



DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PROYECTO DE TESIS

VARIACIÓN DEL ENSAMBLE DE VISITANTES FLORALES DE (*Agave cupreata*)

CULTIVADO Y SILVESTRE EN EL MUNICIPIO DE MADERO, MICHOACÁN,
MÉXICO

QUE PRESENTA

MARIA DEL ROSARIO ARREOLA GÓMEZ

ASESOR DE TESIS: DR. EDUARDO MENDOZA RAMÍREZ

DOCTOR EN CIENCIAS EN INTERACCIONES ENTRE MAMÍFEROS Y PLANTAS

Morelia, Michoacán, México. Agosto del 2018.



AGRADECIMIENTOS

A toda mi familia por darme un ejemplo de fortaleza, trabajo honesto y esfuerzo constante. Por darme la libertad de elegir lo que quiera hacer, pero recordarme siempre la responsabilidad de mis acciones.

A mi asesor el Dr. Eduardo Mendoza Ramírez, por guiarme y orientarme en la realización de este proyecto. Por sus correcciones, por su paciencia y por darme la libertad de tomar ciertas decisiones en el transcurso del trabajo.

A mis sinodales Dr. Javier Salgado Ortiz, Dr. Eduardo Cuevas García, Dra. Clementina González Zaragoza y Dra. Ivonne Herreras Diego por sus revisiones y sugerencias.

Al Dr. Romeo Saldaña Vázquez por su apoyo y recomendaciones en la redacción de este trabajo.

Al Dr. Victoriano Ramírez Rodríguez por su apoyo en campo, sus consejos y aportes a este proyecto.

A la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por la beca otorgada durante el periodo 2016-2018.

A la Coordinación de la Investigación Científica y a la red “PRODEP” conservación de la biodiversidad en ambientes antropizados por su apoyo al presente proyecto.

A los productores de maguey y mezcal de Etúcuaro, Santas Marías y La Mesa por permitirnos trabajar en sus cultivos.

A mi amigo y paisano Carlos Ontiveros por su gran apoyo en campo, durante toda la temporada de floración del agave.

A mi gran amigo y confidente de tantos años Adelfo López Gorostieta por su gran apoyo y palabras de aliento en los momentos difíciles.

A mis compañeros de laboratorio, conocidos y amigos, a todas las personas que apoyaron de alguna manera en campo o en laboratorio (Juan Domínguez “El Muski”, Daniel Ferreyra “El Púas”, Valeria Tavares, Cayetano Montaña, Maira Zamora y Margarito Álvarez Jara).

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN GENERAL	4
Bibliografía.....	6
Capítulo I	7
Diversidad y diferenciación del ensamble de vertebrados visitantes florales de plantas de <i>Agave cupreata</i> silvestres y cultivados.....	7
INTRODUCCIÓN.....	8
MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
Área de estudio	11
Diseño de muestreo	13
Identificación de visitantes florales	15
Análisis estadísticos	16
RESULTADOS	18
DISCUSIÓN.....	24
BIBLIOGRAFÍA	28
Capítulo II	35
Contribución de aves y murciélagos al éxito reproductivo de <i>Agave cupreata</i> silvestre y cultivado en Madero, Michoacán	35
INTRODUCCIÓN.....	36
MATERIALES Y MÉTODOS.....	39
Área de estudio	39
Descripción de la especie de estudio	40
Diseño de muestreo	41
Análisis de datos	42
RESULTADOS	45
DISCUSIÓN.....	49
BIBLIOGRAFÍA	51
Capítulo III	57
Unusual non-volant mammal pollination: Opossums (Didelphidae) on the inflorescences of a Mexican endemic agave.....	57
Literature cited.....	62
CONCLUSIÓN GENERAL.....	64
Bibliografía.....	65

RESUMEN

El maguey “Chino” *Agave cupreata* TREL. & BERGER, es la materia prima para la producción de mezcal en varias comunidades de Michoacán. Es una planta semélpara, con baja autofecundación y sin propagación vegetativa por lo tanto, para llevar a cabo su reproducción depende de la visita de polinizadores. La fauna silvestre que lo visita le brinda el servicio de polinización a la vez que accede a una fuente abundante de recursos. De esta manera, la interacción entre fauna silvestre y los agaves ayuda a generar un recurso que contribuye significativamente al ingreso de muchas familias en áreas rurales y además, favorece el mantenimiento de la diversidad animal a nivel local. Sin embargo, la transformación del hábitat asociada con el cultivo de esta planta puede afectar la interacción con la fauna. Los objetivos del presente estudio fueron: a) cuantificar y comparar la riqueza y composición de especies de vertebrados que visitan las inflorescencias de individuos de *A. cupreata* cultivados y silvestres, así como el grado de traslape del ensamble de visitantes y b) identificar que grupo de polinizadores vertebrados (diurnos vs. nocturnos) es más importante para *A. cupreata* cultivados y silvestres, con base en su impacto sobre la producción de frutos y semillas y la dispersión de polen. Este estudio se realizó en tres localidades del Municipio de Madero, Michoacán. Se utilizaron videocámaras con visión nocturna para registrar la identidad y conducta de los visitantes y se construyeron plataformas de madera para obtener acceso a las flores de *A. cupreata*, a las que se les aplicaron 5 tratamientos: exclusión de visitantes diurnos, exclusión de visitantes nocturnos, acceso libre, exclusión total y polinización manual. Además se colocaron redes de niebla para capturar aves y murciélagos visitantes y determinar la cantidad de polen que transportan. Se registraron 29 especies (calandrias, colibríes, carpinteros, murciélagos y dos especies de marsupiales: (*Didelphis virginiana* and *Tlacuatzin canescen*) que visitaron las flores de *A. cupreata*. Las manipulaciones experimentales mostraron que aunque los murciélagos nectarívoros transportan una mayor carga polínica, ambos grupos de visitantes son importantes para el éxito reproductivo de esta planta. Esta información es útil para incrementar nuestro conocimiento sobre la capacidad de los ecosistemas antrópicos para mantener diversidad biológica así como para fortalecer las prácticas de manejo y conservación de agaves y fauna silvestre en la región.

Palabras clave: *Agave*, mezcal, polinizadores, interacción bióticas, diversidad en ambientes antropizados.

ABSTRACT

The maguey "Chino" *Agave cupreata* TREL. & BERGER, is the raw material for the production of mezcal in several communities of Michoacán. It is a semelparous plant, with low self-fertilization and no vegetative propagation. Therefore, to carry out its reproduction depends on the visitation of pollinators. The animals visiting this plant provide the pollination service getting as a reward an abundant resource in the form of nectar. Thus, the interaction between wildlife and agaves generates a source of income for local people at the same time it helps to maintain local diversity. However, changes in habitat characteristics associated with the cultivation of this plant might affect the interaction with the fauna. The objectives of this study were: First, to quantify and compare the richness of vertebrate species that visit the inflorescences of as well as the degree of overlap of the ensemble of their visitors. Second, identify which group of pollinators is most important (diurnal vs. nocturnal) for wild and cultivated *A. cupreata* plants, based on their impact on the production of fruits and seeds and pollen dispersal. This study was carried out in three localities of the municipality of Madero, Michoacán. Video cameras with night vision were used to record the identity and behavior of the visitors and platforms were built to gain access to the flowers of *A. cupreata* in which 5 treatments were applied: exclusion of day visitors, exclusion of nocturnal visitors, free access, total exclusion and manual pollination. In addition, fog nets were used to capture visiting birds and bats and assess the amount of pollen they carried out. There were 29 species of vertebrates recorded: Orioles,

hummingbirds, woodpeckers, bats and two species of marsupials (*Didelphis virginiana* and *Tlacuatzin canescen*). The experimental manipulations showed that despite the nectarivorous bats carried out a greater pollen load, both groups of visitors (bats and birds) were equally important for the reproductive success of this plant. This information is useful to increase our understanding of the potential of anthropic ecosystem to support biodiversity and to strengthen management and conservation practices for agaves and wildlife in the region.

Keywords: *Agave*, mezcal, pollinators, biotic interactions, biodiversity in anthropic ecosystems.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El crecimiento y desarrollo económico de la población humana están conduciendo a rápidos y drásticos cambios en nuestros ecosistemas naturales a una escala global (León, 2012). La destrucción y fragmentación del hábitat no son los únicos impulsores de la pérdida de biodiversidad; la globalización de las fuerzas del mercado, la industrialización agrícola, las políticas públicas y los cambios culturales están generando la transformación de diversos sistemas tradicionales en sistemas agroindustriales dependientes de insumos químicos y mecanización (Harvey et al., 2005).

El principal desafío en el manejo de la tierra es satisfacer la demanda cada vez mayor de productos agrícolas y al mismo tiempo conservar la biodiversidad. Esto requiere un nuevo enfoque de conservación, particularmente en regiones, donde ya ha ocurrido la conversión sustancial del hábitat. En contraste con la tendencia predominante del manejo de áreas protegidas y tierras productivas por separado, existe la propuesta de un manejo integrado del paisaje en el que las unidades de conservación y producción dentro de la matriz agrícola sean administradas conjuntamente para la sostenibilidad a largo plazo (Harvey et al., 2005).

En otras palabras, se busca tener un balance entre la conservación del medio ambiente y el rendimiento agrícola a través del diseño de agroecosistemas diversificados. Estos son comunidades de plantas y animales interactuando con su ambiente físico y químico que ha sido modificado para producir alimentos, fibras, combustible y otros productos para el consumo humano. Un campo de cultivo es visto como un sistema complejo en el cual los procesos ecológicos que se encuentran en forma natural pueden

ocurrir, por ejemplo: reciclaje de nutrientes, interacciones predador-presa, competencia, simbiosis y cambios sucesionales. Una idea implícita en las investigaciones agroecológicas es que, entendiendo estas relaciones y procesos ecológicos, los agroecosistemas pueden ser manejados para mejorar la producción de forma más sustentable. Las investigaciones continúan evaluando en que medida realmente estos agroecosistemas pueden sostener diversidad y funcionamiento similar a los ecosistemas naturales (León, 2012).

Los agaves tienen una gran importancia cultural y económica para numerosos pueblos de Mesoamérica y podrían ser un ejemplo representativo de Agroecosistemas. En particular, existe una amplia tradición en México en el uso de estas plantas, que durante siglos se han aprovechado como fuente de alimento, materia prima para producir bebidas fermentadas, medicina, combustible, cobijo, material de construcción, ornato etc. Es un género sumamente diverso ya que cuenta con aproximadamente 280 especies, de estas, el 75% se encuentran en México y 129 (46%) son exclusivas de nuestro país (García-Mendoza, 2007).

En territorio Michoacano se han reportado 14 especies de agaves, (cultivados, silvestres, nativos e introducidos) algunas de estas, se cultivan con fines comerciales específicamente para la elaboración de mezcal, como por ejemplo el *Agave cupreata* (Gallardo et al, 2008). Este agave tiene además una gran importancia ecológica pues sus inflorescencias parecen ser un recurso alimenticio muy importante para la subsistencia de un conjunto amplio de especies animales, las cuales le proporcionan el tan necesario servicio de polinización a la planta. Por otra parte, la interacción de la fauna silvestre y los agaves ayuda a mantener un recurso (mezcal) cuyo comercio contribuye al principal ingreso de las familias en varias localidades Michoacanas (Illsey, 2005).

El presente trabajo está estructurado en tres capítulos; en el primero se cuantifica y compara la riqueza y composición de especies de vertebrados que visitan las inflorescencias, así como el grado de traslape del ensamble de visitantes de *Agave cupreata*. En el segundo capítulo se identifica que grupo de polinizadores es más importantes (diurnos vs. nocturnos) con base en su impacto en la producción de frutos y semillas y en la dispersión y carga polínica que transportan, ambos capítulos en un contexto comparativo entre *A. cupreata* cultivado y silvestre. En el tercer capítulo se reportan por primera vez dos especies de marsupiales *Didelphis virginiana* y *Tlacuatzin canescens* como visitantes a las inflorescencias de *A. cupreata* y su potencial contribución como polinizadores de esta planta.

Bibliografía

- León, S.T. 2012. Agroecología: la ciencia de los Agroecosistemas, la perspectiva ambiental. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Estudios Ambientales, 261 p.
- Harvey Celia A., Oliver Komar, Robin Chazdon, Bruce G. Ferguson, Bryan Finegan, Daniel M. Griffith, Helda Morales, Lorena Soto-Pinto, Michiel Van Breugel, And Mark Wishnie. 2005. Integrating Agricultural Landscapes with Biodiversity Conservation in the Mesoamerican Hotspot. *Conservation Biology*, Volume 22, No. 1, 8–15.
- García-Mendoza A. 2007. Los Agaves de México. *CIENCIAS* 87. Julio-septiembre, 14-23, [En línea].
- Illsey Granich C., Gómez Alarcón T., Rivera Méndez G., Morales Moreno M. del P., García Bazán J., Ojeda Sotelo A., Calzada Rendón M. y S. Mancilla Nava. 2005. Conservación *in situ* y manejo campesino de magueyes mezcaleros. Informe final SNIB-CONABIO. México D. F.

Capítulo I

Diversidad y diferenciación del ensamble de vertebrados visitantes florales de plantas de *Agave cupreata* silvestres y cultivados

Diversidad y diferenciación del ensamble de vertebrados visitantes florales de plantas de *Agave cupreata* silvestres y cultivados

INTRODUCCIÓN

Como resultado de la interacción entre plantas y visitantes florales, la fauna obtiene recursos de las plantas, principalmente en forma de néctar, polen o aceites, mientras que en las plantas se incrementa la probabilidad de fecundación de sus óvulos (Trejo et al., 2015; Mayer et al., 2011). Entre los vertebrados que se alimentan de néctar en el viejo y nuevo mundo, están principalmente cinco familias de aves, (*Trochilidae*, *Nectariniidae*, *Psittacidae*, *Meliphagidae*, *Zosteropidae*), así como varias especies de otras familias, (*Emberizidae*, *Icteridae*, *Parulidae*, etc), dos familias de murciélagos incluyen especies que se alimentan de néctar o polen (*Phyllostomidae*, *Pteropidae*; (Fleming y Muchhala 2008), además de varios marsupiales, roedores y primates en los que el néctar forma por lo menos parte de su dieta (Carthew y Goldingay, 1997).

Las interacciones entre las plantas y los animales, forman complejas redes de interdependencia que contribuyen de manera importante a la biodiversidad y funcionalidad de las comunidades naturales y han tenido un papel central en la evolución de una gran cantidad de especies de plantas y animales terrestres (Jordano et al., 2006, Herrera, 1997; Gómez, 2002; Ramos-Robles et al. 2018). Además, estas interacciones influyen en la resiliencia de los ecosistemas a las modificaciones del paisaje, ya que entre más conectadas sean las redes, mayor solidez y recuperación tendrá el ecosistema (Alves et al, 2013).

El desempeño de las de plantas puede estar sujeto a variaciones en la composición y abundancia del conjunto de visitantes florales con los que interactúan. Estas variaciones pueden obedecer tanto a características intrínsecas de la planta como a características extrínsecas. Entre estas últimas se puede incluir la variación en la abundancia local de polinizadores, el clima y la diversidad de plantas con las que coexisten (Herrera, 1995; Tylianakis y Morris 2017). Uno de los principales factores que actualmente, afectan las características del ensamble de visitantes florales es la generalizada perturbación antrópica, que afecta a múltiples escalas espaciales (Tylianakis et al., 2006; Quintero, 2010).

En una era de creciente cambio debido a actividades antropogénicas, es importante comprender sus impactos sobre la presencia de especies que proporcionan funciones ecológicas importantes, por ejemplo, los polinizadores (Ollerton et al., 2011). Aunque muchas plantas polinizadas por animales tienen cierta capacidad de autopolinización mantienen una dependencia del servicio de polinización para el intercambio genético (Pereira et al., 2010, Potts et al., 2010). Por lo tanto, la forma en que los polinizadores responden al cambio en el uso de la tierra tiene implicaciones importantes para las plantas y las especies que dependen de ellas. Las respuestas al cambio de uso de la tierra son predominantemente negativas, pero son muy variables dentro y entre grupos de visitantes florales y suelen ser más negativas en los sistemas de estudio que ya han experimentado impactos fuertes en el cambio en el uso de la tierra (Winfrey et al., 2011).

El establecimiento de plantaciones de agaves mezcaleros con fines comerciales es reciente, se inició a principios de la década pasada generando la necesidad de conocer el cómo cultivar esas especies. El poco éxito en el establecimiento de plantaciones, la

existencia de poblaciones silvestres reducidas, aunado al incremento de la demanda, por el gusto por el mezcal artesanal a nivel regional y nacional, originan que las poblaciones silvestres sean sobre explotadas. Por lo tanto es importante estudiar la ecología tanto de agaves cultivadas y silvestres así como de las especies animales con las que interactúan, puesto que la explotación no sustentable de este recurso puede poner en riesgo la abundancia y disponibilidad del agave mismo y sus polinizadores (Illsey et al., 2005; Gallardo et al., 2008; Martínez et al., 2015).

Tradicionalmente se han señalado a los murciélagos nectarívoros como los principales polinizadores del género *Agave* (Quiropterofilia) (Arizaga et al. 2000, González-González 2004, Rocha et al., 2005, Trejo et al., 2015). Sin embargo, varias especies de agaves presumiblemente polinizadas por murciélagos también son visitadas por colibríes, aves e incluso abejas, polillas y avispa (Slauson, 2000; Arizaga et al., 2000). Por ejemplo, las calandrias del género *Icterus* son visitantes frecuentes y pueden ser los polinizadores legítimos de *Agave marmorata*, en el Valle semiárido de Tehuacán (Ornelas et al. 2002). Por otro lado, las flores de agave parecen ser un recurso alimenticio muy importante para un conjunto amplio de especies animales que incluye vertebrados e invertebrados, no solo por las cantidades de néctar que pueden producir sino porque la floración sucede en temporadas claves en donde otros recursos son escasos.

El objetivo general de este estudio es cuantificar y comparar la riqueza y composición de especies de vertebrados que visitan las inflorescencias de plantas silvestres y cultivadas del agave *A. cupreata*. En particular los objetivos de este estudio fueron: a) determinar la riqueza y composición del ensamble de visitantes florales de los agaves

silvestres y cultivados y b) determinar el grado de traslape en las visitas florales a los agaves silvestres y cultivados. Asimismo, se evaluó si los agaves silvestres y cultivados difieren en características como su tamaño (altura de la inflorescencia y número de umbelas activas) y altitud a la que se localizan para explorar si esas diferencias tienen un efecto en la visita por parte de los animales. Las predicciones fueron: 1) los agaves silvestres presentarán una mayor riqueza de visitantes florales, por estar asociados a los bosques, lo cual les permite coexistir con un mayor número de especies de vertebrados y 2) dado lo anterior existirá una diferenciación del ensamble de especies visitantes entre agaves silvestres y cultivados y un mayor traslape en la frecuencias de visitas de los mismos en los agaves cultivados que silvestres.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó en el municipio de Madero que se ubica al oriente del estado de Michoacán, entre los 19°10' y 19°33' de latitud Norte y los 100°59' y 101°22' de longitud Oeste, su altitud varía entre 800 y 2 900 m. Se ubica dentro de las provincias fisiográficas: Sierra Madre del Sur y Eje Neovolcánico. Con una variación en su temperatura entre 12–26°C y en la precipitación de 800–1300 mm. Los suelos dominantes son luvisol, regosol, leptosol, andosol, vertisol y phaeozem. El uso del suelo es predominantemente agrícola y pecuario (INEGI, 2009). Presenta climas que van del semi-cálido al templado y cálido subhúmedo con lluvias en verano (aw, cwa, cf, cwa), según la clasificación de Koeppen. El

tipo de vegetación con una mayor representación es el bosque de coníferas seguida por la selva seca caducifolia (Rzedowski, 2006).

Descripción de la especie de estudio

El maguey “chino” como comúnmente se conoce a *A. cupreata*, es utilizado en la producción de mezcal desde hace varias generaciones. Esto lo hace un recurso importante para la economía de las comunidades donde practican su cultivo y explotación. Presenta un área de distribución muy reducida en comparación con la de otros agaves mezcaleros. Esta especie es endémica a la cuenca del río Balsas y las montañas de la sierra madre del sur, en la parte que corresponde principalmente a los estados de Guerrero y Michoacán. Es una planta semélpara, con flores multiovuladas perfectas protándricas, (maduración de las anteras antes que el pistilo), tarda alrededor de 7-8 años en madurar, tiene baja capacidad de autofecundación, pertenece al grupo denominado Crenatae, por lo que no produce hijuelos ni bulbilos (propagación vegetativa), siendo su reproducción estrictamente sexual. Por lo tanto, para llevar a cabo su reproducción, las plantas de esta especie, requieren la visita de polinizadores (Illsey, 2005; Gallardo et al., 2008).

Esta planta produce una llamativa inflorescencia expuesta de manera muy visible para la fauna visitante, la cantidad de flores que produce es muy variable, aunque se han reportados datos de 100 ± 20 flores por umbela y de 15 ± 2 umbelas por inflorescencia (Fig.1), (García 2004).



Figura 1. a) Umbela de *A. cupreata*, b) roseta en donde está a punto de emerger el escapo, c) escapo con inflorescencia completa en floración.

Diseño de muestreo

Este estudio se realizó en tres localidades del estado de Michoacán: Etúcuaro, Santas Marías y la Mesa, donde existen cultivos de *A. cupreata* y también remanentes de bosques de pino-encino con presencia de *A. cupreata* silvestre. Para fines del presente estudio se denomina agaves cultivados a aquellos individuos cuyas plántulas se les dio un manejo de invernadero durante aproximadamente dos años para ser posteriormente trasplantados a las laderas de los montes antes de la temporada de lluvias para que ahí alcancen la etapa adulta. Estas plantas generalmente son trasplantadas a terrenos accidentados, pero con acceso (carreteras o brechas) en la periferia de los asentamientos humanos, para facilitar el

trasporte a las destiladoras después de la cosecha. Los agaves silvestres pueden ser cosechados pero no reciben ningún manejo, se ubican en montañas asociados a bosques de pino-encino alejados de los pueblos.

En total se seleccionaron dieciséis individuos de *A. cupreata*, ocho cultivados y ocho en sitios silvestres. Se seleccionaron aquellos que cumplieron con 3 criterios siguiendo a Trejo et al. (2015): a) que la inflorescencia fuera visible para los visitantes, es decir que no estuvieran ocultas entre las ramas de árboles o arbustos; b) que se encontraran en etapa avanzada de floración, para que fuera atractiva para todos los visitantes y c) que la planta tuviera una apariencia saludable es decir, que presentara una coloración verde en las hojas y que la inflorescencia no tuviera apariencia seca.

Para registrar a la fauna visitante se utilizó una cámara de video con visión nocturna, montada sobre un poste metálico, y alimentada por una batería. Esta cámara se colocó a 1.0 metro de distancia de las inflorescencias (Fig. 2). La cámara se movió entre individuos de *A. cupreata* para acumular 38 horas de registro mensuales en cada uno de los 16 individuos monitoreados durante la temporada de floración (diciembre a abril). El esfuerzo de muestreo totalizó en 16 días en los agaves cultivados y 15 en los silvestres. Para registrar la altitud y ubicación de los agaves, se utilizó un GPS modelo eXplorist 110. El número de umbelas activas se determinó por observación directa y la altura de las inflorescencias se sacó con una función trigonométrica, $b^2 = c^2 - a^2$, donde b es la altura desconocida de la planta, c= distancia del observador a la punta de la inflorescencia obtenida con un distanciómetro laser (hipotenusa) y a es la distancia del observador a la base de la planta.



Figura 2: a) Cámara filmando un visitante b) cámara con protección para sol o lluvia c) altura de colocación de cámara.

Identificación de visitantes florales

Para identificar a los visitantes (aves y murciélagos) registrados en los videos se utilizaron las guías de campo de murciélagos de México de Medellín (1997) y de aves de Howell y Webb (1995). Se consideraron características de la fauna como: tamaño, forma y patrones de coloración. Se registró el número, duración y horario de las visitas así como la conducta de la fauna. Para ayudar en la identificación de las especies de murciélagos se utilizaron criterios de comportamiento durante el forrajeo. Por ejemplo, se sabe que *Choeronycteris mexicana*, gracias a su larga lengua, no requiere tocar las inflorescencias con su cuerpo de

manera evidente. En contraste, *Leptonycteris nivalis* y *Leptonycteris yerbabuena*, necesitan meter el hocico en la flor, poniendo en contacto cabeza, vientre y patas con la inflorescencia (Trejo et al. 2015). Solo se tomaron en cuenta los organismos que tuvieron contacto directo con flores activas. Cada visita se consideró concluida cuando el organismo salió del campo de visión de la cámara.

Análisis estadísticos

Para comparar la riqueza de especies que visitaron los agaves cultivados y silvestres se usaron curvas de acumulación de especies y se calcularon sus intervalos de confianza al 84% (MacGregor, 2013). Estas curvas se obtuvieron usando el programa Estimates versión 9.1 (Cowell, 2013). La completitud del inventario de los visitantes se evaluó mediante la diferencia de la media de la riqueza acumulada de especies observadas y el límite superior correspondiente del estimador no paramétrico Chao 2.

Para comparar la composición de especies que visitaron los agaves cultivados y silvestres se realizó un análisis de varianza de la similitud (ANOSIM; Oksanen et al. 2013). Se usó la distancia de Bray-Curtis como medida de distancia en la composición de especies del ensamble de visitantes de los agaves cultivados y silvestres. Esta medida de distancia permite usar medidas de abundancia relativa de las especies, que en este caso fue el número de visitas observadas para cada especie de visitante (Legendre y Legendre 2012). La prueba ANOSIM se realizó programando 999 aleatorizaciones de la matriz original de interacciones observadas. Esta prueba calcula el índice R el cual es una medida relativa de la disimilitud de especies observadas en diferentes condiciones, en este caso agaves cultivados y silvestres. Este índice adquiere valores de 0 a 1, valores de 0 a 0.25 indican que existen grupos reconocibles dentro de los agaves cultivados y silvestres, pero con un

gran traslape de especies. Valores de 0.25 a 0.5 grupos pocos reconocibles, valores mayores a 0.5 indican grupos reconocibles de especies diferentes, con un bajo traslape entre ellas (Sosa et al. 2008). Para construir el dendrograma observado para la composición de especies visitantes de los agaves silvestres y cultivados se usó el promedio de las distancias de disimilitud observadas.

Para evaluar si los agaves cultivados y silvestres diferían en su estructura de interacciones se calculó el índice de traslape de nicho de Morisita-Horn. Este índice va de 0 a 1, los valores cercanos a 0 indican un bajo traslape de visitas de los vertebrados a los agaves (cultivados o silvestres) y 1 un alto traslape de visitas, independientemente de la riqueza e identidad de las especies (Blütgen y Klein 2011). Los valores observados de traslape se compararon con valores de traslape esperados por azar. Para ello se aleatorizaron 1000 veces los valores de frecuencia de visitas observadas para los agaves cultivados y silvestres, sin cambiar las dimensiones de la matriz de interacciones. Todos los análisis se realizaron usando los paquetes *vegan*, y *bipartite* de lenguaje de programación R (Dormann et al. 2013, Oksanen et al. 2013).

Para evaluar si existían diferencias entre las características de los agaves cultivados y silvestres se realizaron análisis de varianza (ANOVA) y modelos lineales generalizados (GLM). Se evaluó la diferencia en la altitud (altura sobre el nivel del mar) a la que se ubicaron los agaves cultivados y silvestres usando un ANOVA. Así mismo, se comparó el número de umbelas activas y la altura de las inflorescencias de los agaves cultivados y silvestres, estas últimas se consideraron estimadores indirectos de la oferta de recurso para los visitantes florales. Debido a que el número de umbelas era una variable de tipo conteo se ajustó un Modelo Lineal Generalizado con una distribución de errores tipo Poisson.

RESULTADOS

Con un esfuerzo de muestreo de 589 horas de grabación acumuladas a lo largo de 31 días, se registró un total de 22, 382 visitas de 20 especies de vertebrados (14,975 en agaves cultivados y 7,407 en agaves silvestres). Entre estas se registraron 17 especies de aves pertenecientes a las familias *Parulidae*, *Icteridae*, *Mimidae* (Paseriformes), *Picidae* (Piciformes) y *Trochilidae* (Apodiformes). Además de tres especies de mamíferos; dos quirópteros pertenecientes a la familia Phyllostomidae, así como una especie de Didelphidae del género *Tlacuatzin* (Tabla 1). Al momento de realizar las grabaciones se registraron mediante observaciones directas ocho especies más de aves, las cuales están contenidas en cuatro familias; *Furnariidae* (*Lepidocolaptes leucogaster*), *Picidae* (*Melanerpes formicivorus*), *Trochilidae* (*Chlorostilbon auriceps*, *Heliomaster constantii*, *Tilmatura dupontii*, *Selasphorus platycercus*, *Selasphorus rufus*), *Turdidae* (*Turdus rufopalliatus*) y un mamífero marsupial *Didelphis virginiana*. Sin embargo, para los análisis solo se tomaron en cuenta las especies que se registraron mediante videograbaciones.

Sólo una especie de ave fue exclusiva de los agaves silvestres (*Myioborus pictus*) mientras que cinco especies visitaron exclusivamente los agaves cultivados (*Icterus pustulatus*, *Melanotis caerulescens*, *Oreothlypis ruficapilla*, *Picoides scalaris*, y *Setophaga coronata*). Once especies de aves fueron comunes a los agaves silvestres y cultivados (Tabla 1). En el caso de los mamíferos, la marmosa (*Tlacuatzin canescens*) se registró visitando solo los agaves cultivados, mientras que las dos especies de murciélagos (*L. nivalis* y *C. mexicana*) fueron comunes a ambos tipos de agaves. De esta manera, se registraron 19 especies visitando los agaves cultivados y 14 especies visitando los silvestres (Tabla 1, Fig. 3).

Tabla 1: Especies que fueron registradas visitando las flores de *Agave cupreata* cultivado y silvestre. Se incluyen tres grupos no identificados a nivel específico (*Icterus sp*, colibríes y murciélago).

Aves	<i>Agave cupreata</i>	
	Cultivada	Silvestre
<i>Icterus wagleri</i>	X	X
<i>Icterus cucullatus</i>	X	X
<i>Icterus parisorum</i>	X	X
<i>Icterus sp</i>	X	X
<i>Icterus bullocki</i>	X	X
<i>Icterus pustulatus</i>	X	
<i>Melanotis caerulescens</i>	X	
<i>Myioborus pictus</i>		X
<i>Oreothlypis ruficapilla</i>	X	
<i>Picoides scalaris</i>	X	
<i>Amazilia violiceps</i>	X	X
<i>Amazilia beryllina viola</i>	X	X
<i>Cyananthus latirostris</i>	X	X
<i>Archilochus alexandri</i>	X	X
<i>Eugenes fulgens</i>	X	X
<i>Calothorax lucifer</i>	X	X
<i>Lampornis clemenciae</i>	X	X
<i>Setophaga coronata</i>	X	
Colibríes no identificados	X	X
Mamíferos	Cultivado	silvestre
<i>Leptonycteris nivalis</i>	X	X
<i>Choeronycteris mexicana</i>	X	X
<i>Tlacuatzin canescens</i>	X	
Murciélagos no identificados	X	X

Los intervalos de confianza de las estimaciones de riqueza de visitantes en los cultivos fueron: I.C= 19.05-24.94, mientras que los calculados para el estimador Chao 2 fueron I.C.=19.77 -30.48. Por lo tanto, el inventario tuvo una representatividad del 72.17%. Para los agaves silvestres los valores correspondientes de riqueza observada fueron I.C=15.71 - 18.28, y los del estimador Chao 2, I.C=16.10-18.51. Por tanto, la completitud del inventario fue de 91.84%. La riqueza de especies fue mayor en los agaves cultivados que en los silvestres, pues los intervalos de confianza de las estimaciones de riqueza no se traslapan (Fig. 3).

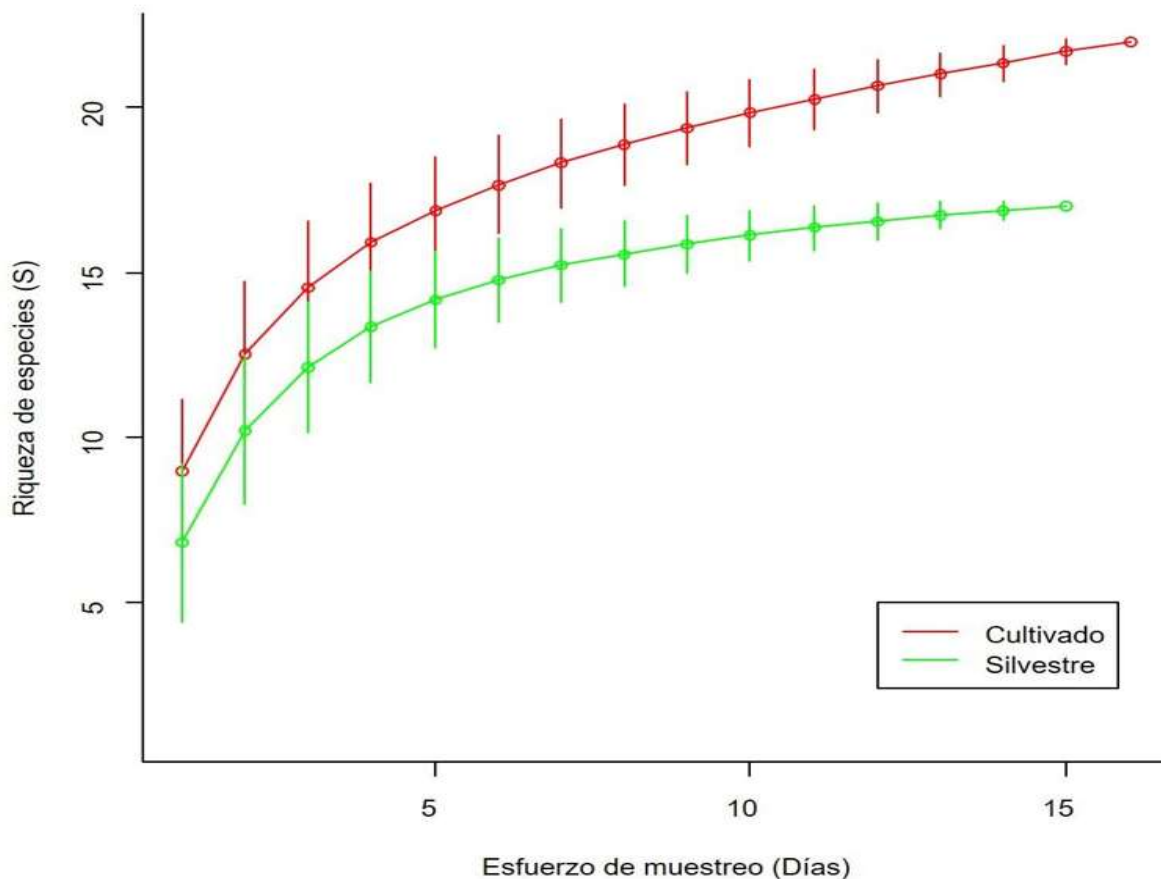


Figura 3: Curva de acumulación de especies visitantes de *Agave cupreata* cultivado y silvestre en el municipio de Madero, con intervalos de confianza corregidos al 84%.

Las dos especies de murciélagos fueron los principales visitantes en ambos tipos de agaves. En los agaves silvestres, *C. mexicana* acumuló 4196 visitas, seguido de *L. nivalis* que hizo 1900 visitas. En los agaves cultivados fue en el orden inverso, *C. mexicana* visitó 6511 veces y *L. nivalis* hizo 7271 visitas. En el caso de los visitantes diurnos, dos especies de aves visitaron con mayor frecuencia ambos tipos de agaves, en los silvestres *I. wagleri* visitó 218 y *A. beryllina* 84 y en los cultivados *I. wagleri* 506 y *A. beryllina* 280 visitas, (Fig. 4).

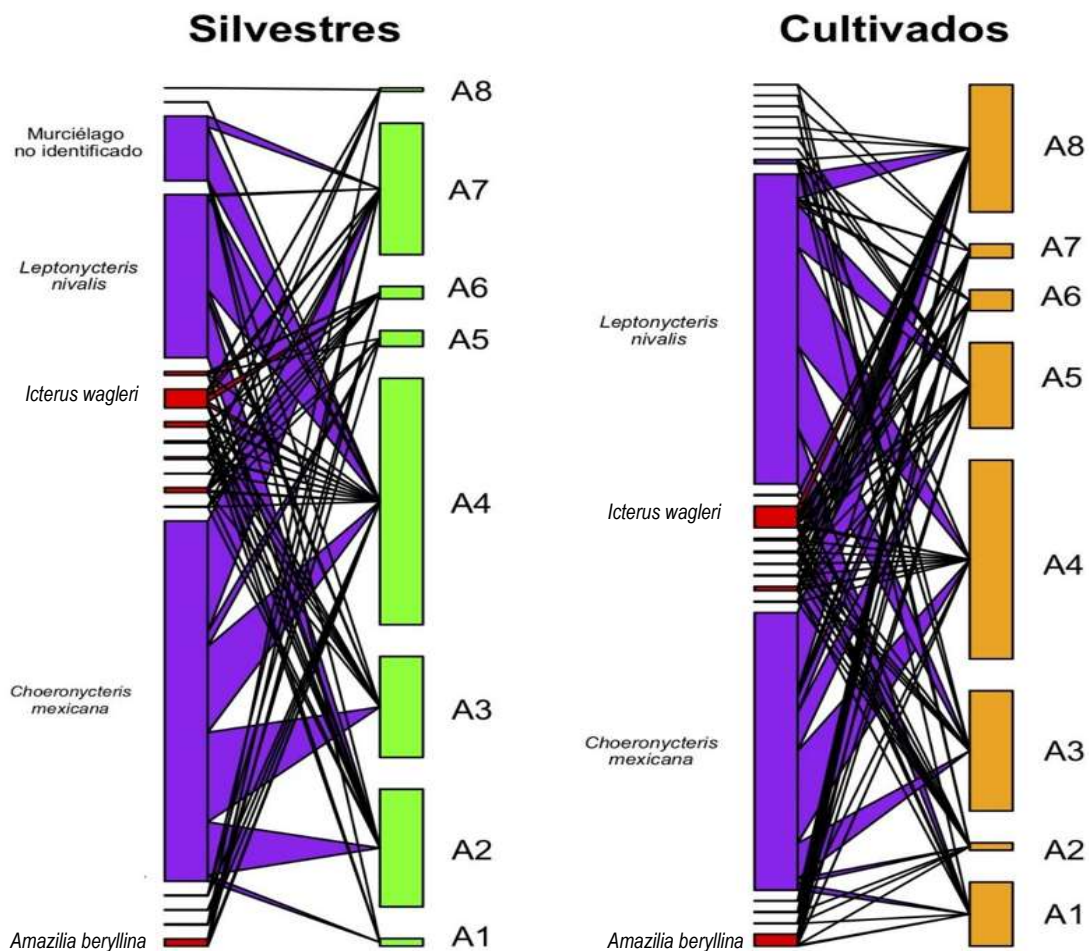


Figura 4. Red de interacciones entre vertebrados y agaves silvestres y cultivados. Para cada red de interacciones las barras del lado izquierdo representan los vertebrados visitantes. Mientras que del lado derecho cada barra corresponde a un agave observado. El color morado corresponde a murciélagos y el rojo a aves.

La composición de especies de visitantes florales no fue diferente entre los agaves cultivados y silvestres ($R_{ANOSIM}=0.02$, $P=0.55$, Fig. 5). No se observan grupos reconocibles de acuerdo a la condición de cada agave. Esto implica que la similitud de especies desde el punto de vista de la identidad de las especies es la misma para agaves cultivados y silvestres.

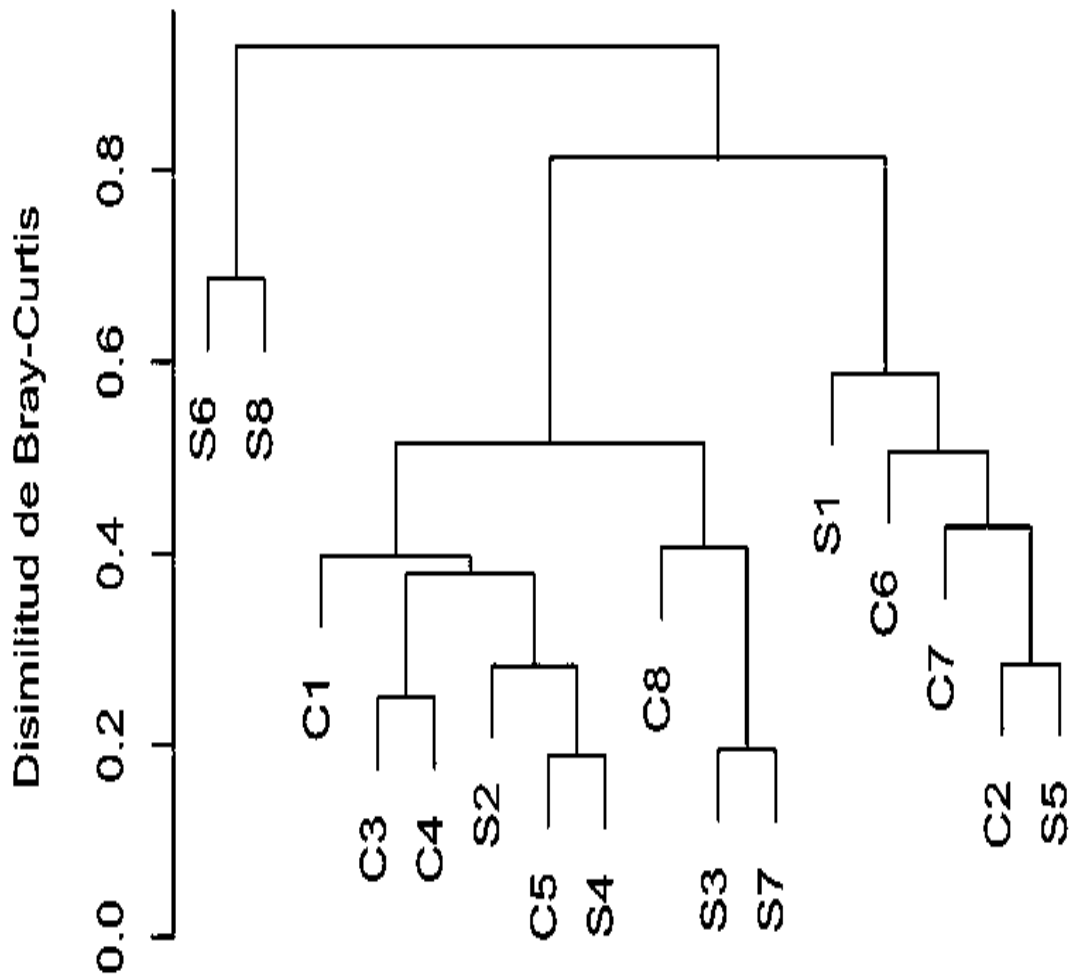


Figura 5. Dendrograma basado en la frecuencia de las especies de vertebrados que visitaron los agaves cultivados (C) y silvestres (S).

El traslape de las visitas efectuadas por los vertebrados fue mayor en los agaves cultivados (0.75, Fig. 6) que en los silvestres (0.45, Fig. 6). Esto implica, que independientemente de la riqueza e identidad de las especies, la frecuencia de visitas es similar en todos los agaves cultivados, mientras que en los silvestres visitan más unos agaves que otros. Por otro lado, los valores observados para el traslape de los agaves cultivados y silvestres fueron diferentes a los esperados al azar (Fig. 6).

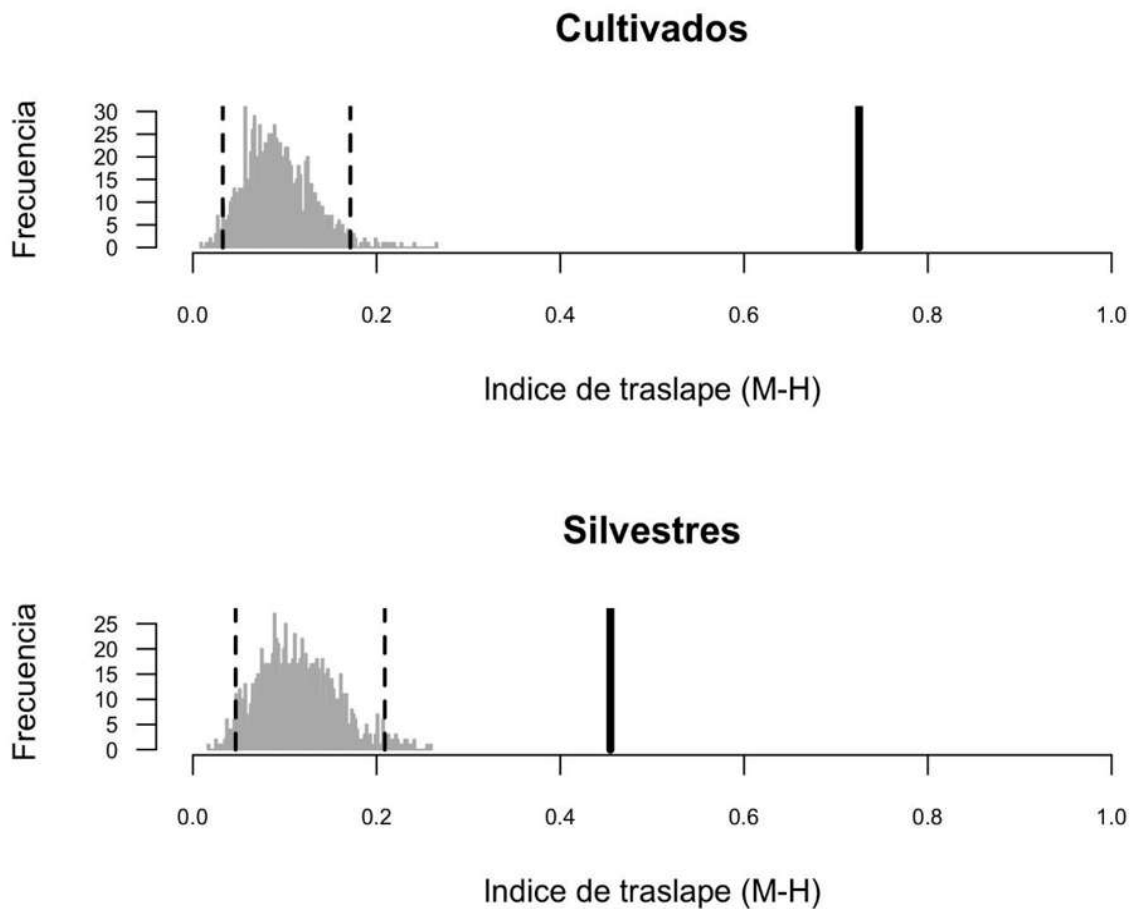


Figura 6. Resultado del modelo nulo del índice de traslape de nicho de Morisita-Horn (M-H) para los agaves cultivados y silvestres. La línea vertical obscura representa el valor observado para cada tipo de agave. Las líneas verticales punteadas representan el intervalo de confianza del 95% de la distribución de frecuencias de los valores aleatorizados.

Los agaves cultivados (rango=1595-1797m.s.n.m) y silvestres, (1652-2010) difirieron en términos de la altitud a la que se ubicaron ($F=5.96$, g.l.=14, $P=0.02$). Pero no en número de umbelas activas (promedios cultivo 6.5, silvestre 6.8,), ($\chi^2=0.08$, g.l.=14, $P=0.77$) ni en la altura de las inflorescencias (promedios cultivos= 6.67m, silvestres = 5.27m), ($F=2.36$, g.l.=14, $P=0.14$). Sin embargo, la altitud no explicó la variación en la riqueza de visitantes observados, mediante regresión lineal de la riqueza en función de la altitud de los agaves ($F=0.88$, g.l.=12, $P=0.47$, $R^2= -0.02$).

DISCUSIÓN

Se cumplió una de las dos predicciones hechas, el traslape de las interacciones de las especies visitantes es mayor en los agaves cultivados que en los silvestres, es decir que todos los agaves cultivados fueron visitados con frecuencias similares por las especies. La comparación de las curvas de acumulación para ambos agaves cultivados y silvestres, con respecto a los valores estimados de riqueza, indican que fue suficiente el muestreo para considerarse como una muestra representativa de la fauna visitante. Se esperaba que los agaves silvestres, por estar asociados a los bosques fueran visitados por un mayor número de especies nectarívoras sin embargo, esta predicción no se cumplió, ya que la composición del ensamble de la fauna visitante fue similar en ambos casos, mientras que la riqueza fue mayor en los agaves cultivados.

La altitud a la que se encontraron los agaves silvestres y cultivados fue diferente, sin embargo, no existió relación de esta variable con la riqueza de visitantes observados. Es probable que la mayor riqueza y traslape de visitas en cultivos sea debido a varios

aspectos por ejemplo, se observó que siempre hubo más agaves en floración dentro de los cultivos y que estos fueron más cercanos entre sí, en el momento en que se estaba grabando, a diferencia con los silvestres que estuvieron más solitarios y separados. Por otra parte, cerca de los asentamientos humanos hay árboles frutales en huertas o en traspatios que podrían generar una mayor concentración de recursos para los visitantes. La existencia de una mayor presencia de recursos cerca de los cultivos puede explicar parte de la mayor riqueza y traslape de visitantes en ellos. En este sentido, se ha demostrado que los polinizadores responden más consistentemente a los cambios en los recursos que a los cambios en el uso de la tierra per se (Winfree et al., 2011). El contexto del paisaje y la calidad del hábitat pueden tener efectos pronunciados sobre la diversidad de los visitantes florales (Kleijn y Langevelde 2006).

Aunque las redes de interacción muestran que los principales visitantes fueron las dos especies de murciélagos, la proporción de las visitas difirió entre los dos tipos de agaves, *L. nivalis* visitó con más frecuencia los agaves cultivados, mientras *C. mexicana* los silvestres. Esto podría relacionarse con las diferencias en peso y habilidad de vuelo entre estas especies. Pues *L. nivalis* es claramente menos ágil para maniobrar y su peso promedio (24.5g), corresponde al doble del peso de *C. mexicana* (13.3g), (Ayala-Berdon y Schondube 2011; Ayala-Berdon et al. 2013). De esta manera es probable que para *L. nivalis*, le sea más fácil forrajear racimos de flores como las umbelas de agave. En cambio *C. mexicana* puede ser igualmente eficiente visitando racimos de flores que flores solitarias en el bosque, por lo que puede concentrar su actividad en ese tipo de hábitat.

Los visitantes nocturnos (murciélagos) se observaron alimentándose comúnmente en grupos, en algunas ocasiones se podían observar las siluetas de cinco o siete individuos revoloteando. Así mismo, en los videos se observan generalmente, varios individuos de la

misma especie teniendo actividad y en algunas ocasiones se observan individuos de ambas especies de murciélagos. Mientras que *L. nivalis* comúnmente se fijaba de los estambres o pétalos y en ocasiones descansaba sus alas abiertas sobre las umbelas, entrando en contacto casi completamente con las flores, *C. mexicana* revoloteaba pudiendo visitar más de una flor en secuencia pero rara vez moviéndolas. Por otra parte las visitas de la marmosa (*Tlacuatzin canescens*) fueron poco frecuentes, pero estos animales fueron bastante móviles dentro de las inflorescencias teniendo mucho contacto con ellas, por lo que también podrían contribuir potencialmente a la polinización del agave. Además se les observó alimentándose de algunas polillas que se posaban en las umbelas.

Entre los visitantes diurnos se observó una constante interacción. *I. wagleri* tuvo un comportamiento muy territorial contra otras aves del mismo género y colibríes, entre las aves del género *Icterus* que se registraron *I. wagleri* fue la de mayor tamaño. Los colibríes como *A. beryllina*, *E. fulgens*, *A. violiceps*, también mostraban un comportamiento territorial con otros colibríes, solamente cuando hubo mayor disponibilidad del recurso se observó cierta tolerancia entre ellos.

Distintos autores coinciden en que el acceso al recurso néctar a menudo involucra agresiones inter-específicas, en las cuales la especie más grandes dominan a las más pequeñas (Martín del Río y Eguiarte, 1987). Sin embargo otros estudios indican que la interferencia directa entre especies no es la única manera de regular el acceso a recursos de néctar de agave, y proponen la existencia de una segregación temporal y espacial entre nectarívoros que visitan las inflorescencias. Esta estrategia está determinada por las diferencias de tamaño y puede permitir que pequeños colibríes reduzcan el riesgo de lesiones durante los encuentros con colibríes territoriales más agresivos como *A. violiceps*. Estudios de polinización de agave describen a especies como *Amazilia violiceps* y *A.*

beryllina y *Eugenes fulgens* altamente territoriales, que excluyen agresivamente a otras especies más pequeñas, pues se sabe que *Eugenes fulgens* es una de las especies de colibríes más grandes. Debido a que los territorios están tan estrechamente vinculados a los recursos de néctar, especies territoriales pueden desempeñar un papel importante en la determinación de la composición general y la estructura de ensamblajes de nectarívoros (Martín del Río y Eguiarte, 1987; Ornelas et al., 2002).

Las calandrias se posaban y caminaban sobre las flores para alcanzar el néctar y algunos insectos, por lo que tienen mucho contacto con las flores, mientras que los colibríes revoloteaban y muy rara vez tenían contacto con estructuras reproductivas. Aunque las visitas diurnas son menos frecuentes con respecto a las nocturnas, en general estas suelen ser de mayor duración, y mayor desplazamiento dentro de las inflorescencias. También se fotografiaron varias de las especies de calandrias y colibríes visitando otras flores como *Erythrina coralloides* (colorín), *Ipomea* sp (cazahuates), se observaron calandrias alimentándose de frutas como *Diospyros digyna* (zapotes negros), varias especies del género *Citrus* (limas y naranjas) y frutos de *Schinus* sp (pirul). Todas estas especies vegetales estaban asociadas a los cultivos.

Aunque la fauna tenga disponible otras especies de plantas, el néctar que ofrece las plantas de *A. cupreata* parece ser particularmente importante, sobre todo porque su floración abarca parte del invierno y la temporada de secas cuando otros recursos son por lo general escasos.

Tanto los agaves cultivados como los agaves silvestres parecen contribuir para sostener una gran diversidad de vertebrados visitantes. Existe por lo tanto la posibilidad de que los cultivos de agave pueden ser manejados para seguir ofreciendo un recurso altamente valorado por la fauna, favoreciendo con estas visitas la producción de semillas de

A. cupreata. En este sentido sería de gran utilidad permitir un mayor número de agaves florecer dentro de los cultivos como fuente de semilla para los productores, ya que para producir el mezcal es necesario impedir la floración de cada agave, justo cuando la concentración de azúcares está en su máximo.

A un nivel de paisaje, se podrían conectar fragmentos de bosques con corredores de agaves cultivados, ya que la conectividad del hábitat garantiza el mantenimiento de una serie de procesos vitales entre los que destacan los desplazamientos de los organismos para alimentarse, refugiarse, reproducirse o dispersarse (Gurrutxaga, 2006).

BIBLIOGRAFÍA

- Alonso C. I. 2007. Manejo campesino en el sistema de producción de maguey papalote (*Agave cupreata* Trel. & A. Berger) para la elaboración de mezcal en la región de Chilapa, Guerrero. Tesis de maestría, Colegio de postgraduados, Puebla.
- Álvarez T., Ticul S. y J. C. López. 1994. Claves para murciélagos mexicanos. Centro de investigaciones biológicas del noroeste, S, C y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N. México D.F.
- Arita H. T. y C. Martínez del Río. 1990. Interacciones flor murciélago: un enfoque zoocéntrico. UNAM, Instituto de Biología.
- Arita H. T. y K. Santos del Prado. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy*. 80:31-41.
- Arizmendi M.C. 2009. La crisis de los polinizadores. Conabio. *Biodiversitas* 85:1-5.
- Avendano-Arrazate CH, L Iracheta-Donjuan, JC Godínez-Aguilar, P Lopez-Gomez, A Barrios-Ayala. 2014. Caracterización morfológica de *Agave cupreata*, especie endémica de México. YTON ISSN 0031 9457 (2015) 84: 148-162.

- Ayala-Berdon Jorge and Jorge. 2011. A Physiological Perspective on Nectar-Feeding Adaptation in Phyllostomid Bats. *Physiological and Biochemical Zoology*, Vol. 84, No. 5), pp. 458-466.
- Ayala-Berdon Jorge, Rubén Galicia, Cesar Flores-Ortíz , Rodrigo A. Medellín , Jorge E. Schondube. 2013. Digestive capacities allow the Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) to live in cold environments. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 164 (2013) 622–628.
- Brown James H., Astrid Kodric-Brown, Thomas G. Whitham y Hedley W. Bond. 1981. Competition between hummingbirds and insect for the nectar of two species of shrubs. *The southwestern naturalist*. Vol.26. No.2. p.p 133-145
- Caballero-Martínez, L. A., I. V. Rivas Manzano y L. I. Aguilera-Gómez. 2009. Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Ixtapan del Oro, Estado de México, *Acta Zool, Mex*, (n, s,) 5(1): 161-175.
- Caballero-Martínez, L.A., L. I. Aguilera-Gómez, I. V. Rivas-Manzano, C. J. Aguilar Ortigoza & Valentina Lamus-Molina. 2012. Biología floral y polinización de *Ipomoea murucoides* Roem. y Schult. (Convolvulaceae) en Ixtapan del Oro, Estado de México. *Anales de Biología* 34: 65-76.
- Cane, J.H., Minckley, R., Kervin, L., Roulston, T. 2005. Temporally persistent patterns of incidence and abundance in a pollinator guild at annual and decadal scales: the bees of *Larrea tridentata*. *Biological Journal of the Linnean Society* 85(3): 319–329.
- Carthew SM, Goldingay RL. 1997. Non-flying mammals as pollinators. **Trends Ecol. Evol.** 12:104–8.
- Ceballos G, T. H. Fleming, C. Chávez, and J. Nassar. 1997. Annual population cycle of *leptonycteriscurasoae* (chiroptera, phyllostomidae) at a roost near Chamela, Jalisco, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 78:224-234.
- Chávez L. G. y R. S Zaragoza. 2009. Riqueza de mamíferos del Parque Nacional Barranca del Cupatitzio, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 95-104.
- Cornejo L. C. 2007. Fluctuación de la abundancia anual de los Murciélagos Herbívoros en dos tipos de vegetación de la barranca de Metztitlán, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Hidalgo, México.

- Cowell, R.K. 2013. Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples. version 9.persistent URL<purl.oclc.org/estimate>.
- Eguiarte L, Martínez del río C, Arita H. 1986. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes, a las flores de *Pseudobombax ellipticum*. *Biotropica* Vol: 19, N0. 1, PP. 74-82.
- Eguiarte, L.E., X. Aguirre, M. Rocha, C. Torres, A. Silva y A. Valera. 2003. Coevolución entre genero *Agave* sensu lato y sus murciélagos polinizadores, tesis de maestría en ciencias. Universidad Autónoma de México, México D.F.
- Fleming TH, Muchhala N. 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *J. Biogeogr.* 35:764–80
- Gallardo Valdez J., Gschaedler Mathis A. C., Cházaro Basañez M. J., Rodríguez Domínguez J. M., Tapia Campos E., Villanueva Rodríguez S., Salado Ponce J.H., Villegas García E., Medina Niño R., Aguirre Ochoa M., Vallejo Pedraza M. 2008. La producción de Mezcal en el estado de Michoacán, Centro de investigación y asistencia en tecnología y diseño del estado de Jalisco A.C.
- García J. L.2007. Estructura poblacional del murciélago *Dermanura tolteca* (saussure, 1860) en el municipio de Santiago Comaltepec, Oaxaca. Tesis de Maestría, centro interdisciplinario de investigación para el desarrollo integral regional, Oaxaca, México.
- García Meneses P.M. 2004. Germinación y reproducción de *Agave cupreata* trel. & berger (Agavaceae) en la localidad de Ayahualco Guerrero. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias, Universidad autónoma de México.
- García-Mendoza A. 2007. Los Agaves de México. *CIENCIAS* 87. Julio-septiembre, 14-23, [En línea].
- Gómez J. M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 105-116.Grupo de Ecología Terrestre, Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, E-18071 Granada, España.
- González-González, A. (2004). Biología reproductiva y genética de poblaciones de *Agave garciae-mendozae*. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Gurrutxaga San Vicente Mikel. 2006. Efectos de la fragmentación de hábitats y pérdida de conectividad ecológica dentro de la dinámica territorial. *Revista de Geografía*, 16; pp. 35-54.
- Herrera C. M. 2005. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? *American Journal of the Botanical Society of America* 92(1): 13–20
- Illsley Granich C., Gómez Alarcón T., Rivera Méndez G., Morales Moreno M. del P., García Bazán J., Ojeda Sotelo A., Calzada Rendón M. y S. Mancilla Nava. 2005. Conservación *in situ* y manejo campesino de magueyes mezcaleros. Informe final SNIB-CONABIO. México D. F.
- INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos Madero, Michoacán de Ocampo Clave geoestadística 16049.
- Jiménez-Valverde A. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos *Revista Ibérica de Aracnología* ISSN: 1576 - 9518. Dep. Legal: Z-2656-2000. Vol. 8, 31-XII-Sección: Artículos y Notas. Pp: 151 – 161. Madrid, España.
- Kleijn David y Frank van Langevelde. 2006. Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology* 7, 201—214.
- MacGregor-Fors I, Payton M.E (2013) Contrasting Diversity Values: Statistical Inferences Based on Overlapping Confidence Intervals. *PLoS ONE* 8(2): e56794. doi:10.1371/journal.pone.005679.
- Madrigal Sánchez X. y Zavala Alvarez. C. 2015. Vegetación y flora de las plantaciones de magueyes mezcaleros en Etúcuaro y Tzitzio en Michoacán. En: Martínez-Palacios A. Morales García J. L. y Guillen Rodríguez S. (Ed). Aspectos sobre el manejo y la conservación de agaves mezcaleros en Michoacán. Primera edición. ISBN:978-607-811-643-0.
- Martínez Castro L. E, Martínez-palacios A, Sánchez Vargas N. M. Philippe Lobitte, Nápoles Álvarez Christian R, Martínez Palacios O, Martínez avalos J. G, Jordan Golubov. 2015. Poblaciones silvestres de maguey chino, (*Agave cupreata*) en el estado de Michoacán. En: Martínez-Palacios A. Morales García J. L. y Guillen

- Rodríguez S. (Ed). Aspectos sobre el manejo y la conservación de agaves mezcaleros en Michoacán. Primera edición. ISBN:978-607-811-643-0.
- Martínez del Rio C. y Luis E. Eguiarte. 1987. Bird visitation to *Agave salmiana*: comparisons among hummingbirds and perching birds. *The condor* 89:351-363.
- Martínez-Palacios A, Gómez-Sierra J. M., Sáenz-Romero C, Perez-Nasser N, y Sánchez-Vargas N. 2011. Diversidad genética de *Agave cupreata* trel. &berger. Consideraciones para su conservación. 2011. *Rev. Fitotec. Mex.* Vol. 34 (3): 159 – 165.
- Mayer, C., L. Adler, W. S. Armbruster, A. Dafni, C. Eardley, S.-Q. Huang, P. G. Kevan, J. Ollerton, L. Packer, A. Ssymank, J. C. Stout, y S. G. Potts. 2011. Pollination ecology in the 21st century: key questions for future research. *Journal of Pollination Ecology*, 3: 8–23.
- Medellín R. A, Arita H. T. y Sánchez O. 1997. Identificación de los murciélagos de México, clave de campo. México, D.F: Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Oksanen J (2011) *Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial*.
- Ornelas J. F., Ordano M., Hernández A, López J. L., Mendoza L., y Perroni. 2002. Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roetzl. (Agavaceae) lead to spatial and temporal segregation among nectarivores in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 52: 37–51. Xalapa, Veracruz, México.
- Palacios R. T. 2011. Estructura y dieta del ensamble de los murciélagos nectarívoros de San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. Tesis de maestría. Oaxaca de Juárez, México.
- Quintero C., Morales C. L., Adrián Aizen M. 2009. Effects of anthropogenic habitat disturbance on local pollinator diversity and species turnover across a precipitation gradient. *Biodivers Conserv* (2010) 19:257–274 DOI 10.1007/s10531-009-9720-5.
- Ramírez M. D. y E. R. Mendoza. 2010. El papel funcional de la interacción planta-mamífero en el mantenimiento de la diversidad tropical. *Biológicas*, 12(1): 8–13.
- Ramírez, Alonso; Gutiérrez-Fonseca, Pablo E. 2016. Sobre ensamblajes y ensamblajes ecológicos - respuesta a Monge Nájera. *Revista de Biología Tropical*, vol. 64, núm. 2, pp. 817-819 Universidad de Costa Rica San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica.

- Rocha M., Valera A. y Eguiarte L.E. 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave Littea* (Agavaceae) species in central Mexico. *American Journal of Botany*, 92, 1330–1341.
- Rzedowski, J., 2006. Vegetación de México. capítulo 9 tipos de vegetación. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 1ra. Edición digital.
- Santiago Arizaga, Exequiel Ezcurra, Edward Peters, Fernando Ramirez de Arellano, and Ernesto Vega. 2000. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. the role of pollinators. *American Journal of Botany* 87(7): 1011–1017.
- Santos T. y J. L. Tellería. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15 (2): 3-12.
- Slauson L.A. 2000. Pollination biology of two quiropterophilous agaves in Arizona. *Am Bot* 87:825-836.
- Steve N.G. Howell and Sophie Webb. 1995. A guide to the birds of México, and northern central America. Oxford University Press. California, USA.
- Thompson, J.D. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia* 126(3): 386-394.
- Trejo-Salazar R. E., Scheinvar E. y L. E. Eguiarte. 2015. ¿Quién poliniza realmente los agaves? Diversidad de visitantes florales en 3 especies de *Agave* (Agavoideae: Asparagaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86(2015)358–369.
- Tylianakis JM, Klein AM, Lozada T et al (2006) Spatial scale of observation affects a, b and c diversity of cavity-nesting bees and wasps across a tropical land-use gradient. *J Biogeogr* 33:1295–1304
- Tylianakis, J.M. & Morris, R.J. (2017) Ecological Networks Across Environmental Gradients. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 48, 25–48.
- Tylianakis, Jason M. and Rebecca J. Morris. 2017. Evolution, and Systematics Ecological Networks Across Environmental Gradients. *Annual Review of Ecology*. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48:25–48.

- Valverde J, J. Calatayud, J.M. Gómez, F. Perfectti. 2014. Variación intraestacional en los visitantes florales de *Erysimum mediohispanicum* Sierra Nevada. *Ecosistemas* 23(3): 83-92 Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.1
- Wilkinson G. S. and T. H. Fleming. 1996. Migration and evolution of lesser long-nosed bats, *leptonycteriscurasoae*, inferred from mitochondrial DNA molecular ecology, 5:329-339.
- Zárate Martínez D.G., Serrato Díaz A.Y R. López Wilchis.2012. Importancia ecológica de los murciélagos.*ContactoS* 85.

Capítulo II

Contribución de aves y murciélagos al éxito reproductivo de *Agave cupreata*
silvestre y cultivado en Madero, Michoacán

Contribución de aves y murciélagos al éxito reproductivo de *Agave cupreata* silvestre y cultivado en Madero, Michoacán

INTRODUCCIÓN

El principio del polinizador más eficiente, postula que la selección natural favorece los rasgos morfológicos, fisiológicos o ecológicos de las plantas, que sirvan para atraer a los polinizadores más eficientemente (Stebbins, 1970). Consecuentemente, se esperaría que las plantas fueran polinizadas por un grupo reducido de animales que serían los más eficientes. Este razonamiento impulsó el surgimiento del concepto de síndrome de polinización que propone que mediante el estudio de los rasgos florales se puede predecir cuáles son los principales polinizadores de una determinada especie de planta (Gómez, 2002).

Sin embargo, más recientemente se ha reconocido que los sistemas de polinización generalistas son más frecuentes de lo que se pensaba, ya que las flores de muchas plantas son visitadas por grupos de animales taxonómicamente diversos. La fluctuación temporal y la variación espacial en la abundancia y composición del conjunto de visitantes florales son las causas más aceptadas de la existencia de sistemas de polinización generalizados (Gómez, 2002). De manera general los sistemas de polinización de plantas forman un continuo entre las plantas polinizadas por cientos de especies y las plantas polinizadas por una sola especie de visitante floral (Johnson y Steiner, 2000).

En el caso de los agaves paniculados se ha documentado la predominancia de un síndrome de polinización quiropterofílico (Eguiarte et al., 2000). Sin embargo, estudios sobre la biología de la polinización del grupo han mostrado evidencia de la existencia de

variación regional en las características de las interacciones planta-polinizador que involucran a esta planta. En los desiertos tropicales, la evidencia disponible indica que los murciélagos son los principales polinizadores (Arizaga et al., 2000; Eguiarte 2003). En cambio, en áreas extra tropicales cerca del límite norte de distribución de los murciélagos nectarívoros, los agaves paniculados son polinizados por una gran variedad de insectos diurnos y nocturnos, así como aves (Sutherland, 1987; Slauson, 2000). Estos estudios revelan un patrón geográfico general: la importancia relativa de polinizadores nocturnos vs. diurnos varía geográficamente con agaves paniculados, teniendo una polinización relativamente especializada en los trópicos, donde dependen de murciélagos nectarívoros, y una polinización moderadamente generalizada fuera de los trópicos, donde son polinizados por una variedad de polinizadores diurnos y nocturnos (Arizaga et al., 2000; Eguiarte, 2003). La polinización del género *Agave* ha sido descrita como primariamente promovida por murciélagos nectarívoros (quiropterofilia) (Arizaga et al., 2000; González-González 2004; Rocha et al., 2005; Trejo et al. 2015). Sin embargo, se ha documentado que aves como las calandrias (*Icterus wagleri*, *I. spurius*, *I. pustulatus*, *I. parisorum*), pueden ser también polinizadores importantes de algunas especies de agaves, por ejemplo *A. marmorata*, en el Valle semiárido de Tehuacán (Ornelas et al. 2002), o *A. chrysantha* en Arizona, (Slauson 2000). Dentro de los visitantes de los agaves también se incluyen esfingidos e himenópteros (abejas sociales y solitarias, abejorros y avispas) y lepidópteros (Ornelas et al., 2002).

Es importante comprender los impactos del cambio en el uso de la tierra sobre grupos de especies que proporcionan funciones críticas para el ecosistema por ejemplo, la polinización, sobre todo en una era creciente de cambio inducido por el hombre (Ollerton et

al., 2011). Aunque muchas plantas polinizadas por animales pueden autopolinizarse en cierta medida, disminuyendo así la dependencia a corto plazo de los polinizadores, existe una dependencia a largo plazo para el intercambio genético entre individuos (Potts et al., 2010). Por lo tanto, la forma en que los polinizadores responden al cambio en el uso de la tierra inducido por el hombre tiene implicaciones importantes para las plantas y las especies que dependen de ellas (Winfrey et al., 2011).

El género agave tienen una gran importancia cultural y económica para numerosos pueblos de Mesoamérica, desde tiempos prehispánicos, es sumamente diverso ya que cuenta con aproximadamente 280 especies, de estas, el 75% se encuentran en México y 129 (46%) son exclusivas de nuestro país (García-Mendoza, 2007).

En el presente estudio se identifica que grupo de polinizadores es más importantes (diurnos vs. nocturnos) para *Agave cupreata* cultivado y silvestre en el municipio de Madero, con base: a) su impacto en la producción de frutos y semillas, b) la dispersión y carga polínica que trasportan. Esta evaluación se realiza en el contexto de una comparación entre agaves cultivados y agaves silvestres.

Las predicciones fueron: a) que los visitantes florales más importantes variarían entre agaves silvestres y cultivados, como un efecto de la perturbación antrópica que existe alrededor de los cultivos. Los murciélagos nectarívoros por ser un grupo con requerimientos más asociados al bosque podrían ser los visitantes más importantes en los agaves silvestres, mientras que en los cultivados podrían ser las aves. Respecto al transporte y carga polínica se predijo b) que los murciélagos serían los visitantes que trasporten la mayor carga polínica y además a mayor distancia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

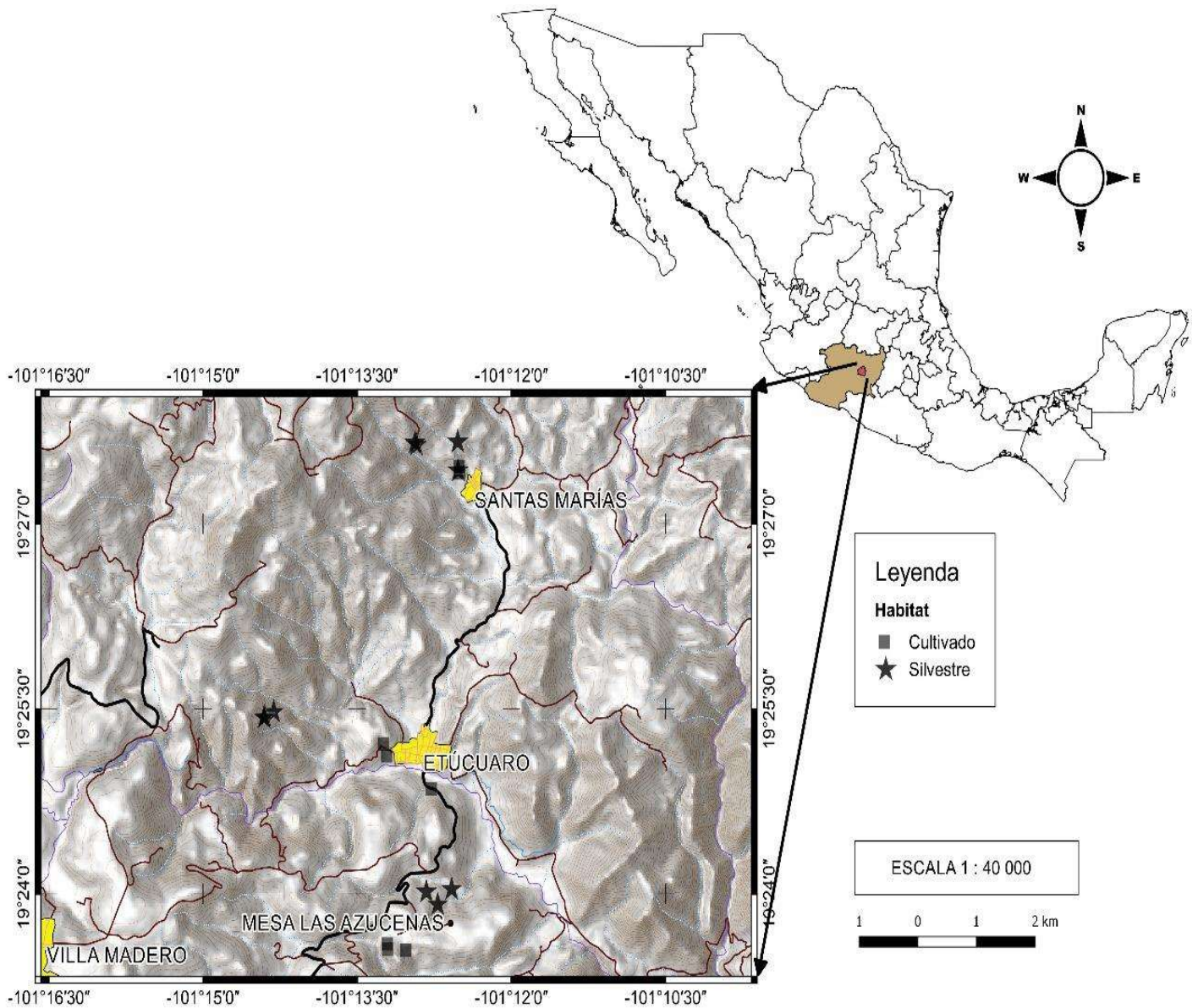


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo de agaves silvestres y cultivados de *Agave cupreata* en el Municipio de Madero.

El municipio de Madero se encuentra localizado en el centro del estado de Michoacán, entre los 19°10' y 19°33' de latitud norte y los 100°59' y 101°22' de longitud oeste (Fig.1).

Presenta una altitud entre 800 y 2 900 m. Colinda con los municipios de Acuitzio, Morelia,

Tzitzio, Tiquicheo, Carácuaro, Nocupétaro y Tacámbaro. Se ubica dentro de las provincias fisiográficas: Sierra Madre del Sur y Eje Neovolcánico. Con una variación en su temperatura entre 12 – 26°C y una precipitación entre 800 – 1 300mm. Los suelos dominantes son Luvisol, Regosol, Leptosol, Andosol, Vertisol y Phaeozem. Pertenece a la región hidrológica del Balsas (99.52%) y Lerma–Santiago (0.48%). El uso del suelo es predominantemente agrícola y pecuario (INEGI 2009). Presenta climas que van del semi-cálido al templado y cálido subhúmedo con lluvias en verano, según la clasificación de koeppen, (aw, cwa, cf, cwa). El tipo de vegetación es el bosque de coníferas, con una menor representación de la selva seca caducifolia y pastizales agrícolas (Rzedowski, 2006).

Descripción de la especie de estudio

El maguey “chino” como comúnmente se le conoce al *A. cupreata*, es utilizado en la producción de mezcal desde hace varias generaciones. Esta especie presenta un área de distribución muy reducida en comparación con la de otros agaves mezcaleros. Sólo se encuentra en la cuenca del Río Balsas y montañas de la sierra madre del sur, en la parte que corresponde principalmente a los estados de Guerrero y Michoacán. Es una planta semélpara, es decir solo tiene un evento reproductivo en su vida, tarda entre siete-ocho años en madurar, tiene baja capacidad de autofecundación y no tiene propagación vegetativa. Por lo tanto, para llevar a cabo su reproducción, las plantas de esta especie, requieren la visita de polinizadores (Illsey, 2005).

Según García (2004) la antesis de las flores de cada umbela de *A. cupreata* es sincrónica, pero la maduración de las umbelas en el escapo es asincrónica ya que siguen una serie en espiral en contra de las manecillas del reloj lo que se supone contribuye a una

mejor distribución temporal de los recursos para la maduración de los frutos. Una vez que comienza la antesis, las flores permanecen abiertas día y noche mientras que el androceo y el gineceo van madurando de manera diferencial, pero sincrónicamente dentro de la umbrela. El hecho de que las flores sean perfectas, protándricas (maduración de las anteras antes que el pistilo), hercogámicas (separación espacial de las anteras y estambres) y dicogámicas (separación temporal de los órganos masculinos y femeninos) hace que la autopolinización disminuya y asegura que no haya autofecundación en una misma umbrela (Arizaga et al., 2000).

Diseño de muestreo

a) Impacto de polinizadores en la producción de frutos y semillas

Este estudio se realizó en tres localidades productoras de agave del Municipio de Madero: Etúcuaro, Santas Marías y la Mesa (Figura 1). En cada una de estas localidades se seleccionaron seis individuos de *A. cupreata* en diferente estado de maduración, para abarcar toda la temporada de floración, mitad silvestres y mitad cultivados. Se construyeron andamios de madera para tener acceso a las flores (Fig.2b). Se aplicaron los siguientes tratamientos en cinco umbelas de cada uno de los agaves seleccionados: Exclusión diurna (ED): este tratamiento involucró que se cubrieran las umbelas durante el día con bolsas de tela de organza para que sólo fueran visitadas por los animales nocturnos. Exclusión total (ET): las umbelas se cubrieron de día y de noche para que funcionaran como control negativo. Sin exclusión (SE): las umbelas se mantuvieron expuestas a todos los visitantes. Exclusión nocturna (EN): se cubrieron las umbelas de noche para que sólo los animales activos en el día tuvieran acceso. Polinización manual (PM): se colocó polen de un individuo diferente mediante un pincel cuando los estigmas estaban receptivos.

Las umbelas se asignaron al azar a estos cinco tratamientos y todos los tratamientos estuvieron representados en todas las inflorescencias (Fig.2b). Una vez concluido el ciclo de maduración de las semillas de los agaves, se cortaron las umbelas y se colectaron los frutos y semillas fértiles (negras) e infértiles (blancas) para ser contadas (Fig.2a).



Figura 2: a) Semilla infértiles (blancas) y fértiles (negras) b) Tratamientos de exclusión aplicados a las inflorescencias c) Frutos maduros de *A. cupreata*.

Análisis de datos

Se utilizó un análisis de varianza con un diseño de parcelas divididas (split-plot en inglés) donde las variables explicativas fueron los tratamientos (ED, SE, EN, ET, PM), tipos de hábitat (cultivado y silvestre) y localidades mencionadas anteriormente y las variables de respuesta fueron el cociente de semillas fértiles/infértiles y el cociente de frutos/flores (Oehlert, 2000). En este diseño se contó con seis parcelas grandes formadas por un

conjunto de 15 umbelas de diferentes individuos, cada parcela corresponde a una de las seis combinaciones de los factores localidad (3) y tipo de hábitat (2), cada una se dividió en cinco subparcelas conformada por tres umbelas de diferentes agaves en las que se aplicaron uno de los cinco tratamientos de exclusión.

b) Cuantificación de la dispersión de polen y carga polínica de los visitantes florales.

Se marcaron antes del anochecer las flores de una umbela en dos individuos de agaves, el primero ubicado en un cultivo y el segundo en un sitio silvestre. Se marcaron las anteras de las flores abiertas con polvos fluorescentes, de color verde en el agave cultivado y de color rosa en el agave silvestre, (exclusión diurna). Al amanecer se cubrieron con bolsas de organza estas umbelas y se marcaron otras dos umbelas más, ahora con color naranja en el cultivo y de color azul en el agave silvestre, (exclusión nocturna). Al anochecer se cubrieron estas umbelas y se destaparon las anteriores, este marcaje se repitió por dos días y se realizó solo en una localidad (la Mesa). Se hizo una búsqueda del polen marcado durante dos noches, en las flores de todos los individuos conocidos en esa localidad utilizando una lámpara de luz ultravioleta. Se tomaron las coordenadas de cada inflorescencia positiva, para posteriormente estimar la distancia de dispersión de polen.

Para cuantificar la carga polínica, se realizaron capturas de la fauna de murciélagos y aves con seis redes de niebla de 12m x 2.5m y 6m x 2.5m. Estas redes se colocaron dentro de cultivos y bosques cerca de las inflorescencias de los agaves a aproximadamente tres metros de altura. Para el muestreo de los murciélagos, las redes permanecieron abiertas desde las 7:00 pm hasta las 2:00 am, y para las aves de las 7:00 am a 12pm y de 4:00 a 7:00 pm.

Las especies capturadas se identificaron usando las guías de campo de murciélagos de Medellín et al., (1997) y aves de Howell y Sophie (1995). Se tomaron muestras de polen al momento de la captura de aves y murciélagos (Fig. 3), frotando el plumaje/pelaje de las regiones cefálica, dorsal y ventral y extremidades posteriores y anteriores con pequeños cuadros de gelatina de Kisser. Estas muestras se depositaron dentro de frascos de plástico, debidamente rotulados. Posteriormente se colocó una cantidad de 0.05 ml de cada muestra en un portaobjetos para ser observada en un microscopio compuesto (Fig.3). Se identificaron los granos de polen mediante la comparación con polen de *A. cupreata*, previamente identificado. Los granos de polen se contaron por la técnica de "escaneo", consistente en enfocarse en un campo visual y posteriormente desplazarse de forma horizontal a lo largo de toda la preparación para evitar contar repetidamente al mismo elemento. Se consideró como positiva la muestra, si se encontraba al menos un grano de polen de *A. cupreata*.

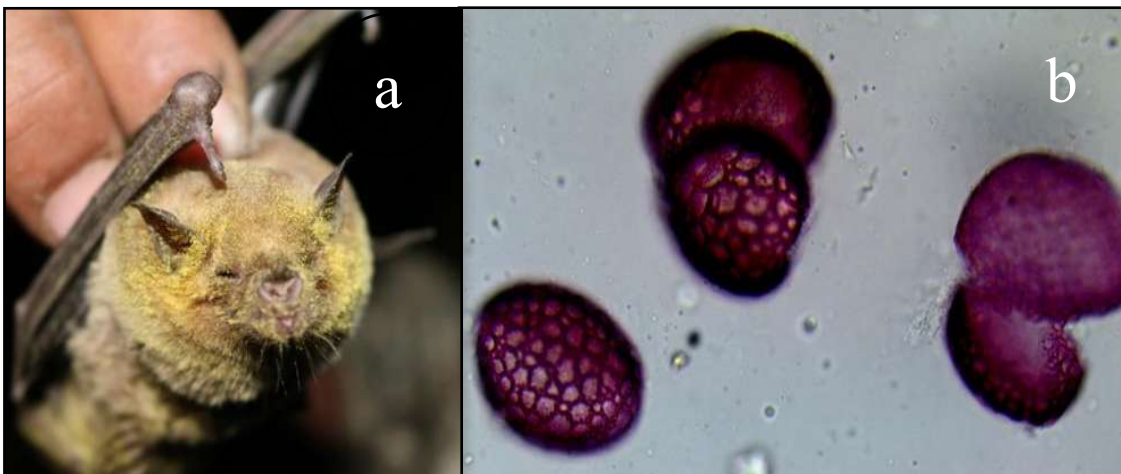


Figura 3. a) *Leptonycteris nivalis* cubierto de polen, c) Granos de polen de *A. cupreata* (40X).

Se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para comparar la carga polínica por tipo de hábitat y tipo de visitantes, así como una prueba post hoc (Mendiburu, 2010). Donde la variable explicativa fue el tipo de hábitat, (cultivado y silvestre) y tipo de visitantes aves (colibríes, calandrias) y murciélagos (*L. nivalis* y *C. mexicana*) y la variable de respuesta fue la carga polínica, medida en número de granos de polen por grupo en el caso de las aves y especie en caso de murciélagos.

RESULTADOS

Se detectó un efecto de la condición conservada o silvestre ($F= 11.06$, $P=0.0159$), sobre la producción de frutos (Fig. 4). Así mismo se encontraron diferencias estadísticas en los efectos de producción de frutos entre los tratamientos ($F=15.30$, $P< 0.001$), (Fig.5A).

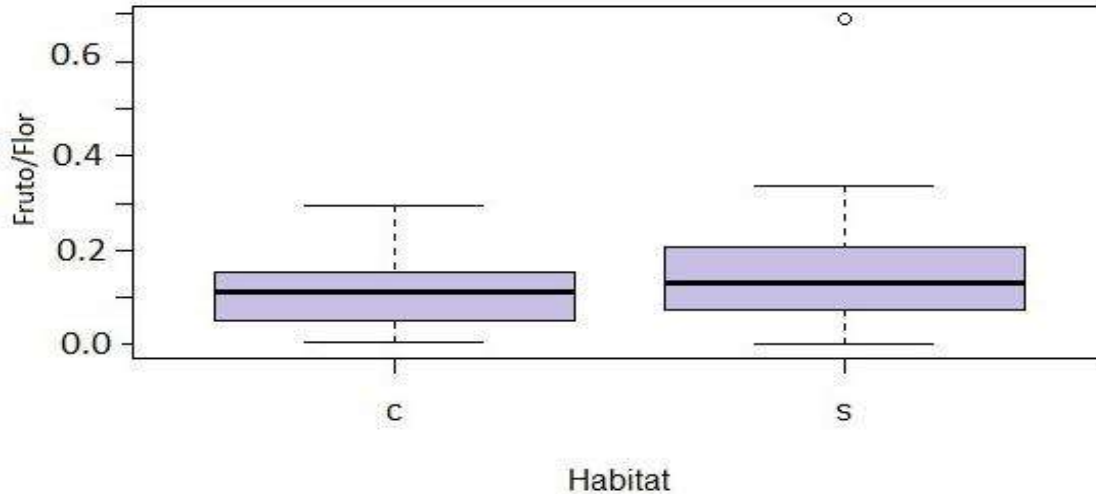


Figura 4. Variación en la producción de frutos entre individuos de *Agave cupreata* cultivados (c) y silvestres(s) de ($F= 11.06$, g.l. =1, $P<0.05$).

No se detectó un efecto de la condición conservada o silvestre ($F= 1.47$, $P=0.2701$) sobre la producción de semillas, ni de las localidades ($F=0.08$, $P=0.9229$). Si se encontraron

diferencias estadísticas en la producción de semillas entre los tratamientos ($F= 46.34, P< 0.001$). El tratamiento de polinización manual, (producción de semilla fértil por cada infértil = 1.51, error estándar= 0.526) acumuló una mayor producción y fue diferente al resto de los tratamientos. Entre los tratamientos sin exclusión (prod= 0.97 e.e=0.365), exclusión diurna (prod=0.92, e.e=0.420), exclusión nocturna (prod=0.58, e.e=0.296) no se detectaron diferencias significativas. El tratamiento de exclusión total (prod= 0.44, e.e= 0.334) fue el que produjo menor cantidad de semillas y también fue diferente al resto de los tratamientos con excepción del tratamiento de exclusión nocturna (Figura 5B).

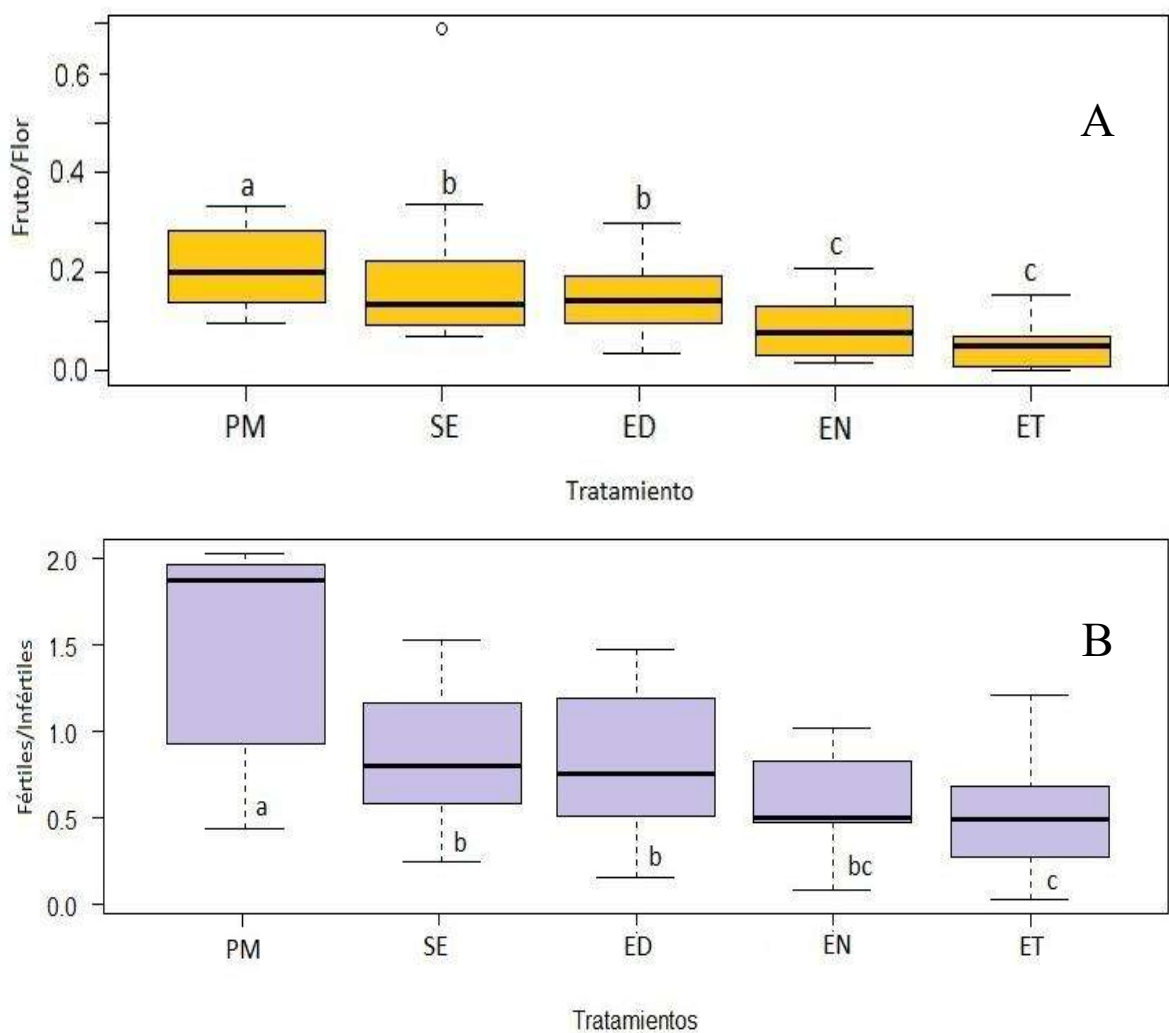


Figura 5. A: Variación en la producción de frutos y B de semilla. PM= Polinización Manual, SE= Sin exclusión ED= Exclusión diurna EN= Exclusión nocturna ET=Exclusión total. Los tratamientos con las mismas letras no son significativamente diferentes.

Dispersión de polen y carga polínica de los distintos visitantes florales.

Se registraron tres inflorescencias con polen marcado. Además, se encontró un registro más en el mismo agave donde se colocó el polvo, pero en umbelas diferentes. Se registró un movimiento de 30 y 45 metros de polen, transportado por murciélagos (color rosa) entre agaves silvestres y de 630 metros en los agaves cultivados realizado por ambos grupos de visitantes tanto murciélagos y aves (color verde y naranja). No se registraron movimientos entre agaves silvestres y cultivados. Con un esfuerzo de muestreo de 8,820 horas red por hora se obtuvo un total de 40 capturas de murciélagos (17 de *Leptonycteris nivalis* y 23 de *Choeronycteris mexicana*). Con 10,080 horas red por hora, se obtuvo un total de 60 capturas de aves (21 colibríes y 37 *Icterus* sp, un carpintero *Picoides scalaris* y un trepatroncos *Lepidocolaptes leucogaster*, estos dos últimos aunque fueron positivos a polen de *A. cupreata*, no se incluyeron en los análisis debido a su baja frecuencia (Figura 6).

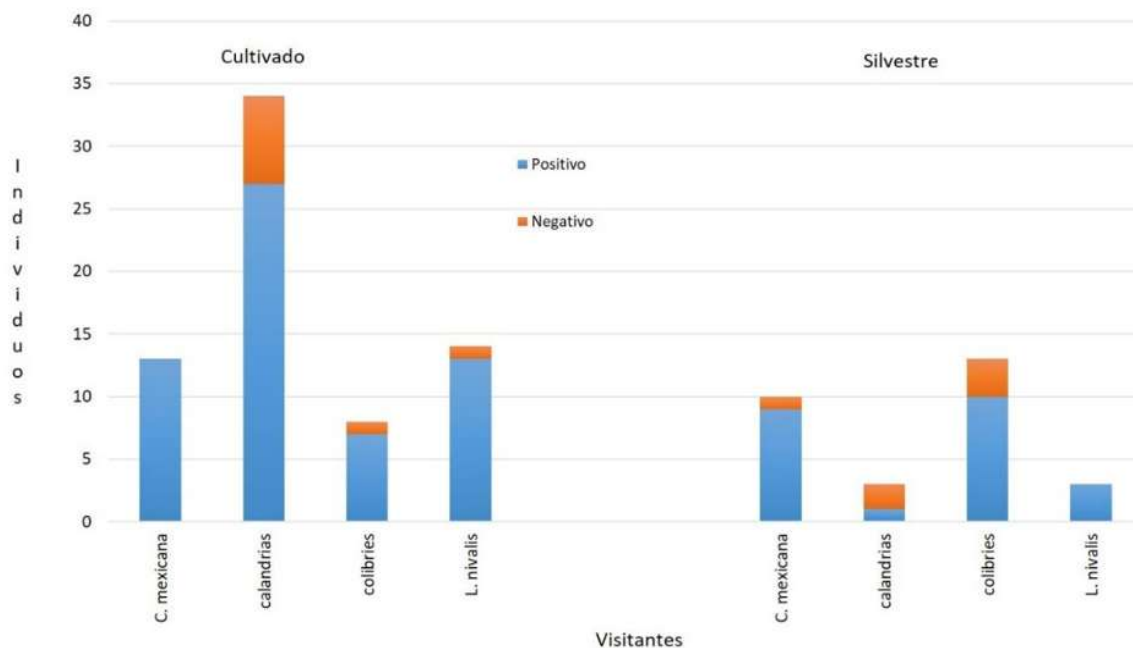


Figura 6. La parte azul de las barras indica la cantidad de individuos que se les encontró polen, la parte naranja indica la cantidad de individuos en los que no se encontró polen.

No se detectaron diferencias estadísticas en la carga polínica respecto al tipo de hábitat, (Ji cuadrada = 0.0208, P = 0.8852) pero si se encontraron diferencias en la carga polínica entre tipo de visitantes, (Ji-cuadrada = 35.79, P < 0.001) (Fig. 7).

El grupo en donde se encontró una mayor carga polínica, fue en los visitantes nocturnos (murciélagos). La carga transportada por *L. nivalis*, (78.5) es mayor a la de *C. mexicana* (62.0) y ambos a la vez son diferentes a la carga polínica transportada por aves, colibrís (39.2) y calandrias (34.2), (Figura 7).

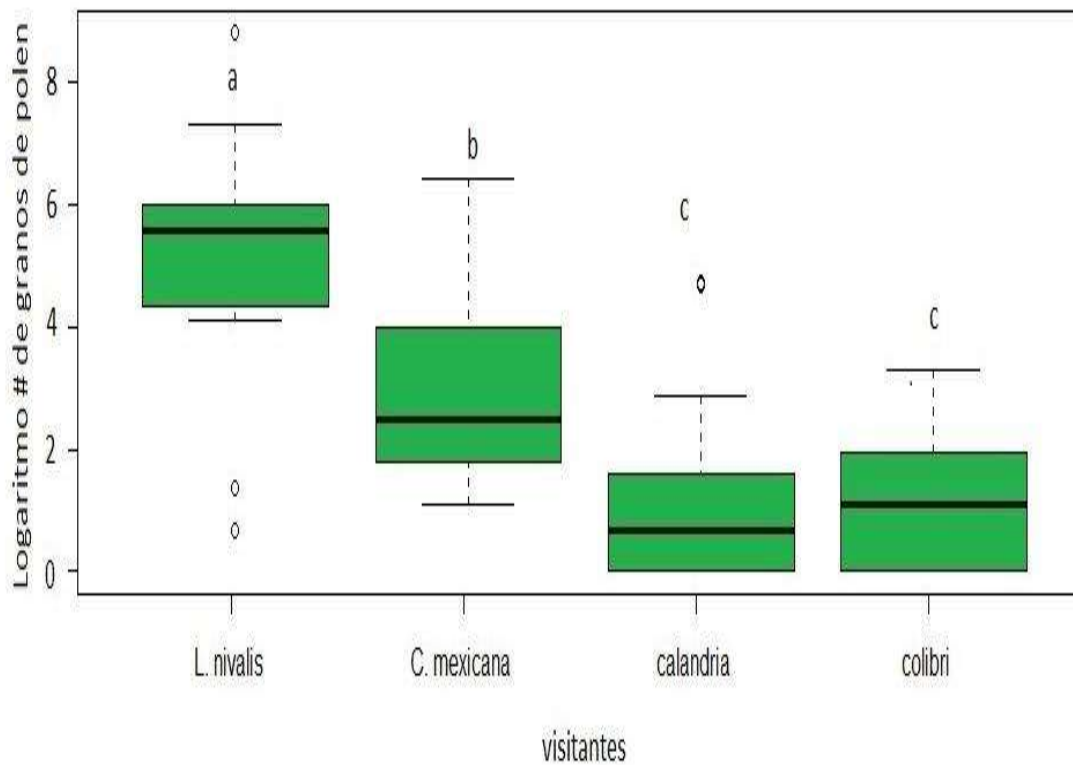


Figura 7: Carga polínica que transportaban los diferentes gremios de visitantes de *A. cupreata* (Ji-cuadrada = 35.79, g.l. = 3, P < 0.001). Los grupos con la misma letra no son significativamente diferentes.

DISCUSIÓN

Impacto de polinizadores en la producción de frutos y semillas

No se cumplió la predicción de que los visitantes florales más importantes podrían variar entre agaves silvestres y cultivados, ya que no hubo diferencia en la producción de semillas entre condiciones. Las exclusiones diurnas, nocturnas y el tratamiento sin exclusión, no fueron diferentes, es decir que contribuyen por igual visitantes diurnos y nocturnos y en conjunto. A pesar, que el género agave presenta un síndrome floral que ha sido asociado a una polinización por murciélagos nectarívoros, a diferencia con muchas especies quiropterofilicas, cuyas flores solamente abren en la noche, las flores de esta planta permanecen abiertas todo el día, atrayendo a otros visitantes, (Arizaga 1999).

La producción de semillas fue mayor en los tratamientos de polinización manual en ambos tipos de hábitat, esto quiere decir que probablemente la planta tiene capacidad para producir una mayor cantidad de frutos y semillas pero no le llega el suficiente polen. Por otro lado, el tratamiento de exclusión total produjo semillas, denotando que aunque baja, tiene capacidad de autofecundación dentro de la misma umbela. Este resultado contrasta con los de García (2004) en Guerrero y León (2015) en el municipio de Morelia, quienes estudiaron *Agave inaequidens* y *A. cupreata* respectivamente. Aunque en el estudio con *A. inaequidens* no se menciona detalladamente como se da la apertura floral dentro de una umbela. Esta diferencia puede estar explicada por las diferencias en la fenología floral de la especie en cada región, ya que se describe que la antesis de las flores de las umbelas de *A. cupreata* en Ayahualco Gro, es sincrónica, pero la maduración de las umbelas en el escapo es asincrónica. En cambio, en este estudio la antesis de las flores de las umbelas de *A. cupreata* es asincrónica al igual que la maduración de las umbelas en el escapo. Por lo tanto,

es lógico que coincida el polen maduro en unas flores y estigmas receptivos en otras, dentro de una misma umbela, esto hace posible la autopolinización y autofecundación ya que hubo formación de frutos en tratamientos de exclusión total aunque en baja proporción.

Carga y dispersión de polen

Se cumplió solo en parte la predicción b) que los murciélagos serán los polinizadores que transporten mayor carga polínica y además a mayor distancia, ya que el polen fue detectado a la misma distancia máxima por ambos visitantes (nocturnos y diurnos). No se registró flujo de polen de silvestres a cultivados o viceversa, aunque es posible que se pudiera detectar si se aumentara el esfuerzo de muestreo. Los murciélagos transportan la mayor carga polínica, en primer lugar en *L. nivalis* y después *C. mexicana*: Sin embargo, como se mencionó anteriormente no hubo diferencia en la producción de semilla cuando se excluyeron visitantes nocturnos y diurnos.

Esto podría deberse a que, aunque transportan más polen los murciélagos, las visitas individuales que realizan las aves, son más larga y visitan más umbelas en promedio. Por lo tanto, podrían estar dispersándolo con sus movimientos aunque no lo transporten en su cuerpo como los murciélagos, claro que la contribución de las calandrias sería más de geitonogamia que de polinización cruzada. Además, faltaría evaluar la contribución de otros visitantes diurnos como los insectos que también están colaborando en los resultados de producción de frutos y semillas, ya que el diseño de exclusión no discrimina entre aves e insectos, su contribución aunada a la de las aves podría ser lo que hace la equivalencia en productividad con los visitantes nocturnos.

Finalmente, es importante recalcar la importancia de considerar el ciclo completo de la planta estudiada, es decir que además de estimar la importancia de los polinizadores y su

efecto en la adecuación de la planta a través de su éxito reproductivo. Es importante también que se tome en cuenta si esos efectos predisposición se mantienen o diluyen durante otros estadios importantes del proceso de reclutamiento de la especie vegetal como la germinación de semillas, la emergencia de las plántulas y la supervivencia hasta adultos (Herrera 2000, Gómez 2002).

Concluimos que ambos visitantes tanto nocturnos y diurnos son polinizadores importantes para el éxito reproductivo de *A. cupreata*. Es importante que se aplique un manejo integral en los cultivos y se haga énfasis a los productores en la importancia de conservar los servicios de polinización de la fauna visitante tan necesarios para la planta. Es importante hacer notar a los productores de mezcal los elevados costos económicos que implicaría la pérdida de aves y murciélagos nectarívoros que realizan esta función.

BIBLIOGRAFÍA

- Abisaí García-Mendoza. 2007. Los Agaves de México. CIENCIAS **87**. Julio-septiembre, 14-23, [En línea].
- Alejandro Martínez-Palacios¹, Juan M. Gómez-Sierra, Cuauhtémoc Sáenz-Romero, Nidia Pérez-Nasser y Nahum Sánchez-Vargas. 2011. Diversidad genética de *Agave cupreata* trel. & berger. Consideraciones para su conservación. Rev. Fitotec. Mex. Vol. 34 (3): 159 – 165.
- Alonso C. I. 2007. Manejo campesino en el sistema de producción de maguey papalote (*Agave cupreata* trel. & a. berger) para la elaboración de mezcal en la región de Chilapa, Guerrero. Tesis de maestría, Colegio de postgraduados, Puebla.
- Álvarez T., Ticul S. y J. C. López. 1994. Claves para murciélagos mexicanos. Centro de investigaciones biológicas del noroeste, S, C y Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N. México D.F.

- Arita H. T. y C. Martínez del Río. 1990. Interacciones flor murciélago: un enfoque zoocéntrico. UNAM, Instituto de Biología.
- Arita H. T. y K. Santos del Prado. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy*. 80:31-41.
- Avendano-Arrazate CH, L Iracheta-Donjuan, JC Godínez-Aguilar, P Lopez-Gomez, A Barrios-Ayala. 2014. Caracterización morfológica de *Agave cupreata*, especie endémica de México. YTON ISSN 0031 9457 (2015) 84: 148-162.
- Caballero-Martínez, L. A., I. V. Rivas Manzano y L. I. Aguilera-Gómez. 2009. Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Ixtapan del Oro, Estado de México, *Acta Zool, Mex*, (n, s,) 5(1): 161-175.
- Caballero-Martínez, L.A., L. I. Aguilera-Gómez, I. V. Rivas-Manzano, C. J. Aguilar Ortigoza & Valentina Lamus-Molina. 2012. Biología floral y polinización de *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult. (Convolvulaceae) en Ixtapan del Oro, Estado de México. *Anales de Biología* 34: 65-76.
- Cane, J.H., Minckley, R., Kervin, L., Roulston, T. 2005. Temporally persistent patterns of incidence and abundance in a pollinator guild at annual and decadal scales: the bees of *Larrea tridentata*. *Biological Journal of the Linnean Society* 85(3): 319–329.
- Carlos Martínez del Río y Luis E. Eguiarte. 1987. Bird visitation to *Agave salmiana*: comparisons among hummingbirds and perching birds. *The condor* 89:351-363. Departamento de ecología, instituto de Biología, unam, Mexico D.F. y department of zoology, university of Florida, Gainesville.
- Ceballos G, T. H. Fleming, C. Chávez, and J. Nassar. 1997. Annual population cycle of *leptonycteriscurasoae* (chiroptera, phyllostomidae) at a roost near Chamela, Jalisco, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 78:224-234.
- Cornejo L. C. 2007. Fluctuación de la abundancia anual de los Murciélagos Herbívoros en dos tipos de vegetación de la barranca de Metztitlán, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Hidalgo, México.
- Arizmendi M.C. 2009. La crisis de los polinizadores. Conabio. *Biodiversitas* 85:1-5.
- Chávez L. G. y R. S Zaragoza. 2009. Riqueza de mamíferos del Parque Nacional Barranca del Cupatitzio, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 95-104.

- De Mendiburu. F. 2010. MANUAL PRÁCTICO PARA EL USO DE AGRICOLAE. Versión 1.0-9. Dpto. Estadística e Informática. Universidad Nacional Agraria La Molina. Statistician. Research Informatics Unit. International Potato Center.
- Eguiarte, L.E., X. Aguirre, M. Rocha, C. Torres, A. Silva y A. Valera (2003) Diversidad genética en dos especies mezcaleras. Informe final Proyecto Conabio V038, México D.F, México.
- Flores I. N. 2007. Coevolución entre genero *Agave* sensu lato y sus murciélagos polinizadores, tesis de maestría en ciencias. Universidad Autónoma de México, México D.F.
- Gallardo Valdez J., Gschaedler Mathis A. C., Cházaro Basañez M. J. , Rodríguez Domínguez J. M., Tapia Campos E., Villanueva Rodríguez S., Salado Ponce J.H., Villegas García E., Medina Niño R., Aguirre Ochoa M., Vallejo Pedraza M. 2008. La producción de Mezcal en el estado de Michoacán, Centro de investigación y asistencia en tecnología y diseño del estado de Jalisco A.C. Gobierno del estado de Michoacán.
- García J. L.2007. Estructura poblacional del murciélago *Dermanuratlteca* (saussure, 1860) en el municipio de Santiago Comaltepec, Oaxaca. Tesis de Maestría, centro interdisciplinario de investigación para el desarrollo integral regional, Oaxaca, México.
- García Meneses P.M. 2004. Germinación y reproducción de *Agave cupreata* trel. & berger (Agavaceae) en la localidad de Ayahualco Guerrero. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias, Universidad autónoma de México.
- Gómez J. M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. Revista Chilena de Historia Natural 75: 105-116. Grupo de Ecología Terrestre, Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, E-18071 Granada, España.
- González-González, A. (2004). Biología reproductiva y genética de poblaciones de *Agave garciae-mendozae*. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Herrera, C.M. 2005. Plant generalization on pollinators: species property or local phenomenon? American Journal of the Botanical Society of America 92(1): 13–20

- Illsey Granich C., Gómez Alarcón T., Rivera Méndez G., Morales Moreno M. del P., García Bazán J., Ojeda Sotelo A., Calzada Rendón M. y S. Mancilla Nava. 2005. Conservación *in situ* y manejo campesino de magueyes mezcaleros. Informe final SNIB-CONABIO. México D. F.
- INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos Madero, Michoacán de Ocampo Clave geoestadística 16049.
- J. Valverde, J. Calatayud, J.M. Gómez, F. Perfectti. 2014. Variación intraestacional en los visitantes florales de *Erysimum mediohispanicum* Sierra Nevada. *Ecosistemas* 23(3): 83-92 Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.1
- Johnson, S. D., and K. E. Steiner. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 140–143.
- Leon J. A. y Torres I. 2011. Polinización del maguey alto en el municipio de Morelia En: Alejandro Martínez-Palacios¹, Juan M. Gómez-Sierra, Cuauhtémoc Sáenz-Romero, Nidia Pérez-Nasser y Nahum Sánchez-Varga. (Ed). Aspectos sobre el Manejo y conservación de agaves mezcaleros en Michoacán. PP. 143-150.
- León, S.T. 2012. Agroecología: la ciencia de los Agroecosistemas – la perspectiva ambiental. Universidad Nacional de Colombia – Instituto de Estudios Ambientales. 261 p. (en prensa)
- Luis Eguiarte, Carlos Martínez del río, Héctor Arita. 1986. El néctar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes, a las flores de *Pseudobombax ellipticum*. *Biotropica* Vol:19, N0. 1, PP. 74-82.
- Márquez J. L. 2005. Técnicas de colecta y preservación de insectos. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa, n1 37: 385 – 408. Pachuca, Hidalgo, México.
- Medellín R. A, Arita H. T. y Sánchez O. 1997. Identificación de los murciélagos de México, clave de campo. México, D.F: Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321– 26.
- Ornelas J. F., Ordano M., Hernández A, López J. L., Mendoza L., y Perroni. 2002. Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roetzl. (Agavaceae) lead to spatial and

- temporal segregation among nectarivores in the Tehuacan Valley, Mexico. **Journal of Arid Environments** 52: 37–51. Xalapa, Veracruz, México.
- Palacios R. T. 2011. Estructura y dieta del ensamble de los murciélagos nectarívoros de San Marcos Arteaga, Sierra Mixteca, Oaxaca. Tesis de maestría. Oaxaca de Juárez, México.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25:345–53
- Rachael Winfree, Ignasi Bartomeus, and Daniel P. Cariveau. 2011. Native Pollinators in Anthropogenic Habitats. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2011. 42:1–22.
- Ramírez M. D. y E. R. Mendoza. 2010. El papel funcional de la interacción planta-mamífero en el mantenimiento de la diversidad tropical. *Biológicas*, 12(1): 8–13.
- Rocha M., Valera A. y Eguiarte L.E. 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave littea* (Agavaceae) species in central Mexico. *American Journal of Botany*, 92, 1330–1341.
- Rzedowski, J., 2006. Vegetación de México. Capítulo 9 tipos de vegetación. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 1ra. Edición digital.
- Santiago Arizaga, Exequiel Ezcurra, Edward Peters, Fernando Ramirez de Arellano, and Ernesto Vega. 2000. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. the role of pollinators. *American Journal of Botany* 87(7): 1011–1017.
- Santos T. y J. L. Tellería. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15 (2): 3-12.
- Slauson L.A. 2000. Pollination biology of two quiropterophilous agaves in Arizona. *Am Bot* 87:825-836.
- Steve N.G. Howell and Sophie Webb. 1995. A guide to the birds of México, and northern central America. Oxford University Press. California, USA.
- Sutherland, S. D. 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*. *Evolution* 41: 750–759.

- Thompson, J.D. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia* 126(3): 386-394.
- Trejo-Salazar R. E., Scheinvar E. y L. E. Eguiarte. 2015. ¿Quién poliniza realmente los agaves? Diversidad de visitantes florales en 3 especies de Agave (*Agavoideae:Asparagaceae*). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86(2015)358–369.
- Valiente-Banuet, A., M. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, and L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103–119.
- Waser, N. W., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams, AND J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043–1060.
- Wilkinson G. S. and T. H. Fleming. 1996. Migration and evolution of lesser long-nosed bats, *leptonycteriscurasoae*, inferred from mitochondrial DNA molecular ecology, 5:329-339.
- Zárate Martínez D.G., Serrato Díaz A.Y R. López Wilchis.2012. Importancia ecológica de los murciélagos. *ContactoS* 85.

Capítulo III

Unusual non-volant mammal pollination: Opossums (Didelphidae) on the
inflorescences of a Mexican endemic agave

Unusual non-volant mammal pollination: Opossums (Didelphidae) on the inflorescences of a Mexican endemic agave

While documenting flower pollination in the inflorescences of wild and cultivated *Agave cupreata* (Asparagaceae) plants in the state of Michoacán (Western Mexico), we stumbled upon a striking observation: two species of opossum (Didelphidae), *Didelphis virginiana* and *Tlacuatzin canescens* (formerly *Marmosa canescens*) were actively drinking the copious nectar produced by the flowers of this agave's massive inflorescences (Fig.1).



Figure 1. a) *Didelphis virginiana* photographed, during a nocturnal monitoring session licking nectar from the flowers of *Agave cupreata*, as evidenced by its cheeks fully covered with pollen b) and c) *Tlacuatzin canescens* photographed and video recorded (night vision mode) licking nectar and preying on moths. Pollen was evident in different parts of the body of *T. canescens*.

Notably, in this activity opossums evidently get covered with abundant pollen in different parts of their bodies, and there was no evidence of damage to the flowers during visitation by these omnivorous, non-volant mammals, not previously recorded as pollinators.

Agave cupreata is an endemic plant restricted to the mountain slopes of the Rio Balsas basin in the Mexican states of Michoacán and Guerrero, at elevations of 1,200-1,800 m asl (Gentry 1982). This species is used for the traditional production of the beverage mezcal, thus constituting an important source of income to local communities (Illsey et al. 2005). As is the case with other species in the genus, *A. cupreata* produces a long flower spike, with the flowers arranged in inflorescences (i.e., umbels) at the distal part of it. In contrast with many other agaves, which can propagate vegetatively, *A. cupreata* only reproduces through the fertilization of the flower's ovules. Moreover, since *A. cupreata* has hermaphrodite flowers, ovule fertilization requires the deposition of pollen from a different flower within the umbel, or from a different umbel (i.e., geitonogamy). *Didelphis virginiana* is one of the largest marsupials in the Americas, usually solitary and active during the night, is capable to easily move across multiple vegetation strata and on the ground. Due to its feeding habits this species is classified as generalist (Breviglieri and Kuhnen 2016). In contrast, *Tlacuatzin canescen* is one of the smallest marsupials on the continent and has very specialized feeding habits (Ceballos 2005).

For our survey of inflorescence visitors, we placed one video camera at the top of a metal pole, which was shifted among 8 cultivated and 8 wild *A. cupreata* agaves, across six different sites. The camera was set 1 m away from the inflorescences of each monitored agave. Overall, a total of 608 hours of video (day and night) was recorded during the agave flowering period (December 2016 to April 2017). To complement video recording, we conducted direct observations of the focal agaves during 480 hours. In two of the six sites,

we video recorded four visits of *T. canescens* to different *A. cupreata* plants (in a period of 114 hrs.) and got two direct sightings of *D. virginiana*. Notably, all the recorded visits occurred on the cultivated agaves, in which the stem is taller than in the agaves occurring in the surrounding forest (6.68 ± 0.67 m vs. 5.27 ± 0.63 ; mean \pm SE). These mammals moved among three to five umbels within the same plant during each visit. *T. canescens* spent on average 40 minutes on the inflorescences, whereas *D. virginiana* spent up to 3 hours. Activity occurred in different days between January and March 2017 and between 8:00 PM and 2:00 AM. In the case of *T. canescens*, we were able to confirm that they carried pollen of *A. cupreata* flower due to the fact we captured one individual and collected pollen from its fur rubbing on it a small jelly cube. We calculated an average of 30.5 pollen grains/0.15 ml.

The uniqueness of these observations can be seen within the following context. Although pollination by non-volant mammals has been reported from cases in the Old World [marsupials, rodents, and primates in Australia (Birkinshaw and Colquhoun 1998), South Africa (Johnson and Pauw 2014) and Madagascar, where the bats that are abundant in other regions there are rare (Birkinshaw and Colquhoun 1998)], in the Americas, nectar consumption by non-volant mammals has been reported less frequently. For example, there is evidence showing that the primates *Aotus trivirgatus*, *A. vociferans* (Puertas et al. 1992), and more recently *A. lemurinus*, consume nectar from the flowers of *Inga edulis* in Colombia (Marín-Gómez 2008). It has also been reported that some species of small rodents such as *Microryzomys altissimus* (Cricetidae) and *Graomys griseoflavus* visit the flowers and carry the pollen of *Oreocallis grandiflora* (Proteaceae) in the meridional Andes of Ecuador, and of *Cajophora coronate* in Argentina (Cocucci and Sercic 1998; Cárdenas et al. 2017). More recently, some evidence indicating pollination of the bromeliad

Encholirium spectabile by a group of vertebrates including bats, birds and opossums has been recorded in northeastern Brazil (Queiroz et al. 2016). In contrast, documentation of flower visitation by didelphid mammals is rare. There are only a few scattered reports suggesting a potential role of the woolly opossum (*Caluromys derbianus*) as pollinator of the understory rainforest tree *Mabea occidentalis* (Euphorbiaceae) in Panama (Steiner, 1983). Likewise, there is only one report of *Marmosa mexicana* visiting the inflorescences of the palm *Calyptranthes neghiesbreghtiana* (Arecaceae) in the Atlantic tropical rainforest of Costa Rica (Sperr et al. 2008).

It is clear that biotic interactions have played a major role in shaping ecological features and evolutionary pathways of a great variety of plants and animals (Herrera and Pellmyr, 2009). In particular, pollination, provides some of the most emblematic examples of evolutionary adaptation and coevolution, while also represents a critical ecological service to humans. Thus, pollination by animals has been widely studied by naturalists that preceded Darwin's remarkable work. Yet, the interest of modern pollination experts has centered on a limited set of animals involved in these interactions (birds, bats and insects such as bees and butterflies), whereas the role other animals, particularly nocturnal non-volant vertebrates, in plant pollination represents a lacuna in our understanding of this biotic interaction (Jordano et al. 2006, Gómez, 2002).

Visitation by didelphids, albeit probably infrequent in comparison with visitation by bats and birds, might provide an important pollination service to *A. cupreata*, given that each visitation potentially results in the movement of a significant amount of pollen. Therefore, visitation by didelphids might provide a complementary service thus reducing, this plant's risk of pollen limitation. Several questions derived from our observations represent promising avenues of future research: a) What is the relative contribution of didel

phids, compared to the traditional pollinators, bat and birds, to agave plants seed set? b) Are there antagonistic interactions between didelphids and bats visiting *A. cupreata* flowers? c) Are didelphids exclusively visiting *A. cupreata* to lick nectar or are there any additional benefits? d) Why didelphid visitation was recorded only in cultivated plants? e) what is the importance of *A. cupreata* nectar as a feeding source for *D. marsupialis* and *T. canescens*?

Literature cited

- Birkinshaw R. C. and I. C. Colquhoun. 1998. Pollination of *Ravenalamadagascariensis* and *Parkiamadagascariensis* by *Eulemur macaco* in Madagascar. *Folia Primatol* 69:252-259.
- Cardenas, S., Niveló-Villavicencio, C., Cardenas, J. D., Landazuri P, O. and Boris A. Tinoco. 2017. First record of flower visitation by a rodent in Neotropical Proteaceae, *Oreocallis grandiflora*. *Journal of Tropical Ecology*, 33:174–177.
- Ceballos, G. 2005. *Tlacuatzin canescens*, en: *Los Mamíferos silvestres de México*, (G. Ceballos y G. Oliva, coords.). CONABIO-Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- Crasso P., Breviglieri, B. and Villanova Kuhnen, V. 2016. Resource-defense behaviour: first report of an agonistic interaction between the opossum *Didelphis aurita* and the bat *Artibeus lituratus*. *Folia Zool.* – 65 (3): 243–247.
- Eckhard w. Heymann. 2011 florivory, nectarivory, and pollination – a review of primate flower interactions. *Ecotropica* 17: 41–52.
- Ellen B. Sperr, Emanuel A. Fronhofer, Marco Tschapka. 2008. The Mexican mouse opossum (*Marmosa mexicana*) as a flower visitor at a neotropical palm. *Mammalian biology*, 74-76–80.
- Gentry, H.S. 1982. *Agaves of Continental North America*. The University of Arizona press, Tucson, Arizona.

- Gómez J. M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 105-116. Grupo de Ecología Terrestre, Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, E-18071 Granada, España.
- Herrera, C.M. and Pellmyr, O. eds., 2009. *Plant animal interactions: an evolutionary approach*. John Wiley&Sons.
- Illsey Granich C., Gómez Alarcón T., Rivera Méndez G., Morales Moreno M. del P., García Bazán J., Ojeda Sotelo A., Calzada Rendón M. y S. Mancilla Nava. 2005. Conservación in situ y manejo campesino de magueyes mezcaleros. Informe final SNIB-CONABIO. México D. F.
- Jaime A. Carranza-Quiceno y Jaime V. Estévez-Varón. 2008. Ecología de la polinización de bromeliaceae en el dosel de los bosques neotropicales de montaña. *bol.cient.mus.hist.nat.* Vol. 12, pp. 38 – 47.
- Johnson, C. M. and Pauw, A. 2014. Adaptation for rodent pollination in *Leucospermum arenarium* (Proteaceae) despite rapid pollen loss during grooming. *Annals of Botany* 113: 931–938, 2014.
- Jordano P, Vázquez D y Bascompte J. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. Capítulo 1. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. Editorial universitaria.
- Marín-Gómez, O. H.2008. Consumo de Néctar por *Aotus lemurinus* y su rol como Posible Polinizador de las Flores de *Inga edulis* (Fabales: Mimosoideae). Source: *Neotropical Primates*, 15(1):30-32.
- Puertas, P, R. Aquino y F. Encarnación. 1992. Uso de alimentos y competición entre el mono nocturno *Aotus vociferans* y otros mamíferos, Loreto, Perú. *Folia Amazónica* 4(2): 147–156.
- Queiroz J.A, Quirino Z.G.M, Lopes A.V, Machado I.C .2016. Vertebrate mixed pollination system in *Encholirium spectabile*: A bromeliad pollinated by bats, opossum and hummingbirds in a tropical dry forest. *Journal of Arid Environments* 125 21-30.
- Steiner, K.E., 1983. Pollination of *Mabea occidentalis* (Euphorbiaceae) in Panama. *Systematic Botany*, pp.105-117.

CONCLUSIÓN GENERAL

Tanto agaves silvestres como cultivados de *A. cupreata*, pueden sostener una variedad de vertebrados visitantes de las flores tanto diurnos como nocturnos. Estos visitantes son importantes para el éxito reproductivo de esta especie vegetal. Esto no significa que se puedan establecer cultivos en cualquier tipo de terreno sin ninguna consecuencia ambiental, cambiando bosques por cultivos de agave, si no impulsar y aplicar prácticas agrícolas compatibles con la conservación de la fauna en tierras destinadas al uso agrícola o donde la conversión del suelo ya haya ocurrido.

Es importante un manejo integral en el que se destaque la importancia de permitir la floración de un porcentaje de agaves en los cultivos, como fuente de semilla y alimentación para la fauna visitante. Los beneficios de la práctica de los policultivos que simulen lo más posible el ambiente natural donde los agaves crecía de forma natural, por ejemplo permitir vegetación arbórea y herbácea que crecen de forma natural o cultivar plantas medicinales, alimenticias o aromáticas dentro de los cultivos, esto incrementa la biodiversidad y presencia de depredadores naturales de las plagas del maguey, además se incrementa la retención de agua y se evita la erosión del suelo (Martínez-Palacios 2011).

Igualmente importante es que se limite el uso excesivo de pesticidas y se promueva una tendencia hacia la producción orgánica, pues está fundamentado que los herbicidas rompen con las asociaciones de micorrizas y todos los beneficios que estas le dan a la planta y suelo, además se restrinja el uso de individuos silvestres con fines comerciales, ya que la distribución de poblaciones silvestres están muy reducidas y fragmentadas (Martínez-Castro 2011).

Así mismo es importante considerar como prioridad la divulgación y difusión de los servicios brindados por la fauna visitante y de la importancia de conservar refugios de murciélagos y aves en la región, es igualmente importante hacer notar a los productores de mezcal los elevados costos económicos que implicaría la pérdida de aves y murciélagos nectarívoros que realizan esta función. Por el contrario, hacer hincapié en el uso del valor agregado de certificaciones internacionales que avalan que cierto producto en este caso el mezcal proviene de fuentes gestionadas de modo sustentable.

La conservación de la biodiversidad debería ser un interés común de toda la humanidad ya que tiene una importancia crítica para satisfacer las necesidades básicas y para el desarrollo socioeconómico. El uso sostenible de los recursos, con base en el conocimiento científico sólido, pueden permitir avanzar hacia un modelo de economía verde con un desarrollo que minimice el impacto de las actividades humanas.

Bibliografía

Martínez-Palacios Alejandro, Luis E. Martínez Castro, Christian R. Nápoles Álvarez; Nahum M. Sánchez Vargas, Lidia Ambriz Cervantes, Susana Guillen Rodríguez y Philippe Lobit, Víctor M. Chávez Ávila. 2011. Monocultivo y sistemas agresivos de manejo asociado a plagas y enfermedades en plantaciones de agave cupreata en michoacan En: Alejandro Martinez-Palacios1, J. Luciano Morales-García, Susana Guillen Rodríguez. (Ed). Aspectos sobre el Manejo y conservacion de agaves mezcaleros en michoacan. PP. 143-150.

Martínez Castro Luis E, Alejandro Martínez-Palacios, Nahum M. Sánchez Vargas, Philippe Lobit, Christian R. Nápoles Álvarez, Olivio Martínez Palacios, Jorge Villegas, Jose G. Martínez Avalos, Jordan Golubov. 2011. Poblaciones silvestres de maguey chino (*Agave cupreata*) en el estado de Michoacán En: Alejandro Martinez-Palacios1, J.

Luciano Morales-García, Susana Guillen Rodríguez. (Ed). Aspectos sobre el Manejo y conservación de agaves mezcaleros en Michoacán. PP. 143-150.

Ilsey Granich C., Gómez Alarcón T., Rivera Méndez G., Morales Moreno M. del P., García Bazán J., Ojeda Sotelo A., Calzada Rendón M. y S. Mancilla Nava. 2005. Conservación *in situ* y manejo campesino de magueyes mezcaleros. Informe final SNIB-CONABIO. México D. F.