biology*, 19:569-573
- Eguiarte L., Martínez del Río C., Arita H., 1987. **El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K) Dugand.** *Biotropica* 19(1): 74 – 82.
- Estrada, A., y R. Coates-Estrada., 2001. **Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape in Los Tuxtlas, Mexico.** *Journal of Tropical Ecology* 17:627–646.
- Fauth, J.E., J. Bernardo, M. Camara, W.J. Resetais, Jr., J. Van Buskirk and S.A. McCollum., 1996. **Simplyfying the jargon of community ecology: a conceptual Approach.** *American Naturalist* 147: 282 -286.
- Fleming, T. H. 1988., **The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions.** University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Fleming, T. H. y E. R. Heithaus., 1986. **Seasonal foraging behavior of *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae).** *Journal of Mammalogy*, 67:660-671.

- Fleming T., y Sosa V., 1994. **Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants.** *Journal of Mammalogy*. 75(4): 841 – 851.
- Flores A. 2007. **Coevolución entre género agave sensu lato y sus murciélagos polinizadores (Phyllostomidae).** *Tesis de Maestría*. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de México.
- García E. 2006. **Comparación de la diversidad, dieta y demografía de las comunidades de murciélagos entre selva mediana y cafetales del sureste de Chiapas.** *Tesis de Doctorado*. ECOSUR. México
- García E., Nieto L., Damon A., 2006. **Granos de polen del pelo y excretas de murciélagos polinívoros (Chiroptera: Glossophaginae) de la selva mediana y cafetales con diferente manejo en el sureste de Chiapas, México.**, *Resumen de Cartel RNC9, en VIII Congreso Nacional Asociación Mexicana de Microscopía*. México.
- González, R. B. 2006. **La prueba de Shapiro & Wilk para verificar la normalidad de un conjunto de datos proveniente de muestras pequeñas.** *Área de Estadística, Facultad de Ciencias Económicas y Empresariales. Universidad Rafael Landívar*. Guatemala C.A.
- Gordon A., Bernhardt P., Bitner R., Burquez A., Buchman S., Kevan P., Koopowitz H., Medellín R., Medellín S., 1998. **The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields.** *Conservation Biology* 12(1) 8-17.
- Heithaus, E. R., Opler P. A., y Baker H. B. 1974. **Bat activity and pollination of "Bauhinia pauletia". Plant-pollinator coevolution.** *Ecology* 55: 412- 419.
- Howell, D. J., y Roth B. S., 1981. **Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats, the cost of semelparous advertising.** *Ecology* 62:1–7.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 2002. **Sistema de Consulta de variables climatológicas "MIXCOAC"**.
- Jiménez-Valverde A. y Hortal J., 2003. **Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos.** *Rev.*

- Ibérica de Aracnología*. Vol. 8, 31-XII-2003. pp. 151 – 161. Edita: Grupo Ibérico de Aracnología
- Krebs, C. J. 1985. **Ecología: Estudio de la distribución y abundancia**. Segunda edición. Ed. Harla. México.
- Magurran, A. E. 2004. **Measuring Biological Diversity**. Oxford: Blackwell Publishing.
- Medellín, R. A. 1993. **Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano**. En: Medellín, R. A. y Ceballos G. (eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología AC. México, DF. pp. 333-354
- Medellín, R. A., Arita, H. T. y Sánchez O. 1997. **Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo**. *Publicaciones especiales 2*. Asociación Mexicana de Mastozoología AC. México, DF.
- Molina-Freaner, F. y Eguiarte L., 2003. **The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from north western México: contrasting roles of bats as pollinators**. *American Journal of Botany* 90 (7):1016–1024.2003.
- Moreno, C. E. 2001., **Métodos para medir la biodiversidad**. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol.1. Zaragoza, 84 pp.
- Moreno, C. E. 2007., **Diversidad de especies a escala de paisaje: un ejemplo con ensamblajes de murciélagos Neotropicales**. En: Sánchez-Rojas y Rojas-Martínez (eds.), *Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos*. México, pp. 81-96
- Mostacedo B. y Fredericksen T., 2000. **Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal**. BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia.
- Muchhala M. y Jarrín-V P., 2002. **Flower Visitation by Bats in Cloud Forests of Western Ecuador**. *Biotropica* 34(3): 387 – 395.
- Muñoz-Saba Y., A. Cadena y J.O Rangel., 1997. **Ecología de los murciélagos antófilos del sector La Curia, Serranía La Macarena (Colombia)**. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 21 (81): 473-486, 1997. ISSN: 0370-3908.

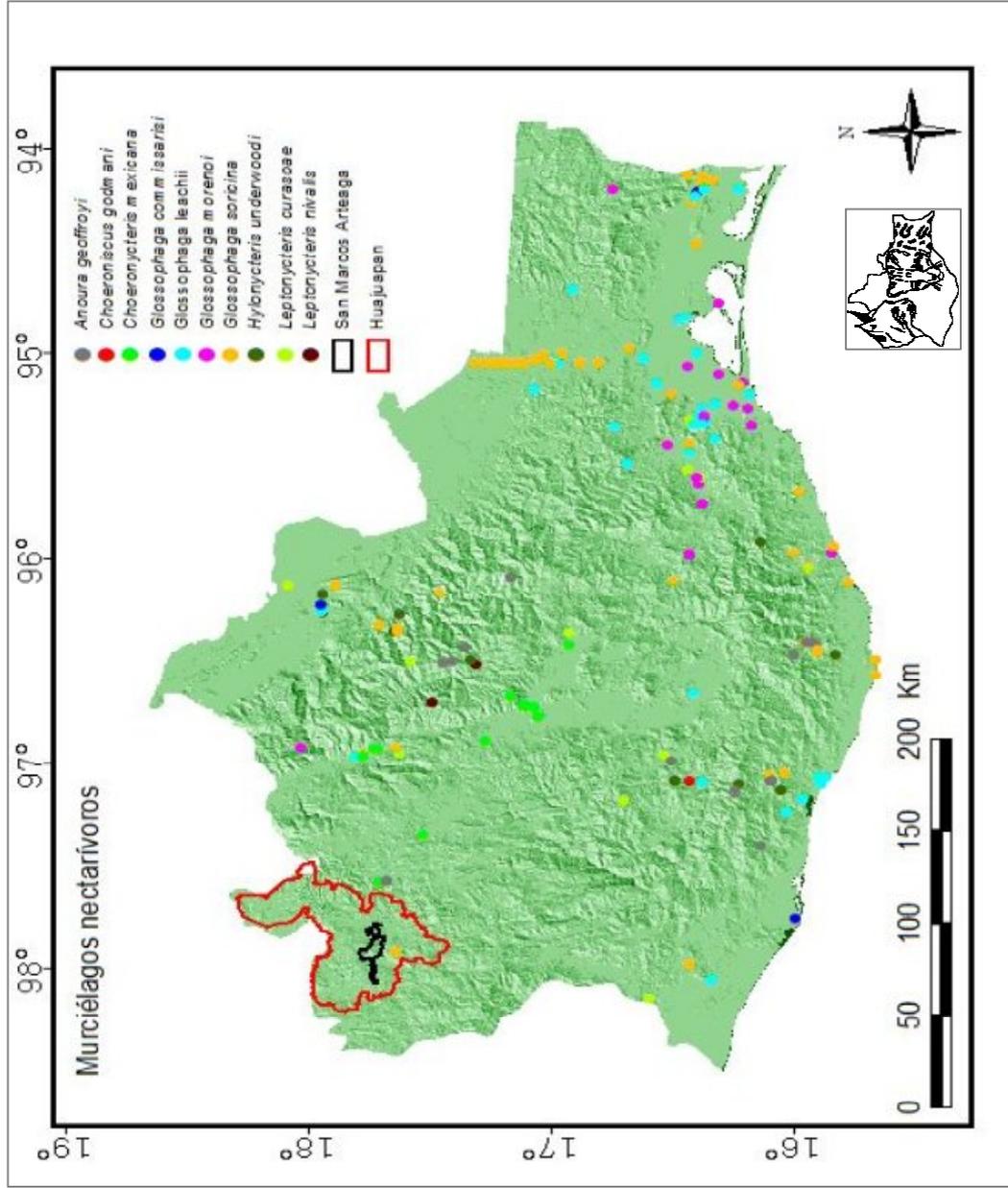
- Nassar Jafet M., Ramírez Nelson, y Linares Omar., 1997. **Comparative pollination biology of Venezuelan Columnar Cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction.** *Journal of Mammalogy*, 84(8):918–927.
- Nassar Jafet M., Harald Beck, Leonel DA S. L. Sternberg, y Theodore H. Fleming., 2003. **Dependence on cacti and agaves in nectar-feeding bats from Venezuelan arid zones.** *Journal of Mammalogy*. 84(1):106–116
- Nogueira M. R. y Peracchi A. L., 2003. **Fig-seed predation by 2 species of *Chiroderma*: discovery of a new feeding strategy in bats.** *Journal of Mammalogy*. 84(1):225–233.
- Ortiz P. M., Hernández S., y Figueroa M., 2004. **Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico.** En: A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, pp. 43-54
- Patterson B. D, Willig M., y Stevens R., 2003. **Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization.** En: Kunz, TH y Fenton MB (eds.), *Bat Ecology*. University of Chicago Press. Chicago, USA, pp. 536-579
- Ramírez-Pulido., Arroyo-Cabrales., y Castro-Campillo., 2005. **Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México.** *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 21(1): 21-82.
- Riechers P., Martínez-Coronel M., y Vidal L., 2003. **Consumo de polen de una colonia de maternidad de *Leptonycteris curasoae yerbabuena* en Tuxtla Gutierrez, Chiapas, México.** *Anales del Instituto de Biología*. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 74 (1): 43-66.
- Ríus, D., Barón L., Sánchez F., y Parras G. 1993. **Bioestadística: Métodos y Aplicaciones.** U.D. Bioestadística. Facultad de Medicina. Universidad de Málaga, 91 pp.
- Ruiz A., Santos M., Soriano J., Cavelier J., y Cadena A., 1997. **Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las**

- cactáceas columnares en la zona árida de la Tatacoa, Colombia.** *Biotropica* 29(4): 469-479.
- Rzedowski, J., 1983. **Vegetación de México.** Limusa, S. A., México D.F.
- Sánchez, C. N. y Álvarez T., 2000. **Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México.** *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 81: 23-62.
- Sánchez-Cordero, V., 2001. **Elevations gradients of Diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico.** En: Whittaker J.R, Lomolino V.M y Woodward I.F (eds.), *Global Ecology and Biogeography* 10 (1): 63-76
- Scheinvar, G. E. 2008. **Genética de poblaciones silvestres y cultivadas de dos especies mezcaleras: *Agave cupreata* y *Agave potatorum*.** Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de México.
- Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2008. **Acuerdo por el que se establecen las Reglas de Operación del Programa de Conservación para el Desarrollo Sostenible (PROCOCODES).** *Diario Oficial de la Federación, Tercera Sección, martes 30 de diciembre de 2008.* México.
- Slauson A. L. 2000. **Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona.** *American Journal of Botany*, 87(6):825–836
- Sosa, E. J. E. 1997. **Ecología de la comunidad de mamíferos terrestres del noreste de la península de Yucatán, México: Diversidad, Distribución y Estructura.** Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de México.
- Stevens, Richard D, Willig, Michael R. y Gamarra de Fox I. 2004. **Comparative community ecology of bats from eastern Paraguay: taxonomic, ecological, and biogeographic perspectives.** *Journal of Mammalogy*, 85(4):698–707
- Stoner, K., 2002. **Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala.** En: Noguera F. A., Vega Rivera J. H., García-Aldrete A. N. y Quesada A. M.

- (Eds.) *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. pp. 379-395
- Thomas D., 1988. **Analysis of diets of plant visiting bats**. En T.H. Kunz (Ed) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, pp. 211-220. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Tirira D. 1998. **Técnicas de campo para el estudio de mamíferos silvestres**. En: *Titita (eds.), Biología, Sistemática y Conservación de los Mamíferos del Ecuador*. Museo de Zoología. Centro de Biodiversidad y Ambiente, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito. Publicación especial 1:93-125
- Torres Colín, R. 2004. **Tipos de vegetación**. En: A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, pp. 105-117
- Vargas-Contreras, J., Escalona-Segura G., Cú-Vizcarra J., Arroyo-Cabrales J., Medellín R. 2008. **Estructura y diversidad de los ensambles de murciélagos en el centro y sur de Campeche, México**. En: *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México II. Publicaciones Especiales, Vol. II* (Lorenzo, C., E. Espinoza, J. Ortega, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., Universidad Veracruzana. p. 691.
- Vargas-Contreras J., Medellín R., Escalona-Segura Griselda., Interián-Sosa L. 2009. **Vegetation complexity and bat-plant dispersal in Calakmul, Mexico**. *Journal of Natural History*, 43:3,219 — 243
- Wayne W. 1980. **Bioestadística: Base para el análisis de las ciencias de la salud**. Limusa, S. A., México D.F. 485 pp.

ANEXOS

Anexo 1. Especies de murciélagos nectarívoros registradas para Oaxaca, en la colección regional mastozoológica del CIIDIR-OAX (OAX.MA.026.0497).

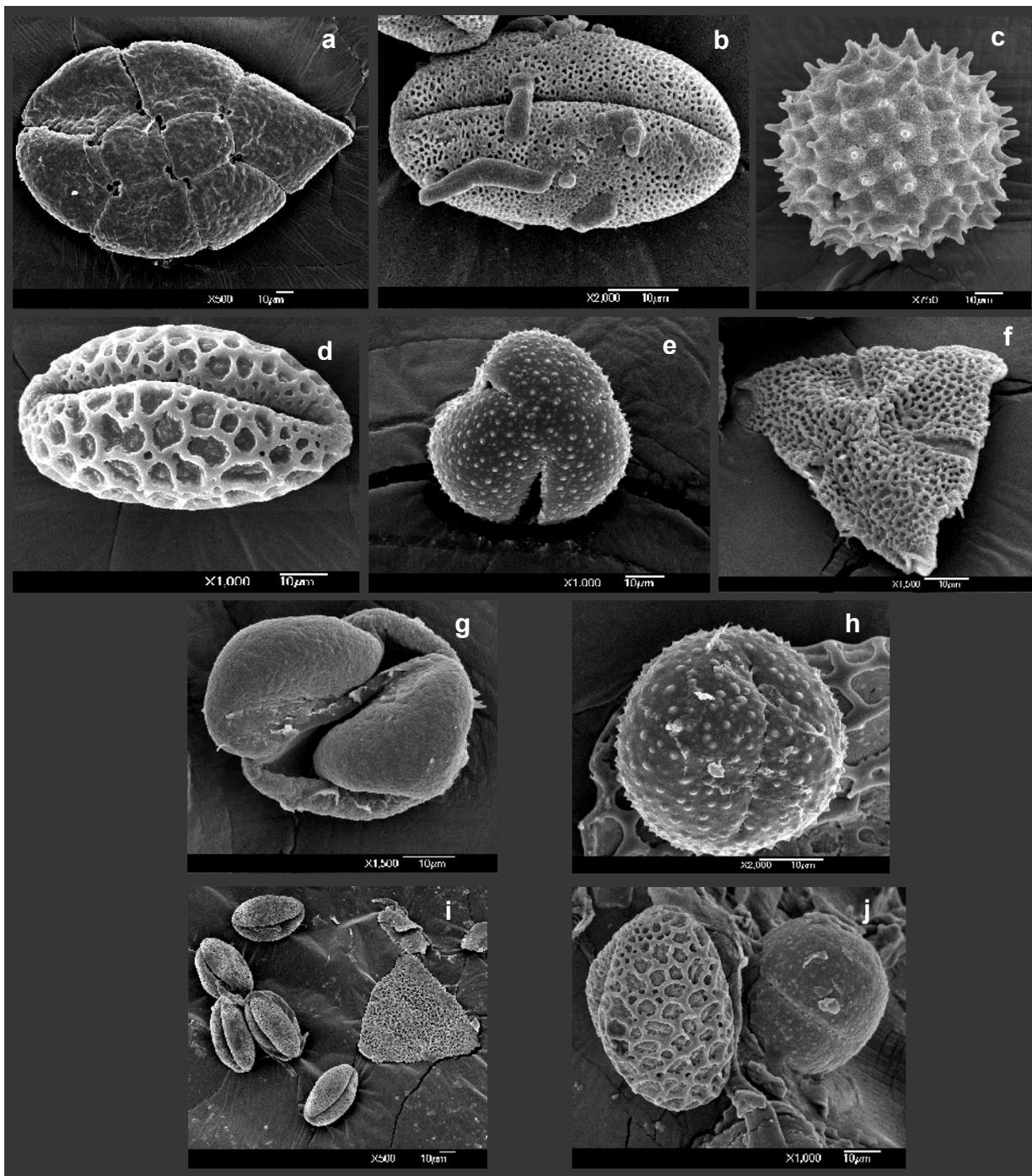


Anexo 2. Murciélagos nectarívoros en San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.



a) *L. curasoe*. b) *L. nivalis*. c) *A. geoffroyi*. d) *C. godmani*. e) *C. mexicana*

Anexo 3. Morfoespecies encontradas en el pelaje del ensamble de murciélagos nectarívoros de San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca.



Granos de polen de: a) *Calliandra eriophylla*. b) *Tecoma stans*. c) *Ipomoea pauciflora*. d) *Agave* sp. e) Cactaceae. f) Bombacaceae. e) *Pinus* sp. h) *Ipomea* sp. i) Carga mixta: *T. stans* y Bombacaceae , En: *L. curasoe*, junio 2010. j) Carga mixta: *Agave* sp., *I. pauciflora*. En: *L. nivalis*, noviembre 2009.