

202

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



“MIGRACIÓN DE LOS MURCIÉLAGOS-HOCICÚDOS (Leptonycteris) EN EL TRÓPICO MEXICANO”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A:

JUAN GUILLERMO TELLEZ ZENTENO



DIRECTOR DE TESIS: DR. RODRIGO A. MEDELLIN LEGORRETA

MEXICO. D. F.



2001

294310

FACULTAD DE CIENCIAS SECRETARÍA GENERAL



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA**  
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Migración de los murciélagos-hocicúdos (Leptonycteris) en el  
trópico mexicano

realizado por Juan Guillermo Tellez Zenteno

con número de cuenta 9350449-0 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Rodrigo A. Medellín Legorreta

Propietario Dr. Jorge Ortega Reyes

Propietario Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo

Suplente M. en C. Livia León Paniagua

Suplente Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Consejo Departamental de Biología

DRA. LUISA A. ALBA LOIS

FACULTAD DE CIENCIAS  
U.N.A.M.



DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGÍA

***A mis padres porque a ellos debo todo lo que soy...***

## AGRADECIMIENTOS

La parte más difícil de la tesis radica en elaborar los agradecimientos, por el inminente riesgo de olvidar alguna persona involucrada directa o indirectamente con el desarrollo del trabajo. Si lo hago, mil disculpas.

Esta tesis está dedicada a mis padres, Rosa Zenteno y Francisco Tellez, ya que con ella culminan su labor titánica de proveerme una instrucción escolar. Si alguien tiene mérito alguno por este trabajo, son ellos, pues sin su amor, guía y buen ejemplo, todo esto no hubiera sido posible. Les agradezco enormemente su apoyo incondicional desde el momento en que decidí estudiar la profesión que ahora desempeño, pero lo que es más invaluable para mí, son los valores y virtudes que me inculcaron desde pequeño, que son la base de todo lo que soy. Y porque eso sólo se aprende en casa... ¡GRACIAS!

A mis hermanos también les estoy profundamente agradecido por todo el apoyo brindado durante el proceso. Unas veces económicamente, otras con un consejo y las más con un buen ejemplo (Rosa, su tesón; Pablo, su nobleza y Francisco, la disciplina), pero siempre presentes. Gracias de nuevo, aunque estaré en eterna deuda con ustedes. Quiero agradecer especialmente a Pablo, por ayudarme a imprimir los mapas de la tesis en su trabajo. A Blanca que es como nuestra hermanita, gracias por todo lo que me has ayudado y aguantado en estos años.

A mis abuelos, tíos y primos, que siempre me han visto como bicho raro por hacer las cosas que hago, por su apoyo y aliento para seguir adelante en esto de andar de biólogo. Especial mención merecen mi abuelo Francisco Tellez, a quien debo en mucho mi afición por la naturaleza (y el Atlante), y mis abuelas Elvia Zenteno y Angela Granados, quienes siempre se emocionan mucho cuando le cuento de mis viajes y lo que veo.

A mi padrino Jorge y su esposa Yolanda, por la inmensa comprensión y cariño que siempre me han tenido, y por que me apoyan y alientan en todas las decisiones que tomo.

Me siento muy honrado y con una deuda tremenda por haber estudiado en la Facultad de Ciencias de la UNAM. En esa maravillosa escuela recibí información y formación, pero también marcó mi vida en muchos sentidos. En ella aprendí la teoría de la relatividad, pero no aquella que disertan los físicos, sino aquella que dice que en la ciencia no hay verdades absolutas y que muchas veces, todo depende del cristal con que se miran las cosas. Todos los planteamientos son hipótesis y siempre existe esa puerta abierta a una nueva interpretación, a una nueva "verdad". Así, casi todo se vuelve relativo. Lo difícil es cuando se aplica esta teoría de la relatividad a la cotidianidad. Lo único que lamento de esa comunidad estudiantil, es que para algunos pocos, la sin razón sea la medida de todas las cosas.

A la UNAM, le estoy INFINITAMENTE agradecido porque por un extraño proceso de sortilegio-por-mi-raza-hablará-el-espíritu, me recibió siendo párvulo, y ahora le provee a la sociedad un hombre consciente de la realidad en que vive y con los elementos necesarios para tratar de influir en su destino en la medida de lo posible. A ese enorme capullo que recibe orugas y las transforma en mariposas, mi más grande respeto y admiración ¡QUE GRAN HONOR SER UNIVERSITARIO!  
¡Me pongo de pie!

Al Dr. Rodrigo Medellín le agradezco la oportunidad que me brindó para trabajar con los increíbles murciélagos. Aunque en su laboratorio existen "facilidades" que no se encuentran con frecuencia en otros lados, para mí las razones por las que mi agradecimiento con él es absoluto, son que siempre conté con su apoyo, me brindó una confianza total y porque gocé de una enorme libertad para la realización de este trabajo. Sin duda alguna, para que en una tesis la razón pueda ser la medida de todas las cosas, es necesario contar con un asesor como el Dr. Medellín.

Este trabajo es el producto de un gran esfuerzo de colaboración académica entre investigadores de instituciones mexicanas y norteamericanas, dentro del Programa para la Conservación de los Murciélagos Migratorios (PCMM). En primer lugar quiero agradecer al Instituto de Ecología, que fue el eje rector del proyecto, y que me dio todo su apoyo institucional para salir adelante. Entre los investigadores de nuestro país, quiero agradecer a Xavier López Medellín y Claudia Galicia Castillo del Instituto de Ecología de la UNAM, Matías Martínez Coronel de la UAM-Xochimilco y a Concepción Huerta Zamacona de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Sin su colaboración, este trabajo no hubiera sido posible. En particular quiero destacar la labor de Matías Martínez, por el tiempo que me brindó para discutir todos los tópicos relacionados con los *Leptonycteris*.

Muy especial y cálido, es el agradecimiento que tengo para la Dra. Claudia Mora y el Dr. Gary McCracken, ambos investigadores de la University of Tennessee. Además de toda la asesoría brindada en el asunto de los menesteres isotópicos, los dos evitaron que sintiera lo gélido que puede llegar a ser la Unión Americana en el invierno, al compartir aunque fuera un poco, algo de su cultura y tradiciones conmigo. Gracias por su hospitalidad y por estar siempre al pendiente de mí, durante la estancia que hice en su país. Muy sentido también es el agradecimiento que debo de hacer al Dr. Zhen Hua-Li, quien estuvo conmigo en el laboratorio de isótopos estables de carbono, enseñándome el uso de las líneas de vacío, el espectrofotómetro, etc. No olvidaré el día en que me dijo que me iba a secuestrar para pedirle recompensa al Dr. Medellín, ¡ja! que risa me da. También gracias al Dr. Leonel da Silveira Lobo Sternberg y su técnica la Dra. Sharon Ewe, por todo el apoyo que me brindaron durante mi estancia en la University of Miami. Sharon merece especial mención, porque además de enseñarme el manejo del equipo de laboratorio, se portó como una excelente amiga en los momentos más difíciles de mi paso por Miami.

A mi gran amigo y colega Jafet Nassar, por todo el apoyo que me brindó durante aquellos aciagos días en la University of Miami. Quizá fue la adversidad, pero desde ese momento se forjó una gran amistad que a pesar de la distancia, se mantiene tan fuerte como el acero. ¡Gracias carnal! No sabes lo que significó tu apoyo en Miami.

A los sinodales, Rodrigo Medellín, Jorge Ortega, Livia León, Gerardo Herrera y Joaquín Arroyo, por haber leído y corregido los manuscritos predecesores de la tesis. Sin duda alguna, sus revisiones hicieron de éste un mejor trabajo. Quiero agradecer especialmente a Jorge Ortega, quien siempre estuvo muy cerca de este trabajo, desde que era una idea difusa en la cabeza, hasta que terminó en el papel. Gracias a sus valiosos comentarios y asesoría en todo momento, esta tesis se enriqueció en extremo y llegó a su final.

A las personas que también revisaron el manuscrito, o que hicieron observaciones valiosas en su momento: Arnulfo Moreno, Ted Fleming, Jafet Nassar, Claudia Mora, Gary McCracken, Zheng Hua-Li, Sharon Ewe, Cuauhtémoc Chávez, Rafael Ávila, Saúl Aguilar, Ada Ruiz, Héctor Gómez, Heliot Zarza, Karla Salazar, Matías Martínez, Xavier López, Fernando Colchero, Dafía Amor, David Valenzuela y Alejandra Duarte.

Esta tesis también está dedicada a varios profesores de la Facultad de Ciencias, que me proporcionaron muchos de los elementos que ahora son de gran utilidad en mi vida profesional. En especial agradezco a Antonio Lazcano, Oscar Sánchez, William López, Cristina Kramer, Guillermo Salgado y Livia León. A Oscar Sánchez en especial por haberme imbuido un poco de esa filosofía tan especial con la que vive su vida.

A la oficina del PCMM por haberme apoyado con la literatura que me hacía falta y por darme mi camiseta de Marcelo, con la que ahora sí puedo hacer una alegoría total de que traigo bien puesta la camiseta del PCMM.

A las personas que en alguna ocasión me acompañaron durante el trabajo de campo: Rodrigo Medellín, Rafael Ávila, Ana Soler, Jorge Ortega, Xavier López, Fernando Colchero, Mariana Munguía, Artemio Mendoza, Mery Santos, Saúl Aguilar, Ada Ruiz, Heliot Zarza, Adrián Pérez (¿te acuerdas de las velas?) y Claudia Galicia. Mil gracias a todos. Quiero agradecer especialmente a Rafael Ávila, quién fue mi acompañante más consuetudinario durante las salidas al campo.

A las autoridades de los municipios de Jolalpan, Tehuacán, Tepoztlán y Valle de Bravo, porque no sólo permitieron que realizara mi trabajo, sino que siempre estuvieron pendientes de nosotros por aquello de los asaltos, robos, secuestros, etc., especialmente en Tepoztlán.

A los compañeros que se dedican al estudio de los mamíferos y algunos otros buenos amigos del Instituto, les agradezco todo lo vivido dentro y fuera de la academia. Aunque la lista es larga, creo que es necesario mencionarlos a todos: Raúl Cueva, Adán Oliveras, Alejandra de Villa, César Loza, Rodrigo Medellín, Clementina Equihua, César Rodríguez, Cuauhtémoc Chavez, Jorge Ortega, Rafael Ávila, Salomón Díaz, Georgina O'Farril (mejor conocida como xoxo), Ana Soler, Claudia Galicia, Dalia Amor, Xavier López, Jorge Álvarez, Danae Azuara, Fernando Colchero, Saúl Aguilar, Ada Ruiz, Alejandro Nisino, Gerardo Carreón, Heliot Zarza, Yolanda Domínguez, Concepción López, Gisselle Oliva, Luis Bernardo Vázquez, David Valenzuela, Beatriz Hernández, Jesús Pacheco, Osiris Gaona, Erika Marcé, Gerardo Suzán, Miguel Amín, Iván Castro, Gerardo Ceballos, Federico Chinchilla, Blanca Gamboa, Héctor Gómez, Leonor Solís, Edmundo Huerta, Angeles Mendoza, Lorena Morales, Georgina Santos, Mery Santos y Emilio Tobón. A Erika, Jorge, Dalia y Fernando, gracias por todo lo que hemos vivido en estos años de intensa convivencia. Son como mi segunda familia y ustedes saben porque...

Si don Quijote no hubiera regresado por Sancho después de su primera salida donde es armado caballero, esa historia no hubiera sido tan quintaesentica como lo es. De la misma forma, sin Rafa en el laboratorio, yo hubiera sido caballero andante sin escudero o en todo caso un Sancho sin caballero, por aquello de la panza. ¿Se imaginan la tragedia? Caray, ni una de las griegas la habría igualado. Por tu amistad, comprensión y apoyo para que terminara con la tesis (especialmente en los momentos más difíciles), te estoy muy agradecido.

A los "amigos de Rafa" que ahora también son mis amigos, por los pocos pero agradables momentos que pasamos juntos: Miguel, Natalia, Daniel, Artemio y Nayeli.

A Daniel Kornhauser por su valiosa amistad y por todos los consejos que me dio con respecto a mi vida académica.

A los mastozoólogos del Instituto de Biología, porque siempre me han apoyado con cuanto pedimento les he hecho y con los que también he compartido cosas fuera de la academia: Baldo Altube, Nicté Ramírez, Leticia Mirón y José Juan Flores. También agradezco a los demás mastozoólogos con los que he tenido la fortuna de trabajar por aquello de los congresos y eventos de la AMMAC, y particularmente quiero reconocer a Alondra Castro, Marcelo Aranda, Benjamín Vieyra, Joaquín Arroyo y Alvar González, por todo la ayuda y consejos que me dieron

A los buenos amigos que hice en el Museo de Zoología, por esos momentos que convivimos en el campo, en los que trabajé y aprendí de todo un poco: Octavio alias el profe, el Guadalajara, Samuélín, Roxana, Ubaldo, Jose Luis, Nelly, Saúl y Ada. A los dos últimos les doy las gracias, porque siempre me ayudaron cuando llegaba con ejemplares para depositarlos en la colección de zoología del Museo.

A mi vecino y colega Víctor, por apoyarme cada que me vela para que terminara con mi tesis

A Juan Carlos Olmos, Emir Rodríguez y Angélica Estrada, por su comprensión y estímulo que siempre me dieron durante la fase de escritura de la tesis.

Con todo el sentimiento de mi corazón, a mis grandes amigos de la Facultad que son parte de esa segunda gran familia, con los que he vivido un sinfín de cosas y situaciones. Esperando no olvidar a ninguno, aquí cito algunos: Gabriela, Amanda, Lorena, Fabiola, Michelle, Pech, Juan Carlos, Jonhy, Luz María, Dorina, Paola, Alma, Adrián, Estuardo, Sophie, Sofia, Hugo, Irene, Gisela, Alejandra, Yaayé, Karem, Rosalina, Edith e Ivan (el doble de Adrian). Especialmente quiero agradecer a Paola (y a Julio también) y Dorina porque siempre me han tratado como a un hermano. Les agradezco sobre todo su amor y confianza. A Sophie le agradezco su amistad y su rostro alegre en todo momento. A Edith y Karem, por venirme aguantando desde la prepa. También le doy gracias en particular a mi ornitólogo de cabecera, el mismísimo makey, por todo lo que he aprendido contigo y porque eres una persona que me retroalimenta muchísimo.

A esa banda pambolera de la Facultad, por las sesiones futboleras en que nunca ganamos nada, pero que siempre fomentaban la sana y amena convivencia: Mario el greñas, Angel la pantera negra del área chica (¡Azull!), Moisés el megamoy, Baldo el panzón, Emilio el queridísimo cochipuer, Luigi, Charly, el cut, el tigre y otros más. ¡Que equipazo aquel! A Moy y Angelito, por esa gran amistad que existe entre nosotros. También le doy gracias al querido panzón, por todas las cosas que hemos compartido desde el momento en que nos conocimos, como ese hábito patológico de irle al Atlante que se va a segunda división casi cada diez años.

A los amigos sobrevivientes de la prepa, por estar siempre presentes: Pepe, Memo y Chava.

A las colegas guatemaltecas: Eileen y Geno, porque son un ejemplo a seguir para todos, de que aunque se tenga el peor escenario enfrente, cuando uno cree en algo, se es capaz incluso de acabar en una cruz (claro, en sentido figurado, Dios guarde la hora).

A ese huracán que entro a mi vida llamado Alejandra Duarte, quiero agradecerle el gran estímulo que me dio en el último tramo de la tesis. A ti y a Fernanda, gracias por haberme aceptado en su vida y por hacerme TAN FELIZ. Eres una auténtica Dulcinea y claro, yo soy vuestro caballero encuitado. ¡Gracias por todo Flaca!

Al PCMM y al Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, por haber financiado el trabajo de campo y mi beca.

***"La honra y las virtudes son adornos del alma, sin las cuales el cuerpo, aunque lo sea, no debe parecer hermoso"***  
**Cervantes Saavedra**

***"La razón como medida de todas las cosas"***  
**Polignac**

Esta tesis también está dedicada a un personaje que ha sido una de las "malas" compañías con las que luego suelo juntarme: Don Melchor Ocampo. Este hombre tan difícil de definir, fue uno de los naturalistas mexicanos más ingeniosos del siglo XIX, pero sobre todo un político de una sola pieza, que defendió su credo liberal hasta que un oprobioso asesinato perpetrado por los conservadores le quitó la vida. Ocampo es quizá uno de los librepensadores más atractivos que haya dado esta patria y en esta ocasión quiero plasmar varios de sus razonamientos que tienen que ver precisamente con la tolerancia hacia lo otro, lo diferente, lo que esta "mal", lo herético, lo que "no es correcto":

"Todo hombre tiene el derecho natural de adorar a Dios, según la intuiciones de su propia conciencia"

"¿qué debo hacer cuando veo que se danza y grita en la Iglesia, qué, cuando vea a algún protestante encerrarse con su familia para leer la Biblia; qué, cuando si vuelvo a Roma y me veo en la necesidad de entrar en una de sus sinagogas, vea que el Rabino abre el *sanctum sanctorum* o bien cuando en los templos católicos vea a los armenios o coptos celebrar conforme a sus ritos, qué cuando vea algún musulmán devoto hacer sus abluciones?"

"¿Qué hacer con esa desgraciada parte de la humanidad a la que Dios no concede aún el beneficio de su Divina Majestad?"

Estos párrafos forman parte de un debate histórico sostenido entre Ocampo y la Iglesia Católica, durante los tiempos de la guerra civil de Reforma. A pesar de que el naturalista de Pateo fue tildado de hereje por hacer tales preguntas, él halló la respuesta a las mismas en la propia doctrina cristiana, en la segunda carta de San Pablo a los Corintios:

"Sed tales que no ofendáis ni a los judíos, ni a los gentiles, ni a la Iglesia de Dios"

Es difícil aplicar la teoría de la relatividad a la cotidianidad, pues en ésta, los dogmas, prejuicios y verdades absolutas, a veces abundan, pero hagamos un esfuerzo por escuchar al espíritu de la Reforma, y tratemos de ser más tolerantes con lo que es diferente de nuestra verdad absoluta, pues bastante falta le hace este valor a la sociedad mexicana de comienzos de siglo, que a veces peca de intolerancia. Ahora como nunca, es necesario volver al Evangelio...

## PRELUDIO A LA OBRA

Si vuestras mercedes lo permiten, y con la seriedad que es menester para la ocasión, a continuación transcribo un breve fragmento de la magistral obra de Miguel de Cervantes Saavedra: *El Ingenioso Hidalgo Don Quijote de la Mancha*, en el que aparece un razonamiento del *Caballero de la Triste Figura*, que es de gran utilidad para el mejor entendimiento de esta obra. El contexto es la discusión que sostiene don Quijote con Vivaldo (un gentil), en el sentido de que todos los caballeros andantes tienen una dama a quien encomendarse:

"Cuanto más, que yo tengo para mí que no todos los caballeros andantes tienen damas a quien encomendarse, porque no todos son enamorados.

-Eso no puede ser -respondió don Quijote-: digo que no puede ser que haya caballero andante sin dama, porque tan propio y natural les es a los tales ser enamorados como al cielo tener estrellas, y a buen seguro que no se haya visto historia donde se halle caballero andante sin amores, y por el mesmo caso que estuviese sin ellos, no sería tenido por legítimo caballero, sino por bastardo, y que entró en la fortaleza de la caballería dicha, no por la puerta, sino por las bardas, como saltador y ladrón.

-Con todo esto -dijo el caminante-, me parece, si mal no me acuerdo, haber leído que don Galaor, hermano del valeroso Amadís de Gaula, nunca tuvo dama señalada a quien pudiese encomendarse; y, con todo esto, no fue tenido en menos, y fue muy valiente y famoso caballero.

A lo cual respondió nuestro don Quijote:

-Señor, una golondrina sola no hace verano. Cuanto más, que yo se que de secreto estaba ese caballero muy bien enamorado: fuera que aquello de querer a todas bien cuantas bien le parecían, era condición natural, a quien no podía ir a la mano."

Y como nuevamente dice don Quijote, que parece ser: "que no hay refrán que no sea verdadero, porque todas son sentencias sacadas de la mesma experiencia, madre de las ciencias todas...", creo que en el caso de estos murciélagos, también unas cuantas excepciones, sólo confirman la regla...

# ÍNDICE

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. ANTECEDENTES	4
2.1. Migración latitudinal de <i>Leptonycteris curasoae</i>	4
2.2. Hipótesis de los movimientos altitudinales	6
2.3. Historia natural de <i>L. nivalis</i>	13
2.4. La teoría de los movimientos altitudinales y el caso de <i>L. nivalis</i>	16
2.5. Definición del término migración	17
2.6. Segregación altitudinal entre las dos especies de <i>Leptonycteris</i>	19
2.7. El uso de los isótopos estables de carbono en el estudio de los hábitos alimentarios	19
3. OBJETIVOS	22
4. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	23
5. ÁREA DE ESTUDIO	26
5.1. Localidades de la región de la Cuenca del Balsas	27
5.2. Localidades de la Depresión Central de Chiapas	31
5.3. Localidades del Eje Volcánico Transversal	34
5.4. Valle de Tehuacán-Cuicatlán	37
6. METODOLOGÍA	39
6.1. Seguimiento de las colonias	39
6.2. Patrones reproductivos	40
6.3. Toma de muestras biológicas	41
6.4. Toma de parámetros físicos (H % y T°C)	42
6.5. Análisis de isótopos estables de carbono	42
6.6. Análisis de los datos	43
7. RESULTADOS	47
7.1. Patrones reproductivos de <i>L. curasoae</i> en la Depresión Central de Chiapas	47
7.2. Patrones alimentarios de <i>L. curasoae</i> en la Depresión Central de Chiapas	50
7.3. Patrones reproductivos de <i>L. curasoae</i> en la Cuenca del Balsas	51
7.4. Patrones alimentarios de <i>L. curasoae</i> en la Cuenca del Balsas	53
7.5. Variación geográfica en la dieta de <i>L. curasoae</i>	55
7.6. Patrones reproductivos y fluctuación poblacional de <i>L. nivalis</i> en el sur de su distribución	55
7.7. Patrones alimentarios de <i>L. nivalis</i>	61
7.8. Patrones generales de alimentación para ambas especies de <i>Leptonycteris</i> durante el periodo agosto-febrero en la Cuenca del Balsas	62
7.9. Parámetros físicos	63
8. DISCUSIÓN	78
8.1. Interpretación de la migración en la hipótesis de los movimientos altitudinales	78
8.2. Disponibilidad espacio-temporal de los recursos alimentarios en el trópico de México	83
8.3. Presencia estacional en los refugios ubicados en el bosque tropical caducifolio	86
8.4. Patrones reproductivos de <i>Leptonycteris curasoae</i>	86
8.5. Comportamiento de selección del refugio	97
8.6. Hábitos alimentarios de <i>L. curasoae</i> en el trópico	103
8.7. ¿Por qué <i>L. curasoae</i> es un organismo migratorio en el trópico?	108
8.8. Patrones migratorios de <i>L. curasoae</i>	109
8.9. Presencia estacional de <i>L. nivalis</i>	115
8.10. Patrones reproductivos de <i>L. nivalis</i>	116
8.11. Patrones alimentarios de <i>L. nivalis</i>	119
8.12. Patrón migratorio de <i>L. nivalis</i>	121
8.13. Patrones alimentarios entre especies del género <i>Leptonycteris</i>	124

9. CONCLUSIONES	126
10 BIBLIOGRAFÍA	128
ANEXO 1	138
ANEXO 2	140
ANEXO 3	142
ANEXO 4	144
ANEXO 5	146

## RESUMEN

Recientemente la hipótesis de los movimientos altitudinales ha propuesto que las dos especies de murciélagos holicudos (*Leptonycteris curasoae* y *L. nivalis*) no son migratorias en el centro de México. Con base en la interpretación de registros de capturas, ha establecido que las dos especies son residentes anuales, políestricas y que algunas características de su biología son diferentes en el trópico, en relación con lo que se ha descrito para el norte de México. Por otra parte, existe una segregación altitudinal entre ambas especies que permite su coexistencia, sin embargo, ésta desaparece en el invierno, cuando utilizan el mismo hábitat al sur de su distribución. En este trabajo se propone que existe un mecanismo de segregación alimentaria que permitiría la segregación de nicho, para evitar así la interacción entre especies. Para probar estas dos hipótesis, se estudiaron los patrones reproductivos, fluctuaciones poblacionales y hábitos alimentarios a través de la técnica de isótopos estables de carbono, en 11 cuevas ubicadas en el trópico de México. Cada cueva se visitó aproximadamente cada dos meses durante al menos un año. En el caso de *L. curasoae*, se encontró que el tamaño de las colonias ubicadas en el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas y Chiapas, sufrió cambios drásticos estacionales en el transcurso del año, siendo el periodo otoño-invierno cuando se encontró al grueso de la población, mientras que en primavera-verano sólo permaneció una pequeña colonia residente cuyo número de individuos fue menor del 1% del estimado en la otra época. Durante otoño-invierno la dieta de los murciélagos estuvo dominada mayoritariamente por los recursos C<sub>3</sub>, mientras que la pequeña colonia residente modificó significativamente sus patrones alimentarios, al incrementar la cantidad de recursos CAM. Un reanálisis de los registros de captura utilizados por la teoría de los movimientos altitudinales y los resultados obtenidos en esta tesis, indican que en el trópico sólo existe un pulso reproductivo para *L. curasoae* y éste ocurre en otoño-invierno, cuando las hembras forman las colonias de maternidad en el bosque tropical caducifolio. También se encontró que *L. curasoae* selecciona varias de las características de la biología migratoria reportadas para la misma especie, pero para la población del norte de México, como la presencia de la segregación sexual y el comportamiento de refugio que involucra la selección de cuevas de calor y la aglomeración de miles de murciélagos en los refugios de maternidad. Todas estas evidencias sugieren más bien los hábitos migratorios de *L. curasoae* en el trópico, aunque el patrón de la migración sea diferente al reportado para el norte de México. La presencia de *L. nivalis* en los cuatro refugios estudiados fue altamente estacional, así como drásticos los cambios en el tamaño de las colonias. Los patrones alimentarios obtenidos para esta especie, indican que este murciélago utiliza mayoritariamente recursos CAM durante su estadía en tres refugios ubicados en la zona de transición entre el Eje Volcánico Transversal y la Cuenca del Balsas (de agosto a marzo). En este trabajo se reporta el primer refugio de copula para *L. nivalis* (Cueva del Diablo), siendo muy probable que la Peña y Las Grutas también lo sean. Los resultados indican que existe un pulso de actividad reproductiva en invierno, representado por la actividad testicular de los machos y las cópulas que ocurren principalmente en noviembre y diciembre. Es probable que las hembras preñadas en el sur de la distribución, sean las que forman los refugios de maternidad en el norte de México en el periodo primavera-verano. También es probable que a diferencia de *L. curasoae*, en el caso de *L. nivalis* sólo exista un grupo poblacional a lo largo de todo el rango de distribución de la especie. No existe ninguna evidencia que sustente los hábitos no migratorios ni la poliestría de *L. nivalis* en el centro de México. En cuanto a los hábitos alimentarios de las dos especies, se encontró que *L. nivalis* es mucho más especializado en recursos CAM que *L. curasoae*, debido a que hace un uso mucho más limitado de los derivados metabólicos C<sub>3</sub>. Estos resultados indican que existe un mecanismo ecológico de segregación alimentaria entre especies de *Leptonyctens*, cuando ambas ocupan el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas. Quizá este mecanismo de segregación alimentaria sea el que permite la sintopía entre las dos especies de murciélagos nectarívoros.

# 1. INTRODUCCIÓN

A partir de la inserción de los murciélagos nectarívoros del género *Leptonycteris* en las listas de especies con problemas de conservación en la década de los ochenta (Wilson, 1985; Wilson et al., 1985), el interés por su estudio y el de las especies que polinizan ha aumentado considerablemente (Arita y Humphrey, 1988; Ceballos et al., 1997; Cockrum, 1991; Cockrum y Petryszyn 1991; Eguiarte y Búrquez, 1987; Eguiarte et al., 1987; Fleming et al., 1993, 1996, 1998a, 1998b; Horner et al., 1998; Hoyt et al., 1994, Wilkinson y Fleming, 1996).

Paralelo al debate sobre las evidencias tomadas en cuenta para la inclusión de ambas especies en las leyes mexicanas y norteamericanas (Cockrum y Petryszyn 1991), se ha generado otro sobre el comportamiento migratorio de *Leptonycteris curasoae* y *L. nivalis* en el sur de su distribución. Para el primero, las evidencias encontradas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, han llevado a algunos autores a cuestionar el patrón migratorio latitudinal propuesto por Fleming et al. (1993) para el trópico, y han propuesto que los murciélagos del centro de México son residentes anuales, logrando esto a partir de movimientos altitudinales llevados a cabo dentro del mosaico de tipos de vegetación presentes en el centro y sur de México (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999; Valiente-Banuet et al., 1996, 1997a, 1997b).

Según la teoría de los movimientos altitudinales, la disponibilidad constante de recursos alimentarios a lo largo del año, permitiría a los individuos de esta especie comportarse como poliéstricos en el trópico; esto ha sido considerado como uno de los argumentos más sólidos para sustentar la categoría de residencia de *L. curasoae* en el centro y sur de México (Rojas-Martínez et al., 1999). Para *L. nivalis* también se han propuesto dos periodos de actividad reproductiva en el centro de México (Rojas-Martínez, 1996).

Por otra parte, Arita (1991) demostró que las dos especies del género *Leptonycteris* no están segregadas a una escala macrogeográfica, pero también

reportó que se encontraron diferencias significativas entre la altitud y la temperatura promedio de sus localidades. Este mecanismo de segregación altitudinal permitiría entonces la simpatría de ambas especies.

Debido a los cambios de hábitat que realizan éstas, producto de sus hábitos migratorios, la segregación altitudinal "desaparece" en ciertas épocas del año. El solapamiento ocurre principalmente en el invierno, cuando es más probable capturar a ambas en el bosque tropical caducifolio, al sur del Eje Volcánico Transversal (Álvarez y González, 1970; Baker y Cockrum, 1966).

Así, en este trabajo se plantearon dos objetivos: el primero fue poner a prueba la hipótesis de los movimientos altitudinales y el segundo, fue tratar de evaluar si existe un mecanismo de segregación alimentaria entre especies del género *Leptonycteris*, cuando ocupan refugios ubicados en el mismo hábitat; en este caso el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas. Para cumplir los objetivos, se estudiaron los patrones reproductivos y alimentarios de *L. curasoae* y *L. nivalis* en diferentes localidades ubicadas en el trópico de México.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1. MIGRACIÓN LATITUDINAL DE *Leptonycteris curasoae*.

La migración latitudinal de los murciélagos del género *Leptonycteris*, fue sugerida por primera vez en 1955 durante la reunión número 33 de la Asociación Norteamericana de Mastozoólogos. Este planteamiento se apoyó en la estacionalidad de los registros (primavera-verano) de *L. curasoae* en Arizona, y en los hábitos alimentarios de la especie, que la obligaban a migrar hacia México en busca de los recursos florales necesarios durante los meses de invierno (Cockrum, 1991). Al acumularse más información sobre la dieta y la presencia estacional de *L. curasoae* en México y particularmente en los Estados Unidos, se generalizó la concepción sobre la naturaleza de la respuesta migratoria de este murciélago a la estacionalidad de los recursos quiropterófilos (Álvarez y González, 1970; Barbour y Davis, 1969; Baker y Cockrum, 1966; Cockrum y Ordway, 1959; Hayward y Cockrum, 1971; Hoffmeister, 1970; Hoffmeister y Goodpaster, 1954; Howell, 1974; Watkins, 1972). Se ha reportado que estos murciélagos son especialistas obligados en el consumo de néctar y polen de una gran variedad de flores que se abren de noche, producidas principalmente por plantas de las familias Agavaceae, Bombacaceae, Cactaceae, Convolvulaceae y Leguminosae (Álvarez y González, 1970; Gardner, 1977; Hayward y Cockrum, 1971; Hevly, 1979; Howell, 1974; Quiroz et al., 1986). Dada la estacionalidad de los hábitats de Norteamérica donde se distribuyen estas plantas (Koopman, 1981) y las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales relacionadas con el consumo de néctar y polen por parte de *L. curasoae* (Greenbaum y Phillips, 1975; Hoffmeister, 1986; Hoffmeister y Goodpaster, 1954; Howell, 1974; Howell y Hodgkin, 1976), algunos autores propusieron que los murciélagos del género *Leptonycteris* estaban obligados a migrar grandes distancias para asegurar los recursos necesarios de su restringida dieta, permaneciendo en "época de secas" todo el año; exhibiendo una migración anual, espacial y temporalmente coevolucionada con un complejo de flores desde Arizona hasta Centroamérica (Howell, 1979; Humphrey y Bonaccorso, 1979). Partiendo del conocimiento de la ausencia de *L. curasoae* en Arizona después de septiembre, y considerando que esta especie se distribuía en México en los meses

de invierno, Cockrum y Ordway (1959) plantearon la posibilidad de que los individuos de Arizona llegaran hasta el sur de México, donde encontrarían néctar disponible durante los meses invernales. Fleming et al., (1993) retomaron esta idea y la sustentaron con un estudio de hábitos alimentarios mediante la técnica de isótopos estables de carbono. Estos autores plantearon que los movimientos migratorios de *L. curasoae* están sincronizados con las fenologías de las plantas utilizadas como alimento. Según Fleming et al. (1993), los murciélagos hocicudos de Curazao migran de la región tropical y subtropical de México hacia el desierto de Sonora y Chihuahua durante la primavera, y en sentido inverso durante el otoño. Cuando los murciélagos se encuentran en el sur del país en el periodo otoño-invierno, se alimentan principalmente de plantas C<sub>3</sub>, típicas del bosque tropical caducifolio y de algunas especies de plantas del género *Agave*. En los meses de primavera y verano, los murciélagos migran hacia el norte de México y sudeste de Estados Unidos, alimentándose del polen y néctar de plantas CAM, provistos por un corredor que se puede predecir a partir de la distribución y los patrones de floración de plantas que son consideradas claves como cactáceas y agaves (Fleming et al., 1993). La presencia de haplotipos idénticos entre individuos de *L. curasoae* provenientes de Chiapas y Juxtlahuaca, Guerrero, e individuos provenientes de dos refugios norteños de verano ubicados en Patagonia, Arizona y Pinacate, Sonora, fue interpretada por Wilkinson y Fleming (1996) como una evidencia de que estos grupos pertenecen a la misma población, y por lo tanto, que entre estos sitios ocurren desplazamientos de murciélagos de gran magnitud; es decir, una migración que comprendería miles de kilómetros.

A pesar de que no se conoce el alcance de la migración de los murciélagos que parten del Desierto de Sonora, existe una abundante cantidad de información sobre la presencia o ausencia de *L. curasoae* en Arizona, Nuevo México y México, que se explica con el patrón latitudinal propuesto previamente (Alcorn, et al., 1959; Alcorn, et al., 1961; Alcorn, et al., 1962; Baker y Cockrum 1966; Baker et al., 1971; Ceballos et al., 1997; Cockrum, 1991; Cockrum y Ordway, 1959; Cockrum y Bradshaw, 1963; Cockrum y Petryszyn 1991; Cook, 1986; Findley, et al., 1975; Fleming, et al., 1994; Fleming, et al., 1996; Fleming, et al., 1998a; Fleming, et al., 1998b; Hayward y Cockrum 1971; Hevly, 1979; Hoffmeister, 1970; Hoffmeister, 1986; Hoffmeister y Goodpaster; 1964 Horner, et al., 1998; Howell, 1974; Howell,

1979; Howell, 1980, Howell y Roth 1981; Hoyt, et al., 1994; Loomis y Davis, 1965; McGregor, et al., 1962; Quiroz et. al., 1986; Ramírez-Pulido, et al., 1977; Watkins, 1972). De toda esta información se desprenden las características del síndrome migratorio producido en el norte de México.

Recientemente se ha cuestionado la teoría de la migración latitudinal para el trópico mexicano. Los primeros elementos utilizados con este fin provienen de un monitoreo de murciélagos realizado en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (durante 2 años y 9 meses), y de la revisión de los patrones fenológicos de las plantas que potencialmente podrían ser utilizadas como alimento por parte de *L. curasoae* (Rojas-Martínez, 1996; Valiente-Banuet et al., 1996). Posteriormente se agregó un estudio sobre una revisión de 94 años de capturas de la especie, donde se expone la teoría de los movimientos altitudinales que cuestiona los hábitos migratorios de este murciélago nectarívoro para el centro y sur de México (Rojas-Martínez et al., 1999).

## **2.2. HIPÓTESIS DE LOS MOVIMIENTOS ALTITUDINALES.**

**2.2.1. Primeros análisis considerados por la hipótesis de los movimientos altitudinales.** Los primeros argumentos tomados en cuenta para cuestionar el planteamiento de varios autores de que los murciélagos de Arizona migraban hasta el trópico de México (Cockrum y Ordway, 1959; Fleming et al., 1993; Wilkinson y Fleming, 1996), fueron los resultados obtenidos a partir de un estudio sobre la distribución y patrones fenológicos de especies potenciales como fuente de alimento para *L. curasoae* y su propia distribución (Valiente et al., 1996). Los resultados de éste, arrojaron que de 70 especies reportadas en México para la tribu Pachycereae, la mayoría tienen antesis nocturna (69%) y características morfológicas que corresponden cercanamente con el síndrome de quiropterofilia (60%); 16 especies tienen antesis diurna (22%), y sólo 4 tienen relación clara con palomillas nocturnas (5.5%). De otro 12.5 % no se conoce el tiempo en que ocurre la antesis, pero el tamaño y los olores de las flores sugiere que varias de éstas son polinizadas por murciélagos (Valiente-Banuet et al., 1996). De las cuales, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y la Cuenca del Balsas se distribuyen de 21 a 45 especies. Con base en esto, Valiente-Banuet et al. (1996) sugieren que las

cactáceas columnares que son polinizadas por los murciélagos constituyen el componente dominante de la vegetación en ambas regiones de México. Considerando que casi todas estas cactáceas producen sus flores sincrónicamente en los meses de marzo, abril y mayo, sin importar la región geográfica de México, la abundante presencia de *L. curasoae* en primavera-verano (cuando se supone estaría migrando hacia el norte) coincidiendo con el pico de abundancia de recursos del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, y las relaciones mutualistas muy estrechas planta-polinizador (demostradas sólo para *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. mezcalaensis*, *N. macrocephala*, *Pachycereus weberi* y *P. chrysacanthus*), se cuestionó la hipótesis de la migración latitudinal para las poblaciones del trópico mexicano (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996; Valiente-Banuet et al., 1996; Valiente-Banuet et al., 1997a; Valiente-Banuet et al., 1997b).

Considerando el bajo número de especies de cactáceas columnares y agaves en el sudoeste de E.U. y el noroeste de México, así como las amplias fluctuaciones climáticas, la teoría de los movimientos altitudinales establece que sólo las poblaciones del septentrión son migratorias, y así, la disponibilidad y abundancia de los murciélagos nectarívoros en esa zona podría ser altamente variable y a veces impredecible. Esta variabilidad podría explicar porqué las cactáceas columnares del Desierto de Sonora mantienen sus flores receptivas durante una parte del día, permitiendo la visita de varios tipos de polinizadores (Valiente-Banuet, et al., 1996).

**2.2.2. Categoría de residencia de *L. curasoae* en el trópico.** Los resultados de los 33 meses de capturas en red en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y de revisión bibliográfica sobre la especie, arrojaron que *L. curasoae* fue más común en los matorrales xerófilos durante el periodo primavera-verano, mientras que en el bosque tropical caducifolio, su presencia ocurrió principalmente de otoño a primavera (Rojas-Martínez, 1996). Uno de los argumentos tomados en cuenta para establecer que *L. curasoae* reside en el trópico, es el hecho de que es posible capturar ejemplares en redes durante todo el año en el bosque de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (así sean sólo algunos ejemplares por mes), siendo más abundantes durante los meses de primavera-verano (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999). El análisis de 94 años de registros de

*L. curasoae*, muestra que pueden capturarse individuos de esta especie durante todo el año por debajo de los 21°N; mientras que en el norte de México los registros se agrupan en primavera-verano (Rojas-Martínez, et al., 1999). Estos autores interpretan de la siguiente forma sus resultados: "Rather, the results suggest a seasonal extra-tropical region with migratory bat populations at latitudes above 29° N, and one intertropical region with annual continuous bat presence at latitudes below 21°N" (Más bien, los resultados sugieren una región subtropical con poblaciones migratorias de murciélagos a latitudes mayores de 29° N, y una región intertropical con una presencia continua anual de murciélagos a latitudes menores de 21°N). Según la hipótesis de los movimientos altitudinales (Rojas-Martínez, et al., 1999), el que los patrones de captura sean disímiles en el norte y centro-sur de México, "questions the existence of a generalized bat migratory behaviour in North America" (cuestiona la existencia de un comportamiento migratorio generalizado en Norteamérica)

En el escenario planteado por esta hipótesis (Rojas-Martínez et al., 1999), el hecho de que *L. curasoae* se ausente del norte de México durante otoño-invierno, y que sea posible capturarlo durante todos los meses en el trópico, es interpretado de la siguiente forma: "Our results obtained by the samplings accomplished by us in the Sonoran Desert, the Chamela region and in the South Central Mexico, support a seasonal bat presence and a latitudinal migration only in the northern limit of the distribution of this nectarivorous bat." (Nuestros resultados obtenidos de los muestreos llevados a cabo por nosotros en el Desierto de Sonora, la región de Chamela y en el centro-sur de México, apoyan una presencia estacional y una migración latitudinal sólo en el límite norte de la distribución de este murciélago nectarívoro). Otro argumento en el que se sustenta la presencia anual de *L. curasoae* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Rojas-Martínez, et al., 1999), es una evidencia indirecta, producto de la interacción entre planta y polinizador: "Additional evidence of year round bat presence in the Tehuacan Valley, is supplied by pollination studies of columnar cacti species which indicate that bats are the sole pollinators of the densest columnar cacti that bloom during spring-summer such as *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. macrocephala* and *N. mezcalaensis* (Valiente-Banuet et al., 1996, 1997a) or during Fall-Winter; *Pachycereus weberi* and *Pilosocereus chrysacanthus* (Valiente-Banuet, et al., 1997b)" (Evidencia adicional de la presencia

anual de los murciélagos en el Valle de Tehuacán, es provista por los estudios de polinización de especies de cactáceas columnares que indican que los murciélagos son los únicos polinizadores de las cactáceas columnares más densas que florecen en primavera-verano como *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. macrocephala* y *N. mezcalaensis* (Valiente-Banuet et al., 1996, 1997a) o durante otoño-invierno; *Pachycereus weberi* y *Pilosocereus chrysacanthus* (Valiente-Banuet, et al., 1997b))

**2.2.3. Planteamiento de la hipótesis.** La teoría de los movimientos altitudinales se propone a partir del hecho de que *L. curasoae* se puede capturar durante todo el año en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y de la disponibilidad relativamente constante de recursos alimentarios a lo largo del año en el centro y sur de México (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999; Valiente-Banuet et al., 1996; Valiente-Banuet et al., 1997a; Valiente-Banuet et al., 1997b). La idea central es que el patrón estacional de los recursos que permiten la migración latitudinal de *L. curasoae* en el norte, también se presenta en las zonas altas (centro) y bajas (sur) del trópico. Las primeras estarían representadas por las concentraciones de cactáceas columnares de zonas como el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y las segundas por el bosque tropical caducifolio en la Cuenca del Balsas. Así, los tipos de vegetación que proveen los recursos quiropterófilos necesarios para el ciclo migratorio de "gran escala" del norte, se encuentran en la misma latitud en el trópico a una distancia relativamente corta, por lo que los murciélagos no tendrían porqué desplazarse hasta el norte para poder acceder al alimento o tener a sus crías (Rojas-Martínez, 1996; Valiente-Banuet et al., 1996). Con base en esto, la hipótesis de los movimientos altitudinales establece que: "Under these conditions, altitudinal bat movements ranging from 900 to 1700 m a.s.l., rather than latitudinal migration may be enough to find floral food resources throughout the year" (Bajo estas condiciones, los movimientos altitudinales de los murciélagos que van de los 900 a los 1700 m.s.n.m., en vez de una migración latitudinal podrían ser suficientes para encontrar recursos alimentarios florales a lo largo del año). Entonces *L. curasoae* podría completar sus requerimientos energéticos durante un ciclo anual, mediante movimientos altitudinales entre los diferentes tipos de vegetación ubicados en la misma latitud (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999; Valiente-Banuet et al., 1996). En primavera y verano los murciélagos ocuparían los matorrales xerófilos, alimentándose de los recursos que proporcionan las cactáceas

columnares (flores y frutos) y los agaves; durante el otoño y el invierno se alimentarían de las especies vegetales del bosque tropical caducifolio y algunos agaves y cactáceas columnares que florecen en esta temporada (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999; Valiente-Banuet et al., 1996; Valiente-Banuet et al., 1997a; Valiente-Banuet et al., 1997b). Según estos autores, los murciélagos podrían alimentarse de las cactáceas durante 7 meses (entre flores y frutos) y después alimentarse de los agaves -el 84.2 % de las especies de agave florece entre junio y noviembre según Gentry (1982)- y algunas plantas  $C_3$  durante el resto del año (Rojas-Martínez, 1996; Valiente-Banuet et al., 1996). La hipótesis de los movimientos altitudinales propone que entre el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y la Cuenca del Balsas, existen 34 plantas quiropterófilas que podrían ser fuente alimentaria de *L. curasoae* en el trópico mexicano durante todo el año; de éstas, sólo 13 ofrecerían flores, 4 frutos, y 17 flores y frutos (Rojas-Martínez, et al., 1999). Así, la alta productividad anual de flores y frutos provistos por el matorral xerófilo y el bosque tropical caducifolio, se traduciría en una gran oferta para los murciélagos nectarívoros, que permitiría la residencia anual de *L. curasoae* (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996).

Según esta teoría, en los movimientos altitudinales podrían estar implicados elementos de relieve como son las cañadas, formadas por los lechos de los ríos que comunican las zonas áridas con otras más húmedas, así como especies de cactáceas, agaves y elementos del bosque tropical caducifolio, que producen floraciones intermedias entre el verano y el invierno (Rojas-Martínez, 1996). Este autor establece que considerando que *L. curasoae* puede desplazarse 30 km diarios para llegar a sus áreas de forrajeo, es factible que los murciélagos que habitan la zona de cactáceas columnares se trasladen a los mezquiales y bosques templados en los meses de verano y luego hacia el bosque tropical caducifolio durante el otoño e invierno, cuando estas vegetaciones están reproductivas y los recursos son escasos en el matorral xerófilo. Posteriormente la hipótesis de los movimientos altitudinales reafirma esta idea (Rojas-Martínez et al., 1999), con el siguiente razonamiento: "Considering its high capacity of long-distance flight (Sahley, et al., 1993) these movements are possible" (Considerando su gran capacidad de volar largas distancias (Sahley, et al., 1993) estos movimientos son posibles). De esta forma *L. curasoae* sólo tendría que hacer un cambio en los

patrones de forrajeo de las zonas altas a las bajas, mediante el movimiento a través de las cañadas, para poder asegurarse los recursos necesarios a lo largo del año (Rojas-Martínez, 1996).

**2.2.4. Patrones reproductivos.** La información generada sobre la actividad reproductiva de *L. curasoae* en el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas y del estado de Chiapas, indica que en el trópico ocurre un evento reproductivo durante el periodo otoño-invierno (Álvarez y López-Vidal, 1996; Ávila-Flores, 2000; Martínez-Coronel et al., 1996; Quiroz et al., 1986; Riechers et al., 1998; Sánchez-Quiroz et al., 1996; Villalpando y Álvarez, 1998).

A partir del seguimiento de las condiciones reproductivas de la especie en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Rojas-Martínez, 1996), se sugirió por primera vez la presencia de un segundo evento reproductivo en el periodo primavera-verano, contrastando esto con la monoestría que muestra la especie en el norte de su distribución (Ceballos et al., 1997; Cockrum 1991). Este segundo evento reproductivo se propuso a partir de la captura de 8 hembras que "se consideraron gestantes con fetos pequeños" (Rojas-Martínez, 1996). La poliestría de *L. curasoae* se apoyó posteriormente con base en una revisión de 94 años de registros de museos (Rojas-Martínez et al., 1999). Estos autores sustentan el segundo evento reproductivo en cuatro juveniles capturados durante la primavera y en 11 hembras preñadas y dos juveniles capturados en el verano. A partir de estos datos, la hipótesis de los movimientos altitudinales propone que al haber escasez estacional de recursos y no existir selvas bajas cerca de los 30° N, *L. curasoae* está obligado a migrar hacia zonas más meridionales que cuentan con este tipo de vegetación, lo que evitaría un segundo evento reproductivo en el norte de México (Rojas-Martínez et al., 1999). En el trópico (por debajo de los 21° N), al existir este tipo de vegetación a la misma latitud y a una distancia relativamente corta del matorral xerófilo, entonces la especie no se mueve latitudinalmente y esto le permitiría tener dos periodos de nacimientos al año (Rojas-Martínez et al., 1999); el primero ocurriría en primavera-verano, asociado con los recursos provistos por los matorrales xerófilos, y el segundo en otoño-invierno, asociado con los recursos C<sub>3</sub> del bosque tropical caducifolio (Rojas-Martínez, 1996; Rojas Martínez et al., 1999). La poliestría de *L. curasoae* en el trópico (Rojas Martínez et al., 1999), ha sido

considerada como uno de los argumentos más sólidos en los que se sustenta el hábito no migratorio de *L. curasoae*: "If the residence status of a migratory species implies breeding behavior, the occurrence of two reproductive events of *L. curasoae* in South-Central Mexico as well as its year round presence, we argue that there are no insights of a generalized latitudinal migratory pattern of this bat species in North America." (Si la condición de residencia de las especies migratorias implica el comportamiento reproductivo, la ocurrencia de dos eventos reproductivos de *L. curasoae* en el centro-sur de México así como también su presencia anual, nosotros argumentamos que no hay indicios de un patrón migratorio latitudinal generalizado de esta especie de murciélago en Norteamérica). Con base en este razonamiento (Rojas Martínez et al., 1999), la hipótesis de los movimientos altitudinales emite su planteamiento central que es: "The existence of resident populations in the tropics with two reproductive events support the hypothesis that migration only occurs in the northern distribution limit of this nectar-feeding bat." (La existencia de poblaciones residentes en el trópico con dos eventos reproductivos apoya la hipótesis de que la migración sólo ocurre en el límite norte de la distribución de este murciélago nectarívoro).

**2.2.5. Segregación sexual y comportamiento de selección del refugio.** Durante la migración de la "población de los nacimientos de primavera" según Ceballos et al. (1997), se ha reportado que existe un mecanismo de segregación sexual. Este mecanismo consiste en la formación de enormes colonias de maternidad (de hasta 300,000 individuos), integradas casi exclusivamente por hembras preñadas y posteriormente por hembras lactantes y sus crías (Barbour y Davis, 1969; Ceballos et al., 1997; Cockrum, 1991; Cockrum y Petryszyn, 1991; Fleming et al., 1998a, 1998b; Nabham y Fleming, 1993). La hipótesis de los movimientos altitudinales establece que la segregación sexual no se ha reportado en el trópico mexicano y que sus resultados avalan la ausencia de este comportamiento durante la época reproductiva para esta región del país (Rojas-Martínez, 1996).

En este sentido, también propone que la estrategia termorregulatoria consistente en la selección de cuevas o minas poco ventiladas que favorecen el entrapamiento del calor producido por el metabolismo de las hembras y sus crías (Cockrum, 1991; Fleming et al., 1998b; Hayward y Cockrum, 1971), quizá no

tendrían sentido en el caso del trópico mexicano, debido a que por lo general la temperatura no es extremosa y los recursos alimentarios son más abundantes y diversos (Rojas-Martínez, 1996). Así, se esperaría que en el trópico esta especie utilizara refugios pequeños, como sucede en muchas especies de filostómidos tropicales, lo que le permitiría estar cerca de las zonas de alimentación para lograr un ahorro de energía importante (Rojas-Martínez, 1996).

### **2.3. HISTORIA NATURAL DE *L. nivalis*.**

**2.3.1. Distribución del taxón.** La información sobre los patrones reproductivos y migratorios es mucho más escasa para esta especie y quizá esto tenga que ver con que es menos abundante que *L. curasoae* (Álvarez y González, 1970; Arita, 1991, 1993; Schmidly, 1991). Hasta la revisión del género llevada a cabo por Arita y Humphrey (1988), se pensaba que el rango de distribución del murciélago-hocicudo mayor, era mucho más amplio de lo que actualmente se conoce. Esta especie está restringida a Norteamérica, distribuyéndose desde el extremo sudoccidental de Estados Unidos hasta la parte central de México, justo al sur del Eje Volcánico Transversal en los estados de Morelos y Guerrero (Arita y Humphrey, 1988). Debido a los problemas taxonómicos previos al reconocimiento de las dos especies del género *Leptonycteris*, y a los problemas de identificación de los ejemplares colectados, existe información reportada para *L. nivalis* que en realidad corresponde a *L. curasoae* (Cockrum y Hayward, 1962; Davis y Carter, 1962; Findley et al., 1975; Hall y Dalquest, 1963; USFWS, 1994; Wilson, 1979, 1985).

**2.3.2. Patrones alimentarios.** La dieta de *L. nivalis* es más restringida que la de *L. curasoae*. Se considera que también es un nectarívoro especializado en el consumo del néctar y polen. Se ha reportado que consume plantas de las familias Agavaceae, Bombacaceae, Cactaceae y Convolvulaceae (Álvarez y González, 1970), sin embargo, considerando que *L. nivalis* ocurre con mayor frecuencia en lugares de mayor altitud (entre 1000 y 2,200 msnm) que *L. curasoae*, y que también se encuentra con mayor periodicidad en bosques de pino-encino y en la zona de transición entre el bosque tropical caducifolio y el bosque de pino-encino, se ha propuesto que el murciélago-hocicudo mayor está más especializado en explotar las flores de los agaves (Arita, 1991; USFWS, 1994; Wilson, et al., 1985).

Recientemente se ha demostrado que en un refugio ubicado en la región central del estado de Nuevo León, la abundancia de *L. nivalis* está correlacionada positivamente con la abundancia de agaves en floración, y no tiene relación con la temperatura y humedad relativa registrados al interior de la cueva (Moreno-Valdez, 1998). La ingestión de frutas sólo se ha reportado para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, sin embargo, aunque se refiere el consumo de 12 especies por parte de *L. curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana*, no se especifica el número exacto consumido por cada murciélago (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez et al., 1996).

**2.3.3. Presencia estacional.** En Texas sólo se ha registrado en la zona de Trans-Pecos, donde ha sido capturado en las montañas Chisos, en la cueva del Monte Emory, dentro del Big Bend National Park (2, 072 msnm), Brewster County, y en las montañas Chinati, Presidio County (Easterla, 1972; Schmidly, 1991). Los registros que existen para Nuevo México de las montañas Peloncillo y de las montañas de las Animas, Hidalgo County, no permiten determinar si la presencia de esta especie es "accidental" (Findley et al., 1975; Hoyt et al., 1994) o si se trata de un fenómeno estacional regular como sucede con la colonia de la cueva del Monte Emory en Texas (Easterla, 1972). Aunque este autor especuló sobre la regularidad de la presencia de *L. nivalis* en Texas, argumentando que quizá sólo regresaba a la cueva del Monte Emory cuando la población era muy grande y/o cuando la producción de alimento en México era baja, la información generada después, y otra tanta reinterpretada, parece indicar que la presencia de este nectarívoro en Texas es constante cada verano (Cockrum y Petryszyn, 1991).

La presencia del murciélago-hocicudo mayor es marcadamente estacional en los Estados Unidos, encontrándose sólo de julio a agosto, coincidiendo quizá con la disponibilidad de recursos de verano, producto del florecimiento de los agaves, donde probablemente *Agave scabra* y *Agave chisosensis* sean las principales fuentes de alimento (Easterla, 1972; Hoyt et al., 1994; Schmidly, 1991). Los pocos registros provenientes del norte de México, también reflejan el carácter estacional de la presencia de *L. nivalis* (Moreno-Valdéz, 1998; Wilson et al., 1985).

En agosto comienza a declinar la presencia de esta especie en la cueva del Monte Emory y después se va del estado. Varios autores han sugerido que después de dejar Texas y el norte de México, la especie migra hasta el sur de México llegando al menos a Jalisco y Morelos (Barbour y Davis, 1969; Kunz, 1982; Schmidly, 1991). En México también se han reportado individuos en agosto; éstos corresponden a siete murciélagos (una hembra y seis machos) capturados cerca de Zacualtipán, Hidalgo (2,000 msnm), de los cuales una hembra era inactiva y los machos tenían testículos de entre 3.5 a 4.5 mm de largo (Carter y Jones, 1978).

**2.3.4. Patrones reproductivos y comportamiento de refugio.** Este murciélago nectarívoro también es una especie gregaria. En el verano de 1967, se encontró una colonia con 10, 650 murciélagos en la cueva del Monte Emory (Easterla, 1973). Koestner (1941) reportó otra colonia de 10, 000 murciélagos en el verano de 1938 en una mina ubicada en el cerro Potosí (3,500 msnm) cerca de la Joya, Nuevo León.

No se ha reportado ningún refugio de cópula para *L. nivalis*. Al parecer, este murciélago nectarívoro comienza a llegar en junio a la cueva del Monte Emory (Davis, 1974), pero su presencia se intensifica a partir de julio y agosto (patrón muy similar al de *L. curasoae* en Arizona y Nuevo México). No se ha reportado evidencia directa de nacimientos en esta cueva (Easterla, 1972, 1973). En junio es posible encontrar hembras lactantes, pero en julio, parece que la mayoría de las hembras adultas ya son postlactantes, y los juveniles son casi maduros, lo que ha llevado a varios autores a sugerir que las crías nacen en México antes de la llegada de los murciélagos al área del Big-Bend, entre abril y junio (Barbour y Davis, 1969; Davis, 1974; Easterla, 1972; Schmidly, 1977). A mediados de julio, cerca de Bella Unión, Coahuila (2,050 msnm), se colectaron cuatro hembras lactantes (Wilson, et al., 1985), que estarían dentro del escenario reproductivo planteado previamente.

Durante cinco veranos consecutivos, Easterla (1972) sólo capturó tres machos adultos en el Monte Emory, y en general, se han reportado muy pocos machos para Texas, lo que sugiere una segregación sexual geográfica, apareciendo rara vez los machos en la parte más septentrional del rango de distribución (Dalquest y Walton, 1970; Davis, 1974; Schmidly, 1991).

Wilson (1979 y 1985) sugirió que posiblemente *L. nivalis* tenía dos picos de nacimientos al año, el primero y el más notorio en la primavera, y el segundo posiblemente en septiembre. Sin embargo, este autor sustenta el segundo pico en seis hembras preñadas colectadas en septiembre por Hall y Dalquest (1963), pero éstas fueron erróneamente identificadas pues corresponden a *L. curasoeae* (Arita y Humphrey, 1988).

En resumen, la biología migratoria de *L. nivalis* se caracteriza por su presencia altamente estacional a lo largo de todo su rango de distribución; probable segregación sexual durante la lactancia y el comportamiento de refugio que involucra el aglomeramiento de los murciélagos para formar colonias de miles de individuos, en ésta época.

#### **2.4. LA TEORÍA DE LOS MOVIMIENTOS ALTITUDINALES Y EL CASO DE *L. nivalis*.**

En el caso de *L. nivalis*, la hipótesis de los movimientos altitudinales ha planteado que puede permanecer todo el año en el centro de México, mediante los movimientos altitudinales entre los matorrales xerófilos, el bosque tropical caducifolio y los bosques de pino-encino (Rojas-Martínez, 1996). En este caso también se plantea que al no llevar a cabo un desplazamiento latitudinal, *L. nivalis* no es migratorio en el centro de México (Rojas-Martínez, 1996).

Con base en las evidencias encontradas a partir de las capturas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se ha propuesto que el ciclo reproductivo del murciélago-hocicudo mayor, podría ocurrir íntegramente en el centro de México y que además también se trata de una especie poliéstrica bimodal (Rojas-Martínez, 1996). Ésto se basa en que se capturaron hembras preñadas en la primavera (la mayoría en marzo) y en que el 24% de los machos que capturaron entre abril y junio tuvieron los testículos escrotados; todo esto en el bosque de cactáceas columnares (Rojas-Martínez, 1996). Este autor reporta una hembra capturada en diciembre con un feto pequeño, que es el primer reporte de actividad reproductiva en el invierno, y lo

asocia con las hembras capturadas en Veracruz por Hall y Dalquest (1963) en septiembre de 1947.

## **2.5. DEFINICIÓN DEL TÉRMINO MIGRACIÓN.**

La polémica generada en torno a si los murciélagos del género *Leptonycteris* son migratorios o no, se debe en buena medida a que el término migración ha sido usado indiscriminadamente en la literatura científica (e.g. Cockrum, 1956; Fleming et al., 1993; Gifford y Griffin, 1960; Rojas-Martínez, 1996; Tuttle, 1976). El no definir claramente este término, ha llevado a confusiones sobre lo que realmente implica este proceso y a una mala interpretación de los fenómenos biológicos. Es por esto que es necesario hacer una breve discusión al respecto.

### **2.5.1. Tendencia actual en el estudio del fenómeno migratorio.**

Tradicionalmente la migración se ha visto sobretodo desde un punto de vista descriptivo, y las definiciones se han formulado más en términos de las distancias recorridas, que en base a las características o la importancia funcional o evolutiva del proceso (Dingle y Gauthreaux, Jr., 1996). No es sino hasta los años sesenta y setenta cuando el estudio de la migración toma un nuevo sentido, entendiéndose ésta como un comportamiento altamente especializado, que involucra interacciones entre las respuestas locomotoras y las alimenticio-reproductivas, las cuales permiten una adaptación a los hábitats estacionales; todo esto, inmerso en un enfoque ecológico-evolutivo (Gauthreaux, Jr., 1979; Johnson, 1960; Kenedy, 1961; Southwood, 1962, 1977; Taylor, 1986). Posteriormente, en el caso de los peces también se llegó al mismo planteamiento, donde en lugar de definir a la migración en términos de los patrones producidos, se consideró como una parte de la estrategia de la historia de vida de las especies, que involucra balances energéticos entre los patrones de movimiento y el rendimiento reproductivo (Legget, 1977; Schaffer y Elson, 1975).

No es sino hasta la década de los noventa, cuando el nuevo enfoque comienza a tener un mayor impulso en los estudios sobre migración (Dingle y Gauthreaux, Jr., 1991). Éste define a la migración desde las características fisiológicas y conductuales del fenómeno, y no desde la ruta migratoria seguida, ni

la distancia del movimiento. Se trata entonces de entender a la migración a través de las propiedades comunes del proceso, para determinar cómo la selección natural ha ido moldeando estas propiedades en la constitución de las historias de vida de los organismos migratorios (Dingle, 1996).

El nuevo enfoque da coherencia evolutiva y ecológica a la migración, porque establece claramente la diferencia entre patrones y procesos. Por una parte queda claro que la migración posee ciertas características que tienden a agruparse de manera sindrómica, y por otra, que los patrones son el producto de ése proceso. Las características están representadas por la biología de la especie, y no por los patrones producidos por la migración (Dingle, 1996). El que un animal migre cientos o miles de kilómetros; que lo haga sólo de ida, o en ambos sentidos; que sea altitudinal, latitudinal, longitudinal, continental, etc., es producto de la migración y como tal, no puede ser utilizado como elemento para definir si un organismo es migratorio o no.

Así, la definición de migración utilizada en este trabajo es la propuesta por Kennedy (1985) con algunas modificaciones:

La migración es un comportamiento altamente especializado, caracterizado por el movimiento persistente y absoluto efectuado por el trabajo locomotor de un animal, que lo lleva fuera de su hábitat original a otro nuevo, con la finalidad de asegurar la reproducción en el lugar y tiempo adecuados, mediante la explotación de los diferentes hábitats estacionales por sus diferentes estados ontogenéticos.

Existen numerosos síndromes migratorios distintos entre los diferentes taxa, que comparten varias características comunes. Una de éstas, que quizá es diagnóstica del comportamiento migratorio, es el hecho de éste es un movimiento que lleva al organismo fuera de su hábitat original donde obtenía recursos, a uno nuevo en el que también los obtiene (Dingle, 1996), entendiéndose el hábitat como el área que provee los recursos necesarios para una fase discreta de la vida de un organismo (Southwood, 1977).

## **2.6. SEGREGACIÓN ALTITUDINAL ENTRE LAS DOS ESPECIES DE *Leptonycteris*.**

Arita (1991) demostró que *L. curasoae* y *L. nivalis* no están segregadas a una escala macrogeográfica, sin embargo, sí se encontraron diferencias significativas en la altitud y temperatura promedio entre las localidades de ambas. Éstas se segregan en un gradiente altitudinal donde *L. nivalis* ocurre en lugares más fríos y más altos que *L. curasoae* (Arita, 1991). Este mecanismo de segregación altitudinal permitiría entonces la simpatria de los dos murciélagos nectarívoros.

Cuando *L. nivalis* migra hacia el sur de México en otoño-invierno (Barbour y Davis, 1969; Kunz, 1982; Schmidly, 1991), alcanza el punto más meridional de su rango de distribución, justo al norte de la Cuenca del Balsas (Medellín et al., 1997). Es en esta época cuando la segregación altitudinal podría "desaparecer", ya que las poblaciones de *L. curasoae* también se encuentran en el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas (Álvarez y López-Vidal, 1996; Ávila-Flores, 2000; Quiroz et al., 1986; Riechers et al., 1998; Sánchez-Quiroz et al., 1996; Villalpando y Álvarez, 1998).

Si las dos especies utilizan los recursos del bosque tropical caducifolio en el mismo periodo de tiempo, debería de existir algún mecanismo que permita la coexistencia de éstas en el mismo hábitat (Arita, 1991). Considerando que *L. nivalis* es un murciélago nectarívoro más especializado en el consumo de plantas CAM que *L. curasoae* (Arita, 1991; USFWS, 1994; Wilson et al., 1985), se esperaría encontrar diferencias significativas en el uso de los recursos con vía metabólica C<sub>3</sub> entre los dos murciélagos nectarívoros.

## **2.7. EL USO DE LOS ISÓTOPOS ESTABLES DE CARBONO EN EL ESTUDIO DE LOS HÁBITOS ALIMENTARIOS.**

El estudio de los hábitos alimentarios en los murciélagos nectarívoros se ha realizado tradicionalmente a partir del análisis palinológico de las heces, contenido del tracto digestivo, o mediante la identificación del polen colectado sobre el pelo de los murciélagos (Álvarez y González, 1970; Hayward y Cockrum 1971; Howell,

1974; Howell y Burch, 1974; O.-Salazar y R. Fernández, 2000, Quiroz et al., 1986; Hevly, 1979; Riechers et al., 1998). Esta técnica tiene ventajas y desventajas; entre las primeras están la posibilidad de identificar los taxa utilizados como fuente alimentaria en el momento de la captura del murciélago. Entre las segundas están principalmente la falta de información sobre la real asimilación de los recursos encontrados en las muestras, y la imposibilidad de ir más allá en el tiempo que la información puntual generada en este tipo de análisis (Fleming, 1995).

Recientemente se ha aplicado el análisis de los isótopos estables de carbono y nitrógeno para estudiar la composición general de la dieta y la ubicación trófica de varias especies de murciélagos (Ceballos et al., 1997; Des Marais et al., 1980; Fleming, 1995; Fleming et al., 1993; Herrera et al., 1993, 1998; Mirón-Melo, 2000; Ramírez-Priego, 2000).

El estudio de los isótopos estables de carbono del tejido muscular, refleja la dieta de un animal en el periodo de tiempo correspondiente a un mes previo a la colecta del tejido (Tieszen et al., 1983). La composición isotópica del carbono aporta información sobre la importancia relativa de los agaves y cactáceas en la dieta de los murciélagos, porque estas plantas utilizan la vía fotosintética CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas) y por lo tanto difieren de las plantas  $C_3$  en el radio  $^{13}C:^{12}C$  de sus tejidos (Bender, 1971; Smith y Epstein, 1971; Osmond et al., 1973). Al ingerir estos productos con diferente vía metabólica, los tejidos de los murciélagos adquieren este radio de los isótopos de carbono (Fleming, 1995). Por lo tanto es posible determinar su dependencia alimentaria en los recursos CAM y  $C_3$  mediante este análisis (Tieszen et al., 1983).

Generalmente se asume que los insectos no son un elemento importante en la alimentación de los dos murciélagos hocicudos, debido a la baja incidencia de insectos en las heces, y a que generalmente los que se han registrado corresponden a grupos taxonómicos asociados a la visita de las flores (Álvarez y González, 1970; Gardner, 1977; Hayward y Cockrum 1971; Howell, 1980; Howell y Burch, 1974; Quiroz et al., 1986; Hevly, 1979; Riechers, et al., 1998). Sin embargo, hasta la fecha no existe evidencia real que permita descartar ó evaluar la verdadera importancia de los insectos como componente de la dieta de los *Leptonycteris*.

Debido a que en este estudio no se consideró el estudio de los isótopos estables de nitrógeno como en otros trabajos (Herrera et al., en prensa; Mirón-Melo, 2000; Ramírez-Priego, 2000), no fue posible determinar la importancia relativa de los insectos CAM e insectos  $C_3$  en los porcentajes generales de estos recursos asimilados por los murciélagos, por lo que sólo se hablara en general de recursos CAM y recursos  $C_3$ , sin determinar el porcentaje correspondiente a cada grupo de plantas e insectos.

### 3. OBJETIVOS

#### GENERAL

Describir los patrones de distribución y abundancia de los murciélagos-hocicudos del género *Leptonycteris* en el contexto de la estacionalidad de los recursos florales en el trópico mexicano.

#### Particulares

- Determinar el patrón anual de la presencia de los murciélagos-hocicudos en diferentes refugios ubicados en el centro-sur de México, así como los cambios en la composición sexual y tamaño de las colonias. \*\*
- En caso de que exista migración, tratar de identificar si el patrón producido por ésta es latitudinal, altitudinal, o una mezcla de ambos.
- Identificar si existen variaciones estacionales en los hábitos alimentarios de los murciélagos del género *Leptonycteris* por medio del análisis de isótopos estables de carbono.
- Corroborar si existe el comportamiento de refugio que consiste en la segregación sexual, aglomeramiento de miles de hembras, y la selección de "cuevas de calor" durante la época de partos y lactancia.\*
- Establecer si ambas especies presentan ciclos monoéstricos o poliéstricos bimodales.
- Determinar si existe segregación alimentaria entre las especies del género *Leptonycteris* durante su estadía en la Cuenca del Balsas.

\* sólo *L. curasoae*

\*\* para *L. curasoae* en el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas y la Depresión Central de Chiapas; para *L. nivalis*, en el Eje Volcánico Transversal y la Cuenca del Balsas.

## 4. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

### *Leptonycteris curasoae*

1) **Ho:** Si *L. curasoae* no es migratorio, entonces:

- Las colonias serán residentes anuales dentro de cada cueva, sin variaciones estacionales significativas.
- No existirán cambios estacionales en el tamaño y la composición sexual de las colonias en cualquier refugio ubicado en el bosque tropical caducifolio durante el transcurso de un año.

1) **Ha:** Si *L. curasoae* es migratorio, entonces:

- Su presencia será marcadamente estacional y sólo ocupará los refugios del bosque tropical caducifolio en el periodo otoño-invierno.
- Existirán cambios estacionales en el tamaño y composición sexual de las colonias en cualquier refugio ubicado en el bosque tropical caducifolio.

2) **Ho:** Si los recursos no están segregados espacial y temporalmente en el trópico y en consecuencia no hay migración, entonces:

- Las colonias ubicadas en el bosque tropical caducifolio o en el de cactáceas columnares, no mostrarán fluctuaciones poblacionales, y se alimentarán de recursos CAM en primavera-verano y de recursos C<sub>3</sub> en otoño invierno.

2) **Ha:** Si los recursos están segregados espacial y temporalmente, y éstos desencadenan el evento migratorio, entonces:

- Las colonias migratorias se alimentarán casi exclusivamente de recursos C<sub>3</sub> durante otoño-invierno en el bosque tropical caducifolio y después migrarán, mientras que en el bosque de cactáceas columnares se alimentarán de recursos CAM en primavera-verano.

3) **Ho:** Si *L. curasoae* no es migratorio, entonces:

- En cada colonia el ciclo reproductivo dependerá directamente de los dos picos de abundancia de recursos provistos por los recursos  $C_3$  y CAM, siendo poliéstrico bimodal.
- En cada colonia ubicada en el bosque tropical caducifolio las hembras tendrán una cría en primavera-verano y una segunda en otoño-invierno.

3) **Ha:** Si *L. curasoae* es migratorio, entonces:

- Su ciclo reproductivo será monoéstrico aunque existan dos picos en la disponibilidad del alimento representados por el bosque tropical caducifolio y el bosque de cactáceas columnares.
- Las hembras solo parirán una cría al año durante otoño-invierno, y éstas no mostrarán evidencias de preñez a finales del invierno.

### ***Leptonycteris nivalis***

1) **Ho:** Si *L. nivalis* no es migratorio, entonces:

- Las colonias serán residentes anuales dentro de cada cueva, sin variaciones estacionales significativas.
- No existirán cambios estacionales en el tamaño de las colonias en cualquier refugio ubicado en límite meridional de su distribución.

1) **Ha:** Si *L. nivalis* es migratorio, entonces:

- Su presencia será marcadamente estacional por lo menos en los refugios ubicados en el límite meridional de su distribución.
- Existirán cambios estacionales en el tamaño de las colonias en cualquier refugio ubicado en el límite meridional de su distribución.

2) Ho: Si *L. nivalis* no es migratorio, entonces:

- En cada colonia el ciclo reproductivo dependerá directamente de la gran abundancia de recursos que existen en el centro de México y será poliéstrico bimodal

- En cada colonia las hembras tendrán una cría en primavera-verano y una segunda en otoño-invierno

2) Ha: Si *L. nivalis* no es migratorio, entonces:

- Su ciclo reproductivo será monoéstrico aunque los recursos sean abundantes en el trópico.

### **Patrones alimentarios entre especies del género *Leptonycteris***

1) Ho: Si *L. nivalis* no es más especializado en las plantas CAM que *L. curasoae*, entonces:

- Deberá existir algún otro mecanismo de segregación de nicho que permita la coexistencia de ambas especies en el bosque tropical caducifolio.

1) Ha: Si *L. nivalis* es más especializado en las plantas CAM que *L. curasoae*, entonces:

- Se encontrarán diferencias significativas en los patrones alimentarios de ambas especies, cuando las dos utilicen el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas.

## 5. ÁREA DE ESTUDIO

Las ocho cuevas donde se hicieron los seguimientos de los murciélagos se ubican en tres Provincias Fisiográficas (Figura 1). A continuación se describe cada una de éstas de manera general y posteriormente se mencionan particularidades de cada sitio de trabajo. En caso de que las condiciones de la descripción general no sean aplicables a algún sitio de trabajo, se hará mención de esto.

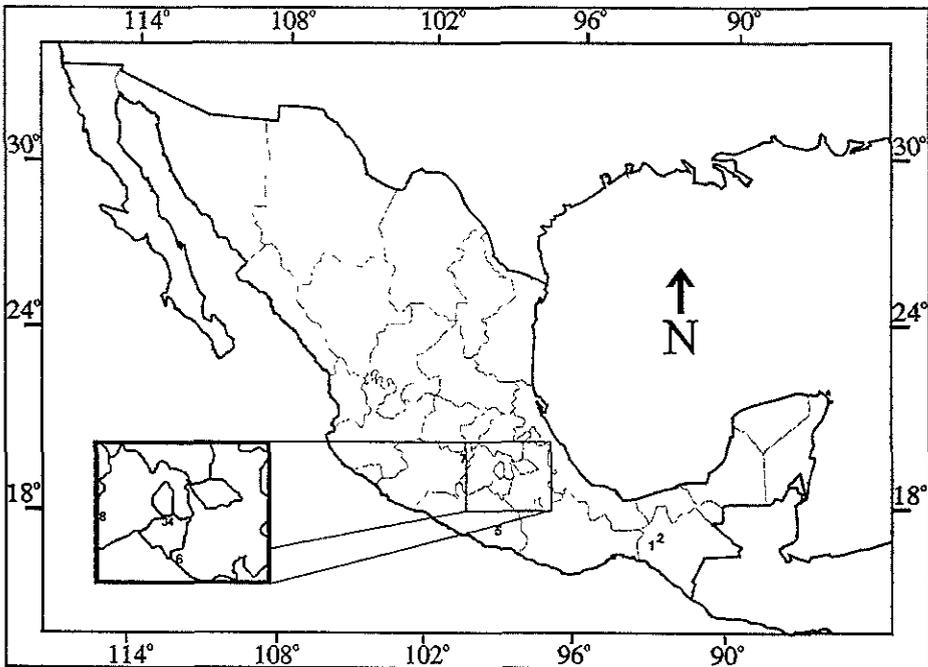


FIG. 1. Mapa en el que se muestra la localización geográfica de las cuevas que fueron visitadas. 1, El Tempisque; 2, Los Laguitos; 3, El Diablo; 4, El Ídolo; 5, Cuaxilotla; 6, Tzinacanostoc; 7, Las Grutas; 8, La Peña; 9, San Lorenzo.

## 5.1. LOCALIDADES DE LA REGIÓN DE LA CUENCA DEL BALSAS.

La Cuenca del Balsas es una depresión situada entre el Eje Neovolcánico Transversal, la Sierra Madre del Sur y las montañas de la Mixteca: Sierra de Tlaxiaco y Sierra de Tamazulapan (García y Falcón, 1993). El Río Balsas tiene su origen en el Valle de Puebla en el Río Atoyac o Poblano; a este río se le unen numerosos caudales que confluyen en el margen meridional del Eje Neovolcánico Transversal y en el margen septentrional del este de la Sierra Madre del Sur, que descienden a la cuenca para conformar el sistema fluvial que corre hacia el oeste, compuesto por los Ríos Mexcala-Balsas-Tepalcatepec. El Río Balsas termina con la unión de este último caudal y su desvío hacia al sur, que corta la Sierra Madre del Sur, desembocando finalmente en las Bocas de Zacatula en el Océano Pacífico. Geológicamente, la Cuenca del Balsas es una región muy compleja. Los metasedimentos paleozoicos presentan varias tendencias locales. Éstos se encuentran bordeados por plegamientos de sedimentos marinos del Cretácico en los alrededores de Chilpancingo y por depósitos continentales del Terciario. La Cuenca del Balsas se amplía hacia el este, y la sección de Mexcala-Tlapaneco-Atoyac se convierte más en una meseta irregular con ríos cortados que en una cuenca como tal. Su longitud es de 800 km y tiene una anchura media de 130 km; sus partes más bajas están situadas entre 300 y 500 m de altitud. Orográficamente, el descenso del Eje Neovolcánico al Río Balsas no es uniforme, ya que el terreno primero desciende y vuelve a elevarse, formando valles como el de Cuernavaca, Cuautla, Yau-tepec y algunos lagos (Arbingast et al., 1979; Echeandía, 1979; García y Falcón, 1993). Predominan los climas de tipo tropical, siendo el más común el cálido subhúmedo con lluvias en verano. La precipitación media anual en las localidades de trabajo es de 837.1 mm en Tequesquitengo, 849.2 mm en Jolalpan y 1,000 mm en Cuetzala del Progreso (muy cerca de Cuaxilotla). En las tres localidades, entre el 87% y 90% de la lluvia cae de junio a octubre (García, 1986; Secretaría de Gobernación, 1988a). La temporada de secas es muy severa y se presenta de noviembre a mayo, mientras que la de lluvias ocurre de junio a octubre. La temperatura media anual en estas localidades es de 24.2° C, 25.6° C y 22° C respectivamente (García, 1986; Secretaría de Gobernación, 1988a).

Esta depresión pertenece a la Provincia Florística de la Depresión del Balsas, cuya vegetación es muy parecida a la de la Provincia de la Costa Pacífica, de la que probablemente se deriva. El tipo de vegetación dominante es el bosque tropical caducifolio. Existe un número considerable de especies endémicas, cuyo origen debe haberse propiciado por la ubicación "peninsular" de esta depresión. Destaca el género *Bursera*, que ha tenido un espectacular centro de diversificación en esta provincia (48 especies) y cuyos miembros forman parte importante de la vegetación, relegando por lo general a segundo término a las leguminosas (Rzedowsky, 1981). Las características fisonómicas principales de este bosque son la corta altura de sus componentes arbóreos (normalmente de cuatro a 10 metros y muy eventualmente de hasta 15) y el hecho de que casi todas las especies (entre 75 y 100%) pierden sus hojas durante un periodo de cinco a siete meses, lo cual provoca un enorme contraste en la fisonomía de la vegetación entre la temporada seca y la lluviosa (Pennington y Sarukhán, 1998). La fenología de este tipo de vegetación también es muy característica; hacia mediados o fines de la época de sequía, cuando la temperatura alcanza sus valores máximos anuales, muchas especies leñosas se cubren de flores (numerosas plantas de esta comunidad nunca poseen hojas y flores al mismo tiempo). En consecuencia, los recursos florales (néctar y polen) son altamente estacionales en este tipo de vegetación (Rzedowsky, 1981). Las formas de vida suculentas son frecuentes, especialmente en los géneros *Agave*, *Opuntia*, *Lemaireocereus* y *Cephalocereus* (Pennington y Sarukhán, 1998); es precisamente en la Provincia Florística de la Depresión del Balsas, donde las cactáceas columnares alcanzan el mayor grado de diversificación de todo el territorio mexicano, ya que es posible encontrar entre 21 y 45 especies (Valiente-Banuet et al., 1996). El tipo de bosque caducifolio más extendido en la Cuenca del Balsas, es el denominado "cuajiotal", por estar compuesto eminentemente por especies de *Bursera* (cuajiotos) y de *Pseudosmodium perniciosum* (cuajote blanco); el bosque es más o menos cerrado, formado por árboles con tendencia a la xerofitía. Existen variaciones dentro del cuajiotal, basándose en las diversas asociaciones que se constituyen entre los cuajiotos y otras plantas. Las especies de *Bursera* más abundantes del cuajiotal son *B. longipes*, *B. morelensis*, *B. odorata*, *B. fagaroides*, *B. lancifolia*, llamadas cuajiotos y exhiben una corteza papirácea escamosa; otras corresponden a los "copales", cuya corteza no se desprende en escamas papiráceas, como *B. jorullensis*, *B. vejarvazquesii*, *B. submoniliformis*, *B.*

*bipinnata* y *B. bicolor*. Otras especies conspicuas del cuajiotal son *Ceiba parviflora* (pochote), *Amphipterygium adstringens* (cuachalalate), *Lysiloma microphylla*, *Ipomoea murucoides*, *I. pilosa*, *I. wolcottiana* e *I. arborescens* (casahuates). El límite del cuajiotal con las zonas de menor precipitación (sobre todo al oriente de la cuenca) se denota por la presencia de especies de *Lemaireocereus* y *Cephalocereus* (Pennington y Sarukhán, 1998). Éstas y otras cactáceas columnares o candelabrifformes, pueden influir mucho en la fisonomía de las comunidades del bosque tropical caducifolio; las más comunes pertenecen a los géneros: *Neobuxbaumia*, *Pachycereus* y los dos citados anteriormente (Rzedowsky, 1981). Uno de los tipos de cuajiotal más interesante (porque probablemente se ve favorecido por la perturbación), es el que presenta abundante *Pseudosmodium perniciosum* (muy temida por sus propiedades alergógenas), especie muy difundida en Morelos y parte de Guerrero. Algunas de las especies más comunes en esta asociación son *Brahea dulcis* (palma de sombrero), *Bursera jorullensis*, *Thevetia ovata*, *Indigofera platycarpa* y *Calliandra grandiflora*. El bosque tropical caducifolio constituye el límite térmico e hídrico de la vegetación correspondiente a las zonas cálido-húmedas (Pennington y Sarukhán, 1998).

**5.1.1. Cueva de Tzinacanostoc 1km NW Jolalpan, Municipio de Jolalpan, Puebla (18° 19' N, 98° 53' W, 1037 msnm).** El poblado de Jolalpan se encuentra en el Valle de Chiautla (820 msnm), al este del municipio que lleva el mismo nombre. En las cercanías de éste, se ubica la Cueva de Tzinacanostoc, que es muy conocida por los habitantes del lugar, debido a que para algunos es fuente de fertilizante natural para sus cosechas, principalmente maíz y chile (los pobladores aseguran que existe "oro" dentro de la cueva, en referencia al guano). En los alrededores de la cueva predominan las zonas desmontadas utilizadas como campos de cultivo, sin embargo, el municipio todavía conserva importantes áreas de bosque tropical caducifolio de tipo cuajiotal. A pesar del dominio de las especies de *Bursera* en la composición de esta comunidad, las cactáceas candelabrifformes (*Pachycereus weberi* y otras especies del mismo género) y columnares, son también elementos dominantes en la fisonomía del bosque, siendo más conspicuos durante el periodo de secas, donde el verde de las cactáceas contrasta fuertemente con el aspecto gris de la selva que parece estar "muerta". La cueva está formada por el derrumbe y disolución de la roca sedimentaria. El acceso a ésta se localiza

sobre la ladera de un cerro; es un gran hueco horizontal de 30 m de diámetro por el cual hay que descender 300 m aprox., hasta lo que es propiamente la entrada de la cueva. Después de bajar, hay una entrada vertical de 25 m de ancho por 21 m de alto; se continúa 85 m en línea recta hacia abajo (-30° de pendiente) a lo largo de un túnel simple (zona de penumbra), hasta llegar a una zona plana que avanza otros 25 m (zona intermedia). En todo este segmento la anchura del túnel es de 15 a 20 m. A partir del último punto, el túnel comienza a elevarse (pendientes de entre 20 y 35°) y se amplía para terminar en una gran cámara totalmente oscura de 75 m de diámetro y de hasta 35 m de alto. La profundidad total de la cueva es de 220 m (Ávila-Flores, 2000). Esta disposición topográfica evita la circulación del aire, provocando que la cámara funcione como una trampa que captura el calor generado por el metabolismo de una colonia de más de 100, 000 murciélagos, promoviendo el aumento de la temperatura (alrededor de 35° C) durante todo el año (Ávila-Flores, 2000). Esta formación geológica puede ser considerada como una "cueva de calor" según Aguilar y Ruiz (1995).

**5.1.2. Cueva del Ídolo, 1 km S de Tequesquitengo, Municipio de Jojutla de Juárez, Morelos (18°38'N, 99° 15' W, 990 msnm).** Este refugio está muy cerca del poblado de Tequesquitengo. En general se trata de una zona altamente perturbada, donde el bosque tropical caducifolio ha sido sustituido por tierras desmontadas, utilizadas principalmente para la cosecha de maíz y algodón por la práctica de cultivos de temporal (Hoffmann et al., 1986). El radio de la perturbación es enorme y no sólo se restringe a los alrededores de la cueva, por lo que en este caso resulta difícil ubicar a las especies de las que podría estarse alimentando *L. curasoe*. Esta cueva es una fisura en la corteza terrestre, que tiene su entrada a nivel del suelo, al pie de un árbol (*Ceiba* sp), cuyas raíces penetran hasta aproximadamente 13 m de profundidad, adheridas a una de las paredes (Hoffmann et al., 1986). La entrada es de 1.1 m, pero el acceso a esta cueva no fue posible, por lo que en este caso las redes se colocaron a un lado de la grieta para tratar de capturar la mayor cantidad de murciélagos posibles.

**5.1.3. Cueva de Cuaxilotla, 1km E de Cuaxilotla, Municipio de Cuetzala del Progreso, Guerrero (18°10' N, 99° 50' W, 1290 msnm).** Esta formación se encuentra engastada en la meseta de Apetlanca, en rocas calizas del periodo

Albiano (Cretácico). La vegetación está constituida por el bosque tropical caducifolio del tipo "cuajotal" y es una zona que está relativamente en buen estado de conservación. Este refugio se formó por disolución de la roca caliza y tiene un total de 1, 620 m en pasajes. Actualmente es una cueva fósil de tipo horizontal-general, con sustrato en su mayoría lodoso, formado por el arrastre del agua durante el periodo activo de la cueva. Presenta un pasaje central con el techo variando entre los cuatro y los 30 m de altura, con pocos pasajes secundarios, que son cortos en su mayoría. A los 700 m presenta una segunda entrada de tipo vertical, con un tiro de 100 m aproximadamente. La base de este tiro es una rampa de guano con un desnivel de 10 metros. Después de la entrada vertical, la cueva presenta un abrupto desnivel de tres metros y se angosta por la presencia de formaciones calcáreas que dividen el resto de la cueva. En esta parte, el sustrato es guano, y el techo es comparativamente bajo con respecto a los pasajes anteriores (tres metros como máximo, un metro como mínimo). Debido a la pequeña dimensión del pasaje y la abundante presencia de murciélagos, la temperatura a partir de este lugar y hasta unos 300 m, es considerablemente más alta (generalmente arriba de los 30 °C). Posteriormente la cueva se amplía, la temperatura baja, el techo se eleva hasta dejar de ser visible, el sustrato cambia de guano a lodo, y luego a grandes bloques de derrumbe donde termina la cueva (Galicia-Castillo, com. pers. )

## **5.2. LOCALIDADES DE LA DEPRESIÓN CENTRAL DE CHIAPAS.**

Esta región es una depresión orográfica ubicada entre la Sierra Madre de Chiapas, próxima y paralela al litoral del Océano Pacífico, y la Meseta Central de Chiapas, al occidente denominada Meseta de San Cristóbal-Meseta de Comitán y al oriente Meseta de Ocozocoautla. La Depresión Central es bañada por el río Grande de Chiapa, formador del Grijalva. La ciudad de Tuxtla Gutiérrez se encuentra en el centro de esta zona. Esta región de la Provincia Fisiográfica del Sudeste, se extiende hacia el oriente hasta alcanzar Guatemala (Arbingast et al., 1979; Echeandía, 1979; García y Falcón, 1993). En ella predominan los climas de tipo tropical, siendo el más común el cálido subhúmedo con lluvias en verano. La precipitación media anual en las localidades de trabajo es de 948.2 mm en Tuxtla Gutiérrez y de 897.5 mm en Ocozocoautla de Espinosa (muy cerca de la Cueva del

Tempisque); en las dos localidades, el 89% y 87% de la lluvia cae de junio a octubre respectivamente (García, 1986). La temporada de secas es muy severa y se presenta de noviembre a mayo. La temperatura media anual en Tuxtla Gutiérrez es de 24.5° C y de 23.8° C en Ocozocoautla de Espinosa (García, 1986). En la Depresión Central, el tipo de vegetación dominante es el bosque tropical caducifolio y forma parte de la Cuenca del Río Grijalva (Rzedowsky, 1981). Las características fisonómicas y fenológicas del bosque caducifolio de la Depresión Central de Chiapas, son muy similares a las ya descritas para la Cuenca del Balsas. Uno de los tipos más frecuentes de bosque tropical es el de *Alvaradoa amorphoides* (camarón o plumajillo) acompañado generalmente por *Heliocarpus reticulatus* (namo), *Fraxinus purpusii* (aciquité o saucillo), *Lysiloma demostachys*, *Haematoxylum campechianum* (palo de Campeche), *Ceiba acuminata*, *Cochlospermum vitifolium* (tecomasúchil), *Bursera simaruba* (Chacáh, palo mulato), *Pistacia mexicana* (achín), *Bursera bipinnata* (copalillo), *Sideroxylon celastrinum* (rompezapato), *Gyrocarpus jatrophifolius* (tíncui, San Felipe), *Swietenia humilis* (caoba) y *Zuelania guidonia*. Otro tipo de bosque es el de *Bucidia machrostachya* (cacho de toro) al norte de Tuxtla Gutiérrez, de porte más alto que el anterior y con los siguientes árboles dominantes: *Euphorbia pseudofulva* (cojambomó de montaña), *Pistacia mexicana*, *Lonchocarpus longipedicellatus*, *Hauya microcerata* (yoá), *Columbrina ferruginosa* (cascarillo), *Lonchocarpus minimiflorus* (ashicaná), *Ficus cooki* (higo), *Heliocarpus reticulatus*, *Cochlospermum vitifolium* y *Ceiba aesculifolia* (lantá). En las laderas, *Guaiacum sanctum* puede ser dominante. En ciertas ocasiones, *Gymnopodium antigonoides* (aguaná), *Leucaena collinsii* (guaje) y *Leucaena esculenta* (guaje blanco), pueden llegar a formar asociaciones casi puras con la fisonomía de bosques tropicales caducifolios (Pennington y Sarukhán, 1998).

**5.2.1 Cueva de Los Laguitos, 4 km NW de Tuxtla Gutiérrez, Municipio de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas (16° 47' N, 93° 09' W, 730 msnm).** Esta cueva se encuentra en los límites de la ciudad de Tuxtla Gutiérrez. Para acceder a ella, es necesario desplazarse hacia la unidad habitacional "Los Laguitos", ubicada al NW de la ciudad de Tuxtla Gutiérrez. La cueva se encuentra sobre la cañada que desemboca a la altura del Parque Joyyo Mayu, ubicado dentro de este asentamiento humano, relativamente nuevo. La cueva es horizontal y consta de un

túnel principal y dos laterales, además de múltiples túneles más cortos. La entrada se encuentra a cuatro metros del piso sobre una pared rocosa. El túnel principal mide aproximadamente 170 m de longitud en dirección NE. Éste es flanqueado por otros túneles más cortos, con los que se une a 65 m de la entrada y donde se forma una amplia cámara. El túnel de la derecha alcanza los 122 m en su tramo más largo, el izquierdo es de una longitud similar pero más espacioso. Al lado izquierdo de la entrada también se forma una cámara de unos seis metros de longitud, cuatro de ancho y tres de alto; ésta se comunica por un túnel de 50 cm de diámetro con otra cámara pequeña. El túnel principal mide de cuatro a cinco metros de ancho y casi 15 de alto en todo su recorrido, estrechándose tan sólo entre los 18 y 20 m donde alcanza un metro y medio de altura y seis de ancho. Al tener la cueva un estrechamiento importante en su entrada principal, funciona como trampa para la humedad que se filtra por sus paredes y para el calor generado por los mismos organismos que la habitan. La cueva mantiene una elevada humedad atmosférica y temperatura alta. Este microambiente varía muy poco a lo largo del año; la temperatura nunca baja de los 30° C y la humedad relativa siempre se mantiene por arriba del 90 % (Martínez-Coronel et al., 1996). Esta cueva también puede ser considerada como una "cueva de calor" (Aguilar y Ruiz, 1995). El que recientemente se hayan construido nuevos asentamientos urbanos (Conjunto Habitacional INFONAVIT Los Laguitos y Conjunto Monte Real) en las cercanías de la cueva, aunado al fácil acceso a la misma, ha ocasionado un aumento en el número de visitantes a la cueva; la mayoría son estudiantes, quienes debido a la falta de una orientación adecuada, terminan sus visitas en actos vandálicos que podrían ocasionar problemas a las colonias de murciélagos que habitan en esta cueva. En relación a la vegetación, algunos elementos conspicuos de los alrededores son: *Acacia*, *Agave*, *Bursera*, *Ceiba*, *Erithrina*, *Ficus*, *Ipomoea* y *Mimosa* (Martínez-Coronel et al., 1996).

**5.2.2. Cueva del Tempisque, Rancho El Tempisque, 15 km W de Ocozocoautla de Méndez, Municipio de Ocozocoautla de Méndez, Chiapas (16° 45' N, 93° 22' W, 700 msnm).** La Cueva del Tempisque es una salón del curso de un río subterráneo que se localiza en los terrenos del Rancho el Tempisque. En este lugar el río tiene dos entradas y ambas son tiros verticales de 20 m de profundidad; uno de ellos tiene una abertura de un metro de diámetro, mientras que la abertura

por donde se accede a la cueva, tiene un diámetro de ocho metros en los primeros cinco metros y de dos a partir de este punto; por ser sitios excavados por el agua son circulares. El curso del río es el típico de los ríos subterráneos en forma de arco, con pequeñas cámaras formadas por derrumbes. En una de éstas, localizada a 50 m del tiro mayor corriente abajo, es donde se ubica la colonia de *L. curasoae*. En este lugar se ha formado una cámara de 15 a 20 metros de alto, con un área de 40 x 20 m, que sólo es utilizada por *L. curasoae*, pero más adelante se encuentran ejemplares de *Glossophaga soricina*, *Mormoops megalophylla* y *Pteronotus parnellii* (Martínez-Coronel, com. pers.).

### 5.3. LOCALIDADES DEL EJE VOLCÁNICO TRANSVERSAL.

El Eje Volcánico Transversal es la región montañosa que divide al Altiplano Mexicano de la Cuenca del Balsas; se extiende desde el Océano Pacífico hasta el Golfo de México, con una anchura de 130 km. Forma parte de la Mesa Central o Mesa de Anáhuac. Se caracteriza porque los fenómenos volcánicos han sido muy intensos; los materiales ígneos producto de la actividad volcánica, desordenaron el drenaje de esta meseta y separaron muchas cuencas, algunas de ellas cerradas, como otrora sucediera con la del Valle de México; otras son las Cuencas de Pátzcuaro, Cuitzeo, Yuriria, Llanos de Apan y los Llanos de San Juan. Existen miles de volcanes que se elevan sobre las cuencas llenas de cenizas, pero la mayoría están extintos y con diferentes grados de erosión. La cadena de grandes volcanes de Colima, Tancitaro, Toluca, Popocatepetl, Malinche, Orizaba y Cofre de Perote, domina ampliamente el paisaje. Las dos cimas más altas de esta cordillera, que conectan a la Sierra Madre Occidental con la Oriental de México, pertenecen a grandes sistemas volcánicos. En esta región, la actividad volcánica aumentó a partir del Mioceno y se ha mantenido hasta el actual Holoceno, concentrándose principalmente en el paralelo 19° de latitud norte, siendo ésta la principal zona volcánica de México. Los periodos más antiguos del eje, ubicados al oriente, están compuestos de materiales andesíticos; hacia el occidente, en los periodos más recientes, está compuesto de materiales basálticos. En los bordes se encuentran volcanes producidos por la explosión de aguas subterráneas, calentadas por intrusiones de lava: se denominan *axalopascos* cuando están llenos de agua y *xalopascos* cuando carecen de ella. Al sudoeste, en la región de Michoacán,

aparecen los volcanes de origen más reciente: Jorullo y Parícutín (Arbingast, et al., 1979; Echeandía, 1979; García y Falcón, 1993). En la región predominan los climas de tipo templado, siendo el más común el subhúmedo con lluvias en verano. La precipitación media anual en las localidades de trabajo es de 1, 463.2 mm en Tepoztlán; 861.9 mm en Ciudad Hidalgo y 1, 388.4 mm en Valle de Bravo. En las tres localidades, entre el 80% y 90% de la lluvia cae de junio a octubre (García, 1986); mientras que la temporada de secas se presenta de noviembre a abril. La temperatura media anual es de 19.9° C, 17.3° C y 18.1° C respectivamente (García, 1986). Esta zona pertenece a la Provincia Florística de las Serranías Meridionales, donde los bosques de encino, coníferas o mixtos, son los que predominan en cuanto a tipo de vegetación, sin embargo, en el límite altitudinal inferior del Eje Volcánico Transversal, también es posible encontrar zonas de transición entre los bosques templado y tropical caducifolio, donde en ocasiones abundan las plantas C<sub>3</sub>. Esta cordillera incluye las elevaciones más altas de México, así como muchas áreas montañosas aisladas, cuya presencia propicia el desarrollo de numerosos endemismos. Al respecto, a nivel genérico, encontramos: *Achaenipodium*, *Hintonella*, *Microspermum*, *Omiitemia*, *Peyritschia* y *Silvia* (Rzedowsky, 1981).

**5.3.1. Cueva de la Peña. Colonia de la Peña, Valle de Bravo, Estado de México (19°13' 29" N, 100° 9' 2" W, 1860 msnm).** Está ubicada dentro de la Ciudad de Valle de Bravo en la colonia de la Peña. Esta colonia recibe tal nombre, debido a que se construyó en la base de una Peña (300 m aprox.), que es frecuentada por gente pues en lo alto existe un mirador desde el cual se observa el poblado de Valle de Bravo. En la localidad, predomina el bosque de encino-pino, pero en los alrededores de la cueva la vegetación es secundaria. Esto se debe a que la ladera ubicada en la base de la peña, está siendo modificada rápidamente ya que se está fraccionando en terrenos para la construcción de viviendas residenciales. Este refugio es una grieta originada por los derrumbes de la roca al interior de la Peña. La altura es de 20 m aprox. y el ancho en la entrada es de dos, pero a los cinco, ésta se amplía a cinco; posteriormente a los 15 metros, el ancho así como la altura de la grieta comienzan a disminuir hasta que los derrumbes colapsan la cueva a los 25 metros de profundidad. Debido a su cercanía con la ciudad, esta cueva también es muy visitada por los habitantes locales; esto se manifiesta por las pintas y basura que se encuentran a la entrada y dentro de la cueva.

**5.3.2. Cueva de Las Grutas, 5 km S, 4.5 km E de Cd. Hidalgo, Municipio de Cd. Hidalgo, Michoacán. (19°30'15" N, 100°38' W, 1780 msnm).** Las Grutas se formó a consecuencia de movimientos telúricos y de la continua labor efusiva de los volcanes, durante el acomodamiento del subsuelo. Es parte de una inmensa gruta que baja en bifurcaciones desde el cerro de San Andrés, hasta Tuzantla (López, 1980); se dice que tiene una profundidad de más de 10 km. Está localizada en una barranca sobre la margen izquierda del Río Turundeo (río abajo); en la margen derecha del río está el poblado llamado Caleras. La cueva tiene dos entradas visibles (aunque posiblemente hay más) separadas entre sí por 59 m. En una de las entradas se pueden observar tres cámaras de aproximadamente ocho m de longitud total y de entre 15 y 20 m de alto. En la segunda entrada, las grutas se dividen en dos galerías por las que pasa un arroyo. A una determinada profundidad de las galerías de las dos entradas (ocho m y 33.7 m respectivamente), el acceso se hace difícil, porque la altura disminuye mucho (Huerta-Zamacona, 1991). Aunque Las Grutas pertenecen fisiográficamente al Eje Volcánico Transversal, la vegetación circundante a la cueva corresponde al bosque tropical espinoso caducifolio. Algunas de las especies más relevantes son: *Eysenhardtia polystachya*, *Yucca filifera*, *Acacia pennatula*, *Erythrina* sp., *Opuntia* sp., *Ipomoea* sp., *Lysiloma*, sp., *Bursera*, sp. y *Quercus*, sp. Cerca de la cueva se encuentran los terrenos del ejido Turundeo, a un lado de la carretera federal # 15 Morelia-México, que son utilizados para la agricultura de riego y temporal. Entre los productos producidos, destacan el maíz, cebolla, zanahoria y tomate verde (Huerta-Zamacona, 1991).

**5.3.3. Cueva del Diablo (o Gruta de Santo Domingo), km 8 de la carretera federal Tepoztlán-Santo Domingo Ocotitlán, Municipio de Tepoztlán, Morelos (18° 59' N, 99° 03' W, 2110 msnm).** De todas las localidades visitadas, el municipio de Tepoztlán es el que muestra la mayor variación altitudinal; las alturas van de los 1, 400 hasta los 3, 000 msnm. En consecuencia, es posible encontrar desde el bosque tropical caducifolio en la parte sur, hasta el bosque de coníferas en el región septentrional del municipio, región cubierta por las faldas de la serranía del Ajusco (Secretaría de Gobernación, 1988b). La Cueva del Diablo se encuentra muy cerca del límite altitudinal del bosque tropical caducifolio para la vertiente del Pacífico, que

según Rzedowsky (1981) es de 1, 900 msnm; la cueva está ubicada en la Sierra de Tepoztlán y en los alrededores predominan las plantas  $C_3$  (sobre todo *Ipomoea arborescens*), pero también es posible encontrar algunos encinos (*Quercus*, spp.), que se vuelven dominantes unos metros más arriba en el gradiente altitudinal. El clima es templado semicálido subhúmedo con lluvias en verano (García, 1986). Siguiendo a Rzedowsky (1981), en los alrededores de la Cueva del Diablo predominaría el bosque caducifolio del tipo "casahuateras", caracterizado por la predominancia de *I. arborescens*; al parecer estas "casahuateras" se asocian a procesos de sucesión secundaria dentro del bosque caducifolio. La cueva es de origen volcánico y se formó por una corriente subterránea de lava que al dejar de fluir, originó este refugio. *L. nivalis* se encuentra principalmente en la cámara K que tiene una altura de 11 m; ésta confluye al túnel 21, donde termina la cueva en un paso estrecho de 40 cm (ver Hoffmann et al., 1986). Esta cueva es una importante atracción turística de la región. Es visitada frecuentemente por espeleólogos, aunque también es común que la gente entre con antorchas hechas a base de petróleo. En consiguiente las pintas son abundantes en la entrada y es frecuente encontrar basura al interior de la misma.

#### **5.4. VALLE DE TEHUACÁN-CUICATLÁN.**

Esta región se ubica fisiográficamente entre el Eje Volcánico Transversal, la Sierra Mazateca y la Cuenca del Balsas. Políticamente, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se ubica al sudeste del estado de Puebla y en las partes colindantes de Oaxaca, así como en un área muy reducida de Veracruz. Esta región árida de México está aislada de los desiertos centrales del Altiplano. En la zona central del Valle (cerca de Tehuacán), la precipitación media anual es de 480 mm y la temperatura media anual es de 18.6°C (García, 1986; García y Falcón, 1993). Esta región pertenece a la Provincia Florística del mismo nombre, y está conformada por una gran cantidad de comunidades xerófilas (cardones, tatechos, nopales, agaves, izotes, arbustos espinosos, etc., en diferente proporción), sin embargo, las cactáceas columnares son los elementos dominantes en la mayoría de las variantes de este tipo de vegetación (Rzedowski, 1981).

**5.4.1. Cueva de San Lorenzo, 1.5 WNW San Lorenzo (5 km WNW Tehuacán), Municipio de Tehuacán, Puebla (18°27' 51" N, 97° 26' 52" W, 1740 msnm).** Esta cueva se ubica muy cerca de la autopista México-Oaxaca, sobre una pequeña meseta conocida localmente como Mesa de San Lorenzo. Esta cueva se formó por el derrumbe natural de las capas de roca calcárea. El diámetro del hueco circular formado horizontalmente sobre el sustrato es de 30 m. Esta cavidad circular conduce a una cámara amplia (30 x 30 m, y seis m de altura) y bien iluminada que continúa en una de sus esquinas hacia abajo a través de una grieta. Ésta conduce a una serie de huecos y cámaras ocasionados por los derrumbes que suman al menos 150 m de profundidad; sección que está en total oscuridad (Ávila-Flores, 2000). En los alrededores de esta cueva existe un tipo de matorral xerófilo dominado fisonómicamente por nopales, agaves y yucas.

## 6. METODOLOGÍA

Todas las cuevas se visitaron aproximadamente cada dos meses, al menos durante el transcurso de un año. En la Tabla 1 se muestran las fechas en que se visitó cada cueva.

**TABLA 1** Fechas de muestreo para cada una de las cuevas donde se monitoreó a los *Leptonycteris*. En las primeras cinco cuevas se siguió a *L. curascae* y en las cuatro restantes a *L. nivalis*.

El Tempisque	Los Laguitos	Tzinacanostoc	Cuaxilotla	El Ídolo	El Diablo	La Peña	Las Grutas	San Lorenzo
1/04/97	3/04/97	29/08/99	17/10/98	7/09/96	31/09/96	19/12/98	30/08/97	11/06/98
15/06/97	6/06/97	11/10/99	15/12/98	5/10/96	30/11/96	1/05/99	27/09/97	3/07/99
20/10/97	23/06/97	26/12/99	27/02/99	14/12/96	14/12/96	9/10/99	18/10/97	25/03/00
25/01/98	23/10/97	28/02/00	19/09/99	31/01/97	16/02/97	24/02/00	22/11/97	9/06/00
18/03/98	6/01/98	12/06/00			6/02/98		20/12/97	
24/07/98	25/01/98				21/12/98		30/09/98	
20/09/98	25/03/98				30/08/99		28/11/98	
7/03/99	31/07/98				10/10/99			
20/04/99	29/08/98				11/12/99			
13/08/99	26/11/98				29/02/00			
	14/03/99							
	15/03/99							
	12/08/99							

### 6.1. SEGUIMIENTO DE LAS COLONIAS.

**6.1.1. Estimados poblacionales.** Se estimó la colonia mediante la técnica del tamaño de la concentración o parche. Para ello se ubicó a la colonia y se eligieron aleatoriamente varias zonas correspondientes a un m<sup>2</sup> (el número de éstos dependió del tamaño de la colonia). Se contaron los murciélagos que se encontraron perchados en cada uno de los metros cuadrados elegidos. Posteriormente, a partir de los conteos, se obtuvo un índice del número de murciélagos por metro cuadrado. Así, al extrapolar este valor al área total ocupada por la colonia de murciélagos, se obtuvo una estimación poblacional adecuada para cada cueva. En el caso de Cuaxilotla la metodología utilizada fue diferente, debido a la disposición y tamaño de la colonia. En esta cueva se filmó toda la emergencia

de los murciélagos en la entrada de la cueva, y posteriormente se contó el número de murciélagos que salieron durante toda la grabación.

**6.1.2. Proporción de sexos.** En cada visita se capturó un mínimo de 30 murciélagos. Cuando las condiciones lo permitieron, las colectas se hicieron en el sitio de percha de la especie mediante el uso de redes de golpeo. Los individuos provinieron de los diferentes grupos que conformaban la colonia, o de varios redeos si es que se trataba de una sola aglomeración de individuos; esto se hizo con la finalidad de obtener una muestra representativa. En aquellas cuevas donde no fue posible capturar a los murciélagos por medio de las redes de mano, se utilizaron redes de niebla. La redes se colocaron en el lugar por donde pasarían todos los murciélagos al salir o entrar a la cueva. En varias ocasiones ambos métodos fueron utilizados para aumentar el número de murciélagos capturados. A partir de estas muestras se estimó la proporción de sexos.

## **6.2. PATRONES REPRODUCTIVOS.**

**6.2.1. Condiciones reproductivas.** Generalmente en los murciélagos un aumento en el volumen de los testículos, es indicativo de actividad reproductiva en los machos (Racey, 1982). Considerando esto, la actividad reproductiva masculina de ambas especies de *Leptonycteris* fue estimada a partir del volumen de los testículos, por lo que las categorías registradas en este renglón fueron testículos escrotados (caracterizados por un aumento de volumen y su descenso al escroto) y testículos no escrotados (lo contrario). El comportamiento de cópula también se registró cuando fue posible observarlo. En el caso de las hembras, las categorías registradas fueron la de hembras preñadas, inactivas y lactando. Las hembras preñadas se identificaron al tacto (en algunos casos comprobándose la preñez mediante la colecta); las hembras inactivas fueron aquellas que no estuvieron preñadas ni estaban lactando, y estas últimas se determinaron cuando fue posible ver a las crías y/o se pudo extraer leche de los pezones.

**6.2.2 Determinación de la edad.** Los murciélagos capturados se ubicaron en cuatro categorías de edad. Éstas se basaron en Anthony (1988), aunque se hicieron algunas modificaciones considerando la información existente sobre *L.*

*curasoae* y *L. nivalis*. Las categorías fueron crías, juveniles, subadultos y adultos. A continuación se hace una breve descripción de las mismas:

- 1) Crías: son aquellos murciélagos incapaces de volar que son llevados por la madre o que es posible ubicarlos perchados en los refugios. Las crías son casi desnudas y están perchadas todo el tiempo, haciendo más fácil su detección.
- 2) Juveniles: son aquellos murciélagos capaces de volar pero que todavía tienen el pelaje típico de las crías, que es menos denso, lanoso, grisáceo y más corto que en los adultos. Adicionalmente, al colocar el antebrazo o las falanges a contraluz, es posible observar zonas cartilaginosas (en intenso crecimiento); éstas se caracterizan por su color blanco translúcido, que contrasta meridianamente con el color blanco opaco del cartílago ya osificado.
- 3) Subadultos: La cantidad y el largo del pelo en estos murciélagos es como en los adultos, pero el pelaje es aún grisáceo, y son reproductivamente inmaduros.
- 4) Adultos: En el caso de *L. curasoae* el pelo se torna rojizo. En *L. nivalis* la coloración del pelo es pardo, pero el color es más opaco que el gris claro de los subadultos.

### **6.3. TOMA DE MUESTRAS BIOLÓGICAS.**

**6.3.1. Tractos reproductivos.** Cuando fue posible se colectaron algunos ejemplares. Si el refugio estaba compuesto por machos y hembras, se colectaron tres y tres. De los machos se obtuvieron y tomaron las medidas de los testículos (largo por ancho) para obtener el área ( $\text{mm}^2$ ) y en el caso de las hembras, se midió el largo de corona a cadera de los embriones. Estas medidas se obtuvieron con un calibrador o vernier (precisión de  $\pm 0.05$  mm).

**6.3.2. Músculos pectorales.** Se obtuvieron los músculos pectorales para el estudio de hábitos alimentarios mediante la técnica de isótopos estables de carbono, que más adelante se describe. Los músculos pectorales se guardaron en bolsas de papel glaseen y se secaron en un horno a  $70^\circ$  centígrados por 24 horas.

#### 6.4. TOMA DE PARÁMETROS FÍSICOS (H % Y T°C).

Cuando fue posible contar con un termohigrómetro, se registró la humedad y temperatura en el punto más cercano al sitio de percha de la especie. Cuando sólo se contó con un termómetro, entonces nada más se registró el primer parámetro físico. Estos parámetros sólo se tomaron de manera sistemática en la cuevas de Tzinacanostoc y Cuaxilotla.

#### 6.5. ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES DE CARBONO.

El análisis isotópico de las muestras se realizó en el Laboratorio de Geología de la Universidad de Tennessee, E.U., bajo la supervisión de la Dra. Claudia Mora. La composición isotópica del carbono (C) del tejido muscular de los murciélagos se estimó utilizando una metodología estándar descrita por DeNiro y Epstein (1978) y Sealy et al. (1987). De cada uno de los músculos pectorales se obtuvo una muestra de 10 mg que se maceró en un mortero. Esta muestra de tejido se vació en una ampula de vidrio Vycor (de cuatro cm) donde se agregó un gr de óxido de cobre y un gr de cobre. Finalmente se agregó un pequeño trozo de papel aluminio (50 mg aprox.) para acelerar la reacción. Cada una de estas muestras se combustionó a 1050° C por espacio de 15 minutos. El CO<sub>2</sub> se purificó de los otros gases producto de la combustión mediante métodos criogénicos, en una línea de oxígeno donde las condiciones de vacío fueron controladas.

Al final de este proceso de purificación, el CO<sub>2</sub> se colectó en tubos Pyrex. Posteriormente cada una de estas muestras de CO<sub>2</sub> se llevó a un espectrofotómetro de masas de flujo continuo (Finnigan MAT DELTA PLUS) donde se obtuvo la composición isotópica del carbono. En el espectrofotómetro la muestra a analizar se relaciona con una muestra estándar y se obtiene la relación de los dos isótopos de C. Esta relación se expresa utilizando un símbolo  $\delta$ , mientras que las unidades se expresan en partes por mil (‰) a partir de la siguiente fórmula:

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \left[ \frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{muestra}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{estándar}}} - 1 \right] \times 10^3$$

El estándar para los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  es la piedra caliza marina PeeDee Belemnite (PDB). Los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  de los herbívoros son muy parecidos a los de las plantas que les sirven de alimento, pero generalmente están enriquecidos por 1 ‰ (esto significa que son 1 ‰ menos negativos). Para eliminar este enriquecimiento y que el valor obtenido del tejido se parezca más a la fuente alimentaria utilizada, entonces se sumó -1 ‰ a los valores obtenidos del espectrofotómetro (Fleming, 1995).

La contribución relativa de las diferentes clases de alimento (plantas CAM y  $\text{C}_3$ ) a la dieta de los murciélagos se calculó a partir de la siguiente ecuación del balance de masas:

$$\delta_D = \alpha_I \delta_I + (1 - \alpha_I) \delta_{II}$$

donde  $\delta_D$  es el valor  $\delta$  del tejido del animal analizado,  $\alpha_I$  es la fracción de la dieta compuesta por el tipo de alimento I con un valor de  $\delta_I$ , y el resto de la dieta proviene del tipo II con un valor de  $\delta_{II}$ . En este trabajo se consideró el valor promedio para las plantas CAM (-12 ‰) como el valor de  $\delta_I$ , mientras que el valor de  $\delta_{II}$  correspondió al valor promedio de las plantas  $\text{C}_3$  (-27 ‰). Estos valores fueron tomados de Smith y Epstein, 1971.

## 6.6. ANÁLISIS DE LOS DATOS.

**6.6.1. Proporción sexual y patrones reproductivos.** Cuando se capturó un número mayor de 10 individuos en cada salida, se realizó una prueba de  $\chi^2$  para conocer si existieron diferencias significativas de una proporción sexual de 1:1. También cuando el número de capturas fue al menos de 10 ejemplares, se realizó una prueba de  $F$ , con la finalidad de saber si existía una sincronía de la colonia en cuanto a la actividad reproductiva (por ejemplo: hembras preñadas, inactivas, machos con testículos escrotados, etc.).

**6.6.2. Variación estacional en la dieta de *L. curasoeae* en la Cuenca del Balsas y la Depresión Central de Chiapas.** Para las dos cuevas de Chiapas se obtuvieron muestras de tejido correspondientes a un año de muestreo, por lo que el análisis anual se restringe sólo a esas dos localidades. En primer lugar se obtuvieron los valores mensuales promedio del  $\delta^{13}\text{C}$  para cada localidad y posteriormente se compararon mediante un análisis de varianza paramétrico (prueba de Tukey). A partir de los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  se calculó la contribución (en %) de los recursos CAM y  $\text{C}_3$  a la dieta de esta especie en ambas localidades.

Para Tzinacanostoc sólo se corrieron muestras correspondientes a dos periodos de muestreo. En este caso los valores mensuales promedio del  $\delta^{13}\text{C}$  se compararon mediante una prueba de *t* pareada. En Cuaxilotla y el Ídolo *L. curasoeae* sólo estuvo presente durante el periodo otoño-invierno. Los valores mensuales del  $\delta^{13}\text{C}$  correspondientes a ése periodo también se compararon mediante un análisis de varianza paramétrico (prueba de Tukey). Para estas tres localidades también se obtuvo el % de contribución de los derivados metabólicos CAM y  $\text{C}_3$  a la dieta de *L. curasoeae*.

**6.6.3. Variación geográfica de la dieta de *L. curasoeae*.** Las disparidades de los periodos de captura sólo permitieron hacer este análisis para el periodo otoño-invierno. En este caso se mezclaron los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  de los murciélagos capturados en cada localidad durante los meses comprendidos en el periodo de tiempo referido. Las comparaciones se hicieron entre Chiapas y la Cuenca del Balsas y al interior de ambas provincias geográficas; para Chiapas se comparó Los Laguitos contra el Tempisque y para la Cuenca del Balsas, se comparó el Ídolo contra Cuaxilotla. Debido a que estos datos no tuvieron una distribución normal, se realizó un análisis de varianza no paramétrico mediante una prueba de Dunn. Posteriormente se realizó una gráfica donde el eje de las X se asignó a las localidades y el eje de las Y a los valores promedio del  $\delta^{13}\text{C}$ . A partir de estos valores también se obtuvo la contribución de los recursos CAM y  $\text{C}_3$  a la dieta de *L. curasoeae*.

**6.6.4. Patrones de alimentación para *L. nivalis* en el sur de su distribución durante el periodo otoño-invierno.** Solamente en la Cueva del Diablo fue posible hacer un estudio de la variación mensual en la dieta de *L. nivalis* durante el periodo otoño-invierno. En primera instancia se obtuvieron los valores mensuales promedio del  $\delta^{13}\text{C}$ . Estos valores mensuales se compararon mediante un análisis de varianza paramétrico (prueba de Tukey), para ver si existía alguna diferencia significativa en los patrones alimentarios a través del tiempo. En el caso de Las Grutas, este análisis se restringió a dos periodos de muestreo que fueron septiembre y noviembre. En el caso de la Cueva de la Peña, los meses comparados fueron octubre y diciembre. Para estas dos últimas comparaciones se utilizó una prueba de *t* pareada.

Los valores mensuales promedio del  $\delta^{13}\text{C}$  se colocaron en la misma figura de los estimados poblacionales para cada cueva, con la finalidad de relacionar ambas variables en función del tiempo. A partir de éstos, se calculó la contribución (en %) de los recursos CAM y  $\text{C}_3$  a la dieta de *L. nivalis* en las tres localidades de estudio. Finalmente se elaboró una gráfica donde el eje de las X se asignó al tiempo (meses), y el de las Y se asignó al porcentaje de carbono  $\text{C}_3/\text{CAM}$  en la dieta de esta especie para el periodo comprendido entre agosto y febrero.

**6.6.5. Patrones generales de alimentación para ambas especies de *Leptonycteris* durante el periodo otoño-invierno en la Cuenca del Balsas.** Para este análisis se obtuvieron los valores promedio totales del  $\delta^{13}\text{C}$  para *L. curasoae* y *L. nivalis*, correspondientes al periodo en que ambas especies ocuparon los refugios ubicados en la Cuenca del Balsas (agosto-febrero); en el caso de *L. nivalis* el promedio total se obtuvo a partir de las muestras provenientes de la Cueva del Diablo, La Peña y Las Grutas, mientras que para *L. curasoae* el promedio total se obtuvo de la mezcla de los datos de la Cueva del Ídolo, Cuaxilotla y Tzinacanostoc. Los valores totales del  $\delta^{13}\text{C}$  se compararon mediante una prueba de *t* no pareada. A partir de estos valores promedio totales del  $\delta^{13}\text{C}$  se obtuvieron los porcentajes en que contribuyeron los productos derivados del metabolismo CAM y los productos derivados del metabolismo  $\text{C}_3$ , en la dieta de ambas especies de

*Leptonycteris*; con estos porcentajes se realizó una gráfica comparativa entre especies.

Debido a que este periodo de tiempo es muy grande y podría "esconder" un solapamiento en la dieta de ambas especies, se procedió a repetir este análisis, sólo que ahora los datos se dividieron en dos periodos de tiempo; de agosto a noviembre, y de diciembre a febrero. Así, los valores promedio del  $\delta^{13}\text{C}$  que se obtuvieron para cada especie en cada una de las temporadas se compararon con un análisis de varianza no paramétrico mediante una prueba de Dunn.

## 7. RESULTADOS

### 7.1. PATRONES REPRODUCTIVOS DE *L. curasoae* EN LA DEPRESIÓN CENTRAL DE CHIAPAS.

**7.1.1. Cueva de Los Laguitos (primavera-verano).** En este periodo, la cueva alberga una pequeña colonia residente de 200 murciélagos en promedio (Figura 2). Al parecer, durante los meses de primavera-verano, este refugio generalmente es utilizado por machos y hembras en la misma proporción, ya que no se encontraron diferencias significativas de una proporción 1:1 en las capturas de marzo de 1999, junio de 1997 y agosto de 1998 (Tabla 2). Todas las hembras capturadas en marzo y junio de estos años, no mostraron evidencias de estar preñadas, lactando o en postlactancia; en cambio en agosto, la mitad de las hembras estuvieron preñadas. En agosto de 1999 sí se encontró un sesgo en la proporción sexual hacia las hembras que resultó significativo (Tabla 2), y en ése año, también la mitad de las hembras capturadas estuvieron preñadas. Seis de los machos capturados en junio de 1997 y dos más de agosto de 1998, tuvieron los testículos escrotados, pero el escaso número de individuos no permitió aplicar la prueba de *F* (Tabla 2).

**7.1.2. Cueva de Los Laguitos (otoño-invierno).** En el periodo comprendido entre octubre y enero, el tamaño de la colonia se incrementa observándose una gran cantidad de murciélagos; para la temporada 1997-1998 se estimaron 150, 000 murciélagos (Figura 2) y para la temporada 1998-1999, este número disminuyó drásticamente a 15, 000. Con la llegada de la colonia migratoria entre septiembre y octubre de 1997, esta cueva se conformó en un refugio de maternidad, que fue utilizado exclusivamente por hembras (Tabla 2); en octubre de este año, se capturaron hembras preñadas, lactando e inactivas, sin embargo, la colonia estuvo constituida significativamente en su mayoría, por las primeras (Tabla 2). Los partos y el comienzo del periodo de lactancia ocurren entre finales de octubre y principios de noviembre. A finales de noviembre de 1998 también se capturaron sólo hembras, y la colonia de maternidad estuvo constituida en su mayoría por madres lactantes (Tabla 2) y las crías altricias recién nacidas. Este sesgo en la proporción sexual de los murciélagos adultos también se presentó en enero de 1998, justo al

final del periodo de lactancia, aunque en ese mes ya hubo machos y hembras subadultos nacidos en los meses previos. Todas las hembras adultas capturadas en el muestreo de enero fueron postlactantes (Tabla 2). Para el mes de febrero de ambas temporadas (1997-1998 y 1998-1999), la mayoría de las hembras y de los murciélagos subadultos dejan la cueva, quedando nuevamente una colonia de aproximadamente 200 murciélagos (Figura 2).

**TABLA 2** Proporción sexual e individuos capturados por categoría reproductiva para *L. curasoae* en la Depresión Central de Chiapas. También se muestran los parámetros estadísticos de las pruebas de  $X^2$  y F.

CUEVA	FECHA	n	PROPORCIÓN SEXUAL	PRUEBA DE $X^2$
	PRIM-VER		H/M	
Los Laguitos	14-15/03/99	10	6:4	( $P_{0.025} > X^2 = 0.4$ g.l.=1)
Los Laguitos	23/06/97	28	19:9	( $P_{0.025} > X^2 = 1.78$ g.l.=1)
Los Laguitos	29/08/98	15	8:7	( $P_{0.025} > X^2 = 0.66$ g.l.=1)
Los Laguitos	12/08/99	17	14:3	( $P_{0.025} < X^2 = 7.10$ g.l.=1)
El Tempisque	15/06/97	30	11:19	( $P_{0.025} > X^2 = 2.13$ g.l.=1)
El Tempisque	24/07/98	41	16:25	( $P_{0.025} > X^2 = 1.97$ g.l.=1)
<b>OTO-INV</b>				
Los Laguitos	23/10/97	34	34:0	-
Los Laguitos	26/11/98	15	15:0	-
Los Laguitos	6/01/98	24	24:0	-
El Tempisque	20/10/97	32	12:20	( $P_{0.025} > X^2 = 2$ g.l.=1)
El Tempisque	25/01/98	27	9:18	( $P_{0.025} > X^2 = 3$ g.l.=1)

CUEVA	FECHA	n	CONDICIONES REPRODUCTIVAS	PRUEBA DE $X^2$ Ó DE F
	PRIM-VER		HEMBRAS: P, L, PL, I / MACHOS: TE, TNE	
El Tempisque	15/06/99	19	TE:9 y TNE:10	[ $P(0.231 < p < 0.768) F_{0.02(2), 21, 19}$ ]
El Tempisque	24/07/98	25	TE:20 y TNE:5	[ $P(0.263 > p > 0.736) F_{0.02(2), 27, 25}$ ]
Los Laguitos	29/08/98	8	P:4 e I:4	
Los Laguitos	12/08/99	14	P:6 e I:8	FALTA F
<b>OTO-INV</b>				
Los Laguitos	23/10/97	34	P:23, L:6 e I:5	( $P_{0.025} < X^2 = 18.24$ g.l.=2)
Los Laguitos	26/11/98	15	L: 13 e I:2	[ $P(0.203 > p > 0.796) F_{0.02(2), 17, 15}$ ]
Los Laguitos	6/01/98	24	PL: 24	-
El Tempisque	20/10/97	12	P:9 e I:3	[ $P(0.114 < p < 0.825) F_{0.02(2), 14, 12}$ ]
El Tempisque	20/10/97	20	TNE:20	-
El Tempisque	25/01/98	9	I:9	-
El Tempisque	25/01/98	18	TNE 7 y TE:11	[ $P(0.2116 < p < 0.7883) F_{0.02(2), 18, 16}$ ]

P: Preñada, L: lactante, PL: Postlactante, I: Inactivas/ TE: Testículos escrotados, TNE: Testículos no escrotados

**7.1.3. Cueva del Tempisque (primavera-verano).** En este periodo es habitada por una pequeña colonia residente cuya presencia es fluctuante (Figura 3). Al parecer, este refugio también es utilizado por machos y hembras en la misma proporción durante los meses de primavera-verano, ya que no se encontraron diferencias significativas de una proporción de 1:1 en junio de 1997 y julio de 1998 (Tabla 2). En junio, sólo la mitad de los machos capturados mostraron los testículos escrotados, mientras que en julio, la mayoría mostró actividad reproductiva (Tabla 2). Ninguna de las hembras revisadas en junio y julio de los años referidos, mostró evidencias de actividad reproductiva. En agosto de 1999 sólo se logró capturar un macho y una hembra preñada.

**7.1.4. Cueva del Tempisque (otoño-invierno).** El grueso de la población de *L. curasoae* arriba al Tempisque en esta temporada (Figura 3). En septiembre de 1997 se capturaron dos hembras preñadas. En octubre, el número de murciélagos se incrementó y no se encontraron diferencias significativas entre la proporción de machos y hembras (Tabla 2); en ese mes, la mitad de las hembras estuvieron preñadas y todos los machos tuvieron los testículos no escrotados (Tabla 2). A diferencia de lo que ocurre en Los Laguitos, donde *L. curasoae* forma un refugio de maternidad, en esta cueva no se registran partos ni tampoco ocurre la lactancia, ya que las hembras preñadas se mueven de este refugio antes del periodo de partos. En enero de 1998 la proporción de sexos no varió significativamente de 1:1 (Tabla 2); el hecho de que se hayan capturado individuos subadultos en ese mes, indica que los murciélagos nacidos a finales del año anterior, hacen uso de este refugio una vez que son destetados. En ese mes, la mitad de los machos adultos tuvieron los testículos escrotados (Tabla 2). En 1998 el patrón fue muy similar y en septiembre nuevamente se capturaron dos hembras preñadas, sin embargo, en noviembre de ese año no se encontró a la colonia.

## 7.2. PATRONES ALIMENTARIOS DE *L. curasoae* EN LA DEPRESIÓN CENTRAL DE CHIAPAS.

Los valores promedio mensuales del  $\delta^{13}\text{C}$  que aparecen en el ANEXO 1, se colocaron en la misma gráfica de las fluctuaciones poblacionales, par asociar estos valores con los cambios en el número de murciélagos. En las Figuras 2 y 3 se puede observar que existen cambios significativos en la dieta de *L. curasoae* en el transcurso del año. En Los Laguitos y el Tempisque existe un patrón alimentario que es constante; en ambas cuevas hay un aumento significativo de los recursos CAM a finales de la primavera y comienzo del verano, en la dieta de los murciélagos de la pequeña colonia residente. En el caso del Tempisque, se invirtió el dominio de los recursos  $\text{C}_3$  por el de los CAM, mientras que en el caso de Los Laguitos el consumo de elementos CAM adquirió prácticamente la misma importancia que el de los  $\text{C}_3$  (ANEXO 1). El periodo en que se incrementaron los recursos CAM en el bosque tropical caducifolio es muy corto, ya que en el mes de agosto los productos derivados de la vía metabólica  $\text{C}_3$  vuelven a ser el recurso alimentario dominante en Los Laguitos (Figura 2). En el Tempisque sólo se obtuvieron dos muestras de tejido para agosto, pero el resultado obtenido para ese par de tejidos (-21.344 y -22.685) sugiere que el patrón es muy parecido. Los valores promedio del  $\delta^{13}\text{C}$  obtenidos en septiembre para el Tempisque, correspondientes a la fecha en que arriba la gran colonia migratoria, indican que también esta población ya se había estado alimentando predominantemente de recursos  $\text{C}_3$  durante el mes previo a su llegada a la cueva.

En el periodo en que el grueso de la población hace uso de ambas cuevas (septiembre-marzo), los recursos derivados de la vía metabólica  $\text{C}_3$  son el elemento dominante en la dieta de *L. curasoae* (Figura 2 y 3). Para el Tempisque sólo se obtuvieron tres muestras en marzo de 1999, pero no se incluyeron en los estadísticos ni en las gráficas (-22.628, -24.101 y -23.487), sin embargo, estos valores estarían dentro de la tendencia que se observa en la Figura 3. De esta forma, los recursos  $\text{C}_3$  son el componente alimenticio más importante para las hembras durante el periodo de lactancia. Posteriormente los juveniles también

consumen principalmente derivados metabólicos  $C_3$  en el periodo previo a su partida de la cueva.

### **7.3. PATRONES REPRODUCTIVOS DE *L. curasoe* EN LA CUENCA DEL BALSAS.**

**7.3.1. Cueva de Tzinacanostoc (primavera-verano).** En esta época del año también existe una pequeña colonia residente de *L. curasoe* que no pasa de 200 murciélagos. Este refugio se visitó por primera vez en agosto de 1999 (Figura 4). Durante este muestreo se capturaron cuatro machos y dos hembras de una colonia de 50 individuos aproximadamente. Las dos hembras colectadas estaban preñadas y al disectarlas se obtuvieron los embriones que se encontraban en las fases iniciales de desarrollo; éstos tuvieron una longitud de corona a cadera de 14.3 mm y 7.5 mm. Los cuatro machos colectados tuvieron los testículos no escrotados y el tamaño de éstos sugiere que no tenían actividad reproductiva (Figura 5). En julio del 2000 se encontró un grupo de 100 murciélagos aproximadamente (Figura 4) y los machos que se revisaron tuvieron los testículos escrotados.

**7.3.2. Cueva de Tzinacanostoc (otoño-invierno).** Con la llegada de la colonia en octubre de 1999, el número de murciélagos aumentó considerablemente (Figura 4) y esta cueva se usó como refugio de maternidad. En este mes la colonia estuvo compuesta en su mayoría por hembras (Tabla 3), lo que sugiere que quienes migran hacia esta cueva son principalmente éstas (como ocurre en la Cueva de Los Laguitos en Chiapas). Los 10 machos capturados tuvieron los testículos no escrotados y el tamaño alcanzado por éstos no fue significativamente diferente al de agosto (Figura 5). El 50% de las hembras estuvieron preñadas (Tabla 3), y debido al gran tamaño que alcanzaba su abdomen, es muy probable que estuviera cerca el periodo de nacimientos; se disectaron tres de éstas y la longitud de corona a cadera de los fetos fue de 18.7 mm, 22.9 mm y 23.6 mm. Otros autores han reportado que en Tzinacanostoc la mayoría de los nacimientos ocurren principalmente a finales de octubre (Sánchez-Quiroz et al., 1996), y parece ser que en 1999 ocurrió así, pues en el muestreo del 26 de diciembre se encontró una colonia numerosa de juveniles (Figura 4). La proporción sexual de la camada de esa temporada no varió significativamente de una proporción 1:1 (Tabla 3). Sólo se

capturaron cuatro machos adultos y ninguno de éstos presentó los testículos escrotados (Figura 5). Casi no se observaron hembras adultas en los parches de juveniles de *L. curasoae*, y esto probablemente se debió a que éstas volaban rápidamente en cuanto percibían la luz de las lámparas. Los juveniles finalmente también se alejaron con la luz, pero esto ocurrió hasta que el observador se encontraba a un par de metros de distancia del parche de murciélagos. El 26 de diciembre todavía fue posible ver algunas hembras quitando a sus crías de la pared y el día 27 capturó una madre lactante con su cría sujeta al vientre. Es probable que estas crías correspondan a los últimos nacimientos que ocurrieron en Tzinacanostoc en 1999.

**TABLA 3.** Proporción sexual e individuos capturados por categoría reproductiva para *L. curasoae* en la Cuenca del Balsas. También se muestran los parámetros estadísticos de las pruebas de  $\chi^2$  y F.

CUEVA	FECHA	n	PROPORCIÓN SEXUAL		PRUEBA DE $\chi^2$
			OTO-INV	H/M	
Tzinacanostoc	11/10/99	52		41:11	( $P_{0.025} < \chi^2 = 17.30$ g.l.=1)
Tzinacanostoc	26/12/99	35		20:15	( $P_{0.025} > \chi^2 = 0.72$ g.l.=1)
Tzinacanostoc	28/02/00	50		23:27	( $P_{0.025} > \chi^2 = 0.32$ g.l.=1)
Cuaxilotla	17/10/98	16		13:3	( $P_{0.025} < \chi^2 = 6.25$ g.l.=1)
Cuaxilotla	15/12/98	22		15:7	( $P_{0.025} < \chi^2 = 9.52$ g.l.=1)

CUEVA	FECHA	n	CONDICIONES REPRODUCTIVAS		PRUEBA DE F
			HEMBRAS: P,L,PL,I	MACHOS: TE, TNE	
Tzinacanostoc	11/10/99	41	P:19 e I:22		[ $P(0.311 < p < 0.688)$ $F_{0.02(2),43,41}$ ]
Tzinacanostoc	11/10/99	11	TNE:11		-
Cuaxilotla	17/10/98	13	P:10 e I:3		[ $P(0.184 < p < 0.815)$ $F_{0.02(2),15,13}$ ]
Cuaxilotla	15/12/98	15	P:10 e I:5		[ $P(0.204 < p < 0.796)$ $F_{0.02(2),17,15}$ ]

P: Preñada, L: lactante, PL: Postlactante, I: Inactivas/ TE: Testículos escrotados, TNE: Testículos no escrotados

En febrero del 2000 la colonia todavía era muy numerosa, pero para marzo la mayoría de los murciélagos había abandonado la cueva (Figura 4); la proporción sexual de la colonia en este mes, tampoco varió significativamente de 1:1 (Tabla 3). Todos los machos revisados (tres adultos y 24 subadultos) tuvieron los testículos no escrotados y su tamaño no varió significativamente al de los murciélagos colectados en los meses previos (Figura 5). De las 23 hembras revisadas sólo cuatro fueron adultas y tres de ellas eran postlactantes. En marzo los nueve murciélagos revisados fueron subadultos; los cuatro machos tuvieron los testículos

no escrotados y las cinco hembras disectadas no estaban lactando ni se encontraban preñadas.

**7.3.3. Cueva de Cuaxilotla.** Esta cueva se comenzó a visitar en 1998 y *L. curasoae* sólo estuvo presente durante el otoño e invierno; en este periodo, se formó un refugio de maternidad que alcanzó los 140, 000 murciélagos en diciembre de 1998 (Figura 6). En octubre de ese año la colonia estuvo compuesta casi exclusivamente por hembras y la mitad de ellas estuvieron preñadas (Tabla 3). A mediados de diciembre, la colonia mantuvo la misma composición sexual pero la mitad de las hembras todavía estaban preñadas (Tabla 3), siendo ésta la única diferencia entre Cuaxilotla y los dos refugios de maternidad descritos anteriormente, ya que en Los Laguitos y en Tzinacanostoc la mayoría de los partos ocurren desde finales de octubre hasta noviembre y en consecuencia casi no se capturaron hembras preñadas en diciembre. En febrero de 1999 esta colonia todavía era muy numerosa, pero para marzo más de la mitad de los murciélagos había partido.

**7.3.4. Cueva del Ídolo.** Las características tan particulares de esta cueva impidieron ubicar a la colonia de murciélagos, así como capturar muchos individuos. La presencia de *L. curasoae* en esta grieta sobre el suelo sólo se registró desde septiembre de 1996 hasta febrero de 1997, sin embargo, en ninguno de los muestreos comprendidos en esos meses se logró capturar un número suficiente de murciélagos que pudiera indicar algo sobre los patrones reproductivos. Los únicos datos relevantes al respecto, fueron la captura de cuatro hembras preñadas en septiembre y otra más en octubre, pero posteriormente no se capturaron hembras lactantes, por lo que no se puede concluir si esta cueva es utilizada como refugio de maternidad, como sucede en Los Laguitos, Tzinacanostoc y Cuaxilotla.

#### **7.4. PATRONES ALIMENTARIOS DE *L. curasoae* EN LA CUENCA DEL BALSAS.**

**7.4.1. Cueva de Tzinacanostoc.** Los resultados isotópicos obtenidos para Tzinacanostoc a pesar de ser preliminares, parece que siguen el patrón ya descrito

para las localidades de Chiapas. Los valores promedio del  $\delta^{13}\text{C}$  se colocaron en la misma gráfica de la fluctuación poblacional para asociar ambas variables (Figura 4).

La única diferencia en el patrón alimentario de los murciélagos de esta localidad y los de la Depresión Central de Chiapas, es que en Tzinacanostoc el consumo mayoritario de recursos CAM se mantiene al menos hasta un mes previo a agosto (Figura 4 y ANEXO 2). En el caso de Chiapas, el cambio hacia los recursos  $\text{C}_3$  del bosque tropical caducifolio ocurre en julio (Figuras 2 y 3 y ANEXO 1), sin embargo, en Tzinacanostoc también hay un aumento significativo en el consumo de derivados metabólicos  $\text{C}_3$  en el otoño, que está relacionado con la llegada y permanencia de la gran colonia migratoria durante el periodo otoño-invierno (Figura 4).

**7.4.2. Cueva de Cuaxilotla.** En este refugio sólo se obtuvieron muestras para el periodo otoño-invierno (ANEXO 2) y no se encontraron diferencias significativas entre los valores promedio del  $\delta^{13}\text{C}$  (Figura 6), pero el poder de la prueba quedó por debajo de lo aceptable, por lo que la ausencia de diferencias significativas debe de ser tomada con reservas (esto debido al pequeño número de muestras). A pesar de esto, los valores sugieren que al igual que en el caso de Chiapas y Tzinacanostoc, existe una fuerte tendencia hacia un mayor consumo de plantas  $\text{C}_3$  durante el periodo en que se encuentra el grueso de la población, cuando ocurre la fase final de la gestación y lactancia (Figura 6).

**7.4.3. Cueva del Ídolo.** Los resultados más variables en cuanto a las preferencias alimentarias de *L. curasoae* en la Cuenca del Balsas para el periodo otoño-invierno, fueron los de la Cueva del Ídolo (ANEXO 2). Se encontraron diferencias significativas entre el valor promedio del  $\delta^{13}\text{C}$  del mes de septiembre con el de enero y diciembre, y el del mes de octubre con el de enero (ANOVA prueba de Tukey  $F= 7.133$ ,  $P < 0.050$  g.l.=17). Los recursos CAM fueron apenas dominantes en la dieta de *L. curasoae* durante el otoño, mientras que para el invierno, esta tendencia se revirtió debido al incremento significativo de la proporción de elementos  $\text{C}_3$ .

## 7.5. VARIACION GEOGRAFICA EN LA DIETA DE *L. curasoae*.

En la Figura 7 se encuentran los valores promedio totales del  $\delta^{13}\text{C}$  para las diferentes regiones geográficas y localidades. Los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  considerados para este análisis corresponden al periodo septiembre-febrero, y aparecen en el ANEXO 1 y 2. El valor isotópico del  $\delta^{13}\text{C}$  obtenido para los murciélagos de la Cueva del Ídolo fue significativamente diferente al del resto de las localidades; sólo exceptuando la Cuenca del Balsas (Figura 7).

## 7.6. PATRONES REPRODUCTIVOS Y FLUCTUACIÓN POBLACIONAL DE *L. nivalis* EN EL SUR DE SU DISTRIBUCIÓN.

**7.6.1. Cueva del Diablo.** El uso que hace el murciélago-hocicudo mayor de este refugio es marcadamente estacional, concentrándose en los meses de otoño e invierno (Figura 8). En diciembre de 1998 la cueva fue habitada por los dos sexos en la misma proporción y la mayoría de los machos tuvieron los testículos escrotados (Tabla 4); en este mes se alcanzó un máximo en el tamaño de estas gónadas (Figura 9). También se observaron numerosas parejas de *L. nivalis* copulando. De las 26 hembras capturadas en este mes, ninguna mostró evidencias de haber lactado en los meses previos, ni de estar preñada o lactando.

En febrero de 1999 hubo una disminución significativa en el tamaño de los testículos de los machos colectados (Figura 9), y los ocho machos capturados en red mostraron testículos no escrotados. Para esta fecha más de la mitad de la población había partido, quedando una colonia constituida en su mayoría por machos (Tabla 4). El 16 de febrero de 1997 se capturaron dos hembras preñadas pero en 1999 no se capturó ninguna. Después de febrero casi toda la colonia de *L. nivalis* dejó de usar este refugio. En marzo sólo se observó un pequeño grupo de 20 individuos en uno de los huecos de una pequeña bóveda situada cerca de la cámara K (Hoffmann et al., 1986), sin embargo, no se capturó ningún ejemplar. El dos de mayo sólo se colectó un macho con los testículos no escrotados.

A finales de agosto, comenzó a llegar *L. nivalis* registrándose una pequeña colonia (Figura 8). De los siete individuos sacrificados, seis fueron machos con

testículos no escrotados; el tamaño de sus gónadas hace suponer que eran reproductivamente inactivos (Figura 9). A principios de octubre se estimó la colonia más numerosa de *L. nivalis*. La proporción sexual de la colonia estuvo sesgada hacia las hembras (Tabla 4) y ninguna de las 62 revisadas, mostró evidencias de estar preñada o lactando, ni de haber lactado en los meses previos. Aunque la mayoría de los machos todavía no mostraba actividad reproductiva (Tabla 4), para este mes ya se había dado un aumento significativo en el tamaño de los testículos (Figura 9).

En diciembre de 1999 se observó una colonia de dimensiones similares a la de diciembre del año anterior, pero en esta ocasión los murciélagos se movieron hacia una de las cámaras de la cueva que están más cerca de la entrada. La proporción sexual fue nuevamente de 1:1 y de nueva cuenta la mayoría de los machos presentaron testículos escrotados (Tabla 4), gónadas que alcanzaron un tamaño cercano al que mostraron el año anterior (Figura 9). La Cueva del Diablo se visitó en tres ocasiones durante este mes; en la primer visita del día 11 se observó una gran cantidad de parejas copulando, mientras que en la tercera visita correspondiente al día 27, muy pocas parejas mostraron este comportamiento. Parece ser que existe una sincronía de la colonia en cuanto a la actividad reproductora de los machos y que las cópulas ocurren en un periodo de tiempo relativamente corto (mes de noviembre y diciembre). Nuevamente ninguna de las hembras capturadas mostró evidencias de haber lactado en los meses previos, ni de estar preñada o en estado de lactancia.

En febrero del 2000 la colonia mantuvo la proporción sexual registrada en diciembre (Tabla 4), pero el número de murciélagos disminuyó considerablemente (Figura 8). En este mes se logró capturar nuevamente a otra hembra preñada (como en febrero de 1997), cuyo embrión tuvo una longitud de corona a cadera de 15.6 mm. Es altamente probable que esta hembra haya sido preñada en el mes de noviembre o diciembre, cuando fue posible observar numerosas parejas copulando.

**TABLA 4.** Proporción sexual e individuos capturados por categoría reproductiva para *L. nivalis* en las tres localidades de estudio. También se muestran los parámetros estadísticos de las pruebas de  $\chi^2$  y F.

CUEVA	FECHA	n	PROPORCIÓN SEXUAL	PRUEBA DE $\chi^2$
			H/M	
La Peña	1/05/99	27	3:24	(P 0.025 < $\chi^2$ = 16.333 g.l.=1)
Las Grutas	30/08/97	11	4:7	{P0.025 > $\chi^2$ = 0.818 g.l.=1}
	OTO-INV			
El Diablo	21/12/98	64	25:39	(P 0.025 > $\chi^2$ = 3.06 g.l.=1)
El Diablo	6/02/99	16	13:3	(P 0.025 < $\chi^2$ = 6.25 g.l.=1)
El Diablo	10/10/99	91	62:29	(P 0.025 < $\chi^2$ = 11.97 g.l.=1)
El Diablo	11/12/99	21	7:14	(P 0.025 > $\chi^2$ = 2.32 g.l.=1)
El Diablo	29/02/00	15	7:8	(P 0.025 > $\chi^2$ = 0.06 g.l.=1)
La Peña	19/12/98	21	11:10	(P 0.025 > $\chi^2$ = 3.062 g.l.=1)
La Peña	9/10/99	17	13:4	(P 0.025 > $\chi^2$ = 4.764 g.l.=1)
La Peña	24/02/00	20	14:6	(P 0.025 > $\chi^2$ = 3.2 g.l.=1)
Las Grutas	30/09/98	29	16:13	(P 0.025 > $\chi^2$ = 0.310 g.l.=1)

Cueva	Fecha	n	Condiciones reproductivas	Prueba de F
			Hembras; P,L,PL,I / Machos TE, TNE	
La Peña	1/05/99	24	TNE:24	-
	OTO-INV			
El Diablo	21/12/98	39	TNE:3 y TE:36	[P (0.310 > p > 0.696) F0.02(2), 41,39]
El Diablo	10/10/99	29	TNE:25 y TE:4	[P (0.279 > p > 0.720) F0.02(2), 31,29]
El Diablo*	11/12/99	28	TNE:6 y TE:22	[P(0.276 > p > 0.723) F0.02(2), 30,28]
La Peña	19/12/98	10	TNE:6 y TE:4	[P(0.150 < p < 0.849) F0.02(2),12,10]
Las Grutas	27/09/97	5	TNE:2 / I:3	-
Las Grutas	18/10/97	4	TE:1 / I:3	-
Las Grutas	22/11/97	4	TE:3 / I:1	-
Las Grutas	20/12/97	4	TE:3 / I:1	-

P: Preñada, L: lactante, PL: Postlactante, I: Inactivas/ TE: Testículos escrotados, TNE: Testículos no escrotados

\* Aquí aparecen 14 machos más que no se incluyeron en el estadístico de la proporción sexual, porque se capturaron durante la noche

La Cueva del Diablo no es utilizada como refugio de maternidad por *L. nivalis*, sin embargo, sí es utilizada como refugio de cópula. Hasta el momento es el primero que se reporta para esta especie y se encuentra ubicado en uno de los puntos más meridionales de su rango de distribución.

**7.6.2. Cueva de la Peña.** Se visitó por primera vez en julio de 1998, mes en el que sólo se observaron algunos ejemplares. Se capturaron cuatro machos y todos tuvieron los testículos no escrotados. En septiembre se realizó otro muestreo en el que se capturaron otros cinco machos también con testículos no escrotados; dos de estos murciélagos se colectaron y el tamaño de sus testículos ( $8.78 \pm 0.854 \text{ mm}^2$ ;

n=3) fue muy similar al tamaño que tuvieron los testículos de esta especie, cuando no hubo actividad reproductiva en la Cueva del Diablo (Figura 9).

Posteriormente se dejó de visitar la cueva hasta diciembre del mismo año. En ese mes la presencia de *L. nivalis* se intensificó (Figura 10). La colonia estuvo compuesta por machos y hembras en la misma proporción y el 50 % de los machos examinados tuvo los testículos escrotados (Tabla 4). Sólo se colectó un macho con testículos escrotados, y el tamaño de las dos gónadas obtenidas ( $42 \pm 2.8 \text{ mm}^2$  n=2), fue un poco mayor al tamaño de los testículos de los seis individuos de *L. nivalis* capturados en diciembre de 1998 ( $40.3 \pm 2.9 \text{ mm}^2$  n= 12), en la Cueva del Diablo (Figura 9). Ninguna de las 11 hembras revisadas mostró evidencias de actividad reproductiva; dos de ellas fueron disectadas, y tampoco se encontraron preñadas.

En 1999, *L. nivalis* usó el refugio de la Peña por más tiempo en comparación con la Cueva del Diablo, que tuvo una colonia de 20 murciélagos en el mes de marzo y se encontró completamente vacía para el día dos de mayo (Figura 8). En el muestreo del día primero de mayo, se encontró una colonia relativamente grande (Figura 10). La proporción sexual que se encontró en ese mes estuvo significativamente sesgada hacia los machos, y ninguno de los 24 capturados tuvo los testículos escrotados (Tabla 4). Al parecer esta especie deja el refugio entre mayo y junio, pues en la visita llevada a cabo en julio de 1999 ya no se encontró la colonia.

En octubre *L. nivalis* regresó a la Peña (Figura 10) y la colonia estuvo compuesta de machos y hembras en la misma proporción (Tabla 4). Ninguno de los cuatro machos tuvo los testículos escrotados y su volumen sugiere que aún no tenían actividad reproductiva ( $11.074 \text{ mm}^2 \pm 1.217$  n=5); tampoco las 13 hembras revisadas, de las cuales cuatro se disectaron y tampoco se encontró que estuvieran preñadas.

El 10 de diciembre sólo se capturaron murciélagos después de la hora de emergencia y no se obtuvieron muchos ejemplares. Se capturaron dos machos sin actividad reproductiva, y no fue posible capturar machos con testículos escrotados

como en diciembre del año anterior. Se colectaron cuatro hembras y ninguna estuvo preñada.

En febrero del 2000 se realizó la última visita a este refugio. Nuevamente se mantuvo ocupado por machos y hembras en igual proporción (Tabla 4) y la colonia fue de dimensiones similares a la de octubre de 1999 (Figura 10). En ese muestreo dos de las 14 hembras capturadas tuvieron el vientre muy dilatado y cuando se realizó la taxidermia de éstas, se encontró que estaban preñadas; los embriones tuvieron una longitud de corona a cadera de 16 mm y 17.2 mm. También se realizó la taxidermia de cuatro hembras más, que tuvieron un embrión pequeño que no fue posible detectar mediante la revisión por medio del tacto. La longitud de corona a cadera de los cuatro embriones fue de: 8.1 mm, 17 mm, 14.8 mm y 12.4 mm. Todos los machos revisados tuvieron los testículos no escrotados y el tamaño de los testículos de los seis colectados ( $7.341 \pm 1.183 \text{ mm}^2$  n=12) fue muy similar al de los machos de la Cueva del Diablo ( $7.284 \pm 0.761 \text{ mm}^2$  n=8) en el mismo mes de febrero, pero con sólo unos días de anticipación (Figura 9).

En la Peña tampoco se han capturado hembras lactantes por lo que se puede descartar como refugio de maternidad, sin embargo, los resultados obtenidos indican que el patrón reproductivo que muestra *L. nivalis* en esta localidad, es muy similar al que ocurre en la Cueva del Diablo. Las evidencias encontradas sugieren que esta cueva podría ser otro refugio de cópula, sólo que en este caso no fue posible observar las cópulas. Las hembras preñadas capturadas en febrero del 2000, permiten afirmar que en la Peña también se dan cópulas de invierno como ocurren en Morelos. La única diferencia entre la Cueva del Diablo y la Peña es que en esta última, después de que las hembras preñadas se van en febrero, queda una colonia de machos que permanece hasta finales de abril.

**7.6.3. Cueva de Las Grutas.** El patrón de la presencia de *L. nivalis* es muy similar al de la población de la Cueva del Diablo, ya que los murciélagos sólo se encuentran en otoño-invierno (Figura 11). Este patrón fue descrito desde principios de la década de los noventa, en un trabajo realizado por Huerta-Zamacona (1991), quien estudió la comunidad de murciélagos que habita en este refugio. Debido a la

gran altura de las cámaras (15 a 20 m) no fue posible ubicar a la colonia, por lo que no se hicieron estimaciones visuales de su tamaño.

Cuando *L. nivalis* arribó a Las Grutas en agosto de 1997, la proporción sexual de la colonia fue de 1:1 (Tabla 4) y los siete machos capturados tuvieron los testículos no escrotados. A partir de octubre del mismo año y hasta enero de 1998, se capturaron machos con testículos escrotados, pero el número de capturas en cada mes fue tan exiguo (Tabla 4), que no fue posible saber si sólo algunos individuos eran reproductivamente activos, o si la población mostraba una sincronía en cuanto al incremento de la actividad sexual. Lo mismo sucedió con las proporciones sexuales, ya que se capturaron tanto machos como hembras, pero en un número muy bajo (Tabla 4). Después de febrero de 1998 ya no se capturó ningún ejemplar.

A finales de septiembre de 1998, se logró visualizar una colonia de 150 murciélagos que al parecer, había recientemente arribado al refugio. Los 13 machos capturados tuvieron los testículos no escrotados, y la proporción de sexos fue de 1:1 (Tabla 4). Ninguna de las 16 hembras revisadas mostró evidencias de actividad reproductiva; tres de éstas se colectaron y no se encontró que estuvieran preñadas. A finales de noviembre de 1998 sólo se capturaron seis machos pero todos tuvieron los testículos escrotados. De éstos se disectaron tres, y el tamaño promedio de sus gónadas ( $51 \pm 6.245 \text{ mm}^2$   $n=3$ ) fue muy similar al que alcanzaron los testículos de *L. nivalis* en diciembre del mismo año, en la Cueva del Diablo (Figura 9), y al tamaño de los testículos del único macho colectado en la Peña, también en diciembre; sólo se colectaron tres hembras y todas fueron inactivas. Finalmente en febrero y marzo de 1999 se capturaron hembras preñadas (dos en cada mes), que al igual que en la Cueva del Diablo y la Peña, podrían ser de las que fueron copuladas en los meses previos. Después de marzo de 1999, ya no se capturó ningún individuo de la especie.

El hecho de que se hayan capturado hembras preñadas en el mes de febrero y marzo, que son los últimos meses en los que se registró la presencia de *L. nivalis*, sugiere que en Las Grutas también ocurren cópulas de invierno. Nuevamente el

patrón reproductivo de *L. nivalis* en esta cueva, es muy similar al que la especie sigue en la Cueva del Diablo y la Peña.

**7.6.4. Cueva de San Lorenzo.** Se visitó cada tres meses a partir de septiembre de 1997 y fue hasta el mes de junio (el día 11) de 1998 cuando se halló a los *L. nivalis* haciendo uso de la cueva (Ávila-Flores com. pers.). En esa ocasión *L. nivalis* utilizó la cueva de San Lorenzo como refugio nocturno, formando una colonia de aproximadamente 2000 murciélagos. Al parecer arribaron después de comer, pues los murciélagos capturados tenían el vientre evidentemente dilatado y porque se obtuvieron abundantes muestras de guano. Se capturaron 17 machos con los testículos no escrotados. En esta fecha, la mayoría de los agaves ubicados en la zona estaban floreciendo y el análisis preliminar de las excretas indica que éste era el recurso que estaban consumiendo los murciélagos.

El tres de julio de 1999 se visitó nuevamente la cueva de San Lorenzo y se encontró un grupo de 70 murciélagos usando la cueva como refugio diurno. Se capturaron 21 machos con testículos no escrotados.

Al parecer la presencia de la especie está altamente correlacionada con la floración de los agaves de la zona, ya que en el año 2000 la cueva se visitó el 25 de marzo y el 9 de junio, y en ninguna de las dos visitas se encontraron agaves en florecimiento, ni tampoco murciélagos que hicieran uso del refugio, como ocurrió en junio de 1998.

## **7.7. PATRONES ALIMENTARIOS DE *L. nivalis*.**

**7.7.1. Variación estacional en la dieta de *L. nivalis* en la Cueva del Diablo (agosto-febrero).** Existió un cambio en el consumo de recursos CAM-C<sub>3</sub> conforme transcurre el otoño hasta el fin del invierno (Figura 8). Cuando *L. nivalis* comienza a llegar a la Cueva del Diablo a finales de agosto, el valor isotópico obtenido indica que la dieta en el mes previo a su captura consistió en su mayoría de derivados metabólicos CAM (Figura 12) Este consumo mayoritario de recursos CAM se mantiene hasta octubre, pero entre este mes y noviembre hay un cambio significativo en los patrones alimentarios (Figura 8). A partir de octubre la

proporción de elementos  $C_3$  se incrementa, hasta que supera en proporción a los CAM. En la Figura 12 es más fácil observar cómo en el periodo de tiempo referido, existe una tendencia hacia un aumento de los recursos  $C_3$  en la dieta de *L. nivalis*; cuando este murciélago deja la Cueva del Diablo, su dieta está apenas dominada por los derivados metabólicos  $C_3$ .

#### **7.7.2. Variación estacional en la dieta de *L. nivalis* en la Cueva de Las Grutas.**

En esta cueva también hubo un incremento significativo de recursos  $C_3$  en la dieta de *L. nivalis*, en el periodo comprendido entre el mes previo a septiembre y noviembre (Figura 11). En la Figura 12 se puede observar cómo el patrón alimentario obtenido en Las Grutas, es muy similar al obtenido en la Cueva del Diablo. En las dos localidades los porcentajes de contribución de los recursos  $C_3$  y CAM son similares en las mismas fechas (ANEXO 3)

#### **7.7.3. Variación estacional en la dieta de *L. nivalis* en la Cueva de la Peña.**

Aunque los resultados son preliminares, también hay una tendencia hacia el aumento en el consumo de los elementos  $C_3$  en la dieta de *L. nivalis* conforme transcurre el otoño e invierno (Figura 12), sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre octubre y diciembre. Es probable que la ausencia de diferencias se deba a que para diciembre sólo se obtuvieron tres muestras (Figura 10). Probablemente al correr el resto de éstas, la tendencia sea más clara. La colonia de machos que se mantiene hasta mayo en la Cueva de la Peña, parece que vuelve a una dieta dominada por plantas CAM ( $\delta^{13}C = -16.95 \pm 0.39$ ), pero sólo se obtuvieron dos muestras que no permiten llegar a ninguna conclusión.

### **7.8. PATRONES GENERALES DE ALIMENTACIÓN PARA AMBAS ESPECIES DE *Leptonycteris* DURANTE EL PERIODO AGOSTO-FEBRERO EN LA CUENCA DEL BALSAS.**

Los valores promedio totales del  $\delta^{13}C$  obtenidos para ambas especies durante el periodo agosto-febrero se muestran en la Figura 13. La contribución porcentual de los recursos CAM y  $C_3$  se muestra en la Figura 14. En el ANEXO 4 aparecen los valores del  $\delta^{13}C$  considerados para esta comparación.

Las diferencias significativas encontradas, indican un uso diferencial de los recursos alimentarios entre *L. curasoae* y *L. nivalis*, en el periodo en que ambas forrajearon en el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas (Figura 13). *L. curasoae* utilizó una mayor proporción de recursos C<sub>3</sub>, mientras que la dieta de *L. nivalis* estuvo dominada principalmente por los derivados metabólicos CAM (Figura 14).

Cuando este análisis se dividió por temporadas y se consideraron dos periodos de tiempo, la diferencia significativa se mantuvo, a pesar de que los recursos C<sub>3</sub> también predominaron en los patrones alimentarios de *L. nivalis* durante el invierno (ANEXO 5 y Figura 15).

En el otoño la dieta de *L. nivalis* estuvo constituida principalmente de recursos CAM, y en un patrón inverso, *L. curasoae* incorporó una mayor cantidad de elementos C<sub>3</sub>. Mientras que en el invierno, la dieta de *L. curasoae* estuvo ampliamente dominada por los recursos C<sub>3</sub> y la de *L. nivalis* apenas y alcanzó una ingestión de recursos C<sub>3</sub> similar a la que mostró *L. curasoae* en el otoño (Figura 15). Estos resultados indican que en general *L. nivalis* explota en menor grado los recursos del bosque tropical caducifolio con respecto de *L. curasoae*.

## 7.9. PARÁMETROS FÍSICOS.

TABLA 11. Humedad y temperatura registrados en dos refugios de maternidad de *L. curasoae*.

Cueva	Fecha	Temperatura (°C)	Humedad (%)
Tzinacanostoc	29/08/99	33	76
Tzinacanostoc	11/10/99	32	80
Tzinacanostoc	26/12/99	34	75
Tzinacanostoc	28/02/00	32	-
Tzinacanostoc	28/03/00	33	-
Tzinacanostoc	12/06/00	32	-
Cuaxilotla	15/12/98	30	100
Cuaxilotla	27/02/99	34	100

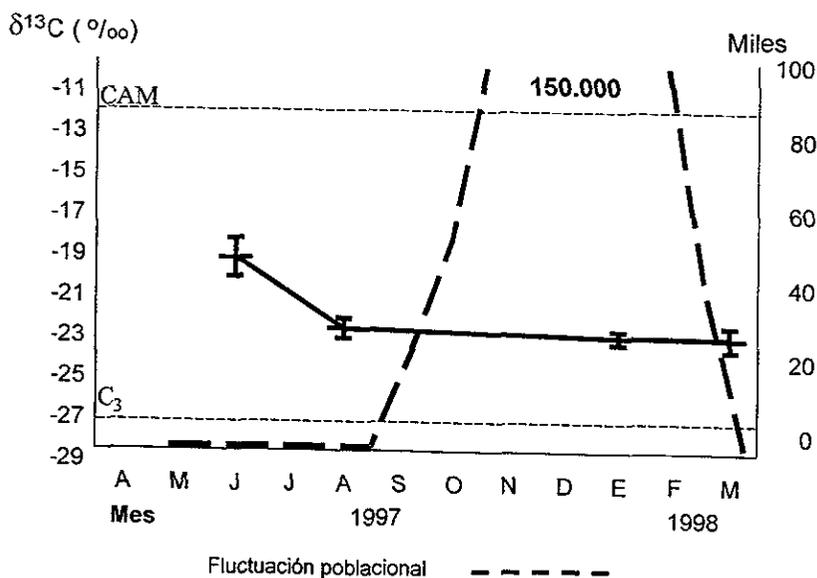


FIG. 2. Fluctuación poblacional y valores mensuales del  $\delta^{13}\text{C}$  ( $\pm$  error estándar) obtenidos para *L. curasoae* en la cueva de los Laguitos. Los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  corresponden a 1997, 1998 y 1999; en el ANEXO I aparecen las fechas exactas en que fueron colectados los murciélagos. Se encontraron diferencias significativas entre J vs A; J vs E y J vs M (Prueba de Tukey  $F = 8.873$   $P < 0.050$  g.l. = 30).

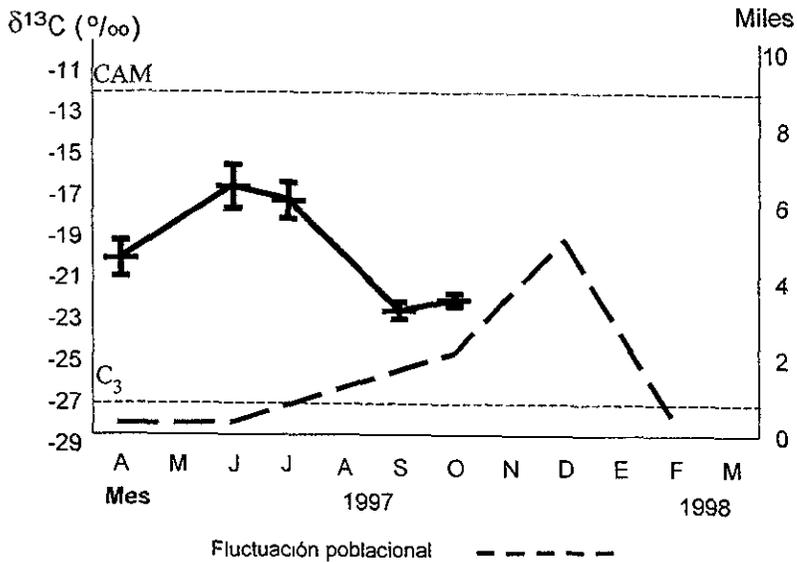


FIG. 3. Fluctuación poblacional y valores mensuales del  $\delta^{13}\text{C}$  ( $\pm$  error estándar) obtenidos para *L. curasoae* en la cueva del Tempisque. Los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  corresponden a 1997, 1998 y 1999; en el ANEXO I aparecen las fechas exactas en que fueron colectados los murciélagos. Se encontraron diferencias significativas entre J vs S,O y A y entre J vs S y O (Prueba de Tukey  $F = 8.617$   $P < 0.050$  g.l. = 31)

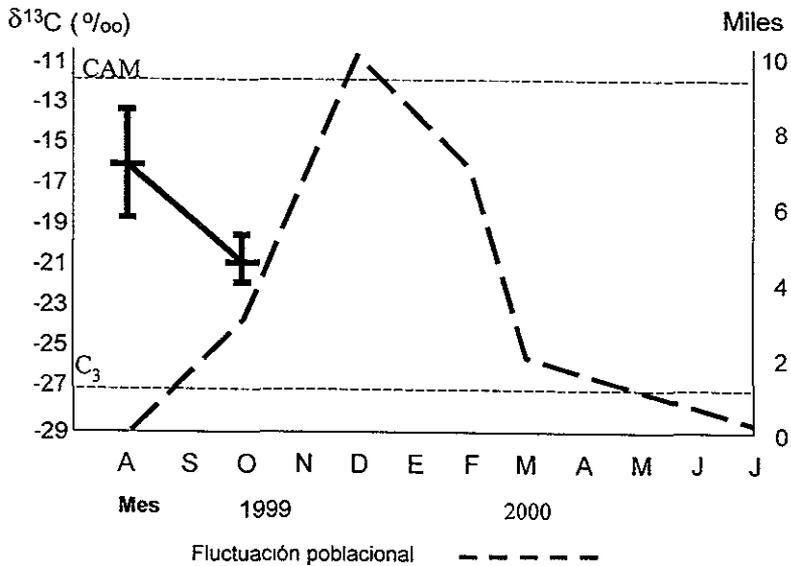


FIG. 4. Fluctuación poblacional y valores mensuales del  $\delta^{13}\text{C}$  ( $\pm$  error estándar) obtenidos para *L. curasoae* en la cueva de Tzinacanostoc. Las fechas exactas en que fueron colectados los murciélagos aparecen en el ANEXO I. Se encontraron diferencias significativas entre A vs O ( $t = 4.848$   $P < 0.001$  g.l. = 13).

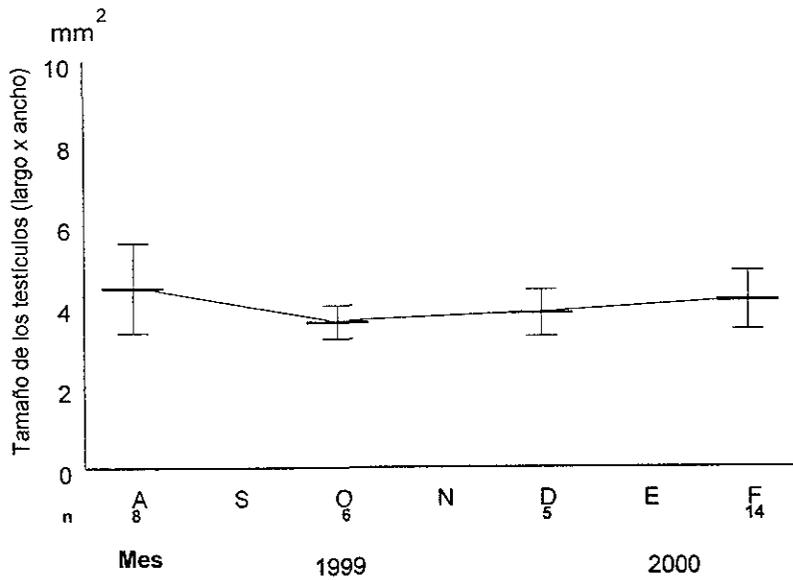
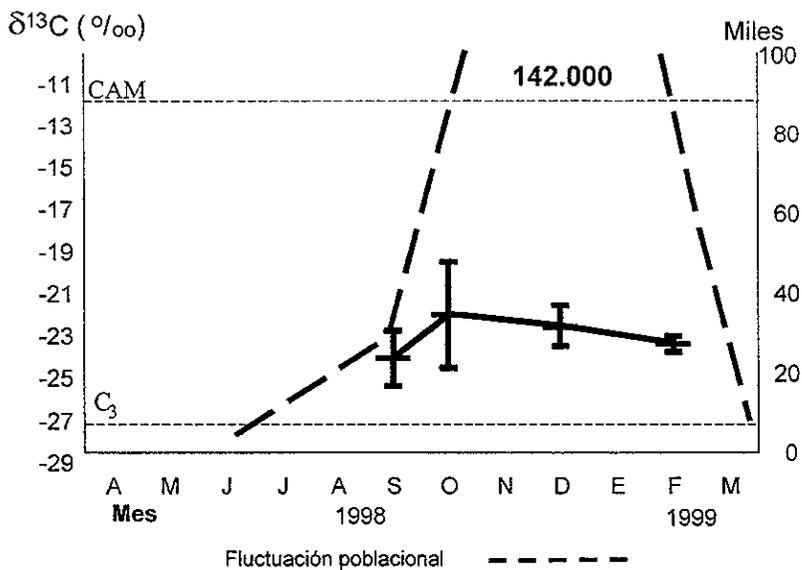


FIG. 5. Cambios mensuales en el tamaño de los testículos de *L. curasoe* en Tzinacanostoc. No se encontraron diferencias significativas (Prueba de Dunn  $H = 0.379$   $P = 0.944$  g.l. = 3). Las líneas horizontales corresponden al error estándar y la n al número de gónadas.



**FIG. 6.** Fluctuación poblacional y valores mensuales del  $\delta^{13}C$  ( $\pm$  error estándar) obtenidos para *L. curasoae* en la cueva de Cuaxilotla. Las fechas exactas en que fueron colectados los murciélagos aparecen en el ANEXO I. No se encontraron diferencias significativas (Prueba de Tukey  $F = 0.502$   $P = 0.688$  g.l. = 15).

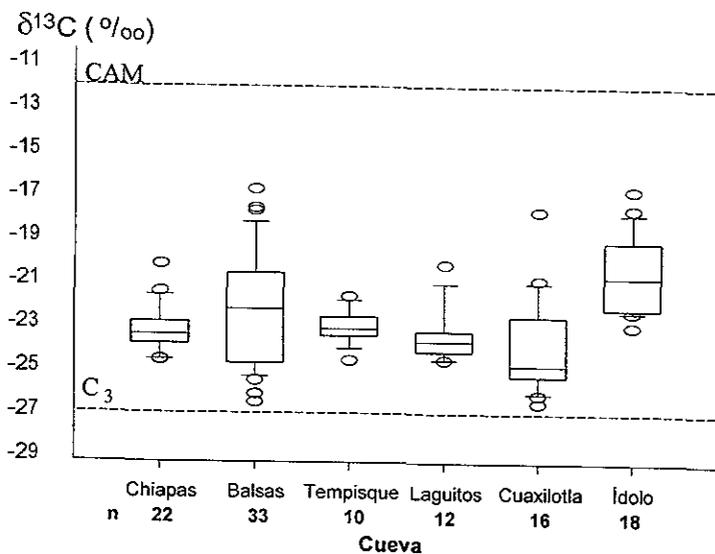


FIG. 7. Gráfica de cajas que muestra las medianas del  $\delta^{13}\text{C}$  obtenidas para *L. curasoae* en Chiapas y la Cuenca del Balsas. La caja comprende el 50% de los datos y las líneas horizontales de los extremos corresponden al error estándar, donde está el 80% de los datos. También aparecen las medianas del  $\delta^{13}\text{C}$  para las localidades dentro de cada región geográfica. Se encontraron diferencias significativas entre el Ídolo vs Cuaxilotla, Laguitos y Chiapas (Prueba de Dunn  $H = 28.875$   $P < 0.001$  g.l. = 5).

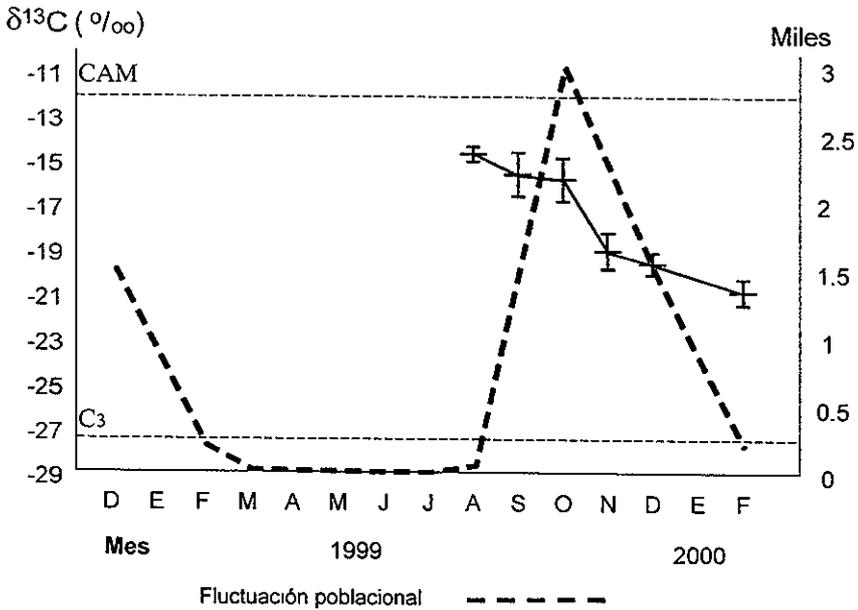


FIG. 8. Fluctuación poblacional y valores mensuales del  $\delta^{13}\text{C}$  ( $\pm$  error estándar) obtenidos para *L. nivalis* en la cueva del Diablo. Los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  corresponden a 1996, 1998 y 1999; en el ANEXO I aparecen las fechas exactas en que fueron colectados los murciélagos. Se encontraron diferencias significativas entre A vs N, D y F; S vs D y F y entre O vs D y F (Prueba de Tukey  $F = 9.878$  g.l. = 38  $P < 0.050$ ).

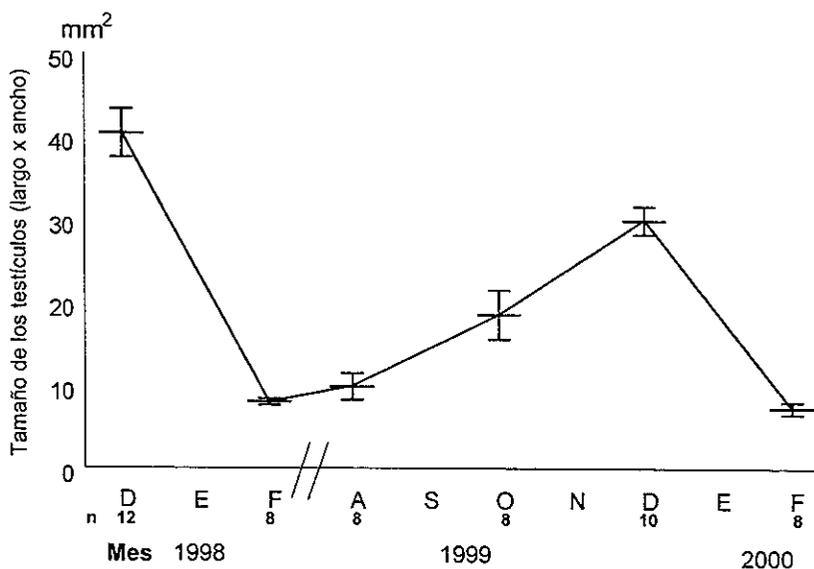


FIG. 9. Cambios mensuales en el tamaño de los testículos de *L. nivalis* en la cueva del Diablo. En esta gráfica se omitieron los meses comprendidos entre marzo y julio de 1999, período en el que esta especie deja el refugio. Se encontraron diferencias significativas entre D 98 vs F (98 y 99), A y entre D 99 vs F (98 y 99), A (Prueba de Dunn  $H = 40.180$  g.l. = 5  $P < 0.050$ ). Las líneas horizontales corresponden al error estándar y la *n* al número de gónadas.

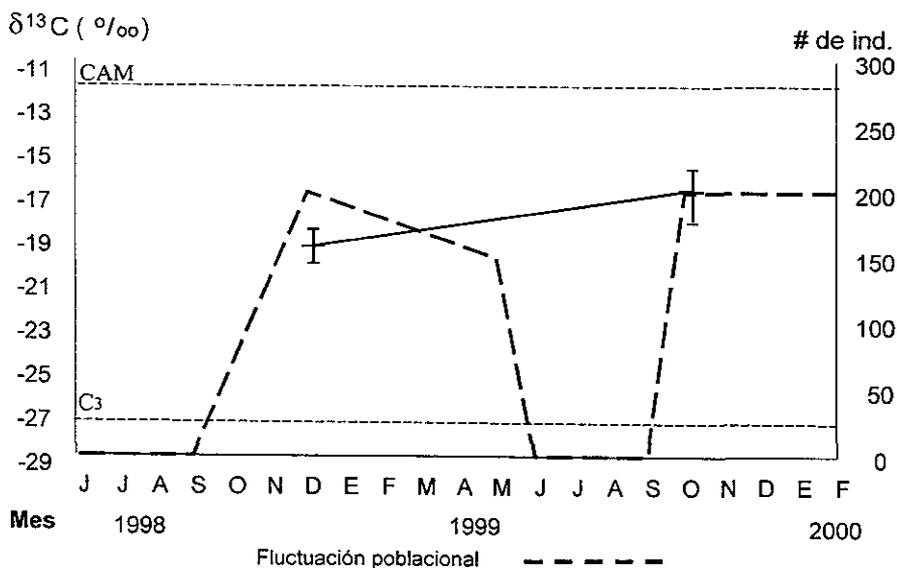
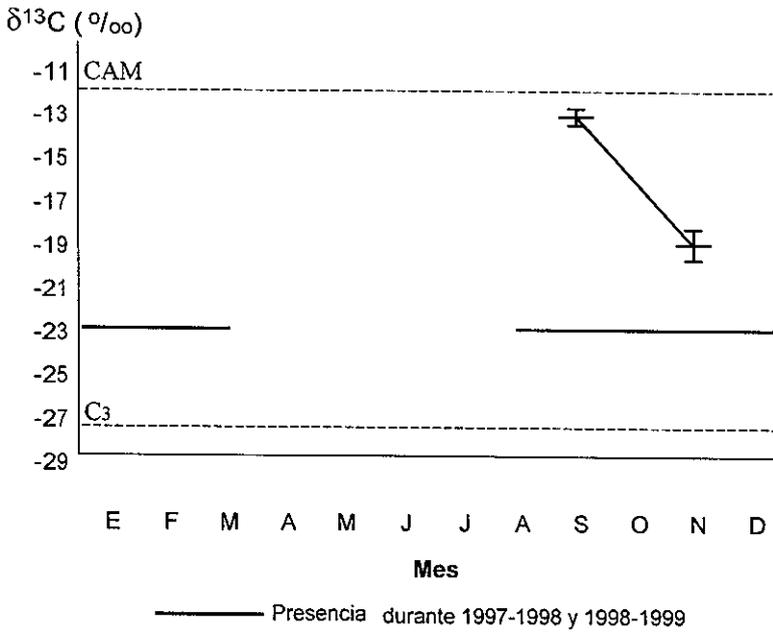


FIG. 10. Fluctuación poblacional y valores mensuales del  $\delta^{13}\text{C}$  ( $\pm$  error estándar) obtenidos para *L. nivalis* en la Peña. En el ANEXO I aparecen las fechas exactas en que fueron colectados los murciélagos. No se encontraron diferencias significativas entre los dos periodos de muestreo comparados ( $t = 1.180$  g.l. = 8  $P = 0.272$ ).



**FIG. 11.** Presencia estacional y valores mensuales del  $\delta^{13}\text{C}$  ( $\pm$  error estándar) obtenidos para *L. nivalis* en la cueva de las Grutas. Los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  corresponden a 1998; en el ANEXO I aparecen las fechas exactas en que fueron colectados los murciélagos. Se encontraron diferencias significativas entre los dos periodos de muestreo ( $t = 7.168$   $P < 0.001$   $g.l. = 10$ ).

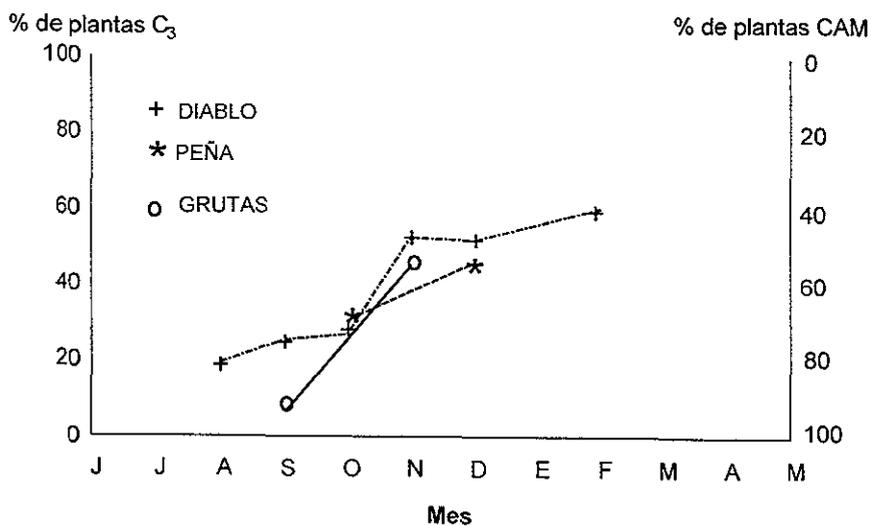
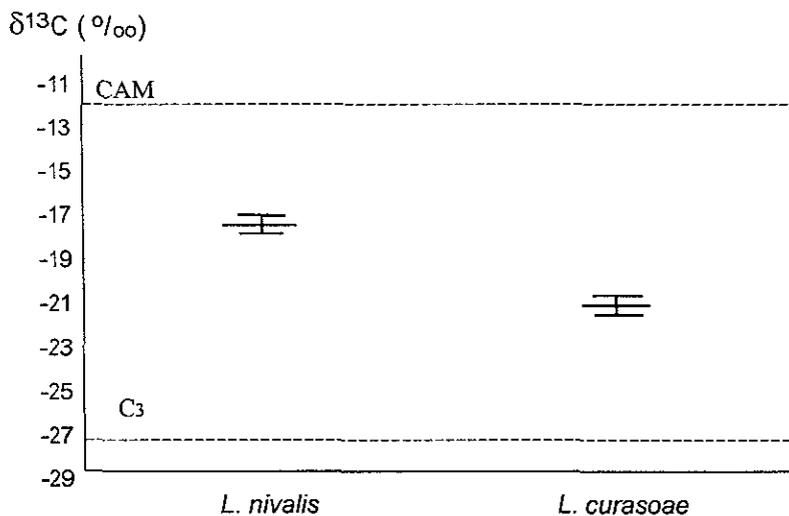


FIG. 12. Porcentaje de contribución de las plantas C<sub>3</sub> y CAM a la dieta de *L. nivalis*, en los refugios ubicados en la zona de transición entre el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas y el bosque templado del Eje Volcánico Transversal. Los porcentajes se obtuvieron a partir de los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  que aparecen en las figuras 8, 10 y 11. Los valores exactos de los porcentajes aparecen en la Tabla 8.



**FIG. 13.** Valores promedio totales del  $\delta^{13}\text{C}$  ( $\pm$  error estándar) obtenidos para ambas especies de *Leptonycteris* en la Cuenca del Balsas. El periodo de tiempo comprendido en esta comparación abarca desde agosto hasta febrero. Se encontraron diferencias significativas entre los patrones alimentarios de las dos especies ( $t = 6.272$   $P < 0.001$  g.l. = 108).

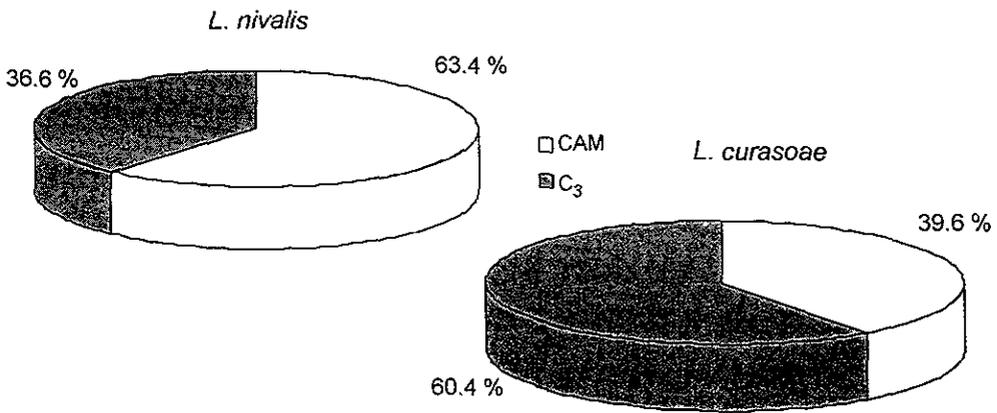
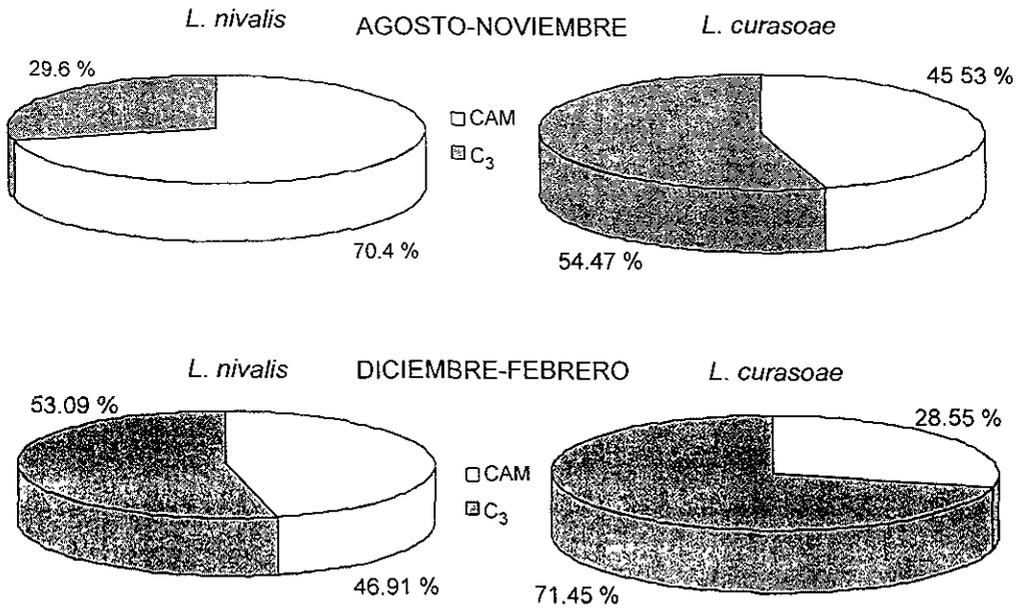


FIG. 14. Porcentajes de contribución de las plantas C<sub>3</sub> y CAM a la dieta de ambas especies de *Leptonycteris* en la Cuenca del Balsas. Estos patrones alimentarios corresponden al periodo comprendido entre agosto y febrero. Los porcentajes de plantas CAM y C<sub>3</sub> que se muestran en esta comparación, se obtuvieron a partir de los valores promedio del  $\delta^{13}\text{C}$  que aparecen en el ANEXO 4.



**FIG. 15.** Porcentajes de contribución de las plantas C<sub>3</sub> y CAM a la dieta de ambas especies de *Leptonycteris* en la Cuenca del Balsas. En esta comparación se dividió el periodo de tiempo de agosto a noviembre y de diciembre a febrero. Los porcentajes de plantas CAM y C<sub>3</sub> que se muestran en esta comparación, se obtuvieron a partir de los valores promedio del  $\delta^{13}\text{C}$  que aparecen en el ANEXO 5.

## 8. DISCUSION

### 8.1. INTERPRETACIÓN DE LA MIGRACIÓN EN LA HIPÓTESIS DE LOS MOVIMIENTOS ALTITUDINALES.

**8.1.1. Confusiones conceptuales sobre la migración en la hipótesis de los movimientos altitudinales.** Existen algunas inconsistencias en el planteamiento de esta teoría, que sugieren que la información disponible sobre la respuesta conductual de *L. curasoae* en el centro y sur de México, puede tener una interpretación alternativa. El primer cuestionamiento surge de los argumentos considerados por la hipótesis de los movimientos altitudinales para establecer que *L. curasoae* no es migratorio en el trópico. Como ya ha sido planteado en los antecedentes, al interpretarse los 94 años de registros de capturas se concluye que no existe un **patrón migratorio latitudinal** generalizado para este murciélago en Norteamérica, y que *L. curasoae* es residente en el trópico (Rojas-Martínez et al., 1999). Con base en esto y en el hecho de que se pueden capturar murciélagos durante un año completo en el trópico (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996), esta hipótesis cuestiona la existencia de un **comportamiento migratorio** generalizado en Norteamérica y que el hábito migratorio se restringe al límite septentrional de la distribución de este murciélago nectarívoro (Rojas-Martínez et al., 1999).

Considerando la tendencia actual en el estudio del fenómeno migratorio (Dingle, 1996; Dingle y Gauthreaux, Jr., 1996), hay una confusión en el planteamiento previo, debido a que el **comportamiento no migratorio** para *L. curasoae* en el trópico se define a partir de si la especie cumple con un **patrón migratorio** o no, mas no en las características biológicas de la respuesta de este murciélago (Rojas-Martínez et al., 1999). Con esta definición de migración, basada en los **patrones migratorios** y no en el mecanismo que produce el patrón (el **proceso**), entonces se podría decir que toda población de *L. curasoae* que no cumpla con un patrón migratorio latitudinal, no es migratoria según la hipótesis de los movimientos altitudinales (Rojas-Martínez et al., 1999). Ante esto, la pregunta sería. ¿Tiene sentido ecológico establecer que debido a que no se cumple un patrón migratorio latitudinal que va desde Arizona hasta Chiapas, como

originalmente proponen algunos autores (Cockrum y Ordway, 1959; Fleming, et al., 1993; Howell, 1979; Humphrey y Bonaccorso, 1979), entonces no existe el comportamiento migratorio en el trópico?

El presente trabajo difiere radicalmente de este punto de vista conceptual de la migración, pues no tiene sentido ecológico ni evolutivo definir un proceso a través de los patrones, que son el resultado del proceso; éste sí, sujeto en sus componentes a las fuerzas de selección natural y evolución (Dingle, 1996).

El patrón sólo sirve para describir la ubicación y el sentido geográfico de una migración, pero este particular fenómeno y sus características, está determinado y moldeado por las presiones selectivas de los hábitats donde se distribuyen las especies migratorias y su respuesta a esas presiones (Dingle, 1996). De modo que es necesario describir la biología de una especie, para determinar si su respuesta a la estacionalidad es la migración o no.

Adicionalmente, algunos de los resultados obtenidos por la hipótesis de los movimientos altitudinales (Rojas-Martínez et al., 1999), podrían ser interpretados de una manera diferente. Por ejemplo, el objetivo de su trabajo fue: "to test the hypothesis that the latitudinal migration of this nectarivorous bat is conditioned by the changes in the seasonal availability of floral resources" (probar la hipótesis de que la migración latitudinal de este murciélago nectarívoro está condicionada por los cambios en la disponibilidad estacional de los recursos florales). Posteriormente sus resultados apoyan este hecho (Rojas-Martínez et al., 1999), ya que el patrón migratorio de *L. curasoae* hacia el norte de México está determinado por la disposición espacial de los recursos, mientras que en el trópico, el otro patrón producido está determinado nuevamente por esa disposición geográfica de los recursos (Rojas-Martínez et al., 1999). Esto es hasta cierto punto muy lógico, porque la distribución espacial de los recursos es lo que determina el inicio y el final de ambas migraciones; sin embargo, lo único que se demostró con este análisis realizado con sistemas de información geográfica, es que la dirección y ubicación geográfica de la migración de *L. curasoae* (independientemente de si hablamos del norte o del trópico) está determinada por los recursos alimentarios (Rojas-Martínez

et al., 1999), pero nuevamente esto no apoya en ningún sentido los hábitos no migratorios de *L. curasoae* en el trópico.

**8.1.2. Categoría de residencia de *L. curasoae* en el trópico.** La hipótesis de los movimientos altitudinales propone que este murciélago es residente en el trópico, porque es posible capturarlo en redes durante todos los meses del año (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez, et al., 1999), sin embargo, el que al menos algunos individuos de *L. curasoae* hayan sido capturados durante todo un año en el bosque de cactáceas columnares (Rojas-Martínez, 1996), no significa que la población en su conjunto no sufra fluctuaciones estacionales relacionadas con los hábitos migratorios de la especie.

La información generada sobre la biología migratoria de *L. curasoae*, correspondiente a la "población de los nacimientos de primavera" (Ceballos et al., 1997), aporta elementos para cuestionar la categoría de residencia propuesta por la hipótesis de los movimientos altitudinales (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999). Una de las características esenciales de la biología migratoria de *L. curasoae* son los cambios estacionales en la composición sexual y el tamaño de las colonias. Una clara muestra de esto ocurre en un refugio ubicado en la Bahía de Chamela. Esta cueva es utilizada por una gran colonia migratoria que alcanza los 75, 000 individuos como máximo (de junio a diciembre) y el resto del año es utilizada sólo por una colonia residente de machos que fluctúa entre los 5,000 y 10,000 murciélagos; de esta forma, casi todas las hembras y la mayoría de los machos comienzan a partir en enero con rumbo hacia el Desierto de Sonora (Ceballos et al., 1997). El que exista una colonia residente en esta cueva, no significa que el comportamiento migratorio no se presente. Si se colocaran redes en las cercanías, seguramente se tendrían capturas mensuales todo el año (así fuera sólo un murciélago) y la pregunta sería: ¿El que se capturen murciélagos en las redes todos los meses del año -así sean unos cuantos-, significaría que no existen fluctuaciones en esta colonia de *L. curasoae* y en consecuencia que el comportamiento migratorio no existe?

Pero no sólo la información generada para la "población de los nacimientos de primavera" cuestiona el supuesto hábito de residencia de *L. curasoae*. En un

seguimiento poblacional realizado en la Cueva del Obispo (localizada a seis km al suroeste de San Juan Nochixtlán, Oaxaca), en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Cruz-Romo, 2001), se encontró que el tamaño de la población de *L. curasoae* presentó fluctuaciones estacionales, siendo la primavera y principios del verano las temporadas de mayor abundancia (14, 635 individuos en promedio), y el periodo otoño-invierno donde se observaron menos individuos (8, 294 en promedio). Si se observan los estimados mensuales obtenidos en este trabajo, es más fácil darse cuenta de cómo el tamaño de la colonia se modifica drásticamente; mientras que en mayo de 1999 alcanzó los 26, 930 murciélagos, en enero de 1999 albergó 1, 836 individuos (Cruz-Romo, 2001); es decir, en el invierno sólo permanece el 6.8 % de la numerosa colonia que reside durante primavera-verano. Cruz-Romo (2001) discute esta gran fluctuación poblacional de la siguiente forma: "Resulta relevante señalar que durante estos meses el número de especies de plantas que proporcionan los recursos alimenticios florales y frutales para *L. curasoae* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán son menores que en el resto del año (Apéndice II; Rojas Martínez et al., 1999; Salinas-Rosales, en prensa), por lo cual es posible que la mayor parte de la colonia se desplace a sitios con mayor disponibilidad de alimento en selvas bajas caducifolias, en las cuales se ha observado mayor abundancia de este murciélago durante el periodo otoño-invierno (Rojas-Martínez et al., 1999; Rojas-Martínez comunicación personal)." Aunque este autor discute que la mayor parte de la colonia se "desplaza", también concluye que la especie es residente, cuando los cambios drásticos en el tamaño de la colonia reportados por él, sugieren más bien los hábitos migratorios de *L. curasoae*, como ocurre para otros refugios de esta especie en la región de Chamela (Ceballos et al., 1997; O.-Salazar y R.-Fernández, 2000).

**8.1.3. Evidencias que sugieren la migración de *L. curasoae* en el centro y sur de México.** Existe información que se contrapone a la supuesta residencia de este murciélago en el trópico de México. Por ejemplo, la cueva de Xoxafi en el estado de Hidalgo, alberga una colonia muy numerosa (al menos 30, 000 individuos) de *L. curasoae*, cuya presencia es altamente estacional (Álvarez y González, 1970; Álvarez y López-Vidal, 1996). Álvarez y González (1970) establecieron lo siguiente en su estudio sobre hábitos alimentarios: "La investigación se redujo prácticamente a seis meses pues esta especie es migratoria y desapareció de la cueva en donde

se estaban estudiando, desde septiembre hasta febrero o abril del año siguiente". Este patrón ha sido ampliamente confirmado y descrito por el primer autor y sus alumnos en la década de los noventa (Álvarez y González, 1970; Álvarez, y López-Vidal, 1996; Álvarez et al., 1999; Sánchez-Casas y Álvarez, 1998; Villalpando y Álvarez, 1998). En la Cueva de Las Grutas -la misma cueva que se visitó en este trabajo- la respuesta conductual de *L. curasoae* es muy similar; la colonia de cientos de murciélagos sólo está presente de junio a agosto, ausentándose el resto del año (Huerta-Zamacona, 1991). Esta presencia marcadamente estacional de *L. curasoae*, en localidades donde se esperaría que fuera residente según la hipótesis de los movimientos altitudinales (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999), se opone directamente con el supuesto hábito no migratorio de este murciélago en el trópico.

Álvarez y González (1970) también proveyeron en la década de los setenta, información reveladora sobre el hábito migratorio de esta especie en el trópico. En los diagramas polínicos mostrados por los autores, los individuos de *L. curasoae* recién llegados a la cueva de Xoxafi en febrero y marzo, tuvieron los estómagos llenos de plantas correspondientes a géneros como *Ipomoea*, *Bombax* y *Ceiba*, ninguno de los cuales está presente en el Valle del Mezquital. Como señalan los autores, el estado más cercano a Hidalgo con un tipo de vegetación con plantas C<sub>3</sub>, es el estado de Morelos (Álvarez y González, 1970). Esto sugirió desde aquella época, un posible flujo de murciélagos entre los hábitats dominados por las cactáceas columnares del centro de México y la Cuenca del Balsas. Posteriormente mediante recapturas de animales marcados, se ha demostrado plenamente este flujo de migrantes (Álvarez, y López-Vidal, 1996; Álvarez et al., 1999). A pesar de que esta evidencia contundente de la migración de *L. curasoae* en el trópico se reportó desde 1996, no se consideró al momento de plantear la supuesta residencia y los hábitos no migratorios de *L. curasoae* en esta región de México (Rojas-Martínez et al., 1999). El reporte de un murciélago marcado en Xoxafi y recapturado en la Cuenca del Balsas en el estado de Guerrero (cueva de Juxtlahuaca), implica un desplazamiento de poco más de 500 kilómetros, e indica que aunque existe un patrón altitudinal de desplazamiento como ha sido demostrado mediante isótopos estables de C por Herrera (1997); también existe un

movimiento latitudinal en dirección norte-sur de al menos 500 kilómetros entre el centro y sur de México (Álvarez y López-Vidal, 1996; Álvarez et al., 1999).

## 8.2. DISPONIBILIDAD ESPACIO-TEMPORAL DE LOS RECURSOS ALIMENTARIOS EN EL TRÓPICO DE MÉXICO.

El hecho de que existan recursos que potencialmente podrían ser utilizados por *L. curasoe*, no significa que todos sean empleados exclusivamente por este murciélago nectarívoro. La teoría de los movimientos altitudinales utiliza un enfoque comunitario para explicar el aumento en el número de especies con el síndrome de la quiropterofilia con un patrón latitudinal de norte a sur, pero se olvida de este enfoque cuando habla de las especies de murciélagos que potencialmente también podrían hacer uso de estos recursos (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999). Es decir, esta teoría no considera que así como aumenta el número de cactáceas columnares y de otras posibles especies polinizadas por murciélagos en el trópico de México, el número de especies de murciélagos glossofaguinos aumenta también considerablemente (Medellín et al., 1997). Así como se ha propuesto que hay una mayor cantidad de recursos quiropterófilos en el trópico (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999; Valiente-Banuet et al., 1996), también se puede especular que éstos se podrían dividir al menos entre las otras 10 especies de murciélagos nectarívoros que coexisten con *L. curasoe* en el centro y sur de México (Medellín et al., 1997), y quizá también con algunas especies de murciélagos considerados como frugívoros (e.g. *Carollia perspicillata* y *Artibeus jamaicensis*), pero que eventualmente también consumen néctar y polen en ciertas épocas del año en el bosque tropical caducifolio y el desierto tropical del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Heithaus et al., 1975; Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996). Es cierto que en el Desierto de Sonora existen menos especies de cactáceas columnares, pero también es cierto que sólo se distribuyen tres especies de murciélagos nectarívoros (Medellín et al., 1997) y no hay ningún murciélago frugívoro que pudiera representar competencia por los recursos.

México se caracteriza por ser un país con una alta diversidad gáma, que se manifiesta en una alta tasa de recambio de hábitats en una escala espacial relativamente pequeña. El que suceda esto en el trópico, no implica que cada hábitat inmerso en esta matriz pierda su dinámica de patrones y procesos que lo caracterizan. Aunque en el trópico existen hábitats contiguos que producen recursos durante el transcurso de un año, éstos se agrupan espacial y temporalmente. Es decir, aunque hay especies de cactáceas en la cuenca del Balsas y en el bosque tropical caducifolio del estado de Chiapas, las plantas  $C_3$  son el elemento dominante de este tipo de vegetación (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Pennington y Sarukhán, 1998; Rzedowski, 1981); en consecuencia, la fenología y la fisonomía de este hábitat están determinadas por las plantas con vía metabólica  $C_3$ . En los desiertos centrales de México ocurre algo similar, y aunque existan algunos elementos del bosque tropical caducifolio (como sucede en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán o en el Valle del Mezquital), los patrones y procesos de este hábitat están determinados por las plantas CAM que son el elemento dominante (Rzedowski, 1981; Valiente-Banuet et al., 1996, 1997a, 1997b). En cada uno de estos hábitats hay una marcada estacionalidad del periodo reproductivo, y en consecuencia los recursos quiropterófilos son abundantes en una temporada, pero también en cada uno hay una época de escasez de recursos.

Muchos ecólogos suponen que los ambientes tropicales no son estacionales, a pesar de que algunos estudios indican que ésta es una visión incorrecta (e.g. McNab, 1976). Trópico no es sinónimo de no estacionalidad, porque aún en los hábitats tropicales el fenómeno de estacionalidad de recursos se presenta, así como las diferentes estrategias utilizadas por los murciélagos para afrontar esta presión selectiva de la escasez temporal del alimento, como por ejemplo la acumulación de grasa en los murciélagos insectívoros, el cambio en los patrones de forrajeo y dieta de *Glossophaga longirostris* o el retraso en el desarrollo embrionario en el murciélago frugívoro *A. jamaicensis* (Fleming, 1971; Herrera et al., en prensa; McNab, 1976; Soriano et al., 1991; Sosa y Soriano, 1993, 1996). En el desierto del Valle de Tehuacán-Cuicatlán existen muchas especies de cactáceas columnares que podrían ser alimento de *L. curasoae*, pero prácticamente todas (36) producen sus recursos de manera sincrónica (flores y frutos) durante la primavera y el verano (Valiente-Banuet et al., 1996, 1997a, 1997b). Incluso las dos cactáceas

consideradas como invernales (*Pilosocereus chrysacanthus* y *Pachycereus weberi*) tienen periodos de florecimiento muy largos y variables, con tendencia a retrasarse y presentarse más bien cerca de la primavera; especialmente *Pilosocereus chrysacanthus* (Valiente-Banuet et al., 1997b). Aunque todas estas especies de primavera-verano fueran utilizadas por *L. curasoae* como alimento, estos recursos están agrupados espacial y temporalmente (Valiente-Banuet et al., 1996, 1997a, 1997b).

Las plantas del bosque tropical caducifolio han sido mucho menos estudiadas en su biología reproductiva (Bullock y Solís-Magallanes, 1990) en comparación con las cactáceas columnares de lugares como el Valle de Tehuacán-Cuicatlán o el Desierto de Sonora (Alcorn et al., 1959 y 1962; Alcorn y Olin, 1961; Fleming et al., 1994, 1996, 1998b; McGregor et al., 1962; Valiente-Banuet et al., 1996, 1997a, 1997b). En el bosque tropical caducifolio la floración (en general) está altamente concentrada en el verano, cuando comienza la época de lluvias en los meses de junio-julio (Bullock y Solís-Magallanes, 1990), sin embargo, las especies de plantas C<sub>3</sub> que se han reportado en la dieta de *L. curasoae*, se caracterizan por florecer desde el comienzo de la época de secas (octubre), hasta los meses previos al pico ya referido para el bosque tropical caducifolio (Rojas-Martínez et al., 1999). Recientemente se ha reportado que para el bosque tropical caducifolio de occidente, el periodo de mayor disponibilidad de los recursos quiropterófilos ocurre en la temporada otoño-invierno, justo después del periodo de lluvias que es de 4-5 meses (O.-Salazar y R.-Fernández, 2000). Aunque en este hábitat hay flores todo el año (considerando todos los síndromes de polinización), los recursos quiropterófilos nuevamente se agrupan espacial y temporalmente. En otoño-invierno existe una gran abundancia de flores, pero en primavera-verano esta disponibilidad se ve contrastantemente disminuida (O.-Salazar y R.-Fernández, 2000). Así, tanto en los desiertos centrales de México, como en la Cuenca del Balsas y la Depresión Central de Chiapas, existe un periodo de gran abundancia de recursos y otro de escasez.

### 8.3. PRESENCIA ESTACIONAL EN LOS REFUGIOS UBICADOS EN EL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO.

Los resultados obtenidos en el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas y Chiapas, indican una presencia altamente estacional de las colonias de *L. curasoae* en cada cueva. Los seguimientos poblacionales realizados en las cuevas de ambas regiones fisiográficas, indican que el tamaño de las colonias muestra cambios estacionales drásticos según las diferentes épocas del año, como ya había sido reportado por otros autores para la misma región tropical (Álvarez y López-Vidal, 1996; Ávila-Flores, 2000; Huerta-Zamacona, 1991; Quiroz et al., 1986; Riechers et al., 1998; Sánchez-Quiroz et al., 1996; Villalpando y Álvarez, 1998). Esta información previa y la generada en este trabajo, indica que miles de murciélagos arriban a las cuevas del bosque tropical caducifolio en otoño-invierno. Posteriormente, algunas de estas colonias se van en primavera-verano, como las que habitan en las grutas de Juxtlahuaca (Quiroz, et al., 1986) y Cuaxilotla, mientras que en otras cuevas, sólo permanecen pequeñas colonias residentes que no llegan al 1% del número total de murciélagos alcanzado en invierno (e.g. Tzinacanostoc y Los Laguitos).

Los drásticos cambios estacionales en el tamaño de las colonias registrados en los refugios monitoreados en este trabajo, son un rasgo común de la biología migratoria de *L. curasoae* en el norte de México (Ceballos et al., 1997; Cockrum, 1991; Cockrum y Ordway, 1959; Cockrum y Bradshaw, 1963; Cockrum y Petryszyn 1991; Hayward y Cockrum, 1971; Hoffmeister, 1970; Hoffmeister, 1986; Nabham y Fleming, 1993), y no se ajustan con un supuesto hábito de residencia para el trópico, como ha sido propuesto por la hipótesis de los movimientos altitudinales (Rojas-Martínez, 1996; Rojas, Martínez, et al., 1999; Valiente, et al., 1996).

### 8.4. PATRONES REPRODUCTIVOS DE *Leptonycteris curasoae*.

8.4.1. Patrón reproductivo para la "población de los nacimientos de primavera" de *L. curasoae*. A partir de la información generada para esta población en el norte y occidente de México, se sabe que el patrón reproductivo es monoéstrico y que existe una sincronización de este evento reproductivo con la

mayor disponibilidad de recursos del desierto de Sonora, provistos por las cactáceas columnares (flores y frutos) y agaves (Cockrum, 1991; Fleming et al., 1994, 1996, 1998a; Hayward y Cockrum, 1971; Hevly, 1979; Horner et al., 1998; Howell, 1979; Howell, 1980; Howell y Roth, 1981; Schaffer y Schaffer, 1977). Se ha propuesto que la cópula ocurre en refugios como el que se encuentra en la Bahía de Chamela en el occidente de México (noviembre-diciembre), y posteriormente casi todas las hembras y la mayoría de los machos migran hacia el Desierto de Sonora (Arends et al., 1995; Barbour y Davis, 1969; Ceballos et al., 1997; Cockrum, 1991; Cockrum y Bradshaw, 1963; Cockrum y Petryszyn, 1991; Fleming et al., 1993, 1998a, 1988b; Hayward y Cockrum, 1971; Horner et al., 1998; Wilkinson y Fleming, 1996).

Los cambios estacionales en el tamaño poblacional de los refugios de maternidad en la parte norte del rango de distribución de *L. curasoe*, muestran un patrón opuesto al que se tiene de la región centro-oeste de México. Cada año, desde mediados de febrero miles de hembras en estado de preñez temprana comienzan a llegar a Sonora, como sucede en la mina de Santo Domingo, cerca de la Aduana (Ceballos et al., 1997).

Las hembras llegan a Arizona una o dos semanas previas al periodo de partos, de modo que paren a sus crías poco después de la llegada a los refugios de maternidad. El periodo de nacimientos en Sonora y Arizona abarca mes y medio, siendo el mes de mayo en el que ocurren la mayoría de éstos. En promedio la proporción sexual al momento del nacimiento es de 1:1, sin embargo, puede haber algunas variaciones anuales (Hayward y Cockrum, 1971). Después de la tercera semana de desarrollo de las crías, éstas comienzan a hacer sus primeros vuelos dentro de las cuevas, por lo que es común verlos volando a finales de junio (Barbour y Davis, 1969; Fleming et al., 1998a; Hayward y Cockrum, 1971), para salir del refugio dos semanas después (Hoffmeister, 1986). Las colonias de maternidad se disgregan a mediados de julio y algunos juveniles y hembras adultas se desplazan hacia zonas por arriba de los 1200 msnm donde los agaves son abundantes y se encuentran en pico de floración (Cockrum, 1991; Hayward y Cokrum 1971; Hoffmeister y Goodpaster, 1954; Howell, 1979; Howell y Roth, 1981).

Ninguna de las docenas de hembras adultas preñadas revisadas en abril (desde 1986 hasta 1996) en Bahía de Kino, mostraron evidencias de haber lactado en los meses previos a su arribo a Sonora (Ceballos et al, 1997). En el norte de México y Arizona tampoco se ha reportado actividad reproductora de los machos durante la primavera o verano, que sugiera la existencia de un segundo pico de nacimientos de esta población migratoria (Cockrum, 1991), sin embargo, existe sólo un registro de esta zona que discrepa notablemente con la información recabada hasta la fecha. Se trata de una serie de ejemplares capturados en la mina ubicada cerca de Paradise. En agosto de 1955 se encontró una colonia de 150 murciélagos; de 46 examinados, 32 fueron machos y 14 fueron hembras. De 10 hembras colectadas, tres habían lactado previamente en el año y ninguna tuvo embriones; cinco de las restantes, no habían lactado en los meses previos y tuvieron un pequeño embrión cada una. El embrión más largo tuvo una longitud de corona a cadera de 10 mm (Cockrum y Ordway, 1959). Estos registros de hembras preñadas fueron excepcionales, pues los mismos autores revisaron otras colonias en las mismas fechas, en diferentes cuevas y en ninguna otra encontraron hembras preñadas. Con base en esta información, Cockrum y Ordway (1959) especularon sobre la posibilidad de que *L. curasoae* fuera poliéstrica bimodal, produciendo crías en dos distintos periodos del año. Así, mientras las hembras preñadas formaban refugios de maternidad en cuevas como la Colossal, existían otras como la de Buckelew, donde grupos de machos y hembras que no lactaron en esa temporada, tendrían actividad reproductora, produciendo crías que nacerían en el invierno. Considerando esto y que *L. curasoae* se había reportado para México en invierno, estos autores hipotetizaron que los individuos de Arizona se movían hasta el sur de México, donde las hembras preñadas formarían nuevamente refugios de maternidad en esa época del año (Cockrum y Ordway, 1959). Basándose en estos registros únicos, otros autores también consideraron la posibilidad de la existencia de la poliestría en *L. curasoae* y de la supuesta migración desde Arizona hasta el sur de México para formar colonias de maternidad en el invierno (Arita y Martínez del Río, 1990; Barbour y Davis, 1969; Hayward y Cockrum, 1971; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Medellín y López-Forment, 1986; Wilson, 1979), sin embargo, en la revisión sobre los 94 años de capturas de *L. curasoae* no se reportan estos ejemplares atípicos, ni tampoco se reporta dato alguno sobre hembras preñadas a

finales del verano en el norte de México y sudoeste de los Estados Unidos de Norteamérica (Rojas-Martínez et al. 1999).

Una posible explicación de este fenómeno, es que aunque la mayoría de los individuos de la población migratoria del norte muestran sincronía en sus patrones reproductivos, es muy probable que algunos se desfasen de la población, presentándose entonces estos casos de hembras preñadas fuera de temporada (parirían y lactarían en otoño-invierno), pudiendo ser un fenómeno normal dentro de la dinámica de poblaciones de la especie. De cualquier forma, queda muy claro que aunque haya individuos de la población que se puedan desfasar del pulso reproductivo de primavera, la monoestría se mantiene, porque las cinco hembras preñadas capturadas por Cockrum y Ordway (1959) no habían lactado en los meses previos, lo que permite asegurar que sólo producen una cría al año después de cinco meses de gestación, como ha sido propuesto por Ceballos et al. (1997).

**8.4.2. Patrones reproductivos en el trópico de México.** La relación entre migración y reproducción es muy estrecha, debido a que los desplazamientos son parte del ciclo reproductivo de las especies migratorias (Dingle, 1996). Por lo tanto, la supuesta presencia de dos eventos reproductivos en el trópico para *L. curasoae* (Rojas-Martínez et al., 1999), sería un argumento muy sólido para fundamentar la categoría de residencia de este murciélago. Sin embargo, existen evidencias generadas en esta región sobre la biología reproductiva de *L. curasoae* que podrían tener una interpretación alternativa a la planteada por la teoría de los movimientos altitudinales (Álvarez y González, 1970; Álvarez y López-Vidal, 1996; Álvarez et al., 1999; Quiroz et al., 1986; Sánchez-Quiroz, 1996; Villalpando y Álvarez, 1998), y esta información no concuerda con la supuesta poliestría de *L. curasoae*. Por otra parte, los resultados obtenidos en este trabajo también apuntan hacia la monoestría del ciclo reproductivo para la región del trópico y adicionalmente, existe un error en la interpretación de los 94 años de capturas de museos, los cuales apoyan también la monoestría en el trópico.

Con respecto al primer punto, en los meses que está presente *L. curasoae* en Xoxafi, la información correspondiente a los patrones reproductivos no apoya la presencia de un evento de este tipo asociado al matorral xerófilo. En un

seguimiento poblacional llevado a cabo entre 1994 y 1998, nunca se capturaron hembras lactantes, ni se observaron crías durante el periodo primavera-verano (Villalpando y Álvarez, 1998). En la Cueva del Obispo ubicada en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, tampoco se capturaron hembras lactantes en ese periodo de tiempo (Cruz-Romo, 2001), pero esto no sólo ocurre en los desiertos centrales de México. En el estudio realizado en Las Grutas durante 1982, ninguna de las hembras capturadas en julio y agosto, mostró evidencias de estar preñada o de haber parido o lactado en los meses previos (Huerta-Zamacona, 1991). Si consideramos los supuestos de la teoría de los movimientos altitudinales, en ambos refugios tendríamos un evento reproductivo faltante.

Aunque no se ha reportado ningún refugio de cópula para el trópico de México, algunas evidencias sugieren que éstas ocurren en las cuevas ubicadas en el matorral xerófilo del centro de México. Por ejemplo en Xoxafi, la proporción sexual promedio fue de 1:0.8 y el mayor número de machos con testículos escrotados, se presentó entre abril y mayo (Villalpando y Álvarez, 1998). Estos autores también reportan que capturaron hembras con signos evidentes de preñez (probablemente copuladas en Xoxafi) en septiembre, mes en el que los últimos ejemplares de *L. curasoae* dejan el refugio. En la Cueva del Obispo el patrón es casi el mismo; las hembras sólo están presentes durante primavera-verano (uno de los periodos en que los machos muestran actividad reproductiva), y éstas sólo mostraron signos evidentes de preñez en octubre y noviembre, meses en que se capturaron las últimas hembras, quienes dejan la cueva en otoño-invierno (Cruz-Romo, 2001). Así, la información sobre actividad reproductiva obtenida en los hábitats dominados por cactáceas columnares del centro de México, sugiere fuertemente que la cópula y el inicio de la gestación ocurre en los desiertos centrales de México (como los del "altiplano mexicano" o como en el bosque de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán-Cuicatlán), a finales de la primavera y comienzos del verano (Villalpando y Álvarez, 1998; Cruz-Romo, 2001; Rojas-Martínez, 1996; datos sin publicar del Programa Para la Conservación de los Murciélagos Migratorios entre México y Estados Unidos). Considerando que para esta especie se ha calculado una gestación de cinco meses aproximadamente (Ceballos et al., 1997), se esperaría que la lactancia ocurriera a finales del otoño y comienzos del invierno.

Los resultados obtenidos en este trabajo, parecen complementar el esquema reproductivo de *L. curasoae* en el trópico. En otoño, miles de hembras y machos (aunque en menor grado) comienzan a arribar a los refugios ubicados en la Cuenca del Balsas y la Depresión Central de Chiapas. Desde el mes de agosto, las hembras muestran evidencias de estar preñadas, como sucedió en la Cueva de Tzinacanostoc y Los Laguitos. Las hembras que arriban en septiembre tienen un grado de preñez más avanzado y también es fácil detectarlo mediante el tacto.

Ninguna de las hembras adultas preñadas revisadas entre agosto y septiembre en los refugios de maternidad del bosque tropical caducifolio, mostraron evidencias de haber lactado en los meses previos. En las pequeñas colonias residentes de Los Laguitos y Tzinacanostoc, tampoco se encontró que ocurrieran partos y lactancia en el periodo primavera-verano.

A finales de octubre comienza la temporada de partos en los concurridos refugios de maternidad del bosque tropical caducifolio. Aunque la temporada de nacimientos está sincronizada de modo que la mayoría de éstos ocurre en noviembre, en diciembre todavía ocurren algunos como en Cuaxilotla. A finales del invierno (entre febrero y marzo), se disectaron varias hembras y en ninguna de éstas se encontró evidencia de una segunda preñez. De existir el segundo pulso reproductivo, era altamente probable encontrar embriones en desarrollo en las hembras colectadas en marzo, aunque fuera en los estados iniciales del desarrollo, pero esto no ocurrió.

Adicionalmente, en ninguno de los refugios de maternidad que se conocen hasta la fecha en el trópico, se ha reportado la existencia de hembras postlactantes preñadas a finales del invierno, previo a la partida del grueso de estas colonias de murciélagos (Ávila-Flores, 2000; Martínez-Coronel et al., 1996; Quiroz et al., 1986; Riechers et al., 1998; Sánchez-Quiroz et al., 1996). De esta forma, la información generada en este trabajo sobre los patrones reproductivos de *L. curasoae* en el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas y del estado de Chiapas, y lo previamente reportado en la literatura (Álvarez y López-Vidal, 1996; Ávila-Flores, 2000; Quiroz et al., 1986; Riechers et al., 1998; Sánchez-Quiroz et al., 1996; Villalpando y Álvarez, 1998), apoyan fuertemente la presencia del evento

reproductivo que ocurre en las selvas bajas durante el periodo otoño-invierno, pero en ningún sentido apoyan la supuesta poliestría de *L. curasoae* en el trópico.

En relación con el análisis de los 94 años de registros de capturas de *L. curasoae*, la hipótesis de los movimientos altitudinales concluye que este murciélago tiene dos eventos reproductivos en el trópico (Cruz-Romo, 2001; Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999). En cuanto al primer evento que transcurre en otoño-invierno, no hay duda de que ocurra, tanto por lo ya planteado en los párrafos anteriores, como por los numerosos registros de hembras preñadas, lactantes y juveniles correspondientes a ese lapso de tiempo (Ávila-Flores, 2000; Quiroz et al., 1986; Riechers et al., 1998; Rojas-Martínez et al., 1999; Sánchez-Quiroz et al., 1996). El segundo evento reproductivo es el que está en duda. La hipótesis de los movimientos altitudinales lo sustenta en cuatro juveniles capturados durante la primavera, y en 11 hembras preñadas y dos juveniles capturados en el verano (Rojas-Martínez et al., 1999).

En cuanto a los juveniles de primavera, tres de ellos fueron capturados en el mes de marzo, y es altamente probable que correspondan a los últimos nacimientos de la temporada reproductiva previa ocurrida en otoño-invierno. Uno de los registros corresponde al 23 de marzo y los otros dos al 24 del mismo mes, es decir, sólo dos y tres días después de que termina el invierno y comienza la primavera. Aunque esta división de las estaciones fue útil para el manejo de los datos, el que los registros correspondan a la primavera sólo por unos días, biológicamente no significa que estos animales formen parte de un segundo pulso reproductivo correspondiente al periodo primavera-verano. El registro restante de un juvenil en mayo, es el que está muy desfasado de los demás (Rojas-Martínez et al., 1999).

En cuanto a las 11 hembras preñadas referidas al periodo de verano, ocho fueron capturadas en el mes de agosto y tres en septiembre. Los resultados obtenidos en este trabajo y los reportes previos sobre la biología reproductiva de *L. curasoae* (Ávila-Flores, 2000; Huerta-Zamacona, 1991; Quiroz et al., 1986; Riechers et al., 1998; Sánchez-Quiroz et al., 1996; Villalpando y Álvarez, 1998), indican que a partir de agosto es muy probable capturar hembras preñadas en el trópico, pero se trata de hembras que darán a luz y serán lactantes durante el periodo otoño-

invierno. Aquí también la división del tiempo en estaciones es útil para el manejo de datos, pero el que estas 11 hembras se hayan capturado en agosto y septiembre (meses correspondientes al verano), no significa que exista un segundo pulso reproductivo para *L. curasoae* durante el periodo primavera-verano. Nuevamente sólo los registros de dos murciélagos juveniles capturados en agosto, estarían muy desfasados de los demás (Rojas-Martínez et al., 1999), sin embargo, queda claro que casi todos los registros en los que se sustenta el segundo periodo reproductivo en primavera-verano, son más bien registros tardíos o tempranos de la temporada de partos y lactancia que ocurre en otoño-invierno. Se trata entonces de una mala lectura de estos 94 años de capturas, que surge de la subestimación de la información sobre la biología reproductiva de *L. curasoae* que se ha reportado para el centro y sur de México (Álvarez y González, 1970; Álvarez y López Vidal, 1996; Álvarez et al., 1999; Ceballos et al., 1997; Quiroz et al., 1986; Sánchez-Quiroz, 1996; Villalpando y Álvarez, 1998). Es importante mencionar que en esos 94 años de capturas, no hay un sólo registro de hembras lactantes durante el periodo primavera-verano (Rojas-Martínez et al., 1999). Tampoco Cruz-Romo (2001) encontró alguna hembra lactando, de las 182 que revisó en el estudio poblacional realizado en la Cueva del Obispo, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Así, el segundo evento reproductivo no se puede sustentar en las evidencias presentadas y más bien casi todas esas capturas apuntan también hacia la monoestría del ciclo reproductivo de *L. curasoae* en el trópico de México.

Aunque no existen evidencias que sustenten la presencia de un segundo evento reproductivo, de nueva cuenta existen algunos registros que indican actividad reproductiva fuera de temporada (como en la "población de los nacimientos de primavera" en el Desierto de Sonora); en este caso, las "crias desfasadas" nacen en primavera-verano. Éstos corresponden a las capturas ya referidas de un juvenil en mayo y dos más de agosto (Rojas-Martínez et al., 1999). Rojas-Martínez (1996) también reportó ocho hembras preñadas en el bosque de cactáceas columnares en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, para el mes de mayo, sin embargo, esta categoría reproductiva asignada es dudosa, pues las hembras no se disectaron y porque el autor las refiere de la siguiente manera: "ocho hembras se consideraron gestantes con fetos pequeños"; es decir, no se afirma que realmente estuvieran preñadas. Aún considerando que estas ocho hembras estuvieran

preñadas, sólo representaron el 5.3 % del total de las hembras revisadas (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999). Cruz-Romo (2001) también reporta hembras preñadas con fetos pequeños en los meses primaverales (categoría asignada, pero nunca comprobada mediante una disección), pero también en un bajo porcentaje (5% para abril de 1998; 25% para abril de 1999 y el 16.67% para mayo de 1999). Adicionalmente este autor aclara que sólo se observaron hembras con gestación avanzada en el mes de noviembre, cuando casi todas han partido de la Cueva del Obispo. Estas evidencias apoyarían la idea de que sólo algunas hembras de la "población de los nacimientos de invierno" son las que se desfasan, tal y como ocurre en la "población de los nacimientos de primavera", pero el que existan hembras desfasadas, no significa que la especie se comporte como poliéstrica en el trópico. En ninguno de los dos trabajos que apoyan la poliestría de *L. curasoae* (Cruz-Romo, 2001; Rojas-Martínez, 1996), se menciona si esas hembras consideradas como preñadas mostraron evidencias de haber lactado en los meses previos, o si se trató de hembras que no habían tenido actividad reproductiva en la temporada de otoño-invierno, como atinadamente lo reportaron Cockrum y Ordway (1959) para las cinco hembras preñadas capturadas en el norte de México, lo que hace todavía más difícil pensar en la poliestría de *L. curasoae* en el trópico.

Finalmente, la hipótesis de los movimientos altitudinales es contradictoria en cuanto a la interpretación de sus resultados sobre la biología reproductiva de *L. curasoae* en la Cueva del Obispo (Cruz-Romo, 2001). Aunque en este trabajo se discute abundantemente sobre la improbabilidad de que una misma hembra tenga dos crías al año en el trópico; lo que determina la condición poliéstrica de otros filostómidos tropicales como *A. jamaicensis* y *G. soricina* (Fleming, 1971; Herrera et al., en prensa), el que haya hembras desfasadas y la probable existencia de dos grupos de hembras en la cueva, se interpreta de la siguiente manera: "El comportamiento observado en *L. curasoae* en la cueva del Obispo se ajusta al de otras especies de filostómidos tropicales que presentan dos periodos de celo y que coincide con periodos previos a los picos de productividad de la vegetación (Fleming, et al., 1972; Handley, et al., 1991)". Mientras que por una parte los datos de campo y discusión de los mismos sugieren la monoestría de *L. curasoae*, la interpretación va en contrasentido, pues se concluye que la especie es poliéstrica

como *A. jamaicensis* (Fleming, 1971; Handley, 1991), lo cual con base en las evidencias mostradas (Cruz-Romo, 2001), es muy difícil de comprobar.

**8.4.3. Reproducción y migración.** El comportamiento reproductivo de cualquier especie está íntimamente ligado a la disponibilidad de los recursos alimentarios, ya que la periodicidad reproductiva refleja las variaciones estacionales en los recursos alimentarios (Racey, 1982). Dentro de los filostómidos existen especies que hacen un cambio estacional en la amplitud de su dieta y tipo de alimento. Algunas como *Glossophaga soricina*, cambian de la época de secas a la de lluvias, de una dieta de néctar, polen y partes florales, a otra de frutos, insectos y arácnidos (Álvarez y González, 1970), o de néctar y polen a frutas como ocurre con *Sturnira lilium* (Fleming et al., 1972; Heithaus, et al., 1975); esta capacidad de explotar diferentes recursos en un mismo hábitat a través de un cambio en los patrones de forrajeo (una respuesta conductual que no implica la migración), les permite tener dos crías al año, producto de la sincronización de su ciclo reproductivo con las temporadas de abundancia de alimento (Álvarez y González, 1970; Bonaccorso, 1979; Fleming et al., 1972, 1993; Heithaus et al., 1975; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Willing, 1985; Willing et al. 1993; Wilson, 1979). Recientemente con base en estudios realizados con isótopos estables de N y C, se ha demostrado claramente como estas dos características (patrones reproductivos y alimentarios) se agrupan de manera sindrómica también para *G. soricina*; la omnivoría mostrada por esta especie y sus hábitos no migratorios, le permiten tener un patrón poliéstrico bimodal (Herrera et al., 1998, en prensa; Mirón-Melo, 2000). La teoría de los movimientos altitudinales propone que *L. curasoae* presenta un comportamiento similar en el trópico, y que en este caso, las dos temporadas reproductivas están sincronizadas con el pico en la producción de recursos alimentarios del bosque de cactáceas columnares y del bosque tropical caducifolio (Rojas-Martínez, 1996; Rojas Martínez et al., 1999).

Contrario a esta suposición, un trabajo comparativo realizado entre *L. curasoae* y *G. soricina* en el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas (en Juxtlahuaca), demostró que la respuesta entre ambas especies es muy diferente (Quiroz et al., 1986); mientras la colonia residente de *G. soricina* lleva a cabo cambios muy drásticos en su dieta en junio y agosto (consumiendo una mezcla de

plantas CAM-C<sub>3</sub>, pero principalmente insectos), la mayoría de los individuos de *L. curasoae* migra, dejando el refugio en el periodo primavera-verano.

Los resultados obtenidos en este trabajo, indican que la respuesta que involucra sólo un cambio en los patrones de forrajeo dentro del ámbito hogareño, no parece ser la respuesta que selecciona *L. curasoae* ante la estacionalidad de los recursos en la Cuenca del Balsas y Chiapas. Si los recursos fueran abundantes (CAM y C<sub>3</sub>) por igual en todo el trópico como propone la hipótesis de los movimientos altitudinales (Rojas-Martínez et al., 1999), entonces con un cambio en los patrones de forrajeo dentro del ámbito hogareño, sería suficiente para suplir las necesidades alimentarias de *L. curasoae* en el transcurso de un año. Esta gran disponibilidad de los recursos se vería entonces reflejada en el nacimiento de dos crías al año. Los resultados aquí presentados, sugieren que *L. curasoae* no selecciona esta respuesta en el trópico, porque de lo contrario su estrategia reproductiva sería poliéstrica bimodal.

En un organismo migratorio la biología reproductiva está muy ligada con los desplazamientos, y en la mayoría de los casos, la reproducción forma parte del ciclo migratorio de las especies. Existe un rasgo fundamental casi común a todos los síndromes migratorios (sin importar el taxa), que es el balance energético entre los patrones de movimiento y el rendimiento reproductivo (Dingle, 1996). La migración en *L. curasoae* involucra un costo-beneficio para la "población de los nacimientos de primavera". El beneficio se traduce en que el periodo de nacimientos ocurre en el lugar ideal, bajo las condiciones ideales; el costo estaría representado por el movimiento locomotor del animal que lo lleva de un hábitat a otro, y que impone la restricción energética de un ciclo reproductivo monoéstrico (Ceballos et al., 1997; Cockrum, 1991; Fleming et al., 1994, 1996, 1998a; Hayward y Cockrum, 1971; Horner et al., 1998). El que la "población de los nacimientos de invierno" se comporte también como monoéstrica, sugiere fuertemente que la respuesta conductual de *L. curasoae* en el trópico de México ante la estacionalidad de los recursos, es la misma que la respuesta mostrada por la "población de los nacimientos de primavera" y este proceso se denomina migración.

## 8.5. COMPORTAMIENTO DE SELECCIÓN DEL REFUGIO.

**8.5.1. Evidencias de segregación sexual en el trópico.** Los resultados obtenidos en este trabajo, indican que el comportamiento de refugio que consiste en la segregación sexual de *L. curasoe* reportada para el norte de México (Alcorn y Olin, 1961; Alcorn et al., 1962; Cockrum, 1991; Cockrum y Ordway, 1959; Hayward y Cockrum, 1971; Hoffmeister, 1970, 1986), también se presenta en el trópico. Esta segregación sexual es un rasgo fundamental del síndrome migratorio de *L. curasoe* durante su desplazamiento geográfico hacia el Desierto de Arizona y sólo se presenta durante el periodo reproductivo.

El mecanismo ecológico de la segregación sexual consiste en que las hembras lactantes y sus crías, se agrupan en colonias de las que los machos y las hembras no preñadas quedan excluidos (Cockrum, 1991; Hayward y Cockrum, 1971). Para Sonora se han reportado varios refugios de maternidad donde aparece esta respuesta conductual, como la cueva del Tigre ubicada cerca de Carbó; una mina situada cerca de Tajitos; las minas Armolillo a 3.2 km de la Aduana; o la mina de Santo Domingo también ubicada cerca de la Aduana (Ceballos et al., 1997; Cockrum, 1991; Cockrum y Bradshaw, 1963; Hayward y Cockrum, 1971). Esta característica del síndrome migratorio también se presenta en Arizona, donde las hembras preñadas forman numerosas colonias de maternidad que son ocupadas casi exclusivamente por hembras adultas y sus crías (Alcorn y Olin, 1961; Alcorn et al., 1962; Cockrum, 1991; Cockrum y Ordway, 1959; Hayward y Cockrum, 1971; Hoffmeister, 1970, 1986). Los machos y hembras no preñadas, que alcanzan la región más septentrional de la distribución de la especie (Arizona) en junio, forman colonias utilizando minas y túneles como ocurre en la cueva de Buckalew, en la base de las montañas Chiricahua. Mientras estos machos y hembras forman sus refugios, la camada del año es criada en las colonias de maternidad reportadas para Arizona (Barbour y Davis, 1969; Cockrum, 1991; Hayward y Cockrum, 1971; Hoffmeister, 1986).

La similitud de la biología de *L. curasoe* en el norte de México y la biología de la misma especie en el trópico aparece de nueva cuenta. La presencia de grandes colonias de maternidad en el trópico, como la de Tzinacanostoc, Los

Laguitos y Cuaxilotla, muestran también esta respuesta conductual de segregación sexual. En estos tres refugios de maternidad, la mayoría de los murciélagos adultos que ocupan la cueva son hembras. En un principio están compuestos por hembras preñadas, y posteriormente estos refugios son ocupados por las madres lactantes y sus crías. La única cueva que no fue utilizada como refugio de maternidad en la Depresión Central de Chiapas, fue la del Tempisque. En esta cueva fue posible capturar machos y hembras, en un patrón similar al que se ha descrito para las cuevas que no son refugios de maternidad en Sonora y Arizona (Barbour y Davis, 1969; Ceballos et al., 1997; Cockrum, 1991; Cockrum y Bradshaw, 1963; Hayward y Cockrum, 1971; Hoffmeister, 1986).

La información generada por la hipótesis de los movimientos altitudinales en el bosque de cactáceas columnares (Rojas-Martínez, 1996), no puede ser comparada directamente con la obtenida en este trabajo, debido a que el seguimiento de *L. curasoae* se llevo a cabo mediante el uso de redes. Existe un mayor sesgo cuando se monitorea con redes, que cuando se hacen seguimientos poblacionales en los refugios ocupados por la especie (Thomas, 1988), pero a pesar de esto, hay resultados obtenidos en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Rojas-Martínez, 1996), que podrían estar apoyando la existencia del mecanismo de segregación sexual en un contexto geográfico. La hipótesis de los movimientos altitudinales argumenta que no hay indicios de que esta respuesta conductual exista en el trópico, porque durante todo el año fue posible capturar machos y hembras en el bosque de cactáceas columnares (Rojas-Martínez, 1996), sin embargo, cuando los resultados se dividen por temporadas, éstos parecen sugerir otra cosa. En primavera y verano se capturó machos y hembras por igual, pero en otoño e invierno (cuando en el bosque tropical caducifolio se forman los refugios de maternidad) prácticamente sólo se logró capturar machos y la presencia de los ejemplares fue escasa (Rojas-Martínez, 1996). Pero quizá la evidencia más contundente de este mecanismo de segregación sexual en la zona del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, es el seguimiento poblacional realizado en la Cueva del Obispo (Cruz-Romo, 2001), donde se encontró que las hembras sólo estuvieron presentes durante los meses de primavera-verano, mientras que el resto del año la cueva sólo fue habitada por machos. Aunque los resultados obtenidos por la hipótesis de los movimientos altitudinales en la cueva del Obispo (Cruz-Romo,

2001), también sugieren fuertemente que el mecanismo de segregación sexual y los hábitos migratorios del murciélago-hocicudo de Curazao existen en el trópico, éstos son interpretados de la siguiente forma: "Lo observado en esta cueva no concuerda con la hipótesis de la migración latitudinal generalizada propuesta para *L. curasoae*. En la región central de México, *L. curasoae* es residente, completa su ciclo reproductivo y encuentra recursos alimenticios todo el año, en regiones cercanas, realizando movimientos altitudinales y no largas migraciones hacia otras latitudes que se han propuesto". Aunque aquí también se considera que no existe migración porque no se cumple un patrón migratorio latitudinal (Cruz-Romo, 2001), los cambios en el tamaño y composición sexual registrados en la colonia de la Cueva del Obispo y los monitoreos previos en la zona (Rojas-Martínez, 1996), apoyan fuertemente la presencia de la segregación sexual, con colonias de machos residentes en los hábitats dominados por cactáceas columnares del centro de México y la mayoría de las hembras migrando hacia el bosque tropical caducifolio para formar los refugios de maternidad en otoño-invierno.

Si el escenario planteado anteriormente ocurre en el trópico de México, el síndrome migratorio de la "población de los nacimientos de invierno" sería muy parecido al de la "población de los nacimientos de primavera", donde la mayoría de los murciélagos migrantes que llegan al Desierto de Sonora son hembras, quedando atrás colonias residentes de miles de machos como ocurre en el occidente de México (Arends et al., 1995; Ceballos et al., 1997; Fleming et al., 1993, 1998a, 1998b; Horner et al., 1998; Wilkinson y Fleming, 1996).

**8.5.2. Comportamiento gregario de refugio y selección de "cuevas de calor".** Otra característica del síndrome migratorio desplegada por *L. curasoae* durante el periodo de lactancia en el Desierto de Sonora, es el comportamiento del refugio que consiste en la selección de cuevas o minas poco ventiladas que favorecen el entrapamiento del calor producido por el metabolismo de las hembras y sus crías (Cockrum, 1991; Fleming et al., 1998b; Hayward y Cockrum, 1971). En una mina utilizada como refugio de maternidad ubicada a 60 msnm en el Organ Pipe Cactus National Monument, al sudoeste de Arizona, la temperatura del aire de una cámara denominada "dinamite room", donde ocurrieron la mayoría de los nacimientos en la primavera de 1992, fue de 32-35°C (Fleming et al., 1998b). En la cueva del Tigre

las temperaturas oscilan entre 27.3°C-34.4°C. En el refugio de maternidad ubicado en la Reserva de la Biosfera del Pinacate, las temperaturas donde se ubica la colonia también sobrepasan los 30°C (Medellín com. pers.).

Contrario a lo que se esperaría para el trópico según la hipótesis de los movimientos altitudinales (Rojas-Martínez, 1996), la respuesta conductual asociada a los hábitos de refugio de *L. curasoe*, es muy similar a lo ya reportado para el norte de México. En el caso de las tres colonias de maternidad reportadas en este trabajo, las temperaturas seleccionadas por las hembras, casi siempre están por encima de los 30°C. Las temperaturas registradas en la cámara donde ocurren los nacimientos en Los Laguitos nunca descienden de los 30 °C (Martínez-Coronel et al., 1996). En Tzinacanostoc, la cueva mantiene una temperatura alrededor de 35°C durante todo el año (Ávila-Flores, 2000) y en la Cueva de Cuaxilotla, la presencia de *L. curasoe* también está asociada a una temperatura de más de 30°C. Adicionalmente, existen otros reportes de refugios de maternidad como las grutas de Juxtlahuaca (Quiroz, et al., 1986), donde también se cumplen las características climáticas (alta humedad y temperatura) de las denominadas "cuevas de calor" (Aguilar y Ruiz, 1995). Nuevamente, la respuesta conductual de *L. curasoe* en el trópico es muy similar a la que muestra la misma especie pero en el Desierto de Sonora.

El comportamiento gregario de las hembras, es otro de los rasgos característicos del síndrome migratorio desplegado por la población de los "nacimientos de primavera" en el Desierto de Arizona. Esto ocurre al final de la gestación, pero sobre todo durante la lactancia. En los refugios de maternidad las hembras preñadas se cuentan por miles. El refugio de maternidad ubicado cerca de Santiago, Baja California, alberga una población de 30,000 murciélagos entre madres y juveniles (Fleming et al., 1998b). En Sonora se han hecho las siguientes estimaciones: 20,000 en la cueva de Santo Domingo, la Aduana; 100,000 en un refugio ubicado en la Reserva de la Biosfera del Pinacate; 6,000 para la cueva del Tigre. Para Arizona se ha reportado lo siguiente: 6,000 en la mina ubicada en el Cabeza Prieta Wildlife Refuge, Pima County ; 3,000-5,000 en la mina Old Mamon, montañas Slate, Pinal County; 5,000 en la cueva Colossal, Pima County; 12,000-15,000 para el refugio ubicado en el Organ Pipe National Monument, Pima County

(Barbour y Davis, 1969; Ceballos, 1997; Cockrum, 1991; Cockrum y Petryszyn, 1991; Fleming et al., 1998; Nabham y Fleming, 1993).

En el caso del trópico, este comportamiento gregario de las hembras también está presente durante la lactancia. Las cuevas utilizadas como refugios de maternidad que se reportan en este trabajo, albergan colonias que alcanzan los 150,000 murciélagos como en Los Laguitos, o los 140,000 como en Cuaxilotta. La colonia de *Tzinacanostoc* también es muy numerosa y alcanza los 10,000 murciélagos entre madres lactantes y crías. Nuevamente estos resultados no se ajustan a la propuesta de que en el trópico, no existe este comportamiento de aglomeramiento de murciélagos durante el periodo reproductivo.

**8.5.3. Comportamiento de refugio y migración.** La especificidad de los requerimientos del refugio en la "población de los nacimientos de primavera" (sobre todo una temperatura de más de 30°C) parece existir sólo en el periodo de lactancia. Durante la gestación parece que la alta temperatura no es un factor determinante en la selección de los refugios (Horner et al., 1998), ni tampoco lo es durante la selección de los "refugios estivales de machos" o "refugios de paso" según Cockrum (1991), como se deduce por las temperaturas reportadas para estas cuevas y minas que no pasan de los 25°C (Cockrum, 1991; Hayward y Cockrum, 1971). Este hábito de refugiarse en grandes colonias durante la lactancia para favorecer el entrapamiento del calor metabólico, tiene importantes implicaciones para las distancias de vuelo diarias e influencia la energética y el comportamiento del forrajeo de *L. curasoae*. Por ejemplo, a principios de abril de 1989 y 1990, cerca de 2,600 murciélagos (94% hembras) se refugiaron en una cueva situada en la Sierra de Kino, pero a finales de mayo el número declina hasta cero conforme las hembras preñadas (la mayoría) se mueven a un refugio ubicado en la Isla Tiburón para dar a luz. Posteriormente las hembras y las crías ya destetadas comienzan a regresar a mediados de junio a la cueva del continente. En este caso, el "costo" que se tiene que pagar por un refugio con las condiciones necesarias de microclima (sobre todo de temperatura), se traduce en vuelos diarios de ida y vuelta de 30 km hacia las zonas de forrajeo. Sumando los vuelos diarios y la actividad propia del forrajeo, estos murciélagos vuelan por espacio de cinco horas diarias, para dar un total de 100 km recorridos por noche. El tiempo total de vuelo representa sólo el

21% del total del ciclo de 24 horas de *L. curasoe*, pero consume el 44% de la energía total que utiliza este murciélago. El refugio en cambio, representa el 75% de sus actividades totales, pero sólo representa el 50% de su presupuesto total (Horner et al., 1998; Howell, 1979), sin embargo, considerando que ciertos atributos morfológicos de *L. curasoe* le permiten un vuelo altamente eficiente y a un bajo costo energético (Sahley et al., 1993), el refugio en estas cuevas calientes es un factor fundamental para el ahorro de energía durante la fase final de la gestación, pero sobre todo durante la lactancia (Arends et al., 1995). Parece ser que al responder a la estacionalidad de los recursos mediante la migración, con el costo energético que esto conlleva, se imponen ciertas restricciones energéticas durante la lactancia para *L. curasoe*, de modo que este murciélago está obligado a ocupar refugios calientes para lograr el mayor ahorro de energía posible (Arends et al., 1995). Quizá estas restricciones energéticas son las que han orillado a la selección del comportamiento de refugio que implica un aglomeramiento de miles de hembras y la exclusión de machos y hembras no preñadas de los refugios de maternidad.

Otros miembros de la misma subfamilia que no son migratorios y que hacen un cambio en la dieta según la estación del año (e.g. *Glossophaga soricina*, *G. longirostris* y *Anoura geoffroyi*), no muestran el comportamiento gregario de *L. curasoe*, ni seleccionan cuevas que favorecen el entrapamiento del calor metabólico (Álvarez y González, 1970; Arends et al, 1995; Howell y Burch, 1974). De esta forma, en el caso de *L. curasoe* la selección del refugio no sólo depende de la interacción de factores como el tipo de alimentación, tamaño corporal, afinidad taxonómica y patrón de termorregulación (Ávila-Flores, 2000; McNab, 1982), sino también de las restricciones estacionales que impone un evento energéticamente tan costoso como la migración.

El hecho de que *L. curasoe* también se segregue en refugios de maternidad en el trópico, y que se presente el comportamiento de refugio que involucra el aglomeramiento de las hembras y la selección de "cuevas de calor", sugiere que las restricciones energéticas de la "población de los nacimientos de invierno", son muy similares a las de la "población de los nacimientos de verano". Estas restricciones podrían ser la resultante de los balances energéticos, producto de las interacciones entre el esfuerzo locomotor y el rendimiento reproductivo, característicos de las

historias de vida de los organismos migratorios (Legget, 1977; Schaffer y Elson, 1975).

Los resultados obtenidos en este trabajo, indican que el grupo poblacional tropical de *L. curasoae* selecciona varias de las propiedades de la historia de vida de la población migratoria que se mueve entre el occidente de México y el Desierto de Sonora. Esto sugiere nuevamente que el proceso mediante el cual esta especie responde a la estacionalidad de los recursos en el trópico es el mismo en las dos poblaciones (septentrional y meridional).

## 8.6. HABITOS ALIMENTARIOS DE *L. curasoae* EN EL TRÓPICO.

**8.6.1. Hábitos alimentarios de *L. curasoae* en primavera-verano.** El patrón alimentario obtenido en este trabajo en los refugios de la Depresión Central de Chiapas, indica que los recursos  $C_3$  son el elemento dominante en la dieta de *L. curasoae* durante casi todo el año. Solamente durante el final de la primavera y mitad del verano, hubo un cambio significativo en las preferencias alimentarias de las colonias residentes. En este periodo de tiempo comprendido entre mayo y julio, hay un incremento en la proporción de recursos CAM en la dieta de *L. curasoae*. En el caso del Tempisque, se invirtió el dominio de los derivados metabólicos CAM por los  $C_3$ , mientras que en Los Laguitos ambos recursos tuvieron prácticamente la misma importancia. En Tzinacanostoc, aunque aún son preliminares los resultados sobre los isótopos estables de carbono, parece ser que también la colonia residente incrementa el consumo de recursos CAM durante el verano. En la última visita realizada a Tzinacanostoc en junio del 2000, las heces estuvieron compuestas por semillas y pulpa de alguna especie del género *Stenocereus*, lo que hace suponer que *L. curasoae* se comporta en el Balsas como lo hace en Chiapas.

Estos resultados discrepan con otro estudio realizado con la misma técnica de isótopos estables de carbono. Ceballos et al. (1997) encontraron que la dieta de la misma especie estuvo dominada por los recursos  $C_3$  durante todo el año, en un refugio ubicado en el bosque tropical caducifolio de occidente. En esa cueva ubicada en la región de Chamela, la presencia de la gran colonia migratoria también está asociada con un consumo mayoritario de derivados metabólicos  $C_3$  (en otoño-

invierno), como ocurre en los refugios de Chiapas y del Balsas. Después de que la mayoría de los murciélagos comienzan a dejar la cueva en diciembre, la preferencia por estos recursos se mantiene en la colonia residente, al menos hasta el mes previo a junio (Ceballos et al, 1997). Las colonias residentes que se mantuvieron en Chiapas no siguieron este patrón, porque para el mes previo a junio, la dieta ya incluía una gran proporción de elementos CAM. La colonia residente de Tzinacanostoc, también tiene un patrón alimentario diferente al descrito en Chamela y semejante al de los dos refugios estudiados en Chiapas.

El que las colonias residentes de *L. curasoae* ubicadas en el Balsas y Chiapas, incrementen la proporción de recursos CAM en su dieta a finales de la primavera y durante el verano, es un fenómeno explicable. En la Cuenca del Balsas existen entre 21 y 45 especies de cactáceas columnares, mientras que en Chiapas se distribuyen de seis a 20 especies; casi todas estas plantas producen sus flores y frutos de manera sincrónica en primavera-verano, sin importar la región geográfica de México (Valiente-Banuet et al., 1996). Esto significa que es muy probable que existan recursos CAM disponibles en el periodo en que *L. curasoae* cambia su patrón alimentario en el bosque tropical caducifolio (en primavera-verano). Algunos trabajos sobre hábitos alimentarios realizados con los métodos tradicionales (Álvarez y González, 1970; Quiroz et al., 1986), se complementan con los resultados isotópicos de este trabajo. Por ejemplo Álvarez y González (1970) obtuvieron diagramas polínicos de *L. curasoae* en Juxtlahuaca, Guerrero (otro refugio de maternidad en la Cuenca del Balsas). Uno de éstos corresponde al mes de julio, donde a partir de 15 ejemplares colectados se encontró que la dieta estuvo dominada por *Lemaireocereus* (87.7%), registrándose también granos de plantas de los géneros *Ceiba*, *Ipomoea* y *Agave*. Álvarez y González (1970) también reportan dos ejemplares capturados cerca de Cocula, en julio, en los que los granos más abundantes son de *Lemaireocereus* (94.37%) y también se incluyeron otros géneros como *Agave*, *Ceiba*, *Ipomoea* y *Calliandra*. Quiroz et al. (1986) reportan un ejemplar capturado en agosto en la cueva de Juxtlahuaca que lo refieren como "...un ejemplar macho, que por alguna causa no pudo efectuar la migración". El contenido gastrointestinal de este ejemplar fue casi exclusivamente de plantas de la familia Cactaceae. Estas evidencias sugieren entonces que el consumo de productos derivados de la vía metabólica CAM, es una respuesta alimentaria común

en las colonias residentes que quedan en la Cuenca del Balsas y Chiapas, ocurriendo principalmente en los meses de verano. Incluso en la colonia residente del bosque tropical caducifolio de occidente (donde Ceballos et al., 1997, no encontraron evidencias de consumo de recursos CAM), también se ha reportado el consumo de dos a tres especies de la familia Cactaceae en junio (64.22%) y julio (67.9%) y la presencia de semillas de *Stenocereus* sp. en las heces obtenidas en junio (10%) y julio (35%) (O.-Salazar y R.-Fernández, 2000).

El hecho de que sólo muy pocos murciélagos estén asociados a la respuesta alimentaria que consiste en el cambio de recursos C<sub>3</sub> a CAM, y a la permanencia en el bosque tropical caducifolio en primavera-verano, sugiere fuertemente que la capacidad de carga de este hábitat es mucho menor en esa época del año, que en otoño-invierno, como ya había sido planteado por Ceballos et al (1997). Aunque hay cactáceas que producen flores y frutos en primavera-verano en el bosque tropical caducifolio (Rojas-Martínez et al., 1999; Valiente-Banuet et al., 1996), estas plantas no son los componentes dominantes en este tipo de vegetación (Pennington y Sarukhán, 1998; Rzedowsky, 1981), lo que se traduce en una menor cantidad de néctar y polen disponible para *L. curasoae*. Una estimación de la disponibilidad de recursos quiropterófilos realizada en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco, donde se consideró la densidad de individuos por hectárea de cada especie (incluidas plantas C<sub>3</sub> y CAM), apoya fuertemente este escenario de escasez de alimento en primavera-verano, concomitante con un pico en la disponibilidad de alimento en otoño-invierno, después del periodo de lluvias (O.-Salazar y R.-Fernández, 2000).

Es altamente probable que esta escasez de recursos en el bosque tropical caducifolio, sea el factor selectivo que determine la migración de miles de murciélagos de las cuevas ubicadas en la Cuenca del Balsas y la Depresión Central de Chiapas, como ya ha sido planteado por Ceballos et al. (1997) para la colonia migratoria ubicada en el bosque tropical caducifolio del occidente de México.

**8.6.2. Hábitos alimentarios en otoño-invierno.** En este periodo de tiempo, la mayoría de los recursos asimilados por *L. curasoae* en la Cuenca del Balsas y en la Depresión Central de Chiapas, corresponden a productos derivados de la vía

metabólica C<sub>3</sub>. Este patrón alimentario obtenido para *L. curasoae* en el Balsas y Chiapas, es similar al ya reportado para la misma especie por Ceballos et al. (1997) en el bosque tropical caducifolio de occidente. En los resultados obtenidos en este trabajo y los reportados por Ceballos et al. (1997), se puede observar como la presencia de las colonias migratorias está ligada a un consumo mayoritario de recursos C<sub>3</sub>, en el periodo comprendido entre septiembre y febrero.

Este escenario alimentario obtenido por medio de los isótopos de carbono para la Cuenca del Balsas y Chiapas, se complementa ampliamente con diferentes trabajos consistentes en la identificación del polen proveniente de ejemplares de *L. curasoae* (Álvarez y González, 1970; Quiroz et al., 1986; Riechers et al., 1998). En estos trabajos se han reportado numerosas especies de plantas C<sub>3</sub> que son consumidas por este murciélago en los refugios de maternidad formados en otoño-invierno en la Cuenca del Balsas y Chiapas. Estas plantas corresponden principalmente a especies de las familias Bignoniaceae, Bombacaceae, Convolvulaceae y Leguminosae (Álvarez y González, 1970; O.-Salazar y R.-Fernández, 2000; Quiroz et al., 1986; Riechers et al., 1998; Rojas-Martínez, et al., 1999), sin embargo, también se han reportado algunas especies de plantas del género *Agave* y de la familia Cactaceae, que podrían ser las especies CAM que contribuyen con el pequeño porcentaje de estos recursos en la dieta de *L. curasoae* que se obtuvieron en este trabajo.

**8.6.3. Hábitos alimentarios y reproducción.** La fase final de la preñez, pero sobretudo la lactancia y el proceso de aprendizaje asociado con el forrajeo de los juveniles, son los eventos con un mayor costo energético en el ciclo de vida de los mamíferos (Migula, 1969; Studier et al., 1973). Se ha calculado que la lactancia puede incrementar entre 66 y 133% las demandas energéticas de las hembras (Migula, 1969; Millar, 1978; Randolph et al., 1977). En el caso particular de *L. curasoae*, Horner et al. (1998) y Howell (1979) han calculado que este incremento energético va de 40.2Kj a 60-80Kj por día para las hembras lactantes. Debido a esto, prácticamente casi todas las especies de murciélagos, ya sean de origen neártico o neotropical, sincronizan el (o los) periodo(s) de lactancia con la mayor disponibilidad de recursos del hábitat donde desarrollan esa etapa de su ciclo reproductivo (Bonaccorso, 1979; Dinerstein, 1986; Fleming et al., 1972; Heithaus et

al., 1975; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Lim, 1970; Racey, 1982; Thomas y Marshall, 1984). Los resultados obtenidos indican que *L. curasoe* no es la excepción, pues su ciclo reproductivo estacional está altamente correlacionado con la mayor disponibilidad de recursos quiropterófilos del bosque tropical caducifolio.

Para este tipo de bosque del occidente de México (del que se deriva la Provincia Florística de la Depresión del Balsas), el pico en la disponibilidad de los recursos quiropterófilos ocurre en el periodo otoño-invierno (O.-Salazar y R.-Fernández, 2000). Es en esa época cuando *L. curasoe* forma los refugios de maternidad en las "cuevas de calor" del Balsas y Chiapas. Los resultados sobre los patrones alimentarios obtenidos mediante la técnica de los isótopos estables de carbono, indican que la presencia de grandes colonias migratorias y de maternidad en el bosque tropical caducifolio, está asociada con un consumo mayoritario de recursos C<sub>3</sub>. De esta forma, la lactancia que comienza en noviembre y se extiende hasta diciembre, coincide con un pico en la disponibilidad de los recursos, representado principalmente por varias especies de plantas de las familias Bombacaceae, Convolvulaceae, Caesalpinaceae, y algunas especies de las familias Cactaceae y Agavaceae (O.-Salazar y R.-Fernández, 2000).

Es probable que como ha sido descrito para otras especies (sobretudo de climas templados), la estacionalidad del alimento sea el factor selectivo responsable de la estacionalidad reproductiva observada en *L. curasoe* (Racey, 1982). En el caso de los murciélagos nectarívoros como el ya referido, este efecto es todavía más fuerte, debido a las interacciones mutualistas entre planta y polinizador. Es probable que como ha sido planteado previamente por Janzen (1967), la periodicidad estacional en la disponibilidad de flores y frutos (sólo de las cactáceas) de los dos hábitats donde se distribuye *L. curasoe*, ha influido fuertemente en sus respuestas fisiológicas y conductuales, ya que este murciélago depende ampliamente de estos recursos. Esto ha llevado a una gran sincronización del ciclo reproductivo de *L. curasoe* (en comparación con otros filostómidos) y a la ubicación de la lactancia en el periodo de mayor disponibilidad de recursos en el bosque tropical caducifolio

**8.6.4. Variación geográfica en la dieta de *L. curasoae*.** La única localidad que mostró diferencias significativas en cuanto a los patrones alimentarios fue la Cueva del Ídolo. Aunque esta diferencia podría ser interpretada en el sentido de que en esta cueva los recursos C<sub>3</sub> fueron significativamente menos utilizados que los CAM, en comparación con los murciélagos de las otras localidades, esto no se puede afirmar, debido a que en este trabajo no se obtuvieron los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  de las plantas de cada localidad, y el valor promedio de éstos podría modificar los porcentajes que se obtienen a partir de la ecuación del balance de masas. Dado el enorme grado de perturbación que existe en los alrededores de esta cueva, resulta necesario identificar a las especies que son consumidas por *L. curasoae* y obtener sus valores del  $\delta^{13}\text{C}$ , para tratar de determinar si los resultados son el reflejo de una respuesta biológica, o si sólo se trata de una variación que se puede explicar por la variabilidad de las firmas isotópicas de los recursos CAM y C<sub>3</sub> que pueden ser ingeridos por este murciélago.

#### **8.7. ¿POR QUÉ *L. curasoae* ES UN ORGANISMO MIGRATORIO EN EL TRÓPICO?**

Como ya se ha propuesto en esta disertación, el que la fase de cópula y comienzo de la gestación de las grandes colonias migratorias tropicales ocurra en un hábitat dominado principalmente por cactáceas columnares, significa que esa fase del ciclo reproductivo de *L. curasoae* está asociada a ese hábitat y a los recursos que éste proporciona (principalmente CAM). Posteriormente el que el resto de la gestación y la fase de lactancia ocurran en las "cuevas de calor" del bosque tropical caducifolio (Cuenca del Balsas y Chiapas), indica que la otra parte del ciclo reproductivo está asociada a este hábitat y los recursos C<sub>3</sub> (principalmente) que éste provee. Esto sugiere que el tipo de respuesta conductual desplegada por *L. curasoae* en el centro y sur de México, ante la estacionalidad de los hábitats donde se distribuye (el factor selectivo), involucra un cambio de hábitat (sin importar el número de kilómetros recorridos, ni la dirección del movimiento), y no sólo un cambio en los patrones de forrajeo y/o amplitud de la dieta, dentro del ámbito hogareño (como la respuesta conductual desplegada por *G. soricina* ante el mismo fenómeno de estacionalidad). Esta respuesta conductual que implica un cambio de un hábitat a

otro, sin importar el patrón geográfico producido, es lo que define la categoría de migratorio para *L. curasoe* en el trópico.

Es probable que esta respuesta conductual del murciélago-hocicudo de Curazao, esté determinada por las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales relacionadas con el consumo de néctar (Greenbaum y Phillips, 1975; Hoffmeister, 1986; Hoffmeister y Goodpaster, 1954; Howell, 1974; Howell y Hodgkin, 1976), en conjunción con la abundancia y escasez estacional de los recursos en dos hábitats tan contrastantes como lo son el bosque de cactáceas columnares y el bosque tropical caducifolio.

#### **8.8. PATRONES MIGRATORIOS DE *L. curasoe*.**

Los resultados obtenidos en este trabajo y lo ya discutido previamente, apoyan el planteamiento de la hipótesis de los movimientos altitudinales de que no existe un sólo patrón migratorio latitudinal generalizado desde el sur de los Estados Unidos hasta el sur de México (Rojas-Martínez et al., 1999). Lo que parece estar ocurriendo dentro del rango de distribución continental en México, es que existen dos poblaciones de *L. curasoe* que difieren ampliamente en sus patrones reproductivos y migratorios, como ya había sido sugerido por Ceballos et al. (1997). En las Figuras 16 y 17 se puede observar la propuesta de los patrones migratorios generales, para las dos poblaciones continentales de esta especie.

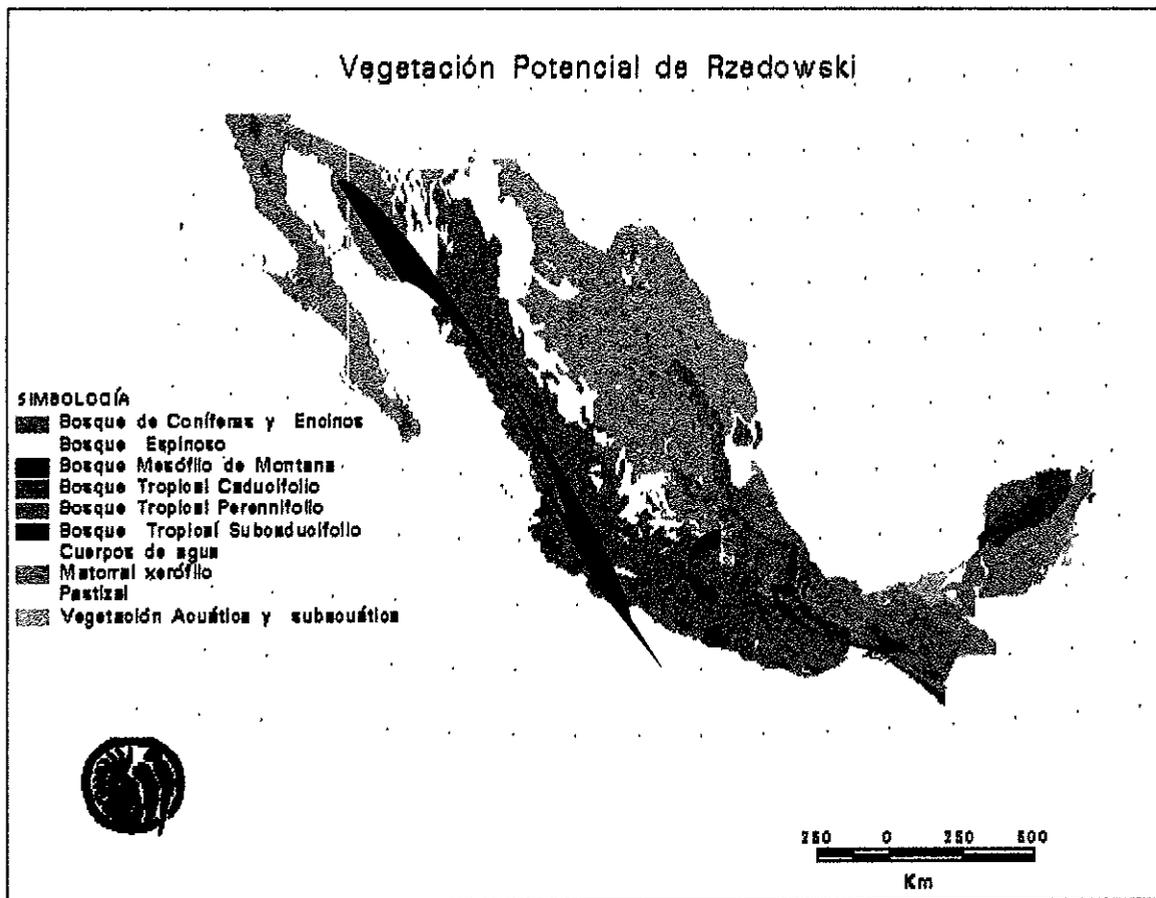


FIG. 16. Patrón de la migración de *L. curasoae* (otoño-invierno)

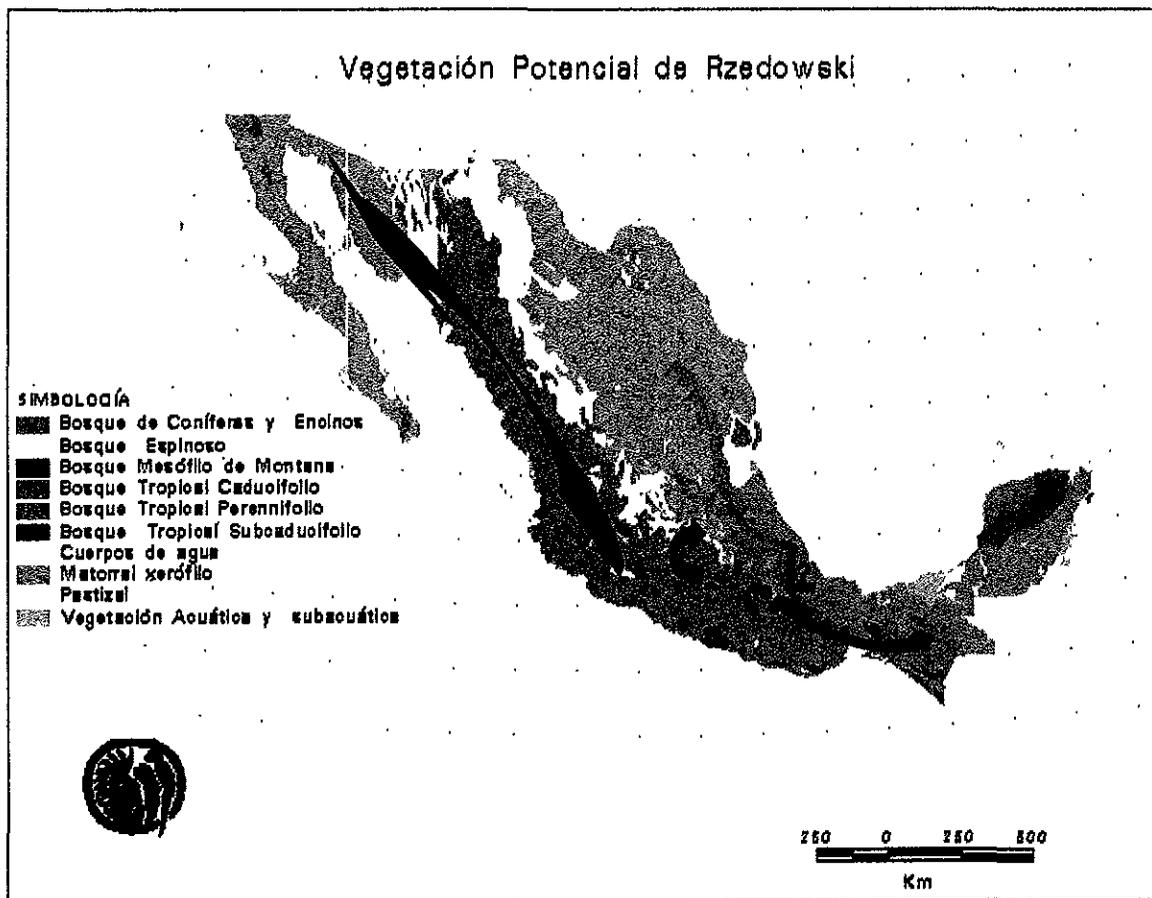


FIG. 17. Patrón de la migración de *L. curasoae* (primavera-verano)

La "población de los nacimientos de primavera" es aquella que migra entre el trópico de México (al menos tan al sur como la región de Chamela, Jalisco) y el Desierto de Sonora. Existe gran cantidad de información que describe este patrón migratorio y del que se desprenden las características del síndrome migratorio de la población septentrional de *L. curasoae* (Alcorn et al., 1959 y 1962; Alcorn y Olin, 1961; Baker y Cockrum, 1966; Baker et al., 1971; Ceballos et al., 1997; Cockrum, 1991; Cockrum y Ordway, 1959; Cockrum y Bradshaw, 1963; Cockrum y Petryszyn 1991; Cook, 1986; Findley et al., 1975; Fleming, 1995; Fleming et al., 1993, 1994, 1996, 1998a, 1998b; Hayward y Cockrum, 1971; Hevly, 1979; Hoffmeister, 1970, 1986; Hoffmeister y Goodpaster, 1964; Horner et al., 1998; Howell, 1974, 1979, 1980; Howell y Roth, 1981; Hoyt et al., 1994; Loomis y Davis, 1965; McGregor et al., 1962; Ramírez-Pulido et al., 1977; Watkins et al., 1972; Wilkinson y Fleming, et al., 1996). En este trabajo ya se ha argumentado el cómo la biología de esta población es parecida a la de la "población de los nacimientos de invierno", sin embargo, en este apartado se mencionarán las características que difieren entre los patrones migratorios de ambas poblaciones.

Los nombres asignados a éstas por Ceballos et al. (1997), nos indican que la primera gran diferencia entre ambas, ocurre en su actividad reproductiva. Sus patrones reproductivos están invertidos temporalmente, ya que en la población del norte, el periodo de lactancia está sincronizado de modo que ocurre en primavera-verano (Alcorn y Olin, 1961; Alcorn et al., 1962; Barbour y Davis, 1969; Ceballos et al., 1997; Cockrum, 1991; Cockrum y Ordway, 1959; Fleming et al., 1998a; Hayward y Cockrum, 1971; Hoffmeister, 1970, 1986), mientras que en la población del centro-sur, los resultados obtenidos y otros previamente reportados (Martínez-Coronel et al., 1996; Quiroz et al., 1986; Riechers et al., 1998; Sánchez-Quiroz et al., 1996), indican que la lactancia está sincronizada de modo que ocurre en el periodo otoño-invierno. La segunda gran diferencia corresponde precisamente al hábitat donde ocurren los partos y lactancia, y en consecuencia al tipo de recursos con los que ambas poblaciones sincronizan su periodo reproductivo. La del norte sincroniza la lactancia con el pico en la disponibilidad de recursos del Desierto de Sonora; principalmente plantas CAM como *Carnegia gigantea*, *Pachycereus pringlei*, *Stenocereus thurberi*, *Agave parryi* y *A. palmeri* (Cockrum, 1991; Fleming et al., 1994, 1996, 1998a; Hayward y Cockrum, 1971; Hevly, 1979, Horner et al., 1998;

Howell, 1979; Howell, 1980, Howell y Roth, 1981; Schaffer y Schaffer, 1977). Por su parte, la población del centro y sur lo hace con el pico en la disponibilidad de recursos florales del bosque tropical caducifolio del Balsas y Chiapas, representado principalmente por plantas  $C_3$  correspondientes a las familia Bombacaceae, Convolvulaceae y Caesalpinaceae (O.-Salazar y R.-Fernández, 2000).

Lo interesante y al mismo tiempo complejo de este escenario, es que en otoño-invierno, ambas poblaciones se encuentran en el mismo hábitat: el bosque tropical caducifolio (Figura 16). Pero mientras una de las poblaciones está compuesta casi exclusivamente por hembras, que están produciendo la camada del año en las "cuevas de calor" del Balsas y Chiapas, la otra población está formando refugios de cópula en occidente, donde la proporción sexual es de 1:1 (Ceballos et al, 1997; O.-Salazar y R.-Fernández, 2000). Posteriormente en primavera-verano, la población del norte migra hacia el Desierto de Sonora (principalmente hembras) donde ocurren los partos y lactancia en las "cuevas de calor", mientras que la otra, migra hacia los desiertos centrales de México (Figura 17), donde se forman los refugios de cópula que también tiene una proporción sexual de 1:1 (Álvarez et al., 1999; Cruz-Romo, 2001; Villalpando y Álvarez, 1998).

La explicación de esta inversión espacial y temporal de los patrones migratorio-reproductivos, es bastante compleja desde un punto de vista ecológico. Considerando que en el bosque tropical caducifolio de occidente el pico en la disponibilidad de recursos ocurre en otoño-invierno (O.-Salazar y R.-Fernández, 2000), es difícil explicar el por qué la colonia de *L. curasoae* que alcanza los 75, 000 murciélagos en la bahía de Chamela en la misma época del año (Ceballos et al., 1997), no forma un refugio de maternidad como ocurre en las cuevas del Balsas y Chiapas. ¿Por qué esta colonia que pertenece a la "población de los nacimientos de primavera", no muestra una sincronización de su periodo de lactancia con la abundancia de recursos del bosque tropical caducifolio?; ¿Por qué la "población de los nacimientos de primavera" invierte su patrón reproductivo con respecto de la "población de los nacimientos de invierno"?; ¿Por qué las dos poblaciones no muestran sincronía en cuanto a los patrones reproductivos?

Una de las preguntas que surgen (y que quizá responda la anterior) es: ¿Existirá sólo una gran población de machos dentro de todo el rango de distribución de la especie?. Si esto ocurriera así, esa población de machos se movería entre verano y otoño de los desiertos centrales de México, hacia el bosque tropical caducifolio de occidente, donde copularía a la población de hembras que migraría hacia el norte. Posteriormente entre el invierno y la primavera, esa población de machos se movería del bosque tropical caducifolio de occidente hacia los desiertos centrales de México, donde ahora copularía a las hembras que parirían en la Cuenca del Balsas y Chiapas. Las preguntas serían: ¿Esta "escasez" de machos explicaría la inversión en los patrones reproductivos y migratorios de las dos poblaciones? ; en un contexto evolutivo: ¿Sería ésta la estrategia que tuvo que seguir *L. curasoae* para poder invadir los desiertos subtropicales a partir de una distribución inicialmente tropical?

Es altamente probable que exista un intercambio de migrantes entre las dos poblaciones de *L. curasoae*. Existen dos factores que permiten pensar esta posibilidad. Considerando su medio locomotor, no existe ninguna barrera geográfica entre la región de occidente y las colonias que se distribuyen entre la Cuenca del Balsas y los desiertos centrales de México (García y Falcón, 1993). El segundo factor y quizá el más importante, son algunos registros de capturas que son hasta cierto punto desconcertantes. Por ejemplo, Ceballos et al. (1997) reportan la captura de dos hembras lactantes en marzo de 1993 en el refugio de bahía de Chamela, fecha en que el grueso de la colonia ya ha migrado probablemente hacia el Desierto de Sonora. Estos autores discuten sus capturas de la siguiente forma: " Our capture of two lactating females in March 1993 in Jalisco is puzzling and does not fit the reproductive ecenario" (Nuestra captura de dos hembras lactantes en marzo de 1993 en Jalisco es enigmática y no se adecua al escenario reproductivo). Posteriormente O.-Salazar y R.-Fernández (2000) capturaron 117 juveniles en el mismo refugio en el mes de enero. El desconcierto que generan estos registros, es que no se explican según el patrón migratorio y reproductivo de la "población de los nacimientos de primavera", que es el que sigue el grueso de esta colonia (de 75,000 individuos), pero estos registros sí se explicarían con el patrón migratorio y reproductivo de la "población de los nacimientos de invierno". Estas capturas indican que es muy probable que exista

flujo de migrantes entre ambas poblaciones, sin embargo, quedará por contestar hasta qué grado ocurre este fenómeno.

### 8.9. PRESENCIA ESTACIONAL DE *L. nivalis*.

En este trabajo ya se ha discutido la inconveniencia de interpretar la biología migratoria de una especie, a partir de los patrones de capturas o de los patrones fenológicos y reproductivos de las comunidades de plantas de las que se alimentan estos murciélagos. En el caso de *L. nivalis*, también se considera que puede permanecer todo el año en el centro de México, mediante los movimientos altitudinales entre los matorrales xerófitos, el bosque tropical caducifolio y los bosques de pino-encino (Rojas-Martínez, 1996). En este caso también se plantea que al no llevar a cabo una migración latitudinal, *L. nivalis* no es migratorio en el centro de México (Rojas-Martínez, 1996).

Los resultados obtenidos en este trabajo, no apoyan los hábitos no migratorios de este murciélago. En las cuatro cuevas estudiadas, la presencia de *L. nivalis* fue marcadamente estacional. El periodo de uso fue muy similar en los tres refugios ubicados en la zona limitrofe entre el Eje Volcánico Transversal y la Cuenca del Balsas, y se concentró principalmente en otoño-invierno; solamente en la Cueva de la Peña se mantuvo una colonia de machos durante la primavera. En el refugio restante ubicado en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, la presencia de *L. nivalis* también fue muy estacional, registrándose una colonia de machos solamente durante el verano.

Estos resultados obtenidos en el sur de la distribución de la especie, concuerdan con reportes previos sobre la marcada estacionalidad de este taxa, pero en otras regiones de México y los Estados Unidos (Cockrum y Petryszyn, 1991; Easterla, 1972; Findley et al., 1975; Hoyt et al., 1994; Moreno-Valdéz, 1988 Schmidly, 1991; Wilson et al , 1985).

## 8.10. PATRONES REPRODUCTIVOS DE *L. nivalis*.

**8.10.1. Patrones reproductivos.** En este trabajo se reporta el primer refugio de cópula para esta especie (Cueva del Diablo), siendo altamente probable que las otras dos cuevas también lo sean. En un estudio previo realizado en Las Grutas, se menciona la posibilidad de que ocurran cópulas de *L. nivalis*, ya que las hembras quedan preñadas antes de partir en marzo (Huerta-Zamacona, 1991).

El hecho de que el murciélago-hocicudo mayor haya mostrado un patrón reproductivo tan parecido en las tres cuevas ubicadas en el límite sur de su distribución, permite conjeturar que se trata de la misma población. Los resultados obtenidos indican que estos tres refugios fueron utilizados en la misma proporción por machos y hembras en otoño-invierno. Fue en este periodo de tiempo, pero específicamente en noviembre y diciembre, cuando los machos mostraron actividad reproductiva. La actividad de los machos en estos refugios fue sincrónica a nivel poblacional, alcanzando un pico en el volumen de los testículos en diciembre. Las cópulas sólo se observaron en la Cueva del Diablo, sin embargo, es muy probable que también ocurran en los otros dos refugios, pues en febrero y marzo se capturaron hembras preñadas con fetos en estado de desarrollo similar en las tres cuevas. Solamente existen dos reportes relacionados con estos resultados. El primero de ellos corresponde a la Cueva de Las Grutas, donde se capturaron 3 hembras con embriones pequeños en 1982; una se capturó en enero con un embrión de 10 mm; las otras dos corresponden a febrero, una de las cuales tenía dos embriones de cuatro y 13 mm, y la otra un embrión de 11 mm (Huerta-Zamacona, 1991). El segundo reporte, es el de una hembra preñada que tenía un feto pequeño, capturada en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán en el mes de diciembre (Rojas-Martínez, 1996). Estas hembras con fetos pequeños también se explicarían con el pulso de actividad reproductiva de invierno. Una vez que las hembras preñadas y algunos machos dejan las cuevas ubicadas en el límite del Eje Volcánico Transversal, una de las preguntas que surgen es dónde ocurren los nacimientos de estas hembras preñadas.

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se capturaron 13 hembras preñadas entre marzo y junio, que tuvieron fetos grandes y gestación terminal (Rojas-Martínez,

1996); este autor refiere lo siguiente: "Entre las observaciones realizadas en este refugio, lo mismo que entre las capturas, no se detectó la presencia de crías o de jóvenes lo que implica que al parecer los nacimientos no ocurren en las zonas próximas a las muestreadas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán para ninguna de las tres especies, a pesar de la presencia de hembras gestantes y lactantes examinadas en la primavera". Es muy probable que estas 13 hembras capturadas en el valle (Rojas-Martínez, 1996), correspondan también al pulso de cópulas de invierno, sólo que con una preñez en un estado mucho más avanzado. También parece ser que las hembras preñadas no forman refugios de maternidad en esa zona de México.

El resto de la información que se ha reportado sobre las fechas en que podría ocurrir la lactancia de *L. nivalis*, indica que ocurre en el periodo primavera-verano (Barbour y Davis, 1969; Davis, 1974; Easterla, 1972; Schmidly, 1991). Estos autores han estudiado a *L. nivalis* principalmente en Estados Unidos; específicamente en la zona de Trans-Pecos, donde se ubica la cueva del Monte Emory. Ellos reportan que cuando la presencia de esta especie se intensifica en julio en la cueva, todavía es posible encontrar algunas hembras lactantes, pero la mayoría de los murciélagos adultos ya son hembras postlactantes y los juveniles están casi maduros. Esto ha llevado a varios autores a sugerir que las crías nacen en México, en el periodo comprendido entre abril y junio, previo a la llegada de los murciélagos al área del Big-Bend (Barbour y Davis, 1969; Davis, 1974; Easterla, 1972; Hensley y Wilkins, 1988; Schmidly, 1991). El registro de cuatro hembras lactantes capturadas a mediados de julio, cerca de Bella Unión, Coahuila, estaría dentro de este escenario reproductivo (Wilson et al., 1985).

Considerando los resultados obtenidos en este trabajo, y lo previamente discutido, es muy probable que las hembras preñadas en el sur de la distribución de la especie, sean las que formen los refugios de maternidad en alguna región del norte de México. Existe un registro histórico de *L. nivalis* provisto por Koestner (1941), quien reportó una colonia de 10, 000 individuos en el verano de 1938, en una mina ubicada en el cerro Potosi (3, 500 msnm), cerca de la Joya, Nuevo León. Desafortunadamente este autor no menciona ningún dato sobre las condiciones reproductivas de esta colonia, pero por la fecha en que hace uso de este refugio,

podría tratarse de una colonia de maternidad. Otro refugio que podría ser utilizado durante este periodo de lactancia, podría ser la cueva de los Coyotes, los Amoles, San Luis Potosí (800 msnm). Wilson et al. (1985) reportaron un pequeño grupo de *L. nivalis* haciendo uso de esta cueva (25-50) en el mes de julio -cuando es más probable que estén en las zonas altas de Texas y México-, sin embargo, las manchas amarillentas encontradas en las rocas del suelo indicaban la existencia de una colonia mucho mayor. Es muy probable que esta cueva sea utilizada con mayor intensidad en la primavera, que es cuando se da el pico en la reproducción de las cactáceas columnares (Valiente-Banuet et al., 1996); elementos dominantes del hábitat donde se encuentra la cueva.

No existe ninguna evidencia que sustente la poliestría de esta especie en el centro de México. El registro en el que se sustentó un segundo periodo de actividad reproductiva, fue aquel ya discutido de una hembra con un feto pequeño capturado en diciembre en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Rojas-Martínez, 1996). Este autor asoció este registro con 6 hembras preñadas capturadas en Veracruz por Hall y Dalquest (1963) en septiembre de 1947, sin embargo, las hembras referidas como *L. nivalis* realmente correspondían a *L. curasoae* (Arita y Humphrey, 1988). Volviendo al reporte de la hembra, su patrón reproductivo se explica dentro del pulso de cópulas que ocurre entre noviembre y diciembre en el centro de México. Además, el que se haya capturado una hembra preñada en diciembre, no significa que exista un segundo pulso reproductivo en otoño-invierno, como erróneamente también se razonó para *L. curasoae*, en primavera-verano (Rojas-Martínez, 1999).

Los resultados generados en este trabajo y la evidencia de la que se dispone, permite afirmar que el ciclo reproductivo de *L. nivalis* es monoéstrico, pero a diferencia de *L. curasoae*, parece ser que sólo existe un grupo reproductivo a lo largo de todo el rango de distribución.

**8.10.2. Segregación sexual.** El hecho de que durante cinco veranos seguidos sólo se hayan capturado tres machos adultos en el Monte Emory (Easterla, 1972), y que en general se hayan reportado muy pocos para Texas, ha llevado a sugerir a varios autores la existencia de un mecanismo de segregación sexual, durante la época en

que ocurren los partos y lactancia. De esta forma los machos aparecerían rara vez en la parte más septentrional del rango de distribución en primavera-verano (Dalquest y Walton, 1970; Davis, 1974; Hensley y Wilkins, 1988; Schmidly, 1991).

El que en la Peña haya quedado una colonia de machos en primavera, y que exista una colonia muy numerosa de machos (sin actividad reproductiva) en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán en el verano, podría apoyar este escenario de segregación sexual en un contexto macrogeográfico. Mientras la colonia que migraría hacia el norte estaría compuesta principalmente por hembras preñadas, los machos migrarían entre los hábitats del centro de México durante el periodo primavera-verano, época en que ocurren los partos y lactancia.

#### **8.11. PATRONES ALIMENTARIOS DE *L. nivalis*.**

**8.11.1 Patrones alimentarios de *L. nivalis* en el sur de su distribución.** Los resultados indican que en los tres refugios ubicados en la zona de transición entre el bosque templado y el bosque tropical caducifolio, los patrones alimentarios son muy similares. En las tres cuevas se observó una dieta dominada por recursos CAM en los meses en que aparecieron los murciélagos (a finales del verano). Posteriormente, a finales del otoño hubo un cambio significativo en la dieta de *L. nivalis* en Las Grutas y el Diablo, debido a un incremento en la proporción de recursos C<sub>3</sub>.

Los resultados muestran que la dieta de *L. nivalis* está ampliamente dominada (entre 70 y 90%) por los recursos CAM desde el mes de agosto hasta octubre. Existen dos elementos que permiten suponer un dominio de las plantas del género *Agave* durante estos meses. El primero es el hecho de que entre junio y noviembre, el 84.2% de las especies del género *Agave* florecen en Norteamérica (Gentry, 1982); el segundo y relacionado con el anterior, es la abundante presencia de granos de polen de *Agave* sp en las preparaciones provenientes del rostro y las excretas de los murciélagos capturados en la Peña y el Diablo (análisis en proceso). Así, mientras que en el bosque tropical caducifolio ya existe un aumento significativo en la disponibilidad de recursos para septiembre y noviembre (O - Salazar y R -Fernández, 2000), *L. nivalis* no hace un uso extensivo de ellos

(principalmente derivados metabólicos C<sub>3</sub>) y más bien selecciona el alimento provisto por el pico en la disponibilidad de recursos de las plantas del género *Agave*

Entre octubre y noviembre hay un aumento en la proporción de recursos C<sub>3</sub>. Es muy probable que este aumento de los derivados metabólicos C<sub>3</sub> esté correlacionado con el pico en la disponibilidad de recursos del bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas, que probablemente ocurre entre el otoño e invierno, como en el occidente de México (O.-Salazar y R.-Fernández, 2000). Los resultados preliminares del análisis de las muestras de polen, arrojan que especies como *Ipomoea arborescens* y algunas especies de la familia Bombacaceae, son elementos utilizados por esta especie. El único registro existente de estas plantas en la dieta de *L. nivalis* corresponde a Álvarez y González (1970), quienes capturaron nueve ejemplares cerca de Turundeo, Michoacán, encontrando las siguientes proporciones: *Ipomoea* (2.2%), *Ceiba* (28.9%) y *Agave* (36.3%). Desafortunadamente los autores no mencionan la fecha en que capturaron a estos animales.

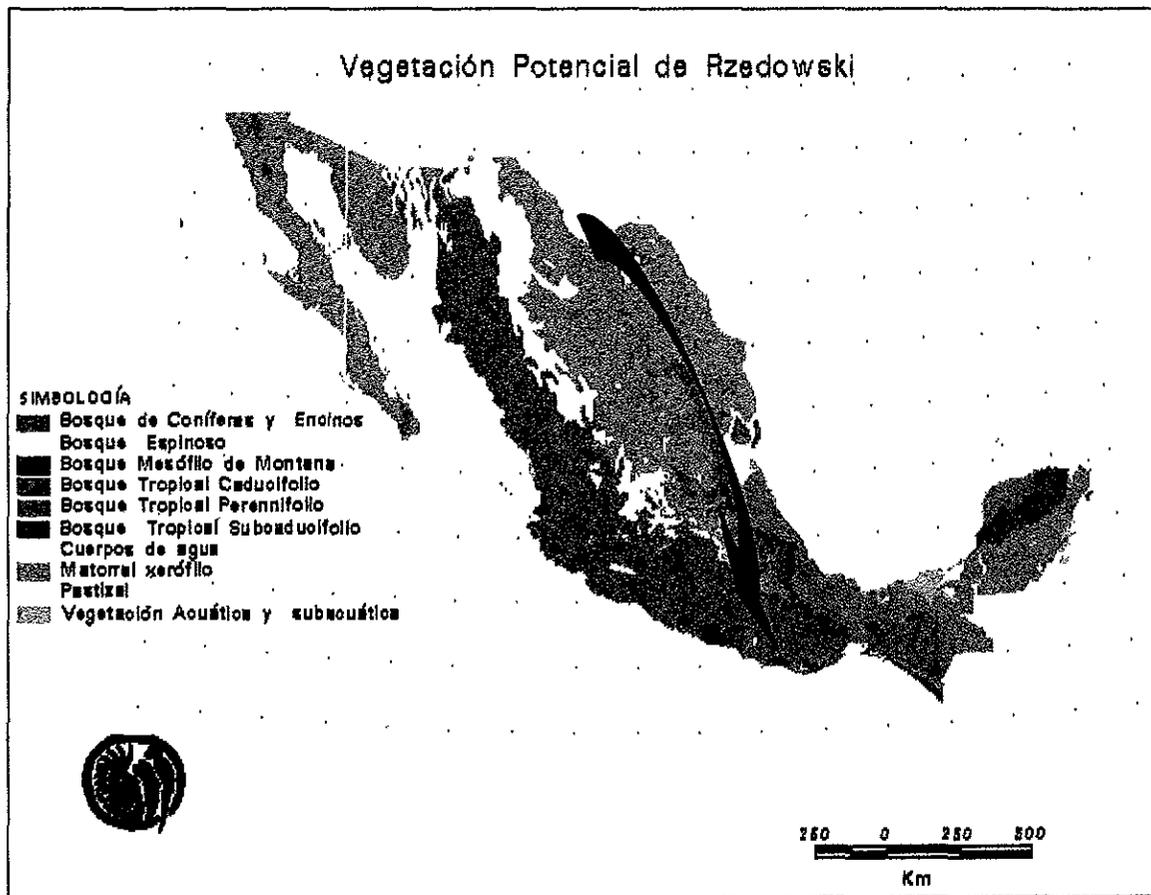
Los resultados también indican que *L. curasoae* selecciona los refugios de la Peña, Las Grutas y el Diablo, por su posición intermedia entre los recursos del bosque tropical caducifolio de la cuenca del Balsas y los de las zonas altas del Eje Volcánico Transversal. En este caso particular, la dieta de *L. nivalis* no parece estar determinada por los recursos provistos por el hábitat circundante a la cueva. Esta situación se explica fácilmente, debido a que es muy probable que *L. nivalis* tenga una capacidad locomotora incluso mayor a la mostrada por *L. curasoae* (Horner et al., 1998), debido a que es en promedio 8 g más pesado, así que volando a partir de estos refugios, el bosque templado o el tropical está muy cerca.

## 8.12. PATRÓN MIGRATORIO DE *L. nivalis*.

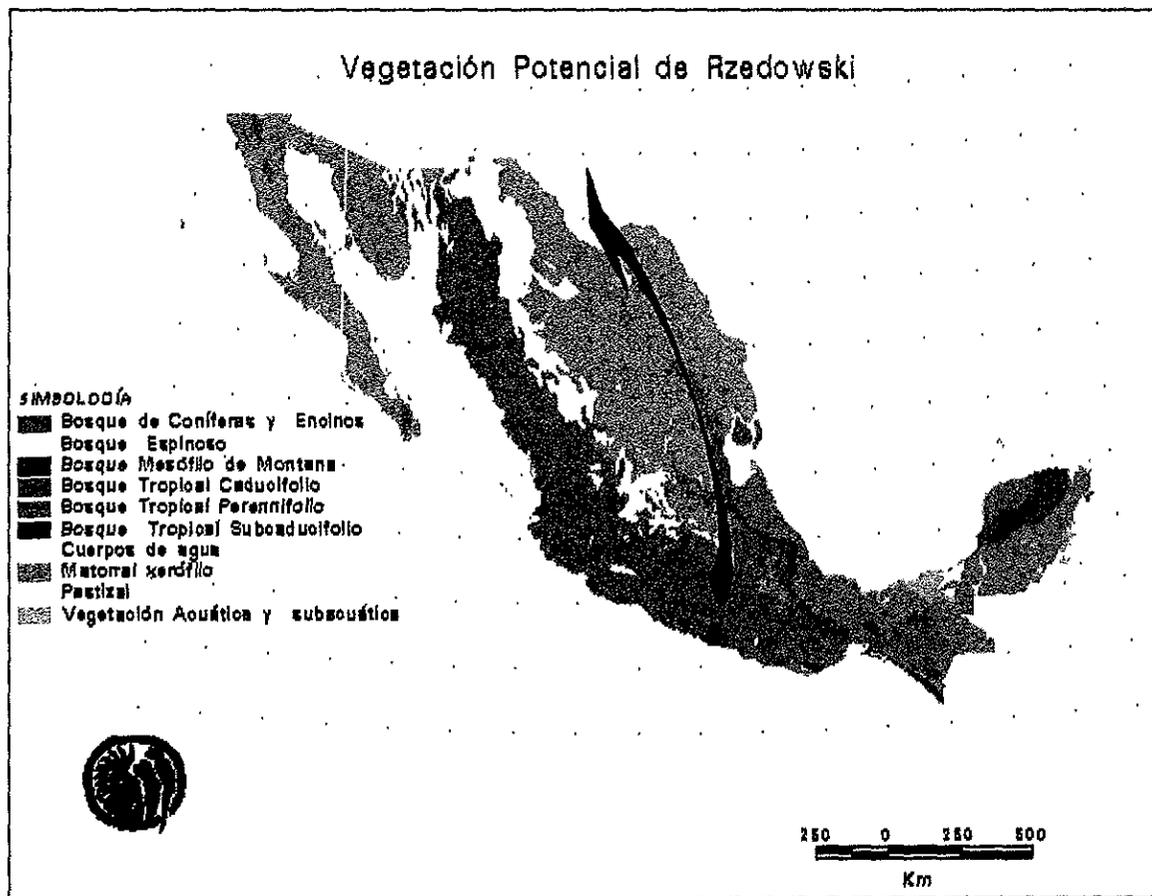
La todavía mayor especialización de este taxón en ciertos recursos florales, en conjunción con el carácter estacional de los mismos, ha orillado a esta especie a responder a la escasez estacional del alimento mediante la migración. Como consecuencia de este evento tan costoso energéticamente, el ciclo reproductivo parece ser también monoéstrico y sincrónico a nivel poblacional. Así, la lactancia ocurriría en el periodo de mayor disponibilidad de recursos florales en el norte de México y sur de los Estados Unidos. En las Figuras 18 y 19 se puede apreciar la propuesta del patrón migratorio seguido por *L. nivalis*.

Los resultados obtenidos en este trabajo, sugieren fuertemente que en el caso de *L. nivalis* parece existir sólo un grupo reproductivo a lo largo de todo el rango de distribución de la especie. Esto apoya lo planteado por otros autores, en el sentido de que después de dejar Texas y el norte de México (en agosto), los murciélagos migran hasta el sur de México, donde la especie alcanza el límite meridional de su distribución (Barbour y Davis, 1969; Kunz, 1982; Schmidly, 1991), sin embargo, también es probable que esta migración latitudinal sólo sea llevada a cabo principalmente por las hembras preñadas (finales del invierno), y posteriormente a finales del verano, por las hembras postlactantes y la camada del año. La migración de los machos sería entonces, un movimiento con un patrón longitudinal-altitudinal, entre los diferentes hábitats del centro de México.

Los resultados de los hábitos alimentarios mediante los isótopos estables de carbono, muestran que *L. nivalis* hace un uso limitado de los recursos  $C_3$ . Esta limitación en la explotación de los recursos del bosque tropical caducifolio por parte de *L. nivalis*, ha restringido su espectro alimentario en comparación con *L. curasoae* y se puede decir que es un taxa mucho más especializado en recursos CAM. Probablemente esta evolución diferencial de la nectarivoría en las especies de *Leptonycteris*, en conjunción con los hábitos migratorios del género, han ocasionado ciertas restricciones ecológico-energéticas para *L. nivalis*, que han tenido un efecto directo en la biología reproductiva de este murciélago, dando como resultado sólo un evento reproductivo en lo que comprende todo su rango de distribución, y en consecuencia una sola población



**FIG. 18.** Patrón de la migración de *L. nivalis* (otoño-invierno)



**FIG. 19.** Patrón de la migración de *L. nivalls* (primavera-verano)

### 8.13. PATRONES ALIMENTARIOS ENTRE ESPECIES DEL GÉNERO *Leptonycteris*.

El único intento previo de estimar si existía o no competencia por los recursos alimentarios entre especies del género *Leptonycteris*, proviene del estudio palinológico realizado por Álvarez y González (1970). Aunque estos autores concluyen que "no existe una diferencia marcada en los hábitos alimentarios de las especies estudiadas de *Leptonycteris*", esta conclusión es muy endeble, pues sólo capturaron 12 ejemplares de *L. nivalis* y compararon los resultados de estos murciélagos contra cientos de ejemplares capturados de *L. curasoae*.

Los isótopos estables de carbono tienen la ventaja por sobre las técnicas tradicionales en el estudio de la dieta, de que se obtienen resultados sobre lo que la especie ha asimilado en un periodo de tiempo (Fleming, 1995). Esto sin duda es una gran ayuda cuando se trata de cuantificar lo que consumen especies hermanas y simpátricas. En ese sentido, este trabajo es la primera estimación cuantitativa de lo que consumen ambas especies de *Leptonycteris*, cuando las dos hacen uso de un mismo hábitat. La comparación se hizo a partir de las muestras provenientes del periodo otoño-invierno, época en la que *L. nivalis* forma refugios de cópula en la Cueva del Diablo, y *L. curasoae* refugios de maternidad en las "cuevas de calor" de la Cuenca del Balsas. Los resultados de este periodo de tiempo muestran que, existe una diferencia de más de dos partes por mil entre los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  del tejido muscular de las dos especies de *Leptonycteris*. Cuando se traduce esto en proporciones relativas, se puede apreciar mucho mejor la diferencia. Mientras *L. curasoae* ingiere principalmente recursos  $\text{C}_3$ , *L. nivalis* invierte el dominio de estos derivados metabólicos por los CAM.

Como ya se discutió en el apartado anterior, en el otoño existe una gran cantidad de recursos  $\text{C}_3$  disponibles para las dos especies de *Leptonycteris* en la Cuenca del Balsas (O.-Salazar y R.-Fernández, 2000), pero también parece existir un pico en la disponibilidad de recursos provisto por los Agaves (Gentry, 1982). De esta forma, existe un pico de abundancia en recursos  $\text{C}_3$  y al mismo tiempo otro pico de recursos CAM (en el Eje Volcánico Transversal). Los patrones alimentarios

de *L. nivalis*, muestran que selecciona preferentemente el segundo pico. Esta selección de los recursos CAM por sobre los  $C_3$ , apoyaría fuertemente el planteamiento de que es mucho más especializada en el consumo de agaves, que de las plantas típicas del bosque tropical caducifolio (Arita, 1991; USFWS, 1994; Wilson et al., 1985). En contraposición, *L. curasoae* muestra un patrón alimentario donde los recursos  $C_3$  dominan su dieta. Estos resultados indican claramente que existe una explotación diferencial de los recursos CAM- $C_3$  entre las dos especies del género *Leptonycteris* durante este periodo de tiempo.

Posteriormente en invierno se da un aumento en la proporción de recursos  $C_3$  en la dieta de los dos *Leptonycteris*, y aunque *L. nivalis* asimila una mayor proporción de éstos, las diferencias significativas entre los patrones alimentarios se mantienen. De esta forma se mantiene el uso diferencial del bosque tropical caducifolio por ambas especies.

Las consecuencias ecológicas de estos patrones alimentarios tan disímiles, en la época en que "desaparece" el mecanismo de segregación altitudinal propuesto por Arita (1991), son enormes. Estos resultados muestran claramente que existe un mecanismo ecológico de segregación alimentaria entre especies del género *Leptonycteris*, ya que las diferencias entre estos patrones son de gran magnitud. Es probable que este mecanismo de segregación alimentaria, sea el que permita la sintopía de las dos especies de murciélagos nectarívoros.

Los resultados también muestran que *L. nivalis* es una especie con un espectro alimentario mucho más reducido, pues sólo en otoño-invierno es cuando utiliza los recursos del bosque tropical caducifolio y lo hace en menor grado que *L. curasoae*.

## 9. CONCLUSIONES

- ❖ *L. curasoae* selecciona la migración en el trópico como respuesta conductual ante el fenómeno de la estacionalidad de los hábitats donde se distribuye.
- ❖ Las colonias estudiadas en este trabajo corresponden a la "población de los nacimientos de invierno", que es la que probablemente migra entre los desiertos centrales de México y el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas y Chiapas.
- ❖ El ciclo reproductivo de *L. curasoae* es monoéstrico estacional en el trópico.
- ❖ El grupo poblacional tropical de *L. curasoae* selecciona varias de las propiedades de la historia de vida de la "población de los nacimientos de primavera", como el comportamiento de refugio consistente en la selección de "cuevas de calor, aglomeración de miles de murciélagos y la segregación sexual durante los partos y lactancia.
- ❖ *L. nivalis* también selecciona el comportamiento migratorio en el sur de su distribución ante el mismo fenómeno de la estacionalidad del alimento.
- ❖ *L. nivalis* muestra un pulso reproductivo en invierno, representado por la actividad testicular de los machos y las cópulas que ocurren principalmente en noviembre y diciembre.
- ❖ Es probable que las hembras preñadas en el sur de la distribución, sean las que forman los refugios de maternidad en el norte de México en el periodo primavera-verano.
- ❖ Es también probable que en el caso de *L. nivalis* sólo exista un grupo poblacional a lo largo de todo el rango de distribución de la especie.

- ❖ *L. nivalis* es mucho más especializado en recursos CAM que *L. curasoae*, debido a que hace un uso mucho más limitado de los derivados metabólicos C<sub>3</sub>.
  
- ❖ Existe un mecanismo ecológico de segregación alimentaria entre especies de *Leptonycteris*, cuando ambas ocupan el bosque tropical caducifolio de la Cuenca del Balsas. Quizá este mecanismo de segregación alimentaria sea el que permite la sintopía entre las dos especies de murciélagos nectarívoros.
  
- ❖ Quizá la evolución diferencial en la nectarivoría de ambas especies de *Leptonycteris*, en conjunción con los hábitos migratorios del género, sean los que expliquen por qué sólo existe un grupo poblacional de *L. nivalis*.

## 10. BIBLIOGRAFÍA

- Aguiar, S y A Ruiz. 1995 Una comunidad de murciélagos en una "cueva de calor" como factor determinante en el sostenimiento de la diversidad animal cavernícola. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 72 pp.
- Alcorn, S.M , S.E. McGregor, G.D Butler, Jr. y E.B. Kurtz, Jr. 1959 Pollination requirements of the saguaro (*Carnegia gigantea*) Cactus and Succulent Journal, 31: 39-41.
- Alcorn, S.M. y G. Olin. 1961. Pollination of saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats and honeybees. Science, 133: 1594-5
- Alcorn, S.M., S.E., McGregor y G. Olin 1962. Pollination requirements of the organpipe cactus. Cactus and Succulent Journal, 34 134-138.
- Álvarez, T y L.Q. González 1970. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. Anales de la Escuela de Ciencias Biológicas (México), 18: 137-165
- Álvarez, T. y C López-Vidal 1996. Estudio de la migración de *Leptonycteris* en el centro de México. Memorias del III Congreso Nacional de Mastozoología, 1-2.
- Álvarez, T, N Sánchez-Casas y J.A Villalpando. 1999. Registro de los movimientos de *Leptonyctens yerbabuena* en el centro de México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México, 45: 9-15.
- Anthony, E.L.P 1988. Age determination in bats. Pp. 47-58. in: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T.H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, 533 pp.
- Arbingast, S.A , C.P. Blair, J.R. Buchanan, R.H. Ryan, M.E. Bonine, C.C. Gill, R.K. Holz, C.A.R. Marin y J.P Weiler. 1979. Atlas of Mexico. Bureau of Business Research, The University of Texas System, Austin, 163 pp.
- Arends, A., F.J Bonaccorso y M. Genoud. 1995. Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from a semiard thorn forest in Venezuela Journal of Mammalogy, 76(3): 947-956.
- Arita, H.T. 1991. Spatial segregation in long-nosed bats, *Leptonycteris nivalis* and *Leptonycteris curasoae*, in Mexico. Journal of Mammalogy, 72(4): 706-714
- Arita, HT y S R. Humphrey. 1988 Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del género *Leptonyctens* (Chiroptera: Phyllostomidae). Acta Zoológica Mexicana (n.s), 29: 1-60.
- Arita, H.T. y C. Martínez del Río. 1990 Interacciones flor-murciélago: un enfoque zoocéntrico. Publicaciones especiales, No. 4, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 35 pp.
- Arita, H T. 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. Journal of Mammalogy, 74(3): 693-702
- Ávila-Flores, R 2000. Patrones de uso de cuevas en murciélagos del centro de México Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, 121 pp.

- Barbour, R.W y W H Davis 1969 Bats of America University Press of Kentucky, Lexington, 286 pp.
- Baker, R.H., R.W. Cruden e I Baker. 1971. Minor parasitism in pollination biology and its community function: the case of *Ceiba acuminata*. *BioScience*, 21: 1127-1129.
- Baker, R.J. y E.L. Cockrum. 1966 Geographic and ecological range of the long-nosed bats, *Leptonycteris* *Journal of Mammalogy*, 47: 329-331.
- Bender, M.M 1971 Variations in the  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry*, 10: 1239-1244.
- Bonaccorso, F.J 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 24: 359-408.
- Bullock, S.H y A Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 17(4). 287-301.
- Carter, D.C y J.K. Jones, Jr. 1978. Bats from the Mexican State of Hidalgo. *Occasional Papers, The Museum Texas Tech University*, 54: 1-12.
- Ceballos, G., T.H. Fleming, C. Chavez y J Nassar 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera. Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico *Journal of Mammalogy*, 78(4): 1220-1230
- Cockrum, E.L. 1956. Homing, movements, and longevity of bats *Journal of Mammalogy*, 37(1): 48-57.
- Cockrum, E.L 1991. Seasonal distribution of Northwestern populations of the long-nosed bats, *Leptonycteris sanborni* Family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoológica*, 62(2): 181-202.
- Cockrum, E.L., y E Ordway. 1959. Bats of the Chincahua Mountains, Cochise County, Arizona. *American Museum Novitates*, 1938: 1-35.
- Cockrum, E.L y G.V.R Bradshaw 1963. Notes on mammals from Sonora, Mexico. *American Museum Novitates*, 2138. 1-9.
- Cockrum, E.L y R.J. Hayward. 1962 Hummingbird bats. *Natural History*, 71: 38-43
- Cockrum, E.L., e Y. Petryszyn. 1991 The long-nosed bat, *Leptonycteris*: an endangered species in the Southwest?. *Occasional Papers The Museum Texas Tech University*, 142: 1-32
- Cook, J.A. 1986 The mammals of the Animas Mountains and adjacent areas, Hidalgo County, New Mexico. *Occasional Papers The Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, Albuquerque*, 4: 1-2 y 10.
- Cruz-Romo, J.L 2001 Dinámica poblacional de una colonia de *Leptonycteris curasoae*, en una cueva situada en la zona tropical semiárida del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 54 pp.
- Dalquest, W.W 1953 Mammals of the Mexican State of San Luis Potosí Louisiana State University Press, Baton Rouge, 229 pp.
- Dalquest, W.W y D.W. Walton. 1970 Diurnal retreats of bats. Pp. 162-187, *in*. About bats: a chiropteran symposium (B.H. Slaughter y D.W Walton, eds ). Southern Methodist University Press, Dallas, 339 pp

- Davis, W.B. 1974. The mammals of Texas. Bulletin of the Texas Parks Wildlife Department, 41. 1-294
- Davis, W.B. y D.C. Carter. 1962. Review of the genus *Leptonycteris* (Mammalia: Quiroptera). Proceedings of the Biological Society of Washington, 75: 193-198
- DeMarais, D.J., J.M. Mitchell, W.G. Meinschein y J.M. Hayes. 1980 The carbon isotope biogeochemistry of the individual hydrocarbons in bat guano and the ecology of the insectivorous bats in the region of Carlsband, New Mexico. *Geochemica et Cosmochimica Acta*, 44 2075-2086
- DeNiro, M.J y S. Epstein 1978 Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42: 495-506.
- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18(4): 307-318
- Dingle, H., y S.A. Gauthreaux, Jr. 1991. Introduction to the symposium. the maturing of migration. *American Zoology*, 31: 153-155.
- Dingle, 1996. Migration, the biology of the life on the move. Oxford University Press, New York, 481 pp.
- Easterla, D.A. 1972. Status of *Leptonycteris nivalis* (Phyllostomidae) in Big Bend National Park, Texas. *The Southwestern Naturalist*, 17(3): 287-292.
- Easterla, D.A. 1973 Ecology of the 18 species of Chiroptera at Big Bend National Park, Texas. Part II NW Missouri State University Studies, 34: 54-165.
- Echeandía, T. 1979. M1. Del Atlántico al Pacífico un mundo de altiplanos, montañas y volcanes. Pp 1-10, in: Gran Atlas Enciclopédico Aguilar (ed. Aguilar S.A. De Ediciones). México, 15pp.
- Eguiarte, L., y A. Búrquez. 1987. Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, an iteroparous species of Agavaceae. *The Southwestern Naturalist*, 32(2): 169-178.
- Eguiarte, L.E., C. Martínez del Río y H. T. Arita 1987. El néctar y polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica*, 19: 74-82.
- Findley, J.S., A.H. Harris, D.E. Wilson y C. Jones. 1975. *Mammals of New Mexico*. The University of New Mexico Press, Albuquerque, 360 pp.
- Fleming, T.H. 1971. *Artibeus jamaicensis*: delayed embryonic development in a neotropical bat. *Science*, 171: 402-404
- Fleming, T.H. 1995 The use of stable isotopes to study the diets of plant-visiting bats. *Symposia of the Zoological Society of London*, 67: 99-110.
- Fleming, T.H., E.T. Hooper, y D.E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology*, 53(4): 555-569
- Fleming, T.H., R.A. Nuñez, y L.S.L. Stenberg. 1993. Nectar corridors and the diet of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia*, 94: 72-75.

- Fleming, T.H., S. Maurice, S.L. Buchmann y M.D. Tuttle 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 81(7): 858-867.
- Fleming, T.H., M.D. Tuttle, y M.A. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of *Sonoran Desert columnar cacti*. *The Southwestern Naturalist*, 41(3): 257-269.
- Fleming, T.H., A.A. Nelson y V.M. Dalton. 1998a. Roosting behavior of the lesser long-nosed bat, *Leptonycteris curasoae*. *Journal of Mammalogy*, 79(1): 147-155
- Fleming, T.H., S. Maurice y J.L. Hambrick. 1998b. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei*. *Evolutionary Ecology*, 12: 279-289.
- García, E. 1986. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana) 4ª ed. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 219 pp
- García, E. y Z. Falcón 1993. Nuevo Atlas Porrúa de la República Mexicana 9ª ed. Editorial Porrúa, Ciudad de México, 219 pp.
- Gardner, A.L. 1977. Feeding habits. Pp 293-350. *in*: Biology of bats of New World family Phyllostomidae. Part II (R.J. Baker, J.K. Jones, Jr. y D.C. Carter eds.). Special publications The Museum Texas Tech University, 364 pp.
- Gauthreaux, S.A., Jr 1979. Priorities in bird migration studies. *Auk*, 96: 813-815.
- Gentry, H.S. 1982. Agaves of continental North America. University of Arizona Press, Tucson, 670 pp
- Gifford, C.E. y D.R. Griffin. 1960. Notes of homing and migratory behavior of bats. *Ecology*, 41: 378-381
- Greenbaum, I.F. y C.J. Phillips. 1974. Comparative anatomy and general histology of tongues of long-nosed bats (*Leptonycteris sanborni* and *L. nivalis*) with reference to infestation of oral mites. *Journal of Mammalogy*, 55: 489-503
- Hall, E.R., y W.W. Dalquest. 1963. The mammals of Veracruz. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 14: 165-362
- Handley, C.O., D.E. Wilson, Jr y A.L. Gardner. 1991. Demography and natural history of the common fruit bat *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 511: 1-173
- Hayward, B.J., y E.L. Cockrum. 1971. The natural history of the western Long-nosed bat; *Leptonycteris sanborni*. *Office of research, Western New Mexico University*, 1(2): 71-123.
- Heithaus, E.R., T.H. Fleming y P.A. Opler 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56: 841-854.
- Hensley, A.P. y K.T. Wilkins. 1988. *Leptonycteris nivalis*. *Mammalian Species*, 307: 1-4.
- Herrera, L.G., T.H. Fleming y J.S. Findley. 1993. Geographic variation in carbon composition of the pallid bat, *Antrozous pallidus*, and its dietary implications. *Journal of Mammalogy*, 74(3): 601-606

- Herrera, L.G. 1997. Evidence of altitudinal movements of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Central Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 2: 117-118.
- Herrera, L.G., T.H. Fleming y L.S.L. Sternberg. 1998. Trophic relationships in a neotropical bat community: a preliminary study using carbon and nitrogen isotopic signatures. *Tropical Ecology*, 39(1): 23-29.
- Herrera, L.G., K.A. Hobson, L.M. Mirón, N.P. Ramírez, G.C. Méndez y V. Sánchez-Cordero. en prensa. Sources of protein in two species of phytophagous bats in a seasonal dry forest: evidence from stable isotope analysis. *Journal of Mammalogy*.
- Hevly, R.H. 1979. Dietary habits of two nectar and pollen feeding bats in Arizona and northern Mexico. *Journal of the Arizona Academy of Sciences*, 14: 13-18.
- Hoffmann, A., J.G. Palacios-Vargas y J.B. Morales-Malacara. 1986. *Manual de bioespeleología*. Universidad Nacional Autónoma de México 274 pp.
- Hoffmeister, D.F. 1957. Review of the long-nosed bats of the genus *Leptonycteris*. *Journal of Mammalogy*, 38(4): 454-461.
- Hoffmeister, D.F. 1959. Distributional records of certain mammals from southern Arizona. *Southwestern Naturalist*, 4: 14-19.
- Hoffmeister, D.F. 1970. The seasonal distribution of bats in Arizona. a case for improving mammalian range maps. *Southwestern Naturalist*, 15: 11-12.
- Hoffmeister, D.F. 1986. *Mammals of Arizona*. University of Arizona Press, Tucson, xx+ 602 pp.
- Hoffmeister, D.F. y W.W. Goodpaster. 1954. The mammals of the Huachuca Mountains. *Southeastern Arizona Illinois Biological Monographs*, 24: 1-152.
- Horner, M.A., T.H. Fleming, y C.T. Sahley. 1998. Foraging behaviour and energetics of a nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology*, 244: 575-586
- Howell, D.H. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 48A: 263-276
- Howell, D. y N. Hodgkin. 1976. Feeding adaptations in the hairs and tongues of nectar-feeding bats. *Journal of Morphology*, 148: 329-336.
- Howell, D.J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *American Naturalist*, 114: 23-49.
- Howell, D.J. 1980. Adaptive variation in diets of desert bats has implications for evolution of feeding strategies. *Journal of Mammalogy*, 61: 730-733.
- Howell, D.J. y D. Burch. 1974. Food habits of some Costa Rican Bats. *Revista de Biología Tropical*, 21(2): 281-294.
- Howell, D.J. y B.S. Roth. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. *Ecology*, 62: 3-7
- Hoyt, R.A., J.S. Altenbach y D.J. Hafner. 1994. Observations on long-nosed bats (*Leptonycteris*) in New Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 39(2): 175-179.

- Huerta-Zamacona, Ma.C. 1991 Los quirópteros de "Las Grutas" Ciudad Hidalgo, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, División de Ciencias y Humanidades, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, 105 pp.
- Humphrey, S.R. y F.J. Bonaccorso. 1979 Population and community ecology. Pp 409-441 in: Biology of bats of the New world family Phyllostomidae. Part III (R.J. Baker, J.K. Jones, Jr., y D.C. Carter, eds.). Special Publications. The Museum Texas Tech University, 16: 1-441.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21: 620-637.
- Johnson, C.G. 1960. A basis for a general system of insect migration and dispersal by flight. *Nature*, 186: 348-350.
- Kenedy, J.S. 1961. A turning point in the study of insect migration. *Nature*, 189: 785-791
- Kenedy, J.S. 1985. Migration, behavioral and ecological. Pp. 5-26 in: Migration: Mechanisms and Adaptive Significance (M.A. Rankin, ed.). Contributions of Marine Science, 27 (Suppl.), pp.
- Koestner, E.J. 1941 An annotated list of mammals collected in Nuevo Leon, Mexico, in 1938. *Great Basin Naturalist*, 2: 9-15
- Koopman, K.F. 1981 The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68(2) 352-369
- Kunz, 1982. Ecology of bats. Plenum Press, Nueva York, 425 pp.
- Leggett, W.C. 1977. The ecology of fish migrations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 285-308.
- Lim, B. 1970. Food habits and breeding cycle of the Malaysian fruit-eating bat, *Cynopterus brachyotis*. *Journal of Mammalogy*, 51:174-177.
- Loomis, R.B. y R.M. Davis. 1965. The vampire bat in Sonora, with notes on other bats from southern Sonora. *Journal of Mammalogy*, 46: 497.
- López, M.R. 1980. Ciudad Hidalgo. Monografías municipales. Gobierno del estado de Michoacán, México, 150pp.
- McGregor, S.E., S.M. Alcorn y G. Olin. 1962. Pollination and pollinating agents of the saguaro. *Ecology*, 259-267.
- McNab, B.K. 1976. Seasonal fat reserves of bats in two tropical environments. *Ecology*, 57: 332-338.
- McNab, 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. Pp 151-200 in: Ecology of bats. (T.H. Kunz ed.). Plenum Press, New York, 425 pp.
- Martínez-Coronel, M., M. Pérez-Gutierrez y J. Albores-Pérez. 1996 Los murciélagos de la cueva de "Los Laguitos", su importancia biológica y social. *Revista ICACH nueva época*, 1(2): 10-18.
- Medellín, R.A., H.T. Arita y O.H. Sánchez. 1997 Identificación de los murciélagos de México. Publicaciones Especiales, Núm. 2 Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. 83 pp.
- Medellín, R.A. y López-Forment W. 1986 Las cuevas: un recurso compartido. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica*, 55(3): 1027-1034
- Migula, P. 1969 Bioenergetics of pregnancy and lactation in European common voles. *Acta Theriologica*, 14: 167-179.

- Millar, J.S. 1978 Energetics of reproduction in *Peromyscus leucopus*: the cost of lactation. *Ecology*, 59: 1055-1061.
- Mirón-Melo, L. 2000. Análisis isotópico de la dieta de *Glossophaga soricina* Handleyi (Chiroptera: Phyllostomidae) en Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, 35 pp.
- Moreno-Valdez, A. 1998. Factores del hábitat que determinan la abundancia del murciélago magueyero grande (*Leptonycteris nivalis*) en Nuevo León, México. Memorias del IV Congreso Nacional de Mastozoología, P53.
- Nabhan, G.P. y T.H. Fleming. 1993. The conservation of new world mutualisms. *Conservation Biology*, 7(3): 457-459
- Osmond, C.B., W.G. Allaway, B.G. Sutton, J.H. Troughton, O. Queiroz, U. Luttge y K. Winter. 1973. Carbon isotope discrimination in photosynthesis of CAM plants. *Nature*, 246: 41-42.
- Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 2ª edición. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México. 521 pp.
- Quiroz, D.L., M.S. Xelhuanzi, y M.C. Zamora. 1986. Análisis palinológico del contenido gastrointestinal de los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuenae* de las grutas de Juxtlahuaca, Guerrero. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Serie Prehistoria, 62 pp.
- Racey, P.A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp 57-104. *in*: Ecology of bats. (T.H. Kunz ed.). Plenum Press, New York, 425pp.
- Ramírez-Priego, N. 2000. Estudio de los hábitos alimentarios del murciélago *Artibeus jamaicensis* mediante la determinación de variaciones estacionales en su composición isotópica de carbono y nitrógeno en la bahía de Chamela, Jalisco Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, 35 pp
- Ramírez-Pulido, J., A. Martínez, y G. Urbano. 1977. Mamíferos de la Costa Grande de Guerrero, México. Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica, 1: 243-292.
- Randolph, P.A., J.C. Randolph, K. Mattingly y M.M. Foster. 1977. Energy costs of reproduction in the cotton rat, *Sigmodon hispidus*. *Ecology*, 58: 31-45.
- Riechers, A., M. Martínez-Coronel y S. Gaona. 1998. Hábitos alimentarios de una colonia de maternidad de *Leptonycteris curasoae* de la cueva "Los Laguitos", Chiapas. Memorias del IV Congreso Nacional de Mastozoología, P66.
- Rojas-Martínez, A.M. 1996 Estudio poblacional de 3 especies de murciélagos nectarívoros considerados como migratorios y su relación con la presencia estacional de los recursos florales, en el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Balsas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 88 pp
- Rojas-Martínez, A.E. y A. Valiente-Banuet 1996. Análisis comparativo de la quiroptero fauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca *Acta Zoológica Mexicana*, 67: 1-23

- Rojas-Martínez, A.E., H.O. Godínez-Álvarez y A. Valiente-Vanuet. 1996. Frugivoría en tres especies de murciélagos glosófaginos en el centro de México. *Memorias del III Congreso Nacional de Mastozoología*, 47-48.
- Rojas-Martínez, A., A. Valiente-Banuet, M. Del C. Arizmendi, A. Alcantara-Eguren y H.T. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist?. *Journal of Biogeography*, 26, 1065-1077.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa. Ciudad de México, 432 pp.
- Salazar, O.K.A. y R.C.R. Fernández. 2000. Cambios en la abundancia y la utilización de recursos florales a través de un año en los murciélagos nectarívoros de la región de Chamela, Jalisco. *Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México*, 50 pp.
- Sánchez-Casas, N. y T. Álvarez. 1998. Estudio de la migración de *Leptonycteris yerbabuena* en el centro de México. *Memorias del IV Congreso Nacional de Mastozoología*, P79.
- Sánchez-Quiroz, A., C. Galindo-Galindo, A. Castro-Campillo y J. Ramírez Pulido. 1996. Patrón reproductivo de *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) en una cueva del sudoeste del Estado de Puebla, México. *Memorias del III Congreso Nacional de Mastozoología*, 53.
- Sahley, C.T., M.A. Horner y T.H. Fleming. 1993. Flight speeds and mechanical power outputs of the nectar-feeding bat, *Leptonycteris curasoae* (Phyllostomidae: Glossophaginae). *Journal of Mammalogy*, 74(3): 594-600.
- Schaffer, W.M. y P.F. Elson. 1975. The adaptive significance of variations in life story among local populations of Atlantic salmon in North America. *Ecology*, 56: 577-590.
- Schaffer, W.M. y M.V. Schaffer. 1977. The reproductive biology of Agavaceae. I pollen and nectar production in four Arizona agaves. *Southwestern Naturalist*, 22: 157-167.
- Schmidly, D.J. 1977. *The mammals of Trans-Pecos Texas*. Texas A&M University Press, College Station, 225 pp.
- Schmidly, D.J. 1991. *The bats of Texas*. Texas A&M University Press, College Station. 188 pp.
- Sealy, J.C., N.J. van der Merwe, J.A.L. Thorp y J.L. Lanham. 1987. Nitrogen isotopic ecology in southern Africa: implications for environmental and dietary tracing. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 51. 2707-2717.
- Secretaría de Gobernación. 1988a. *Enciclopedia de los municipios de México: Los municipios de Guerrero*. Centro de Estudios Municipales. 154-158.
- Secretaría de Gobernación. 1988b. *Enciclopedia de los municipios de México: Los municipios de Morelos*. Centro de Estudios Municipales. 90-93.
- Smith, B.N. y S. Epstein. 1971. Two categories of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios for higher plants. *Plant Physiology*, 47: 380-384.
- Sorano, P.J., M. Sosa y O. Rossell. 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes venezolanos. *Revista de Biología Tropical*, 39: 267-272.

- Sosa, M. y P J Soriano 1993. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). *Revista de Biología Tropical*, 41(3): 529-532.
- Sosa, M., y P J Soriano. 1996. Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). *Journal of Tropical Ecology*, 12: 805-818
- Southwood, T R E 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biological Review*, 37: 171-214.
- Southwood, T R E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46: 337-365.
- Studier, E.H., V.L. Lysengen y M J O'Farrel. 1973. Biology of *Myotis thysanodes* and *Myotis lucifugus* (Chiroptera:Vespertilionidae) II Bioenergetics of pregnancy and lactation. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 44: 467-471.
- Taylor, L.R. 1986. Synoptic ecology, migration of the second kind, and the Rothamsted Insect Survey *Journal of Animal Ecology*, 55: 1-38
- Thomas, D.W 1988 Survey and census methods. Pp. 77-89. *in*: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T.H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, 533 pp.
- Thomas, D.W. y A G. Marshall. 1984. Reproduction and growth in three species of West African fruit bats. *Journal of Zoology*, 202: 265-281.
- Tieszen, L.L., T.W. Boutton, K.G Tesdahl y N A. Slade 1983 Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues. implications for <sup>13</sup>C analysis of diet. *Oecologia*, 57: 32-37.
- Tuttle, M.D. 1976. Population ecology of the gray bat (*Myotis grisescens*): phylogeny, timing and patterns of movement, weight loss during migration, and seasonal adaptive strategies. Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas Lawrence, Kansas, 54: 1-38.
- United States Fish and Wildlife Service. 1994. Plan de recuperación del murciélago magueyero (*Leptonycteris nivalis*). U.S. Fish and Wildlife Service, Austin, 100 pp.
- Valiente-Banuet, A.B., M.C. Arizmendi, A.M. Rojas, y L C. Domínguez. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A.B., A.M. Rojas, M.C. Arizmendi, y P. Dávila. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcaliensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany*, 84(4): 452-455
- Valiente-Banuet, A., A , Rojas-Martínez, Casas, A., M.C. Arizmendi y P Dávila. 1997b. Floral biology and pollination ecology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environment*, 37: 331-341
- Villalpando, J.A., y T. Álvarez 1998 Aspectos biológicos de *Leptonycteris yerbabuena* (Chiroptera: Phyllostomidae) en el centro de México Memorias del IV Congreso Nacional de Mastozoología, P99.
- Watkins, L C , J K Jones, Jr., y H H Genoways . 1972 Bats of Jalisco, Mexico. Special Publications The Museum Texas Tech University, 1-44.

- Wilkinson, G.S. y T.H. Fleming. 1996. Migration and evolution of lesser long-nosed bats *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*, 5: 329-339.
- Willing, M.R. 1985. Reproductive patterns of bats from Cotingas and Cerrado Biomes in Northeast Brazil. *Journal of Mammalogy*, 66(4): 668-681
- Willing, R., G.R. Camilo y S.J. Noble. 1993. Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from Edaphic Cerrado habitats of Brazil. *Journal of Mammalogy*, 74(1): 117-128.
- Wilson, D.E. 1979. Reproductive patterns. Pp. 317-378, in *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, Part III* (R.J. Baker, J.K. Jones, Jr., y D.C. Carter, eds.) Special Publications of the Museum. Texas Tech University, 16: 1-441
- Wilson, D.E. 1985. Status report: *Leptonycteris sanborni* Hoffmeister, Sanborn's long-nosed bat. United States Fish and Wildlife Service, Denver Wildlife Research Center, National Museum of Natural History, Washington, D.C., 35 pp.
- Wilson, D.E., R.A. Medellín, D.V. Lanning, y H.T. Arta. 1985. Los murciélagos del Noreste de México, con una lista de especies. *Acta Zoológica Mexicana*, 8: 1-26.

ANEXO 1. Fechas de colecta y valores del  $\delta^{13}\text{C}$  obtenidos para *L. curasoae* en la Depresión Central de Chiapas. También se muestra el valor promedio mensual del  $\delta^{13}\text{C}$ , error estándar y el porcentaje de recursos  $\text{C}_3$  y CAM que fueron asimilados por esta especie en el mes previo a su captura.

Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$	Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$
El Tempisque	1/04/97	-17.441	El Tempisque	15/06/97	-13 886
El Tempisque	1/04/97	-16.115	El Tempisque	15/06/97	-19 937
El Tempisque	1/04/97	-23.866	El Tempisque	15/06/97	-20 396
El Tempisque	1/04/97	-16.979	El Tempisque	15/06/97	-16.571
El Tempisque	1/04/97	-20.951	El Tempisque	15/06/97	-16.113
El Tempisque	20/04/99	-21.919	El Tempisque	15/06/97	-15 268
El Tempisque	20/04/99	-23.366		$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-17.029 $\pm$ 1.06
El Tempisque	20/04/99	-22.576		% de recursos $\text{C}_3$	33.5
El Tempisque	20/04/99	-20.552		% de recursos CAM	66.5
El Tempisque	20/04/99	-21.334			
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-20.510 $\pm$ 0.87			
	% de recursos $\text{C}_3$	56.7			
	% de recursos CAM	43.3			
El Tempisque	24/07/98	-18.977	El Tempisque	20/09/98 *	-23 239
El Tempisque	24/07/98	-16.559	El Tempisque	20/09/98 *	-22 992
El Tempisque	24/07/98	-17.496	El Tempisque	20/09/98 *	-22 880
El Tempisque	24/07/98	-14.256	El Tempisque	20/09/98 *	-24 362
El Tempisque	24/07/98	-20.315	El Tempisque	20/09/98 *	-21 768
El Tempisque	24/07/98	-18.624		$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-23.048 $\pm$ 0.41
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-17.705 $\pm$ 0.87		% de recursos $\text{C}_3$	73.7
	% de recursos $\text{C}_3$	38.0		% de recursos CAM	26.3
	% de recursos CAM	62.0			
El Tempisque	20/10/97 *	-21 416	El Tempisque	07/03/99	-22.628
El Tempisque	20/10/97 *	-23 278	El Tempisque	07/03/99	-24 101
El Tempisque	20/10/97 *	-22.963	El Tempisque	18/03/98	-23 487
El Tempisque	20/10/97 *	-22.362			
El Tempisque	20/10/97 *	-22.590	El Tempisque	13/08/99	-21.344
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-22.522 $\pm$ 0.32	El Tempisque	13/08/99	-22 685
	% de recursos $\text{C}_3$	70.2			
	% de recursos CAM	29.8			

\* Muestras utilizadas para el análisis de la variación geográfica en la dieta de *L. curasoae*.

Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$	Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$
Los Laguitos	6/01/98 *	-23 655	Los Laguitos	25/03/98	-24.151
Los Laguitos	6/01/98 *	-22 923	Los Laguitos	25/03/98	-23.746
Los Laguitos	6/01/98 *	-23 495	Los Laguitos	25/03/98	-23.420
Los Laguitos	25/01/98 *	-21 203	Los Laguitos	25/03/98	-21.290
Los Laguitos	25/01/98 *	-24 233	Los Laguitos	25/03/98	-24 639
Los Laguitos	25/01/98 *	-23 125		$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-23.449 $\pm$ 0.58
Los Laguitos	25/01/98 *	-24 322		% de recursos $\text{C}_3$	76.3
Los Laguitos	25/01/98 *	-23 299		% de recursos CAM	23.7
Los Laguitos	25/01/98 *	-24 341			
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-23.400 $\pm$ 0.33			
	% de recursos $\text{C}_3$	76.0			
	% de recursos CAM	24.0			
Los Laguitos	6/06/97	-16 282	Los Laguitos	29/08/98	-22.075
Los Laguitos	6/06/97	-17.671	Los Laguitos	29/08/98	-19.695
Los Laguitos	6/06/97	-20.809	Los Laguitos	29/08/98	-24.861
Los Laguitos	6/06/97	-22.431	Los Laguitos	29/08/98	-22 767
Los Laguitos	23/06/97	-20.808	Los Laguitos	29/08/98	-24.506
Los Laguitos	23/06/97	-19 697	Los Laguitos	29/08/98	-23.780
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-19.616 $\pm$ 0.92	Los Laguitos	12/08/99	-22.606
	% de recursos $\text{C}_3$	50.8	Los Laguitos	12/08/99	-24.898
	% de recursos CAM	49.2	Los Laguitos	12/08/99	-21 617
			Los Laguitos	12/08/99	-22.335
			Los Laguitos	12/08/99	-24.165
				$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-23.028 $\pm$ 0.48
				% de recursos $\text{C}_3$	73.5
				% de recursos CAM	26.5
Los Laguitos	3/04/97	-23.369	Los Laguitos	23/10/97 *	-23.599
Los Laguitos	3/04/97	-22.943	Los Laguitos	23/10/97 *	-23.478
			Los Laguitos	23/10/97 *	-19.945
Los Laguitos	31/07/98	-18.241			

\* Muestras utilizadas para el análisis de la variación geográfica en la dieta de *L. curasoeae*.

	$\delta^{13}\text{C}$ promedio *	% de recursos $\text{C}_3$	% de recursos CAM
Los Laguitos	-23.135 $\pm$ 0.377 (n= 12)	74.23	25.77
El Tempisque	-22.785 $\pm$ 0.261 (n=10)	71.90	28.10
Chiapas	-22.976 $\pm$ 0.235 (n=22)	73.17	26.83

ANEXO 2. Fechas de colecta y valores del  $\delta^{13}\text{C}$  obtenidos para *L. curasoae* en la Cuenca del Balsas. También se muestra el valor promedio mensual del  $\delta^{13}\text{C}$ , error estándar y el porcentaje de recursos  $\text{C}_3$  y CAM que fueron asimilados por esta especie en el mes previo a su captura.

Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$	Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$
Tzinacanostoc	29/08/99	-15.796	Tzinacanostoc	11/10/99	-22 459
Tzinacanostoc	29/08/99	-17.316	Tzinacanostoc	11/10/99	-20.737
Tzinacanostoc	29/08/99	-20 653	Tzinacanostoc	11/10/99	-20.830
Tzinacanostoc	29/08/99	-13.319	Tzinacanostoc	11/10/99	-20.000
Tzinacanostoc	29/08/99	-17.652	Tzinacanostoc	11/10/99	-22.761
Tzinacanostoc	29/08/99	-14.394	Tzinacanostoc	11/10/99	-19.466
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-16.522 $\pm$ 1.07	Tzinacanostoc	11/10/99	-21 396
	% de recursos $\text{C}_3$	30.2	Tzinacanostoc	11/10/99	-22 163
	% de recursos CAM	69.8	Tzinacanostoc	11/10/99	-21 222
			$\delta^{13}\text{C}$ promedio		-21.226 $\pm$ 0.37
			% de recursos $\text{C}_3$		61.5
			% de recursos CAM		38.5

Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$	Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$
Cuaxilotla	27/02/99 *	-23.404	Cuaxilotla	19/09/99 *	-26 289
Cuaxilotla	27/02/99 *	-24 781	Cuaxilotla	19/09/99 *	-25 918
Cuaxilotla	27/02/99 *	-24 402	Cuaxilotla	19/09/99 *	-20 643
Cuaxilotla	27/02/99 *	-23.202	Cuaxilotla	19/09/99 *	-25 287
Cuaxilotla	27/02/99 *	-22 615		$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-24.534 $\pm$ 1.31
Cuaxilotla	27/02/99 *	-24.759		% de recursos $\text{C}_3$	83.6
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-23.861 $\pm$ 0.37		% de recursos CAM	16.4
	% de recursos $\text{C}_3$	79.9			
	% de recursos CAM	20.1			
Cuaxilotla	17/10/98 *	-24.907	Cuaxilotla	15/12/98 *	-22.015
Cuaxilotla	17/10/98 *	-25 062	Cuaxilotla	15/12/98 *	-22.052
Cuaxilotla	17/10/98 *	-17.447	Cuaxilotla	15/12/98 *	-25 064
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-22.472 $\pm$ 2.51		$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-23.044 $\pm$ 1.01
	% de recursos $\text{C}_3$	69.8		% de recursos $\text{C}_3$	73.6
	% de recursos CAM	30.2		% de recursos CAM	26.4

\* Muestras utilizadas para el análisis de la variación geográfica en la dieta de *L. curasoae*

Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$	Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$
El Ídolo	31/01/97 *	-22 755	El Ídolo	7/09/96 *	-20.018
El Ídolo	31/01/97 *	-22 004	El Ídolo	7/09/96 *	-18 164
El Ídolo	31/01/97 *	-21.957	El Ídolo	7/09/96 *	-17 315
El Ídolo	31/01/97 *	-20 725	El Ídolo	7/09/96 *	-18 857
El Ídolo	31/01/97 *	-22 101		$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-18.589 $\pm$ 0.57
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-21.908 $\pm$ 0.33		% de recursos $\text{C}_3$	43.9
	% de recursos $\text{C}_3$	66.0		% de recursos CAM	56.1
	% de recursos CAM	34.0			

Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$	Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$
El Ídolo	5/10/96 *	-19.390	El Ídolo	14/12/96 *	-22.091
El Ídolo	5/10/96 *	-20.529	El Ídolo	14/12/96 *	-21.796
El Ídolo	5/10/96 *	-21.400	El Ídolo	14/12/96 *	-20.471
El Ídolo	5/10/96 *	-16.443		$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-21.453 $\pm$ 0.49
El Ídolo	5/10/96 *	-18.113		% de recursos $\text{C}_3$	63.0
El Ídolo	5/10/96 *	-19.522		% de recursos CAM	37.0
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-19.233 $\pm$ 0.72			
	% de recursos $\text{C}_3$	48.2			
	% de recursos CAM	51.8			

\* Muestras utilizadas para el análisis de la variación geográfica en la dieta de *L. curasoae*

	$\delta^{13}\text{C}$ promedio *	% de recursos $\text{C}_3$	% de recursos CAM
El Ídolo	-20.203 $\pm$ 0.437 (n=18)	54.69	45.31
Cuaxilotla	-23.615 $\pm$ 0.568 (n=16)	77.43	22.57
Balsas	-21.878 $\pm$ 0.466 (n=34)	65.85	34.15

**ANEXO 3.** Fechas de colecta y valores del  $\delta^{13}\text{C}$  obtenidos para *L. nivalis* en las tres localidades de estudio. También se muestra el valor promedio mensual del  $\delta^{13}\text{C}$ , error estándar y el porcentaje de recursos  $\text{C}_3$  y CAM que fueron asimilados por esta especie en el mes previo a su captura.

Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$	Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$
El Diablo	6/02/98	-20.274	El Diablo	30/08/99	-14.886
El Diablo	6/02/98	-21.647	El Diablo	30/08/99	-15.953
El Diablo	6/02/98	-22.260	El Diablo	30/08/99	-14.002
El Diablo	6/02/98	-19.816	El Diablo	30/08/99	-14.382
$\delta^{13}\text{C}$ promedio		-20.999 $\pm$ 0.57	El Diablo	30/08/99	-15.013
% de recursos $\text{C}_3$		60	$\delta^{13}\text{C}$ promedio		-14.847 $\pm$ 0.33
% de recursos CAM		40	% de recursos $\text{C}_3$		19
			% de recursos CAM		81
El Diablo	31/09/96	-15.287	El Diablo	10/10/99	-15.238
El Diablo	31/09/96	-19.833	El Diablo	10/10/99	-17.980
El Diablo	31/09/96	-15.991	El Diablo	10/10/99	-17.371
El Diablo	31/09/96	-17.135	El Diablo	10/10/99	-11.680
El Diablo	31/09/96	-15.329	El Diablo	10/10/99	-13.639
El Diablo	31/09/96	-15.657	El Diablo	10/10/99	-18.532
El Diablo	31/09/96	-11.083	El Diablo	10/10/99	-17.444
$\delta^{13}\text{C}$ promedio		-15.759 $\pm$ 0.98	$\delta^{13}\text{C}$ promedio		-15.983 $\pm$ 0.96
% de recursos $\text{C}_3$		25.06	% de recursos $\text{C}_3$		26.55
% de recursos CAM		74.94	% de recursos CAM		73.45
El Diablo	30/11/96	-19.837	El Diablo	14/12/96	-15.538
El Diablo	30/11/96	-19.497	El Diablo	14/12/96	-20.234
El Diablo	30/11/96	-18.994	El Diablo	14/12/96	-18.715
El Diablo	30/11/96	-21.215	El Diablo	14/12/96	-20.325
El Diablo	30/11/96	-16.314	El Diablo	14/12/96	-19.813
$\delta^{13}\text{C}$ promedio		-19.171 $\pm$ 0.80	El Diablo	21/12/98	-20.136
% de recursos $\text{C}_3$		47.8	El Diablo	21/12/98	-20.009
% de recursos CAM		52.2	El Diablo	21/12/98	-19.024
			El Diablo	21/12/98	-21.051
			El Diablo	21/12/98	-21.722
			El Diablo	21/12/98	-20.614
			$\delta^{13}\text{C}$ promedio		-19.744 $\pm$ 0.49
			% de recursos $\text{C}_3$		51.63
			% de recursos CAM		48.37

Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$	Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$
La Peña	9/10/99	-17 318	La Peña	19/12/98	-18 380
La Peña	9/10/99	-21 311	La Peña	19/12/98	-20.936
La Peña	9/10/99	-12 122	La Peña	19/12/98	-18 845
La Peña	9/10/99	-18.423		$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-19.387 $\pm$ 0.78
La Peña	9/10/99	-13 392		% de recursos $\text{C}_3$	49.25
La Peña	9/10/99	-19.449		% de recursos CAM	50.75
La Peña	9/10/99	-17 168			
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-17.026 $\pm$ 1.23	La Peña	01/05/99	-16,560
	% de recursos $\text{C}_3$	33.5	La Peña	01/05/99	-17,346
	% de recursos CAM	66.5			

Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$	Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$
Las Grutas	30/09/98	-12 503	Las Grutas	28/11/98	-17.085
Las Grutas	30/09/98	-13 734	Las Grutas	28/11/98	-17.796
Las Grutas	30/09/98	-12 253	Las Grutas	28/11/98	-20 180
Las Grutas	30/09/98	-13 999	Las Grutas	28/11/98	-18.830
Las Grutas	30/09/98	-14 728	Las Grutas	28/11/98	-19.314
Las Grutas	30/09/98	-13 034	Las Grutas	28/11/98	-21 986
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-13.375 $\pm$ 0.38		$\delta^{13}\text{C}$ promedio	-19.198 $\pm$ 0.71
	% de recursos $\text{C}_3$	9.17		% de recursos $\text{C}_3$	48
	% de recursos CAM	90.83		% de recursos CAM	52

**ANEXO 4.** Fechas de colecta y valores del  $\delta^{13}\text{C}$  obtenidos para *L. curasoeae* y *L. nivalis* en la Cuenca del Balsas. También se muestra el valor promedio total del  $\delta^{13}\text{C}$ , error estándar y el porcentaje de recursos  $\text{C}_3$  y CAM que fueron asimiladas por ambas especies entre agosto y febrero.

Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$	Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$
Tzinacanostoc	29/08/99	-15.796	El Diablo	30/08/99	-14.886
Tzinacanostoc	29/08/99	-17.316	El Diablo	30/08/99	-15.953
Tzinacanostoc	29/08/99	-20.653	El Diablo	30/08/99	-14.002
Tzinacanostoc	29/08/99	-13.319	El Diablo	30/08/99	-14.382
Tzinacanostoc	29/08/99	-17.652	El Diablo	30/08/99	-15.013
Tzinacanostoc	29/08/99	-14.394	Las Grutas	30/09/98	-12.503
El Ídolo	7/09/96	-20.018	Las Grutas	30/09/98	-13.734
El Ídolo	7/09/96	-18.164	Las Grutas	30/09/98	-12.253
El Ídolo	7/09/96	-17.315	Las Grutas	30/09/98	-13.999
El Ídolo	7/09/96	-18.857	Las Grutas	30/09/98	-14.728
Cuaxilotla	19/09/99	-26.289	Las Grutas	30/09/98	-13.034
Cuaxilotla	19/09/99	-25.918	El Diablo	31/09/96	-15.287
Cuaxilotla	19/09/99	-20.643	El Diablo	31/09/96	-19.833
Cuaxilotla	19/09/99	-25.287	El Diablo	31/09/96	-15.991
El Ídolo	5/10/96	-19.390	El Diablo	31/09/96	-17.135
El Ídolo	5/10/96	-20.529	El Diablo	31/09/96	-15.329
El Ídolo	5/10/96	-21.400	El Diablo	31/09/96	-15.657
El Ídolo	5/10/96	-16.443	El Diablo	31/09/96	-11.083
El Ídolo	5/10/96	-18.113	La Peña	9/10/99	-17.318
El Ídolo	5/10/96	-19.522	La Peña	9/10/99	-21.311
Tzinacanostoc	11/10/99	-22.459	La Peña	9/10/99	-12.122
Tzinacanostoc	11/10/99	-20.737	La Peña	9/10/99	-18.423
Tzinacanostoc	11/10/99	-20.830	La Peña	9/10/99	-13.392
Tzinacanostoc	11/10/99	-20.000	La Peña	9/10/99	-19.449
Tzinacanostoc	11/10/99	-22.761	La Peña	9/10/99	-17.168
Tzinacanostoc	11/10/99	-19.466	El Diablo	10/10/99	-15.238
Tzinacanostoc	11/10/99	-21.396	El Diablo	10/10/99	-17.980
Tzinacanostoc	11/10/99	-22.163	El Diablo	10/10/99	-17.371
Tzinacanostoc	11/10/99	-21.222	El Diablo	10/10/99	-11.680
Cuaxilotla	17/10/98	-24.907	El Diablo	10/10/99	-13.639
Cuaxilotla	17/10/98	-25.062	El Diablo	10/10/99	-18.532
Cuaxilotla	17/10/98	-17.447	El Diablo	10/10/99	-17.444
Cuaxilotla	15/12/98	-22.015	Las Grutas	28/11/98	-17.085
Cuaxilotla	15/12/98	-22.052	Las Grutas	28/11/98	-17.796
Cuaxilotla	15/12/98	-25.064	Las Grutas	28/11/98	-20.180
El Ídolo	14/12/96	-22.091	Las Grutas	28/11/98	-18.830
El Ídolo	14/12/96	-21.796	Las Grutas	28/11/98	-19.314
El Ídolo	14/12/96	-20.471	Las Grutas	28/11/98	-21.986
El Ídolo	31/01/97	-22.755	El Diablo	30/11/96	-19.837
El Ídolo	31/01/97	-22.004	El Diablo	30/11/96	-19.497
El Ídolo	31/01/97	-21.957	El Diablo	30/11/96	-18.994
El Ídolo	31/01/97	-20.725	El Diablo	30/11/96	-21.215
El Ídolo	31/01/97	-22.101	El Diablo	30/11/96	-16.314

Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$	Cueva	Fecha	$\delta^{13}\text{C}$
Cuaxilotla	27/02/99	-23.404	El Diablo	14/12/96	-15.538
Cuaxilotla	27/02/99	-24.781	El Diablo	14/12/96	-20.234
Cuaxilotla	27/02/99	-24.402	El Diablo	14/12/96	-18.715
Cuaxilotla	27/02/99	-23.202	El Diablo	14/12/96	-20.325
Cuaxilotla	27/02/99	-22.615	El Diablo	14/12/96	-19.813
Cuaxilotla	27/02/99	-24.759	La Peña	19/12/98	-18.380
	$\delta^{13}\text{C}$ promedio	<b>-21.054 ± 0.42</b>	La Peña	19/12/98	-20.936
	% de recursos C <sub>3</sub>	<b>60.36</b>	La Peña	19/12/98	-18.845
	% de recursos CAM	<b>39.64</b>	El Diablo	21/12/98	-20.136
			El Diablo	21/12/98	-20.009
			El Diablo	21/12/98	-19.024
			El Diablo	21/12/98	-21.051
			El Diablo	21/12/98	-21.722
			El Diablo	21/12/98	-20.614
			El Diablo	6/02/98	-20.274
			El Diablo	6/02/98	-21.647
			El Diablo	6/02/98	-22.260
			El Diablo	6/02/98	-19.816
			$\delta^{13}\text{C}$ promedio		<b>-17.480 ± 0.38</b>
			% de recursos C <sub>3</sub>		<b>36.53</b>
			% de recursos CAM		<b>63.47</b>

**ANEXO 5.** Valores promedio totales del  $\delta^{13}\text{C}$ , error estándar y porcentaje de recursos  $\text{C}_3$  y CAM asimilados por *L. curasoe* y *L. nivalis* en la Cuenca del Balsas, en el periodo comprendido de agosto a noviembre, y de diciembre a febrero. Los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  utilizados para esta comparación son los mismos que aparecen en el ANEXO 4

ESPECIE	<i>L. nivalis</i>	<i>L. curasoe</i>	ESPECIE	<i>L. nivalis</i>	<i>L. curasoe</i>
$\delta^{13}\text{C}$ agosto-noviembre	-16.440 ± 0.432	-20.171 ± 0.567	$\delta^{13}\text{C}$ diciembre-febrero	-19.963 ± 0.361	-22.717 ± 0.333
% de recursos $\text{C}_3$	29.6	54.47	% de recursos $\text{C}_3$	53.09	71.45
% de recursos CAM	70.4	45.53	% de recursos CAM	46.91	28.55

Se encontraron diferencias significativas entre el valor promedio del  $\delta^{13}\text{C}$  de *L. nivalis* y *L. curasoe* en el periodo agosto-noviembre, así como en el periodo diciembre-febrero (Prueba de Dunn H = 52.913 g.l. = 3 P < 0.050).