



Casa abierta al tiempo

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD IZTAPALAPA**

**ESTRUCTURA DE UNA COMUNIDAD TROPICAL DE MURCIÉLAGOS
PRESENTE EN LA CUEVA “EL SALITRE”, COLIMA, MÉXICO**

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Biología

PRESENTA:

JOSÉ WILLIAMS CÉSAR TORRES FLORES

Director: Dr. Ricardo López Wilchis

Enero del 2005



Casa abierta al tiempo

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD IZTAPALAPA**

**ESTRUCTURA DE UNA COMUNIDAD TROPICAL DE MURCIÉLAGOS
PRESENTE EN LA CUEVA “EL SALITRE”, COLIMA, MÉXICO**

TESIS

**Que para obtener el grado de
Maestro en Biología**

PRESENTA:

JOSÉ WILLIAMS CÉSAR TORRES FLORES

Director: Dr. Ricardo López Wilchis

Enero del 2005



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00012

ESTRUCTURA DE UNA COMUNIDAD TROPICAL DE MURCIELAGOS PRESENTE EN LA CUEVA "EL SALITRE", COLIMA, MEXICO.

En México, D.F., se presentaron a las 17:00 horas del día 1 del mes de febrero del año 2005 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

- DR. RICARDO LOPEZ WILCHIS
- DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
- DR. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE
- DR. JOAQUIN ARROYO CABRALES
- DR. MIGUEL ANGEL ARMELLA VILLALPANDO

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRO EN BIOLOGIA
DE: JOSE WILLIAMS CESAR TORRES FLORES



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
DIRECCIÓN DE SISTEMAS ESCOLARES



Casa abierta al tiempo

JOSE WILLIAMS CESAR TORRES FLORES
FIRMA DEL ALUMNO

de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

REVISÓ

CARMEN LLORENS FABREGAT
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. OSCAR ARMANDO MONROY HERMOSILLO

PRESIDENTE

DR. RICARDO LOPEZ WILCHIS

VOCAL

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

VOCAL

DR. ISAIAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE

VOCAL

DR. JOAQUIN ARROYO CABRALES

SECRETARIO

DR. MIGUEL ANGEL ARMELLA VILLALPANDO

La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al
Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT

El jurado designado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la
Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

José Williams César Torres Flores

El día 1 de febrero del año de 2005

Comité Tutorial:

Tutor: Dr. Ricardo López Wilchis.

Asesor: Dra. Miguel Ángel Armella Villalpando.

Asesor: Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte.

Sinodal: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado.

Sinodal: Dr. Joaquín Arroyo Cabrales.

DEDICATORIA

A Dios por darme fuerza para seguir adelante y cumplir otra meta más

A Maribel quien me ha brindado su compañía y amor, además de enseñarme a descubrir
varias cosas bonitas de la vida

A mi mama Isabel Flores Recoba por su apoyo y comprensión

A mi papa Roberto Torres Báez y mis hermanos Roberto y Oscar quienes me enseñaron
el camino de la responsabilidad y superación.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ricardo López Wilchis por su dirección y sugerencias durante el desarrollo del estudio, y por motivarme a seguir en el interesante campo de la mastozoología.

Al Dr. Miguel Angel Armella por sus sugerencias y comentarios que ayudaron a mejorar el contenido y estructura de la tesis.

Al Dr. Isaías H. Salgado Ugarte por sus sugerencias y asesoría en los análisis estadísticos, así como por el apoyo y confianza brindados desde mis inicios en la carrera de Biología.

A los miembros del jurado externo, Dr. Alejandro Zavala Hurtado y Dr. Joaquín Arroyo Cabrales, por sus observaciones y sugerencias que enriquecieron favorablemente la presentación final de este trabajo.

Al Biól. Alejandro Soto Castruita por su amistad y compañerismo, además de sus comentarios y apoyo valiosos durante el trabajo de campo.

A la Biol. Tania Hernández por su apoyo en el trabajo de campo durante gran parte del estudio, así como a los Bióls. Carlos Rocha García, Cecilia Espinoza Martínez, Alejandro Arreola Quiroz y Marcelina Rodríguez Vargas, MVZ Rosa M. Aguilar, M. en B. Luis M. Guevara Chumacero y M. en B. R. Miguel A. León Galván por su colaboración en algunas fases del mismo.

A los habitantes del poblado Los Ortices, Colima, por su amabilidad, atenciones y servicios brindados en nuestra estancia.

Al CONACyT por su apoyo económico a través de la beca No. 172705 otorgada durante el tiempo de desarrollo de este trabajo.

ÍNDICE GENERAL

1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	3
3. INTRODUCCIÓN	5
4. MARCO TEÓRICO	8
5. ANTECEDENTES	25
6. HIPÓTESIS	27
7. OBJETIVOS	28
8. ÁREA DE ESTUDIO	29
9. MATERIAL Y MÉTODOS	32
10. RESULTADOS	39
11. DISCUSIÓN	70
12. CONCLUSIONES	105
13. REFERENCIAS CITADAS	107
14. ANEXOS	122

1. RESUMEN

En el presente estudio se determinó y analizó la estructura de la comunidad de murciélagos presente en la cueva “El Salitre”, localizada a 3.7 km al sur del poblado Los Ortices, estado de Colima. La vegetación de la zona corresponde a relictos de selva baja caducifolia y el clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano, ocurriendo la temporada de lluvias de junio a septiembre y la de secas de octubre a mayo. Se realizaron diez muestreos en la cueva a lo largo de un ciclo anual, utilizando una red de arpa para la captura. Cuando fue posible, a una muestra de 30 ejemplares de cada especie se les identificó el sexo, edad, peso, longitud del antebrazo y condición reproductiva. Al resto de los ejemplares capturados se les determinó la especie y el sexo. En cada muestreo se estimó la diversidad de la comunidad mediante el índice de Shannon-Wiener y el de equitatividad de Pielou. Se agruparon las especies en gremios alimentarios y se calculó la carga alar, cociente de aspecto y cociente de la punta del ala, para determinar las características y capacidades de vuelo de los murciélagos. Se realizaron 9452 capturas, identificándose 12 especies de murciélagos. De estas capturas el 27.56% correspondieron a *Pteronotus personatus*, 24.31% a *P. davyi*, 19.37% a *Mormoops megalophylla*, 11.62% a *P. parnellii*, 7.68% a *Natalus stramineus* y 6.65% a *Glossophaga soricina*. *Macrotus waterhousii*, *G. morenoi*, *G. commissarisi*, *Desmodus rotundus*, *Balantiopteryx plicata* y *Glyphonycteris sylvestris* representaron, en conjunto, menos del 3% de las capturas. La abundancia de las especies y la diversidad comunitaria presentaron diferencias significativas a lo largo del año y entre la temporada de lluvias y sequía. Los cambios en la abundancia de las cuatro especies de mormópidos, determinaron en gran medida las diferencias en la diversidad comunitaria a lo largo del tiempo. Los insectívoros aéreos constituyeron más del 80% de la composición gremial a lo largo del estudio, seguido por los nectarívoros, insectívoros de sustrato y finalmente los hematófagos. De acuerdo a su morfología alar, las cuatro especies de mormópidos utilizan espacios abiertos

rodeados de obstáculos al realizar sus actividades de forrajeo. *Natalus stramineus* utiliza espacios con gran cantidad de obstáculos, forrajeando muy cerca de la vegetación, por lo que es capaz de “recolectar” pequeños insectos de sustrato. *G. soricina* y *M. waterhousii* utilizan también espacios con gran cantidad de obstáculos en sus actividades de forrajeo, “recolectando” su alimento. Los cuatro mormópidos y *Natalus stramineus* exhiben un patrón monoéstrico estacional, el cual está sincronizado con la temporada de lluvias. *Glossophaga soricina* presenta un patrón poliéstrico bimodal estacional, teniendo sus picos reproductivos en la temporada de sequía, ajustando sus estrategias reproductivas a la disponibilidad de los recursos alimentarios. *Macrotus waterhousii* presenta un patrón monoéstrico no estacional (asincrónico), ocurriendo los nacimientos a lo largo del año. Los resultados sugieren una repartición de los recursos (alimento y espacio) entre las especies que integran la comunidad cavernícola.

2. ABSTRACT

In the present study is determined and analyzed the community structure of bats presents in the cave "El Salitre", located to 3 km in south of Los Ortices, Colima state. The vegetation consisting in relicts of tropical dry forest and the climate is warm-subhumid, with rain season from June to September and dry season from October to May. Ten samplings is realized in the cave along of annual cycle, using a harp trap for the capture. When it was possible, take a sample of 30 individuals of each species. Each bat captured was identified to sex, age, weight, length of the forearm and reproductive status. To the rest of individuals is determined specie and sex to them. In each sampling I estimated of community diversity using the Shannon-Wiener Index and Pielou's evenness Index. In order to determine the flight capacities of bats is calculated the wing loading, aspect ratio and length tip ratio to each species. Is realized 9452 captures representing 12 species. Of total individuals collected 27.56% belong to *Pteronotus personatus*, 24.31% to *P. davyi*, 19.37% to *Mormoops megalophylla*, 11.62% to *P. parnellii*, 7.68% to *Natalus stramineus* and 6.65% to *Glossophaga soricina*. *Macrotus waterhousii*, *G. morenoi*, *G. commissarisi*, *Desmodus rotundus*, *Balantiopteryx plicata* and *Glypionycteris sylvestris* represented less of 3% of the captures. The abundance of the species and community diversity have significant differences throughout the year and between rain and dry seasons. The changes in the abundance of four mormoopids species determined the differences in the community diversity throughout the time. The aerial insectivores constituted more of 80% guild composition throughout the study, followed by the nectarivores, gleaning insectivores and sanguivores. The four mormoopids foraging in the background cluttered spaces, *Natalus stramineus* foraging in the highly cluttered spaces, very close to vegetation, gleaning insects. *G. soricina* and *M. waterhousii* also foraging in highly cluttered spaces, gleaning between vegetation. *Pteronotus personatus*, *P. davyi*, *P. personatus*, *P. parnellii*, *Mormoops megalophylla* and *Natalus stramineus* exhibit a seasonal monoestric pattern, highly synchronized

with the rain season. *Glossophaga soricina* have a seasonal bimodal polyestric pattern, having two peaks reproductive in the dry season. *Macrotus waterhousii* exhibited aseasonal monoestric pattern (asynchronous), occurred the births along year. The results show a partitioning resources (food and space) between species of cave community.

3. INTRODUCCIÓN

Las zonas tropicales de todo el mundo se caracterizan por poseer una gran diversidad faunística y florística. Esta gran diversidad de plantas y animales forman comunidades complejas, teniendo una gran cantidad de interacciones entre sí (Reagan y Waide, 1996). Dentro de estas comunidades, los mamíferos constituyen uno de los grupos animales más diversos e influyentes en los procesos ecológicos que ocurren en ellas (Willig y Gannon, 1996).

Entre los mamíferos, el orden Chiroptera es uno de los grupos que mejor se han adaptado a su medio, siendo también uno de los más diversos en el mundo. Actualmente existen alrededor de 1001 especies de murciélagos (Micklenburg *et al.*, 2002) y 138 de ellas se encuentran en México (Ceballos *et al.*, 2002), siendo uno de los países más ricos en este grupo. Esta diversidad se ve reflejada no solo en el número de especies, sino también en la mayoría de los aspectos de su biología, morfología, alimentación y comportamiento (Altringham, 2001). Gran parte de su éxito radica en su capacidad para volar, la cual es única entre los mamíferos, además de sus hábitos nocturnos y habilidad en la búsqueda de alimento.

Los murciélagos tienen en conjunto una distribución cosmopolita, encontrándose en todos los continentes a excepción de las regiones ártica y antártica (Hill y Smith, 1984). La gran mayoría de las especies de quirópteros (alrededor del 88%) se distribuyen en áreas tropicales, siendo la región Neotropical la que posee la mayor riqueza y diversidad (Findley, 1993). Los murciélagos son, con mucha frecuencia, los vertebrados más abundantes en las comunidades tropicales, así como el orden mastozoológico más rico en especies, pudiendo representar hasta más del 40% de la riqueza mastofaunística (Eisenberg y Redford, 1999; Handley, 1976; Ochoa, 2000). Debido a ello, los murciélagos contribuyen notablemente en la diversidad mastozoológica de estas comunidades (Willig y Selcer, 1989). Por otra parte, estos

organismos tienen una enorme y variada influencia en los procesos ecológicos de los ecosistemas tropicales, debido a sus grandes números poblacionales, diversos hábitos alimentarios y a su interacción con un gran variedad de organismos. Esto se refleja en el hecho de que son dispersores de semillas, polinizadores de varias especies de plantas, reguladores de poblaciones de insectos y depredadores de pequeños vertebrados e invertebrados (Bonaccorso, 1979; Fleming, 1982; Heithaus *et al.*, 1975; Kalko *et al.*, 1996).

El estudio de las comunidades de murciélagos se remonta desde hace tres décadas, con el fin de abordar diferentes aspectos de su estructura tales como su riqueza, sus niveles de abundancia y diversidad, así como la repartición de recursos y los mecanismos que las regulan (Aldridge y Rautenbach, 1987; Bonaccorso, 1979; Findley, 1993; Fleming *et al.*, 1972; Kalko, *et al.*, 1996; Lim y Engstrom, 2001; Willig y Moulton, 1989). A pesar de ello, aún no se ha comprendido y, mucho menos, se ha llegado a un consenso sobre los mecanismos que facilitan la coexistencia local en las comunidades de murciélagos. Willig *et al.* (1993) mencionan que quizás el más grande impedimento para progresar en el entendimiento de la ecología de comunidades de murciélagos es el pobre conocimiento que se tiene sobre la autoecología de las especies que las componen. Por otra parte, las dificultades metodológicas para abordar su estudio debido a sus hábitos nocturnos y a su flexibilidad conductual representan un reto para su investigación.

4. MARCO TEÓRICO

4.1. La comunidad como nivel de organización

Una comunidad podría definirse, de manera general, como un ensamblaje de poblaciones de especies que se encuentran juntas en el espacio y tiempo (Begon *et al.*, 1996). Otra definición es la de una asociación de especies que interactúan en un espacio definido (Molles, 1999). La comunidad representa un nivel de organización, el cual se enfoca en las interacciones entre las poblaciones de diferentes especies (Begon *et al.*, 1996). Los límites de las comunidades biológicas son arbitrarios y dependen en gran medida de los objetivos de estudio del investigador.

En términos generales, los objetivos de la ecología de comunidades son: 1) explicar la diversidad y abundancia de los organismos en un tiempo y lugar determinados; 2) explicar la distribución de las agrupaciones de especies en la naturaleza; 3) explicar la forma en la cual estas agrupaciones de especies pueden ser afectadas o determinadas por las interacciones entre ellas y con el medio; y 4) determinar si la repetición de patrones en las propiedades emergentes existen, aún cuando se den grandes diferencias en las especies que integran las comunidades (Molles, 1999; Ricklefs y Schulters, 1993; Roughgarden y Diamond, 1986).

La estructura ecológica de una comunidad se refiere a la riqueza y abundancia de las especies, así como las interacciones que ocurren entre ellas (Begon *et al.*, 1996; Ricklefs, 1996). Al nivel de la comunidad, los patrones de la estructura están constituidos por la distribución, la abundancia relativa de las especies y la utilización de los recursos (Cody y Diamond, 1975; Ricklefs y Schulters, 1993). Desde hace tiempo los ecólogos han estado interesados en los procesos responsables de dicha estructura y se han dividido en dos enfoques diferentes. Varios autores postulan que la composición de la comunidad primordialmente es el resultado de procesos

determinísticos, lo cual significa que las interacciones entre las especies, como la competencia y la depredación, producen la organización de las comunidades (Connell, 1975; Hutchinson, 1959; MacArthur, 1972; Pianka, 1988). De hecho, de todas las interacciones conocidas, la competencia ha sido la más explorada y la teoría sugiere que las interacciones competitivas podrían influir en la estructura de las comunidades regulando la invasión y persistencia de las especies, favoreciendo a los atributos fenotípicos que reducen el solapamiento de los nichos. No obstante, algunos autores han propuesto el uso de modelos nulos para retar estas ideas, proponiendo factores alternativos (incluyendo procesos azarosos) que pudieran afectar los ensamblajes ecológicos (Connor y Simberloff, 1979; Simberloff y Boecklen, 1981; Strong *et al.*, 1979). Otros autores sostienen que las comunidades biológicas son agrupaciones de especies independientes con pocas interacciones que responden diferentemente a eventos estocásticos dependiendo de sus tolerancias bióticas (Andrewartha y Birch, 1954; Lawton y Strong, 1981).

4.2. El análisis de las comunidades biológicas

El análisis de las comunidades naturales puede ser conducido a varios niveles. En un extremo se pueden abordar las comunidades en relación a sus propiedades tales como la abundancia de especies, la diversidad, las redes alimentarias y el flujo de energía. En el otro extremo, se pueden abordar los efectos de las especies sobre otras y los factores que controlan la presencia o ausencia de especies particulares (Molles, 1999; Terborgh y Robinson, 1986).

Cuando analizamos la estructura de las comunidades, varios parámetros pueden dar información sobre la repartición de los recursos y el uso del hábitat, tales como la diversidad alfa (que describe la agrupación general de las especies a una escala local) y la estimación de los niveles de abundancia en hábitats particulares (Krebs, 1994; Stiling, 1996). Sin embargo, estos no dan una información completa

acerca de la estructura local de las comunidades y de los mecanismos fundamentales que establecen las diferencias en la diversidad. Las comunidades usualmente están definidas por asociaciones espaciales, funcionales, taxonómicas o por interacciones dinámicas con la red alimentaria (Schluter y Ricklefs, 1993). Al abordar a la comunidad a diferentes niveles tróficos y con varias especies potencialmente interactuando, es útil el concepto de gremio, ya que así las especies pueden agruparse en unidades ecológicas más pequeñas (Ricklefs y Schulters, 1993; Terborgh y Robinson, 1986). La definición original de gremio es la de un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos de una manera similar (Root, 1967). El valor de este concepto aplicado en ecología es que los gremios pueden ser definidos objetivamente, independientemente de las especies que los comprenden (Stiling, 1996; Terborgh y Robinson, 1986). Esto abre la posibilidad de hacer comparaciones detalladas de la organización funcional de diferentes comunidades, aún cuando no tengan especies en común, permitiendo la posibilidad de distinguir patrones entre las comunidades (Krebs, 1994; Simberloff y Dyan, 1991; Terborgh y Robinson, 1986).

Otra manera en que se ha tratado de abordar el estudio de las comunidades, son los análisis ecomorfológicos. La evolución de la morfología a través de la selección natural sugiere que mucha de la variación entre las especies podría ser adaptativa con respecto a su función ecológica. Por ello, muy a menudo, los caracteres morfológicos de los animales se relacionan a las funciones ecológicas que desempeñan. El estudio de estas relaciones es un área de la ecología llamada ecomorfología (Wainwright y Reilly, 1994). La ecomorfología ha sido muy popular para representar y estimar los atributos ecológicos de las especies y caracterizar la organización de las comunidades (Schoener, 1984). Los caracteres ecomorfológicos pueden fácilmente ser medidos y reflejan ampliamente algunos aspectos de las preferencias ecológicas de las especies (Kalko, 1997).

4.3. Las comunidades de murciélagos como modelos de estudio

Si bien la mayoría de los estudios de ecología de comunidades en vertebrados se han concentrado en aves (Wiens, 1989a; 1989b), existen varias razones por las cuales también se ha considerado a las comunidades de murciélagos como modelos de estudio. Una primera razón es la gran riqueza de murciélagos disponible. Por ejemplo, en la región Neotropical, la familia Phyllostomidae esta compuesta de aproximadamente 150 especies, las cuales han desarrollado una gran diversidad morfológica, dietaria, conductual y reproductiva (Altringham, 2001). Dentro de esta gran diversidad podemos encontrar una gran cantidad de interacciones, desde la competencia entre especies muy relacionadas, hasta las interacciones casuales entre miembros poco relacionados en la búsqueda de alimento y refugio (Findley, 1993). En segundo lugar, los murciélagos ofrecen varias características que los hacen únicos como entidades ecológicas. Aunque son pequeños, presentan un tiempo de vida relativamente largo, baja fecundidad y alta sobrevivencia (Findley, 1993). En tercer lugar, representan un grupo muy útil como indicador biológico. Varios estudios han mostrado que muchas especies son sensibles a la pérdida o la fragmentación de su hábitat, disminuyendo en sus tamaños poblacionales, afectando esto a su vez, la composición local y la diversidad de las comunidades (Brosset *et al.*, 1996, Ochoa, 2000; Schulze *et al.*, 2000; Zubaid, 1993). Aunado a esto, su gran movilidad y potencial de dispersión, así como su lenta recuperación demográfica, se combinan para usarlos como indicadores de las condiciones ambientales generales (Granjon *et al.*, 1996), siendo así valiosos en el estudio del impacto de la fragmentación o modificación del hábitat (Estrada *et al.*, 1993; Fenton *et al.*, 1992; Medellín *et al.*, 2000; Wilson *et al.*, 1996).

4.4. Aspectos generales sobre la estructura comunitaria de los murciélagos

La gran diversidad de murciélagos en las zonas neotropicales, así como la gran gama de interacciones y el uso de los recursos por parte de este grupo, ha llamado el interés de un gran número de investigadores, con el fin de abordar y estudiar los patrones en la estructura de sus comunidades; tratando también, a su vez, de entender los mecanismos que regulan dicha estructura.

La mayoría de los estudios realizados con caracteres morfológicos y distribución de las especies, han concluido que las comunidades de murciélagos no son diferentes de las comunidades formadas principalmente por eventos estocásticos (Arita, 1997; Findley, 1993; Fleming, 1986; Willig y Moulton, 1989). De hecho estudios de simulación matemática indican que procesos estocásticos son responsables de la estructura morfológica observada en las comunidades y no procesos determinísticos como la competencia (Willig y Moulton, 1989). La estructura ecomorfológica observada en las comunidades se ha atribuido a otros procesos tales como la heterogeneidad de los hábitats, la naturaleza impredecible de las fluctuaciones climáticas, la habilidad de dispersión de los murciélagos y los eventos históricos de colonización, siendo los procesos determinísticos poco influyentes en el ensamblaje de especies en estas comunidades (Arita, 1997; Crome y Richards, 1988; Patterson *et al.*, 2003; Willig y Moulton, 1989). Por otra parte, mediante simulaciones se ha mostrado que la estructura comunitaria inducida por la competencia puede existir sólo bajo condiciones ambientales y temporales estrechas, y no es característico en este grupo de organismos en muchas situaciones (Stevens y Willig, 2000). No obstante, algunos estudios muestran que la estructura de las comunidades de quirópteros ha sido determinada e influida principalmente por procesos determinísticos, ya sea por la competencia (Mckenzie y Rolfe, 1986; Kingston *et al.*, 2000) o por interacciones mutualistas (Fleming, 1986) entre los murciélagos y su alimento (e.g. planta-polinizador, fruta-frugívoro, insecto-depredador).

Por otra parte, diversos estudios realizados en las comunidades locales de murciélagos, han utilizando para su análisis el agrupamiento de las especies en gremios tróficos (Aldridge y Raúntenbach, 1987; Arita, 1997; Bonaccorso, 1979; Crome y Richards, 1988; Kalko *et al.*, 1996), los cuales han mostrado que la heterogeneidad del hábitat y la repartición de recursos son los factores principales en la estructura de las comunidades. Al agrupar a los murciélagos en gremios tróficos, se pueden detectar puntos críticos de solapamiento de especies similares o emparentadas que pueden utilizar un recurso de manera similar, asumiendo a su vez que las especies cuya alimentación es similar, muestran un nivel más alto de interacción entre ellos que con el resto de la comunidad (Humphrey *et al.*, 1983). En varias comunidades estudiadas se han mostrado casos de gran solapamiento dietario entre especies, particularmente en aquellas que son ecológicamente similares (Bonaccorso, 1979; Laval y Fitch, 1977; Medellín, 1993; Willig *et al.*, 1993). Estos casos pueden indicar que los murciélagos no tienen recursos alimentarios limitados, sobre todo aquellos que se alimentan de recursos muy abundantes tales como insectos o frutos. También podría indicar que aquellas especies con dietas generales similares, aún cuando compartan un grupo alimentario (e.g. frutas, insectos), tienen preferencias específicas que los distinguen de otras especies (Kalko, 1997).

La mayoría de los estudios sobre la repartición de recursos en los murciélagos, se ha concentrado en las diferencias de la morfología craneal, estrategias de ecolocación y morfología alar, las cuales podrían permitir a las especies usar diferentes tipos de hábitat o diferentes recursos alimentarios (Aguirre, 2002; Aldridge y Rauntebach, 1987; Freeman, 1981; Kingston *et al.*, 2000; Norberg y Rayner, 1987). La ausencia de suficientes datos ecológicos en muchas especies de murciélagos y las dificultades inherentes en los muestreos, ha ocasionado el uso de los caracteres morfológicos para abordar el estudio de patrones y procesos en las comunidades de estos organismos (Findley, 1993; Heller y Volleth, 1995; McNab, 1971; Schum, 1984; Willig y Moulton, 1989). Por otra parte los análisis ecomorfológicos representan una

herramienta importante para estudiar adaptaciones específicas, permitiendo encontrar a su vez patrones relacionados con el nicho de las especies (Findley, 1993; Findley y Wilson, 1982; Norberg y Rayner, 1987).

La ecología de los murciélagos está fuertemente relacionada a su morfología alar, la cual determina en gran medida su aerodinámica y los espacios que pueden usar (Norberg y Rayner, 1987; Norberg, 1994). La morfología alar junto con la estructura de las llamadas de ecolocación pueden ser compatibles y determinar la selección de los sitios y la conducta de forrajeo, considerándose así a estos dos atributos como parte del mismo complejo adaptativo (Norberg y Rayner, 1987; Kalko *et al.*, 1996). En particular, los análisis de la morfología alar han sido muy útiles y ampliamente usados para predecir la complejidad estructural de los hábitats usados por los murciélagos al realizar sus actividades de forrajeo y también para indicar el uso del hábitat asociado a las características del vuelo (Aldridge y Rautenbach, 1987; McKenzie *et al.*, 1995; Norberg y Rayner, 1987; Saunders y Barclay, 1992). Espacialmente, la morfología alar determina los hábitats donde los murciélagos pueden realizar sus actividades de forrajeo. Las diferencias en la ecomorfología alar entre las especies pueden indicar diferentes capacidades para usar el hábitat, variando desde aquellas que utilizan el interior de bosques espacialmente complejos hasta aquellas que utilizan áreas abiertas por arriba del dosel (Norberg y Rayner, 1987). Por ejemplo, las especies con alas largas, angostas y punteadas están adaptadas para un vuelo rápido y ágil, utilizando espacios abiertos en sus actividades de forrajeo. En el otro extremo, aquellos que tiene alas cortas, anchas y con las puntas redondeadas están adaptados para un vuelo lento y de gran maniobrabilidad, pudiendo utilizar potencialmente ambientes estructuralmente complejos (Norberg y Rayner, 1987; Norberg, 1994).

4.5. Importancia ecológica de las comunidades de murciélagos

Las comunidades de quirópteros influyen de manera diversa y profunda sobre los procesos ecológicos de los ecosistemas terrestres, sobre todo de los tropicales, puesto que en estos ocupan una gran variedad de niveles tróficos e interactúan con un gran espectro de organismos.

Entre los mamíferos, los murciélagos son los agentes dispersores de semillas más importantes (Galindo-González, 1998). Muchas especies de quirópteros son frugívoras y consumen grandes cantidades de frutas, siendo esenciales en los procesos naturales de regeneración de los bosques tropicales y en el mantenimiento de la diversidad vegetal dentro y alrededor de estos (Galindo-González, 1998; Medellín y Gaona, 1999). De hecho, varios autores mencionan que, junto con las aves, los murciélagos frugívoros son trascendentales en estos procesos, ya que la composición de especies de plantas que conforman sus respectivas dietas son distintas, por lo que dispersan tanto diferentes cantidades de semillas como diferentes especies de plantas (Gorchov *et al.*, 1995).

Las especies de murciélagos que son nectarívoras-polinívoras, actúan como agentes dispersores de polen de un amplio espectro de especies de plantas (Fleming, 1982; Sánchez-Casas y Álvarez, 2000) y son, por lo tanto, importantes en la fenología reproductiva y la estructura poblacional de estas (Fleming, 1988; Heithaus, 1982). Por otra parte, existe una gran diversidad de especies insectívoras, las cuales pueden consumir arriba de 1.5 veces su peso corporal en insectos por noche, regulando las poblaciones de estos invertebrados en los ecosistemas tropicales (McNab, 1982). En términos de números de insectos, se ha estimado que una colonia típica de 150 murciélagos se alimenta de más de un millón de insectos cada temporada (Whitaker, 1995a).

De esta manera, a través de la adquisición de su alimento, los murciélagos participan y contribuyen en el reciclamiento de nutrientes y transferencia de energía en los ecosistemas, así como en la regeneración de los bosques tropicales (Fleming, 1982; Galindo-González, 1998; Medellín y Gaona, 1999). Más aún, debido a su gran movilidad, los murciélagos pueden tener grandes impactos en la redistribución de la energía en el paisaje, mejorando además la heterogeneidad espacial de los nutrientes y contribuyendo sustancialmente en la distribución espacial y la estructura genética de las poblaciones de plantas, particularmente en los trópicos (Fleming, 1988; Gorchov *et al.*, 1995). Si aunamos a esto su gran abundancia, los murciélagos pueden ser considerados especies clave en muchos ecosistemas tropicales (Willig y Gannon, 1996). A pesar de esta importancia, frecuentemente su papel ecológico ha sido subestimado y poco apreciado.

Por otra parte, aparte del papel que desempeñan en los ecosistemas, los murciélagos tienen importancia para el hombre, aún no valorada completamente. Como ya se mencionó, varias especies de murciélagos contribuyen a la polinización de diversas especies de plantas, de las cuales varias son de tipo comercial (Sánchez-Casas y Álvarez, 2000). Varias especies frugívoras ayudan en los procesos de regeneración de áreas devastadas por catástrofes naturales o por la acción del hombre, sobre todo en las primeras etapas serales (Galindo-González, 1998). Otras participan en el control de las poblaciones de insectos que podrían convertirse potencialmente en plagas para algunos cultivos (Whitaker, 1992, 1995a; Whitaker *et al.*, 1996). En el otro extremo, por su modo de alimentación, los murciélagos hematófagos representan un problema de salud pública, así como para el ganado y otras poblaciones de quirópteros, ya que sus poblaciones pueden actuar como vector de la rabia y otras enfermedades (Greenhall *et al.*, 1983; Villa-Ramírez, 1967). De esta manera, su importancia no se enmarca solamente a lo ecológico, sino también a lo económico y de salud pública.

4.6. Aspectos ecológicos de las comunidades cavernícolas de quirópteros

La importancia de los refugios en la ecología de los murciélagos se ha demostrado previamente por diversos autores, poniendo énfasis en las especies neárticas adaptadas a los climas templados imperantes en dicha región (Humphrey, 1975; Kunz, 1982). Si bien el conocimiento sobre la importancia ecológica de los refugios en las especies neotropicales se ha ampliado (ver Kunz y Lumsden, 2003), aun quedan muchos aspectos por conocer en estas especies.

Los murciélagos pueden utilizar una gran variedad de sitios (naturales o artificiales) como refugios diurnos, tales como: cuevas, cavernas, túneles, construcciones abandonadas, respiraderos, alcantarillas, puentes, grietas rocosas, peñascos, troncos y tallos huecos, ramas altas de los árboles, follaje de varias especies de plantas e, incluso, rocas (Altringham, 2001; Kunz, 1982;). Dentro de esta gran gama de sitios que ocupan, las cuevas son de los más importantes para estos organismos, ya que en ellas se combinan una serie de características que les ofrecen varias ventajas, sobre todo en sus etapas reproductivas. Las cuevas tienen escasa luminosidad, la cual puede variar desde penumbra hasta oscuridad total. Por otro lado, presentan una humedad y temperaturas relativamente constantes, así como una estabilidad relativa en el flujo de aire, pudiendo presentar variaciones en diferentes puntos, las cuales se combinan para crear una variedad de micrositos con diferentes intervalos de temperatura y humedad (Hill y Smith, 1984; Kunz, 1982). Aunado a esto presentan, en general, una compleja variación estructural, así como una mayor amplitud espacial en comparación con otros sitios. Debido a esta combinación de factores, las cuevas ofrecen a los murciélagos protección contra condiciones climáticas adversas y contra muchos depredadores diurnos, además de condiciones microambientales para su sobrevivencia. Por ello, las cuevas son frecuentemente utilizadas también como sitios de hibernación, reproducción y crianza para varias especies (Kunz, 1982). Esto último es de especial importancia, si tomamos en cuenta que las crías de estos organismos, son vulnerables a los

cambios bruscos de humedad y temperatura, siendo además una presa fácil para los depredadores. Necesitan de esta manera nacer en sitios alejados de la luz solar directa, con temperatura y humedades relativamente altas y constantes (Tuttle y Stevenson, 1982), condiciones que se encuentran muy a menudo en cuevas o cavernas. Por ello no es raro encontrar cuevas albergando a un amplio número de especies de murciélagos, particularmente en la región Neotropical donde se ha reportado hasta 13 especies de murciélagos habitando en estos sitios, formando varias de ellas en su interior colonias de miles de individuos (Arita, 1993; Trajano y Gimenez, 1998). La importancia de las cuevas como refugios para los murciélagos de México se manifiesta en el trabajo de Arita (1993), el cual muestra que 60 especies distribuidas en México (44% de la riqueza quiropterológica del país) utiliza las cuevas como refugio. De éstas, 27 se refugian principalmente en estos sitios, mientras que 33 las utilizan como refugios alternativos. De las restantes especies, 18 pueden llegar a ocuparlas ocasionalmente.

Los murciélagos son los vertebrados más importantes en la comunidad de una cueva. Esto se debe a la diversidad de actividades que realizan, a sus grandes números poblacionales y a que son los únicos individuos que salen al exterior y vuelven a refugiarse de manera constante. Esto último es de especial importancia, si tomamos en cuenta que los murciélagos son los organismos que aportan la mayor cantidad de materia orgánica a las cuevas, a través sus productos de desecho tales como heces, orina, cadáveres y desperdicios alimentarios acumulados en el piso (Hoffmann *et al.*, 1986; Redell, 1981). De especial importancia es el guano depositado ya que este es la principal materia orgánica para el sustento y desarrollo de muchos organismos. El guano sirve de alimento a bacterias y hongos, siendo también un sustrato adecuado para su desarrollo y crecimiento. Estos a su vez sirven de alimento a ácaros, colémbolos y muchos insectos micofagos, los cuales son devorados por muchos artrópodos del suelo que juegan el rol de depredadores primarios, que también a su vez, son devorados por otros artrópodos que juegan el papel de depredadores secundarios, estableciendo así complejas cadenas tróficas.

Este grupo de depredadores se encuentra constituido en su mayor parte por amblipígidos, esquizinodos, pseudoescorpiones, ricinicúlidos, quilopodos, coleópteros, entre otros. A estos pueden estar asociados también algunos ácaros foréticos y parásitos, formándose así compleja trama alimenticia que contribuye a mantener el equilibrio biológico de las diferentes comunidades y a su vez constituyen la biocenosis de las cuevas (Hoffmann *et al.*, 1986). Por lo tanto, los murciélagos a través de la aportación de materia orgánica, proporcionan la base de una compleja cadena trófica de la cual forman parte una gran variedad de organismos (Hoffmann *et al.*, 1986; Redell, 1981).

Los murciélagos pueden permanecer o cambiar de refugios dependiendo de diversos factores. Mientras algunas especies son extremadamente fieles al refugio, otras cambian de refugio de manera regular o temporal (Lewis, 1995). Los factores que afectan la fidelidad incluyen la disponibilidad relativa y la permanencia de los sitios de refugio, la proximidad y estabilidad de los recursos alimentarios, la respuesta a la presión de los depredadores y las perturbaciones humanas (Kunz, 1982; Lewis, 1995). Asimismo puede variar por las condiciones reproductivas, el sexo, la edad y la organización social. (Kunz, 1982). La fidelidad al refugio trae al menos tres beneficios para los murciélagos: a) familiaridad a refugios de alta calidad, es decir, aquellos que reúnen condiciones adecuadas para la reproducción, descanso y resguardo ante los depredadores; b) una mayor ocupación de los refugios, lo cual incrementa su valor (por ejemplo: al elevarse la cantidad de guano y orina, estabilizando la temperatura y humedad); y c) favorece el mantenimiento de las relaciones sociales. Asimismo el cambio regular o temporal de los refugios trae al menos cinco beneficios: a) evitar el disturbio; b) evitar las presiones de los depredadores; c) minimizar la distancia entre las áreas de forrajeo; d) evitar grandes poblaciones de ectoparásitos; e) evitar cambios desfavorables en las condiciones microclimáticas o en la estructura de los refugios (Lewis, 1995).

Por otra parte, como ya se menciona, varias especies de murciélagos utilizan las cuevas para desarrollar y llevar a cabo sus actividades reproductivas. A este respecto, los murciélagos son de los grupos mastozoológicos que presentan una de las más grandes gamas de estrategias reproductivas. No obstante, de acuerdo a Jerret (1979), los murciélagos pueden ser ubicados en tres patrones reproductivos generales. El primer patrón es el de monoestría estacional, en la cual las especies muestran un ciclo anual reproductivo de un solo máximo, en el cual las hembras están sincronizadas para parir en el intervalo de unas cuantas semanas. El segundo es la poliestría estacional en la cual las hembras pueden tener varias camadas en ciertas épocas del año. El tercero es la poliestría no estacional, la cual presentan pocas especies en las cuales se dan ciclos continuos reproductivos sin fluctuaciones rítmicas anuales, ocurriendo generalmente en aquellas especies cuyos recursos alimentarios no varían apreciablemente a lo largo del año. Sin embargo, tomando en cuenta la duración y continuidad de los ciclos, así como la estacionalidad de los mismos; estos patrones pueden dividirse y ampliarse notablemente en los murciélagos que habitan en sistemas tropicales, al grado de describir hasta diez diferentes patrones específicos de reproducción (Happold y Happold, 1990; Racey y Entwistle, 2000).

4.7. Influencia de la estacionalidad en las comunidades tropicales

Las comunidades cambian de manera marcada con las estaciones y por lo tanto la estructura de cualquier comunidad no es constante. En conjunto, los acontecimientos biológicos, recurrentes con cada estación, constituyen la estacionalidad. Las regiones tropicales se han considerado como regiones más estables (estacionalmente hablando) en comparación con las regiones templadas (Molles, 1999). La estacionalidad en las regiones templadas y árticas depende de los cambios de luz y temperatura, los cuales en un sentido amplio, producen alternancia de periodos de calor y frío. Debido a ello en estas regiones el suplemento estacional del

alimento cambia principalmente con la temperatura ambiental, lo cual determina en gran medida las fluctuaciones en las poblaciones y en las comunidades que se distribuyen en estas (Begon *et al.*, 1996; Molles, 1999). En el otro extremo, en las regiones tropicales los recursos dependen generalmente de la constancia relativa de los patrones de precipitación pluvial. De esta manera, la estacionalidad en estas se relacionan con los periodos de lluvias estableciéndose en estas dos épocas diferenciadas: secas y lluvias (Begon *et al.*, 1996; Krebs, 1994).

Las actividades estacionales de los animales se centran básicamente en su reproducción y en la disponibilidad de alimento. En las regiones tropicales con estación seca y húmeda diferenciadas, la secuencia de la floración-fructificación y el crecimiento foliar refleja la alternancia de las estaciones seca y lluviosa (Krebs, 1994). Éstas, a su vez, determinan en gran medida la disponibilidad del alimento para diferentes grupos de organismos, los cuales a su vez se han adaptado para sincronizar sus actividades reproductivas (Fleming, 1988). Por otra parte se ha comprobado que las variaciones climáticas influyen de manera determinante sobre las diferentes comunidades y poblaciones de animales de las zonas tropicales (O'Connell, 1989). En ambientes drásticos las poblaciones de varios organismos muestran respuestas marcadas a la estacionalidad climática, las cuales se manifiestan en la reproducción, los patrones de alimentación, las interacciones sociales y los movimientos locales (Ceballos, 1995; Fleming y Heithaus, 1986; O'Connell, 1989).

4.8. Las selvas secas de México

Las selvas secas tienen una amplia distribución, ya que cerca del 42% de las selvas tropicales son comunidades de este tipo (Murphy y Lugo, 1986). En la región neotropical este tipo de selvas se encuentran desde México hasta el norte de Argentina (Gentry, 1995). En nuestro país, las selvas secas se distribuyen en la costa

del Pacífico en una faja continua desde Sonora hasta Chiapas, con áreas más grandes al oeste de Jalisco y en la cuenca de los ríos Balsas y Santiago; en la costa del Golfo está presente en áreas aisladas y reducidas (Trejo y Dirzo, 2000). Es importante mencionar que, al norte del Ecuador, los relictos más grandes de selvas secas se encuentran al oeste de México.

En el Pacífico, las selvas tropicales secas (denominadas también como selva baja caducifolia) se encuentran desde los 0 hasta los 2,000 msnm, ubicándose principalmente dentro de los climas cálidos secos o subhúmedos, con precipitación anual de 400-1,300 mm y temperatura media anual de 22 a 26°C, caracterizándose por una marcada estacionalidad, ya que presenta una prolongada temporada de sequía la cual dura de 6 a 8 meses (Rzedowski, 1978; Trejo, 1999). La flora distintiva que posee este tipo de selvas es del tipo caducifolio, por lo que la mayoría de las especies pierden sus hojas durante la sequía, provocando un enorme contraste fisonómico entre estaciones. Están conformadas por árboles de baja altura (de 8 a 12 m), cuyas ramas inician a cortas alturas de los troncos. Otras formas de vida como lianas y arbustos son también importantes en su caracterización (Gentry, 1995).

Debido a la notable estacionalidad, las selvas secas están caracterizadas por la ocurrencia de fenómenos determinados por el incremento súbito y la reducción lenta en la disponibilidad de los recursos. Estos fenómenos son dirigidos por los pulsos en la disponibilidad del agua, determinado por las temporadas principales de precipitación, así como por lluvias anómalas en las temporadas secas y frecuentes lapsos de sequía en la de lluvias, siendo la humedad y la temperatura los factores más comunes e importantes (Mooney *et al.*, 1995). Los efectos de la estacionalidad climática son enormes y determinan en gran parte los ciclos estacionales y anuales en la fenología de las plantas e insectos, que a su vez afectan las condiciones microclimáticas y la disponibilidad de alimento para las diferentes poblaciones de animales (Ceballos, 1995).

Las selvas secas son biológicamente menos diversas en vertebrados y plantas comparadas con las selvas lluviosas (Ceballos, 1995; Gentry, 1995), sin embargo, en ellas se encuentran una gran cantidad de especies endémicas. En particular, las selvas secas del Pacífico han estado aisladas ecológicamente y geográficamente de otros bosques tropicales, lo cual ha facilitado la especiación de muchos grupos de plantas y animales (Ceballos, 1995). Esto se manifiesta claramente en el oeste de México, región que soporta una de los más altos números de vertebrados terrestres endémicos en géneros y especies. A escala continental, las selvas secas del oeste de México poseen el más alto número de especies endémicas de vertebrados terrestres a nivel de género y especie (Ceballos, 1995). Asimismo, Gentry (1995) demuestra que las selvas secas de México son de las más ricas en especies de plantas, en comparación con otras zonas neotropicales, llegando a albergar un considerable número de especies endémicas, ya que el 60% de las especies de plantas presentes en estas selvas se encuentran exclusivamente en México (Rzedowski, 1991) y 20% de las especies que contiene la flora de México se encuentran también en este tipo de selvas (Rzedowski, 1991). De esta manera, las selvas secas de México y, en particular, las del oeste, son de importancia especial en términos de alta riqueza y concentración de endemismos, lo cual aunado a su estado de amenaza, eleva considerablemente su valor de conservación (Mooney *et al.*, 1995).

Las selvas secas están entre los ecosistemas más amenazados en el mundo. La degradación de este tipo de selvas es similar o mayor a la que sucede en las selvas lluviosas (Janzen, 1988; Murphy y Lugo, 1995). En la región Neotropical solo una pequeña fracción de ellas permanece intacta (Murphy y Lugo, 1995). De acuerdo a Janzen (1988) estas han sido reducidas a menos del 0.1% de sus extensión original en el Pacífico Mesoamericano. A pesar de ello, la mayoría de los esfuerzos de conservación se han enfocado a la pérdida de las selvas lluviosas, poniendo poca atención a las selvas secas (Janzen, 1988; Mooney *et al.*, 1995).

En México, las selvas secas han sido severamente afectadas por las actividades humanas. Se ha estimado que aproximadamente el 27% del área cubierta originalmente por las selvas secas en México permanece intacta. Un 27% lo constituyen selvas alteradas y el resto ha sido convertido a otros usos o han sido altamente degradadas (Trejo y Dirzo, 2000). Las principales causas de conversión han sido la deforestación masiva para el establecimiento y desarrollo de áreas agrícolas y de pastizales para el ganado, así como la ampliación de los ranchos ganaderos y la extracción de productos de madera, lo cual se ha facilitado por falta de políticas de protección de las áreas naturales del país (Maas, 1995; Trejo y Dirzo, 2000). Otras actividades tales como la quema y el pastoreo también han contribuido en la disminución de la riqueza florística en estas selvas (Maas, 1995). Aunado a esto, la combinación de ciertas características de estas selvas tales como un clima más favorable para los asentamientos humanos y las actividades ganaderas, una mayor fertilidad de los suelos y una mayor facilidad en su deforestación, han acelerado aún más esta conversión. Las consecuencias ecológicas de la conversión son diversas, siendo las más importantes la reducción de la diversidad y abundancia de especies silvestres, reducción de la cubierta vegetal y disminución de los niveles freáticos de agua (Maas, 1995; Stern *et al.*, 2002).

5. ANTECEDENTES

El estado de Colima a pesar de ser uno de los más pequeños de México, es uno de los de mayor riqueza mastofaunística, lo cual es interesante puesto que se localiza en la interfase entre las regiones Neártica y Neotropical (Flores y Gerez, 1994), además de presentar una gran diversidad de tipos de climas y de tipos de vegetación (Rzedowski, 1978). Hasta la fecha se han registrado en Colima 65 especies de murciélagos (Sánchez-Hernández *et al.*, 2002), lo cual representa el 47% de la riqueza quiropterológica con que cuenta el país. A pesar de esta gran riqueza, sólo algunos autores han estudiado dicha quiropterofauna (Gardner, 1962a, 1962b; Kennedy *et al.*, 1984; Sánchez-Hernández *et al.*, 2002; Schaldach y McLaughlin, 1960; Villa-Ramírez, 1967), enfocándose básicamente a algunos aspectos taxonómicos y al inventario de las especies.

Si bien se ha reconocido la importancia intrínseca de los murciélagos en el funcionamiento de los ecosistemas, la gran mayoría de los estudios sobre la ecología comunitaria de estos organismos se han enfocado a los ensamblajes locales o regionales (por ejemplo, Aguirre, 2002; Bernard, 2001; Soriano, 2000) habiendo una notable escasez de estudios que aborden la dinámica de las comunidades cavernícolas. En la región neotropical, los escasos estudios sobre la ecología de las comunidades cavernícolas, se han referido a la riqueza, abundancia y algunos aspectos reproductivos de las especies (Martino *et al.*, 1997; Trajano, 1984; Trajano y Gimenez, 1998), historia natural y características microclimáticas de los refugios (Arita y Vargas, 1995) y patrones de asociación interespecífica entre especies que comparten refugios (Arita y Vargas, 1995; Bradbury, 1977; Graham, 1988). Los estudios sobre la dinámica de las comunidades cavernícolas a lo largo de un ciclo anual son muy escasos (Martino *et al.*, 1997) y más aun en las selvas secas, las cuales poseen una estacionalidad más marcada que las selvas lluviosas.

En la cueva llamada “El Salitre”, ubicada en la parte central de Colima, se registraron en muestreos previos a este estudio, diez especies de murciélagos: *Pteronotus davyi*, *P. parnellii*, *P. personatus*, *Mormoops megalophylla*, *Macrotus waterhousii*, *Glossophaga soricina*, *G. morenoi*, *Desmodus rotundus*, *Glyphonycteris sylvestris* y *Natalus stramineus* (López-Wilchis y Torres-Flores, datos no publicados). Sin embargo, debido a lo fragmentario del muestreo, la riqueza de la comunidad presente en la cueva no había sido determinada totalmente. Por otra parte, en dichos muestreos se observó que la composición de las especies y abundancia relativa de cada una de ellas, cambia drásticamente entre las temporadas de lluvias y de secas e, incluso, de un mes a otro. Aunado a esto, los datos reproductivos registrados indicaban actividad reproductiva de las especies que habitan en la cueva, estimando en ese entonces, que este refugio era importante en la reproducción de varias especies de murciélagos.

Desafortunadamente la comunidad de murciélagos presente en la cueva se ha visto afectada por las actividades humanas, ya que se encuentra ubicada muy cerca de poblaciones rurales y rancherías, por lo que algunos de los pobladores la visitan con cierta frecuencia para fines recreativos y, ocasionalmente, para la extracción de guano. Por otra parte, se ha estimado, de acuerdo a observaciones realizadas en la zona donde se ubica la cueva, que poco más del 90% de la selva baja caducifolia circundante ha sido destruida debido al establecimiento de las actividades agropecuarias (López-Wilchis, 2000, obs. pers.).

6. HIPÓTESIS

La diversidad y abundancia de las especies que conforman la comunidad de murciélagos existente en la cueva “El Salitre”, presenta diferencias a lo largo del año y particularmente entre la época de secas y de lluvias.

7. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL:

Describir y analizar la estructura de la comunidad de murciélagos presente en la cueva “El Salitre”.

OBJETIVOS PARTICULARES:

- Estimar la riqueza de especies y la diversidad alfa de la comunidad presente en la cueva, así como la abundancia relativa de las especies de murciélagos que la conforman a lo largo de un ciclo anual.
- Establecer si existen diferencias en la diversidad de la comunidad y en la abundancia de las especies a lo largo del año, particularmente entre las temporadas de lluvias y de secas.
- Determinar la estructura trófica con base en el agrupamiento de las especies en gremios alimentarios.
- Determinar algunos parámetros ecomorfológicos de las especies que integran la comunidad con base en diversas medidas somáticas
- Analizar el papel de algunos factores biológicos que influyen en la composición y estructura de la comunidad de murciélagos.

8. ÁREA DE ESTUDIO

La cueva llamada “El Salitre” se encuentra a 3.6 km al sur del poblado Los Ortices (19° 04.82' N; 103° 43.60'W) a 270 msnm, en el estado de Colima (Fig. 1). Dicha cueva presenta dos entradas de pequeñas dimensiones. La entrada que designamos como anterior, posee dimensiones mas pequeñas (1.23 m de ancho y 0.93 m de altura aproximadamente) que la entrada posterior (1.67 m de ancho y 1.70 m de altura). De acuerdo a observaciones de los pobladores que han explorado la cueva, esta tiene pasajes complejos, con varias series de tiros, oquedades y pequeñas cámaras secundarias. Dichos pasajes desembocan en una gran cámara principal donde habitan la mayoría de las colonias de murciélagos. Externamente la separación de ambas entradas es de aproximadamente 60 metros.

La vegetación de la zona corresponde a relictos de selva baja caducifolia, siendo las especies dominantes en el estrato superior: huizache (*Acacia farnesiana*), palo de brasil (*Haematoxylum brasiletto*), cucharo (*Acacia cymbispina*) y cascalote (*Caesalpinia cacalaco*); en el estrato medio: cucharo, *Acacia sp.* y *Opuntia sp.*; y en el estrato inferior: *Croton suberosus*, *Croton sp.*, ocotillo (*Cordia eleagnoides*) y *Acacia sp.*, (López-Wilchis, 2000, obs. pers.). Gran parte de la vegetación original se encuentra modificada por las actividades ganaderas y agrícolas, siendo los principales cultivos: limón, sorgo, tomate y agave tequilero.

De acuerdo con García (1988), el clima es $Aw_0(w)$ que corresponde al cálido subhúmedo con lluvias en verano, con temperatura media anual mayor a 18°C. La temporada de lluvias ocurre de junio a septiembre y la de secas abarca de octubre a mayo (Fig. 2). Las temperaturas ambientales más altas (>26 °C) se registran de mayo hasta octubre.

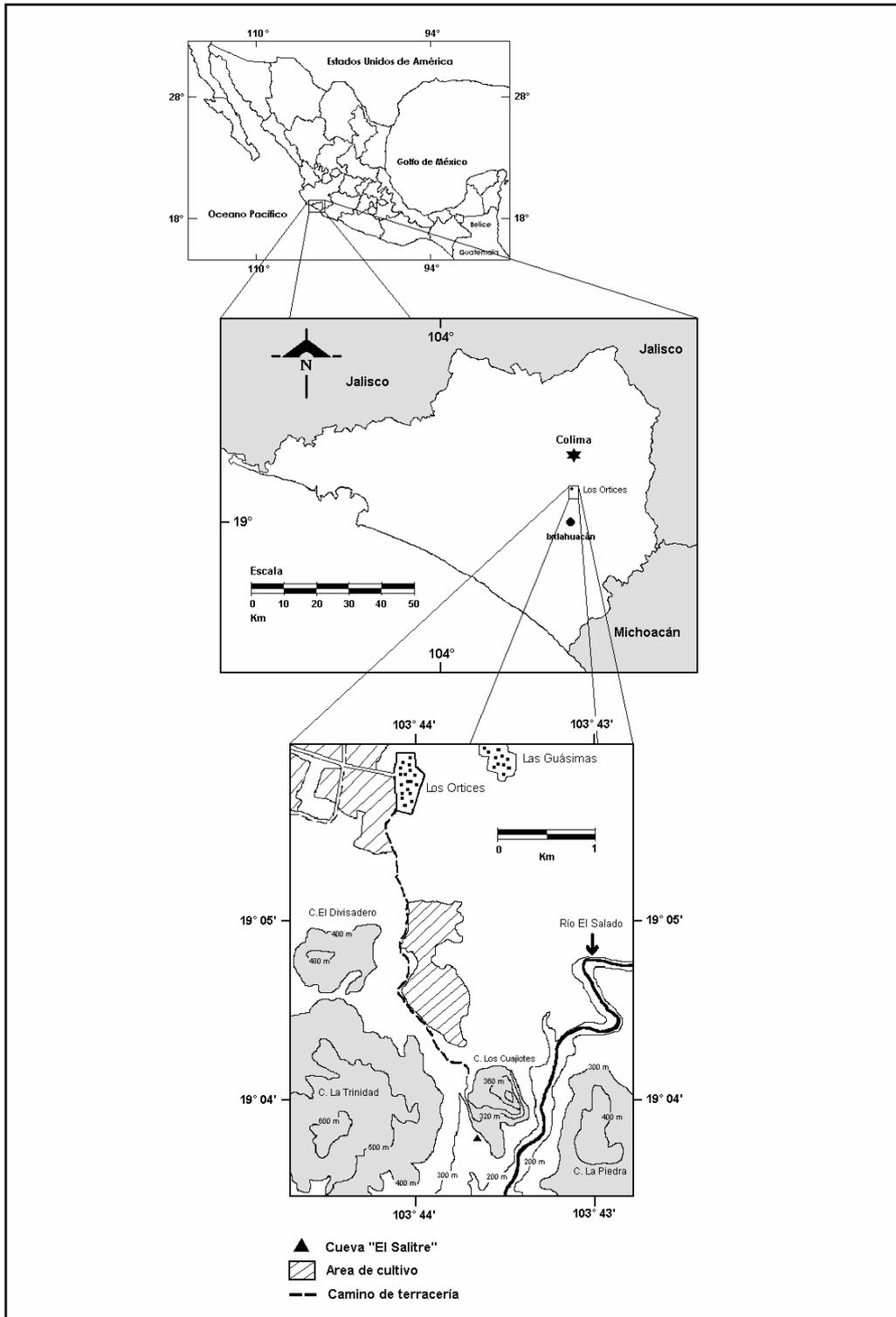


Figura 1. Localización geográfica de la cueva "El Salitre" en el estado de Colima.

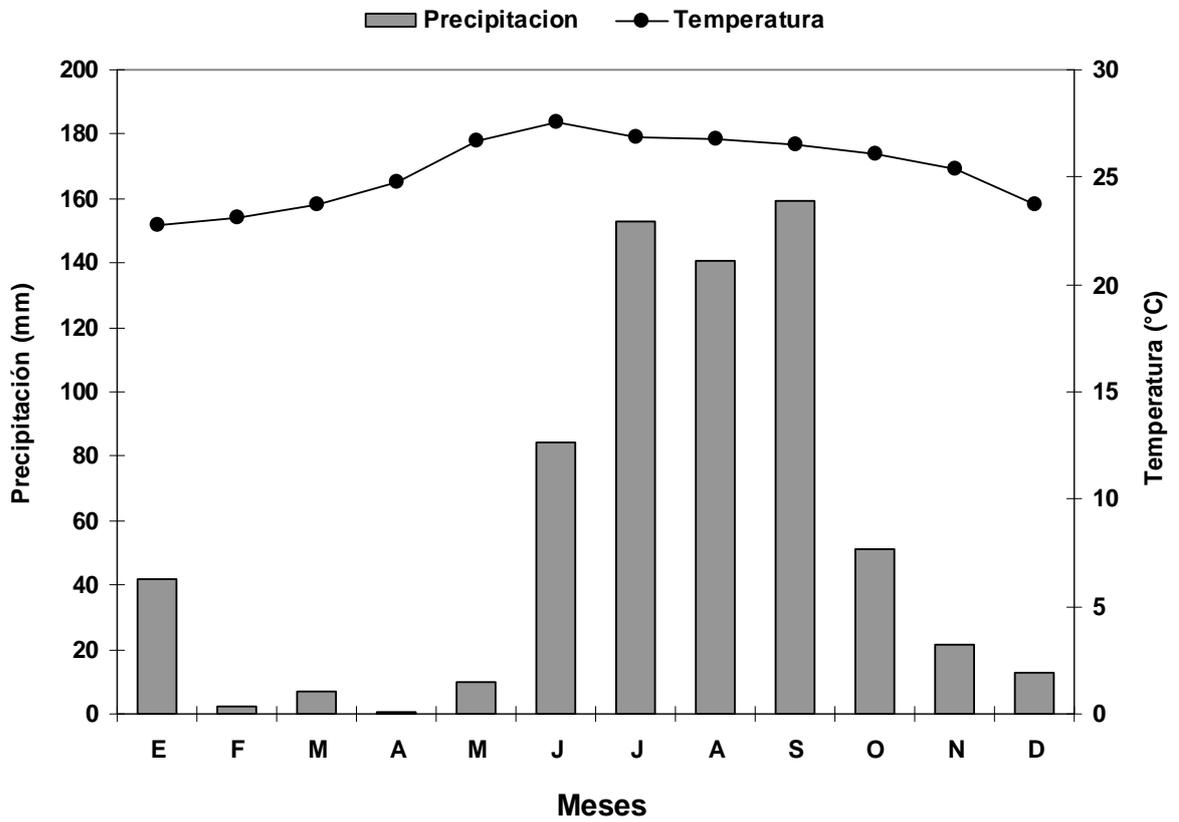


Figura 2. Precipitación pluvial y temperatura ambiental medias de la zona de estudio (Fuente: Estación Meteorológica Los Ortices, Colima, CNA).

9. MATERIAL Y MÉTODOS

9.1. Muestreo

Se realizaron un total de diez muestreos en el periodo comprendido de agosto del 2003 a agosto del 2004. Debido a que la cueva presenta dos entradas, se muestrearon ambas con el fin de hacerlo más uniforme. Para la captura de los murciélagos se utilizó una trampa de arpa que se desplegó en la entrada de la cueva (Kunz y Kurta, 1988), tapando los huecos con pedazos de manta y ramas. Se realizaron dos sesiones de trampeo, una en cada noche. En la primera noche se capturaron los individuos que salían de la entrada anterior, tapando la entrada posterior. En la segunda noche se capturaron los individuos de la entrada posterior, tapando la entrada anterior. Ambas sesiones comenzaron a partir de la captura del primer murciélago y finalizaron tres horas después (excepto en el primer muestreo, donde se finalizó una hora y media después). En cada sesión, a aquellos ejemplares que trataban de ingresar a la cueva y eran capturados, se les liberó para evitar las recapturas de un mismo ejemplar en cada sesión.

Para ocasionar el menor disturbio posible a las colonias y evitar así una mayor influencia en los sesgos de los muestreos, se considero pertinente no realizar una exploración de la cueva, enfocándonos solo a la captura de los ejemplares que se refugiaban en su interior.

9.2. Registro de datos

9.2.1. Temperatura Ambiental. Durante cada sesión de trampeo se registró la temperatura ambiental, tanto al inicio como al final de cada sesión de trampeo,

mediante un termómetro termistor 8402-10 Cole Parmer, el cual se colocó a un lado de la entrada a la cueva.

9.2.2. Identificación de los ejemplares. A los ejemplares capturados se les identificó a nivel de especie, siguiendo las claves de campo de Medellín *et al.* (1997). En el caso de aquellos ejemplares que no pudieron ser identificados con certeza en campo, se sacrificaron por inhalación con éter e inmediatamente se transfirieron a una solución de etanol al 70% para su preservación. Posteriormente en el laboratorio, se llevó a cabo la taxidermia convencional, identificándolos con base en características de los cráneos, pieles y medidas morfométricas, usando las claves de Álvarez *et al.* (1994). Los ejemplares se depositaron en la Colección Mastozoológica de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

9.2.3. Toma de muestras y datos de cada especie. En cada visita a la cueva se tomó, cuando fue posible, una muestra de hasta 30 ejemplares por especie, guardándolos en bolsas de manta (10 ejemplares por bolsa), trasladándonos posteriormente al lugar de trabajo para examinarlos. Ahí se registró a cada uno de ellos la fecha de captura, el sexo, la edad aproximada, el peso (con una balanza digital Ohaus Mod CT 600-S, precisión de ± 0.1 g), la longitud del antebrazo (con un vernier de precisión ± 0.1 mm), la condición reproductiva, la entrada de la cueva donde se obtuvo el ejemplar y, en algunos casos, su recaptura.

9.2.4. Determinación de la edad. Para fines prácticos, solo se establecieron y determinaron dos categorías de edad: adulto o juvenil. Cada ejemplar examinado fue ubicado en una de estas dos categorías con base en el grado de osificación de las falanges, las características del pelo y la longitud del antebrazo (Anthony, 1988). El grado de osificación de las falanges se determinó observándolas a trasluz con una lupa, utilizando como fuente luminosa una lámpara de mano Mini Maglite.

9.2.5. Condición reproductiva.- Para los machos se consideraron dos estados reproductivos, con base a la posición testicular: abdominales y escrotados. También se observó la condición del epidídimo estableciendo dos estados: vacío o lleno. Para las hembras se determinaron cuatro estados reproductivos: 1) preñada, con base en la palpación del vientre, 2) lactante, aquellas hembras con mamas grandes, alopecia alrededor del pezón y con secreción de leche, 3) postlactante, aquellas hembras con mamas grandes, alopecia alrededor del pezón, pero sin secreción de leche, y 4) inactiva, aquellas hembras que no presentaron secreción de leche, ni alopecia alrededor de las mamas (Racey, 1988). Además de ello, se determinó su condición vaginal con el fin de conocer si estaban receptivas para la copula o, en el caso de las hembras preñadas, si estaban a punto de parir, estableciendo dos categorías: abierta o cerrada.

Para evitar problemas relacionados a los diferentes tamaños de muestra obtenidos por cada visita, calculamos la proporción porcentual de hembras de cada etapa reproductiva observada. Dichos porcentajes se graficaron para cada mes de muestreo, con el fin de observar y determinar los picos reproductivos.

9.2.6. Marcaje.- Una vez tomados los datos mencionados, cada individuo examinado fue marcado en el uropatagio y región pectoral con tinta indeleble, para registrar su posible recaptura en la segunda sesión de muestreo. A los demás ejemplares capturados sólo se identificó la especie a la que pertenecían y el sexo, liberándolos inmediatamente en un área adyacente a la cueva. Sólo a los individuos capturados en el primer muestreo se les colocaron anillos de plástico en el antebrazo derecho, con el fin de darles seguimiento y llevar un registro de su permanencia en la cueva en muestreos posteriores.

9.2.7. Captura de datos. Todos los datos obtenidos se registraron en bases de datos elaboradas en el programa Excel con el fin de facilitar su manejo y análisis. Los análisis estadísticos se efectuaron utilizando el programa Stata versión 8.0 (Stata Corp, 2003).

9.3. Análisis de la estructura de la comunidad

9.3.1. Diversidad. Para estimar la diversidad y equitatividad de la comunidad se utilizó el índice de Shannon-Wiener (H') y el índice de equidad de Pielou (J') respectivamente (Magurran, 1988), los cuales dependen del número de especies en la comunidad y de la proporción del total de individuos entre las especies. Los valores de estos índices se estimaron para cada visita, comparando los valores de diversidad mensual contra el total obtenido a lo largo del año por medio de la prueba t modificada por Hutchenson (1970), con el fin de ver en que meses existían diferencias significativas. Asimismo se estimó la diversidad en la época de lluvias y secas, comparando también ambas diversidades con esta prueba estadística.

9.3.2. Abundancia. Para ver si había diferencias significativas en la abundancia entre las especies y entre meses, se utilizó un análisis de varianza o la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis, dependiendo si nuestros datos cumplían con los supuestos del análisis. Asimismo se utilizó la prueba χ^2 para ver si existían diferencias en la abundancia de las especies entre las estaciones de lluvias y secas. Debido al diferente número de muestreos realizados en ambas estaciones, se calculó (para cada especie) el promedio de individuos capturados por muestreo para ambas estaciones, con el fin de realizar esta prueba.

9.3.3. Estructura trófica. Para examinar la forma como los recursos son explotados por las especies que la conforman, los murciélagos se reunieron en gremios tróficos de acuerdo a la información bibliográfica de varias fuentes. Para los filostómidos se

utilizó la revisión realizada por Gardner (1977), para los mormópodos se consultaron diferentes compilaciones (Adams, 1989; Herd, 1983; Rezsutek y Cameron, 1993), para *Natalus stramineus* la información dada por Kalko *et al.* (1996) y para *Balantiopteryx plicata* la recopilación de Arroyo-Cabrales y Jones (1988). Asimismo, con el fin de corroborar esta información, se realizaron observaciones directas en campo, así como la observación del contenido estomacal de algunos ejemplares sacrificados. Con base a lo anterior, las especies fueron ubicadas en alguno de los siguientes gremios alimentarios: insectívoros aéreos, insectívoros de sustrato, nectarívoros y hematófagos. Los insectívoros aéreos son aquellas especies que atrapan insectos en pleno vuelo, mientras que los insectívoros de sustrato capturan insectos posados en el suelo, hojas, ramas o tallos (Kalko, 1997). En el caso de las especies de *Glossophaga*, si bien también pueden alimentarse de frutos e insectos (Gardner, 1979), son predominantemente nectarívoras, de ahí que se les asignara dicho gremio. Para cada muestreo se calculó la composición porcentual de cada gremio.

9.3.4. Ecomorfología de las especies. Para poder determinar las características y capacidades de vuelo de los murciélagos y, en consecuencia, las posibles estrategias de forrajeo, así como el tipo de hábitat donde vuelan y el tipo de presas a las que tienen acceso, se calcularon las siguientes medidas ecomorfológicas de acuerdo a las definiciones de Norberg y Rayner (1987).

- a) Envergadura alar (wingspan=B). Se define como la distancia que hay entre las puntas de las alas de un murciélago al extenderlo en su totalidad (Fig. 3).
- b) Área alar (wing area=S). Es el área combinada de las dos alas, la membrana presente en la región de la cola (uropatagio) y la porción del cuerpo (excluyendo la cabeza) entre las alas (Fig. 3).

c) Carga alar (wing loading=WL). Es la masa corporal (M) multiplicada por la constante de gravedad (g), dividida por el área alar (S). Esta medida indica la fuerza que debe soportar la superficie de las alas. Esta correlacionada negativamente con la maniobrabilidad.

$$WL = \frac{M \cdot (g)}{S}$$

d) Cociente de aspecto (aspect ratio=AR). Es el cuadrado de la envergadura alar (B) dividido por el área alar (S). Este indica la amplitud del ala con respecto a la superficie alar. El cociente de aspecto esta correlacionado positivamente con la agilidad y la velocidad de vuelo y negativamente con la maniobrabilidad (Norberg y Rayner, 1987)

$$AR = \frac{B^2}{S}$$

e) Cociente de la punta alar (tip length ratio= T_l). Es la longitud del tercer dígito (l_{hw}) dividido por la longitud del brazo (l_{aw}). Esta última se mide desde el hombro hasta la muñeca (Fig. 3). Esta medida indica la amplitud de la extremidad alar con respecto al brazo. Dicho cociente esta correlacionado negativamente con la velocidad y agilidad de vuelo y positivamente con la maniobrabilidad.

$$T_l = \frac{l_{hw}}{l_{aw}}$$

En términos sencillos, la maniobrabilidad se define como la habilidad de alterar la trayectoria de vuelo en un espacio dado. La agilidad se define como la rapidez con la cual se puede alterar la trayectoria de vuelo (Norberg y Rayner, 1987).

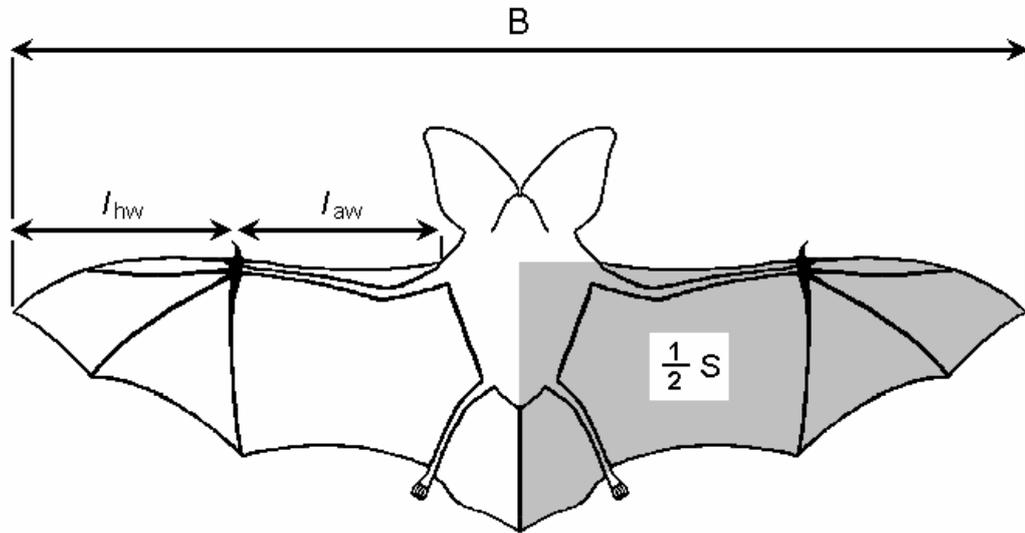


Figura 3. Definiciones esquemáticas de las medidas morfológicas obtenidas en las diferentes especies de murciélagos para el cálculo de los índices ecomorfológicos. Abreviaturas: B= envergadura alar, S= superficie alar, l_{hw} = longitud del 3^{er} dígito, l_{aw} = longitud del brazo (adaptado de Norberg y Rayner, 1987).

Para calcular estas medidas, se utilizaron diez ejemplares adultos de cada especie (cinco de cada sexo). Cada ejemplar se colocó en posición frontal en una base cuadrículada (dividida en cm^2), extendiendo las extremidades y la membrana alar. Para sujetar e inmovilizar al ejemplar a la base, se utilizaron pedazos de “masking-tape”, los cuales se colocaron en diferentes puntos, cuidando de no lastimarlo. Posteriormente se colocó una etiqueta en la parte superior donde se anotó la especie, sexo, número de ejemplar y fecha de captura, sacando inmediatamente una foto con una cámara digital HP PhotoSmart 315. Las fotos obtenidas se analizaron con la ayuda del programa de medición y análisis de imágenes Leica IM1000 versión 1.10 (Leica Microsystems), con el cual se calculó el área de la superficie alar, la envergadura alar, la longitud del tercer dígito y la longitud del brazo. Las mediciones se realizaron con una precisión de $\pm 0.1 \text{ cm}$ o $\pm 0.1 \text{ cm}^2$, según el caso.

10. RESULTADOS

10.1. Muestreo y capturas

A lo largo del estudio se realizaron diez muestreos en un lapso de 12 meses, a intervalos promedio de 36 días entre un muestreo y otro. Los muestreos realizados incluyeron un total de 20 sesiones de trampeo, contabilizando un total de 56 horas de muestreo. El tiempo promedio de captura por sesión fue de 168 minutos. Se realizaron un total de 10,786 capturas, de las cuales 9,452 fueron tomadas en cuenta para los análisis y 1334 fueron excluidas ya que, debido a las limitaciones del método de muestreo, no se tuvo la certeza si eran recapturas o no. El esfuerzo de captura promedio fue de 193 ejemplares/ hora.

Durante las sesiones de captura se registraron los eventos que pudieran influir en la misma (Anexo 1). Observamos que los eventos de luna llena no influyeron en los niveles de captura, puesto que en los meses donde ocurrió esta (septiembre del 2003 y julio del 2004) el número de capturas fue superior a 1000. El disturbio humano fue el factor que mas afecto en los niveles de captura y por ende en la abundancia de las especies de murciélagos, sobre todo en *P. davyi*, pues en marzo y mayo del 2004 se registraron los menores niveles de captura, meses donde se registraron indicios de disturbio humano días previos a la captura. Si bien también se presento disturbio humano en febrero, al parecer solo se llevo en las secciones donde se encuentra la entrada anterior, pues en la segunda sesión de captura realizada en la entrada posterior los niveles fueron altos. Otros factores que influyeron en los niveles de captura fueron las bajas temperaturas ambientales y la precipitación pluvial, aunque en menor grado.

En general, el número de capturas fue mucho mayor en la entrada posterior que en la entrada anterior (Anexo 2 y 3). Esto se debe a que la entrada posterior posee dimensiones más grandes y, al parecer, hay una mayor preferencia y utilización de esta por parte de los cuatro mormópidos, al salir en la búsqueda de alimento.

10.2. Riqueza y diversidad de la comunidad

Se identificaron un total de 12 especies de murciélagos, pertenecientes a 8 géneros y 4 familias (Cuadro 1). Estas representan el 14% de las especies conocidas para el estado de Colima y dos constituyen nuevos reportes para la cueva (*Balantiopteryx plicata* y *Glossophaga commissaris*).

La riqueza de especies en la cueva “El Salitre” presentó cambios a lo largo del estudio, aunque en todos los muestreos se encontraron por lo menos a siete especies de murciélagos refugiándose en la cueva (Cuadro 2). Los cambios en la riqueza se debieron a la presencia temporal u ocasional de las restantes cinco especies. En cuanto a la diversidad de la comunidad, esta fue variable a lo largo del año (de $H' = 1.01$ en marzo hasta $H' = 1.70$ en septiembre). Los valores estimados de la diversidad mensual fueron significativamente diferentes a la diversidad total (Cuadro 2). Por otra parte, la diversidad de la comunidad en la temporada de lluvias fue significativamente mayor que en la temporada de secas ($H'_{\text{lluvias}} = 1.82$, $H'_{\text{secas}} = 1.55$, $t = -18.40$, $g.l = 9103$, $P < 0.001$). A este respecto, es necesario mencionar que el método de Hutchenson (1970) presenta limitaciones en la comparación de las diversidades, debido a los grandes grados de libertad obtenidos al calcularlos con este método, lo cual influye notablemente en la aceptación o en el rechazo de las hipótesis. Asimismo la equitatividad fue diferente a lo largo del tiempo variando de 0.48 en mayo a 0.82 en septiembre, lo cual indica principalmente cambios en la distribución de la abundancia entre las especies de la comunidad cavernícola.

Siguiendo con las diferencias en la diversidad, podemos apreciar que en el periodo marzo-mayo fue donde se obtuvieron los valores más bajos no solo de diversidad, sino también de equitatividad. Esto significa que en estos meses, la abundancia se concentró más en algunas especies (*Pteronotus personatus* y *P. davyi*), en comparación con el resto de los muestreos, donde hubo una mayor equitatividad de la abundancia entre las especies.

Cuadro 1. Especies identificadas en la cueva “El Salitre”, durante el periodo agosto del 2003-agosto del 2004.

Especies	Autor
MORMOOPIDAE	
<i>Mormoops megalophylla megalophylla</i>	Peters, 1864
<i>Pteronotus parnellii mexicanus</i>	(Miller, 1902)
<i>Pteronotus personatus psilotis</i>	(Dobson, 1878)
<i>Pteronotus davyi fulvus</i>	(Thomas, 1892)
PHYLLOSTOMIDAE	
<i>Macrotus waterhousii mexicanus</i>	Saussure, 1860
<i>Glossophaga soricina handleyi</i>	Webster y Jones, 1980
<i>Glossophaga morenoi morenoi</i>	Martínez y Villa-R., 1938
<i>Glossophaga commissarisi hespera</i>	Webster y Jones, 1982
<i>Desmodus rotundus murinus</i>	Wagner, 1840
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	(Thomas, 1896)
NATALIDAE	
<i>Natalus stramineus saturatus</i>	Dalquest y Hall, 1949
EMBALLONURIDAE	
<i>Balantiopteryx plicata plicata</i>	Peters, 1867

Cuadro 2. Riqueza, diversidad y equitatividad estimadas de la comunidad de murciélagos presente en la cueva “El Salitre” en cada muestreo. Se muestran los valores de t y los grados de libertad calculados para la comparación de la diversidad de acuerdo a Hutchenson (1970). *meses del 2003, + meses del 2004

Mes	No. de especies	H'	J'	t	g.l	P
Agosto*	9	1.57	0.72	-5.23	515	<.001
Septiembre*	8	1.70	0.82	-3.46	1909	<.001
Noviembre*	11	1.44	0.60	-9.44	1035	<.001
Diciembre*	9	1.55	0.71	-7.58	993	<.001
Febrero+	10	1.38	0.60	-15.43	1642	<.001
Marzo+	7	1.01	0.52	-17.59	729	<.001
Abril+	7	1.17	0.60	-21.69	1323	<.001
Mayo+	9	1.05	0.48	-16.25	693	<.001
Julio+	8	1.64	0.79	-7.85	1509	<.001
Agosto+	10	1.58	0.69	-4.60	758	<.001
TOTAL	12	1.77	0.71			

10.3. Abundancia y composición de la comunidad

Las especies más abundantes a lo largo del periodo de estudio fueron los mormópidos *Pteronotus personatus*, *P. davyi*, *P. parnellii* y *Mormoops megalophylla*, seguidos por *Natalus stramineus* y los filostómidos *Glossophaga soricina* y *Macrotus waterhousii* (Cuadro 3). Estas siete especies estuvieron siempre presentes en el interior de la cueva a lo largo del año. De las cinco especies restantes, una se encontró temporalmente (*Glossophaga morenoi*) y cuatro sólo se registraron ocasionalmente (*Desmodus rotundus*, *Glossophaga commissarisi*, *Glyphonycteris sylvestris* y *Balantiopteryx plicata*) capturando un esporádico número de individuos.

Cuadro 3. Abundancias de las especies de murciélagos presentes en la cueva “El Salitre” durante el periodo agosto del 2003 - agosto del 2004. Abreviaturas: IA= insectívoro aéreo, IS= insectívoro de sustrato, N= nectarívoro, H= hematófago. *En la mitad de tiempo de muestreo programado.

Especies	Gremio	Abundancias absolutas									
		2003				2004					
		Ago	Sep	Nov	Dic	Feb	Mar	Abr	Mayo	Jul	Ago
MORMOOPIDAE											
<i>Mormoops megalophylla</i>	IA	9	160	498	261	762	46	50	9	22	14
<i>Pteronotus parnellii</i>	IA	130	501	34	46	55	1	77	4	110	140
<i>Pteronotus personatus</i>	IA	160	231	200	218	216	474	323	422	243	118
<i>Pteronotus davyi</i>	IA	120	128	114	226	285	75	661	115	368	206
PHYLLOSTOMIDAE											
<i>Macrotus waterhousii</i>	IS	6	47	36	9	28	9	2	3	3	19
<i>Glossophaga soricina</i>	N	24	23	30	101	42	61	17	63	136	132
<i>Glossophaga morenoi</i>	N	6	28	2	8	5	–	–	4	–	25
<i>Glossophaga commissarisi</i>	N	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Desmodus rotundus</i>	H	–	–	5	–	3	–	–	–	1	3
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	IS	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–
NATALIDAE											
<i>Natalus stramineus</i>	IA	24	360	31	8	9	24	30	38	145	57
EMBALLONURIDAE											
<i>Balantiopteryx plicata</i>	IA	–	–	2	2	1	1	–	2	–	2
TOTAL		481*	1478	953	879	1406	691	1160	660	1028	716

De las 9452 capturas realizadas a lo largo del estudio, el 27.56% correspondieron a *Pteronotus personatus*, 24.31% a *P. davyi*, 19.37% a *Mormoops megalophylla*, 11.62% a *P. parnellii*, 7.68% a *Natalus stramineus*, 6.65% a *Glossophaga soricina*, 1.71% a *Macrotus waterhousii*, 0.83% a *G. morenoi*, 0.13% a *Desmodus rotundus*, 0.11% a *Balantiopteryx plicata*, 0.02% a *G. commissarisi* y 1 0.01% a *Glyphonycteris sylvestris* (Fig. 4). Las cuatro especies de mormópidos representaron casi el 83% de las capturas por lo que determinaron, en gran medida, la base para la estimación de la diversidad comunitaria, así como de sus cambios a través del tiempo.

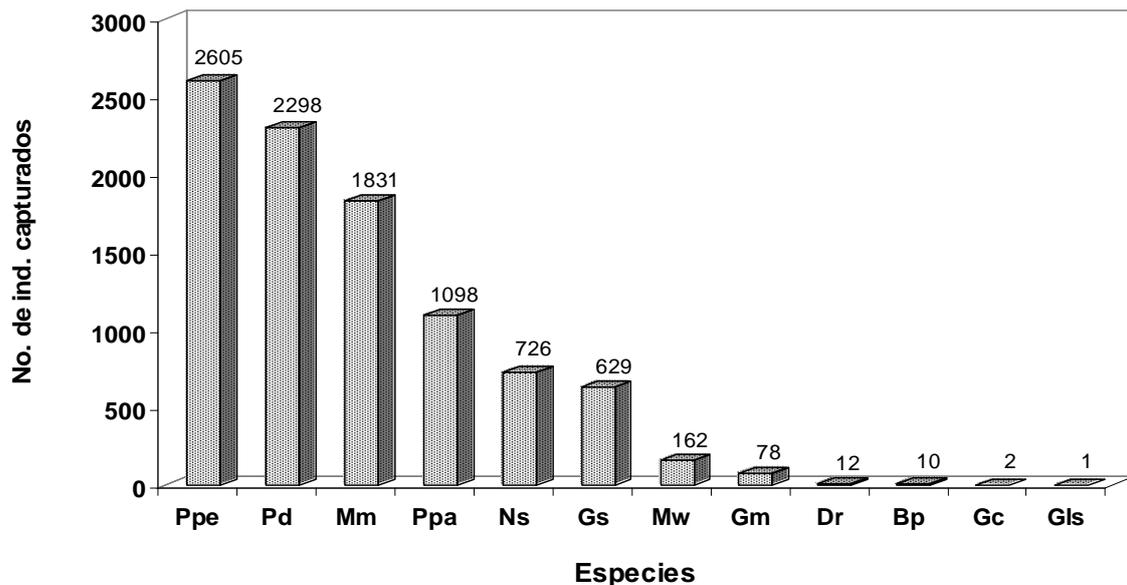


Figura 4. Número de individuos capturados de cada una de las especie presentes en la cueva “El Salitre” durante el periodo agosto 2003-agosto 2004. Abreviaturas: Mm= *Mormoops megalophylla*, Ppa= *Pteronotus parnellii*, Ppe= *P. personatus*, Pd= *P. davyi*, Ns= *Natalus stramineus*, Mw= *Macrotus waterhousii*, Gs= *Glossophaga soricina*, Gm= *G. morenoi*, Gc=G. *commissarisi*, Dr= *Desmodus rotundus*, Bp= *Balantiopteryx plicata* y Gls= *Glyphonycteris sylvestris*.

Las variaciones en la abundancia de las especies fueron marcadas, pudiendo observarse periodos bien establecidos de máximos y mínimos. En los mormópidos de mayor tamaño, los cambios en sus abundancias fueron más evidentes (Fig. 5). Para *Mormoops megalophylla* su abundancia aumentó a partir de septiembre, siendo el periodo noviembre-febrero donde se registraron sus mayores abundancias, alcanzando un pico en este último mes. En marzo descendió drásticamente sus niveles, siendo a partir de este mes muy escasa su presencia en la cueva. En el caso de *Pteronotus parnellii*, su periodo de máxima abundancia fue en agosto y septiembre, alcanzando un pico máximo en este último mes. Posteriormente, sus niveles bajan drásticamente en noviembre, manteniéndose así hasta que en julio comienza a aumentar nuevamente.

En los mormópidos de menor tamaño, los cambios en sus abundancias fueron menos drásticos (Fig. 6). *P. personatus* presento niveles de abundancia muy similares de agosto a febrero, aumentando sus números en marzo, abril y mayo, comenzando a descender probablemente desde junio y alcanzando un mínimo en agosto. Los cambios en sus números fueron menos marcados, siendo en todos los meses de muestreo, por lo menos, una de las tres especies más abundantes. En *P. davyi* las fluctuaciones fueron más grandes. Su abundancia es muy similar de agosto hasta noviembre, aumentando a partir de diciembre y descendiendo drásticamente en marzo. En abril aumento nuevamente para alcanzar un pico máximo, descendiendo súbitamente en mayo y aumentando nuevamente en julio. En el caso de *Natalus stramineus* su dinámica a través del tiempo fue similar a la de *P. parnellii*, pues en septiembre se registro su máxima abundancia, descendiendo drásticamente en noviembre, siendo muy escaso en los siguientes meses, hasta que en julio aumento nuevamente sus niveles.

En el caso de los filostómidos, sus abundancias fueron menores que las anteriores especies, pero también presentaron cambios evidentes a lo largo del tiempo (Fig. 7). *Glossophaga soricina* presento dos picos claros de abundancia: uno

en diciembre y otro en junio-julio, los cuales son paralelos a sus picos reproductivos. *Macrotus waterhousii* tuvo abundancias mucho menores a las *G. soricina*, aunque presento dos picos de abundancia: uno en septiembre y otro más pequeño en febrero. *Glossophaga morenoi* fue de todas las especies que forman colonias en la cueva, la más escasa, pues en ningún muestreo se capturaron mas de 25 individuos, registrando sus máximas abundancias en agosto y septiembre. Las restantes especies tuvieron una presencia muy escasa (<10 individuos capturados) en la cueva, siendo intermitente su presencia. *Balantiopteryx plicata* y *Desmodus rotundus* fueron registrados en 6 y 4 muestreos, respectivamente, mientras que *Glossophaga commissarisi* y *Glyphonycteris sylvestris* solo fueron registrados en una ocasión y de ahí nunca se volvieron a capturar (Cuadro 3).

Se encontraron diferencias altamente significativas en las abundancias entre las especies (Kruskal-Wallis, $\chi^2= 72.4$, $P<0.001$), aunque no hubo diferencias entre meses ($F_{9, 77}= 0.68$, $P= 0.72$). Por otra parte, las abundancias de la mayoría de las especies fueron significativamente diferentes entre las estaciones de lluvias y secas. *Pteronotus parnellii* ($\chi^2=161.4$, g.l.=1, $P<0.001$), *Natalus stramineus* ($\chi^2=108.8$, g.l.=1, $P<0.001$), *Glossophaga soricina* ($\chi^2=9.9$, g.l.=1, $P=0.002$) y *G. morenoi* ($\chi^2=9.4$, g.l.=1, $P=0.002$) fueron más abundantes en la estación de lluvias que en la de secas. *P. personatus* ($\chi^2=16.9$, g.l.=1, $P<0.001$) y *Mormoops megalophylla* ($\chi^2=136.9$, g.l.=1, $P<0.001$) fueron más abundantes en secas que en lluvias. *P. davyi* y *Macrotus waterhousii* no presentaron diferencias significativas en su abundancia entre las estaciones.

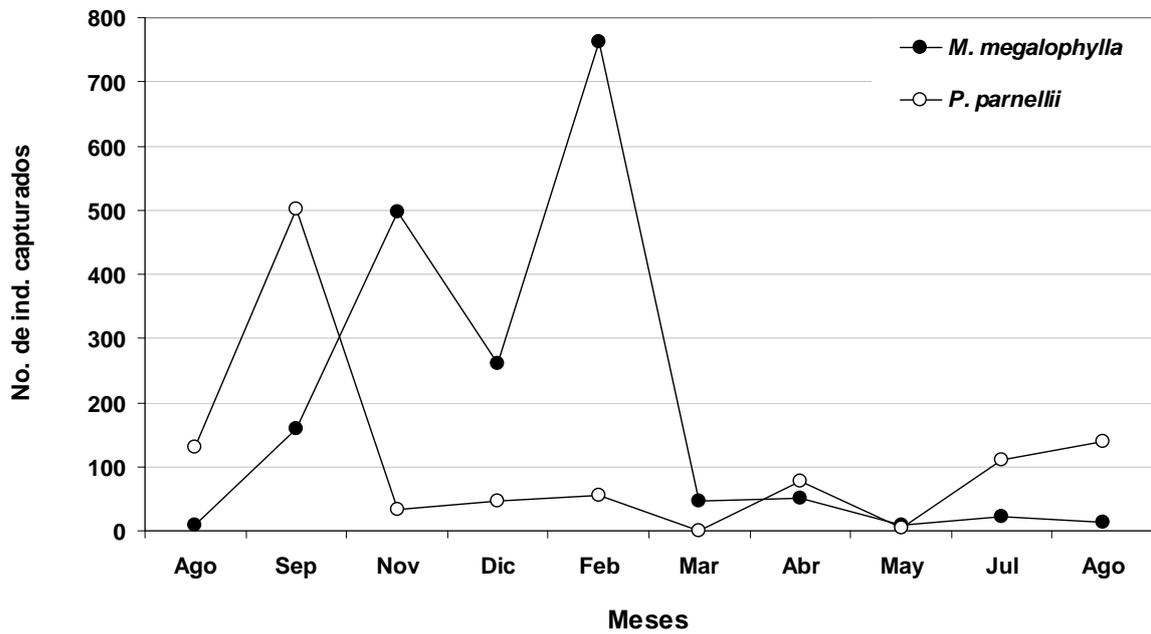


Figura 5. Abundancias absolutas de *Mormoops megalophylla* y *Pteronotus parnellii* en la cueva “El Salitre” a lo largo del periodo de estudio.

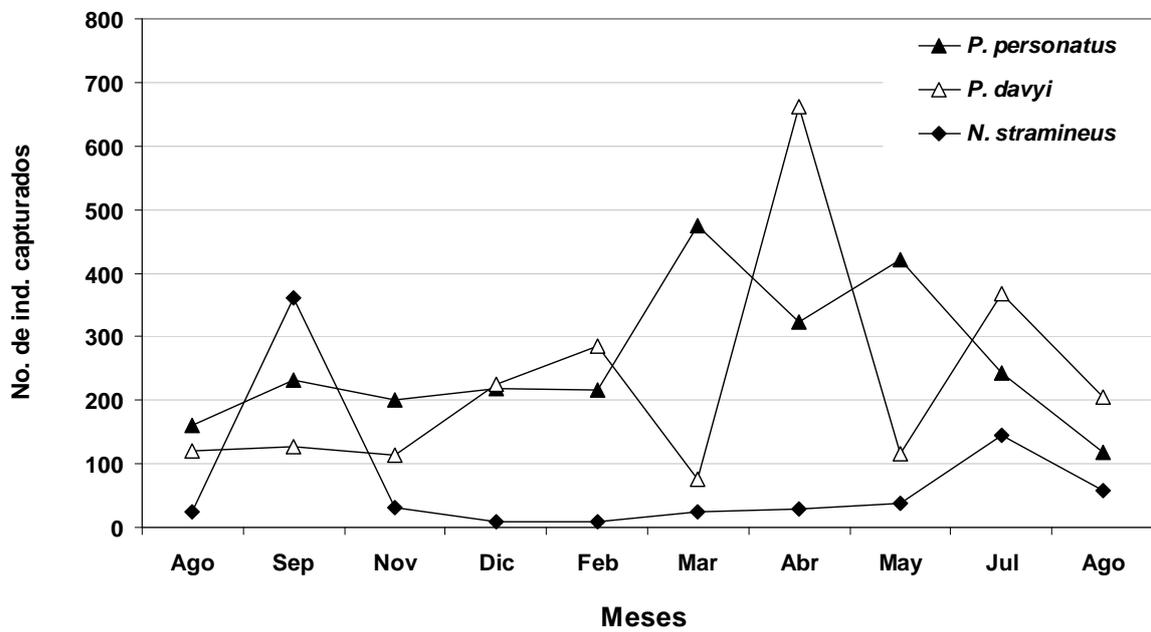


Figura 6. Abundancias absolutas de *Pteronotus personatus*, *P. davyi* y *Natalus stramineus* en la cueva “El Salitre” a lo largo del periodo de estudio.

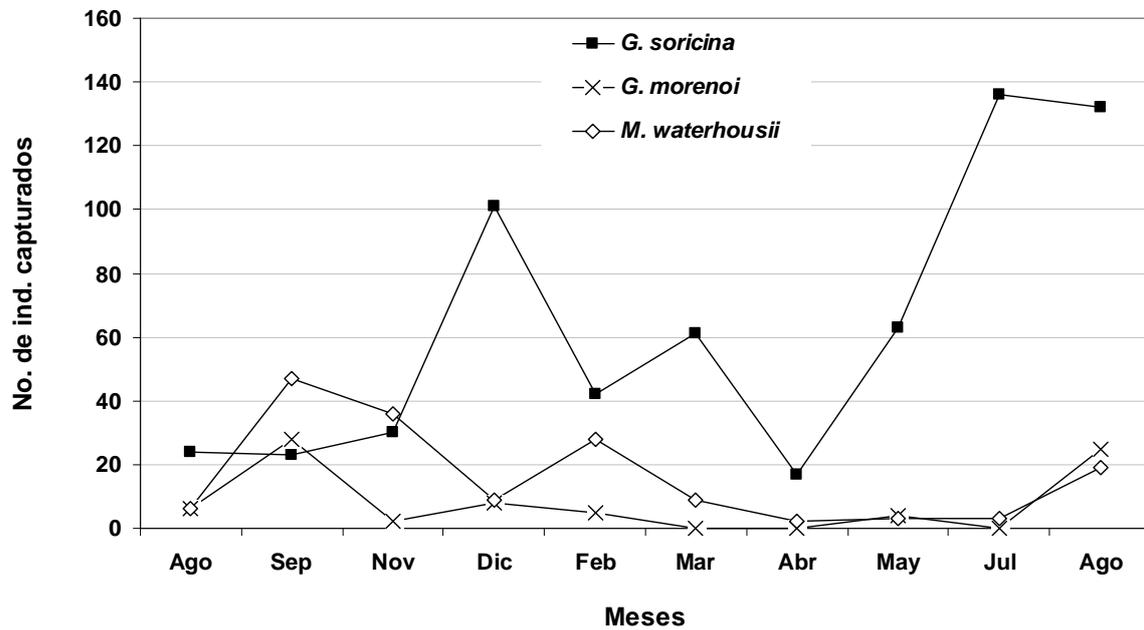


Figura 7. Abundancias absolutas de *Glossophaga soricina*, *G. morenoi* y *Macrotus waterhousii* en la cueva “El Salitre” a lo largo del periodo de estudio.

La dominancia de las especies presentes en la comunidad fue muy variable a través del tiempo. Observamos que en el primer mes de muestreo las tres especies de *Pteronotus* fueron las más dominantes en la comunidad y en septiembre lo fueron *Pteronotus parnellii*, *P. personatus* y *Natalus stramineus*. En el lapso noviembre-febrero *Mormoops megalophylla*, *Pteronotus personatus* y *P. davyi* fueron más dominantes. En marzo y mayo la especie dominante fue *P. personatus*, y en abril lo fue *P. davyi*. En julio y agosto del 2004, las más dominantes fueron *Pteronotus davyi*, *P. personatus*, *Glossophaga soricina* y *N. stramineus*.

Los cambios en la abundancia relativa de las especies se reflejaron también en los cambios en la composición de la comunidad, la cual fue muy variable a lo largo del tiempo (Fig. 8). A excepción de *P. davyi*, las especies también presentaron diferencias marcadas en su contribución a la composición comunitaria entre las estaciones de lluvias y secas (Fig. 9).

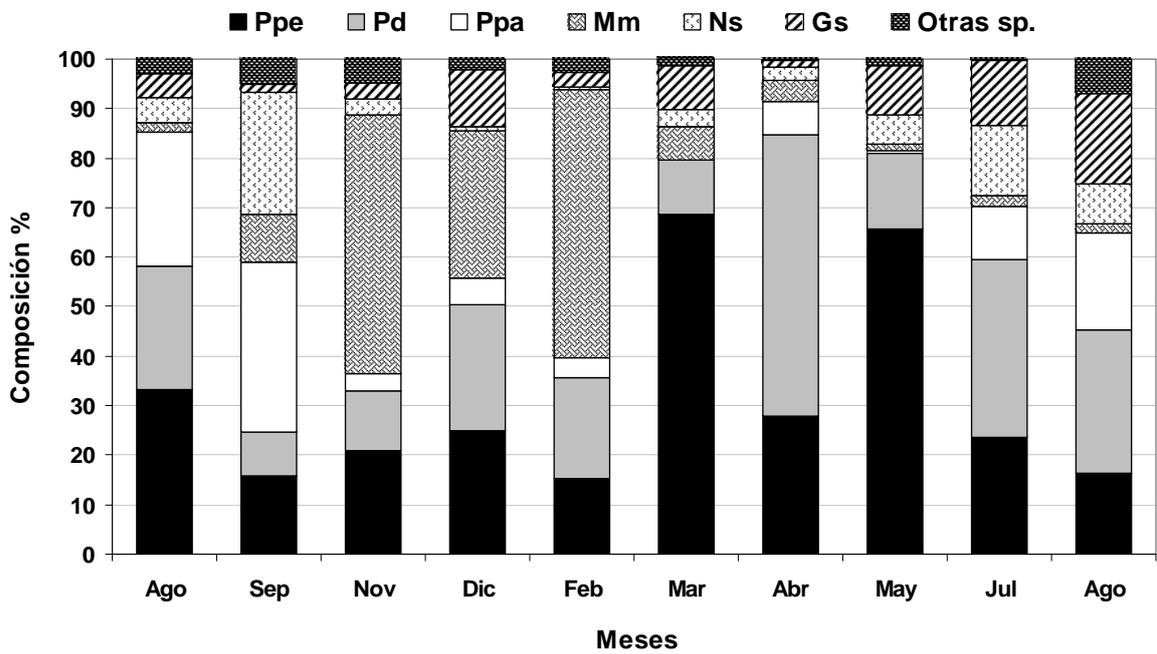


Figura 8. Composición de la comunidad presente en la cueva “El Salitre” durante el periodo agosto del 2003 - agosto del 2004. Abreviaturas mencionadas en Fig. 4.

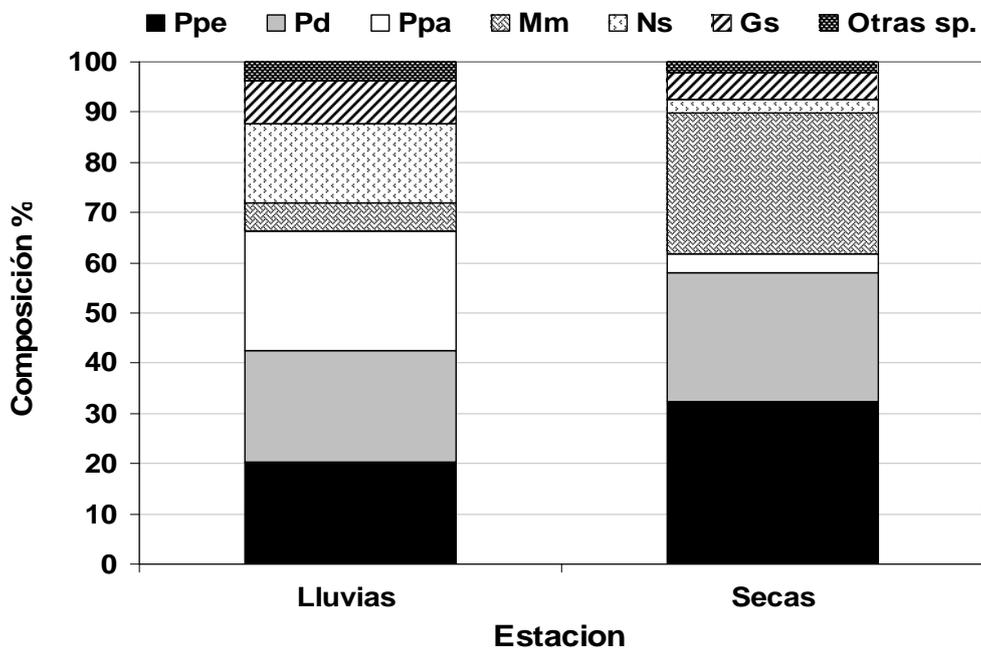


Figura 9. Composición de la comunidad en la estación de lluvias y secas. Abreviaturas mencionadas en Fig. 4.

10.4. Uso de la cueva y tamaño de las colonias

La cueva “El Salitre” es utilizada como refugio diurno y/o refugio de maternidad (Cuadro 4). De acuerdo a los datos de captura, como refugio diurno la llegan a utilizar doce especies de murciélagos, de las que ocho son consideradas especies que utilizan principalmente cuevas para refugiarse, mientras que las restantes cuatro la utilizan como un refugio alternativo, pudiendo utilizar otros sitios.

También, de acuerdo a los números de hembras preñadas y lactantes-postlactantes registrados, seis especies utilizan la cueva como refugio de maternidad. Si bien *Mormoops megalophylla* se encontró en grandes números en varios meses del año, los datos muestran que las hembras no establecen colonias de maternidad en este refugio.

Con base en el número de individuos capturados y a la frecuencia de salida observada, estimamos que cada una de las especies de mormópidos tiene colonias superiores a los 1,000 individuos (Cuadro 4). *Natalus stramineus* y *Glossophaga soricina* forman colonias menos numerosas que las anteriores especies y tanto *Macrotus waterhousii* como *Glossophaga morenoi* tienen colonias pequeñas en el interior de la cueva. De acuerdo a nuestras estimaciones, la cueva “El Salitre” alberga por lo menos a 10,000 individuos de todas las especies. Datos más precisos se podrán obtener al hacer conteos y/o censos de las poblaciones en el interior de la cueva.

Cuadro 4. Tamaño de las colonias de las especies de murciélagos que utilizan la cueva “El Salitre” como refugio diurno y/o refugio de maternidad. *De acuerdo a Arita (1993).

Especie	Tamaño de las colonias	Uso como refugio de maternidad	Uso de cuevas como refugio*
<i>Pteronotus personatus</i>	>1000	Si	Principal
<i>Pteronotus davyi</i>	>1000	Si	Principal
<i>Pteronotus parnellii</i>	>1000	Si	Principal
<i>Mormoops megalophylla</i>	>1000	No	Principal
<i>Macrotus waterhousii</i>	<100	Si	Principal
<i>Glossophaga soricina</i>	<500	Si	Alternativo
<i>Glossophaga morenoi</i>	<50	No	Alternativo
<i>Glossophaga commissarisi</i>	–	No	Alternativo
<i>Desmodus rotundus</i>	–	No	Principal
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	–	No	Alternativo
<i>Natalus stramineus</i>	<1000	Si	Principal
<i>Balantiopteryx plicata</i>	–	No	Principal

10.5. Tamaño de las especies

En relación al tamaño de las especies (indicado por la longitud del antebrazo y el peso corporal), observamos que, entre los mormópidos, *Mormoops megalophylla* y *Pteronotus parnellii* tienen tanto pesos corporales como longitudes de antebrazo muy semejantes, siendo las especies con mayor tamaño de su familia (Cuadro 5). *P. personatus* y *P. davyi* son especies de menor tamaño, puesto que sus pesos y longitud de antebrazo son mucho más pequeños, siendo también muy similares estos parámetros entre estas especies. En cuanto a los filostómidos, *Desmodus rotundus*, *Macrotus waterhousii* y *Glyphonycteris sylvestris* son las especies que poseen pesos corporales y tamaños de antebrazo más grandes. Las tres especies de

Glossophaga son de menor peso y de menor longitud de antebrazo, siendo también muy similares entre si. *Natalus stramineus* y *Balantiopteryx plicata* son especies de menor peso corporal, aunque sus tamaños de antebrazo fueron ligeramente mayores a las que poseen las especies de *Glossophaga*.

En todas las especies, la longitud del antebrazo de los juveniles es ligeramente menor a la obtenida en los adultos. En *G. morenoi* el tamaño del antebrazo de los juveniles fue ligeramente mayor que el de los adultos, lo cual probablemente se debió al tamaño de muestra para el cálculo de los promedios entre ambos grupos de edad. Asimismo, los pesos corporales fueron menores en los juveniles que en los adultos, sobre todo en *M. waterhousii* y *Glossophaga soricina* cuyas diferencias entre los adultos y juveniles, fueron considerables y notorias.

Cuadro 5. Peso corporal y longitud del antebrazo (L.A.) de las especies encontradas en el interior de la cueva. Los valores indican el promedio \pm desviación estándar. N=número de ejemplares tomados para el cálculo. *N=339, **N=333, †N=145

Especie	Adultos			Juveniles		
	N	Peso (g)	L. A (mm)	N	Peso (g)	L. A. (mm)
<i>Mormoops megalophylla</i>	213	13.6 \pm 1.0	55.0 \pm 1.0	15	13.0 \pm 0.8	53.3 \pm 1.3
<i>Pteronotus parnellii</i>	316	13.7 \pm 0.8	56.3 \pm 1.6	26	13.6 \pm 1.0	55.4 \pm 2.7
<i>Pteronotus personatus</i>	352	7.3 \pm 0.7	*43.9 \pm 0.9	79	7.3 \pm 0.7	43.2 \pm 1.0
<i>Pteronotus davyi</i>	342	7.1 \pm 0.8	**45.0 \pm 1.1	67	6.7 \pm 0.6	43.9 \pm 1.1
<i>Natalus stramineus</i>	150	4.7 \pm 0.6	†38.5 \pm 1.8	27	4.3 \pm 0.5	37.8 \pm 0.9
<i>Macrotus waterhousii</i>	106	16.4 \pm 1.5	52.6 \pm 1.6	28	14.4 \pm 1.5	51.6 \pm 0.9
<i>Glossophaga soricina</i>	133	9.8 \pm 1.2	36.7 \pm 1.2	87	8.8 \pm 0.7	36.6 \pm 1.5
<i>Glossophaga morenoi</i>	23	9.2 \pm 0.9	37.1 \pm 0.8	13	9.0 \pm 0.8	37.7 \pm 3.1
<i>Glossophaga commissarisi</i>	2	9.3 \pm 0.4	36.1 \pm 0.9	–	–	–
<i>Desmodus rotundus</i>	11	25.6 \pm 2.6	58.5 \pm 1.7	–	–	–
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	1	14.4	39.6	–	–	–
<i>Balantiopteryx plicata</i>	7	5.9 \pm 0.7	42.6 \pm 0.9	1	–	42.2

10.6. Estructura de edades y relación de sexos

De un total de 2021 ejemplares a los que se les determinó su edad, el 83% fueron adultos y el 17% juveniles. En las ocho especies más abundantes hubo una mayor proporción de adultos (Fig. 10). Para *Glossophaga soricina* y *G. morenoi* el 61.7 % y 63.2% de las capturas, respectivamente, correspondieron a adultos. En las otras seis especies más del 79% de los individuos capturados fueron adultos.

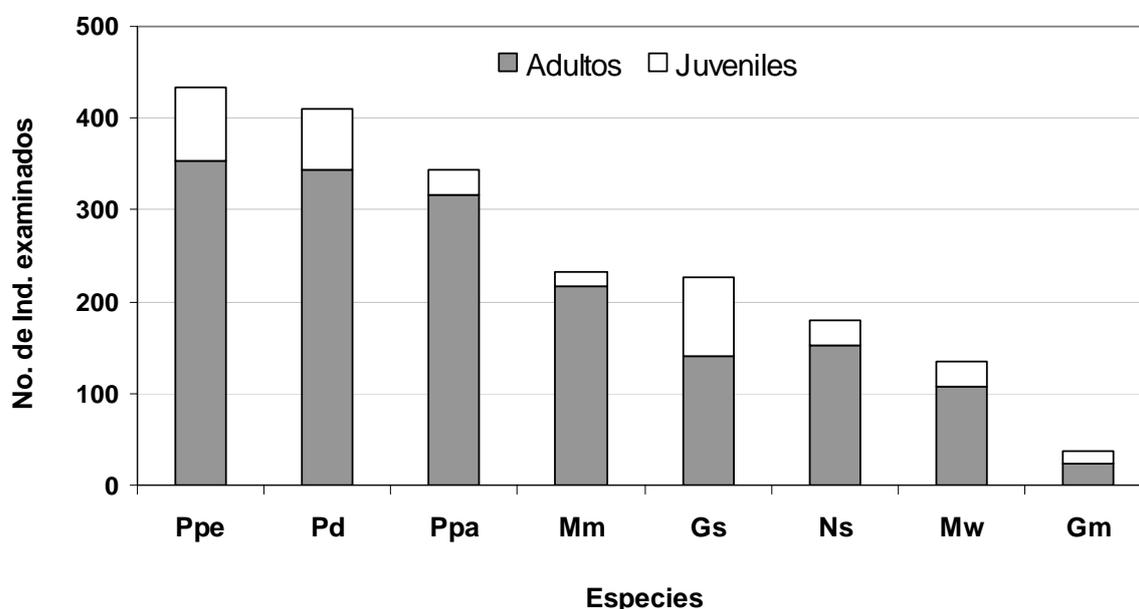


Figura 10. Número de adultos y juveniles observados en las especies más abundantes de la cueva “El Salitre” durante el periodo agosto del 2003-agosto del 2004. Para significado de abreviaturas ver Fig. 4.

El número de individuos juveniles fue variable en el tiempo (Cuadro 6). En *Pteronotus personatus* y *P. davyi* siempre se registró la presencia de juveniles a lo largo del año, aunque esta fue mayor en el periodo noviembre-marzo. Juveniles de *Mormoops megalophylla* fueron encontrados con mayor frecuencia en noviembre y

los de *Pteronotus parnellii* en agosto y diciembre. En *Glossophaga soricina* se registró la presencia de jóvenes en la mayoría de los meses de estudio, habiendo dos picos máximos claros: uno en febrero y otro en agosto. Para el caso de *G. morenoi* el número de juveniles fue escaso teniendo su mayor número en agosto y septiembre. En *Natalus stramineus* los juveniles se encontraron a lo largo del estudio, a excepción de mayo, siendo más frecuentes en septiembre-noviembre. Los registros de mayor abundancia de juveniles en cada una de las especies, concordaron con nuestras observaciones realizadas en campo, al momento de la captura de los individuos.

Cuadro 6. Número de individuos jóvenes registrados de cada especie a lo largo del periodo del estudio, con base en una muestra de 30 ejemplares examinados. Nota: () número de individuos examinados cuando fue diferente de 30.

Especie	2003					2004				
	Ago	Sep	Nov	Dic	Feb	Mar	Abr	May	Jul	Ago
MORMOOPIDAE										
<i>Mormoops megalophylla</i>	0 (9)	2	5	0	2	1	2	0 (8)	0 (20)	3 (14)
<i>Pteronotus parnellii</i>	3	2	2 (26)	6	0	0 (1)	0	0 (3)	0	5
<i>Pteronotus personatus</i>	4	9	10	14	11	8	2	1	4	5
<i>Pteronotus davyi</i>	1	2	10	13	7	7	2	4	3	7
PHYLLOSTOMIDAE										
<i>Macrotus waterhousii</i>	0 (6)	6	6	1 (9)	6 (25)	2 (9)	1 (2)	2 (2)	0 (3)	4 (19)
<i>Glossophaga soricina</i>	10 (24)	6 (12)	0	1	17	4	0 (4)	0	19	28
<i>Glossophaga morenoi</i>	4 (6)	2 (18)	0 (2)	1 (1)	0 (3)	0 (0)	0 (0)	1 (2)	0 (0)	6 (6)
NATALIDAE										
<i>Natalus stramineus</i>	3 (24)	5	8	1 (8)	1 (9)	2 (24)	1	0	5	1

En cuanto a la proporción de sexos, las cuatro especies de mormópidos presentaron tendencias muy claras en el tiempo. En términos generales, para *Pteronotus personatus* y *P. davyi* se observa en el periodo abril-agosto una mayor cantidad de hembras que de machos y en septiembre-marzo una mayor predominancia de los machos sobre las hembras, tendencias que son estadísticamente significativas (Cuadro 7). Para *P. parnellii* el patrón es prácticamente el mismo, habiendo una mayor cantidad de hembras en abril-agosto, y aunque en septiembre todavía hay significativamente más hembras, la proporción tiende a igualarse, inclinándose hacia los machos en diciembre y febrero, aunque en este último mes no fue estadísticamente significativa la tendencia. Para *Mormoops megalophylla* el patrón es diferente a las especies de *Pteronotus*, ya que en la mayor parte del año hubo más machos que hembras, a excepción de noviembre y del periodo marzo-mayo en donde la proporción fue estadísticamente 1:1.

Para *Glossophaga soricina* la proporción de sexos fue de 1:1 a lo largo del año, a excepción de septiembre del 2003 y agosto del 2004, donde hubo una mayor tendencia hacia las hembras y machos respectivamente (Cuadro 8). En cuanto a *Natalus stramineus* esta especie tuvo un patrón similar a las especies de *Pteronotus*, ya que hubo también una tendencia evidentemente favorable a las hembras en el lapso abril-agosto, aunque en septiembre-marzo la proporción fue de 1:1.

Por otro lado, observamos que en las especies más abundantes, la proporción de sexos tiene tendencias diferentes (Cuadro 9). La proporción de sexos fue 1:1 en dos especies: *Glossophaga soricina* y *Macrotus waterhousii*. La proporción con tendencia hacia las hembras ocurrió en cuatro especies: *Pteronotus personatus*, *P. davyi*, *P. parnellii* y *Natalus stramineus*. La proporción con tendencia hacia los machos ocurrió solo en *Mormoops megalophylla*. Las otras especies aunque presentaron hembras y machos a lo largo del año, debido al tamaño de muestra no presentan un patrón claro (Cuadro 10).

Cuadro 7. Proporción de sexos para las cuatro especies de mormópidos a lo largo del periodo de estudio. M=machos, H=hembras. P indica la diferencia estadísticamente significativa de una proporción 1:1 basado en la prueba χ^2 . *meses del 2003, +meses del 2004.

Mes	<i>Pteronotus personatus</i>		H:M	χ^2	P	<i>Pteronotus davyi</i>		H:M	χ^2	P
	H	M	Prop			H	M	Prop		
Ago*	133	27	4.9:1	70.2	<0.001	106	14	7.6:1	70.5	<0.001
Sep*	84	147	0.6:1	17.2	<0.001	61	67	0.9:1		
Nov*	86	114	0.8:1	3.9	0.048	35	79	0.4:1	17.0	<0.001
Dic*	58	160	0.4:1	47.7	<0.001	78	148	0.5:1	21.7	<0.001
Feb ⁺	67	149	0.4:1	31.1	<0.001	104	181	0.6:1	20.8	<0.001
Mar ⁺	198	276	0.7:1	12.8	<0.001	10	65	0.2:1	40.3	<0.001
Abr ⁺	206	117	1.8:1	24.5	<0.001	359	302	1.2:1	4.9	0.026
May ⁺	308	114	2.7:1	89.2	<0.001	57	58	1:1		
Jul ⁺	203	40	5.1:1	109.3	<0.001	324	44	7.4:1	213.0	<0.001
Ago ⁺	82	36	2.3:1	17.9	<0.001	146	61	2.4:1	34.3	<0.001

Mes	<i>Pteronotus parnellii</i>		H:M	χ^2	P	<i>Mormoops megalophylla</i>		H:M	χ^2	P
	H	M	Prop			H	M	Prop		
Ago*	126	4	31.5:1	114.5	<0.001	1	8	0.1:1	5.4	0.019
Sep*	277	224	1.2:1	5.6	0.018	21	139	0.2:1	87.0	<0.001
Nov*	16	18	0.9:1			228	270	0.8:1	3.5	0.059
Dic*	12	34	0.4:1	10.5	0.001	96	165	0.6:1	18.2	<0.001
Feb ⁺	21	34	0.6:1			304	458	0.7:1	31.1	<0.001
Mar ⁺	1	0	–			20	26	0.8:1		
Abr ⁺	73	4	18.3:1	61.8	<0.001	21	29	0.7:1		
May ⁺	3	1	3:1			2	7	0.3:1		
Jul ⁺	109	1	109:1	106.0	<0.001	1	21	0.04:1	18.2	<0.001
Ago ⁺	121	19	6.4:1	74.3	<0.001	2	12	0.2:1	7.1	0.007

Cuadro 8. Proporción de sexos para las *Glossophaga soricina* y *Natalus stramineus* a lo largo del periodo de estudio. M=machos, H=hembras. P indica la diferencia estadísticamente significativa de una proporción 1:1 basado en la prueba χ^2 . *meses del 2003, +meses del 2004.

Mes	<i>Glossophaga soricina</i>		H:M	χ^2	P	<i>Natalus stramineus</i>		H:M	χ^2	P
	H	M	Prop			H	M	Prop		
Ago*	11	13	0.8:1			24	0	–	24.0	<0.001
Sep*	20	3	6.7:1	12.6	<0.001	178	182	1:1		
Nov*	19	11	1.7:1			17	14	1.2:1		
Dic*	48	53	0.9:1			2	6	0.3:1		
Feb ⁺	19	23	0.8:1			2	7	0.3:1		
Mar ⁺	30	31	1:1			14	10	1.4:1		
Abr ⁺	12	5	2.4:1			24	6	4:1	10.8	0.001
May ⁺	38	25	1.5:1			38	0	–	38.0	<0.001
Jul ⁺	65	71	0.9:1			143	2	71.5:1	137.1	<0.001
Ago ⁺	52	80	0.7:1	5.9	0.015	55	2	27.5:1	49.3	<0.001

Cuadro 9. Proporción de sexos para las especies de murciélagos más abundantes (con más de 100 capturas) a lo largo del periodo de estudio. No se incluyen a individuos jóvenes que se llegaron a determinar

Especie	H	M	Total	H:M	χ^2	P
<i>Mormoops megalophylla</i>	696	1135	1831	0.6:1	105.3	<0.001
<i>Pteronotus personatus</i>	1425	1180	2605	1.2:1	23.0	<0.001
<i>Pteronotus davyi</i>	1279	1019	2298	1.3:1	29.4	<0.001
<i>Pteronotus parnellii</i>	759	339	1098	2.2:1	160.7	<0.001
<i>Natalus stramineus</i>	497	229	726	2.2:1	98.9	<0.001
<i>Glossophaga soricina</i>	314	315	629	1:1	0	
<i>Macrotus waterhousii</i>	78	84	162	0.9:1	0.2	

Cuadro 10. Número de machos y hembras (adultos y juveniles) registrados de *Macrotus waterhousii*, *Glossophaga morenoi* y *Desmodus rotundus* en el periodo de estudio. Abreviaturas y símbolos, iguales a las del cuadro 7.

Mes	<i>Macrotus waterhousii</i>		<i>Glossophaga morenoi</i>		<i>Desmodus rotundus</i>	
	H	M	H	M	H	M
Ago*	4	2	1	5	–	–
Sep*	18	29	8	20	–	–
Nov*	18	18	1	1	0	5
Dic*	2	7	8	0	–	–
Feb ⁺	16	12	5	0	2	1
Mar ⁺	4	5	–	–	–	–
Abr ⁺	1	1	–	–	–	–
May ⁺	1	2	2	2	–	–
Jul ⁺	2	1	0	0	–	–
Ago ⁺	12	7	14	11	0	3

10.7. Aspectos reproductivos

Se encontraron para *Pteronotus personatus* machos con testículos escrotados en el lapso diciembre-marzo (Cuadro 11). Para *P. davyi* se encontraron machos con esta condición desde septiembre hasta abril, aunque con mayor frecuencia en febrero y marzo. En *P. parnellii* se encontraron machos con esta condición, en diciembre-febrero y para *Mormoops megalophylla* se encontraron con mayor frecuencia en noviembre y diciembre, aunque también se registraron algunos individuos con esta misma condición en septiembre y julio. En *Natalus stramineus* se encontraron machos con testículos escrotados en el periodo septiembre-diciembre. En *Glossophaga soricina* se encontraron en todos los meses a excepción de septiembre. Para *G. morenoi* se encontraron en el periodo agosto-noviembre y para *Macrotus waterhousii* se encontraron en agosto-marzo, aunque con más frecuencia en

septiembre y noviembre. En *Desmodus rotundus* se encontraron cinco machos con testículos escrotados en noviembre y tres en agosto. El único individuo de *Glyphonycteris sylvestris* (noviembre del 2003) fue un macho con testículos abdominales. Ningún macho de *Balantiopteryx plicata* y *G. commissarisi* fue capturado en los muestreos.

En cuanto al estado reproductivo de las hembras, las cuatro especies de mormópidos exhibieron un patrón claro. Hembras con signos claros de preñez se registraron en abril, teniendo un pico máximo en mayo y descendiendo en el mes de julio. En agosto no se registraron hembras preñadas, pero si un pico en cuanto a la proporción de hembras lactantes-postlactantes (Figs. 11, 12, 13 y 14). En el caso de *Natalus stramineus* también hay presencia de hembras preñadas en abril, alcanzando un pico máximo en mayo (Fig. 15), aunque en julio también se observó un porcentaje alto de hembras preñadas en un estado reproductivo más avanzado, algunas incluso a punto de parir. Estos datos muestran que en las cuatro especies de mormópidos y *Natalus stramineus* los nacimientos ocurren a finales de junio y principios de julio, teniendo un periodo de lactación que abarca los meses de julio a agosto. Como datos adicionales, se observaron a dos hembras de *P. parnellii* con tapón vaginal en febrero del 2004 y dos hembras de *P. personatus* en la misma condición en marzo del 2004.

También con base en el número de hembras preñadas registradas, *Glossophaga soricina* presentó dos picos reproductivos claros: uno en noviembre (inicios de la temporada de sequía) y otro en abril (fines de la temporada de sequía), aunque este último más pequeño (Fig. 16). Esto se ajusta con los picos máximos de hembras lactantes-postlactantes observados, los cuales fueron en los meses de diciembre y mayo-julio. Estos datos muestran que los nacimientos ocurrieron a inicios y finales de la temporada de secas. Para *Macrotus waterhousii* se observó en todos los meses (a excepción de mayo) la presencia de hembras lactantes o postlactantes (Cuadro 12). También se registraron hembras preñadas a lo largo del año y en

diversos meses. Los datos sugieren una actividad reproductiva asincrónica a lo largo del año. En *Balantiopteryx plicata* sólo se registró la presencia de una hembra preñada en mayo. En las restantes especies no se encontraron signos de actividad reproductora en las hembras.

Cuadro 11. Condición reproductiva mensual de los machos adultos de las especies más abundantes a lo largo del periodo de estudio. Esc=escrotados, Abd= abdominales. *meses del 2003, +meses del 2004.

	<i>Pteronotus personatus</i>		<i>Pteronotus davyi</i>		<i>Pteronotus parnellii</i>		<i>Mormoops megalophylla</i>	
	Esc	Abd	Esc	Abd	Esc	Abd	Esc	Abd
Ago*	0	20	0	14	0	4	0	8
Sep*	0	21	1	12	0	18	2	24
Nov*	0	14	2	13	0	12	9	5
Dic*	5	11	1	10	8	12	11	6
Feb ⁺	5	10	11	7	15	5	0	18
Mar ⁺	3	13	4	19	–	–	0	18
Abr ⁺	0	8	1	6	–	–	0	16
May ⁺	0	27	0	20	0	1	0	7
Jul ⁺	0	3	0	5	–	–	1	19
Ago ⁺	0	1	0	1	–	–	0	9

	<i>Natalus stramineus</i>		<i>Glossophaga soricina</i>		<i>Glossophaga morenoi</i>		<i>Macrotus waterhousii</i>	
	Esc	Abd	Esc	Abd	Esc	Abd	Esc	Abd
Ago*	–	–	8	2	2	0	1	1
Sep*	4	15	0	1	3	10	10	7
Nov*	4	8	10	1	1	0	9	5
Dic*	1	4	30	0	–	–	1	5
Feb ⁺	0	6	4	3	–	–	5	4
Mar ⁺	0	9	4	9	–	–	3	2
Abr ⁺	0	1	3	0	–	–	–	–
May ⁺	–	–	6	7	–	–	–	–
Jul ⁺	–	–	5	2	–	–	0	1
Ago ⁺	0	1	0	1	–	–	1	4

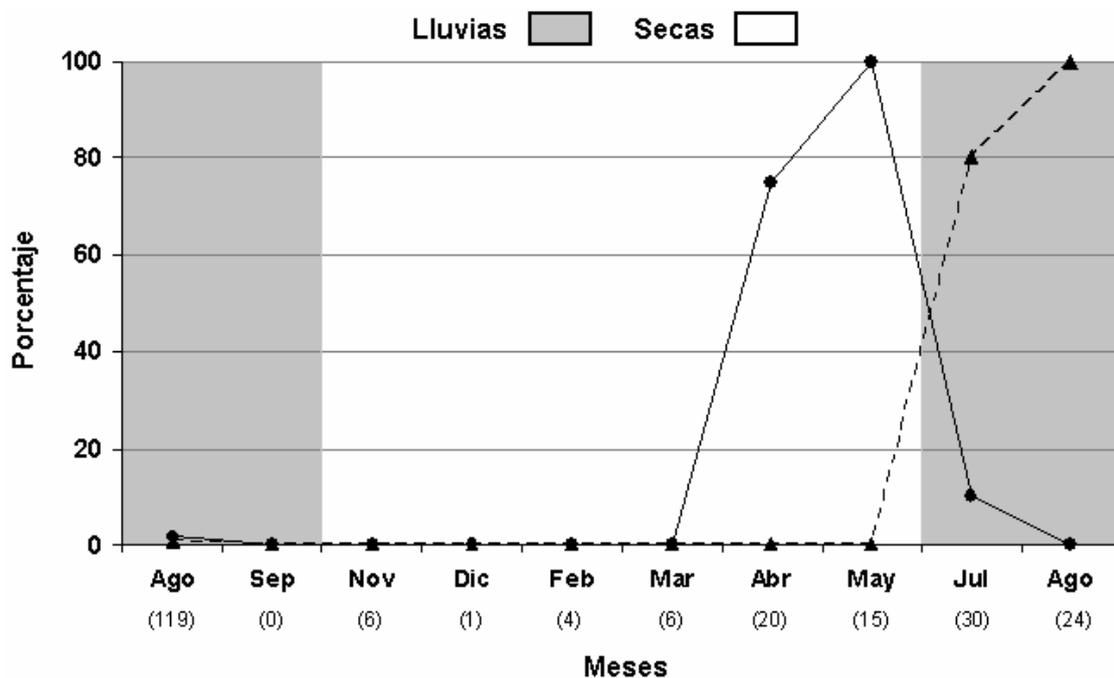


Figura 11. Porcentaje de hembras preñadas y lactantes-postlactantes de *Pteronotus personatus* a lo largo del periodo de estudio. —•— preñadas, - -• - - lactantes y postlactantes. () Indica el número de hembras adultas examinadas en su condición reproductiva para el calculo de los porcentajes.

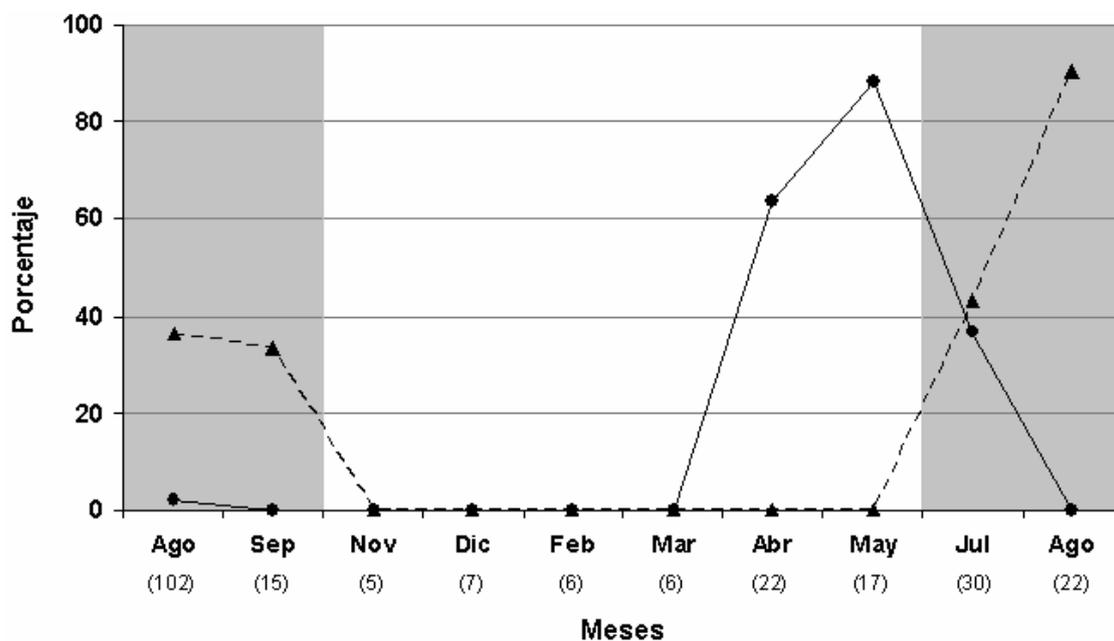


Figura 12. Porcentaje de hembras preñadas y lactantes-postlactantes de *Pteronotus davyi* a lo largo del periodo de estudio.

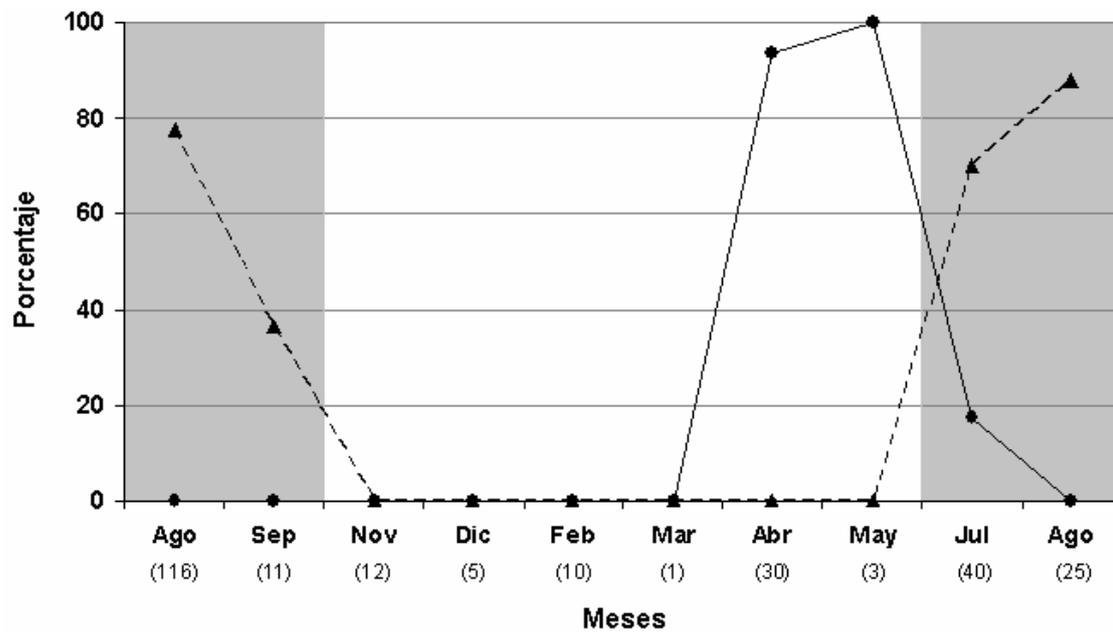


Figura 13. Porcentaje de hembras preñadas y lactantes-postlactantes registradas de *Pteronotus parnellii* a lo largo del periodo de estudio.

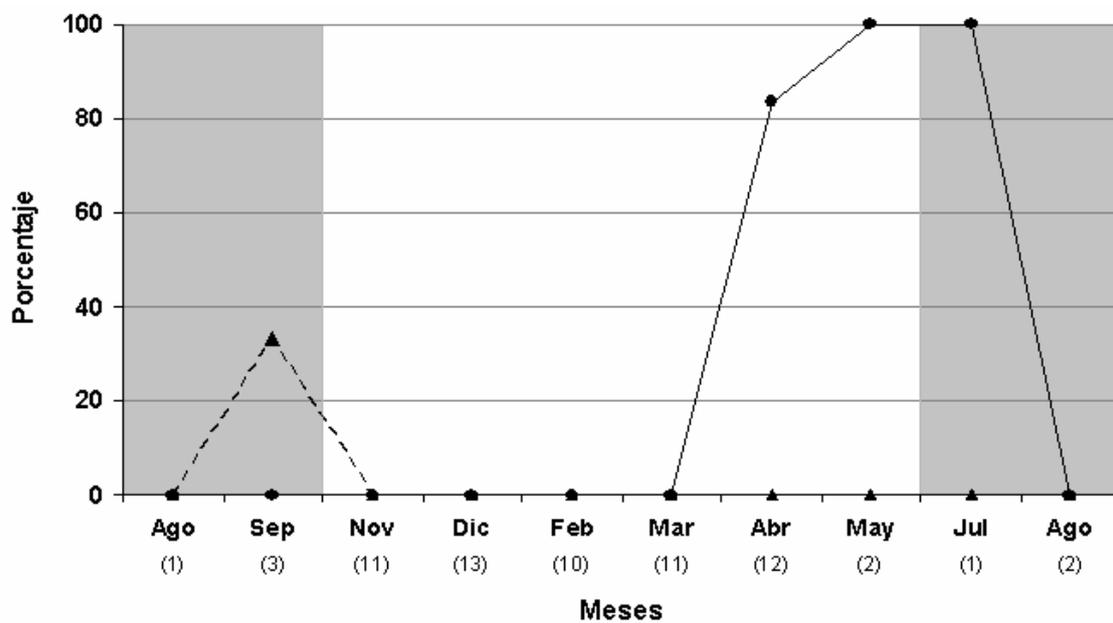


Figura 14. Porcentaje de hembras preñadas y lactantes-postlactantes registradas de *Mormoops megalophylla* a lo largo del periodo de estudio.

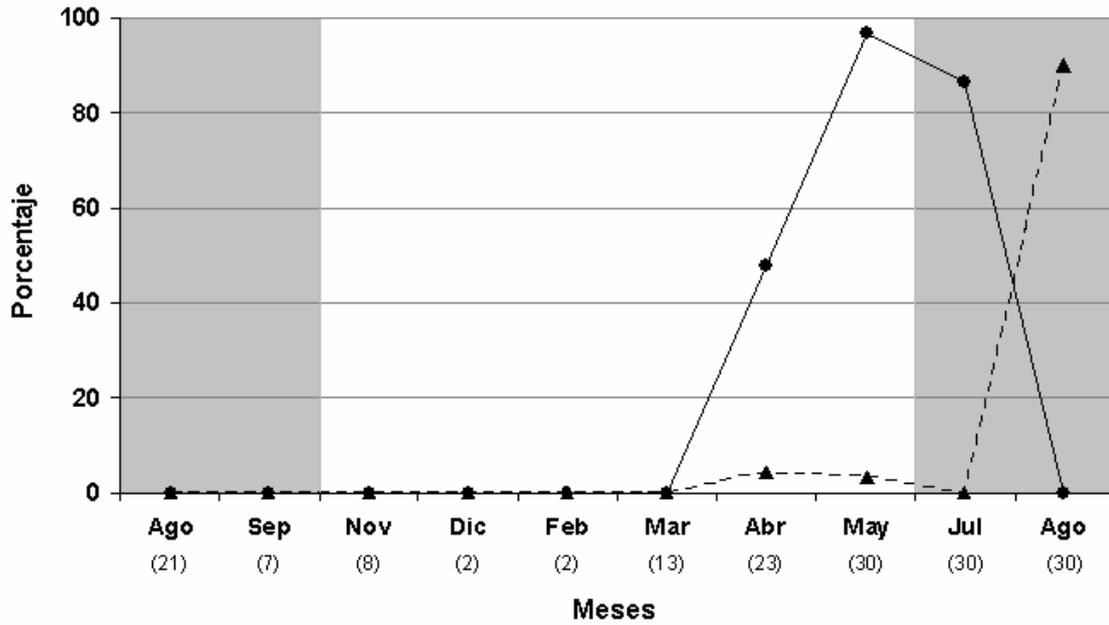


Figura 15. Porcentaje de hembras preñadas y lactantes-postlactantes registradas de *Natalus stramineus* a lo largo del periodo de estudio.

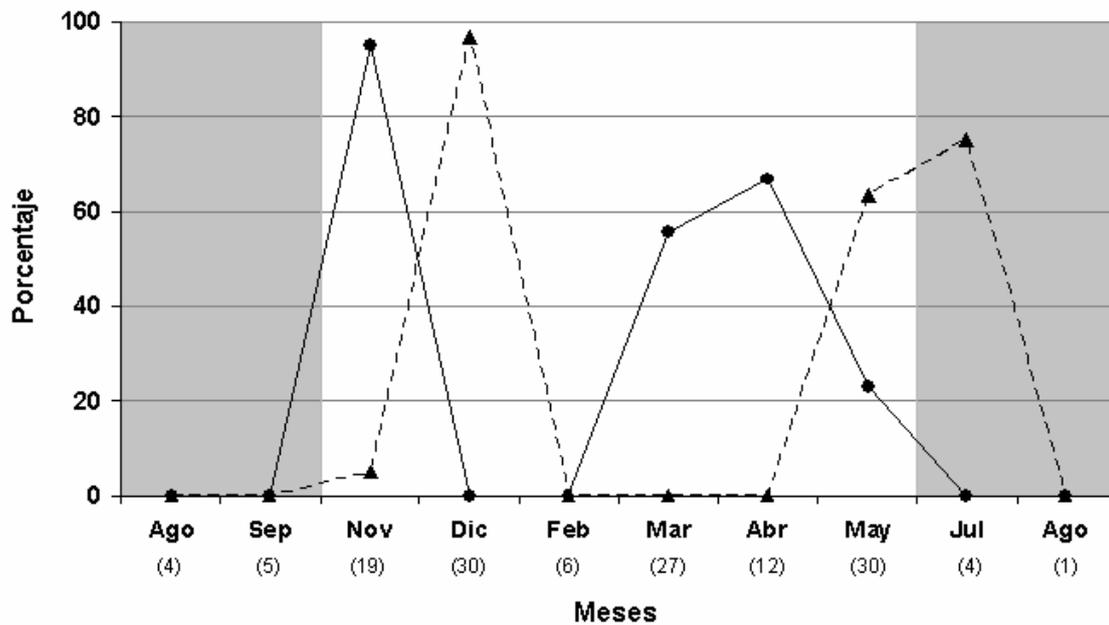


Figura 16. Porcentaje de hembras preñadas y lactantes-postlactantes registradas de *Glossophaga soricina* a lo largo del periodo de estudio.

Cuadro 12. Numero de hembras preñadas y lactantes-postlactantes registradas en *Macrotus waterhousii* a lo largo del periodo de estudio. N= numero de hembras adultas examinadas. *meses del 2003, +meses del 2004.

Meses	N	Preñadas	Lactantes y Postlactantes
Ago*	4	1	1
Sep*	15	0	4
Nov*	15	5	3
Dic*	2	0	1
Feb ⁺	13	3	5
Mar ⁺	2	0	1
Abr ⁺	1	0	1
May ⁺	1	1	0
Jul ⁺	2	0	1
Ago ⁺	10	2	6

10.8. Estructura trófica

En cuanto a la proporción de los gremios alimentarios, observamos que la comunidad esta dominada por los insectívoros aéreos con un 91.9%, seguidos por los nectarívoros con 6.3%, insectívoros de sustrato con 1.7% y hematófagos con un 0.1%. Esta composición gremial muestra pocas variaciones a lo largo del año y también entre la época de sequía y lluvias, puesto que en todos los meses la comunidad esta compuesta por más del 82% de insectívoros aéreos (Fig. 17).

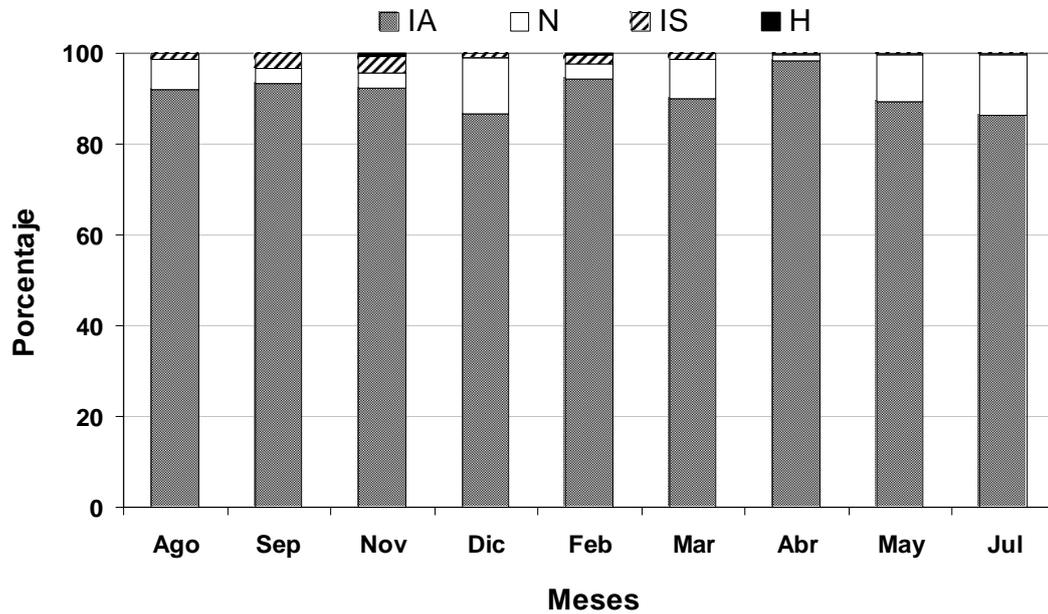


Figura 17. Proporción de cada uno de los gremios alimentarios durante los meses de muestreo en la cueva “El Salitre”. Abreviaturas: IA= insectívoros aéreos, IS= insectívoros de sustrato N= nectarívoros, H=hematófagos.

10.9. Ecomorfología de las especies

Los cuatro mormópidos poseen valores de AR y WL promedios, a excepción de *P. davyi* que tiene una WL baja (Cuadro 13). El T_1 fue bajo en las tres especies de *Pteronotus* y promedio en *Mormoops megalophylla*. Estos resultados permiten predecir velocidades de vuelo y agilidad promedios y baja maniobrabilidad en estas especies, cazando insectos en pleno vuelo en espacios relativamente abiertos. *P. parnellii* y *M. megalophylla* poseen envergaduras alares y peso corporales mucho mayores que *P. davyi* y *P. personatus*. Asimismo poseen WL más altos que los dos mormópidos pequeños, lo que sugiere mayores velocidades de vuelo para estas dos especies.

Natalus stramineus posee una muy baja WL y un bajo AR, siendo la especie con los valores más bajos para estos parámetros de todas las que están presentes en la comunidad. También posee un alto T_l y puntas alares redondeadas. Su envergadura alar es similar a la de *G. soricina*. Estos resultados permiten predecir para este natálido un vuelo lento y muy maniobrable, lo cual sugiere a su vez un vuelo adaptado para la recolección (“gleaning”) de insectos de sustrato en espacios con muchos obstáculos.

Los filostómidos *Glossophaga soricina* y *Macrotus waterhousii* poseen altas WL y AR promedios. El T_l de *G. soricina* es relativamente alto y el de *M. waterhousii* es promedio. Las altas cargas alares predicen en primera estancia, una baja maniobrabilidad para estas especies, no obstante sus alas son muy anchas, lo cual compensa en alto peso de carga, permitiéndoles gran maniobrabilidad. Estos valores predicen velocidades de vuelo promedio para estas especies y una gran maniobrabilidad para ambas especies sobre todo para *G. soricina*, por lo que potencialmente forrajean en espacios con muchos obstáculos, estando capacitadas para la recolección de alimentos “estáticos” (néctar, frutos o insectos de sustrato, según el caso).

Cuadro 13. Medidas morfológicas e índices ecomorfológicos calculados para las especies de murciélagos encontradas en la cueva “El Salitre”. Los valores representan el promedio \pm desviación estándar. Abreviaturas: M= masa, B= envergadura alar, S= superficie alar, WL= carga alar, AR= cociente de aspecto, T_l = cociente de la punta alar; para dieta: I= insectos, N= néctar, F= frutos.

Especie	M (g)	B (cm)	S (cm ²)	WL (newton/m ²)	AR	T_l	Dieta
<i>Mormoops megalophylla</i>	13.8 \pm 0.5	36.7 \pm 0.8	201.1 \pm 9.7	6.74 \pm 0.35	6.72 \pm 0.14	1.25 \pm 0.04	I
<i>Pteronotus parnellii</i>	13.5 \pm 0.9	35.9 \pm 0.6	204.1 \pm 7.6	6.47 \pm 0.26	6.33 \pm 0.08	1.13 \pm 0.07	I
<i>Pteronotus personatus</i>	7.0 \pm 0.5	28.2 \pm 0.6	110.0 \pm 5.5	6.23 \pm 0.47	7.25 \pm 0.20	1.09 \pm 0.05	I
<i>Pteronotus davyi</i>	7.0 \pm 0.4	29.7 \pm 1.5	131.8 \pm 9.8	5.19 \pm 0.23	6.69 \pm 0.42	1.10 \pm 0.06	I
<i>Natalus stramineus</i>	4.5 \pm 0.3	26.7 \pm 0.9	127.4 \pm 9.1	3.49 \pm 0.26	5.63 \pm 0.25	1.45 \pm 0.12	I
<i>Glossophaga soricina</i>	9.9 \pm 0.6	26.7 \pm 0.6	110.1 \pm 7.0	8.81 \pm 0.59	6.50 \pm 0.19	1.36 \pm 0.08	N,F,I
<i>Macrotus waterhousii</i>	17.0 \pm 1.5	35.0 \pm 1.1	194.8 \pm 10.9	8.56 \pm 0.56	6.29 \pm 0.18	1.19 \pm 0.05	I,F

11. DISCUSIÓN

11.1. Capturas

Es evidente que el número de capturas obtenidas a lo largo del tiempo presentó variaciones de un muestreo a otro. Si bien dichas variaciones son debidas, en parte, a los cambios en la abundancia de las especies, la influencia de otros factores tanto humanos como meteorológicos también contribuyeron. A este respecto, los bajos niveles de captura obtenidos en marzo y mayo del 2004, se debieron al disturbio humano. En dichos meses se observaron indicios de disturbio días previos a la captura, ocasionado por visitas al interior de la cueva para fines recreativos. Si bien estos disturbios afectaron a todas las especies, *P. davyi* fue la especie más afectada, pues en marzo y mayo se registraron sus descensos mas drásticos en su abundancia, y por ende, sus abundancias más bajas a lo largo del estudio. A pesar de que en febrero se tuvo también registros de disturbio días previos, los niveles de captura fueron de los más altos a lo largo del estudio. Al parecer esto se debió, a que solo el disturbio sucedió en las secciones de la cueva correspondientes a la entrada anterior y no en la posterior, pues al muestrear en la primera, se obtuvieron números muy bajos de captura (< 300 individuos capturados). Se ha documentado que el disturbio humano (directo o indirecto) es uno de los factores más importantes en la disminución de las poblaciones de murciélagos que se albergan en cuevas (McCraken, 1989), lo cual concuerda con nuestros resultados.

Otro factor a tomar en cuenta es la disminución de la temperatura ambiental. En los muestreos realizados en la entrada anterior en diciembre, febrero y abril del 2004, el numero de individuos capturados fueron los mas bajas a lo largo del estudio (< a 300 individuos), lo cual coincide con las menores temperaturas ambientales registradas en las sesiones de muestreo a lo largo del estudio ($\leq 23.1^{\circ}\text{C}$). Se ha

reportado que la disminución en la temperatura ambiental, disminuye las actividades nocturnas de los murciélagos (Erickson y West, 2000), lo cual se ve reflejado en nuestro estudio, al haber un menor número de capturas en las sesiones donde la temperatura fue relativamente más baja. Otro factor a tomar en cuenta es la precipitación pluvial, la cual afecta negativamente la actividad de los murciélagos (Erickson y West, 2000; Erkert, 1982). En agosto del 2004, los niveles de captura obtenidos en la entrada posterior fue el más bajo a lo largo del estudio, lo cual fue debido a la lluvia que se presentó en dicha sesión.

Un factor que al parecer podría haber influido en mayor grado fue la iluminación lunar, ya que la actividad de los murciélagos se inhibe marcadamente por esta condición (Erkert, 1982). No obstante, en nuestro estudio, los niveles de captura no fueron afectados por este factor, puesto que no se observó una disminución en las capturas en los meses de mayor iluminación lunar (luna llena en septiembre del 2003 y julio del 2004), siendo de hecho dos de los meses donde los niveles de captura fueron altos. Erickson y West (2002) reportan resultados similares, puesto que encuentran mayores niveles de actividad en los murciélagos en periodos de mayor iluminación lunar, argumentando que esto puede suceder al ajustar los murciélagos el uso de su hábitat en sus actividades de forrajeo (volando de áreas más abiertas a áreas de mayor vegetación) y al cambio de la distribución vertical de los insectos que les sirven de alimento.

Otro factor a tomar en cuenta, es el comportamiento de los murciélagos al trampeo constante. Si bien el empleo de trampas de arpa permite capturar y manipular una mayor cantidad de ejemplares con menor dificultad que las redes de niebla (Francis, 1989), la repetición más o menos frecuente del trampeo posiblemente ocasione una respuesta conductual en el comportamiento evasivo de los murciélagos, con el fin de minimizar los riesgos de la depredación. A lo largo del muestreo observamos a algunos ejemplares evitar y/o atravesar la trampa, lo cual podría sugerir una habilidad desarrollada para la evasión durante el trampeo. Debido

a que este fenómeno no se ha evaluado, desconocemos que tanto influye esto en las tasas de captura a lo largo del tiempo. De esta manera tenemos que la combinación de factores humanos, meteorológicos y conductuales afectan en conjunto las tasas de captura, no obstante, los resultados muestran claramente que los eventos de disturbio humano son el factor más importante en los cambios de los niveles de abundancia registrados en los murciélagos, siendo la temperatura ambiental y la precipitación factores de menor influencia.

11.2. Dinámica en el tiempo, reproducción y estrategias de forrajeo de las especies.

Los resultados obtenidos en cada una de las especies que integran la comunidad cavernícola, muestran que cada una de ellas presenta dinámicas, reproducción y estrategias de forrajeo distintivas.

Pteronotus personatus. Los datos de captura muestran que esta especie fue, a lo largo del estudio, una de las más abundantes de la comunidad cavernícola. Aunque sus números son altos a lo largo del año, sus máximas abundancias se registraron de marzo hasta mayo, descendiendo en julio. Fue más abundante en la temporada de secas, constituyendo el 32% de la abundancia comunitaria en dicha temporada, disminuyendo su contribución en este rubro en la temporada de lluvias al 20%. En México, esta especie se encuentra asociada en sus refugios muy a menudo con otras especies de mormópidos (Bateman y Vaughan, 1974; Escalona-Segura *et al.*, 2002; Kennedy *et al.*, 1974). Tomando en cuenta todo ciclo anual, hubo una mayor cantidad de hembras que de machos de esta especie refugiándose en la cueva. Los datos de abundancia y la proporción de sexos a lo largo del tiempo de esta especie, indican que después del periodo de lactación (septiembre), el número de hembras en la cueva comienza a disminuir y el de machos aumenta notablemente, inclinándose la relación de sexos hacia estos últimos. Poco después del periodo de copulas, el

número de hembras aumenta y el de los machos comienza a disminuir, inclinándose la relación hacia las hembras a partir de abril. La disminución drástica del número de machos en el lapso julio-septiembre (probablemente desde junio) sugiere una fuerte segregación por parte de los machos poco antes de que ocurran los nacimientos hasta que finaliza la lactación de las crías. No obstante, la presencia de machos adultos durante este lapso, sugiere que estos no se segregan completamente, pudiendo inferir que aunque gran parte de la población de machos abandonan temporalmente la cueva durante la época en que ocurren los nacimientos y la lactación, algunos grupos permanecen en la cueva, probablemente en secciones diferentes a las ocupadas por las hembras gestante y/o lactantes. A este respecto Bateman y Vaughan (1974) observan a grupos de machos de *P. personatus* (en marzo) separados de los refugios de maternidad, sugiriendo una segregación de ambos sexos durante la gestación. En otros mormópidos, se ha reportado que después de que ocurre el apareamiento y la copula, ambos sexos se segregan reuniéndose nuevamente por lo menos hasta que ocurren los nacimientos (Bradbury, 1977). En nuestro estudio, los datos de captura sugieren una segregación de los machos durante la época de nacimientos y la lactación, aunque esta segregación no es completa. La segregación podría obedecer a la poca tolerancia de las hembras hacia los machos, durante estos eventos reproductivos, los cuales responderían segregándose y moviéndose a otras áreas. Posiblemente este comportamiento tenga como fin evitar la interferencia en las actividades de forrajeo y de crianza de la madre durante la gestación y lactación. En cuanto a su reproducción, esta especie muestra un patrón monoéstrico estacional, sincronizado con la temporada de lluvias, el cual se ha reportado previamente (Sánchez-Hernández y Romero-A., 1995; Reid, 1997). Los registros de machos con testículos escrotados indican que las copulas podría iniciarse a finales de diciembre y concluir a mediados de febrero. El periodo de gestación estimado en este estudio es de cinco meses, ocurriendo el pico de nacimientos a finales de junio y principios de julio. La lactación se efectúa en julio y agosto. La duración de estos eventos reproductivos para *P. personatus* concuerdan con los tiempos reportados por Sánchez-Hernández y Romero-A. (1995). En cuanto

a sus estrategias de forrajeo, *P. personatus* tiene valores promedio de WL y AR, y un bajo T_l , lo que permite predecir una agilidad y velocidades de vuelo promedio, así como una baja maniobrabilidad. En comparación con los otros mormópidos, su menor T_l y mayor AR sugieren una mayor agilidad de esta especie. Estas características de vuelo sugieren, a su vez, el uso de espacios relativamente abiertos, tales como espacios por abajo del dosel, corredores, brechas y márgenes de la vegetación, al realizar sus actividades de forrajeo, lo cual les permite acceder a una gran variedad de insectos aéreos que cazan en pleno vuelo. En otros estudios se le ha encontrado asociado a ríos (Bateman y Vaughan, 1974; O'Farrell y Miller, 1997) y en áreas abiertas cercanas a corrales de ganado y construcciones (Sánchez-Hernández y Romero-A., 1995). Esto concuerda con nuestras observaciones realizadas en campo, donde se le ha visto forrajear en el río El Salado, en las brechas y corredores existentes en la selva (generalmente a menos de 3 m por arriba del suelo) y en los alrededores del poblado Los Ortices, principalmente en los postes de luz, donde se concentran una gran cantidad de pequeños insectos. El diseño de sus llamadas de ecolocación consiste de una frecuencia constante (CF) a 83.0 kHz de corta duración, seguida de un descenso a frecuencia modulada (FM) y un corto componente terminal de CF a 68 kHz (O'Farrell y Miller, 1997). Tales llamadas de ecolocación permiten forrajear en espacios abiertos rodeados de obstáculos (Neuweiler, 2000), lo cual concuerda con sus capacidades de vuelo predecidas por su morfología alar y con nuestras observaciones en campo.

Pteronotus davyi. Esta especie fue la segunda más abundante de la comunidad cavernícola y al igual que *P. personatus* se encontró a lo largo del año en grandes números. Sus máximas abundancias se registraron en abril y julio. Sus números en marzo y mayo fueron los más bajos a lo largo del estudio, debido al disturbio humano sucedido en esos meses, lo cual afectó más a esta especie en comparación con el resto. Estimamos que, excluyendo los meses de disturbio, su periodo de mayor abundancia fue de febrero a julio. *P. davyi* es junto con *P. personatus* las dos especies más dominantes de la comunidad a lo largo del año, lo cual concuerda con

otros reportes donde se menciona que esta especie es con frecuencia una de las más abundantes en los refugios que ocupa (Adams, 1989; Bateman y Vaughan, 1974). Esta especie compone prácticamente la quinta parte de la abundancia comunitaria, tanto en la temporada de lluvias, como en la de secas, siendo igualmente abundante en ambas temporadas. Rara vez se refugian solos (Villa-Ramírez, 1967) y muy a menudo se le encuentra asociada con numerosas especies de murciélagos (Adams, 1989), pero principalmente con otros mormópidos (Bateman y Vaughan, 1974; Escalona-Segura *et al.*, 2002; Kennedy *et al.*, 1977), siendo frecuentemente una de las especies más dominantes (Adams, 1989). Tomando en cuenta todo ciclo anual, hubo una mayor cantidad de hembras que de machos de esta especie refugiándose en la cueva. La cantidad de machos Los patrones de abundancia de machos y hembras y la relación de sexos es muy similar a la observada en *P. personatus*. Después de la época de la lactación, el número de hembras disminuye y la de machos comienza a aumentar, inclinándose la relación hacia este sexo, tendencia que se mantiene hasta marzo. Durante el periodo de copula, el número de hembras y machos aumenta, y poco después del termino de este periodo, el número de hembras comienza a aumentar, inclinándose la relación hacia ellas a mediados del periodo de gestación (abril) y durante la lactación. Al igual que *P. personatus*, el número de machos desciende drásticamente, aunque esto sucede en el lapso mayo-septiembre, sugiriendo también una fuerte segregación poco antes de que ocurran los nacimientos y durante el periodo de lactación. No obstante, la presencia de machos adultos durante este lapso, también sugiere que dicha segregación no es completa, por lo que gran parte de los machos abandonan temporalmente la cueva durante la época de nacimientos y lactación, algunos grupos permanecen en la cueva, probablemente en secciones diferentes a las ocupadas por las colonias de maternidad. Bateman y Vaughan (1974) observan a grupos formados predominantemente de machos de *P. davyi* (marzo) separados de los refugios de maternidad, sugiriendo una segregación de ambos sexos durante la gestación. En nuestro estudio, se muestra que al igual que *P. davyi*, aunque ocurre una segregación de los machos durante la época de nacimientos y la lactación, esta no

es completa. El patrón reproductivo exhibido en nuestro estudio es monoéstrico estacional, sincronizado también con la temporada de lluvias, el cual se ha reportado previamente (Adams, 1989; Reid, 1997; Sánchez-Hernández y Romero-A., 1995). Aunque se registraron machos con testículos escrotados desde septiembre hasta abril, los máximos registros indican que las copulas ocurre en febrero y a mediados de marzo. El periodo de gestación estimado en este estudio es de 4 a 4 1/2 meses, ocurriendo el pico de nacimientos a finales de junio y principios de julio. La lactación sucede en julio y agosto. La duración de estos eventos reproductivos también son similares a lo reportado por Sánchez-Hernández y Romero-A. (1995), aunque nosotros estimamos que el periodo de gestación es ligeramente menor a lo reportado por estos autores. En cuanto a sus estrategias de forrajeo *P. davyi* tiene baja WL, AR promedio y bajo T_v , lo que permite predecir una agilidad y velocidades de vuelo promedio, aunque su maniobrabilidad es mayor que *P. personatus*. Estas características, sugieren también el uso de espacios relativamente abiertos tales como espacios por abajo del dosel, corredores, brechas y márgenes de la vegetación, al realizar sus actividades de forrajeo, lo cual les permite acceder a una gran variedad de insectos aéreos que cazan en pleno vuelo. También se le ha encontrado en cuerpos de agua y en áreas alteradas y lugares secos donde abundan la *Acacia* y *Opuntia* sp. (Bateman y Vaughan, 1974; Sánchez-Hernández y Romero-A., 1995). Esto concuerda con nuestras observaciones realizadas en campo, donde se le ha visto forrajear cerca del río El Salado, en las brechas y corredores existentes en la selva (a no menos de 3 m del suelo) y en los alrededores del poblado Los Ortices. El diseño de sus llamadas de ecolocación son similares a las de *P. personatus*, aunque son de menor frecuencia. Consisten de una frecuencia constante (CF) corta a 68.0 kHz, seguida de un descenso a frecuencia modulada (FM) y un corto componente terminal de CF a 58 kHz (O'Farrell y Miller, 1997). Tales llamadas de ecolocación permiten forrajear espacios abiertos rodeados de obstáculos (Neuweiler, 2000), lo cual concuerda con sus capacidades de vuelo predecidas por su morfología alar y con nuestras observaciones en campo.

Pteronotus parnellii. Esta especie difiere de los anteriores mormópidos en su dinámica a través del tiempo. Su abundancia es menor en comparación con las otras especies de *Pteronotus* y presenta fluctuaciones drásticas en sus números poblacionales. Su abundancia aumenta en julio alcanzado su máximo en septiembre. En noviembre (probablemente desde octubre) disminuye su abundancia, siendo muy escasa en los siguientes meses hasta mayo. Esta especie fue la cuarta más abundante a lo largo del año. Su contribución numérica a la comunidad se concentra en la temporada de lluvias donde conformo aproximadamente la quinta parte de la abundancia comunitaria. En la temporada de secas su contribución es menos del 5%. En México, esta especie se encuentra asociada muy a menudo con otras especies de mormópidos, así como con murciélagos de otras familias (Bateman y Vaughan, 1974; Sánchez-Hernández y Romero-A., 1995), formando colonias menos numerosas que las anteriores especies. Tomando en cuenta todo el ciclo anual hubo, al igual que las otras especies de *Pteronotus*, una mayor cantidad de hembras que de machos de esta especie refugiándose en la cueva. Asimismo, la relación de sexos a lo largo del año es similar a la de sus dos congéneres. En septiembre el número de hembras y machos aumenta considerablemente, estando la relación de sexos ligeramente inclinada hacia las hembras. De noviembre a marzo el número de machos es mayor que el de las hembras, aunque no existen diferencias significativas, siendo la relación de 1:1. De abril hasta agosto las hembras predominan notablemente en la relación y a partir de septiembre comienza a igualarse. Esto sugiere que de septiembre a marzo, los machos comienzan a aumentar sus números en la cueva y la de hembras disminuye, inclinándose la relación hacia el primer sexo en estos meses. Una vez que ocurren las copulas, el número de hembras comienza a aumentar, inclinándose la relación hacia ellas de mediados del periodo de gestación hasta la lactación, formando al parecer colonias de maternidad. Estos datos apoyan las afirmaciones de Bradbury (1977), quien menciona para esta especie una segregación sexual, donde los machos se separan temporalmente de las hembras durante la gestación, reuniéndose nuevamente con ellas por lo menos hasta que sucedan los nacimientos. Bateman y Vaughan (1974)

mencionan en colonias de esta especie en Sinaloa, que los machos de *P. parnellii* llegan a constituir colonias de machos “solteros”, refugiándose en cuevas cercanas a las colonias de maternidad durante gran parte del año, sobre todo en verano, lo cual apoya concuerdan con nuestros resultados. Su patrón reproductivo también es monoéstrico estacional, sincronizado también con la temporada de lluvias, patrón que se ha reportado previamente (Herd, 1983; Reid, 1997; Sánchez-Hernández y Romero-A., 1995). También se ha reportado para esta especie un patrón poliéstrico estacional en selvas lluviosas (Estrada y Coates-Estrada, 2001), lo cual sugiere un ajuste en sus estrategias reproductivas, dependiendo de la estacionalidad de los hábitats. De acuerdo a los registros de machos con testículos escrotados, la copula sucede de finales de diciembre hasta mediados de febrero. El periodo de gestación estimado en este estudio es de 41/2 a 5 meses, ocurriendo el pico de nacimientos a finales de junio (probablemente un poco antes) y principios de julio. La lactación se efectúa de julio hasta principios de septiembre. Esto concuerda con lo reportado por Sánchez-Hernández y Romero-A. (1995), el cual reporta tiempos de lactación más largos para esta especie, en comparación con sus otros congéneres. *Pteronotus parnellii* tiene valores promedio de WL y AR y bajo T_l . Esto indica velocidades y agilidad de vuelo promedios y baja maniobrabilidad, aunque en teoría su vuelo es menos rápido y de mayor maniobrabilidad que las otras dos especies de *Pteronotus*. Estas características sugieren el uso de los espacios abiertos rodeados de obstáculos, tales como espacios por abajo del dosel, corredores, brechas y márgenes de la vegetación, al realizar sus actividades de forrajeo, lo cual les permite acceder a una gran variedad de insectos aéreos que atrapan en pleno vuelo. *P. parnellii* tiene llamadas de ecolocación distintivas y especializadas. Estas consisten inicialmente de una FM de corta duración, seguido de un largo componente de CF a 63.5 kHz, y un largo componente terminal de FM descendente a 54.5 kHz (O’Farrell y Miller, 1997). Tales señales en la fase de búsqueda permite a esta especie discriminar entre los patrones de eco producidos por el movimiento rítmico de las presas y los ecos producidos por los obstáculos, aun cuando se sobrepongan la señales emitidas con los ecos retornantes (Neuweiler, 2000). Esto le permite

forrajear en espacios con gran cantidad de obstáculos, pudiendo capturar insectos aéreos en la vegetación densa a bajos niveles del bosque (Kalko *et al.*, 1996)

Mormoops megalophylla. Al igual que *P. parnellii* esta especie presenta fluctuaciones drásticas en sus abundancias en la cueva. Esta especie comienza a aumentar sus números a partir de septiembre alcanzando sus mayores abundancias en el periodo noviembre-febrero, descendiendo drásticamente sus números en marzo, siendo muy escasa en los restantes meses. Esta especie fue la tercera más abundante a lo largo del año. Su contribución numérica a la comunidad se concentra en la temporada de secas donde conformo el 28% de la abundancia comunitaria. En la temporada de lluvias es menos abundante, constituyendo aproximadamente el 5% de la comunidad. Esta especie se encuentra asociada a una gran variedad de murciélagos de diversas familias (Sánchez-Hernández y Romero-A., 1995; Rezsutek y Cameron, 1993), muy a menudo con otras especies de mormópidos (Bateman y Vaughan, 1974; Escalona-Segura *et al.*, 2002; Kennedy *et al.*, 1974;), formando colonias menos numerosas que las anteriores especies. Al contrario de las especies de *Pteronotus*, hubo una mayor cantidad de machos que de hembras refugiándose en la cueva. A lo largo del año, la relación de sexos siempre tiende hacia los machos (a excepción de diciembre). En términos generales una gran cantidad de individuos comienzan a reunirse desde septiembre para el apareamiento y la copula. Después de que sucede esto, en marzo, gran parte de su población (tanto hembras como machos) abandonan la cueva, desplazándose a otros refugios donde las hembras concluyen la gestación y ocurren los nacimientos. Los pocos individuos que permanecen en la cueva “El Salitre” (la mayoría machos) posiblemente forman pequeñas colonias en este lapso. Los datos obtenidos no muestran indican una segregación sexual en esta especie, pero si muestran que tanto los machos como las hembras utilizan la cueva solo para llevar a cabo el apareamiento y la copula, pero no la utiliza como refugio de maternidad. El patrón reproductivo observado en nuestro estudio es monoéstrico estacional. No obstante en otros estudios se a reportado un patrón poliéstrico bimodal para esta especie en Tabasco y Campeche

(Sánchez-Hernández y Romero-A., 1995) y Martínez-Coronel (datos no publicados) también lo ha observado en Chiapas. Al parecer en selvas perennifolias esta especie exhibe un patrón poliéstrico bimodal y en hábitats más estacionales como las selvas bajas caducifolias, exhibe un patrón monoéstrico estacional, lo cual muestra el ajuste de sus estrategias reproductivas de acuerdo, al parecer, a la disponibilidad de los recursos alimentarios y a la estabilidad climática. Los registros de machos con testículos escrotados, indican que la copula ocurre de mediados de noviembre a finales de diciembre. El periodo de gestación estimado es de 5 meses, teniendo los nacimientos a finales de junio y principios de julio, con un periodo de lactación en julio y agosto. La duración de estos eventos reproductivos son similares a lo reportado por Sánchez-Hernández y Romero-A. (1995). *Mormoops megalophylla* tiene valores promedio de WL, AR y T_1 , aunque la WL es más alta que las otras especies de *Pteronotus*. Esto indica velocidades de vuelo y agilidad promedio, así como baja maniobrabilidad, no obstante, en teoría su vuelo es de mayor maniobrabilidad (indicado por su mayor T_1). Estas características sugieren el uso de espacios abiertos rodeados de obstáculos como espacios por abajo del dosel, corredores, brechas y márgenes de la vegetación, al realizar sus actividades de forrajeo, lo cual les permite acceder a una gran variedad de insectos aéreos que atrapan a pleno vuelo. Aunque sus llamadas de ecolocación no han sido reportadas, nosotros observamos a esta especie volar en los corredores, brechas y cerca de los riscos, así como en los espacios a nivel del dosel.

***Natalus stramineus*.** Esta especie tiene una dinámica poblacional muy parecida a la observada para *P. parnellii*, pues su máxima abundancia se concentro en septiembre, declinando sus números en noviembre (probablemente desde octubre), siendo muy escasa en los siguientes meses, hasta que en junio aumenta su abundancia. Esta especie fue la quinta más abundante a lo largo del año. Su abundancia fue mayor en la temporada de lluvias, donde compone un 16% de la abundancia comunitaria. En secas su abundancia es mucho menor, constituyendo solo el 2% de la composición comunitaria. Esta especie se encuentra asociada muy a

menudo con mormópidos y filostomidos (Escalona-Segura *et al.*, 2002; Sánchez-Hernández y Romero-A., 1995). Tomando en cuenta todo el ciclo anual, hubo una mayor cantidad de hembras que de machos de esta especie refugiándose en la cueva. En cuanto a su relación de sexos, los resultados muestran que de abril hasta agosto la relación tiende claramente hacia las hembras y de septiembre a marzo, la relación es 1:1. Esto indica que probablemente a partir de noviembre la mayoría de los individuos abandonan la cueva, quedando pequeñas colonias en la cueva, tanto de machos como hembras. A partir de abril comienzan a llegar mayor cantidad de hembras (gestantes), alcanzando un máximo en septiembre. Nuestros datos nos permiten decir que la mayoría de las colonias de esta especie, una vez pasado el periodo de lactación, abandonan la cueva, desplazándose y refugiándose probablemente en otras cuevas aledañas a la zona de estudio, donde suceden los apareamientos y las copulas, retornando solo las hembras gestantes a partir de marzo. La gran predominancia de hembras en relación a los machos, desde abril hasta agosto, sugiere una segregación durante la gestación y la lactación este periodo reproductivo. Esto contrasta con lo reportado por Mitchell (1967) quien encuentra en colonias de *N. stramineus* una relación 1:1 a lo largo del año. El patrón reproductivo observado en esta especie es monoéstrico estacional, también sincronizado con la temporada de lluvias, el cual ha sido previamente reportado (Reid, 1997). Aunque se registraron machos con los testículos escrotados desde septiembre hasta diciembre, estimamos que en diciembre ocurren la mayoría de las copulas, aunque algunos individuos adultos estén sexualmente maduros mucho antes de que inicie el periodo de copulación. El periodo de gestación estimado para esta especie es de 6 meses, un mes mas largo al reportado por Sánchez-Hernández y Romero-A. (1995). La lactación ocurre principalmente en julio y agosto. *Natalus stramineus* posee una muy baja carga alar y cociente de aspecto, así como un alto T_L . Estos valores predicen que esta especie posee un vuelo lento y altamente maniobrable, lo cual sugiere la utilización de espacios con gran cantidad de obstáculos, forrajeando en los espacios existentes entre la vegetación, por lo que muy probablemente “recolecte” insectos de sustrato o insectos aéreos de poca

movilidad. En campo observamos a esta especie siempre volar entre la vegetación, evitando los espacios abiertos. El diseño de sus llamadas de ecolocación consiste de una FM descendente con armónicos, fundamentalmente a 85 khz inicialmente, descendiendo a 55 kHz (Novick, 1977; Vaughan *et al.*, 2004), lo que le permite volar en espacios con gran cantidad de obstáculos muy cerca de la vegetación (Neuweiler, 2000). De esta manera de acuerdo a su morfología, llamadas de ecolocación y nuestras observaciones en campo, esta especie al parecer es un insectívoro de sustrato. Su clasificación como insectívoro aéreo es dudosa, por lo que estudios sobre su alimentación y su conducta de forrajeo son necesarios para establecer con más precisión su modo de alimentación y el tipo de presas que consume.

Glossophaga soricina. Esta fue el filostómido más abundante de la comunidad. Estimamos que sus números poblacionales no sobrepasan los 500 individuos en la mayor parte del año. Sus abundancias exhiben fluctuaciones no tan drásticas como las especies de mormópidos o *Natalus stramineus*, aunque exhiben dos picos máximos de abundancia: uno en diciembre y otro en julio-agosto, los cuales son paralelos a sus picos reproductivos. Fue mas abundante en la temporada de lluvias, lo cual se refleja en su contribución a la abundancia comunitaria en dicha temporada (8.5 %), en comparación con la de secas (5.5%), Tomando en cuenta todo el ciclo anual, la relación de sexos es de 1:1. A lo largo del año, esta proporción permanece sin cambios a excepción de los meses de agosto y septiembre. Se sabe que esta especie puede utilizar cuevas como refugio alternativo, pudiendo formar colonias muy numerosas (Arita, 1993; Hall y Dalquest, 1963; Sánchez-Hernández y Romero-A., 1995). Se encuentra asociado a una gran cantidad de especies en sus refugios (Álvarez *et al.*, 1991; Arita y Vargas, 1995; Sánchez-Hernández y Romero-A., 1995), muy a menudo con mormópidos y otros filostómidos. Los datos de captura muestran que no existe segregación de las hembras al surgir los jóvenes, al contrario de lo que reportan Arita y Vargas (1995) quienes mencionan que bajo ciertas circunstancias puede existir cierta segregación. El patrón reproductivo exhibido en este estudio es poliéstrico bimodal estacional, teniendo sus picos reproductivos en la temporada de

sequía: uno a principios de dicha temporada (noviembre) y otro a finales (abril), meses en los cuales se registraron una mayor abundancia de hembras preñadas, con dos periodos de lactación: diciembre-enero y mayo-junio. Dicho patrón se ha reportado previamente, aunque con picos reproductivos distintos en los tiempos en que ocurren (Estrada y Coates-Estrada, 2001; Medellín y López-Forment, 1985; Ramírez-Pulido *et al.*, 1993; Willig, 1985; Zortea, 2002). Al igual que estos autores, hembras no reproductivas con pequeños pezones aparecen a lo largo del año, aún en el periodo de máxima actividad reproductiva, lo cual sugiere que posiblemente sean hembras jóvenes sexualmente inmaduras. Diversos reportes muestran que *G. soricina* exhibe a lo largo de su distribución geográfica dos patrones reproductivos generales: poliéstrico bimodal estacional o poliéstrico no estacional (Wilson, 1979; Álvarez *et al.*, 1991). Su alta WL, AR promedio, alto T_1 y alas relativamente anchas, indican un vuelo lento y con alta maniobrabilidad, menos ágil que *M. waterhousii*. Esto, a su vez, sugiere la utilización de espacios estructuralmente complejos en obstáculos en sus actividades de forrajeo, siendo un murciélago “recolector”, volando entre los espacios de la vegetación densa. El diseño de sus llamadas de ecolocación consiste de pulsos de FM descendentes de corta duración con armónicos, variando de 48 a 75 kHz inicialmente (Álvarez *et al.*, 1991). Estas llamadas son típicas de los murciélagos de hábitos “recolectores” (Neuweiler, 2000). Esto concuerda con sus dietas reportadas, pues se sabe que *G. soricina* puede alimentarse del néctar-polen, frutas e insectos de sustrato (Álvarez *et al.*, 1991; Gardner, 1977; Zortea, 2003).

Glossophaga morenoi. Esta especie fue escasa en la cueva y al parecer no forma colonias mayores a los 50 individuos. Su mayor abundancia se presenta en los meses de septiembre y agosto. La presencia de machos con testículos escrotados en algunos meses (agosto, septiembre y noviembre) podrían indicar actividad sexual en estos meses, aunque no se registraron indicios de hembras preñadas debido a las dificultades para distinguirlos en campo de *G. soricina* (riesgo de aborto por stress durante su manipulación) o por el pobre número de individuos capturados. Probablemente algunas hembras preñadas ubicadas como *G. soricina* pertenezcan a

G. morenoi. Debido a ello fue imposible obtener datos reproductivos de esta especie y, por ende, no se puede establecer alguna inferencia reproductiva al respecto, aunque se han reportado para Colima, hembras preñadas en enero y abril (Sánchez-Hernández *et al.*, 2002) y en diciembre (Polaco *et al.*, 1992), lo cual podría sugerir un patrón poliéstrico bimodal. Sus llamadas de ecolocación no han sido registradas, pero probablemente sean muy similares a las de *G. soricina*. No se tiene conocimiento sobre su alimentación, aunque probablemente al igual que otras especies del género, su dieta consista de néctar, polen, insectos y frutos.

Glossophaga commissarisi. Esta especie fue atrapada ocasionalmente. Se sabe que esta especie es escasa y puede ocupar solo las cuevas como refugio alternativo, estando presente en números bajos (Arita, 1993). Debido a que no forma poblaciones tampoco se considera como parte integral de la comunidad de la cueva. Aunque no se capturaron hembras con indicios de actividad reproductiva, se sabe que presenta un patrón poliéstrico bimodal estacional, el cual está regido por la disponibilidad de los recursos alimentarios (Webster y Jones, 1993). Su dieta consiste de néctar, polen, frutas e insectos (Webster y Jones, 1993), siendo una especie de hábitos recolectores.

Macrotus waterhousii. Este filotómido también se encuentra presente en la cueva a lo largo del año, aunque en números muy bajos, formando probablemente colonias menores a los 100 individuos. Debido a ello su contribución a la composición comunitaria no es muy importante. Su abundancia es prácticamente igual en la temporada de lluvias y secas. Esta especie se encuentra asociada a murciélagos mormópidos y vespertiliónidos (Anderson, 1969), aunque también se asocia con otros filostómidos. Ambos sexos se encuentran presentes a lo largo del año en relación 1:1. En cuanto a su reproducción, la presencia de hembras preñadas y machos con testículos escrotados en diversos meses, así como de hembras lactantes o postlactantes a lo largo del año, sugieren que presenta un patrón reproductivo monoéstrico no estacional, ocurriendo los nacimientos de manera

asincrónica, pudiendo así observarse crías a lo largo de todo el año. Para *M. waterhousii*, Anderson (1969) reporta en poblaciones de Arizona, E.U.A, un patrón reproductivo monoéstrico estacional, ocurriendo el apareamiento y la copula a principios de otoño, con un periodo de gestación de ocho meses, siendo los nacimientos en mayo-julio. Anderson (1969), indica que la presencia de hembras pariendo en diferentes meses del año podría ser una adaptación a las condiciones tropicales de los hábitats que llegar a ocupar, sobre todo en aquellas áreas donde el suministro de alimento es casi continuo. Su alta WL, AR y T₁ promedios, así como sus alas relativamente anchas, indican un vuelo lento y con buena maniobrabilidad, aunque más ágil que *G. soricina*. Esto, a su vez, sugiere la utilización de espacios con gran cantidad de obstáculos durante sus actividades de forrajeo, volando entre los espacios de la vegetación densa. El diseño de sus llamadas de ecolocación consiste de pulsos de FM con armónicos, siendo la frecuencia fundamentalmente de 35 a 40 kHz, cayendo a 26-30 kHz (Novick, 1977). Estas llamadas permiten forrajear entre la vegetación, capacitándolo para “recolectar” sus alimentos. Estas capacidades de vuelo y llamadas de ecolocación, concuerdan con su dieta reportada, la cual consiste de insectos de sustrato y frutas (Gardner, 1977).

Desmodus rotundus. Esta especie fue capturada en cuatro meses distintos. Al parecer solo utiliza la cueva de manera ocasional y oportunista, aunque su presencia en la zona es constante, debido a la disponibilidad de alimento como producto del establecimiento de actividades ganaderas, por que probablemente se refugie en otro u otros refugios aledaños a la zona. Debido a que no establece poblaciones en la cueva tampoco se considera como parte de la comunidad. Aunque se registraron algunos machos con testículos escrotados en diciembre y hembras sin signos de actividad reproductiva, se sabe que esta tiene un patrón poliéstrico continuo, por lo que su reproducción no es estacional, pudiendo reproducirse a lo largo del año, debido a la disponibilidad de recursos alimentarios a lo largo del año (Greenhall *et al.*, 1983).

Glyphonycteris sylvestris. Esta especie si bien puede ocupar cuevas como refugio (Arita, 1993), su presencia en la cueva El Salitre fue ocasional. Se ha documentado que en el estado de Colima su presencia es muy rara (Sánchez-Hernández *et al.*, 2002). En la cueva no hay poblaciones de esta especie, por lo que también no se considera como parte de la comunidad. De su biología se conoce muy poco. Su dieta consiste de insectos y frutos (Gardner, 1977).

Balantiopteryx plicata. Esta especie se encontró ocasionalmente en la cueva, en números muy bajos, la mayoría en la temporada de sequía. Puesto que no tiene poblaciones establecidas en la cueva, podemos decir que esta especie tampoco forma parte de la comunidad cavernícola de murciélagos. Su baja abundancia en la cueva se debe a que es poco tolerante a las actividades humanas, refugiándose en lugares donde hay poco disturbio. A este respecto, la encontramos en casas abandonadas ubicadas en la zona de estudio (balneario "Tampumachay"). Su reproducción se ha reportado que es monoéstrica estacional, altamente sincronizada con la temporada de lluvias, teniendo los nacimientos al principio de esta (Bradbury y Vehrencamp, 1976). Solo se registro la presencia de hembras en la cueva, una de ellas en estado de preñez (mayo del 2004). Esta especie solo se refugia ocasionalmente en la cueva, utilizando otros sitios aledaños a la zona de estudio. Se sabe de acuerdo a sus llamadas de ecolocación que esta especie es un insectívoro aéreo, que ocupa los espacios abiertos (Ibañez *et al.*, 2002).

11.3. Riqueza y diversidad de la comunidad

Los resultados obtenidos muestran que la cueva "El Salitre" posee una riqueza de especies y abundancia de individuos relativamente alta (>7 especies y >1,000 individuos). Esto la hace de especial importancia si tomamos en cuenta que sólo el 10% de las cuevas que albergan murciélagos en México contienen seis o más especies y que es raro encontrar cuevas con alta abundancia (Arita, 1993). Los

niveles de riqueza y abundancia estimados en nuestro estudio sugieren una diversidad relativamente alta de quirópteros para esta cueva.

En la cueva se albergan en mayor proporción especies de tipo “integracionista” (*sensu* Arita, 1993), es decir, especies que tienden a ocupar cuevas con alta riqueza de especies (las cuatro especies de mormópodos, *Natalus stramineus* y *Glossophaga soricina*) y en menor proporción especies “indiferentes”, es decir, aquellas que al parecer no tienen preferencia por habitar cuevas con baja o alta riqueza de murciélagos (*Macrotus waterhousii*, *Glossophaga morenoi*, *Glossophaga commissarisi*, *Desmodus rotundus* y *Glyphonycteris sylvestris*). Si bien *Balantiopteryx plicata* se considera una especie “segregacionista” (aquellas que tienden a encontrarse en cuevas con pocas especies), su presencia en la cueva fue esporádica y su abundancia muy escasa.

Los valores de diversidad y abundancia obtenidos a lo largo del año, apoyan la hipótesis planteada en este estudio, es decir, que la diversidad comunitaria y la abundancia de las especies que conforman la comunidad presenta cambios (muchas veces marcados) a lo largo del tiempo y particularmente entre las temporadas de lluvias y secas. Las diferencias en la diversidad de la comunidad cavernícola a lo largo del periodo de estudio son un reflejo de los cambios en las dos propiedades que la determinan: la riqueza y la abundancia de especies. Si bien se presentaron cambios temporales en la riqueza de quirópteros dentro de la cueva, las especies más abundantes estuvieron presentes a lo largo del año, siendo afectado este atributo por la presencia temporal u ocasional de los filostómidos *Glossophaga morenoi*, *G. commissarisi*, *Desmodus rotundus* y *Glyphonycteris sylvestris* y el embalonúrido *Balantiopteryx plicata*. No obstante, la concentración y los cambios en la abundancia relativa de las especies, fueron los factores que más influyeron en los valores de diversidad y equitatividad de la comunidad cavernícola. Puesto que la abundancia se concentró en las cuatro especies de mormópodos, los cambios de

éstas determinaron en gran medida las diferencias en la diversidad comunitaria a lo largo del tiempo.

En general la diversidad de las comunidades locales en la región Neotropical son altas (Aguirre, 2002; Medellín, 1993, Laval y Fitch, 1977), siendo el patrón general que solo unas cuantas especies son las dominantes y la mayoría son raras. No obstante la diversidad estimada en comunidades cavernícolas es de esperar que sea menor, puesto que la riqueza y la abundancia son mas bajas a las estimadas en áreas o regiones particulares, puesto que no todas las especies de murciélagos son cavernícolas. Debido a que la diversidad de una localidad particular no es lo mismo que la diversidad comunitaria presente en una cueva, los valores de diversidad obtenidos son más bajos al no incluir varias especies que utilizan otros refugios, sobre todo filostómidos quienes utilizan una gran variedad de sitios para albergarse (Humphrey y Bonaccorso, 1979). No obstante, los valores de equitatividad obtenidos revelan que en la comunidad cavernícola estudiada son pocas las especies que dominan la cueva, puesto que cuatro especies mostraron niveles altos de abundancia, siendo las demás relativamente escasas.

Por otro lado, los valores de riqueza nos dan un indicio del numero de especies que están presentes e interactuando en la comunidad. A este respecto aunque se registraron doce especies de murciélagos (lo cual habla de un nivel de interacción alto para una comunidad cavernícola), estrictamente hablando los integrantes de la comunidad son ocho especies (los cuatro mormópidos, *N. stramineus*, *G. soricina*, *G. morenoi* y *M. waterhousii*) y cuatro no son parte integral de la comunidad (*G. Glyphonycteris sylvestris*, *Desmodus rotundus* y *B. plicata*), pues estas no tienen poblaciones en el interior de la cueva. Aun así, el número de especies sugiere un nivel de interacción alto entre las especies sobre todo entre las insectívoras. Estas interacciones serían más altas en la temporada de lluvias, donde los eventos reproductivos y las actividades de forrajeo son más intensos, y el espacio en el refugio esta más limitado (por el surgimiento de los jóvenes), lo cual se refleja en una

mayor diversidad durante dicha temporada. Los valores de diversidad nos pueden dar indicios sobre el reparto de los recursos por parte de las especies que integran la comunidad (Aguirre, 2002), al relacionar el número de especies con la abundancia relativa de cada una de ellas. A este respecto vemos que las diversidades cambian a lo largo del tiempo, lo que significa cambios en la distribución de la abundancia entre las especies, lo cual sugieren a su vez diferencias en la explotación de los recursos de las especies que integran la comunidad a lo largo del tiempo.

Al analizar la riqueza del estado de Colima con la riqueza estimada en la cueva, vemos que de 65 especies de murciélagos reportadas para el estado de Colima (Sánchez-Hernández *et al.*, 2002) solo 12 se encontraron en la cueva. Esto quiere decir que aproximadamente una quinta parte de las especies que se distribuyen en la entidad utiliza la cueva “El Salitre” como refugio permanente, temporal u ocasional. La pregunta es ¿por qué no hay más especies ahí?. La respuesta parcial a esto es la siguiente. Varias especies de murciélagos que se distribuyen en el estado de Colima no son cavernícolas (e.g. especies de *Molossus*, *Lasiurus*, algunas especies de *Myotis*). Por otra parte, algunas especies que son cavernícolas, se distribuyen en zonas con clima templado, el cual impera en algunas partes del norte del estado (e.g. especies de *Corynorhinus*). Otras especies (principalmente filostómidos) si bien pueden utilizar cuevas como refugio, pueden utilizar muy a menudo otros sitios alternativos (e.g. especies de *Artibeus* y *Carollia*). Otras especies son muy raras (e.g. *Musonycteris harrisoni*, *Noctilio leporinus*). Algunas especies que utilizan cuevas como refugio principal son consideradas segregacionistas, es decir, tienden a habitar en cuevas donde hay pocas especies (e.g. *Tadarida brasiliensis*, *Anoura geoffroyi*, *Dermanura azteca*, Arita, 1993). Por otra parte muchas especies de filostómidos (e.g. especies de *Artibeus*, *Carollia*, *Leptonycteris*) que habitan en zonas de climas cálidos y que dependen fuertemente de cuevas para refugiarse, dependen de la distribución de los recursos alimentarios para escoger sus refugios, escogiendo áreas donde los recursos estén más cercanos. Por otra parte, hay que tomar en cuenta que la distribución de los taxa de murciélagos cavernícolas no están repartidas al azar, pues

los mormópidos, natalidos, desmodontinos y la mayoría de los glosófagíneos son principalmente cavernícolas, con tendencia a formar colonias numerosas (Arita, 1993), lo cual se observa claramente en nuestro estudio. Aunado a esto de las especies reportadas para la cueva, cinco de ellas (los cuatro mormópidos y *Natalus stramineus*) requieren de refugios donde la humedad y temperatura son relativamente altas (Arita y Vargas, 1995; Bateman y Vaughan, 1975), ocupando las secciones más profundas de las cuevas donde dichas condiciones microclimáticas generalmente se encuentran. *G. soricina* también requiere humedad y temperaturas relativamente altas, aunque generalmente no ocupa las secciones más profundas (Arita y Vargas, 1995). Estos factores podrían ser la razón por la cual muy a menudo se encuentran asociadas estas especies en un mismo refugio. Con base en lo anterior, podemos inferir que las especies que utilizan la cueva, no la ocupan, al parecer, de manera azarosa, pues escogen sitios que les ofrezcan condiciones microclimáticas adecuadas (humedad y temperatura relativamente altas) para su sobrevivencia, así como espacio suficiente para poder establecer sus colonias, las cuales generalmente son altas en número.

11.4. Abundancia y composición comunitarias

Los grandes niveles de abundancia estimados en la comunidad, no son raros si tomamos en cuenta que las especies más abundantes en la cueva “El Salitre” son especies cavernícolas que tienden a formar grandes colonias. En este refugio, las cuatro especies de mormópidos forman colonias relativamente grandes (>1000 individuos). En México, los mormópidos frecuentemente forman colonias constituidas por miles de individuos, encontrándose asociados muy a menudo en los mismos refugios (Arita, 1993; Arita y Vargas, 1995; Bateman y Vaughan, 1974; Escalona *et al.*, 2002), utilizando principalmente cuevas o sitios similares como túneles y minas (Barbour y Davis, 1969; Villa-Ramírez, 1967). Tal como lo mencionan Bateman y Vaughan (1974), las cuatro especies de mormópidos forman un grupo

ecológicamente unificado en el que todos son insectívoros, coloniales y cavernícolas. *Natalus stramineus* y *Glossophaga soricina* son especies que también son gregarias, formando colonias moderadas o grandes en tamaño (Arita, 1993; Arita y Vargas, 1995; Hall y Dalquest, 1963; Mitchell, 1967), aunque *G. soricina* puede utilizar otros sitios, además de las cuevas (Alvarez *et al.*, 1991). *Macrotus waterhousii* y *Glossophaga morenoi* forman pequeñas colonias en este refugio (<100 individuos). Se sabe que *M. waterhousii* es también una especie gregaria, formando colonias de docenas o cientos de individuos, ocupando principalmente cuevas y túneles (Anderson, 1969; Arita, 1993; Barbour y Davis, 1969). *G. morenoi* que puede utilizar cuevas como refugio, formando en ellas pequeñas colonias, aunque puede ocupar otros sitios alternativos como refugio (Arita, 1993; Webster y Jones, 1985).

El resto de las especies, que representaron una pequeña parte de la composición comunitaria, pueden utilizar otros sitios alternativos como refugios diurnos para su descanso y actividades reproductivas, de ahí que no fueran tan importantes numéricamente. Si bien *Desmodus rotundus* y *Balantiopteryx plicata* son especies que prefieren utilizar cuevas o refugios similares y pueden formar colonias moderadas a grandes en tamaño (Arita, 1993; Arroyo-Cabrales y Jones, 1988; Greenhall *et al.*, 1983) en la cueva “El Salitre” su abundancia es escasa y su presencia ocasional. En el caso de *Desmodus rotundus*, se sabe por observaciones realizadas por los lugareños que la presencia de esta especie es frecuente, ya que se le ha visto alimentarse del ganado de manera constante. Esto indica que sus colonias se refugian en otros sitios ubicados en la zona de estudio, propiciado por la presencia de ganado en las rancherías cercanas. *Balantiopteryx plicata* puede ocupar muy a menudo cuevas como refugio, no obstante es poco tolerante a las actividades humanas, de ahí que la cueva no represente un refugio adecuado para su reproducción y el establecimiento de colonias. Asimismo, también puede utilizar una gran gama de sitios como refugios alternativos tales como: construcciones abandonadas, alcantarillas, grietas, peñascos, árboles, puentes e incluso rocas (Arroyo-Cabrales y Jones, 1988). En el caso de *Glossophaga commissarisi* y

Glyphonycteris sylvestris utilizan las cuevas como refugios alternativos (Arita, 1993), prefiriendo con frecuencia otras estructuras como ramas de árboles y troncos huecos, de ahí que sólo se les registrara esporádicamente.

La abundancia de la mayoría de las especies que conforman la comunidad exhibió fluctuaciones drásticas a lo largo del año, así como diferentes patrones temporales, lo cual se reflejó en los cambios en la composición comunitaria a lo largo del tiempo y entre la temporada de lluvias y secas. Estos cambios se reflejan con mayor claridad al comparar la composición comunitaria en la temporada de lluvias y secas. Así tenemos que *P. parnellii*, *N. stramineus* y *G. soricina* son más abundantes en la temporada de lluvias, contribuyendo en mayor grado a la composición comunitaria en dicha temporada. Por otro lado, *P. personatus* y *M. megalophylla* son más abundantes en la temporada de secas se encuentran contribuyendo de manera importante a la composición comunitaria en dicha temporada. *P. davyi* es la única especie que prácticamente no presenta diferencias en su abundancia entre las dos temporadas.

Los datos de captura nos dan indicios de la disminución de las abundancias de las especies, infiriendo que varias de ellas ocupan la cueva temporalmente, desplazándose y ocupando otros refugios también de manera temporal. La ocupación temporal de la cueva la realizan *M. megalophylla* (de septiembre a febrero), *Pteronotus parnellii* (de julio a septiembre) y *Natalus stramineus* (de julio a septiembre) y al parecer también *Macrotus waterhousii* (de septiembre a noviembre) y *G. morenoi* (agosto y septiembre). En el caso de *P. personatus* y *P. davyi* si bien presentaron fluctuaciones en sus abundancias a lo largo del año, fueron menos marcadas en comparación con los otros dos mormópidos. En estas especies, sus poblaciones son más fieles al refugio a lo largo del año, por lo que si bien varios individuos podrían dispersarse, la mayoría de los individuos que conforman su población permanecen en la cueva durante todo el año. *Glossophaga soricina* ocupa la cueva a lo largo del año, siendo un residente permanente en la cueva. Los datos

de captura si bien muestran el abandono temporal de la cueva por parte de varias especies, no indican la realización de migraciones por parte de estas, aunque al parecer esto podría estar ocurriendo. De esta manera, es evidente que los cambios en la composición comunitaria se deben a la diferente utilización de la cueva a lo largo del año por parte de las especies que la integran.

La diferente utilización de la cueva podría estar a la estacionalidad del hábitat. En hábitats tropicales más estacionales, la variación temporal en la abundancia de las especies de murciélagos se ha ligado parcialmente a la estacionalidad climática, la cual ocasiona la exhibición de varios mecanismos para enfrentarla tales como las migraciones, el uso estacional de hábitats y los cambios en la dieta (Ceballos *et al.*, 1997; Fleming y Heithaus, 1986; Stoner, 2001). Esto se traduce en una amplia variación temporal y espacial en la estructura y diversidad de esta comunidad cavernícola. En los ensamblajes locales ubicados en selvas secas, este fenómeno sucede de manera común (Fleming *et al.*, 1972; Laval y Fitch, 1977; Chávez y Ceballos, 2001). Los movimientos de estas especies podrían ser una respuesta parcial a la estacionalidad imperante en las selvas secas, la cual influye en la disponibilidad del alimento en este tipo de hábitats, minimizando así la competencia tanto intra como interespecífica, al asegurar una mayor disponibilidad de los recursos alimentarios (Lewis, 1995). Sin embargo, nuestros datos no pueden decirnos si realmente esto ocurre, quedando solo como ideas especulativas.

11.5. Influencia de la estacionalidad en la reproducción de las especies.

La combinación de factores climáticos como la temperatura ambiental y la precipitación pluvial, influyen directamente en la disponibilidad del alimento, el cual a su vez influye en los ciclos reproductivos. No obstante, la precipitación parece ser la variable climática más importante que afecta los ciclos reproductivos de las especies

tropicales, actuando directamente o indirectamente en el inicio de la actividad reproductiva, debido al efecto que tiene en la fenología de las plantas, principalmente en floración y posterior fructificación (Humphrey y Bonaccorso, 1979), así como en la fenología de los insectos (Janzen y Schoener, 1969).

Se ha comprobado que las especies tropicales de murciélagos, los ciclos reproductivos están fuertemente asociados a la temporada de lluvias (Racey, 1982; Racey y Entwistle, 2000), lo cual en este estudio se demuestra claramente en las especies insectívoras, puesto que hay una sincronización entre los ciclos reproductivos y el periodo en que ocurren las lluvias. Las cuatro especies de mormópidos y *Natalus stramineus* que presentan una patrón monoéstrico estacional, alcanzan sus picos reproductivos a principios de la temporada de lluvias. Estas especies estuvieron gestantes en la época seca, pariendo en la antesala de la época de lluvias. Tal como Bateman y Vaughan (1974) lo mencionan, en los mormópidos el tiempo en que ocurren los nacimientos está en sincronía con la temporada de lluvias, ya que estos ocurrieron a principios de ésta, en la cual comienza a incrementarse el número y la disponibilidad de insectos que sirven de alimento, primero a las hembras lactantes y más tarde a los jóvenes en desarrollo. Esto se explica por la fenología de los insectos en las selvas secas, en donde se ha reportado que la abundancia de éstos se da en la época de lluvias (Janzen y Schoener, 1967; Cumming y Bernard, 1997). La abundancia de insectos seguida de la precipitación no es sorprendente, ya que muchos insectos están en diapausa en la temporada seca y puede tomar pocas semanas o hasta días para alcanzar la madurez si estos surgen con las lluvias (Cumming y Bernard, 1997). Esta relación entre la reproducción, la precipitación y el alimento se ha reportado en algunas especies insectívoras de hábitats estacionales que exhiben una lactación sincronizada con una alta disponibilidad del alimento (Bradbury y Vehrencamp, 1976; Cumming y Bernard, 1997). La lactación es el tiempo donde hay más gasto energético para la madre (Racey, 1982) y las especies insectívoras (en particular las hembras lactantes), consumen grandes cantidades de presas (Altringham, 2001). De esta manera los nacimientos deben coincidir con el

máximo periodo de abundancia de alimento, para que las madres puedan forrajear y alimentarse más intensivamente durante la lactación y así satisfagan su demanda energética (Racey, 1982). En este estudio los mayores registros de juveniles para las especies insectívoras coinciden con la temporada de lluvias. La presencia de juveniles a inicios de la temporada de sequía, se debe al incremento de sus actividades en la búsqueda de alimento una vez pasada la bonanza de insectos. Ya en los meses que abarcan el periodo abril-julio todavía se llegan a observar juveniles aunque, ya entrando en la etapa adulta (apoyado por las observaciones del cambio de color y textura del pelaje).

La influencia de la estacionalidad en la reproducción de *Glossophaga soricina* es diferente a la que sucede con las especies insectívoras. En nuestro estudio esta especie exhibe un patrón poliéstrico bimodal estacional, teniendo ambos picos reproductivos en la temporada de secas. Se ha observado en aquellas zonas donde exhibe poliestría bimodal, que los picos de nacimientos pueden darse en tiempos distintos. Por ejemplo, se ha visto que un pico puede ocurrir en la temporada de sequía y otro en la de lluvias (Fleming *et al.*, 1972; Ramírez-Pulido *et al.*, 1993; Willig, 1985) o que los dos picos ocurren exclusivamente en la temporada de lluvias (Zortea, 2003). Nuestros resultados junto con estos reportes, muestran una alta capacidad adaptativa de esta especie para ajustarse a sus estrategias reproductivas en diferentes hábitats tropicales, aunque los factores involucrados en su regulación no son claros. Una explicación a la estacionalidad reproductiva exhibida en nuestro estudio es la siguiente. En las selvas secas la floración sucede con mayor frecuencia en la temporada de secas y la fructificación en la temporada de lluvias (Humphrey y Bonaccorso, 1979), lo cual de acuerdo a nuestras observaciones realizadas en campo es cierto. *G. soricina* puede exhibir un patrón de alimentación generalista en varias regiones, alimentándose no sólo de néctar y polen, sino también de frutos e insectos (Gardner, 1977; Zortea, 2003), no obstante es principalmente nectarívoro-polinívoro, por lo que en la temporada de sequía se alimenta predominantemente de néctar y polen al haber una mayor disponibilidad de recursos florales en dicha

temporada, enfrentando así, las necesidades energéticas del primer pico reproductivo, el cual ocurre a principios de la temporada de secas. En el segundo pico reproductivo, que ocurre a finales de esta temporada, con mucha probabilidad consume una menor cantidad de néctar y polen, ya que los recursos florales disminuyen. De esta manera, al no consumir las cantidades de néctar y polen necesarias que le aporten la energía para enfrentar este segundo pico reproductivo, complementa su dieta con mayor cantidad de frutas e insectos, los cuales están más disponibles en la temporada de lluvias. De esta manera, la asociación cercana entre la estacionalidad de la floración y la fructificación y los picos reproductivos, apoyan la idea de que la precipitación así como la sincronía de la floración y fructificación en muchas plantas, son factores importantes que actúan directa o indirectamente en la reproducción de esta especie sobre todo en el periodo de lactación, donde hay una mayor demanda energética para las hembras y una mayor abundancia de alimento. Esto se ha demostrado en diferentes estudio, los cuales muestran una mayor presencia de hembras lactantes de *G. soricina* y otras especies nectarívoras-frugívoras en los periodos de mayor abundancia de frutas y/o néctar-polen (Bonaccorso, 1979; Estrada y Coates-Estrada, 2001; Ramírez-Pulido *et al.*, 1993; Zortea, 2003). Asimismo, Ramírez-Pulido y Armella (1987) señalan que la abundancia de este filostómido está directamente correlacionada con la disponibilidad de frutos que le sirven de alimento. Basados en estos estudios es razonable asumir que los murciélagos nectarívoros busquen sincronizar sus periodos reproductivos con una alta disponibilidad de recursos alimentarios (Zortea, 2003). Estos recursos pueden ser variables debido a su flexibilidad en su comportamiento alimentario (Fleming, 1982; Sánchez-Casas y Alvarez, 2000). Futuros estudios sobre la dieta de esta especie, la fenología de las plantas especies que le suministran alimento y los efectos de la precipitación en la disponibilidad de los recursos, podrán corroborar estas inferencias.

11.6. Repartición de los recursos en la comunidad cavernícola.

La estructura gremial y la ecomorfología de las especies indicarían eventos de competencia por el alimento y el espacio entre las especies que integran el gremio de los insectívoros aéreos. En el presente estudio, la estructura trófica a lo largo del año es casi invariable, siendo los insectívoros aéreos el gremio dominante en la comunidad, constituyendo siempre más del 80% de la composición gremial. Esto indicaría, en primera instancia, que la interacción es muy alta entre las especies que integran este gremio en la obtención y búsqueda de alimento. Por otra parte, los parámetros ecomorfológicos sugieren que las cuatro especies mormópidos que integran dicho gremio, utilizan en sus actividades de forrajeo, espacios abiertos rodeados de obstáculos, lo cual también indica una alta interacción entre estas especies en el uso de los espacios de vuelo. Si añadimos a esto, que las abundancias de las especies que integran el mencionado gremio son altas y se sobrepone en el tiempo, el escenario indicaría competencia interespecífica por el alimento y espacio. De acuerdo a la similitud en sus tamaños corporales y en su morfología alar, dicha competencia sería más intensa entre *P. personatus* y *P. davyi* y entre *P. parnellii* y *M. megalophylla*. No obstante las diferencias en tamaño, morfología alar y en las llamadas de ecolocación sugieren una repartición de los recursos con el fin de minimizarla, permitiendo la coexistencia de estas especies en la cueva. En primer lugar, observamos que *P. davyi* y *P. personatus* poseen tamaños más pequeños que *M. megalophylla* y *P. parnellii*. Esto restringiría en primera instancia, el tamaño de presas que pueden tomar. *P. davyi* y *P. personatus* tomarían presas mucho más pequeñas que *P. parnellii* y *M. megalophylla*, los cuales pueden tomar presas que varían en un amplio intervalo de tamaño. Esto se apoya con las dietas reportadas para estas especies. La dieta de *P. davyi* consiste principalmente de varias especies de pequeños lepidópteros, algunos dípteros y tijerillas de la familia Forficulidae (Adams, 1989), mientras que las dietas de *P. parnellii* y *M. megalophylla* consisten de insectos de tamaño variable (Herd, 1988; Boada *et al.*, 2003). En segundo lugar, los dos mormópidos pequeños, poseen cargas alares

menores, lo cual sugiere la utilización de espacios más abiertos en comparación con los mormópidos grandes. En los murciélagos insectívoros el grado de diferencia morfológica está positivamente correlacionada con su variabilidad dietaria (Findley y Black, 1983). Esto significa que aquellas especies que son completamente distintas en su morfología también tienden a ser completamente variables en sus dietas. Con base en este punto, es probable que las dietas de *P. personatus* y *P. davyi* sean similares puesto que ecomorfológicamente son semejantes. Asimismo *M. megalophylla* y *P. parnellii*, tendrían dietas similares entre sí, aunque sería diferente a las de las especies pequeñas de mormópidos.

Si *P. personatus* y *P. davyi*, en teoría, pueden acceder a tamaños de presas similares, sus llamadas de ecolocación permitirían una separación en cuanto al tipo de presas que pueden detectar. No obstante, los diseños de sus llamadas de ecolocación son similares, difiriendo fundamentalmente en sus frecuencias (O' Farrell y Miller, 1997). Esto indicaría también una similitud en la detección de determinados tipos de presas. Si aunamos a esto, que ambas especies fueron las más abundantes y que estuvieron siempre presentes en grandes números en la cueva, podríamos pensar que existe una fuerte sobreposición del nicho entre estos dos mormópidos, en cuanto al alimento y los espacios de forrajeo se refiere. No obstante, las diferencias en la morfología alar, nos permite predecir diferencias en el uso de los microhábitats entre ambas especies. *P. personatus* posee una mayor WL y AR que *P. davyi*, lo cual sugiere un vuelo más rápido y menos maniobrable que *P. davyi*. Si esto es así, entonces *P. personatus* llevaría a cabo sus actividades de forrajeo en áreas más abiertas que las que utiliza *P. davyi*, estando este último más restringido en la utilización de estas. Nuestras observaciones en campo muestran que estos es, hasta cierto punto, cierto. Ambas especies fueron observadas forrajear en brechas, corredores y márgenes de la vegetación. Asimismo también se les observó forrajear en áreas más abiertas, en los márgenes del poblado Los Ortices y alrededor de los postes de luz, aunque *P. personatus* utiliza con mucho más frecuencia estos espacios que *P. davyi*. Esto concuerda con otras observaciones reportadas donde *P.*

personatus se ha encontrado más asociado a hábitats más abiertos (O'Farrell y Miller, 1997; Sánchez-Hernández y Romero-A., 1995). De esta manera, aunque potencialmente podrían ocupar en ciertos momentos los mismos microhábitat al realizar sus actividades de forrajeo, las diferencias en su morfología alar indicarían también diferencias en el uso de su hábitat, lo cual permite repartirse los recursos alimentarios, lo cual explicaría en parte, su coexistencia en la cueva a lo largo del tiempo.

Por otra lado, si bien la similitud en los tamaños corporales y morfología alar entre *P. parnellii* y *M. megalophylla* podrían indicar una sobreposición del nicho entre ambas especies, compitiendo de esta manera por el alimento y espacio, existen diferencias temporales en sus abundancias y en el diseño de sus llamadas de ecolocación que les permite minimizarla o evitarla. En primer lugar, *P. parnellii* ocupa la cueva principalmente de julio hasta septiembre, mientras que *M. megalophylla* la ocupa principalmente de septiembre a febrero. Estas diferencias temporales en sus abundancias, evita que las posibles interacciones en la búsqueda de alimento se minimicen notablemente. Por otra parte, las llamadas de ecolocación de *P. parnellii* son altamente especializadas, permitiéndole forrajear en espacios con muchos obstáculos (Neuweiler, 2000), accediendo así a insectos aéreos en la vegetación densa a bajos niveles del bosque (Kalko *et al.*, 1996). De acuerdo a nuestras observaciones en campo, *M. megalophylla* no forrajea entre la vegetación sino en corredores, brechas, entre el dosel y cerca de los riscos. Estas diferencias al parecer se reflejan en sus dietas las cuales son distintas, puesto que *M. megalophylla* consume lepidópteros, dermópteros, coleópteros y dípteros (Boada *et al.*, 2003), mientras que *P. parnellii* se ha reportado que consume principalmente lepidópteros y coleópteros, siendo muy selectivos en sus presas (Herd, 1993). Por otra parte aunque su morfología alar es similar, existen pequeñas diferencias que las distinguen. *M. megalophylla* posee un WL y AR ligeramente mayores a los de *P. parnellii*, lo cual sugiere el uso de espacios más abiertos por parte de la primera especie, lo cual concuerda con nuestras observaciones en campo.

Aunque *N. stramineus*, al ser considerada inicialmente como un insectívoro aéreo, estaría compitiendo por el alimento con las cuatro especies de mormópidos, los parámetros ecomorfológicos obtenidos sugieren que es más un insectívoro de sustrato, forrajeando entre la vegetación accediendo, en consecuencia, a diferentes tipos de presas. Además, sus alas más cortas y su tamaño corporal mucho menor a los de los mormópidos, indican el acceso a presas de mucho menor tamaño. De esta manera no existe una sobreposición dietaria entre esta especie con las especies de mormópidos.

Hay que añadir a estas diferencias en uso del hábitat, que los murciélagos insectívoros pueden presentar una variación dietaria temporal interespecífica, además de hábitos oportunistas en la selección de presas (Warner, 1985; Whitaker, 1995b; Whitaker, 2004), lo cual en un momento dado puede contribuir a la disminución de la competencia por el alimento. Por otra parte se ha observado que estas cuatro especies de mormópidos mantienen corredores de vuelo (“flyways”) específicos y áreas de forrajeo de más de 3.5 km de distancia, sugiriendo que ellos están activamente involucrados en la repartición de los recursos disponibles (Bateman y Vaughan, 1974). Los corredores específicos desaparecen con el inicio de la temporada de lluvias (Bateman y Vaughan, 1974) debido probablemente a la abundancia de insectos. Diferencias en la velocidad de vuelo registradas en las cuatro especies de mormópidos (Hopkins *et al.*, 2003; Kennedy *et al.*, 1977) indican también diferencias en las áreas de forrajeo, sugiriendo áreas de forrajeo más grandes en *M. megalophylla* y *P. parnellii* y áreas de forrajeo más pequeñas en *P. davyi* y *P. personatus*.

Las diferencias entre especies en el uso del hábitat, en su morfología, su capacidad para volar grandes distancias y las diferencias en sus abundancias a lo largo del tiempo sugieren en la comunidad cavernícola de la cueva “El Salitre”, una repartición de los recursos que les permite minimizar la competencia, lo cual su vez permite la coexistencia de las especies en la comunidad a lo largo del tiempo.

11.7. Importancia y conservación de la comunidad biológica de la cueva “El Salitre”

La cueva “El Salitre” tiene importancia en términos de conservación, puesto como se demuestra en este trabajo, en ella se llevan a cabo diferentes eventos reproductivos y varias especies la utilizan como refugio de maternidad. Además, es utilizada permanente o temporalmente como refugio diurno por al menos ocho especies. Por otra parte, alberga a una gran riqueza quiropterológica, así como a una gran cantidad de individuos, constituyendo un refugio importante en términos de diversidad. Aunado a esto, el papel ecológico que juegan las especies que conforman esta comunidad cavernícola es importante. La gran mayoría de ellas son insectívoras, consumiendo cada noche una gran cantidad de insectos de diferentes tipos tales como: polillas, mariposas, escarabajos, chinches, mosquitos, entre otros. De esta manera, mantienen bajo control las poblaciones de estos invertebrados, evitando que se conviertan en plagas para la vegetación nativa y los cultivos. Asimismo las especies frugívoras y nectarívoras-polinívoras contribuyen en la dispersión de semillas y polinización de varias especies de plantas. Estas funciones hacen que su valor aumenta aún más.

A pesar de esto, la cueva “El Salitre” ha presentado, desde años atrás hasta el presente, eventos de disturbio humano. La cueva es visitada con cierta frecuencia por lugareños y gente proveniente de zonas aledañas principalmente para fines recreativos y ocasionalmente para la extracción de guano, lo cual se ha facilitado, en gran parte, por los caminos de terracería que permiten acceder a la cueva de manera fácil. No obstante las actividades que desarrollan dichos visitantes en ocasiones se convierten en actos vandálicos que perjudican a los habitantes de dicha cueva, tal como lo muestran la cantidad de pintas en las paredes internas de la cueva y la basura que dejan, así como el uso de antorchas impregnadas con gasolina u otro combustible para alumbrarse. Estas actividades molestan a las colonias, sobre todo a las de maternidad, teniendo efectos negativos en ellas, sobre todo si tomamos en

cuenta que los murciélagos son sensibles al disturbio directo o indirecto, tanto de sus refugios como de sus alrededores, lo cual incide en detrimento de sus poblaciones (McCracken, 1989). En caso de continuar e incrementarse estas actividades, la estabilidad de las colonias se pondría en riesgo, pudiendo amenazar así la existencia de la comunidad que habita este refugio. En la actualidad, se tiene conocimiento de la elaboración de proyectos tentativos para la utilización de la cueva como un atractivo “ecoturístico”, en los cuales se tiene contemplado la realización de visitas guiadas al interior de la cueva y poner iluminación para facilitar el acceso y la observación de la misma, lo cual en caso de llevarse a cabo, pondría en grave riesgo la existencia no solo de la comunidad de murciélagos, sino también la de los organismos que dependen de ellos. De esta manera estamos hablando que de llevarse a cabo estos proyectos y actividades, la pérdida de la biota presente en la cueva “El Salitre” sería inminente en el corto plazo.

Un problema adicional, es la alteración del hábitat donde los murciélagos realizan sus actividades de alimentación. La mayoría de los murciélagos son muy sensibles a la pérdida o modificación de su hábitat, lo cual resulta en una disminución de la abundancia y diversidad comunitarias a nivel local, al disminuir sus áreas de forrajeo y, por lo tanto, la disponibilidad de alimento. A este respecto, en México las selvas bajas caducifolias han sido altamente deterioradas por la conversión de la vegetación para el establecimiento de áreas agrícolas y por las actividades ganaderas. Esta bien documentado que los bosques poco alterados o vírgenes tiene una mayor diversidad y un mayor número de individuos en comparación con los bosques que han sido degradados o convertidos a otros usos (Zubaid, 1993), aún cuando en estos últimos el número absoluto de individuos permanezca a niveles altos (Brosset *et al.*, 1993, Estrada *et al.*, 1993; Ochoa, 2000). Los bosques proporcionan a los animales importantes recursos como lo son el alimento y los refugios (Zubaid, 1993; Brosset *et al.*, 1993). En consecuencia es de esperarse que la eliminación de la vegetación arbórea condicione una disminución drástica en las fuentes de alimento y los estratos de movilidad (Ochoa, 2000), lo cual afecta, a su

vez, los estratos tróficos y la composición comunitaria de las especies. La alteración de las selvas ocasiona la desaparición o disminución de ciertos grupos de murciélagos, principalmente aquellos que tienen dietas altamente especializadas (Medellín *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2000). En contraparte provoca también la aparición de otros grupos que aprovechan los cambios estructurales de la vegetación (Ochoa, 2000). Todos estos cambios se ven reflejados tanto en la simplificación de la estructura trófica como en la composición de las comunidades de quirópteros.

Por otra parte, las actividades agrícolas intensivas (mediante el uso de pesticidas), repercuten en detrimento de las actividades de forrajeo de los murciélagos, puesto que la calidad del hábitat se ve disminuida en términos de disponibilidad de presas (Wickramasinghe *et al.*, 2003). De igual forma las actividades ganaderas alteran la calidad del hábitat. El ganado muchas veces es dejado pacer en áreas selváticas no muy densas, alimentándose de la vegetación nativa, lo cual ocasiona una disminución en la diversidad florística y composición fisonómica de la vegetación (Stern *et al.*, 2002). Por otra parte, las actividades agrícolas al ampliarse, disminuyen cada vez más las áreas de forrajeo de los murciélagos (a excepción de los hematófagos), con las repercusiones ya mencionadas anteriormente.

La gran riqueza y la abundancia de murciélagos no son las únicas razones por lo que la cueva debe protegerse. Hay que tomar en cuenta que las cuevas de México albergan una de las faunas cavernícolas más ricas y diversas del mundo (Redell, 1981), pudiendo encontrarse no solo vertebrados, sino también una gran diversidad de invertebrados como insectos, ácaros, escorpiones, arañas, amblipígididos, entre otros; así como hongos y bacterias, que se alimentan de la materia orgánica depositada en el piso. Estos organismos cavernícolas han sufrido cambios y modificaciones estructurales y fisiológicas a través de la selección natural, alcanzando una compleja adaptación al aislamiento y obscuridad imperantes en estos refugios, hechos de suma importancia desde el punto de vista evolutivo

(Hoffman *et al.*, 1987). Por ello, refugios con estas características de diversidad constituyen un fenómeno natural no muy común. Además hay que añadir la importancia ecológica, económica y de salud que tienen los murciélagos que habitan esta cueva. Por ello, la comunidad cavernícola de la cueva “El Salitre” debe ser conservada y manejada adecuadamente, no solo para mantener el enorme acervo biológico contenido en ella y formado en el transcurso del tiempo, sino también para la realización de futuros estudios biológicos que permitan entender varios aspectos aún desconocidos sobre este grupo de organismos.

12. CONCLUSIONES

La comunidad de murciélagos presente en la cueva “El Salitre” tiene tanto una gran riqueza de especies como una gran abundancia. En consecuencia, la diversidad es relativamente grande, aunque presenta cambios a lo largo del año y entre la temporada de lluvias y secas, determinados en gran medida por los cambios en la abundancia de las especies *Pteronotus personatus*, *P. davyi*, *P. parnellii* y *Mormoops megalophylla*, las cuales son las más dominantes de la comunidad cavernícola. En la cueva “El Salitre”, la abundancia de cada una de las especies es muy variable a lo largo del tiempo, presentando cambios a lo largo del año y entre las temporadas de lluvia y sequía. En las poblaciones de *Pteronotus parnellii*, *Mormoops megalophylla*, *Natalus stramineus* sus fluctuaciones se deben en gran parte a la ocupación temporal de la cueva.

De las doce especies que se refugian en esta cueva, cuatro forman grandes colonias (*Pteronotus personatus*, *P. davyi*, *P. parnellii* y *Mormoops megalophylla*), dos forman colonias moderadas (*Natalus stramineus* y *Glossophaga soricina*) y dos colonias pequeñas (*Macrotus waterhousii* y *G. morenoi*). El tamaño poblacional de estas colonias varía temporalmente. *Desmodus rotundus*, *Balantiopteryx plicata*, *G. commissarissi* y *Glyphonycteris sylvestris* ocupan la cueva ocasionalmente y no forman colonias en la cueva, por lo que no forman parte de la comunidad.

De acuerdo a su morfología alar, las cuatro especies de mormópidos utilizan espacios abiertos rodeados de obstáculos al realizar sus actividades de forrajeo, capturando insectos aéreos en pleno vuelo. *Natalus stramineus* utiliza espacios con gran cantidad de obstáculos, forrajeando muy cerca de la vegetación, por lo que es capaz de “recolectar” pequeños insectos de sustrato. *G. soricina* y *M. waterhousii* utilizan también espacios con gran cantidad de obstáculos en sus actividades de

forrajeo, “recolectando” su alimento. *G. soricina* se alimenta de néctar-polen, frutas e insectos y *M. waterhousii* de insectos y frutas.

La comunidad esta constituida predominantemente por insectívoros aéreos, seguido por los nectarívoros y una proporción muy escasa de insectívoros de sustrato y hematófagos. Esta composición gremial no presenta cambios significativos a lo largo del año, ni entre estaciones. Esto indica un alto nivel de interacción entre las especies insectívoras en la búsqueda de alimento. Las diferencias entre estas especies en el uso del hábitat, su morfología, su capacidad para volar grandes distancias y en sus abundancias a lo largo del tiempo sugieren que entre los murciélagos que integran la comunidad cavernícola de la cueva “El Salitre”, hay una repartición de los recursos que les permite minimizar la competencia, lo cual su vez permite la coexistencia de las especies en la comunidad a lo largo del tiempo.

Pteronotus davyi, *P. personatus*, *P. parnellii*, *Mormoops megalophylla* y *Natalus stramineus* presentan un patrón monoéstrico estacional, el cual esta altamente sincronizado con la temporada de lluvias. Los nacimientos ocurren al principio de la época de lluvias, lo cual sugiere un ajuste reproductivo por parte de estas especies para que las madres lactantes y las crías en desarrollo tengan una mayor disponibilidad de alimento para satisfacer sus necesidades energéticas durante este periodo. *Macrotus waterhousii* presenta un patrón monoéstrico no estacional asincrónico, ocurriendo los nacimientos a lo largo del año. *Glossophaga soricina* presenta un patrón poliéstrico bimodal estacional teniendo dos picos reproductivos ambos en la época de sequía, lo cual muestra una alta capacidad adaptativa de esta especie para ajustar sus estrategias reproductivas, sobre todo en hábitats tropicales muy estacionales.

13. REFERENCIAS CITADAS

- Adams, J. K. 1989. *Pteronotus davyi*. *Mammalian Species*. 346: 1-5.
- Aguirre, L. F. 2002. Structure of a neotropical savanna bat community. *Journal of Mammalogy*. 83: 775-784.
- Aguirre, L. F., A. Herrel, R. van Damme y E. Matthysen. 2002. Ecomorphological análisis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. *Proceedings of the Royal Society of London*. 269: 1271-1278.
- Aldridge, H. D. J. N. y I. L. Rautenbach. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology*. 56: 763-778.
- Altringham, J. D. 2001. *Bats: Biology and Behavior*. Oxford University Press, New York. 262 pp.
- Álvarez, T., S. T. Álvarez-Castañeda y J. C. López-Vidal. 1994. Claves para murciélagos mexicanos. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. 64 pp.
- Alvarez, J., M. R. Willig, J. K. Jones Jr. y W. D. Webster. 1991. *Glossophaga soricina*. *Mammalian Species*. 379: 1-7.
- Anderson, S. 1969. *Macrotus waterhousii*. *Mammalian Species*. 1: 1-4.
- Andrewartha, H. G. y L. C. Birch. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago. 782 pp.
- Anthony, E. L. P. 1988. Age determination in bats. Pp. 47-58. en: *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats* (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institute Press, Washington, D. C., 533 pp.
- Arita, H. T. 1993. Conservation Biology of the cave bats of México. *Journal of Mammalogy*. 74: 693-702.
- Arita, H. T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *Journal of Animal Ecology*. 66: 83-97.

- Arita, H. T. y J. A. Vargas. 1995. Natural history, interspecific association, and incidence of cave bats of Yucatán, México. *Southwestern Naturalist*. 40: 29–37.
- Arroyo-Cabrales, J. y J. K. Jones, Jr. 1988. *Balantiopteryx plicata*. *Mammalian Species*. 301: 1-4.
- Barbour, R. W. y W. H. Davis. 1969. *Bats of America*. University Press of Kentucky, Lexington, 286 pp.
- Bateman, G. C. y T. A. Vaughan. 1974. Nightly activities of mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*. 55: 45-65.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Third edition. Blackwell Science, Oxford, England. 1068 pp.
- Bernard, E. 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 17: 115-126.
- Black, H. L. 1974. A north temperate bat community: structure and prey populations. *Journal of Mammalogy*. 55: 138-157.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*. 24: 359-408.
- Boada, C., S. Burneo, T. de Vries y D. S. Tirira. 2003. Notas ecológicas y reproductivas del murciélago rostro de fantasma *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en San Antonio de Pichincha, Pichincha, Ecuador. *Mastozoología Neotropical*. 10: 21-26.
- Bradbury, J. W. 1977. Social organization and communication. Pp. 1-72, en: *Biology of bats*. Vol. III (W. A. Wimsatt, ed.), Academic Press, New York. 651 pp.
- Bradbury, J. W. y S. L. Vehrencamp. 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. I. Field studies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1: 337-381.
- Brosset, A., P. Charles-Dominique, A. Cockie, J. F. Cosson y D. Masson. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology*. 74: 1974-1982.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in Neotropical Deciduous Forests. Pp. 195-220, en: *Seasonally Dry Tropical Forests* (S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 468 pp.

- Ceballos, G., Arroyo-Cabrales, J., y R. A. Medellín. 2002. The Mammals of México: composition, distribution, and conservation status. Occasional Papers of Museum of Texas Tech University, 218: 1-27.
- Ceballos, G., T. H. Fleming, C. Chávez y J. Nassar. 1997. Annual population cycle of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera, Phyllostomidae) at roost near Chamela, Jalisco, México. Journal of Mammalogy. 78: 1220-1230.
- Chávez, C. y G. Ceballos. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. Revista Mexicana de Mastozoología. 5: 27-44.
- Cody M. L. y J. M. Diamond. 1975. Ecology and Evolution of Communities. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts. 545 pp.
- Connell, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities. Pp. 460-490, en: *Ecology and Evolution of Communities* (M. L. Cody y J. M. Diamond, eds). Belknap Press. Cambridge, Massachusetts. 545 pp.
- Connor, E. H. y D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition?. Ecology. 60: 1132-1140.
- Crome, F. H. y G. C. Richards. 1988. Bats and gaps: microchiropteran community structure in a Queensland rain forest. Ecology. 69: 1960-1969.
- Cumming, G. S. y R. T. F. Bernard. 1997. Rainfall, food abundance and timing of parturition in African bats. Oecologia. 111: 309-317.
- Eisenberg, J. F. y K. H. Redford. 1999. Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics. University of Chicago Press, Chicago. Vol. III, 609 pp.
- Erickson, J. L. y S. D. West. 2002. The influence of regional climate and nightly weather conditions on activity patterns of insectivorous bats. Acta Chiropterologica. 4: 17-24.
- Erkert, H. G. 1982. Ecological aspects of bat activity rhythms. Pp. 201–242, en: *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York, 425 pp.
- Escalona-Segura, G., J. A. Vargas-Contreras y L. Interián-Sosa. 2002. Registros importantes de mamíferos para Campeche, México. Revista Mexicana de Mastozoología. 6: 99-103.

- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 17: 626-646.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y D. Meritt, Jr. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural hábitats at Los Tuxtlas, México. *Ecography*. 16: 309-318.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist y D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica*. 24: 440-446.
- Findley, J. S. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge University Press. 167 pp.
- Findley, J. S. y H. Black. 1983. Morphological and dietary structuring of a Zambian insectivorous bat community. *Ecology*. 64: 625-630.
- Findley, J. S. y D. E. Wilson 1982. Ecological significance of chiroptean morphology. Pp. 243-258, en: *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York. 425 pp.
- Fleming, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. Pp. 287-325, en *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York. 425 pp.
- Fleming, T. H. 1986. The structure of the Neotropical bats communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural*. 59: 135-150.
- Fleming, T. H. 1988. *The short-tailed fruit bat: a study in plant–animal interactions*. University of Chicago Press, Chicago. 365 pp.
- Fleming, T. H. y E. R. Heithaus. 1986. Seasonal foraging behavior of *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*. 67: 660-671.
- Flemming, T. H., E. T. Hooper y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bats communities structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology*. 53: 555-569.
- Flores, V. O. y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y Conservación en México: Vertebrados, Vegetación y Uso del Suelo*, 2^{da} ed., CONABIO, UNAM. México, D. F., 439 pp
- Francis, C. M. 1989. A comparison of mist nets and two designs of harp traps for capturing bats. *Journal of Mammalogy*. 70: 865–870.

- Freeman, P. W. 1981. A multivariate study of the family Molossidae (Mammalia: Chiroptera): morphology, ecology, evolution. *Fieldiana Zoologica*. 7: 1–173.
- Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*. 78: 57-74.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 4^{ta} ed., Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F., 217 pp.
- Gardner, A. L. 1962 a. Bat records from the Mexican states of Colima and Nayarit. *Journal of Mammalogy*. 43: 102-103.
- _____ . 1962 b. A new bat of the genus *Glossophaga* from Mexico. *Los Angeles Co. Mus. Contrib. Sci.* No. 54, 7 pp.
- Gardner, A. L. 1977. Food habits. Pp. 293-350, en: *Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae*, part II (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter, eds.). Special Publications, The Museum, Texas Tech University, Lubbock. 13: 1-364.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and Floristic composition of neotropical dry forests. Pp. 146-194 en: *Seasonally Dry Tropical Forests* (S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 468 pp.
- González, E. C., J. Ramírez-Pulido y C. Galindo-G. 2000. Patrón reproductivo de *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en una zona de selva baja caducifolia. Libro de Resúmenes del V Congreso Nacional de Mastozoología, Mérida, Yucatán, México. 131 pp.
- Gorchov, D. L., F. Cornejo, C. Ascorra y M. Jaramillo. 1995. Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. *Oikos*. 74: 235-250.
- Graham, G. L. 1988. Interspecific association among Peruvian bats at diurnal roosts and roost sites. *Journal of Mammalogy*. 69: 711-720.
- Granjon, L., J. F. Cosson, J. Judas y S. Ringuet. 1996. Influence of tropical rain forest fragmentation on mammal communities in French Guiana: short-term effects. *Acta Oecologica* 17: 673-684.
- Greenhall A. M., G. Joermann y U. Schmidt. 1983. *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*. 202: 1-6.

- Hall, E. R. y W. W. Dalquest. 1963. The mammals of Veracruz. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 14:165-362.
- Handley, C. O. Jr. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. Brigham Young University, Sciences Bulletin, Biological Series 20: 1-89.
- Happold, D. C. D. y M. Happold. 1990. Reproductive strategies of bats from Africa. Journal of Zoology. 222: 557-583.
- Heithaus, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. Pp. 327-367, en *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York. 425 pp.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming y P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. Ecology. 4: 841-854.
- Heller, K. G. y M. Volleth. 1995. Community structure and evolution of insectivorous bats in the paleotropics and neotropics. Journal of Tropical Ecology. 11: 429-442.
- Herd, R. M. 1983. *Pteronotus parnellii*. Mammalian Species. 209: 1-5.
- Hill, J. E. y J. D. Smith. 1984. Bats: A natural history. University of Texas Press, Austin, Texas. 243 pp.
- Hoffmann, A., J. G. Palacios-Vargas y J. B. Morales-Malacara. 1986. Manual de Bioespeleología. UNAM. México, D. F., 274 pp.
- Hopkins, H. L., C. Sánchez-Hernández, M. de L. Romero-Almaraz, L. M. Gilley, G. D. Schnell y M. L. Kennedy. 2003. Flight speeds of four species of neotropical bats. Southwestern Naturalist. 48: 711-714.
- Humphrey, S. R. 1975. Nursery roosts and community diversity of Neartic bats. Journal of Mammalogy. 56: 321-346.
- Humphrey, S. R. y F. J. Bonaccorso. 1979. Population and Community ecology. Pp. 409-441, en: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*, part III (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter, eds.). Special Publications, The Museum, Texas Tech University, Lubbock. 16: 1-441.
- Humphrey, S. R., F. J. Bonaccorso y T. L. Zinn. 1983. Guild structure of surface-gleaning bats in Panama. Ecology. 64: 284-294.

- Hutchenson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Ecology*. 29: 151-154.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?. *American Naturalist*. 93: 145-159.
- Ibáñez, C., J. Juste, R. López-Wilchis, L. V. Albuja y A. G. Núñez. Echolocation of three species of sac-winged bats (*Balantiopteryx*). *Journal of Mammalogy*. 83: 1049-1057.
- Iñiguez-Dávalos, L. I. 1993, Patrones ecológicos en la comunidad de murciélagos de la Sierra de Manantlán. Pp. 355-370 en: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, Publs. Espec. 1: 1-464.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130-137, en: *Biodiversity* (E. O. Wilson, ed.). National Academy Press, Washington, D. C., 521 pp.
- Janzen, D. H y T. W. Schoener. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*. 49: 96-110.
- Jerret, D. P. 1979. Female reproductive patterns in nonhibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility*. 56: 369-378.
- Kalko, E. K. V. 1997. Diversity in tropical bats, Pp. 13-43, en: *Tropical biodiversity and systematics*. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems, Bonn, 1994 (H. Ulrich, ed.). Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany.
- Kalko, E. K. V., C. O. Handley, Jr. y D. Handley. 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. Pp. 503-553, en: *Long-term studies of vertebrate communities* (M. L. Cody and J. A. Smallwood, eds.). Academic Press. 597 pp.
- Kennedy, M. L., T. L. Best y M. J. Harvey. 1984. Bats of Colima, Mexico. *Mammalia*. 48: 397-408.
- Kennedy, M. L., P. K. Price y O. S. Fuller. 1977. Flight speeds of five species of neotropical bats. *Southwestern Naturalist*. 22: 401-404.
- Kingston, T., G. Jones, A. Zubaid y T. H. Kunz. 2000. Resource partitioning in rhinolophoid bats revisited. *Oecologia*. 124: 332-342.

- Krebs, Ch. J. 1994. Ecology: The experimental Analysis of Distribution and Abundance. 4th edition. Harper Collins College Publishers. 801 pp.
- Kunz, T. H. 1982. Roosting ecology of bats. Pp. 1-55, en: *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York. 425 pp.
- Kunz, T. H. y L. F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Pp. 3-89, en: *Bat ecology* (T. H. Kunz y M. B. Fenton, eds.). University of Chicago Press, Chicago. 779 pp.
- Kunz, T.H. y A. Kurta. 1988. Capture methods and holding devices. Pp. 1-29. en: *Ecological and Behavioural Methods for the Study of Bats* (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institute Press. Washington, D. C., 533 pp.
- LaVal, R. K. y H. S. Fitch. 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. Occasional Papers of Natural History Museum, University of Kansas. 69: 1-28.
- Lawton, J. H. y D. R. Strong. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist*. 118: 317-338.
- Lewis, S. E. 1995. Roost fidelity of bats: a review. *Journal of Mammalogy*. 76: 481-496.
- Lim, B. K. y M. D. Engstrom. 2001. Bat community structure at Iwokrama Forest, Guyana. *Journal of Tropical Ecology*. 17: 647-665.
- Maas, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pp. 399–422. en: *Seasonally Dry Tropical Forests* (S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 468 pp.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row Publishers, New York. 269 pp.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey. 179 pp.
- Martínez-Coronel, M. G. Pérez y J. P. Albores. 1996. Los murciélagos de la cueva “Los Laguitos” su importancia biológica y social. *Revista UNICACH*. 1: 10-18.
- Martino, G. A., J. Aranguren y A. Arends. 1997. Chiropterans associated to Piedra Honda cave (Paraguana Peninsula, Venezuela): Its importance as biological reserve. *Acta Científica Venezolana*. 48: 182-187.

- McCracken, G. F. 1989. Cave conservation: special problems of bats. *Bulletin of the National Speleological Society*. 51: 47–51.
- McKenzie, N. L. y J. K. Rolfe. 1986. Structure of bat guilds in the Kimberley mangroves, Australia. *Journal of Animal Ecology*. 55: 401-420.
- McKenzie, N. L., A. C. Gunnell, M. Yani y M. R. Williams. 1995 Correspondence between flight morphology and foraging ecology in some palaeotropical bats. *Australian Journal of Zoology*. 43: 241–257.
- McNab, B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*. 52: 352-358.
- McNab, B. K. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. Pp. 151–196 en: *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York. 425 pp.
- Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp. 333-354 en: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Asoc. Mexicana de Mastozoología, Pubs. Espec. 1: 1-464.
- Medellín, R. y O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats in Chiapas, Mexico. *Biotropica*. 31: 478-485.
- Medellín, R. A. y W. López-Forment. 1986. Las cuevas: un recurso compartido. *Anales del Instituto de Biología. UNAM, Serie Zoología*. 56: 1027-1034.
- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. Sánchez. 1997. Identificación de los Murciélagos de México: clave de campo. *Asociación Mexicana de Mastozoología A. C. Publicaciones Especiales No. 2, México, D. F.*, 83 pp.
- Medellín, R. A., M. Equihua y M. A. Amin. 2000. Bats diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical forest. *Conservation Biology*. 14: 1666-1675.
- Mickleburgh, S. P., A. M. Hutson y P. A. Racey. 2002. A review of the global conservation status of bats. *Oryx*. 36: 18-34.
- Mitchell, G. C. 1967. Population Study of the funnel-eared bat (*Natalus stramineus*) in Sonora. *Southwestern Naturalist*. 12: 172-175.
- Molles, M. C. 1999. *Ecology: Concepts and Applications*. Ed. McGraw-Hill. 509 pp.

- Mooney, H. A., S. H. Bullock y E. Medina. 1995. Introduccion. Pp. 1-8 en: *Seasonally Dry Tropical Forests* (S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 468 pp.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review Ecology and Systematic*. 17: 67-88.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1995. Dry forest of Central America and the Caribbean. Pp. 9-34 en: *Seasonally Dry Tropical Forests* (S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 468 pp.
- Neuweiler, G. 2000. *The Biology of Bats*. Oxford University Press, New York. 310 pp.
- Norberg, U. M. 1994. Wing design, flight performance and habitat use in bats. Pp. 205-239, en: *Ecological morphology* (P. C. Wainwright y S. M. Reilly eds.). University of Chicago Press, Chicago. 367 pp.
- Norberg, U. M. y J. M. V. Rayner. 1987. Ecological Morphology and Flight in Bats (Mammalia: Chiroptera): Wing Adaptations, Flight Performance, Foraging Strategy and Echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 316: 335-427.
- Novick, A. 1977. Acoustic Orientation. Pp. 73-287, en: *Biology of bats*. Vol. III (W. A. Wimsatt, ed.). Academic Press, New York. 651 pp.
- O'Connell, M. A. 1989. Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. *Journal of Mammalogy*. 70: 532-548.
- Ochoa, J. 2000. Efectos de la extracción de maderas sobre la diversidad de mamíferos pequeños en bosques de tierras bajas de la Guayana Venezolana. *Biotropica*. 32: 146-164.
- Patterson, B. D., M. R. Willig y R. D. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. Pp. 536-579, en: *Bat ecology* (T. H. Kunz y M. B. Fenton, eds.). University of Chicago Press, Chicago. 779 pp.
- Pianka, E. 1988. *Evolutionary Ecology*. Harper & Row Publishers, New York. 468 pp.
- Polaco, O. J., J. Arroyo-Cabrales y J. K. Jones Jr. 1992. Noteworthy records of some bats from Mexico. *The Texas Journal of Science*. 44: 331-338.
- Racey, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp. 57-104 en: *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York. 425 pp.

- Racey, P. A. 1988. Reproductive assessment in bats. Pp. 31-45. en: *Ecological and Behavioural Methods for the Study of Bats* (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institute Press. Washington, D.C., 533 pp.
- Racey, P. A. y A. C. Entwistle. 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. Pp. 363-414, en: *Reproductive Biology of Bats* (E. G. Crichton y P.H. Kruntzsch, eds.). Academic Press, London. 510 pp.
- Ramírez-Pulido, J. y M. A. Armella. 1987. Activity patterns of Neotropical bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Guerrero, México. *Southwestern Naturalist*. 32: 363-370.
- Ramírez-Pulido, J., M. A. Armella y A. Castro-Campillo. 1993, Reproductive patterns of three neotropical bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Guerrero, Mexico. *Southwestern Naturalist*. 38: 24-29.
- Reagan, D. P. y R. B. Waide. 1996. *The Food Web of a Tropical Rain Forest*. University of Chicago Press, Chicago. 616 pp.
- Reddell, J. R. 1981. A review of the cavernícola fauna of México, Guatemala y Belize. *Texas Memoriam Museum, The University of Texas at Austin, Bulletin*. 27: 1-327.
- Reid, F. A. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press, New York. 334 pp.
- Rezsutek, M. y G. N. Cameron. 1993. *Mormoops megalophylla*. *Mammalian Species*. 448: 1-5.
- Ricklefs, R. E. 1996. *The economy of nature: a textbook in basic ecology*. 3rd edition. W. H. Freeman, New York. 576 pp.
- Ricklefs, R. E. y D. Schluter. 1993. *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago. 414 pp.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*. 37: 317-350.
- Roughgarden, J y J. Diamond. 1986. Overview: the role of species interactions in community ecology. Pp. 333-343, en: *Community Ecology* (J. Diamond y T. J. Case, eds.). Harper & Row Publishers, New York. 665 pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D. F., 432 pp.

- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*. 14: 3-21.
- Sánchez-Casas, N. y T. Álvarez. 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana*. 81: 23-62.
- Sánchez-Hernández, C. y M. L. Romero-A. 1995. Murciélagos de Tabasco y Campeche: una propuesta para su conservación. Cuadernos del Instituto de Biología, No. 24., UNAM, México, D. F., 207 pp.
- Sánchez-Hernández, C., C. B. C. Tapia, A. N. Garduño, E. C. Corona y M. A. G. Hidalgo. 1985. Notes on distribution and reproduction of bats from coastal regions of Michoacan, Mexico. *Journal of Mammalogy*. 66: 549-553.
- Sánchez-Hernández, C., M. de L. Romero-Almaraz, G. D. Schnell, M. L. Kennedy, T. L. Best, R. D. Owen y C. López-González. 2002. Bats of Colima, Mexico: new records, geographic distribution, and reproductive condition. *Occasional Papers, Oklahoma Museum of Natural History*. 12: 1-23.
- Saunders, M. B. y R. M. R. Barclay. 1992. Ecomorphology of insectivorous bats: a test of predictions using two morphologically similar species. *Ecology*. 73: 1335-1345.
- Schaldach, W. J. y C. A. McLaughlin. 1960. A new genus and species of glossophagine bat from Colima, Mexico. *Los Angeles Co. Mus. Contrib. Sci. No. 37*, 8 pp.
- Schluter, D. y R. E. Ricklefs. 1993. Species Diversity: An Introduction to the Problem. Pp. 1-10, en: *Species diversity in ecological communities* (R. E. Ricklefs y D. Schluter, eds.). University of Chicago Press, Chicago. 414 pp.
- Schoener, T. W. 1984. Size differences among sympatric, bird-eating hawks: a worldwide survey. Pp. 254-281, en: *Ecological communities: Conceptual Issues and the Evidence* (D. R. Strong Jr., D. Simberloff, L. G. Abele y A. B. Thistle, eds.). Princeton University Press. 613 pp.
- Schoener, T. W. 1986. Resource partitioning. Pp. 91-126, en: *Community Ecology: Pattern and Process* (J. Kikkawa y D. J. Anderson, eds.). Blackwell Scientific Publications. 432 pp.
- Schulze, M. D., N. E. Seavy y D. F. Whitacer. 2000. A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica*. 32: 174-184.
- Schum, M. 1984. Phenetic structure and species richness in North and Central America bat faunas. *Ecology*. 65: 1315-1324.

- Simberloff, D. S. y W. Boecklen. 1981. Santa Rosalia reconsidered. *Evolution*. 35: 1206-1228.
- Simberloff, D. y T. Dyan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22: 115-143.
- Soriano, P. J. 2000. Functional structure of bat communities in tropical rainforests and Andean cloud forests. *Ecotropicos*. 13: 1-20.
- Stata Corporation. 2003. *Stata Statistical Software: release 8.0*. College Station.
- Stern, M., M. Quesada y K. E. Stoner. 2002. Changes in composition and structure of a tropical dry forest following intermittent cattle grazing. *Revista de Biología Tropical*. 50: 1021-1034.
- Stevens, R. D. y M. R. Willig. 2000. Density compensation in New World bat communities. *Oikos*. 89: 367-377.
- Stiling, D. P. 1996. *Ecology: Theories and Applications*. 2nd ed. Prentice Hall, New Jersey. 539 pp.
- Stoner, K. E. 2001. Differential habitat use and reproductive patterns of frugivorous bats in tropical dry forest of northwestern Costa Rica. *Canadian Journal of Zoology*. 79: 1626-1633.
- Strong, D. R., L. A. Szyska y D. Simberloff. 1979. Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*. 33: 897-913.
- Terborgh, J. y S. Robinson. 1986. Guilds and their utility in ecology. Pp. 65-90, en: *Community Ecology: Pattern and Process* (J. Kikkawa y D. J. Anderson, eds.). Blackwell Scientific Publications. 432 pp.
- Trajano, E. 1984. Ecologia de populações de morcegos cavernícolas em uma região cárstica do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 2: 255-320.
- Trajano, E. y E. A. Gimenez. 1998. Bat community in a cave from eastern Brazil, including a new record of *Lionycteris* (Phyllostomidae, Glossophaginae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 33: 69-75.
- Trejo, I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas. Boletín del Instituto de Geografía*. 39: 40-52.

- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*. 94: 133-142.
- Tuttle, M. D. y D. Stevenson. 1982. Growth and survival of bats. Pp. 105–150 en: *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, New York. 425 pp.
- Villa-Ramírez, B. 1967. Los murciélagos de México: su importancia en la economía y la salubridad-su clasificación sistemática. Instituto de Biología. UNAM, México, D. F., 491 pp.
- Vaughan, N. J., S. Parsons, K. E. Barlow y M. R. Gannon. 2004. Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. *Acta Chiropterologica*. 6: 75–90.
- Wainwright, P. C. y S. M. Reilly. 1994. *Ecological morphology: integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago. 376 pp.
- Warner, R. M. 1985. Interspecific and temporal dietary variation in an Arizona bat community. *Journal of Mammalogy*. 66: 45-51.
- Webster, W. D. y J. K. Jones, Jr. 1985. *Glossophaga mexicana*. *Mammalian Species*. 245: 1-2.
- Webster, W. D. y J. K. Jones, Jr. 1993. *Glossophaga commissarisi*. *Mammalian Species*. 446: 1-4.
- Whitaker, J. O., Jr. 1992. Food of the evening bat *Nycticeius humeralis* from Indiana. *American Midland Naturalist*. 127: 211-214.
- Whitaker, J. O., Jr. 1995 a. Food of the big brown bat *Eptesicus fuscus* from maternity colonies in Indiana and Illinois. *American Midland Naturalist*. 134: 346-360.
- Whitaker, J. O., Jr. 1995 b. Food availability and opportunistic versus selective feeding in insectivorous bats. *Bat Research News*. 35: 75–77.
- Whitaker, J. O., Jr. 2004. Prey selection in a temperate zone insectivorous bat community. *Journal of Mammalogy*. 85: 460-469.
- Whitaker, J. O., Jr., C. Neefus y T. H. Kunz. 1996. Dietary variation in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Journal of Mammalogy*. 77: 716-724.

- Wickramasinghe, L. P., S. Harris, G. Jones y N. Vaughan. 2003. Bat activity and species richness on organic and conventional farms: impact of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology*. 40: 984-993.
- Wiens, J. A. 1989 a. *The ecology of bird communities: Foundations and patterns*. Vol.1, Cambridge University Press. 539 pp.
- _____. 1989 b. *The ecology of bird communities: Processes and variations*. Vol.2, Cambridge University Press. 316 pp.
- Willig, M. R. 1985. Reproductive patterns of bats from Caatingas and Cerrado biomes of Northeast Brazil. *Journal of Mammalogy*. 66: 668-681.
- Willig, M. R., G. R. Camilo y S. J. Noble. 1993. Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from edaphic Cerrado habitats of Brazil. *Journal of Mammalogy*. 74: 117-128.
- Willig, M. R. y M. R. Gannon. 1996. Mammals. Pp. 399–432 en: *The Food Web of a Tropical Rain Forest* (D. P. Reagan y R. B. Waide, eds.). University of Chicago Press, Chicago. 616 pp.
- Willig, M. R. y M. P. Moulton. 1989. The role of stochastic and deterministic processes in structuring neotropical bat communities. *Journal of Mammalogy*. 70: 323-329.
- Willig, M. R. y K. W. Selcer. 1989. Bat species density gradients in the New World: a statistical assessment. *Journal of Biogeography*. 16: 189-195.
- Wilson, D. E. 1979. Reproduction in Neotropical bats. Pp. 317–378, en: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*, part III (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter, eds.). Special Publications, The Museum, Texas Tech University, Lubbock. 16: 1-441.
- Wilson, D. E., C. F. Ascorra y S. Solari. 1997. Bats as indicators of habitat disturbance. Pp. 613-626, en *Manu: the biodiversity of southeastern Peru* (D. E. Wilson y A. Sandoval, eds.). Smithsonian Institution, Washington, D.C., 672 pp.
- Zortea, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Biology*. 63: 159-168.
- Zubaid, A. 1993. A comparison of the bat fauna between a primary and fragmented secondary forest in Peninsular Malaysia. *Mammalia*. 57: 201-206.

14. ANEXOS

Anexo 1. Fechas de captura y temperaturas ambientales registradas, al inicio y final de cada sesión de captura. Se incluye la fase lunar más próxima en cada sesión, así como otros eventos. Abreviaturas para fase lunar: Lu Lle= luna llena, 4^{to} Cre= cuarto creciente, 4^{to} Me= cuarto menguante; para eventos: DH= disturbio humano días previos, Neb= presencia temporal de neblina, Llov= llovizna ligera.

	Fecha	Tiempo de captura (hr.)		Temperatura (°C)		Fase Lunar	Eventos
		Inicio	Fin	Inicial	Final		
2003	2-agosto	19:30	21:00	23.7	23.4	4 ^{to} Me	
	18-septiembre	18:45	21:45	24.9	24.7	Lu Lle	
	20-septiembre	18:40	21:40	25.5	23.8		
	11-noviembre	18:30	21:20	26.8	27.3	4 ^{to} Cre	
	13-noviembre	18:30	21:20	27.7	26.9		
	27-diciembre	18:50	21:50	25.0	23.1	4 ^{to} Me	Neb
	28-diciembre	18:30	21:30	25.0	24.2	4 ^{to} Cre	
	13-febrero	19:00	21:50	24.3	21.8		DH, Neb
	14-febrero	19:00	21:00	25.3	24.3		
	2004	26-marzo	19:20	22:20	27.5	26.0	4 ^{to} Me
27-marzo		18:50	21:50	29.2	26.6	4 ^{to} Me	
27-abril		19:30	22:25	27.3	22.2		
28-abril		19:15	22:15	29.3	27.4	4 ^{to} Me	
29-mayo		19:30	22:25	27.6	27.6		DH
30-mayo		19:30	22:25	32.5	30.4		
3-julio		19:20	22:15	24.8	25.5	Lu Lle	
4-julio		19:15	22:10	26.5	25.0		
7-agosto	19:35	22:25	24.5	24.2	4 ^{to} Cre	Neb	
8-agosto	19:30	22:30	28.1	27.5		Llov	

Anexo 2. Capturas totales (incluyendo posibles recapturas) durante cada sesión de muestreo. Se incluyen las fechas en que se realizaron. Todos los meses corresponden al 2003, a excepción de febrero que corresponde al 2004. Las especies de *Glossophaga* se agruparon en un solo rubro por las dificultades en la identificación de las especies en el campo. Abreviaturas: A= entrada anterior, P= entrada posterior.

Especie	2-Ago		18-Sep		20-Sep		11-Nov		13-Nov		27-Dic		28-Dic		13-Feb		14-Feb	
	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P		
<i>Mormoops megalophylla</i>	7	2	139	131	498	197	89	231	154	733								
<i>Pteronotus parnellii</i>	68	62	20	481	8	26	8	38	9	46								
<i>Pteronotus personatus</i>	29	131	78	201	55	170	42	187	15	201								
<i>Pteronotus davyi</i>	37	83	127	82	32	114	27	199	43	255								
<i>Natalus stramineus</i>	24	0	360	9	12	19	1	7	7	2								
<i>Macrotus waterhousii</i>	6	0	25	22	10	26	2	7	3	25								
<i>Glossophaga</i>	32	0	51	0	27	5	95	14	41	6								
<i>Desmodus rotundus</i>	–	–	–	–	5	0	–	–	3	0								
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	–	–	–	–	1	0	–	–	–	–								
<i>Balantiopteryx plicata</i>	–	–	–	–	0	2	0	2	0	1								
TOTAL	203	278	800	926	648	559	264	685	275	1269								

Anexo 3. Capturas totales (incluyendo posibles recapturas) durante cada sesión de muestreo. Todos los meses corresponden al 2004. Abreviaturas iguales a las del anexo 2.

Especie	26-Mar	27-Mar	27-Abr	28-Abr	29-May	30-May	3-Jul	4-Jul	7-Ago	8-Ago
	A	P	A	P	A	P	A	P	A	P
<i>Mormoops megalophylla</i>	7	39	10	40	1	8	12	10	10	4
<i>Pteronotus parnellii</i>	0	1	35	47	1	3	70	104	3	137
<i>Pteronotus personatus</i>	40	444	50	293	133	394	48	213	65	88
<i>Pteronotus davyi</i>	24	51	158	630	86	64	85	344	81	176
<i>Natalus stramineus</i>	6	18	14	16	33	14	139	89	40	18
<i>Macrotus waterhousii</i>	1	8	1	1	1	2	2	1	10	9
<i>Glossophaga</i>	50	11	16	1	57	10	133	3	147	10
<i>Desmodus rotundus</i>	–	–	–	–	–	–	1	0	3	0
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Balantiopteryx plicata</i>	–	1	–	–	1	1	–	–	0	2
TOTAL	128	573	284	1028	313	496	490	764	359	444