

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA



Casa abierta al tiempo

Dinámica poblacional, patrón reproductivo, dieta, selección de condiciones microclimáticas y hábitos de percha de *Natalus mexicanus* (Chiroptera: Natalidae) en la parte central de Colima, México.

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias Biológicas y de la Salud

PRESENTA

JOSÉ WILLIAMS CÉSAR TORRES FLORES

Comité tutorial:

Tutor Dr. Ricardo López Wilchis

Asesor Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Asesor Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Julio de 2013

“El Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93”.

El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las
Unidades Iztapalapa y Xochimilco aprobó la tesis que presentó:

José Williams César Torres Flores

El día 5 de julio del año de 2013

Jurado:

Tutor: Dr. Ricardo López Wilchis

Asesor: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Asesor: Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Sinodal: Dr. Celia López González

Sinodal: Dr. Cornelio Sánchez Hernández

DEDICATORIA

Al amor de mi vida Maribel Aguirre Fierro y a mi hija Génesis.

Gracias por brindarme tu amor, cariño, compañía y muchas cosas más que siempre estarán en mi corazón.

A Dios quien siempre ha estado conmigo.

A mi mama, Isabel Flores Recoba, por darme su amor y apoyo incondicional.

A mi papa Roberto Torres Báez (qepd) y a mis hermanos Roberto y Oscar por su apoyo.

A mis perritos “Duque”, “Cookies” y “Candy” por los ratos de compañía y alegría que me han brindado. A mi gato “Benito” por su compañía silenciosa.

A todos aquellos que aman, estudian y protegen a la naturaleza.

AGRADECIMIENTOS

La presente tesis de grado representa un logro importante en mi carrera profesional. En su desarrollo pase por situaciones inesperadas, contratiempos y dificultades. Mi interés y deseo por formarme como investigador lograron sortear estas adversidades y llevar a buen término el presente manuscrito, donde se ven plasmados mis ideas y esfuerzos. Esto no hubiera sido posible sin el apoyo de las siguientes personas e instituciones.

Al Dr. Ricardo López Wilchis por sus sugerencias y orientación durante el desarrollo del estudio, así como por brindarme la oportunidad de colaborar con él y apoyarme desde mis inicios en el campo de la mastozoología.

Al Dr. José Alejandro Zavala Hurtado y Dr. Joaquín Arroyo Cabrales por su asesoría y sugerencias durante el desarrollo del proyecto.

A los miembros externos del jurado, Dra. Celia López González y Dr. Cornelio Sánchez Hernández por sus comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar la organización y el contenido del manuscrito final.

A los habitantes del poblado Los Ortices, Colima, por su trato amable durante mi estancia, en especial al comisario ejidal Armando Vega por su apoyo en el transporte y el trabajo de campo a lo largo del estudio, así como por su amistad y pláticas agradables.

Al Sr. Antonio Vega por permitir mi estancia en la Casa Ejidal para la realización del estudio.

A la Sra. Marisela Ortiz y su familia por su amabilidad y atenciones.

Al Biol. Alejandro Soto Castruita por su ayuda en la exploración de la cueva y en el trabajo de campo inicial.

A la M. en C. María del Carmen Herrera Fuentes por su asesoría en el muestreo y la identificación de los artrópodos. Al Dr. Abraham Kobelkowski Díaz por facilitarme el equipo fotográfico y de microscopía para el análisis de la dieta.

A los coordinadores del Doctorado en Ciencias Biológicas de la UAM por sus atenciones, especialmente al Dr. Rubén Román Ramos quien me dio su confianza y apoyo durante mi ingreso al posgrado.

A la Lic. Violeta Luna Caballero por su amabilidad y asesoría constante en los trámites administrativos.

Al CONACyT por el apoyo económico a través de la beca No.172705 para estudios de posgrado. A Idea Wild por el apoyo económico otorgado para la realización de algunos viajes de campo.

RESUMEN

Natalus mexicanus es un murciélago cavernícola ampliamente distribuido en México para el cual se desconocen varios aspectos biológicos. En el presente trabajo se estudió la dinámica poblacional, el patrón reproductivo y la dieta en una población de ésta especie presente en una cueva del estado de Colima, México. También se estudiaron las condiciones microclimáticas y los hábitos de percha en sus áreas de descanso. El muestreo se realizó mensualmente durante dos periodos anuales, desde mayo de 2005 hasta julio de 2007. Se usó una trampa de arpa para la captura de los murciélagos a los cuales se les tomaron sus datos biológicos, además que se anilló una muestra de ellos. Con el Método del Número Mínimo de Individuos Vivos y un método de conteo basado en la videograbación y la toma de fotografías de la salida de los murciélagos, se determinó que el tamaño poblacional cambio estacionalmente y a lo largo del año. En general, la población tuvo sus mayores números durante la temporada de lluvias, con picos en junio (5391 individuos) y agosto (5857) de 2006, y posteriormente disminuyó su tamaño hasta un mínimo de 200 en noviembre del mismo año. El tamaño poblacional cambio ligeramente durante diciembre-abril, y se incrementó de forma notable en mayo-junio (finales de la temporada de secas). Los cambios en el tamaño poblacional estuvieron relacionados a los picos reproductivos y movimientos estacionales. En general, durante mayo-octubre hubo más hembras que machos adultos, en noviembre la proporción se igualó y en diciembre-marzo hubo más machos que hembras, equilibrándose la proporción nuevamente en abril, lo que indica segregación sexual durante el periodo reproductivo. Se registraron hembras preñadas desde abril hasta julio, con picos en mayo y junio; las hembras lactantes fueron observadas

desde julio hasta septiembre. Los machos reproductivos fueron encontrados desde diciembre hasta febrero, principalmente en éste último mes. El patrón reproductivo es monoestro estacional, la mayoría de las cópulas sucederían desde finales de enero hasta mediados de febrero, los nacimientos ocurrieron generalmente en julio y la lactancia sucedió desde julio hasta septiembre. La abundancia de los artrópodos y el número de hembras reproductivas estuvieron correlacionados positivamente con la precipitación. La sincronización de los nacimientos y la lactancia con la temporada de lluvias, permite a las madres lactantes y juveniles acceder a una mayor cantidad de presas con el fin de satisfacer su demanda energética. El análisis de muestras fecales reveló que éste murciélago es un especialista en arañas, al constituir dicho grupo de artrópodos el 57.35% del volumen de su dieta y al aparecer en el 95% de las muestras fecales. Su dieta la complementó con lepidópteros (22.1%), coleópteros (13.4%) y dípteros (7%) de tamaño pequeño. La composición de su dieta no varió significativamente entre las temporadas de lluvias y secas, y tampoco entre los machos y las hembras, además que no dependió de la abundancia de las presas en el área. *Natalus mexicanus* voló lentamente con gran maniobrabilidad entre la vegetación, usualmente a <3.5 m de altura. La temperatura del aire y la humedad relativa en el pasaje donde percha fueron estables a lo largo del año. El primer parámetro varió en un intervalo de 25.8–26.9°C (\bar{X} =26.2) y el segundo de 92.1–100% (\bar{X} =99.3). La preferencia por temperaturas cálidas y humedad alta le permitirían a este murciélago mantener su temperatura corporal y ahorrar energía, así como mantener hidratadas sus alas. Los individuos usualmente se cuelgan en las paredes y los techos inclinados, también en cavidades de disolución y ocasionalmente en grietas, a una altura <3 m. Perchan individualmente sin estar en contacto directo, manteniendo una distancia de 5–50 cm entre ellos, probablemente para evitar la agresión intraespecífica.

ABSTRACT

Natalus mexicanus is a cave bat widely distributed in Mexico for which several biological aspects are unknown. In the present work the population dynamics, reproductive pattern, and diet of this bat species present in a cave located in the state of Colima, Mexico, were studied. Also the microclimatic conditions and roosting habits at their resting areas were investigated. The sampling was carried out monthly during two-year period from May 2005 to July 2007. A harp trap to capture of bats was used and to all captured *Natalus* were took their biological data; also a sample of them was ringed. With the Minimal Alive Number Method and a counting method based on video recording and photography of bat emergence, was determined that the population size changed seasonally and throughout the year. In general the population had their greater numbers during the rainy season, with peaks in June (5391 individuals) and August (5857) of 2006, and later decreased to 200 individuals in November of 2006. In December-April the population size changed slightly, and then increased markedly in May-June (late dry season). The changes in population size were related to reproductive peaks and seasonal movements. In general during May-October there were more females than adult males, in November the sex ratio was 1:1, in December-March there were more males than females, equalling newly the sex ratio in April, which indicate sexual segregation during the reproductive period. Pregnant females were observed from April to July, with peaks in May and June; lactating females were observed from July to September. Reproductive males were observed from December to February, mainly in the last month. This bat species has a seasonal monoestrous reproductive pattern, occurring most copulations from late January to

mid-February, the most of births occurred in July and the lactation happened from July to September. The arthropod abundance and number of reproductive females were correlated with the rainfall. The synchronization of births and lactation with the rainy season allows to the mothers and juvenile bats to access a greater number of preys to satisfy its energetic demand. The analysis of faecal samples revealed that this bat is a spider specialist, because this arthropod group composed 57.35% of volume of their diet and appeared in 95% of the faecal samples. Their diet was complemented with lepidopters (22.1%), coleopters (13.4%) and dipters (7%) of small size. The diet composition did not vary significantly between rainy and dry seasons and neither between males and females, and also did not depend of prey abundance in the area. This bat flew slowly with great manoeuvrability between vegetation, usually at <3.5 m above ground. The air temperature and relative humidity were stable throughout the year in the passage where *N. mexicanus* roosting. The first parameter fluctuated in a range of 25.8–26.9°C (\bar{X} =26.2) and the second parameter of 92.1–100% (\bar{X} =99.3). The preference for warm temperatures and high humidity would allow to this bat maintain their body temperature and save energy, as well as keep their wings properly hydrated. The bats usually hang from the walls and inclined ceilings, also occupied solution cavities and occasionally crevices, to <3 m above ground. They hang individually without direct contact to each other, keeping a distance between them of 5–50 cm, probably to avoid the intraspecific aggression.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
MARCO TEÓRICO	3
I. Dinámica poblacional	3
II. Métodos de estimación poblacional en animales	6
III. Reproducción y su relación con la alimentación	8
IV. Aspectos generales sobre la selección del hábitat	9
V. Influencia de la estacionalidad en los ciclos poblacionales de los mamíferos	10
ANTECEDENTES	13
I.1. Estudios poblacionales en murciélagos	13
I.2. Aspectos poblacionales de <i>Natalus mexicanus</i>	19
II.1. Patrones reproductivos de los murciélagos	20
II.2. Factores ambientales involucrados en la reproducción de los murciélagos	21
II.3. Aspectos reproductivos de <i>Natalus mexicanus</i>	22
III.1. Dieta de los murciélagos e importancia del alimento en su reproducción	25
III.2. Aspectos de la alimentación de <i>Natalus mexicanus</i>	27
IV.1. Condiciones microclimáticas como factor en la selección del refugio	27
IV.2. Aspectos sobre la selección microclimática de <i>Natalus mexicanus</i>	29
V.1. Características generales de la familia Natalidae	30
V.2. Especie de estudio	31
V.2.1. Aspectos taxonómicos	31
V.2.2. Descripción	32
V.2.3. Distribución geográfica	35
V.2.4. Hábitat	36
V.2.5. Estado de conservación	36
JUSTIFICACIÓN	37

HIPÓTESIS	39
OBJETIVOS	41
ÁREA DE ESTUDIO	42
MATERIAL Y MÉTODOS	46
I.1. Muestreo	46
I.2. Registro de datos biológicos	47
I.3. Marcaje	47
I.4. Estimación del tamaño poblacional	48
I.5. Determinación del sexo y su proporción	50
I.6. Estimación de la edad	50
I.7. Peso corporal y longitud del antebrazo	51
I.8. Fidelidad al refugio	51
II.1. Evaluación de la condición reproductiva	51
II.2. Estimación de la madurez sexual	52
III.1. Recolecta de heces	52
III.2. Estimación de la dieta	53
III.3. Recolecta de artrópodos	53
III.4. Estimación de la abundancia del alimento	55
III.5. Observaciones del vuelo	55
IV.1. Realización del mapa y perfil de la cueva	56
IV.2. Condiciones microclimáticas dentro y fuera de la cueva	56
V. Observación de los hábitos de percha	57
VI. Análisis estadístico	58
RESULTADOS	61
I. Dinámica poblacional	61
I.1. Tamaño poblacional	61
I.2. Estructura de edades	64
I.3. Proporción de sexos	65
I.4. Recapturas	66

II. Patrón reproductivo	67
II.1. Condición reproductiva de los machos	67
II.2. Condición reproductiva de las hembras	67
II.3. Peso corporal y longitud del antebrazo por categoría de edad y sexo	70
II.4. Madurez sexual	72
III. Dieta	73
III.1. Composición de la dieta	73
III.2. Variación de la precipitación y la abundancia de artrópodos	74
III.3. Abundancia de las presas	76
III.4. Peso corporal a lo largo del estudio	79
III.5. Observaciones del vuelo	82
IV. Características físicas y condiciones microclimáticas en las áreas de percha	82
IV.1. Descripción física de la cueva	82
IV.2. Condiciones microclimáticas en la cueva	83
IV.3. Ubicación espacial de las especies	84
IV.4. Condiciones microclimáticas en las áreas de percha de <i>Natalus mexicanus</i>	88
V. Hábitos de percha	88
DISCUSIÓN	92
a) Dinámica poblacional	92
b) Patrón reproductivo	101
c) Dieta	112
d) Condiciones microclimáticas	119
e) Hábitos de percha	124
f) Perspectivas sobre la conservación y el estudio de <i>Natalus mexicanus</i>	126
CONCLUSIONES	130
REFERENCIAS CITADAS	133
ANEXOS	156

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1. Ejemplares de <i>Natalus mexicanus</i> perchando en la cueva El Salitre, Colima, México.	33
Figura 2. Distribución geográfica de <i>Natalus mexicanus</i> .	35
Figura 3. Localización geográfica de la cueva El Salitre en el estado de Colima.	43
Figura 4. Mapa de la cueva El Salitre.	44
Figura 5. Precipitación y temperatura ambiental promedio registradas mensualmente durante el periodo 2005–2007 en el área de estudio.	45
Figura 6. Tamaño poblacional de <i>N. mexicanus</i> estimado con el MINV durante el periodo de estudio.	62
Figura 7. Tamaño poblacional de <i>N. mexicanus</i> estimado con el Método de Conteo durante el periodo abril 2006-julio 2007.	63
Figura 8. Grafica de dispersión de la temperatura y la humedad relativa en las áreas de percha vs tamaño poblacional de <i>N. mexicanus</i> en el periodo abril 2006-marzo 2007.	63
Figura 9. Estructura de edades de la población de <i>N. mexicanus</i> durante el periodo de estudio.	64
Figura 10. Número de hembras y machos adultos de <i>N. mexicanus</i> registrados en la cueva durante el periodo de estudio.	65

Figura 11. Porcentaje de hembras preñadas, lactantes y postlactantes de <i>N. mexicanus</i> durante el periodo de estudio.	68
Figura 12. Peso mensual (promedio \pm d.e.) de las hembras preñadas de <i>N. mexicanus</i> .	69
Figura 13. Peso (promedio \pm d.e) de las hembras no reproductivas y lactantes de <i>N. mexicanus</i> .	69
Figura 14. Promedio (\pm d.e.) del peso y de la longitud del antebrazo en las tres categorías de edad, y en los machos y las hembras adultos de <i>N. mexicanus</i> .	71
Figura 15. Variación mensual de la abundancia y biomasa de artrópodos, y la precipitación en el área de estudio.	75
Figura 16. Abundancia mensual de los cuatro órdenes de artrópodos consumidos por <i>N. mexicanus</i> en el área de estudio.	76
Figura 17. Abundancia estacional de los cuatro órdenes de artrópodos consumidos por <i>N. mexicanus</i> en el área de estudio.	77
Figura 18. Grafica de dispersión del % frecuencia en las trampas vs % volumen estimado en las heces de los cuatro órdenes de artrópodos consumidos por <i>N. mexicanus</i> .	78
Figura 19. Peso (promedio \pm d.e.) de las hembras y los machos adultos de <i>N. mexicanus</i> a lo largo del periodo de estudio.	80
Figura 20. Peso (promedio \pm d.e.) de los adultos de <i>N. mexicanus</i> en las temporadas de lluvias y secas.	81
Figura 21. Perfil topográfico y dimensiones de la cueva El Salitre.	86
Figura 22. Perfil topográfico y dimensiones de la cueva El Salitre (continuación).	87

Figura 23. a) Temperatura (Ta) y humedad relativa (HR) registradas mensualmente en una área de percha de <i>N. mexicanus</i> en la cueva El Salitre durante el periodo abril 2006-marzo 2007. b) Promedio, máximo y mínimo de la Ta y HR externas registradas en un área adyacente a la cueva durante el mismo periodo.	89
Figura 24. Grupo de <i>Natalus mexicanus</i> perchando en un pasaje de la cueva El Salitre, Colima, México. Foto: José Williams Torres Flores.	90
Figura 25. Relación de la precipitación y la disponibilidad del alimento con la reproducción y el tamaño poblacional de <i>Natalus mexicanus</i> en la cueva El Salitre.	107
Tabla 1. Condición reproductiva de hembras y machos de <i>N. mexicanus</i> registrados a lo largo de su distribución.	23
Tabla 2. Especies de la familia Natalidae y distribución general de acuerdo a Tejedor (2011).	31
Tabla 3. Peso y longitud del antebrazo de <i>N. mexicanus</i> por grupo de edad y sexo.	72
Tabla 4. Porcentaje de volumen y de frecuencia de los artrópodos identificados en las heces de <i>N. mexicanus</i> .	73
Tabla 5. Porcentaje de frecuencia en las trampas de los cuatro órdenes de artrópodos encontrados en la dieta de <i>N. mexicanus</i> .	79
Tabla 6. Peso corporal (en g) de <i>N. mexicanus</i> al regresar de sus actividades de forrajeo.	81
Tabla 7. Promedio (\pm d.e.) de la temperatura (Ta) y la humedad relativa (HR) registradas en las estaciones determinadas en la cueva El Salitre.	83

Anexo A. Fechas y horas en las que se llevaron a cabo las capturas de murciélagos en la cueva El Salitre.	156
Anexo B. Fechas en las que se llevaron a cabo el registro de la temperatura y humedad en las áreas de percha de <i>Natalus mexicanus</i> y en el exterior (T-HR), las videograbaciones y toma de fotografías de la salida de los murciélagos (VIDEO), y el muestreo de los artrópodos en el área de estudio (MART).	157
Anexo C. Pelaje característico (vista ventral y dorsal) de los juveniles, subadultos y adultos de <i>Natalus mexicanus</i> recolectados en la cueva El Salitre.	158
Anexo D. Edad y condición reproductiva de los ejemplares de <i>Natalus mexicanus</i> recapturados durante el periodo de estudio.	159
Anexo E. Órdenes y número de artrópodos recolectados durante julio 2006-julio 2007 en el área de estudio. NI=órdenes no identificados.	162
Anexo F. Publicación resultante del proyecto de Doctorado.	163

INTRODUCCIÓN

Los murciélagos son los únicos mamíferos que han invadido el espacio aéreo debido al desarrollo de dos novedades evolutivas: las alas y el sistema de ecolocación. Estas novedades les permiten volar y orientarse en la oscuridad, por lo que concentran sus actividades en las horas crepusculares o nocturnas, y acceden a una gran variedad de hábitats y alimentos (Arita y Fenton, 1997). Después de los roedores, los quirópteros son el grupo de mamíferos más diverso, lo cual se manifiesta en las 1116 especies que se han descrito (Simmons, 2005). Si bien son un grupo cosmopolita, la gran mayoría de sus especies (alrededor del 88%) se distribuyen en regiones tropicales (Findley, 1993). No obstante, las poblaciones de murciélagos han disminuido con el tiempo principalmente por la degradación y la destrucción de su hábitat, así como por el disturbio o la pérdida de sus refugios (Mickleburgh, *et al.*, 2002; Racey y Entwistle, 2003).

Los quirópteros tienen la capacidad de recorrer varios kilómetros durante sus actividades de forrajeo (Bateman y Vaughan, 1974; Fleming, 1988; Handley *et al.*, 1991), y en muchos ecosistemas llegan a ser los vertebrados más abundantes, formando parte de cadenas tróficas complejas (Giannini y Kalko, 2004; Findley, 1993; Kalko y Handley, 2001). Por las razones anteriores, los estudios ecológicos en estos mamíferos son fundamentales para entender el impacto que tienen en los ecosistemas donde se desenvuelven, y también para apreciar su valor económico generalmente subestimado (Kunz *et al.*, 2011).

La adaptación de los murciélagos a diferentes tipos de hábitats se refleja en la gran diversidad de patrones reproductivos que llegan a exhibir, encontrando desde especies que producen sólo una cría en cierta estación del año, hasta aquellas que tienen varias crías y/o se reproducen en cualquier tiempo (Racey, 1982; Racey y Entwistle, 2000). El estudio de las estrategias reproductivas que les han permitido sobrevivir ante una gran gama de condiciones climáticas y recursos alimentarios que cambian en diferente grado a lo largo del tiempo, son necesarios para entender su ecología poblacional.

Muchos murciélagos utilizan cuevas para refugiarse, ya sea de manera obligada o alternativa. Lo anterior se debe a que estos sitios les ofrecen varias ventajas, desde protección contra los depredadores hasta un microclima estable que les ayuda ahorrar energía mientras descansan (Altringham, 2001; Kunz, 1982). Además, poseen un espacio grande que permite albergar poblaciones numerosas de estos animales. Sin embargo, no todas las cuevas son usadas, pues deben cumplir ciertas condiciones microclimáticas y físicas de acuerdo a los requerimientos de cada especie (Betts, 1997; Rodríguez-Durán y Soto-Centeno, 2003). Los estudios al respecto son importantes para comprender parte de la selección de su hábitat.

Las investigaciones sobre los aspectos biológicos mencionados son primordiales para la elaboración de planes de conservación, sobre todo en especies con distribuciones restringidas o muy sensibles al deterioro de su hábitat. En el presente trabajo se abordan parte de la ecología poblacional, la reproducción y la historia natural de *Natalus mexicanus* presente en una cueva de Colima, México, murciélago para el cual poco se sabe sobre su biología.

MARCO TEÓRICO

I. Dinámica poblacional

Una población biológica se define como un conjunto de individuos de la misma especie presentes en un espacio y tiempo determinados, con el potencial de reproducirse y dejar descendencia fértil (Williams *et al.*, 2002). En términos ecológicos este concepto puede ampliarse, puesto que aparte de considerar la cohesión reproductiva de los individuos, que implica el intercambio de material genético entre los individuos, también se considera su cohesión ecológica, que implica la posibilidad de interacción entre ellos al tener requerimientos similares para su supervivencia y reproducción (Neal, 2004).

Las poblaciones de animales están delimitadas por varios factores como las barreras naturales, las diferencias en el comportamiento, el clima, entre otros. No obstante, el investigador también puede delimitarlas arbitrariamente, a diferentes escalas espaciales, para fines prácticos de su estudio y de acuerdo con los objetivos trazados. Por ejemplo, las poblaciones definidas a escalas espaciales pequeñas son apropiadas para describir la relación entre la dinámica de una población local y las condiciones ambientales, o para estimar la probabilidad de extinción de una población presente en un sitio muy específico. En cambio, las poblaciones definidas a escalas espaciales grandes son más adecuadas para analizar la dinámica de una especie cuyos individuos ocupan áreas enormes (Begon *et al.*, 2006; Neal, 2004; Williams *et al.*, 2002).

Las poblaciones están en un proceso de cambio continuo, por lo que se suceden unas a otras. La dinámica poblacional se refiere a los cambios en el tamaño y la estructura de la población de una especie a través del tiempo y el espacio, implicando además el análisis de los factores que influyen en estas variaciones (Krebs, 2001; Williams *et al.*, 2002). Muchos son los factores que intervienen en los cambios poblacionales y se clasifican en dos grupos generales: intrínsecos y extrínsecos.

Los factores intrínsecos son aquellos en los que los individuos juegan un papel importante contra sus conspecíficos, funcionando así como mecanismos autorregulatorios. Estos son la estructura de la población, la densodependencia, además de las adaptaciones ecofisiológicas y conductuales a nivel individual. Los factores extrínsecos son aquellos que actúan sobre la población desde el exterior. Pueden ser bióticos tales como las interacciones con otros organismos (competencia, depredación, parasitismo), la disponibilidad del alimento y las enfermedades. También pueden ser abióticos tales como las condiciones climáticas y químicas (e.g. temperatura, humedad, luminosidad, pH, salinidad, concentración de oxígeno), y los eventos estocásticos como huracanes, inundaciones, incendios, terremotos, entre otros (Begon *et al.*, 2006; Krebs, 2001; Neal, 2004; Williams *et al.*, 2002).

En la gran mayoría de las situaciones no es posible conocer toda la población y tampoco su distribución espacial exacta, ya que las poblaciones son demasiado grandes o extensas para contar a todos los individuos. Por consiguiente, se requiere forzosamente trabajar con muestras representativas que permitan conseguir información no sólo sobre el número de individuos que integran la población, sino también de las características individuales tales como el sexo, la

edad, la talla, el peso y la condición reproductiva. Con base en ésta información se puede estimar varias características estructurales de una población como el tamaño o la densidad poblacional, la proporción de sexos, la estructura de edades y la biomasa, así como varias características dinámicas como las tasas de natalidad y mortalidad, las tasas de inmigración y emigración, las tasas de reclutamiento y dispersión, y los índices de supervivencia y crecimiento; los cuales ayudan a entender los cambios y tendencias poblacionales a lo largo del tiempo (Begon *et al.*, 2006; Molles, 2005; Neal, 2004; Williams *et al.*, 2002).

Los estudios poblacionales son parte esencial de la ecología animal, pues a través de ellos podemos entender las diferencias en la abundancia de las especies cuando se distribuyen en ambientes distintos o están restringidas a ciertas áreas. Además son de gran interés al permitirnos comprender, a través de la genética de poblaciones, algunos aspectos de la microevolución y ver como ésta ha moldeado varias características de la historia de vida de una especie tales como el tamaño de camada, la edad de la primera reproducción, el número de veces que se reproduce, la longevidad, entre otros (Begon *et al.*, 2006; Krebs, 2001).

Por otra parte, los estudios demográficos nos permiten predecir al corto o mediano plazo las tendencias y el futuro de ciertas poblaciones. Lo último es relevante, puesto que ayudan a resolver problemas como el control de especies nocivas y la explotación racional de animales con interés comercial, además que son la base para la elaboración de planes de conservación, sobre todo en especies que se encuentran amenazadas o en peligro de extinción (Neal, 2004; Williams *et al.*, 2002).

II. Métodos de estimación poblacional en animales

Para los animales existen varios métodos que estiman no sólo el tamaño poblacional, sino también otros parámetros demográficos. Dentro de estos métodos se han desarrollado varias herramientas matemáticas y estadísticas que permiten analizar varios atributos poblacionales. La elección del método depende de varios aspectos como el ciclo biológico de la especie, su tamaño y movilidad, el número de individuos que constituyen la población, el acceso a las áreas donde realizan sus actividades, y la aplicabilidad de los instrumentos auxiliares en la estimación. Los métodos se pueden agrupar en tres categorías generales: los de captura-recaptura, los de conteo y los basados en el esfuerzo de captura (Begon *et al.*, 2006; Caughley, 1977; Krebs, 1999; Williams *et al.*, 2002).

Los métodos de captura-recaptura se basan en la captura, el marcaje, la liberación y el seguimiento posterior de cierto número de individuos que representan una muestra al azar de la población. De esta manera para cada individuo marcado se crea una historia de captura. Dichas historias son analizadas con modelos matemáticos que estiman varios parámetros demográficos (Nichols, 1992). Los modelos para poblaciones cerradas deben cumplir ciertos supuestos durante el periodo de estudio: 1) no se consideran la natalidad, la mortalidad, la inmigración y la emigración; 2) todos los animales tienen la misma oportunidad de ser capturados; 3) las marcas no afectan la probabilidad de captura; 4) las marcas no se pierden u omiten y; 5) los individuos marcados se mezclan libremente y al azar con la población (White *et al.*, 1982). No obstante, estos supuestos difícilmente se cumplen en la mayoría de las poblaciones en estado silvestre. Los modelos para poblaciones abiertas son más flexibles, pues

consideran que éstas cambian constantemente en su tamaño debido a los nacimientos, las muertes, la inmigración y la emigración. Los modelos con diseños robustos incorporan modelos para poblaciones cerradas y abiertas (Nichols, 1992; Williams *et al.*, 2002).

Los métodos de conteo son diversos y ampliamente usados, y van desde aquellos que hacen el conteo directo de todos los individuos que constituyen la población (censo), hasta los que se enfocan sobre una porción de ella, en los que se cuentan el número de individuos por unidad de área o volumen para estimar la densidad poblacional, la cual puede ser usada para estimar por extrapolación el tamaño de la población, si se conoce con certeza el área total ocupada por ésta. Los conteos también pueden ser indirectos e incluyen el registro de indicios sobre la presencia de los individuos tales como huellas, heces, sonidos, nidos, entre otros. Los conteos pueden llevarse a cabo en un número establecido de cuadrantes o transectos, desde puntos fijos de observación o monitoreando áreas muy extensas desde el aire o la superficie, auxiliándose con dispositivos que ayudan a la visualización o detección de los individuos si es necesario (Neal, 2004; Williams *et al.*, 2002).

Los métodos basados en el esfuerzo de captura se fundamentan en la idea de que el número total de capturas en un muestreo con intensidad uniforme es proporcional al tamaño real de la población. Si el esfuerzo de los muestreos varía, el número de individuos removidos de la población puede ponderarse por la intensidad del muestreo (número de trampas, número de horas de trampeo, etc.), obteniendo así un valor de capturas por unidad de esfuerzo. Con estos valores se pueden calcular índices de abundancia, los cuales si bien dan información imprecisa sobre el tamaño poblacional, permiten apreciar sus cambios y tendencias en el tiempo. A

veces, estos índices pueden ser convertidos en estimaciones del tamaño poblacional mediante rectas o curvas de calibración (Begon *et al.*, 2006; Caughley, 1977; Williams *et al.*, 2002).

III. Reproducción y su relación con la alimentación

La reproducción es un proceso biológico que permite la creación de nuevos individuos, siendo una característica común de todos los seres vivos, así los individuos que mueren son reemplazados por otros, perpetuando la especie. Los organismos se reproducen ya sea por vía sexual o asexual, y en estas modalidades se incluyen una gran variedad de estrategias reproductivas, muchas de ellas aún desconocidas. El conocimiento de estas estrategias nos ayuda a comprender como las especies se han adaptado para dejar descendencia ante una gran gama de situaciones ambientales (Begon *et al.*, 2006; Bronson, 1989).

Los estudios sobre la reproducción de una especie son muy importantes en la ecología poblacional, puesto que el éxito reproductivo es clave para la supervivencia de los individuos y, por ende, en la permanencia de las poblaciones (Begon *et al.*, 2006). En el caso de los animales, sus actividades estacionales se centran básicamente en la reproducción, la cual es afectada por varios factores tales como la disponibilidad y calidad del alimento, las variaciones climáticas, el fotoperiodo, la temperatura, el comportamiento social, entre otros (Bronson, 1989; Flowerdew, 1987; Krebs y Davies, 1993).

En particular, la disponibilidad y la calidad del alimento son factores de suma importancia en la reproducción de los animales. Esto se debe a que las etapas reproductivas necesitan de

energía para iniciarse y completarse, y ésta debe provenir del alimento, el cual tiene que ser suficiente y contener una cantidad apropiada de nutrientes. Por ejemplo, en el caso de los mamíferos, se ha demostrado mediante manipulaciones experimentales que el suministro de alimento produce cambios significativos en el inicio y la duración de la reproducción, el tamaño de camada, la condición corporal y la tasa de crecimiento de las crías (Boutin, 1990; Koskela *et al.*, 1998). Por lo tanto, este factor puede limitar la supervivencia y el potencial reproductivo de los individuos teniendo, a su vez, consecuencias demográficas (Bronson, 1989; Flowerdew, 1987).

IV. Aspectos generales sobre la selección del hábitat

El hábitat es el área o lugar que provee los requerimientos necesarios para la alimentación, el refugio y la reproducción de un organismo (Bos y Carthew, 2003). Se define generalmente en dos escalas arbitrarias: el macrohábitat, que se refiere al área total donde el organismo desarrolla su ciclo vital, y el microhábitat, que se refiere a una porción pequeña o área restringida del hábitat, con condiciones físicas que difieren de las áreas circundantes (Morris, 1984; Orians y Wittenberger, 1991). El conjunto de variables ambientales que caracterizan el hábitat puede ser numeroso o reducido, y para cada variable existe un intervalo dentro del cual un organismo llega a vivir, por lo que debajo o arriba de estos límites simplemente perece (Krebs, 2001; Molles, 2005).

La selección del hábitat es un proceso activo en el que un organismo elige los recursos disponibles que maximizan la supervivencia y el éxito reproductivo a lo largo de su vida

(Krebs y Davis, 1993). Además puede minimizar la competencia interespecífica y el riesgo de depredación, aumentar las posibilidades de encontrar el alimento, mejorar las oportunidades de apareamiento, y facilitar la coexistencia con las poblaciones de otras especies (Morris, 1996; Orians y Wittenberger, 1991; Reinert, 1984). La selección del hábitat involucra comportamientos innatos y aprendidos, a través de los cuales el organismo elegirá que componentes del ambiente usará para beneficiarse (Krebs y Davis, 1993).

El conocimiento de la selección del hábitat de una especie es útil para entender parte de su historia de vida y como llega a sobrevivir a lo largo de un gradiente de condiciones biológicas, físicas y químicas. Por otra parte, a partir de ciertas variables ambientales involucradas en el uso del hábitat, se pueden crear modelos que ayudan a inferir no sólo la dinámica de las poblaciones, sino también los cambios en la estructura de una comunidad (Morris, 1996; Williams *et al.*, 2002).

V. Influencia de la estacionalidad en los ciclos poblacionales de los mamíferos

Un aspecto frecuentemente relacionado con los ciclos reproductivos de los animales es la estacionalidad, definida como el conjunto de acontecimientos bióticos y abióticos recurrentes en cada estación del año. En las regiones templadas y árticas la estacionalidad depende de los cambios de la temperatura y la luz, que producen una alternancia de periodos de calor y frío, así como periodos de mayor y menor luminosidad respectivamente. En cambio, en las regiones tropicales la temperatura y la luminosidad son relativamente estables, aunque en ciertas zonas, sobre todo en las más alejadas del Ecuador, la precipitación fluctúa estacionalmente y da como

resultado una temporada de lluvias distinguible que se alterna con una temporada de precipitaciones escasas (Krebs, 2001; Molles, 2005).

La estacionalidad de las precipitaciones en ciertas zonas tropicales resulta un factor determinante en la variación de los recursos alimentarios en todos los niveles tróficos, pues las lluvias inician varios procesos fisiológicos de las plantas y los animales, los cuales derivan en el desarrollo y crecimiento del follaje, en la floración y la fructificación, así como en el surgimiento de muchos invertebrados, principalmente insectos (van Schaik *et al.*, 1993; Wolda, 1978). Estos recursos son aprovechados por una gran variedad de vertebrados (incluyendo mamíferos) para su manutención, crecimiento y reproducción, lo que produce un incremento en sus abundancias (Stoner y Timm, 2011).

La estacionalidad en las zonas tropicales se acentúa más en algunos tipos de vegetación como las selvas tropicales caducifolias, que se encuentran sometidas a una prolongada temporada de secas (6–8 meses), seguida de una corta temporada de lluvias (Murphy y Lugo, 1986; Trejo, 1999). En este tipo de selvas, la mayoría de las especies vegetales pierden sus hojas en el transcurso de la temporada de secas, lo que provoca un contraste fisonómico enorme entre las estaciones (Gentry, 1995). Los cambios en su fisonomía influyen en el microclima de la vegetación que, junto con los cambios en la abundancia del alimento, determinan en gran parte los ciclos reproductivos y la dinámica poblacional de los mamíferos que viven en estas selvas (Gliwicz, 1984; Lima *et al.*, 2001; O’Connell, 1989).

En el caso particular de los mamíferos, varias adaptaciones les permiten sobrevivir en estas selvas muy estacionales, tales como: 1) cambios en la dieta; 2) realización de migraciones de corta o larga distancia; 3) movimientos locales dentro de la selva; 4) cambios en los horarios de actividad y/o búsqueda del alimento; y 5) mecanismos internos que dirigen la estacionalidad de su reproducción. Dichas adaptaciones les ayudan a aumentar sus probabilidades de obtener recursos alimentarios suficientes y reducir la competencia durante los periodos de escasez del alimento (Stoner y Timm, 2004, 2011).

ANTECEDENTES

I.1. Estudios poblacionales en murciélagos

Desde mediados del siglo pasado, la ecología poblacional de los murciélagos ha sido abordada y para su estudio se han empleado diversos métodos de conteo y de captura-recaptura (Kunz, 2003; Thomas y Laval, 1988). La mayoría de los estudios se han concentrado en especies cavernícolas que habitan en zonas templadas, las cuales son en su gran mayoría insectívoras e hibernantes (e.g. Humphrey y Cope, 1976; Ransome y McOwat, 1994; Tuttle, 1975; Whitaker y Gummer, 2000). Estos quirópteros se encuentran bajo condiciones de estacionalidad térmica muy rigurosa, por lo que muchos de ellos han evolucionado para tener un periodo reproductivo corto (nacimientos, lactancia y copulación), que coincide con la mayor abundancia del alimento y con temperaturas óptimas, para asegurar el desarrollo rápido de las crías y aumentar su supervivencia.

En la mayoría de estas especies el tamaño y composición de sus poblaciones exhiben un ciclo anual distintivo. Las hembras se agrupan en colonias de maternidad durante los meses más cálidos para dar lugar a los partos y crianza de los jóvenes, tiempo en el que generalmente los machos adultos y las hembras no reproductivas se encuentran separados, al refugiarse en sitios con menor temperatura (Humphrey, 1975; Racey, 1982; Racey y Entwistle, 2000). Aunado a lo anterior, muchas especies de zonas templadas responden a las temperaturas bajas y/o

escasez del alimento, reduciendo su metabolismo o migrando hacia otros sitios, lo que repercute en su supervivencia y dinámica poblacional (Ransome, 1990).

En contraste, el conocimiento sobre la ecología poblacional de los murciélagos de zonas tropicales es limitado. No obstante, estudios en algunas especies frugívoras han revelado diferencias en su dinámica poblacional. Por ejemplo, en tres cuevas de Costa Rica se observó que los tamaños poblacionales de *Carollia perspicillata* varían intra e interanualmente. En un periodo de 6 años los tamaños poblacionales estimados en dos cuevas, si bien presentaron variaciones fueron relativamente estables en comparación con la población de la tercera cueva, donde se observó un declive marcado al final del periodo. Los picos principales tanto poblacionales como reproductivos sucedieron durante la temporada de lluvias, debido a la llegada de una mayor cantidad de hembras preñadas. Una vez que las crías son destetadas, las madres parten hacia otros refugios donde permanecen en la temporada de secas. Durante el periodo de nacimientos y la lactancia ocurre segregación sexual (Fleming, 1988).

En la Isla de Barro Colorado, Panamá, durante un periodo de 8 años *Artibeus jamaicensis* también exhibió variaciones inter e intranuales muy notables en su tamaño poblacional, atribuidas a causas naturales y al efecto de condiciones adversas durante la captura. En general, los mayores tamaños poblacionales sucedieron en abril-junio y septiembre-octubre, y fueron menores cuando la población estuvo constituida principalmente por subadultos y adultos, con una proporción de sexos equilibrada a lo largo del año. Varios individuos realizan movimientos locales, pero la mayoría de ellos tienen una gran fidelidad hacia ciertas áreas

donde no hubo cambios notables en el tamaño de sus colonias (Gardner *et al.*, 1991; Handley *et al.*, 1991).

En una selva de Oaxaca, México, los tamaños poblacionales de *Dermanura tolteca* fueron mucho más grandes en la temporada de lluvias a causa del incremento en el número de hembras reproductivas y el surgimiento de los jóvenes, con la proporción de sexos equilibrada a lo largo del año (García-García *et al.*, 2010). También en una selva de Oaxaca, se observó que la abundancia de *Centurio senex* fue mayor en la temporada de lluvias, lo cual se asoció al pico reproductivo principal que ocurre en ésta temporada (Santos-Moreno *et al.*, 2010).

En Malawi, se observó que la población de *Pipistrellus nanus* está constituida principalmente de hembras preñadas y machos no reproductivos en la temporada de secas. A principios de la temporada de lluvias ocurren los partos y las hembras rara vez se refugia junto con los machos, pero a mediados de la temporada, cuando el número de insectos y la temperatura ambiental son mayores, la población se constituye de machos adultos, hembras postlactantes y jóvenes que han aprendido a volar. Al final de la temporada de lluvias el número de hembras aumenta en los grupos, tendiendo la proporción de sexos hacia ellas, sucediendo las cópulas en este periodo. El tamaño poblacional de este vespertiliónido permanece relativamente estable lo largo del año (Happold y Happold, 1996).

En otros murciélagos, como *Leptonycteris yerbabuena*, la dinámica poblacional es más compleja. En primavera las poblaciones norteñas de ésta especie cavernícola realizan migraciones latitudinales desde México hacia el suroeste de E.U., donde se congrega en

grandes colonias de maternidad. Meses después, cuando los jóvenes han aprendido a volar, las colonias migran de regreso a México. Se ha sugerido que las migraciones son inducidas por la búsqueda de recursos alimentarios y condiciones microambientales adecuadas, y para este fin sigue rutas diversas, utilizando los corredores donde sucede la floración secuencial de varias especies de las familias Cactaceae y Agavaceae de las cuales se alimenta (Ceballos *et al.*, 1997; Wilkinson y Fleming, 1996). También se han encontrado poblaciones residentes en el centro de México que sólo realizan movimientos locales, ligándose esto a la mayor abundancia del alimento a lo largo del año (Galindo-G. *et al.*, 2004; Rojas-Martínez *et al.*, 1999; Stoner *et al.*, 2003). En ambos casos, exhibe fluctuaciones poblacionales marcadas y segregación sexual estacional.

La dinámica de *L. nivalis*, otra especie cavernícola, es similar a la de algunas poblaciones norteñas de *L. yerbabuena* al presentar fluctuaciones marcadas en sus números, con un pico poblacional y reproductivo en verano, así como segregación sexual estacional. Su tamaño poblacional se ha correlacionado con la frecuencia de las plantas de *Agave* en floración y con la temperatura ambiental (Moreno-Valdez *et al.*, 2004). Los estudios sobre la dinámica poblacional de quirópteros en México se han concentrado en estos dos filostómidos.

En Barro Colorado, Panamá, se registró que el tamaño poblacional de *Myotis nigricans*, especie insectívora, permaneció estable a lo largo del año. Individuos de todas las edades se encontraron en cualquier mes, con una tendencia clara a refugiarse en construcciones o áticos presentes en áreas específicas. La proporción de sexos se inclinó hacia las hembras adultas, debido probablemente a que los machos jóvenes dejan más temprano los refugios para

dispersarse. Los jóvenes de ambos sexos tienen una baja supervivencia a causa del parasitismo, las enfermedades y la depredación (Wilson, 1971). En tanto, para cinco especies de embalonúridos, Bradbury y Vehrencamp (1976) reportaron diferencias notables en la estructura de edades y el grado de dispersión entre ellas, así como fluctuaciones muy marcadas en el tamaño de la colonia a lo largo del año y segregación sexual estacional.

En una cueva de Colima, México, la dinámica poblacional de *Pteronotus personatus*, *P. davyi* y *P. parnellii* es similar, puesto que presentan picos poblacionales que coinciden con sus picos reproductivos, ambos en la temporada de lluvias. A finales de la temporada de secas, la mayoría de los machos dejan la cueva y llegan una gran cantidad de hembras preñadas para formar colonias de maternidad. En la temporada de lluvias las hembras usan casi exclusivamente la cámara principal con el fin de completar la gestación y la crianza, por lo que existe segregación sexual durante la etapa reproductiva. Al final de ésta temporada, el número de hembras comienza a declinar, al abandonar el refugio la mayoría de ellas. A principios de la temporada de secas arriba una gran cantidad de machos para ocuparla y llevar a cabo las cópulas. Pasado este periodo, los machos abandonan la cueva y las hembras retornan nuevamente al refugio. A diferencia de los otros dos mormópidos, sólo algunos individuos de *P. parnellii* se refugian en la cueva durante el periodo de cópulas, predominando los machos. En contraste, *Mormoops megalophylla* ocupa la cueva en la temporada de secas alcanzando sus picos poblacionales en el transcurso de ésta, al arribar una gran cantidad de machos y hembras para llevar a cabo las cópulas. Una vez que concluye el periodo de cópulas la especie deja la cueva (Torres-Flores *et al.*, 2012).

En una cueva de la India, se registraron fluctuaciones en el tamaño poblacional de *Megaderma lyra* durante 4 años consecutivos. Los machos tienen mayor fidelidad al refugio y las hembras emigran con mayor frecuencia. Los individuos de ambos sexos usan refugios alternativos donde se mezclan con otras colonias. La disponibilidad de los recursos limita de forma importante su tamaño poblacional y causa la dispersión desde sus sitios de nacimiento. Los machos se dispersan estacionalmente después del apareamiento, probablemente para evitar la competencia con las hembras preñadas por los recursos en las áreas de forrajeo cercanas al cueva (Raghuram *et al.*, 2006).

En algunas zonas de Australia, se ha documentado que la abundancia y la dispersión de *Syconycteris australis* dependen de la disponibilidad del alimento. Este quiróptero tiene poblaciones transitorias, constituidas principalmente por hembras que usan recursos alimentarios (néctar y polen) muy variables en su disponibilidad. También existen poblaciones residentes constituidas mayoritariamente por machos, los cuales incrementarían su acceso a las hembras al no dispersarse hacia otras áreas (Law, 1994, 1996).

En varias cuevas de Queensland, Australia, se registró durante un periodo de 7 años que el tamaño poblacional de *Macroderma gigas* fue relativamente estable, aunque la sobrevivencia de los adultos varió entre las temporadas, siendo más baja cuando la precipitación era más alta, debido probablemente a las filtraciones de agua en sus refugios habituales que los obliga a abandonarlos, lo que aumenta sus probabilidades de morir (Hoyle *et al.*, 2001).

Finalmente, varios estudios en otras especies cavernícolas de zonas tropicales sólo aportan datos puntuales sobre sus tamaños poblacionales, estructura de edades y proporción de sexos, que resultan insuficientes para determinar su dinámica poblacional (e.g. Agoramorthy y Hsu, 2005; Andriafidison *et al.*, 2007; Yapa *et al.*, 2005).

I.2. Aspectos poblacionales de *Natalus mexicanus*

La información sobre la ecología poblacional de *Natalus mexicanus* es limitada. Se sabe que es una especie gregaria y que en cuevas, minas o túneles llega a formar colonias de tamaño variable, constituidas por algunos cientos hasta varios miles de individuos (Arita y Vargas, 1995; Martínez-Coronel *et al.*, 1996; Mitchell, 1967; Sánchez-Hernández *et al.*, 2002; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010).

En algunas cuevas y minas de México se han registrado variaciones estacionales en la abundancia de *Natalus mexicanus*. En la cueva del Salitre, Morelos, Villa (1967) registró su presencia y en las cercanías observó que era más abundante en verano y otoño, por lo que sugirió la realización de movimientos migratorios locales. En la cueva Los Laguitos, Chiapas, Sbordonni *et al.* (1973) reportaron que era muy abundante en marzo, en cambio Martínez-Coronel *et al.* (1996) observaron pocos individuos a finales de otoño y en invierno. En las cuevas El Resumidero y El Ojo de Agua, Tamaulipas, Vargas-Contreras (1998) encontró un mayor número de individuos durante el periodo otoño-invierno. Una tendencia muy similar fue registrada en la cueva El Naranja, Nayarit (Hernández, 2000). En la cueva El Salitre, Colima, Torres-Flores *et al.* (2012) registraron una mayor cantidad de individuos al final de la

primavera y en verano, disminuyendo notablemente sus números en otoño-invierno. Hall y Dalquest (1963) observaron en una cueva cercana a San Andrés Tuxtla, Veracruz, que el tamaño de la colonia varió notablemente en poco tiempo, al incrementarse súbitamente de 2 individuos a casi 300 en un lapso de 8 días durante enero.

En tres minas del sur de Sonora, muy cercanas entre sí, Mitchell (1967) registró una alternancia estacional en el tamaño de las colonias de *Natalus mexicanus*. Observó que en la Mina Armolillo era más abundante durante noviembre-abril, después disminuyó de forma notable su abundancia en junio y julio, meses en los que aumentó el tamaño de la colonia tanto en la Mina Yeger (que nunca albergó individuos durante agosto-marzo), como en la Mina La Aduana (que albergaba una colonia permanente). La disminución del tamaño de la colonia en la Mina Armolillo (de 1000 a 200 individuos) fue paralela a un descenso de la humedad (del 82 al 74%), por lo que el autor sugirió que ésta variable microclimática induciría movimientos estacionales que explicarían la disminución observada en el tamaño de la colonia.

II.1. Patrones reproductivos de los murciélagos

Los quirópteros exhiben una gran gama de estrategias reproductivas que pueden variar con la latitud y el tipo de hábitat (Cumming y Bernard, 1997; Racey y Entwistle, 2000; Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz, 1995; Wilson, 1979). Estas estrategias pueden ser ubicadas dentro de tres patrones reproductivos generales: monoestro estacional, poliestro estacional y poliestro no estacional.

En el patrón monoestro estacional las hembras entran en celo una vez al año, ocurriendo sólo un ciclo reproductivo anual (estro-preñez-lactancia), sincronizándose las hembras para parir en el intervalo de algunas semanas durante una estación determinada. Es típico de especies que viven en zonas templadas y también lo exhiben varias especies de zonas tropicales. En el patrón poliestro estacional, las hembras presentan dos o más ciclos reproductivos estacionales al año, que suceden durante los periodos de mayor disponibilidad del alimento. En consecuencia, las hembras pueden tener dos o tres crías al año. En el patrón poliestro no estacional, las hembras tienen ciclos reproductivos sin fluctuaciones rítmicas anuales, por lo que pueden reproducirse en cualquier momento, debido a que los recursos alimentarios no varían de manera apreciable. La mayoría de los murciélagos que viven en zonas tropicales exhiben los dos últimos patrones (Altringham, 2001; Jerret, 1979; Singh y Krishna, 1997).

Si se considera la duración, la continuidad y la estacionalidad de los ciclos reproductivos, los patrones reproductivos llegan a ampliarse de tal manera que se han caracterizado hasta diez tipos distintos, observados sobre todo en especies que viven en zonas tropicales (Happold y Happold, 1990; Racey y Entwistle, 2000). Sin embargo, tomando en cuenta la gran riqueza de quirópteros en las regiones tropicales, la información reproductiva es aún incompleta.

II.2. Factores ambientales involucrados en la reproducción de los murciélagos

En los murciélagos se ha documentado la influencia de varios factores ambientales en sus ciclos reproductivos tales como el fotoperiodo, la temperatura, la precipitación, la abundancia del alimento y los cambios en la intensidad de la luz, los cuales pueden jugar un papel

importante en alguna fase de su reproducción. Los quirópteros han desarrollado mecanismos para interpretar los cambios en estas variables como señales que les indicarían las condiciones en el ambiente, regulando así el inicio y el desarrollo de varios procesos reproductivos como el tiempo de la ovulación y la fertilización, el recrudescimiento gonadal y el crecimiento embrionario (Heideman, 2000; Racey, 1982).

Se ha documentado en los murciélagos de zonas templadas que la temperatura ambiental es la variable climática más importante en la regulación de sus ciclos reproductivos, debido a que las condiciones rigurosas de la estacionalidad térmica influyen enormemente en la tasa metabólica de los individuos, el inicio de la ovulación y el apareamiento, la velocidad de desarrollo de los embriones, así como en la disponibilidad de los insectos que consumen. En cambio, para los murciélagos que viven en zonas tropicales, la precipitación es la variable climática más influyente en sus ciclos reproductivos, al actuar directamente como una señal externa en el inicio de la actividad reproductiva o indirectamente al influir en la disponibilidad de los recursos alimentarios, debido al efecto que tiene en la fenología de las plantas y los insectos que consumen (Racey, 1982; Racey y Entwistle, 2000).

II.3. Aspectos reproductivos de *Natalus mexicanus*

En México se ha reportado que *Natalus mexicanus* exhibe un patrón monoestro estacional. La gestación dura aproximadamente 5 meses y concluye generalmente en julio (inicios de la temporada de lluvias), cuando ocurren los nacimientos. La lactancia dura alrededor de 2 meses

y termina en septiembre. Los nacimientos pueden llegar a ser asincrónicos y prolongarse hasta septiembre (Mitchell, 1965; Sánchez-Hernández *et al.*, 2002; Torres-Flores *et al.*, 2012).

En Sonora, Mitchell (1965) mencionó que las cópulas y la fertilización probablemente suceden en diciembre y principios de enero, al observar en este periodo a machos en fase de espermatogénesis y a hembras con signos de implantación. En Colima, con base en la presencia de machos reproductivos, las cópulas probablemente ocurren en enero (Torres-Flores *et al.*, 2012); mientras que en Jalisco se ha observado que son asincrónicas (Sánchez-Hernández *et al.*, 2002). En otras localidades de México y El Salvador se han recolectado hembras preñadas desde enero hasta julio, hembras lactantes en julio, y machos reproductivos en varios meses (Tabla 1).

Tabla 1. Condición reproductiva de hembras y machos de *N. mexicanus* registrados a lo largo de su distribución. Pre=preñadas, Lac=lactantes, Te=testículos escrotados. (?)=localidad no mencionada.

Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Nov	Lugar y Fuente
				Pre		Pre		Baja California Sur, Méx. (Jones <i>et al.</i> , 1965)
					Pre	Lac		Sinaloa, Méx. (Jones <i>et al.</i> , 1972)
						Lac		Tamaulipas, Méx. (Wilson <i>et al.</i> , 1985)
					Pre			Jalisco, Méx. Watkins <i>et al.</i> , 1972
	Pre, Te	Pre, Te		Te			Te	Michoacán, Méx. (Sánchez-H. <i>et al.</i> , 1985)
				Pre				Guerrero, Méx. (Álvarez, 1968)
			Pre, Te					Yucatán, Méx. (Birney <i>et al.</i> , 1974)
Pre			Pre					(?), El Salvador (Felten, 1957; Burt y Stirton, 1961)
				Pre	Pre			(?), Méx. (Cockrum, 1955)

En Mina Armolillo, Sonora, Mitchell (1965) observó que desde junio hasta septiembre los testículos son apenas visibles y a principios de octubre comienzan a aumentar de tamaño, de 1.5 mm de longitud en éste mes a poco más de 2 mm a finales de enero, acompañado de un incremento en el número de espermatozoides en el semen. Se ha sugerido que la espermatogénesis comienza a finales de agosto o inicios de septiembre, pudiendo encontrarse espermatozoides en los testículos y el epidídimo hasta febrero o marzo (Krutzch, 1979).

Las hembras tienen un sólo embrión que se aloja en el cuerno uterino izquierdo, y su desarrollo es retardado (Mitchell, 1965). El embrión es mantenido por un par de placentas discoidales que están centradas encima de la unión útero-tubal, en contraste con la mayoría de los murciélagos que tienen una sola placenta para mantenerlo (Badwaik y Rasweiler, 2000).

En la población de Mina Armolillo, Mitchell (1965) observó que los recién nacidos pesaron 1.45–1.75 g con una longitud del antebrazo de 11.0–16.0 mm. El crecimiento más rápido ocurrió después del nacimiento, alcanzando las crías un peso variable de 2.8–4.4 g y una longitud del antebrazo entre 34–35 mm. El fin del crecimiento acelerado del antebrazo coincidió con el inicio del vuelo que ocurrió a finales de agosto. El peso de los jóvenes aumentó lentamente después del inicio del vuelo y alcanzó a finales de febrero valores de 5.7–6.2 g, casi iguales al peso de los adultos (5.7–6.6 g). Durante este periodo, el crecimiento en la longitud del antebrazo fue más lento que el del peso, aunque las dimensiones de los individuos (35–38 mm) fueron casi iguales a las de un adulto (36–39 mm). En una alcantarilla de Chamela, Jalisco, se registró que el peso (2.9–4.7 g, \bar{X} =4.0 en machos, 3.2–5.1 g, \bar{X} =4.1 en hembras) y la longitud del antebrazo (23–27 mm, \bar{X} =25 en machos, 22–23 mm, \bar{X} =23.5 en

hembras) de los recién nacidos fue mucho mayor. A los 18 días de edad, cuando las crías ya aprendieron a volar, se observó que el peso (5.0–8.9 g, \bar{X} =6.0 en machos, 4.7–5.3 g, \bar{X} =5.0 en hembras) y la longitud del antebrazo (31–34 mm, \bar{X} =32.3 en machos, 29–33.8 mm, \bar{X} =31 en hembras) también aumentaron considerablemente (Sánchez-Hernández y Romero-A., 1990). En el mismo lugar, se observó que el tamaño y el peso de un adulto lo alcanzan a los 55 días de edad (Sánchez-Hernández *et al.*, 2002).

Las crías nacen desnudas y con los ojos cerrados. Son dejadas en el techo de los refugios e integran grupos donde las de mayor edad y tamaño se colocan en la orilla, constituyendo así colonias de maternidad. Posiblemente varias hembras participan en su cuidado y alimentación. A los siete días de edad su pelaje dorsal es gris pálido y estiran las alas constantemente, pudiendo volar distancias de 1 a 2 m. A los 15 días su pelaje dorsal es grisáceo-oscuro y pueden practicar el vuelo, oponiendo resistencia a las corrientes de aire en el interior del refugio. A los 18 días controlan el vuelo y es probable que realicen sus primeras salidas nocturnas, y a los 55 días de edad pueden abandonar el refugio junto con su madre (Sánchez-Hernández *et al.*, 2002). Los jóvenes que han aprendido a volar pueden dejar el grupo y perchar por separado en los alrededores del refugio (Mitchell, 1965).

III.1. Dieta de los murciélagos e importancia del alimento en su reproducción

Alrededor del 70% de las especies de quirópteros son insectívoros, 25% son frugívoros-nectarívoros, y el resto son carnívoros o hematófagos (Neuweiler, 2000). Varias especies insectívoras llegan a consumir una gran cantidad de insectos, al grado de contribuir de forma

importante en la regulación de sus poblaciones (Kunz *et al.*, 2011; Williams-Guillén *et al.*, 2008). Asimismo muchos murciélagos frugívoros-nectarívoros son importantes en la dispersión y la polinización de muchas especies de plantas (Altringham, 2001; Fleming, 1988; Law, 1994).

La dieta de la gran mayoría de los murciélagos sufre cambios a lo largo del tiempo y espacio, debido principalmente a que los recursos alimentarios varían entre las temporadas, los años y los hábitats (Andriafidison *et al.*, 2007; Best *et al.*, 1997; Burles *et al.*, 2008; Whitaker, 2004). La mayoría de las especies insectívoras en las que se ha estudiado su alimentación, consumen una gran variedad de insectos y son flexibles en sus dietas, al aprovechar los recursos alimentarios que están disponibles, siendo generalistas y oportunistas. En contraste, algunas especies se alimentan estrictamente de cierto tipo de insectos, por lo que su espectro trófico es reducido, siendo especialistas. Algunas especies pueden comportarse como especialistas cuando las presas son abundantes o como generalistas durante los periodos de escasez del alimento (Anthony y Kunz, 1977; Best *et al.*, 1997; Swift *et al.*, 1985; Whitaker, 1994; Whitaker *et al.*, 1999).

La disponibilidad de los recursos alimentarios influye notablemente en los ciclos reproductivos de los murciélagos. Por ejemplo, las especies frugívoras-nectarívoras se han adaptado para sincronizar sus picos reproductivos con los picos de abundancia del alimento, con el fin de que las crías y madres obtengan la suficiente energía para completar su desarrollo y llevar a cabo las labores de crianza respectivamente (Tschpaka, 2005; Zortea, 2003). Adaptaciones similares se han observado en murciélagos insectívoros, cuyos picos de

nacimientos coinciden con la mayor abundancia de insectos que ocurre en la temporada de lluvias (Cumming y Bernard, 1997; McWilliam, 1987; Racey y Entwistle, 2000).

III.2. Aspectos de la alimentación de *Natalus mexicanus*

No se ha documentado su dieta, pero de acuerdo a su dentición y a reportes sobre la alimentación de algunos de sus congéneres (Silva-Taboada, 1979; Tejedor, 2011), se asume que es insectívoro. En Chamela, Jalisco, se ha observado que llegan alimentarse de geos pequeños (*Phyllodactylus lanei*; Sánchez-Hernández *et al.*, 2002).

IV.1. Condiciones microclimáticas como factor en la selección del refugio

Los quirópteros pueden usar una amplia variedad de sitios como refugio diurno que van desde el follaje hasta construcciones abandonadas. Tomando en cuenta que los murciélagos pasan la mayor parte de su tiempo descansando, la selección de un refugio adecuado es de vital importancia para ellos. Entre los sitios más importantes se encuentran las cuevas, debido a que les ofrecen varias ventajas entre las que destacan la protección contra condiciones ambientales adversas y los depredadores, además que proporcionan un espacio grande para albergar colonias numerosas. Por estas y otras razones, las cuevas son usadas por muchas especies de murciélagos para el descanso, la hibernación, la reproducción y la crianza (Altringham, 2001; Hill y Smith, 1984; Kunz, 1982).

En los murciélagos cavernícolas la selección del refugio depende de varios factores microambientales como la temperatura, la humedad relativa, el flujo de aire y la intensidad luminosa (Hill y Smith, 1984; Kunz, 1982; Tuttle y Stevenson, 1981). Asimismo, llega a variar de acuerdo a la temporada, el estado reproductivo y la edad de los individuos (Law y Chidel, 2007; Speakman y Thomas, 2003). La selección de sitios apropiados para el descanso diurno influye en varios aspectos vitales de estos murciélagos, como minimizar el riesgo de depredación, el ahorro de energía, el desarrollo de las crías, el inicio de la espermatogénesis, entre otros (Altrigham, 2001; Speakman y Thomas, 2003; Tuttle y Stevenson, 1982). Por las razones anteriores, ellos buscan lugares que les proporcionen condiciones adecuadas, tanto microclimáticas como físicas, para su supervivencia y reproducción.

La temperatura ambiental y la humedad relativa son de los factores microclimáticos más importantes en la selección del refugio. La temperatura afecta las tasas metabólicas y puede promover tanto la digestión como la asimilación del alimento. Asimismo influye en el desarrollo de los embriones y las crías, además que puede minimizar los costos energéticos relacionados a la termorregulación. La humedad ayuda a mantener hidratadas las alas y combinada con la temperatura, puede influir en la regulación térmica corporal (Bonaccorso *et al.*, 1992; Humphrey, 1975; Speakman y Thomas, 2003; Tuttle y Stevenson, 1982). La importancia de ambas variables se manifiesta en varios quirópteros que tienen una gran preferencia por temperaturas y/o humedades específicas en sus áreas de descanso (Baudinette *et al.*, 2000; Kerth *et al.*, 2001; Rodríguez-Durán y Soto-Centeno, 2003; Sedgeley, 2001).

En varios murciélagos cavernícolas se ha visto que la temperatura es la variable más restrictiva en la selección del refugio. Por ejemplo, los mormópidos utilizan generalmente cuevas de calor cuyas temperaturas oscilan entre los 25 y 40°C (Arita y Vargas, 1995; Bonaccorso *et al.*, 1992; Silva-Taboada, 1979; Torres-Flores *et al.*, 2012). Otros murciélagos requieren ciertas condiciones de humedad en sus refugios diurnos como *Myotis yumanensis*, quien prefiere establecer colonias de maternidad en minas con humedad >90% (Betts, 1997). Otro ejemplo es *Balantiopteryx plicata* quien necesita por lo menos un 25% de humedad en sus sitios de descanso, si no cumplen con esta condición los abandonan (López-Forment, 1981). Otras especies como *Rhinonycteris aurantius* escogen cuevas que tengan tanto temperaturas muy cálidas, como humedad muy alta (28–32°C y 85–100%; Churchill, 1991). En contraste, otros murciélagos cavernícolas tienen poca especificidad en sus requerimientos microclimáticos, por lo que no están obligados a usar cuevas con un limitado intervalo de temperatura o humedad (Ávila-Flores y Medellín, 2004).

IV.2. Aspectos sobre la selección microclimática de *Natalus mexicanus*

Natalus mexicanus se ha encontrado en cuevas, minas o túneles muy húmedos y, en la gran mayoría de los casos, con temperaturas cálidas (74–100% y 25–36.6°C, Arita y Vargas, 1995; Martínez-Coronel *et al.*, 1996; Mitchell, 1967; Sánchez-Hernández *et al.*, 2002; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010). También se ha observado en algunos refugios con temperaturas templadas, incluso hasta los 16.5°C (Ávila-Flores y Medellín, 2004; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010; Vargas-Contreras, 1998), lo que sugiere una mayor tolerancia a un intervalo más amplio de temperatura que de humedad en sus lugares de descanso o que usa refugios

diferentes para propósitos distintos. No obstante, en la gran mayoría de estos estudios, el registro de ambos parámetros microclimáticos han sido puntuales y no se les ha dado seguimiento a lo largo del año para observar su variación y el efecto que podría tener en el ciclo biológico de la especie.

V.1. Características generales de la familia Natalidae

La familia Natalidae está constituida actualmente por 3 géneros y 12 especies reconocidas, distribuidas tanto en islas como en tierras continentales de América, encontrándose la mayor riqueza en el Caribe (Tabla 2).

Son murciélagos insectívoros de tamaño pequeño (2.4–9.4 g promedio), caracterizados principalmente por tener orejas en forma de embudo, patas largas, y una cola larga casi igual a la longitud combinada de la cabeza y el cuerpo (Tejedor, 2011). Su membrana alar es muy delgada y propensa a deshidratarse rápidamente en ambientes secos o con poca humedad (Hoyt y Cope, 1980; Tejedor, 2011). Los machos poseen una masa glandular exocrina llamada “órgano natálido” cuya función es desconocida, dispuesta sobre el hocico o en la frente, y con un tamaño y forma que varía ampliamente entre los géneros de la familia (Dalquest, 1950; Goodwin, 1959; Tejedor, 2011).

Tabla 2. Especies de la familia Natalidae y distribución general de acuerdo a Tejedor (2011). * País donde recientemente se ha reportado (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2011).

Especie	Distribución general
<i>Chilonatalus macer</i>	Cuba
<i>Chilonatalus micropus</i>	Jamaica, República Dominicana, Islas de Providencia y San Andrés (Colombia)
<i>Chilonatalus tumidifrons</i>	Bahamas
<i>Natalus espiritosantensis</i>	Brasil, E Bolivia y E Paraguay
<i>Natalus jamaicensis</i>	Jamaica
<i>Natalus lanatus</i>	México y Costa Rica*
<i>Natalus major</i>	Haití y República Dominicana
<i>Natalus mexicanus</i>	NO de México hasta Panamá
<i>Natalus primus</i>	Cuba
<i>Natalus stramineus</i>	Antillas Menores
<i>Natalus tumidirostris</i>	NO de Colombia hasta NE de Venezuela, Trinidad y Tobago, Islas de Margarita, Curazao y Bonaire
<i>Nyctiellus lepidus</i>	Cuba y Bahamas

V.2. Especie de estudio

V.2.1. Aspectos taxonómicos

Natalus mexicanus fue descrito por G. S. Miller (1902) con base en especímenes recolectados en Baja California Sur, México. Más tarde, Dalquest y Hall (1949) describieron una nueva subespecie para México (*Natalus mexicanus saturatus*) y posteriormente Goodwin (1959), en su revisión del género, estableció una nueva combinación nomenclatural para la especie,

reconociendo dos subespecies distribuidas en México: *N. stramineus mexicanus* y *N. stramineus saturatus*.

Muchos años después, Tejedor (2005) al examinar una serie de ejemplares considerados aún como *Natalus stramineus*, recolectados en México y en algunas localidades de Centroamérica, describió una nueva especie a la que denominó como *Natalus lanatus*. Poco después, Tejedor (2006) al realizar análisis comparativos de caracteres craneales en una serie de ejemplares de *N. stramineus* recolectados desde México hasta Sudamérica, incluyendo algunas Islas del Caribe, restringe la distribución de ésta especie a las Antillas Menores, reasignando a las poblaciones de México y Centroamérica como *N. mexicanus*, propuesta que en los últimos años se ha aceptado. Recientemente López-Wilchis *et al.* (2012) llevaron a cabo análisis genéticos y morfológicos en ejemplares de *N. mexicanus* y *N. lanatus*, y concluyeron que la distinción taxonómica entre estas especies no tiene sustento, por lo que sugieren que todos los individuos de *Natalus* registrados en México deben ser referidos como *N. mexicanus*. En la actualidad se considera una especie monotípica (Godínez *et al.*, 2011; Tejedor, 2006).

V.2.2. Descripción

La descripción de *Natalus mexicanus* se basa en Tejedor (2011). Es un murciélago pequeño con cuerpo delgado y delicado (Fig. 1). Las orejas son amplias, cónicas y flexibles, con forma de embudo y tienen un tamaño medio, y su color es crema con las orillas oscuras. La pinna es delgada distalmente, con la punta afilada, y presenta de 5 a 6 crestas pequeñas a lo largo de su margen lateral. El margen medio de la oreja es delgado, flexible y ligeramente cóncavo,

mientras que el margen lateral es profundamente cóncavo. El trago es corto, con la base ancha y la punta abruptamente angosta, por lo que su forma es lanceolada.



Figura 1. Ejemplares de *Natalus mexicanus* perchando en la cueva El Salitre, Colima, México. Fotos: José Williams Torres Flores

Los ojos son muy pequeños y no prominentes. La cara es triangular, con dos mechones densos de pelos cortos en ambos lados de la boca, distribuidos a lo largo de los márgenes laterales del labio superior y en el dorso del hocico. El bigote está formado por pelos laxos y curvados hacia abajo, dispuestos de manera irregular. El hocico es largo y aplanado dorsoventralmente, y carece de hoja nasal. Los nostrilos son ovales y pequeños, muy cercanos entre sí y abiertos ventrolateralmente cerca del margen del labio superior. Los labios son gruesos y el inferior tiene numerosos surcos transversales. El cráneo es largo y angosto, con una moderada flexión

rostral. La caja craneana es globular, la cresta sagital está moderadamente desarrollada y la constricción postorbital es estrecha. El órgano natárido es elíptico y de tamaño medio, extendiéndose desde la base posterior del rostro hasta la corona de la cabeza.

La piel es de color rosa pálido. Las extremidades son relativamente largas y muy delgadas. La tibia es ligeramente más larga que la mitad de la longitud del antebrazo. La cola es más larga que la longitud combinada de la cabeza y el cuerpo, y se encuentra encerrada en el uropatagio, el cual está muy desarrollado. Las garras son pequeñas y ligeramente curvas; el pulgar de las extremidades anteriores es muy corto y posee una garra frágil. El calcar es largo, delgado y convexo, desplegado hacia atrás y no está aquillado, ocupando aproximadamente la mitad de la longitud del borde libre del uropatagio, el cual tiene una franja dispersa de pelos delgados. Las alas son largas y anchas; la membrana alar es muy delgada y frágil, extendiéndose desde la superficie inferior del extremo distal de la tibia hasta la base del calcar, con pelos cortos que se distribuyen a lo largo de la cola, formando una franja a lo largo del margen interfemoral.

El pelaje es laxo, suave, denso y largo (8 mm de longitud en el dorso, 7 mm en el vientre). Su color es muy variable, siendo más pálido en la parte ventral. En los jóvenes es grisáceo y en los subadultos es oliváceo-grisáceo. En los adultos el pelaje ventral va desde casi blanco hasta ligeramente amarillento, en cambio, el pelaje dorsal puede ser amarillento-parduzco, anaranjado-parduzco, marrón-castaño o rojizo. Los pelos dorsales son bicolors, con las puntas oscuras y las bases claras; los pelos ventrales generalmente son de un sólo color (Mitchell, 1965; Tejedor, 2011).

V.2.3. Distribución geográfica

Natalus mexicanus se distribuye desde el norte de México hasta Panamá (Fig. 2; Tejedor, 2011). En México abarca franjas que se extienden por las costas y zonas bajas de la vertiente del Pacífico, desde Sonora y sur de la península de Baja California hasta Chiapas; y también de la vertiente del Golfo de México, desde Nuevo León hasta la península de Yucatán. Se incluyen en su distribución algunas islas: María Magdalena y Cozumel (México), Coiba (Panamá), y San Andrés y Providencia (Colombia).

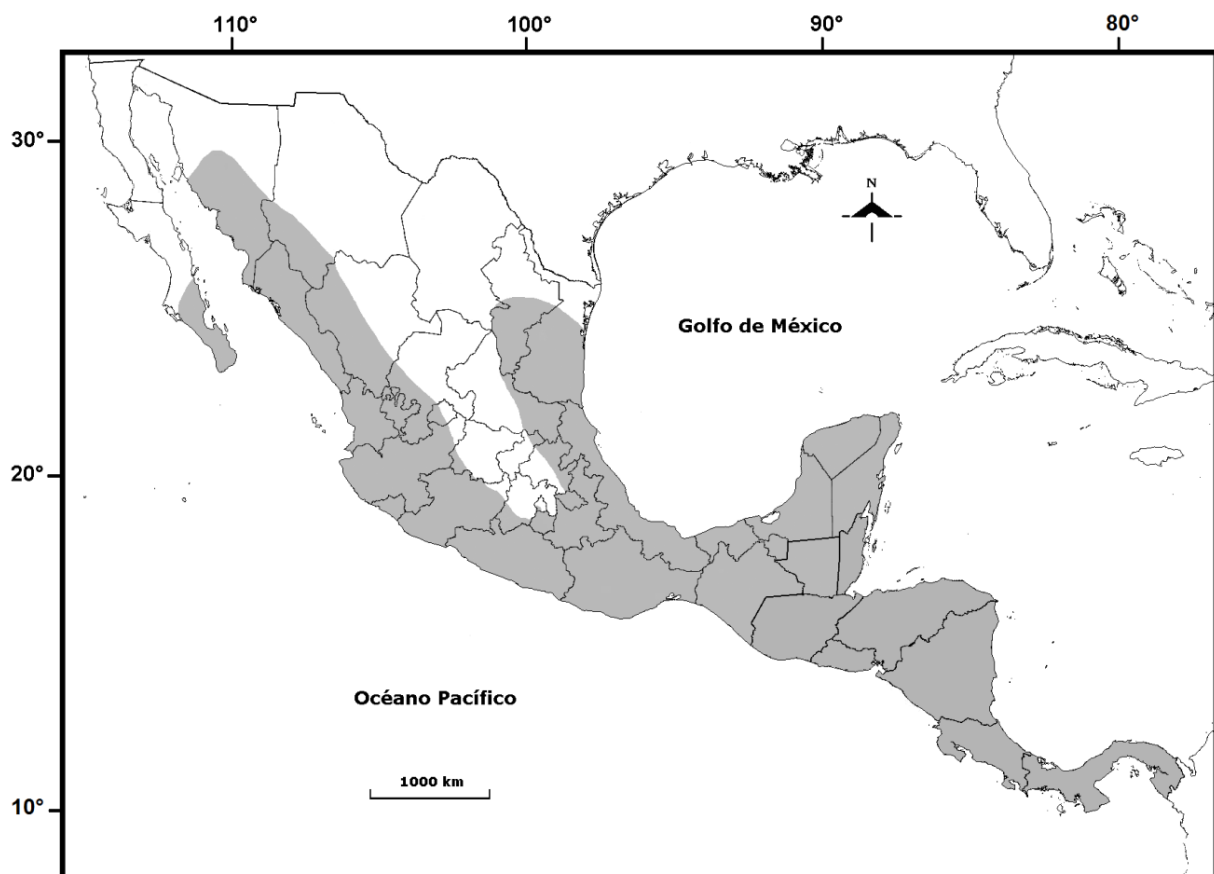


Figura 2. Distribución geográfica de *Natalus mexicanus* (basado en Tejedor, 2011).

V.2.4. Hábitat

En México se le ha encontrado principalmente en selvas bajas y medianas caducifolias, en selvas con crecimiento secundario y, con menor frecuencia, en selvas alta y mediana perennifolias. También se le observado en matorrales subtropicales y xerófitos, en bosques de pino-encino y en bosque mesófilo. Ha sido registrado desde los 0 hasta alrededor de los 2900 msnm, aunque generalmente se encuentra a alturas menores a los 400 msnm (Cervantes *et al.*, 2004; Fernández *et al.*, 2007; Reid, 1997; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010).

Los climas donde se desenvuelve son diversos y van desde los secos-muy cálidos hasta los semifríos-subhúmedos, aunque la mayoría corresponden a los cálidos o subcálidos-subhúmedos (Torres-Flores y López-Wilchis, 2010).

V.2.5. Estado de conservación

Natalus mexicanus está considerado en bajo riesgo por la IUCN (2012) y no se encuentra enlistado en alguna categoría de riesgo por el gobierno mexicano (SEMARNAT, 2010), y tampoco por la CITES (CMCM, 2011). Aunque tiene una distribución amplia, en varias cuevas de México se desconoce el estado actual de sus poblaciones y en otras, al parecer, han disminuido o desaparecido debido al disturbio humano (Torres-Flores y López-Wilchis, 2010).

JUSTIFICACIÓN

En 1838, J. E. Gray describió la primera especie (*Natalus stramineus*) de la familia Natalidae y la gran mayoría de los miembros que la constituyen, fueron descubiertos y descritos a principios y mediados del siglo pasado (Tejedor, 2011). A pesar de que estos murciélagos son conocidos por la ciencia desde hace tiempo y son gregarios y cavernícolas, pocos son los estudios que se han realizado sobre ellos. Aunado a lo anterior, la mayoría de las investigaciones se han concentrado principalmente en su sistemática, sobre todo en la descripción, reasignación, revalidación, y cambios en la nomenclatura de las especies y subespecies, así como en sus relaciones filogenéticas (e.g. Arroyo-Cabrales *et al.*, 1997; Dávalos, 2005; Goodwin, 1959; Morgan y Czaplewski, 2003; Tejedor, 2011). Por ende, el conocimiento de otros aspectos biológicos es escaso.

La información sobre la ecología poblacional de los natálidos es limitada y hace referencia al tamaño de sus colonias (e.g. Goodwin, 1970; Silva-Taboada, 1979; Tejedor, 2011). La información sobre su reproducción es aún más escasa, puesto que varios reportes sólo han aportado datos dispersos sobre su condición reproductiva (e.g. Kerridge y Baker, 1978; Martino *et al.*, 1997; Tejedor, 2011; Trajano y Gimenez, 1998), y algunos aspectos de la anatomía del aparato reproductor (Badwaik y Rasweiler, 2000; Krutzch, 2000). En cuanto a su alimentación, sólo en tres especies se han reportado datos sobre su dieta (Silva-Taboada, 1979; Tejedor, 2011). Por otra parte, algunos estudios hacen alusión al microclima en sus refugios (e.g. Goodwin, 1970; Silva-Taboada, 1979; Tejedor *et al.*, 2004). En relación a su

comportamiento básicamente se han hecho algunas observaciones sobre su conducta durante la etapa reproductiva y sus hábitos de percha (Goodwin, 1970; Tejedor, 2011).

Al igual que sus congéneres, el conocimiento biológico de *Natalus mexicanus* es escaso, a pesar que es una de las especies más extendidas de la familia y puede encontrarse en varios tipos de vegetación y clima, así como en una gran variedad de tipos de cuevas, minas y túneles donde forma colonias de tamaño moderado a grande (<10000 individuos; Tejedor, 2011; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010).

Por tales motivos, el propósito del presente estudio fue aportar información sobre varios aspectos de la ecología poblacional, la reproducción y la historia natural de *Natalus mexicanus* presente en una cueva del oeste de México, enclavada en un ambiente de selva baja caducifolia, información que podrá ser comparada con otras poblaciones que se encuentran en hábitats diferentes. Además, ayudará a entender la biología de otros miembros de la familia Natalidae y aportará nuevos conocimientos sobre los quirópteros.

Por otra parte, proporcionará información útil a los manejadores de vida silvestre para evaluar su conservación y posible categorización como especie indicadora. Lo anterior es importante, si tomamos en cuenta que en México *Natalus mexicanus* se encuentra principalmente en selvas caducifolias (Torres-Flores y López-Wilchis, 2010), las cuales en las últimas décadas han sido severamente alteradas por la deforestación masiva para el establecimiento de áreas agrícolas y pastizales, así como por la extracción y la quema de madera (Trejo y Dirzo, 2000).

HIPÓTESIS:

1.– *Natalus mexicanus* se ha encontrado en refugios con humedad $\geq 74\%$ y, en la gran mayoría de los casos, con temperaturas $>25^{\circ}\text{C}$ (Arita y Vargas, 1995; Mitchell, 1967; Sánchez-Hernández *et al.*, 2002; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010). En Mina Armolillo, Mitchell (1967) registró una disminución del tamaño de la colonia de esta especie, la cual fue paralela a un descenso considerable de la humedad (del 82 al 74%). Previamente, en la cueva El Salitre se registró un cambio estacional en la abundancia de *N. mexicanus*, con un mayor número de individuos en la temporada de lluvias, disminuyendo notablemente en la de secas (Torres-Flores *et al.*, 2012).

Con base en lo anterior, se espera que el aumento y la disminución estacional del tamaño poblacional de *Natalus mexicanus* en la cueva El Salitre sean ocasionados por el incremento y decremento notables, respectivamente, de la humedad o la temperatura en sus áreas de percha, que inducirán la ocupación y el abandono de la cueva El Salitre por parte de ésta especie. En términos estadísticos, esto se traducirá en una correlación positiva entre la magnitud de estas variables microclimáticas y el número de *Natalus* en la cueva.

2.– La precipitación es la variable climática más influyente en los ciclos reproductivos de los murciélagos que viven en zonas tropicales, al determinar la disponibilidad del alimento (Cumming y Bernard, 1997; Racey, 1982; Racey y Entwistle, 2000). En las hembras de los quirópteros el periodo reproductivo es el de mayor gasto energético (Korine *et al.*, 2004; Kurta

et al., 1990, Speakman y Racey, 1987), por lo que sincronizan sus picos reproductivos con los periodos de mayor abundancia del alimento (Racey y Entwistle, 2000).

Con base en lo anterior, en un hábitat tropical como la selva baja caducifolia, se espera que la mayor abundancia de artrópodos en el área ocurra durante la temporada de lluvias, y que el periodo de nacimientos y la lactancia de *Natalus mexicanus* estén sincronizados con dicha temporada. Estadísticamente esto se traducirá en la correlación positiva entre la precipitación y la abundancia de artrópodos, así como entre la precipitación y el número de hembras reproductivas (en etapa avanzada de gestación y lactantes).

3.- La mayoría de los murciélagos insectívoros cambian considerablemente su dieta en función de la disponibilidad de los grupos de insectos, siendo flexibles en su alimentación (Anthony y Kunz, 1977; Best *et al.*, 1997; Burles *et al.*, 2008; Whitaker, 1994). La dieta de *Natalus mexicanus* no se ha documentado, pero se asume que es un insectívoro al igual que sus congéneres (Tejedor, 2011).

Con base en lo anterior, en un ambiente muy estacional como la selva baja caducifolia, se espera que la composición de la dieta de *Natalus mexicanus* cambie entre la temporada de lluvias y de secas, y dependa de la abundancia estacional de los grupos alimentarios que consume, comportándose así como una especie oportunista. En términos estadísticos, esto se traducirá en cambios estacionales significativos en la proporción de los grupos alimentarios que componen su dieta, determinados por la variación estacional de la abundancia de estos grupos en el área.

OBJETIVO GENERAL:

Investigar algunos aspectos de la ecología poblacional, la reproducción y la historia natural de *Natalus mexicanus* en un ambiente de selva baja caducifolia.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

1. Analizar la dinámica poblacional de *Natalus mexicanus* a través de los cambios en su tamaño poblacional, estructura de edades, proporción de sexos y fidelidad a la cueva.
2. Determinar si los cambios en el tamaño poblacional de *N. mexicanus* están correlacionados con la temperatura o la humedad relativa en sus áreas de percha.
3. Caracterizar el patrón reproductivo de *N. mexicanus*.
4. Determinar si el número de hembras reproductivas de *N. mexicanus* y la abundancia de los artrópodos en el área están correlacionados con la precipitación.
5. Identificar los recursos alimentarios consumidos por *N. mexicanus* en el área de estudio a lo largo de un ciclo anual.
6. Determinar si la composición de la dieta de *N. mexicanus* cambia estacionalmente y si ésta depende de la abundancia de los grupos alimentarios en el área.
7. Reconocer las condiciones microclimáticas (temperatura y humedad relativa) tanto en sus áreas de percha, como en el ambiente externo durante sus actividades de forrajeo.
8. Estimar los parámetros físicos de sus áreas de descanso y describir sus hábitos de percha.

ÁREA DE ESTUDIO

La Cueva El Salitre está localizada a 3.6 km S de Los Ortices, poblado perteneciente al municipio de Colima, estado de Colima, México (19°04.82' N; 103°43.60' W) a 270 msnm. Se encuentra en el cerro llamado “Los Cuajjotes”, muy cerca de una cañada que desemboca en el río “El Salado” ubicado aproximadamente a 750 m de distancia del refugio (Fig. 3). La cueva tiene dos entradas y en su interior hay una serie de cámaras de tamaño muy variable, así como varios pasajes largos y estrechos (Fig. 4).

La vegetación alrededor de la cueva consiste en relictos de selva baja caducifolia. Las especies dominantes son: el huizache (*Acacia farnesiana*), el guinolo (*A. cymbispina*), el palo de Brasil (*Haematoxylum brasiletto*), el cascalote (*Caesalpinia cacalaco*), el chaparro (*Croton suberosus*), el ocotillo (*Cordia eleagnoides*) y el nopal (*Opuntia* sp.).

La vegetación original ha sido gradualmente alterada por el establecimiento de ranchos ganaderos y campos agrícolas (López-Wilchis y Torres-Flores, 2005). Los principales cultivos en la zona son la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), el limón (*Citrus limon*), el tomate (*Lycopersicon esculentum*), el sorgo (*Sorgum bicolor*) y, en años recientes, el agave tequilero (*Agave tequilana*).

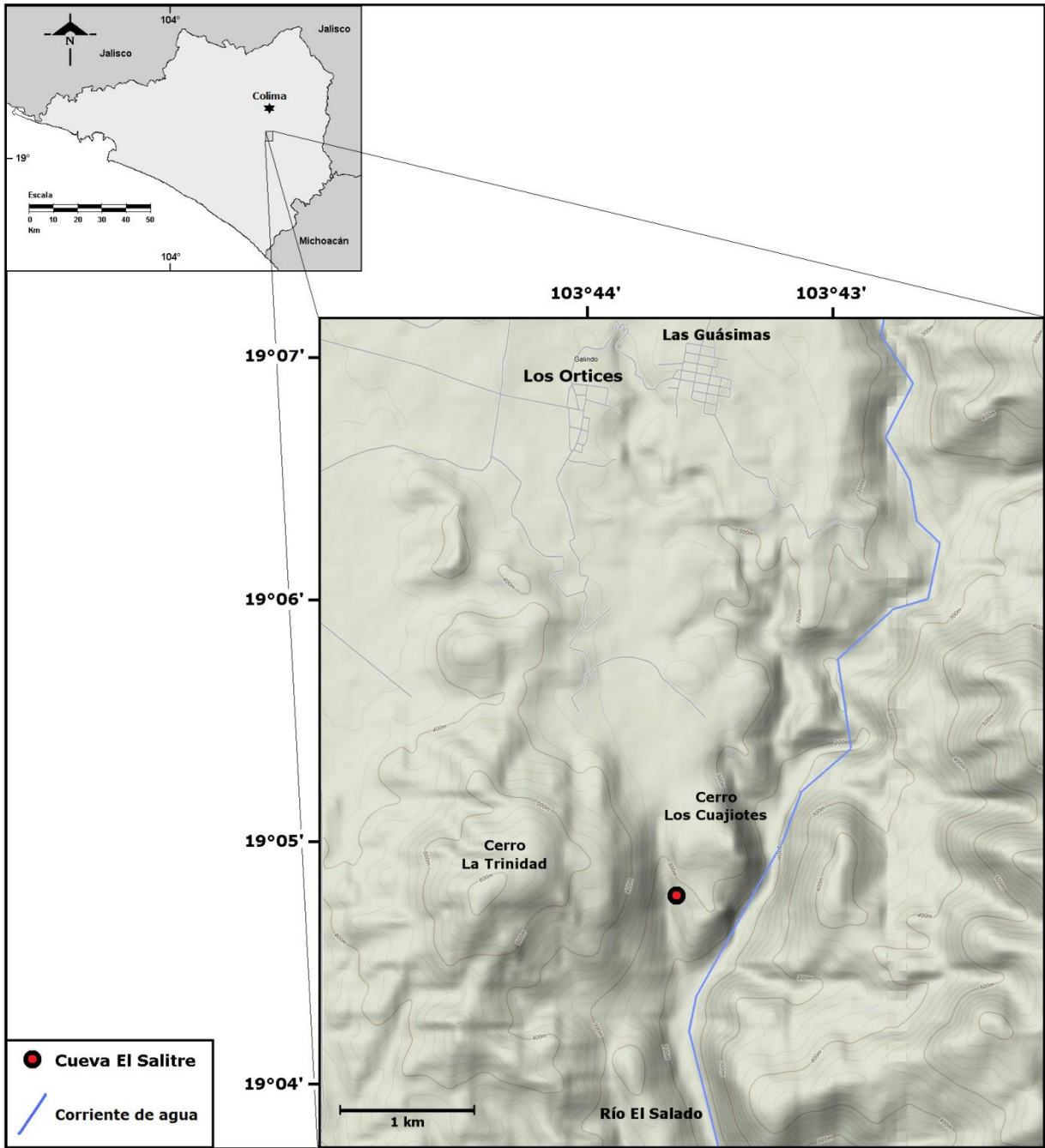


Figura 3. Localización geográfica de la cueva El Salitre en el estado de Colima.

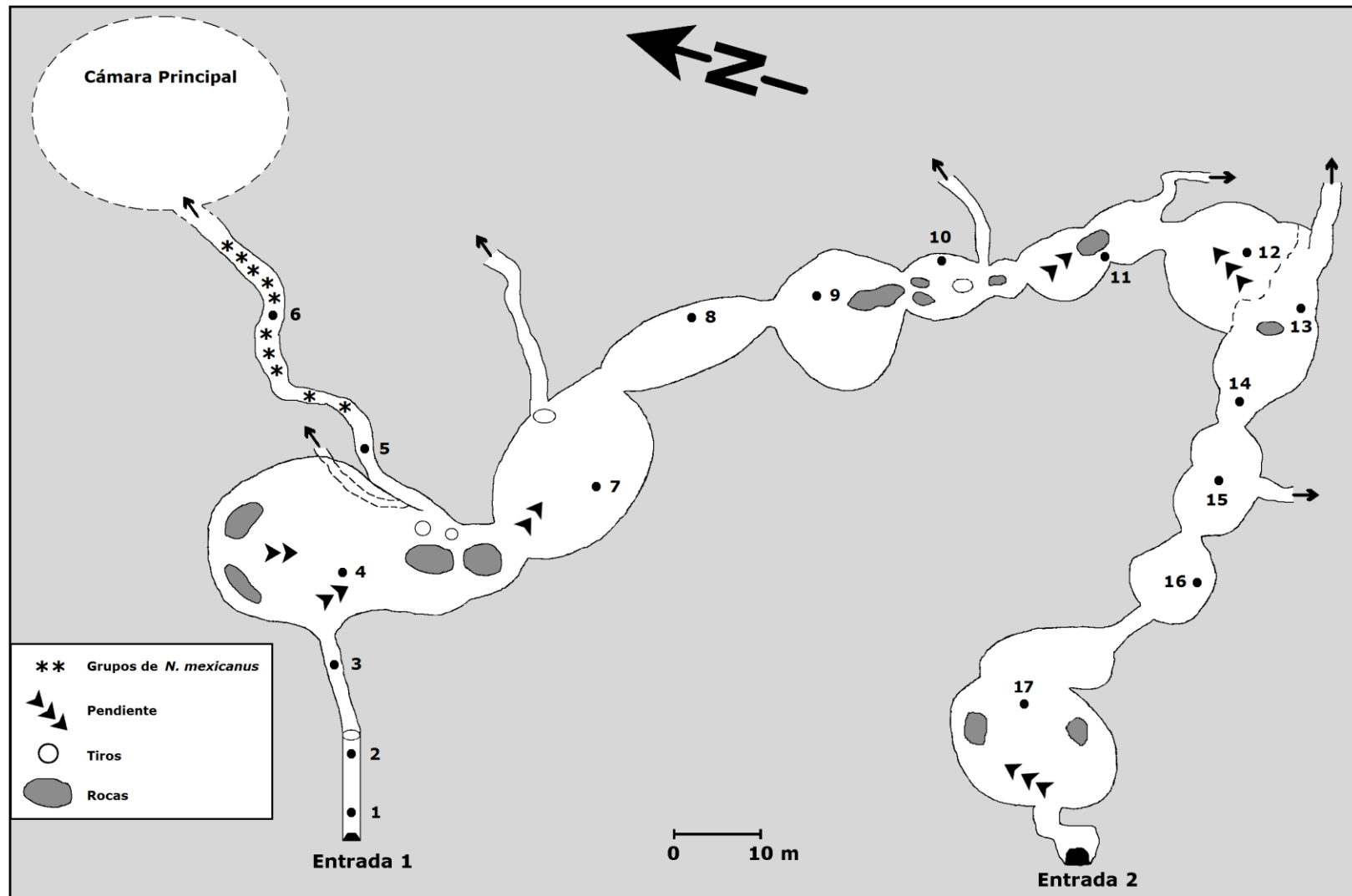


Figura 4. Mapa de la cueva El Salitre. La dimensión de la cámara principal se basó en observaciones de algunos pobladores y su trazado es para fines ilustrativos. (●) Estaciones donde se tomaron la temperatura y la humedad relativa.

El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano (INEGI, 2009). La precipitación media anual es de 738 mm y la temperatura media anual es de 25.5°C (1961–1990, estación climatológica Los Ortices, Colima, Servicio Meteorológico Nacional). La temporada de lluvias abarca generalmente el periodo junio-septiembre, la temporada de secas comprende el periodo octubre-mayo (Fig. 5).

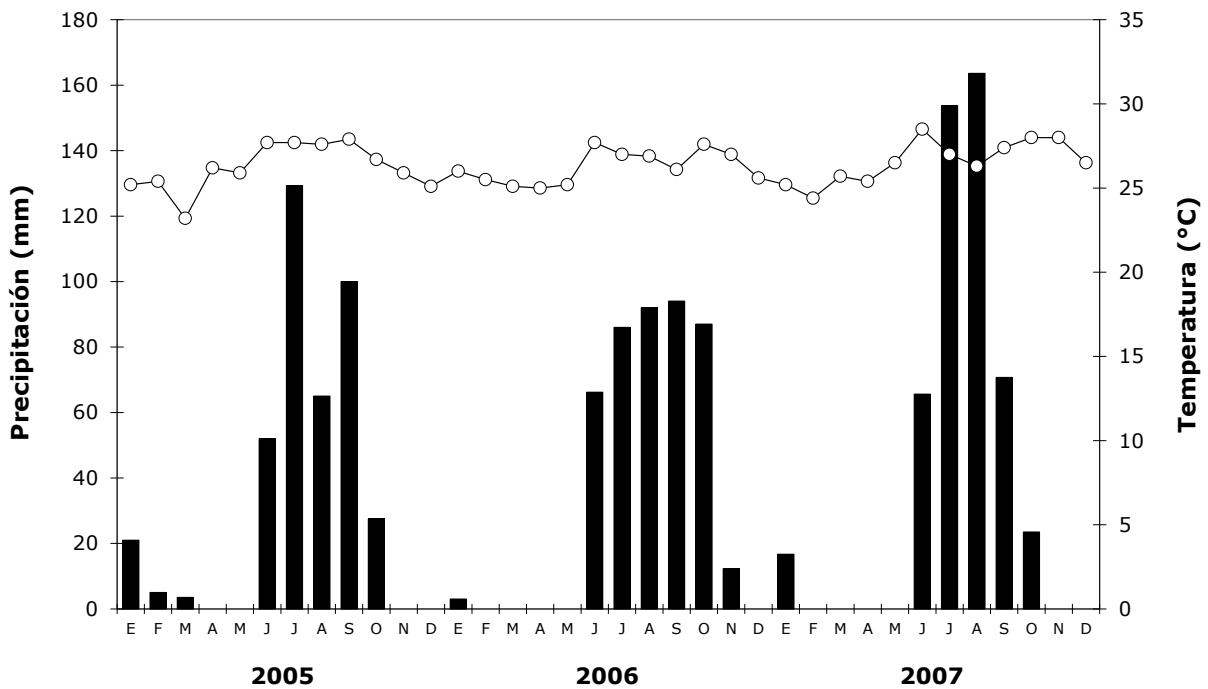


Figura 5. Precipitación (barras) y temperatura ambiental promedio (puntos) registradas mensualmente durante el periodo 2005–2007 en el área de estudio (Fuente: Estación climatológica Los Ortices, Colima, Servicio Meteorológico Nacional).

MATERIAL Y MÉTODOS

I.1. Muestreo.— Desde mayo de 2005 hasta julio de 2007 se hicieron visitas mensuales en el área de estudio para la captura de individuos de *Natalus mexicanus* y la toma de datos (Anexo A). En cada visita se realizaron capturas en ambas entradas de la cueva con el propósito de tener una mayor representatividad. Por razones logísticas se llevaron a cabo dos sesiones de captura en cada muestreo mensual. En la primera noche se bloqueó la entrada más grande (entrada 2) con sábanas y ramas, y fueron capturados los murciélagos que salieron de la entrada más pequeña (entrada 1). En la segunda noche se bloqueó la entrada 1 y fueron capturados los murciélagos que salieron de la entrada 2.

Se procuró que las sesiones de captura fueran llevadas a cabo en las noches sin lluvia y con poca intensidad de luz lunar, debido a que la precipitación y la luz lunar intensa disminuyen la actividad de los murciélagos, la primera variable provoca dificultades en su termorregulación (Erickson y West, 2002; Racey y Speakman, 1987), y la segunda incrementa el riesgo de depredación (Erkert, 1982; Mancina, 2008).

Para la captura se utilizó una trampa de arpa que fue colocada antes del atardecer (aproximadamente a las 6:30 p.m.) en la entrada de la cueva correspondiente a cada sesión, y fue retirada antes del amanecer (3:30–4:30 a.m.). La hora en que fue retirada dependió de la frecuencia de captura, las condiciones de temperatura y humedad, y la condición reproductiva de las hembras. Como la trampa sólo bloqueaba parcialmente las entradas, se colocaron

sábanas y ramas a los lados de ésta para evitar el escape de los murciélagos. La trampa fue revisada regularmente cada 20–30 minutos para remover a los individuos de *N. mexicanus*, los cuales se colocaron en bolsas de manta (10 máximo por bolsa), manteniéndolos en buenas condiciones mientras esperaban su procesamiento. Debido a que las alas de esta especie se deshidratan rápidamente, los ejemplares fueron examinados lo más rápido posible.

I.2. Registro de datos biológicos.– A cada ejemplar de *Natalus mexicanus* se le tomaron los siguientes datos: hora de captura, sexo, edad, condición reproductiva, peso corporal y longitud del antebrazo. Después se le marco el dorso con un rotulador semipermanente no tóxico (trazando sólo una línea visible), para evitar su recuento en cualquiera de las dos sesiones de captura. Una vez hecho esto fue liberado inmediatamente.

I.3. Marcaje.– En cada muestreo mensual se seleccionó una muestra variable de *Natalus mexicanus* (4–130) para anillarlos y llevar el seguimiento de su permanencia en la cueva. El número mensual de anillamientos dependió de la condición física de los ejemplares (si estaban débiles, entumidos o muy parasitados), de su condición reproductiva (si las hembras estaban preñadas o no), y del número de capturas.

En los primeros muestreos (junio 2005-enero 2006) a cada murciélago seleccionado se le colocó cuidadosamente en el antebrazo derecho un anillo de plástico de color blanco (3 mm de diámetro) y con código numérico (Avinet Inc., serie AB554–AB1000, 447 anillos en total). En muestreos posteriores se colocaron “split rings” de aluminio (2.9 mm de diámetro), también con código numérico (Porzana Ltd., serie RL01–RL1000, 1000 anillos en total). Una vez que

el ejemplar fue anillado se liberó inmediatamente. Fueron marcados un total de 491 machos y 956 hembras.

I.4. Estimación del tamaño poblacional.— El tamaño poblacional de *Natalus mexicanus* en la cueva fue estimado mensualmente con dos métodos:

1) Método del número mínimo de individuos vivos (MINV).— Este método se basa en la suma total de individuos vivos durante una sesión particular de captura. Un individuo se considera vivo durante una sesión específica de captura, si fue capturado durante la primera sesión y después de ésta. Así los individuos que no fueron capturados en uno o más periodos de muestreo posterior a su primera captura, se consideran que están presentes en la población antes de su recaptura (Krebs, 1999). Es un método ampliamente utilizado y de fácil cálculo, apropiado en situaciones donde el número de recapturas es bajo. Las estimaciones resultantes pueden ser consideradas como el límite inferior del tamaño poblacional. A pesar que el método sólo indica la porción “trampeable” de la población y las estimaciones resultan sesgadas, permite apreciar las tendencias poblacionales.

2) Método de conteo por videograbación y fotografía (MC).— Debido a que las pocas recapturas obtenidas sesgaron considerablemente las estimaciones poblacionales con el MINV, e imposibilitó el uso de otro estimador poblacional basado en el marcaje-recaptura, durante el segundo periodo anual de monitoreo (abril 2006-julio 2007) se implementó un método de conteo basado en el utilizado por Rodríguez-Duran y Lewis (1987), del cual difirió por la adición de la videograbación y que consistió en lo siguiente.

En cada visita mensual, durante la tercera noche de trabajo (Anexo B), se bloqueó la entrada 1 con una sábana y fue colocada una videocámara Sony DCR-TRV50 a 6 m de distancia de la entrada 2, con el fin de grabar la salida de los murciélagos. La elección de ésta entrada se debió a que ofrecía un campo visual más amplio y adecuado para la videograbación y toma de fotografías, además que la mayoría de los murciélagos salen a través de ella. En general, cada grabación inició desde las 7:15–7:40 p.m. y terminó hasta las 8:50–9:15 p.m. aproximadamente, aunque algunas empezaron un poco más tarde cuando llovió. Los primeros minutos de cada grabación se realizaron bajo la luz natural y después, cuando comenzó a oscurecer, fue usado el sistema de luz infrarroja de la videocámara. Las grabaciones se registraron en casetes miniDV y posteriormente fueron transferidas al formato DVD. Después se observaron en un televisor a una velocidad de 1/8 o 1/4 cuadros por segundo para contabilizar el número de murciélagos que salieron en cada minuto.

Paralelamente durante las grabaciones, se tomaron fotografías de la salida de los murciélagos cada 4 minutos, con una cámara digital Sony Cybershot DSC-F717 (5.2 megapíxeles de resolución) que también fue colocada a 6 m de la entrada 2. El conjunto de fotos fue tomado como un muestreo estratificado de la columna de murciélagos que salía de la cueva. Posteriormente, las fotografías obtenidas en cada visita mensual se visualizaron en una computadora para contar tanto el número de *Natalus*, como el número total de murciélagos de las otras especies que salieron de la cueva. La distinción de *N. mexicanus* y las otras especies en las fotos se basó en el tamaño corporal, el color del pelaje, y la forma de las orejas.

Con los conteos en las fotos se calculó para cada mes la frecuencia relativa de *N. mexicanus* (expresada en %). Esta frecuencia fue usada para estimar por extrapolación el número de *Natalus* que salieron de la cueva, tomando como referencia el número total de individuos contados en cada videograbación mensual. La fórmula para calcular el número de *Natalus* en cada mes fue:

$$\text{No. } \textit{Natalus} = \left(\frac{\text{No. de } \textit{Natalus} \text{ en las fotos}}{\text{No. total de murciélagos en las fotos}} \right) \times \text{No. total de murciélagos en la videograbación}$$

I.5. Determinación del sexo y su proporción.— El sexo de los ejemplares se determinó con base en la observación de los genitales. La proporción de sexos fue calculada dividiendo el número de hembras entre el número de machos registrados en cada muestreo mensual.

I.6. Estimación de la edad.— Se basó en la observación de la fusión epifisial-diafisial de la cuarta articulación metacarpal-falangeal (Anthony, 1988), y por el color del pelaje dorsal y ventral de acuerdo a Mitchell (1965) y a nuestra experiencia previa con la especie. La epífisis falangeal de cada ejemplar se observó a trasluz con una lupa, usando una lámpara de mano Mini Maglite como fuente luminosa. Los individuos examinados fueron ubicados en una de las siguientes categorías de edad: 1) juvenil, cuando presentaron las falanges con las epífisis-diafisis abiertas y el pelaje era grisáceo; 2) subadulto, cuando presentaron las epífisis recientemente fusionadas y el pelaje era grisáceo-oliváceo o ligeramente crema; y 3) adulto,

cuando presentaron las epífisis completamente fusionadas (sin remanentes de fusión reciente) y el pelaje era anaranjado, parduzco o rojizo (Anexo C).

I.7. Peso corporal y longitud del antebrazo.— Cada individuo de *Natalus mexicanus* fue colocado en una caja pequeña de cartón para pesarlo en una balanza digital portátil Ohaus CT 600-S (precisión de ± 0.1 g). El antebrazo derecho fue medido con un vernier de plástico (precisión de ± 0.1 mm).

I.8. Fidelidad al refugio.— Fue estimada con base en la proporción de individuos anillados que se volvieron a recapturar a lo largo del estudio, y también en el tiempo transcurrido entre las capturas y las recapturas.

II.1. Evaluación de la condición reproductiva.— La condición reproductiva de los machos de *Natalus mexicanus* se evaluó por la posición de los testículos (Racey, 1988) y la condición del pene. El último criterio fue considerado debido a que en algunos meses se observaron varios individuos con el pene erecto y su base engrosada notablemente, lo cual se asumió como un signo de actividad copulatoria acompañada probablemente por el crecimiento de las glándulas reproductivas accesorias, el cual es paralelo al crecimiento de los testículos (Kruzch, 2000). Por las razones anteriores, los machos fueron considerados como reproductivos cuando los testículos estaban en posición inguinal o cuando tenían el pene erecto con su base engrosada, y se consideraron no reproductivos cuando los testículos estaban en posición abdominal y tenían el pene flácido.

La condición de las hembras se evaluó por la palpación del vientre y el examen de las mamas (Racey, 1988). Con base en nuestra experiencia previa con la especie, las hembras fueron ubicadas en alguna de las siguientes categorías: 1) no reproductiva, cuando no presentaron signos de preñez y las mamas eran inconspicuas o pequeñas; 2) preñada, cuando al palparlas resultaron positivas a la presencia de embrión; 3) lactante, cuando tenían mamas grandes con alopecia alrededor del pezón y secretaban leche; y 4) postlactante, cuando tenían signos de amamantamiento previo, esto es, mamas sin leche y con protuberancias de la piel oscuras o queratinizadas, y sin pelo o con pelo corto emergente alrededor de ellas. Además se determinó su condición vaginal, la cual nos dio indicios si la hembra estaba receptiva o no para la copulación y, en el caso de las hembras preñadas, si se encontraban a punto de parir, considerando dos estados: abierta y cerrada.

II.2. Estimación de la madurez sexual.– Se basó en el marcaje de varios individuos jóvenes y en su posterior seguimiento, calculando el tiempo transcurrido entre el nacimiento y los primeros indicios de actividad reproductiva.

III.1. Recolecta de heces.– Desde julio de 2006 hasta julio de 2007 se recolectaron mensualmente heces de *Natalus mexicanus* para determinar su dieta. Se procuró en cada mes obtener las heces de 10 individuos adultos (5 machos y 5 hembras), aunque en la mayoría de los casos no fue posible. El número de muestras fecales recolectadas varió desde 2 en noviembre de 2006 hasta 12 en junio de 2007. Para asegurar su obtención, se capturaron sólo los murciélagos que regresaron de comer y percharon en las sábanas adyacentes a la trampa de arpa. Inmediatamente a cada uno de ellos se les observó el abdomen y, si éste lo tenían

distendido (señal de que se habían alimentado), se colocaron por separado en una bolsa de manta limpia, manteniéndolos ahí por 15–60 minutos hasta que defecaran, asumiendo que un tiempo más largo podría ser perjudicial para ellos. Las heces fueron removidas de las bolsas y se transfirieron a tubos de plástico con solución de etanol al 70% para su preservación. Luego a cada ejemplar se le tomaron sus datos biológicos y, una vez hecho esto, fueron liberados inmediatamente.

III.2. Estimación de la dieta.– En el laboratorio, el contenido fecal de cada ejemplar se examinó con un microscopio estereoscópico Olympus CO11 para identificar los restos de artrópodos. Fueron examinados un total de 100 fragmentos escogidos al azar por cada muestra fecal y se estimó visualmente el porcentaje de volumen y frecuencia de cada grupo alimentario identificado. Los porcentajes fueron calculados siguiendo a Whitaker (1988):

$$\% \text{ Volumen} = \left(\frac{\text{Suma del volumen individual de cada tipo de alimento}}{\text{Volumen total de la muestra}} \right) \times 100$$

$$\% \text{ Frecuencia} = \left(\frac{\text{Número de contenidos donde se encontró cada alimento}}{\text{Número total de contenidos}} \right) \times 100$$

III.3. Recolecta de artrópodos.– Desde julio de 2006 hasta julio de 2007 se recolectó una muestra mensual de artrópodos en el área de estudio. Para la captura de los insectos aéreos se utilizaron 2 trampas de luz, cada una cubierta por una tela delgada semitransparente de color blanco que formaba un techo cuya superficie era de 4 m² aproximadamente. Las trampas se

desplegaron durante dos noches continuas, desde las 8:00 p.m. hasta las 2:00 a.m. y fueron revisadas cada 20–30 minutos. Durante las primeras 3 horas del muestreo (8:00–11:00 p.m.) las trampas se colocaron entre la vegetación a 50 y 80 m de la entrada 1 de la cueva, a una altura de 2 m sobre el nivel del suelo. En las últimas 3 horas del muestreo (11:00 p.m.–2:00 a.m.) fueron colocadas a una distancia aproximada de 270 y 300 m de la entrada mencionada.

Para atrapar a los artrópodos posados en la superficie de la tela se usó una bomba pequeña de aire Coleman Quickpump a la cual se le adaptó un tubo de plástico transparente, en cuyo extremo final fue colocado un pedazo de tela de licra como filtro. Los insectos recolectados se transfirieron inmediatamente a frascos de plástico con una solución de etanol al 70% para su preservación.

Debido a que las trampas de luz atraen principalmente a insectos aéreos con fototaxia positiva, para obtener una muestra de los artrópodos estacionarios se usó una trampa de golpe, hecha con una manta de 80x80 cm sujeta a una estructura metálica cuadrada. La trampa fue colocada en la base de los arbustos o árboles pequeños y también entre las ramas de estos a una altura de 1.5 m, así como en las ramas bajas (2–3 m de altura) de los árboles, los cuales fueron sacudidos para remover a los artrópodos posados en el follaje.

Los artrópodos recolectados se succionaron inmediatamente con la bomba de aire y fueron transferidos a frascos con una solución de etanol al 70%. Este muestreo también se realizó desde las 8:00 p.m. hasta las 2:00 a.m. y en las mismas noches en las que fueron llevados a cabo los muestreos de los insectos aéreos. En cada mes se muestrearon 30 arbustos o árboles

separados por lo menos 15 m uno del otro, siguiendo una línea de zigzag. El punto de inicio del muestreo estuvo a 60–70 m aproximadamente de la entrada 1. A cada planta seleccionada se le hizo una marca triangular distintiva con una navaja, para evitar que se escogiera nuevamente al mes siguiente y así minimizar el sesgo en el muestreo.

III.4. Estimación de la abundancia del alimento.– Los artrópodos recolectados en campo se observaron en el laboratorio con un microscópico estereoscópico para identificarlos a nivel de orden, con la ayuda de una guía entomológica general (Gillott, 2005). Posteriormente todos los artrópodos de cada orden recolectados mensualmente fueron contados. Después fueron secados a temperatura ambiente para pesarlos en una balanza Ohaus CT 600-S, con el fin de estimar la biomasa mensual de artrópodos.

Por otro lado, varias partes de los artrópodos recolectados (alas, antenas, patas, estructuras bucales y otras) fueron fotografiadas con una cámara digital Olympus Camedia C-5060, adaptada a un microscopio estereoscópico Olympus SZ40, con el fin de obtener una colección de referencia que facilitara la identificación del alimento presente en las muestras fecales.

III.5. Observaciones del vuelo.– Para determinar el tipo de vuelo de *Natalus mexicanus*, el 14 de mayo y 16 junio de 2005, tiempo en que gran parte de la vegetación estaba desprovista de hojas o apenas estaba cubriéndose de ellas, se colocaron cápsulas luminiscentes (Schulz, 2000) a un total de 5 hembras y 5 machos adultos. Los ejemplares fueron extraídos de la cueva a las 6:50 p.m. aproximadamente (antes del inicio de la salida de los murciélagos), con el fin de tener el tiempo suficiente para tomarles sus datos biológicos, marcarlos y liberarlos antes del

anochece. Cada cápsula tuvo una longitud de 13 mm, un diámetro de 6 mm y un peso de 0.3 g, lo que representó alrededor del 6% del peso promedio de los ejemplares (4.9 g), y fue adherida al pelaje dorsal con pegamento Kola Loka (Ind. Kola Loka, México).

La liberación de los ejemplares marcados inició a las 7:10 p.m. en un área adyacente donde se tenía un campo visual adecuado para observar su vuelo. A cada ejemplar se le dio seguimiento hasta que estuvieron fuera de nuestro alcance, auxiliándonos con binoculares cuando fue posible. El intervalo de tiempo entre cada liberación fue de 3 minutos. La altura en que volaron los ejemplares se estimó visualmente tomando como referencia la talla de los árboles o arbustos cercanos a su trayectoria de vuelo.

IV.1. Realización del mapa y perfil de la cueva.— El 14 de mayo (de 10 a.m. a 2:30 p.m.) y el 18 de junio (de 2:30 a 5:30 p.m.) de 2005 se realizaron un total de 3 incursiones en la cueva para tomar las medidas de cada sección explorada, con el fin de trazar el mapa y perfil del refugio. Las dimensiones de cada sección (largo, ancho y altura) fueron medidas con una cinta métrica y una cuerda guía marcada cada metro. La orientación y pendiente se midieron con una brújula Brunton 5006 LMS. Estas mediciones fueron la base para trazar en papel milimétrico tanto el mapa, como el perfil topográfico de la cueva.

IV.2. Condiciones microclimáticas dentro y fuera de la cueva.— Durante las incursiones en la cueva, también se registró la temperatura y la humedad relativa en cada sección explorada (Fig. 4), con un “data logger” Hobo H8 Pro Series (Onset Computer Corp.). Aunado a esto, se

localizaron visualmente las colonias de cada una de las especies de murciélagos que se refugian en la cueva, así como las secciones y áreas que ocupaban.

Desde abril de 2006 hasta marzo de 2007, la temperatura y la humedad relativa en un área de percha de *Natalus mexicanus* fueron registradas cada 5 minutos de manera automática (iniciando a las 7:00 p.m) durante 48 horas continuas en cada visita mensual, también con un “data logger” Hobo H8 Pro Series. El dispositivo fue colocado a poco más de 1 m del piso y a 5 cm de la pared, en un tramo del pasaje que conduce a la cámara principal donde se albergan cientos de *Natalus* (Fig. 21). En las incursiones para colocarlo y retirarlo se usaron lámparas de cabeza Petzl cubiertas con papel celofán rojo, con el fin de minimizar el disturbio en las colonias de murciélagos.

Asimismo, se midieron la temperatura y la humedad relativa externas cada 3 minutos durante dos noches continuas (de 7:30–8:00 p.m. hasta 3:30–4:30) con un “data logger” Hobo H8 colocado a 10 metros de la entrada 1 y a 1.7 m por arriba del suelo. Las mediciones fueron realizadas durante las noches en que se hicieron la captura de los murciélagos (Anexo B).

V. Observación de los hábitos de percha.– Durante las exploraciones para medir las dimensiones de la cueva (mayo y junio de 2005) y en las incursiones mensuales para colocar y retirar el “data logger”, se observaron los hábitos de percha de cientos de individuos de *Natalus mexicanus* que descansaban en el pasaje que conduce a la cámara principal.

VI. Análisis estadístico

Para ver si existían diferencias en el número de individuos estimado con el MINV entre los dos periodos anuales de estudio, así como en el número de individuos estimado (con el MINV y el MC) en las temporadas de secas y lluvias, se usó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney. Fueron llevados a cabo análisis de correlación de rangos de Spearman para estimar el grado de asociación lineal entre el tamaño poblacional (estimado con el MC) y la temperatura y la humedad relativa promedio mensuales en las áreas de percha de *Natalus mexicanus*. También se probaron diferentes modelos de regresión no lineal para determinar cuál se podía ajustar a la relación hipotética entre las variables anteriores. Para estimar diferencias mensuales y anuales en la proporción de sexos en los adultos, subadultos y juveniles, se llevó a cabo la prueba χ^2 de bondad de ajuste para dos categorías (Zar, 1999).

Con el fin de estimar el grado de asociación lineal entre la precipitación mensual en el área y el número de hembras reproductivas, se llevó a cabo un análisis de correlación de rangos de Spearman. Fueron consideradas como hembras reproductivas aquellas que estaban en su último mes de gestación (junio o julio) y las lactantes.

Se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) para determinar diferencias en el peso corporal y la longitud del antebrazo entre las tres categorías de edad, seguido de una Prueba de Tukey para establecer entre qué grupos las había. Para determinar diferencias en el peso corporal entre los machos y las hembras, entre la temporada de lluvias y de secas, y entre las hembras

no reproductivas y las lactantes, se usó la prueba t de Student. La misma prueba fue empleada para probar diferencias en la longitud del antebrazo entre los machos y las hembras. Fue aplicado un análisis de varianza de dos vías, para ver si existió una interacción significativa entre los factores edad y sexo en las variables peso y longitud del antebrazo.

Se llevaron a cabo análisis de correlación (usando el coeficiente de Pearson) para explorar el grado de relación lineal entre la precipitación y la abundancia y biomasa de artrópodos, así como entre la proporción (% volumen) de los órdenes de artrópodos encontrados en la dieta y su proporción (% frecuencia) estimada en el área de estudio. Las diferencias entre temporadas en la abundancia de los órdenes de artrópodos (identificados en la dieta) en el área de estudio fueron estimadas con la prueba t de Student. Para ver si existían diferencias mensuales en la proporción de los órdenes de artrópodos que entraron en la dieta, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, y para probar si existían diferencias en estas proporciones entre la temporada de lluvias y de secas, así como entre los machos y las hembras, se usó la prueba U de Mann-Whitney.

Para evaluar las diferencias mensuales en la humedad relativa y la temperatura en las áreas de percha de *N. mexicanus*, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis. Para evaluar las diferencias de estas variables microclimáticas entre la temporada de lluvias y de secas, se usó la prueba U de Mann-Whitney.

Los datos de la precipitación mensual en el periodo 2005–2007 registrados por la estación climatológica de Los Ortices, fueron usados para los análisis correspondientes. Los datos del

peso corporal, la longitud del antebrazo y la abundancia de los órdenes de artrópodos fueron transformados logarítmicamente o por medio de la raíz cuadrada, para cumplir los supuestos de normalidad y homocedasticidad (igualdad de varianzas) y aplicar así las pruebas paramétricas correspondientes. Los porcentajes de volumen de cada grupo alimentario fueron transformados calculando su arco seno para mejorar su manejo estadístico (Whitaker, 2004). La significancia estadística fue establecida a <0.05 y los análisis se llevaron a cabo con el programa NCSS 2003.

RESULTADOS

I. Dinámica poblacional

I.1. Tamaño poblacional.— Las estimaciones del tamaño poblacional de *Natalus mexicanus* difirieron notablemente entre el Método del Número Mínimo de Individuos Vivos (MINV) y el Método de Conteo (MC), puesto que con el primero se obtuvo un tamaño mínimo de 21 individuos y un máximo de 649, en cambio con el segundo se estimó un mínimo de 200 y un máximo de 5857.

Las estimaciones con el MINV mostraron que el tamaño poblacional varió intra e interanualmente de forma considerable (Fig. 6). Se observaron cuatro picos poblacionales en: julio de 2005 (221 individuos), febrero de 2006 (497), septiembre de 2006 (649) y junio de 2007 (140). En términos generales, el número de murciélagos aumentó a partir de mayo, alcanzó picos durante el periodo junio-septiembre, y disminuyó a partir de octubre hasta llegar a un mínimo en noviembre. Durante diciembre 2005-febrero 2006 la población aumentó de forma notable, aunque en diciembre 2006-mayo 2007 sólo varió ligeramente en su tamaño.

El número de *Natalus* estimado durante el primer periodo anual de estudio (mayo 2005-mayo 2006), fue mayor con respecto al segundo periodo (junio 2006-julio 2007; Mann-Whitney $U=1.87, P=0.03$).

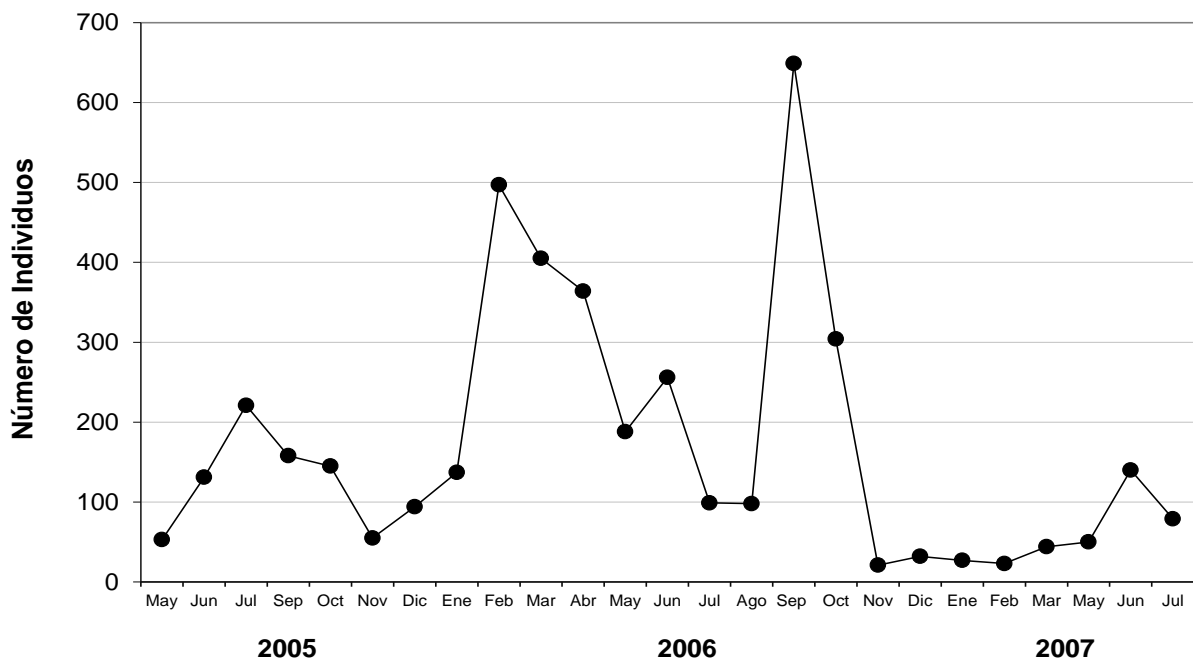


Figura 6. Tamaño poblacional de *N. mexicanus* estimado con el MINV durante el periodo de estudio.

Las estimaciones con el MC también mostraron cambios marcados en el tamaño poblacional. En el 2006 la población presentó dos picos, uno en junio (5391 individuos) y otro mayor en agosto (5857), después disminuyó a un mínimo en noviembre (200) y aumentó ligeramente hasta mayo, incrementándose el tamaño poblacional nuevamente de forma notable en junio y julio de 2007 (Fig. 7). Tanto con el MINV ($U=1.74$, $P=0.04$), como con el MC ($U=2.72$, $P<0.01$) se estimó una mayor cantidad de *Natalus* en la temporada de lluvias.

No hubo correlación entre el tamaño poblacional y la temperatura promedio ($r_s=0.34$, $P=0.27$, $n=12$), ni entre éste y la humedad relativa promedio ($r_s=-0.52$, $P=0.08$, $n=12$) en las áreas de percha de *N. mexicanus* (Fig. 8). Tampoco hubo algún modelo de regresión no lineal que pudiera explicar la relación entre estas variables.

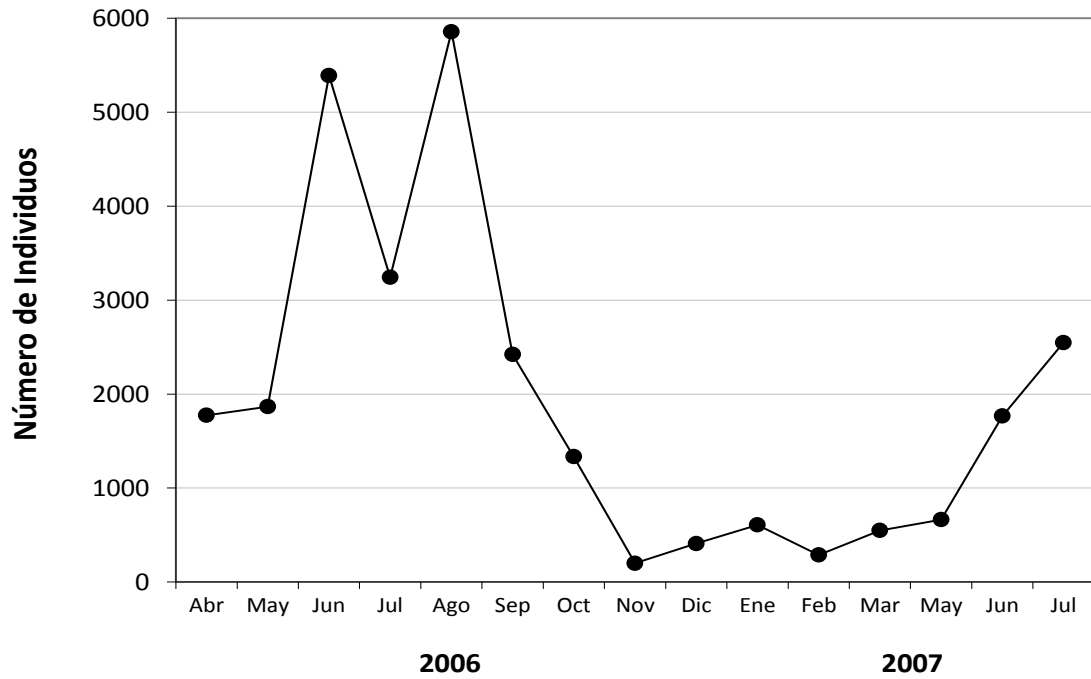


Figura 7. Tamaño poblacional de *N. mexicanus* estimado con el Método de Conteo durante el periodo abril 2006-julio 2007.

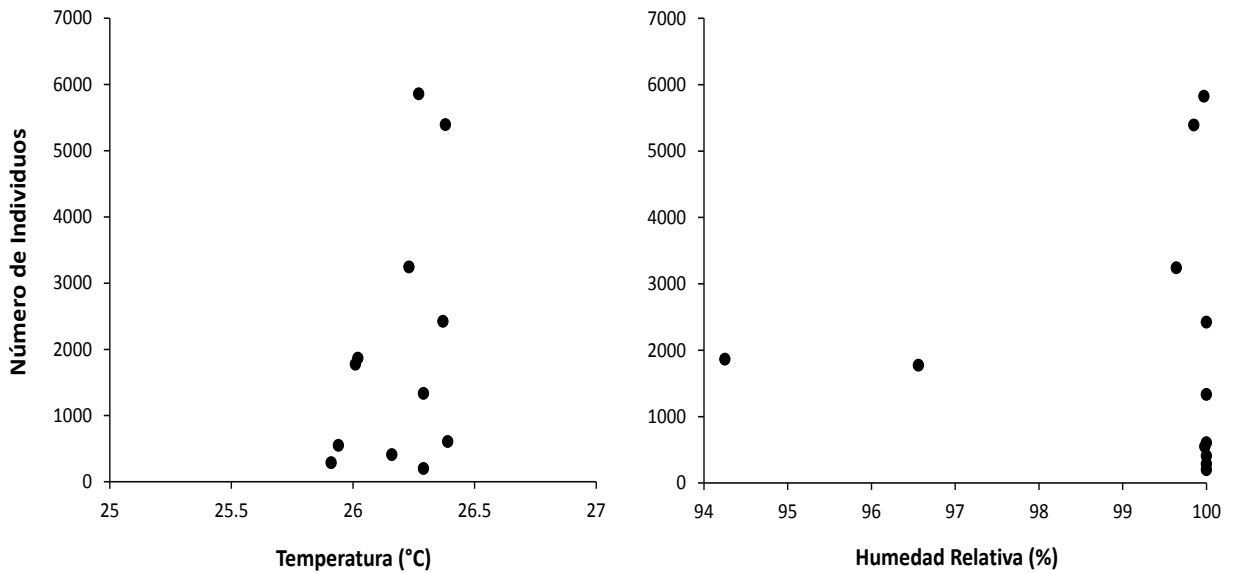


Figura 8. Grafica de dispersión de la temperatura y la humedad relativa en las áreas de percha vs tamaño poblacional de *N. mexicanus* en el periodo abril 2006-marzo 2007.

I.2. Estructura de edades.— Se realizaron un total de 4027 capturas de *Natalus* distribuidas en el siguiente orden de categorías de edad: 2659 adultos (66%), 321 subadultos (8%) y 1047 juveniles (26%). En general, durante diciembre-agosto la población estuvo constituida mayoritariamente por adultos (Fig. 9).

En septiembre de 2005 y 2006, así como en octubre de 2006, la mayoría de la población estuvo compuesta por juveniles, al representar el 82%, 98% y 88% de las capturas respectivamente. En la mayoría de los meses se registraron subadultos, aunque sólo fueron la clase dominante en octubre de 2005 y noviembre de 2006 al constituir el 67% y 73% de las capturas respectivamente.

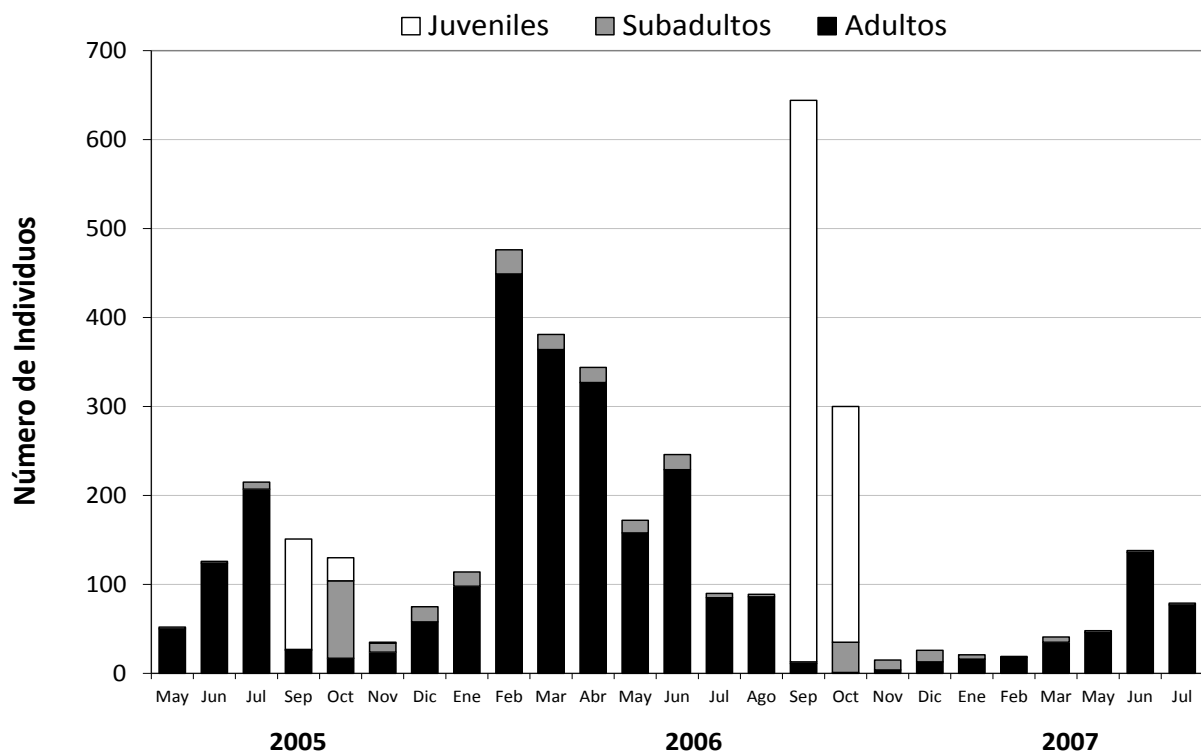


Figura 9. Estructura de edades de la población de *N. mexicanus* durante el periodo de estudio.

Con base en el seguimiento de 13 juveniles y 2 subadultos anillados que fueron recapturados (Anexo D), y en el tiempo en que surgieron los jóvenes y subadultos, se estimó que la mayoría de los individuos alcanzarían el estado adulto a los 4 o 5 meses de haber nacido; el resto lo lograría después de este tiempo, incluso hasta en 1 año aproximadamente.

I.3. Proporción de sexos.– En general, a partir de mayo hubo más hembras que machos en la cueva, tendencia que continuó hasta octubre. En noviembre la proporción fue 1:1 y en diciembre-marzo se inclinó hacia los machos, equilibrándose de nuevo en abril (Fig. 10). Estas tendencias fueron significativas en la mayor parte de los meses.

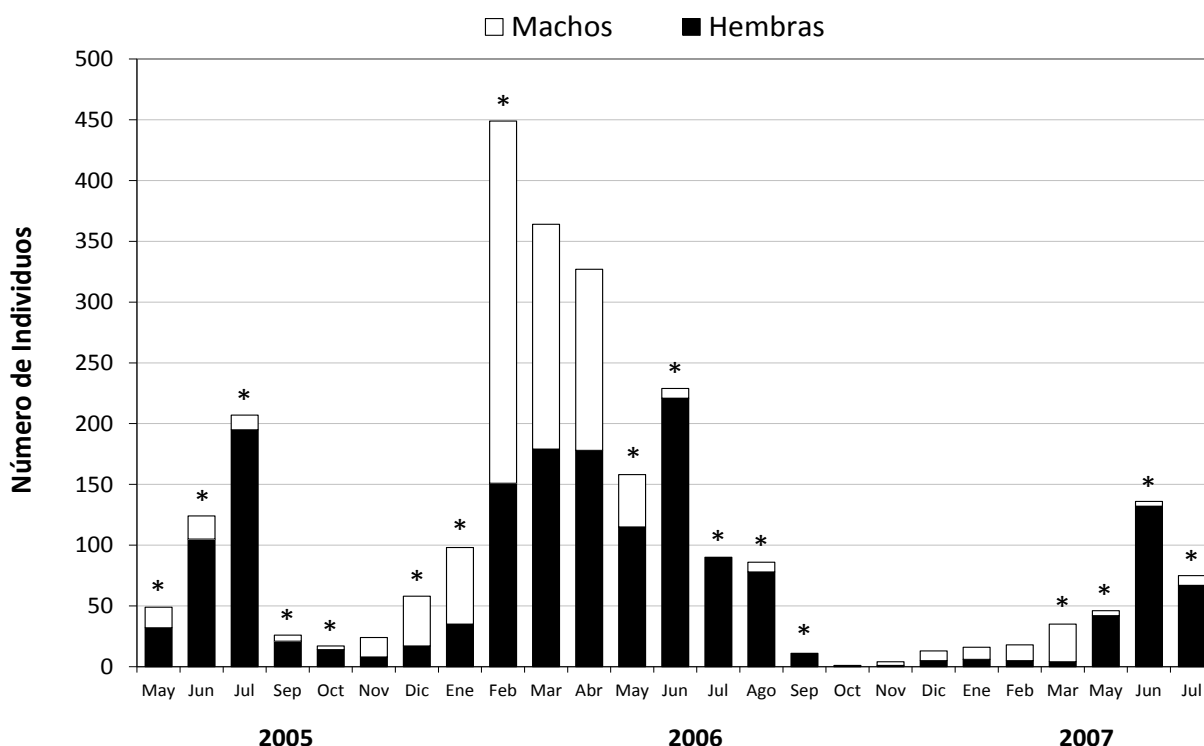


Figura 10. Número de hembras y machos adultos de *N. mexicanus* registrados en la cueva durante el periodo de estudio. * Diferencia significativa ($P < 0.05$) de una proporción 1:1 basado en la prueba χ^2 .

En los juveniles la proporción fue 1:1 en septiembre y octubre de 2005 y 2006. En los subadultos la proporción fue 1:1 a lo largo del estudio, excepto en julio de 2005 ($\chi^2=4.5$, $g.l.=1$, $P=0.03$) y junio de 2006 ($\chi^2=9.9$, $g.l.=1$, $P<0.01$) que tendió hacia las hembras, así como en octubre de 2006 ($\chi^2=4.2$, $g.l.=1$, $P=0.04$) y noviembre de 2006 ($\chi^2=4.5$, $g.l.=1$, $P=0.03$) que se inclinó hacia los machos.

En los dos periodos anuales de estudio (mayo 2005-mayo 2006 y junio 2006-julio 2007) hubo una mayor cantidad de hembras adultas que de machos adultos (primer periodo $\chi^2=20.2$, $g.l.=1$, $P<0.001$; segundo periodo ($\chi^2=421.5$, $g.l.=1$, $P<0.001$), mientras que en los juveniles ($\chi^2=0.2$, $g.l.=1$, $P=0.68$; $\chi^2=2.6$, $g.l.=1$, $P=0.11$) y subadultos ($\chi^2=0.02$, $g.l.=1$, $P=0.89$; $\chi^2=0.01$, $g.l.=1$, $P=0.92$) la proporción fue 1:1.

I.4. Recapturas.— Se recapturaron 25 hembras y 27 machos de *Natalus mexicanus* que representaron el 3.6% del total anillado (1447 individuos). El tiempo de recaptura fue muy variable, puesto que algunos ejemplares se capturaron un mes después de su anillamiento y otro a los 15 meses. Sólo el 3.2% de los individuos anillados fueron recapturados antes de un año y el 0.4% después de un año. Ningún ejemplar fue recapturado dos veces (Anexo D).

Tres ejemplares marcados con anillos de plástico presentaron algún tipo de lesión: 2 tenían inflamación en el antebrazo y 1 tenía una masa notable de tejido alrededor del anillo. Otros 2 ejemplares recuperados y marcados con “split rings” presentaron lesiones: uno tuvo una ligera inflamación cerca del primer dedo, en el otro se observó un desplazamiento del anillo a la

altura del brazo que ocasionó el desgarramiento parcial de la membrana alar. Los 5 ejemplares lesionados representaron el 9.6 % del total recapturado.

II. Patrón reproductivo

II.1. Condición reproductiva de los machos.– Se observaron 7 machos de *Natalus mexicanus* con testículos inguinales en diciembre de 2005, 2 en enero y 4 en febrero de 2006, y 1 en enero de 2007. Asimismo se registraron 14 machos con el pene erecto y la base engrosada en febrero de 2006 y 10 en febrero de 2007.

II.2. Condición reproductiva de las hembras.– Fueron observadas hembras de *Natalus mexicanus* con signos evidentes de preñez a partir de abril, las cuales alcanzaron un pico en junio y disminuyeron en julio, excepto en el 2006 cuando se encontró una cantidad considerable de ellas en julio y algunas en agosto. Fue registrado un gran porcentaje de hembras lactantes en julio, agosto y septiembre, en tanto las hembras postlactantes sólo se encontraron en octubre (Fig. 11).

Tomando como referencia el punto medio del intervalo de tiempo en que la proporción de hembras preñadas disminuyó notablemente de un mes a otro en el 2005 (junio-julio), 2006 (julio-agosto) y 2007 (junio-julio), se estimó un retraso de alrededor de 25 días en el periodo de nacimientos de 2006 con respecto a los otros 2 años.

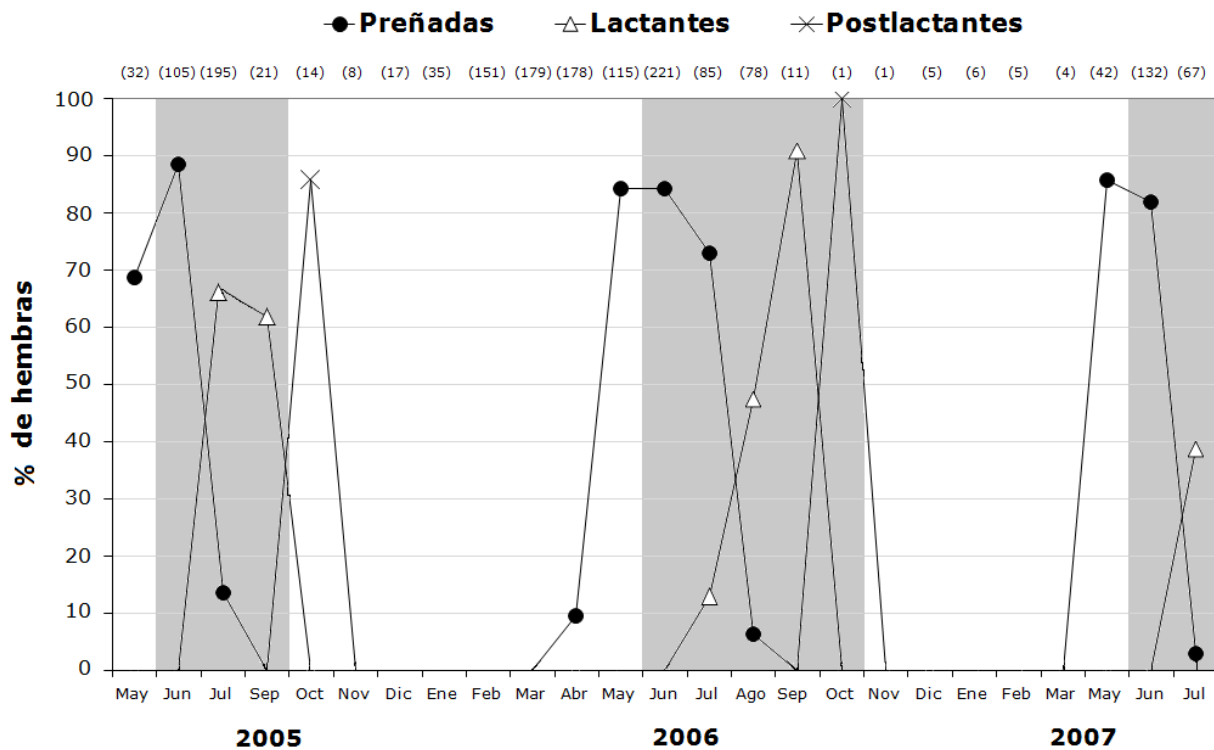


Figura 11. Porcentaje de hembras preñadas, lactantes y postlactantes de *N. mexicanus* durante el periodo de estudio. El número de hembras examinadas se muestra entre paréntesis. Parte sombreada representa la temporada de lluvias en el área.

El peso de las hembras preñadas aumentó gradualmente durante la gestación (Fig. 12). Tomando como referencia el peso promedio de las hembras no reproductivas (4.55 g, n=454) y el de las hembras preñadas en etapa avanzada de gestación (6.55 g, n=56), se calculó que el peso de estas últimas llega a aumentar hasta un 44%. Por otra parte, el peso de las hembras lactantes fue mayor que el de las hembras adultas sin actividad reproductiva ($t=14.2$, $g.l.=589$, $P<0.001$; Fig. 13).

Se encontró una correlación positiva entre la precipitación y el número de hembras reproductivas (hembras en su último mes de gestación y lactantes) de *Natalus mexicanus* ($r_s=0.82$, $P<0.001$, $n=25$).

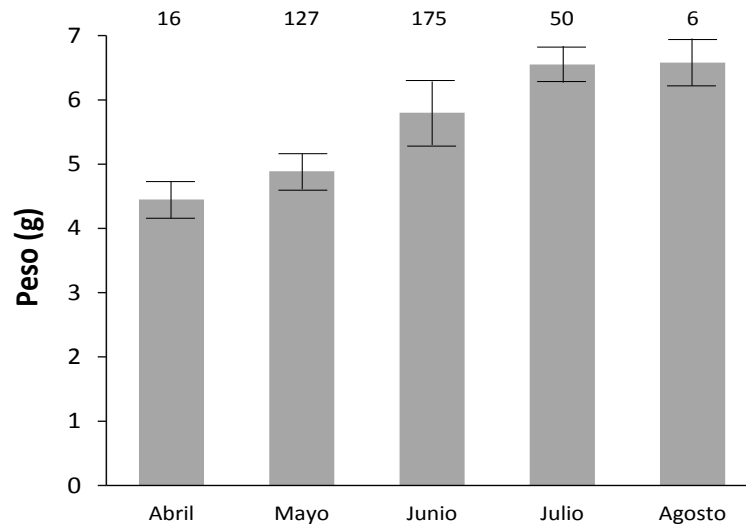


Figura 12. Peso mensual (promedio \pm d.e.) de las hembras preñadas de *N. mexicanus*. El tamaño de muestra se indica arriba de las barras. Los datos de 2005, 2006 y 2007 fueron combinados.

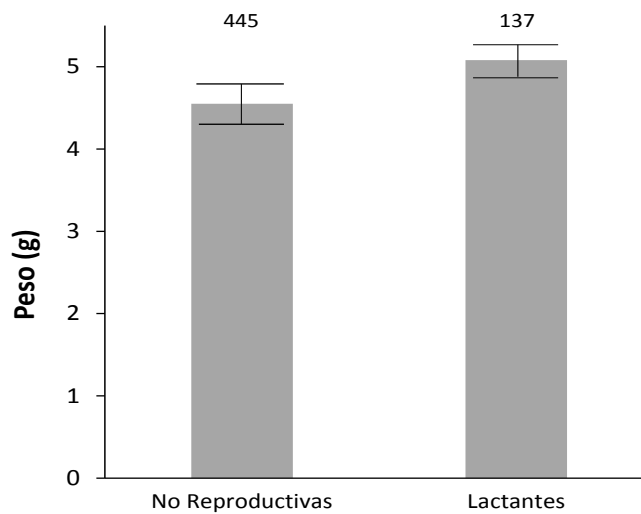


Figura 13. Peso (promedio \pm d.e.) de las hembras no reproductivas y lactantes de *N. mexicanus*. El tamaño de muestra se indica arriba de las barras.

II.3. Peso corporal y longitud del antebrazo por categoría de edad y sexo.– El peso corporal entre los adultos, subadultos y juveniles fue significativamente diferente (ANDEVA $F_{2,1378}=34.72$, $P<0.001$), siendo los juveniles más pesados que los adultos y subadultos, y los adultos más pesados que los subadultos (Prueba de Tukey, $P<0.05$; Fig. 14A). Por otra parte, los machos fueron más pesados que las hembras en las tres categorías de edad: adultos ($t=-7.47$, $g.l.=829$, $P<0.001$), subadultos ($t=-3.23$, $g.l.=234$, $P<0.001$) y juveniles ($t=-3.66$, $g.l.=312$, $P<0.001$).

No se encontró un efecto significativo de la interacción de los factores sexo-edad en el peso corporal (ANDEVA de dos vías $F_{2,1375}=0.89$, $P=0.41$). Las hembras preñadas y lactantes, así como los individuos que regresaron de sus actividades de forrajeo fueron excluidos de estos análisis.

La longitud del antebrazo también difirió significativamente entre los adultos, subadultos y juveniles (ANDEVA $F_{2,1985}=30.15$, $P<0.001$), y fue más grande en los adultos con respecto a las otras dos categorías de edad (Prueba de Tukey, $P<0.05$; Fig. 14B). La longitud del antebrazo de los juveniles y subadultos fue más variable, incluso en varios de ellos fue similar o más grande que la longitud promedio de un adulto (Tabla 3). No hubo diferencias entre los machos y las hembras, tanto en los juveniles ($t=0.26$, $g.l.=318$, $P=0.79$) como en los subadultos ($t=-1.08$, $g.l.=246$, $P=0.28$), aunque en los adultos fue mayor en los machos ($t=-4.99$, $g.l.=1418$, $P<0.001$). Tampoco se encontró un efecto significativo de la interacción de los factores sexo-edad en la longitud del antebrazo (ANDEVA de dos vías $F_{2,1982}=2.11$, $P=0.12$).

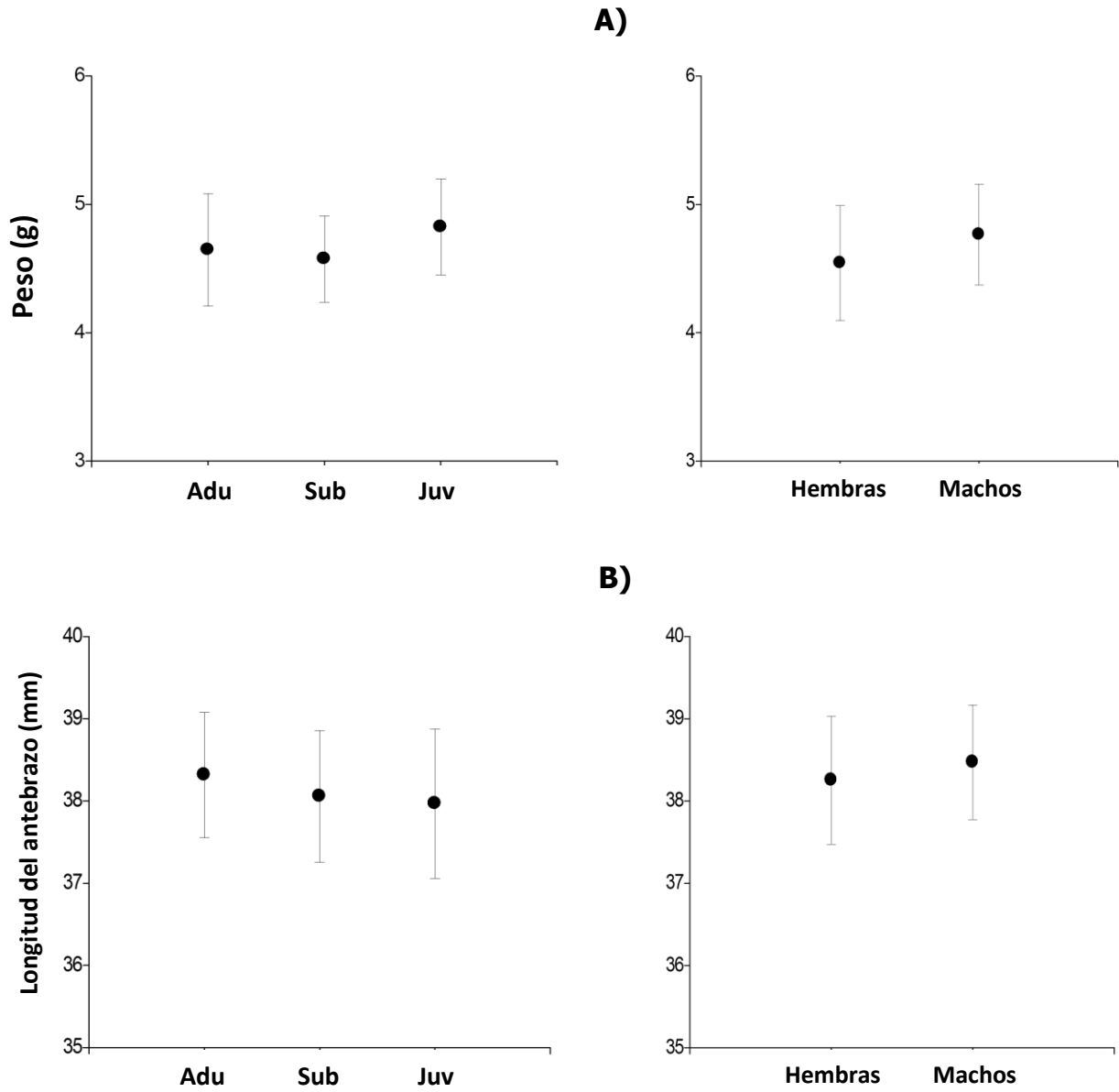


Figura 14. Promedio (\pm d.e.) del peso (A) y de la longitud del antebrazo (B) en las tres categorías de edad, y en los machos y las hembras adultos de *N. mexicanus*. Adu=adultos, Sub=subadultos, Juv=juveniles. Los tamaños de muestra se indican en la Tabla 3.

Tabla 3. Peso (en g) y longitud del antebrazo (en mm) de *N. mexicanus* por grupo de edad y sexo. M=machos, H=hembras. n=tamaño de muestra. Los individuos que regresaron de sus actividades de forrajeo, así como las hembras preñadas y lactantes fueron excluidos de los cálculos del peso.

Edad	Sexo	Peso corporal			Longitud del antebrazo			
		n	$\bar{X} \pm \text{d.e.}$	Mín.–Máx.	Sexo	n	$\bar{X} \pm \text{d.e.}$	Mín.–Máx.
Adultos	M	377	4.76±0.39	3.8–6.4	M	413	38.46 ±0.71	35.9–40.6
	H	454	4.55±0.45	3.6–6.5	H	1007	38.25 ±0.78	30–40.2
	Ambos	831	4.65±0.44	3.6–6.5	Ambos	1420	38.31 ±0.76	30–40.6
Subadultos	M	119	4.64±0.29	3.9–5.2	M	126	38.10 ±0.79	35–40
	H	117	4.50±0.37	3.8–5.8	H	122	37.99 ±0.81	35.3–40.3
	Ambos	236	4.57±0.34	3.8–5.8	Ambos	248	38.05 ±0.80	35–40.3
Juveniles	M	167	4.91±0.37	3.6–5.7	M	171	37.97 ±1.02	30–39.9
	H	147	4.75±0.35	3.7–5.7	H	149	37.98 ±0.76	36–40.1
	Ambos	314	4.83±0.37	3.6–5.7	Ambos	320	37.98 ±0.91	30–40.1

II.4. Madurez sexual.– Se anillaron un número considerable de juveniles (129 machos y 170 hembras) y subadultos (93 machos y 101 hembras) de *Natalus mexicanus*. Sin embargo, sólo 19 de ellos (3.9% del total) fueron recapturados y la gran mayoría no presentaron signos externos de actividad reproductiva que permitieran afirmar si estaban sexualmente maduros. Sólo 2 hembras jóvenes anilladas en septiembre de 2005 se recapturaron en agosto de 2006 ya como adultas lactantes, mientras que una hembra subadulto anillada en octubre de 2005 fue recapturada en junio de 2006 en estado de preñez. Un macho joven marcado en octubre de 2005 fue recapturado en enero de 2007 como adulto y con los testículos en posición inguinal (Anexo D).

III. Dieta

III.1. Composición de la dieta.– Las arañas (Araneae) constituyeron el 57.35% del volumen estimado de la dieta de *Natalus mexicanus*, y se encontraron en el 95% de las muestras fecales recolectadas (Tabla 4). También fueron identificados en las heces cuatro órdenes de insectos en menor porcentaje: Lepidoptera (22.1% volumen), Coleoptera (13.4%), Diptera (7%), y ocasionalmente restos de Hymenoptera (hormigas, 0.05%). Los fragmentos de insectos presentes en las heces correspondieron a individuos adultos. Las presas estacionarias y aéreas predilectas fueron las arañas y los lepidópteros respectivamente.

Tabla 4. Porcentaje de volumen y de frecuencia de los artrópodos identificados en las heces de *N. mexicanus*. n=tamaño de muestra. NI=alimento que fue imposible identificar a nivel de orden.

	% de Volumen				Total (n=83)	% de Frecuencia
	Lluvias (n=52)	Seca (n=31)	Machos (n=40)	Hembras (n=43)		
ARACHNIDA						
Araneae	55.1	61.1	61.5	53.5	57.35	95
INSECTA						
Lepidoptera	23.8	19.2	23.4	20.8	22.1	94
Coleoptera	11.9	15.9	9.6	17.0	13.4	58
Diptera	9.1	3.6	5.4	8.6	7.0	63
Hymenoptera	0.1	0	0	0.1	0.05	2.4
NI	0	0.2	0.1	0	0.1	2.4

El tamaño diminuto de los fragmentos del alimento imposibilitó la identificación de las presas por debajo del nivel de orden. Tomando como referencia las dimensiones de las estructuras de los artrópodos presentes en las heces (cabeza, tarsos, antenas, alas, entre otras), se estimó que el tamaño de las presas varía de los 2 a 7 mm de longitud.

Se encontraron diferencias mensuales significativas en la proporción (% volumen) de los órdenes identificados en la dieta: Araneae (Kruskall-Wallis $H=48.94$, $g.l.=11$, $P<0.001$), Coleoptera ($H=36.74$, $g.l.=11$, $P<0.001$), Lepidoptera ($H=30.47$, $g.l.=11$, $P=0.001$) y Diptera ($H=20.81$, $g.l.=11$, $P=0.03$). Al comparar la composición estacional de la dieta, se observó que Araneae y Coleoptera fueron más consumidos en la temporada de secas, aunque estas diferencias no fueron significativas (Mann-Whitney $U=0.11$, $P=0.45$; $U=1.01$, $P=0.15$, respectivamente); asimismo Lepidoptera y Diptera fueron más consumidos en la de lluvias, pero tampoco esto fue significativo ($U=0.13$, $P=0.55$, $U=-1.45$, $P=0.07$, respectivamente).

Al comparar la composición de la dieta entre los machos y las hembras, se observó que Araneae y Lepidoptera fueron más consumidos por los machos, aunque esto no fue significativo ($U=1.18$, $P=0.12$; $U=0.19$, $P=0.42$, respectivamente), mientras que Diptera y Coleoptera fueron más consumidos por las hembras, aunque sólo fue significativa la diferencia para el último grupo trófico ($U=-1.57$, $P=0.06$; $U=-2.07$, $P=0.02$, respectivamente).

III.2. Variación de la precipitación y la abundancia de artrópodos.— En el área fueron recolectados un total de 6681 artrópodos con las trampas de luz y 6309 con la trampa de golpe,

incluidos en 17 órdenes (Anexo E). Se observaron variaciones tanto en la abundancia como en la biomasa de artrópodos a lo largo del año (Fig. 15). Hubo una correlación positiva entre la precipitación y el número de artrópodos ($r=0.70$, $P=0.01$, $n=12$), y también con su biomasa ($r=0.83$, $P < 0.001$, $n=12$).

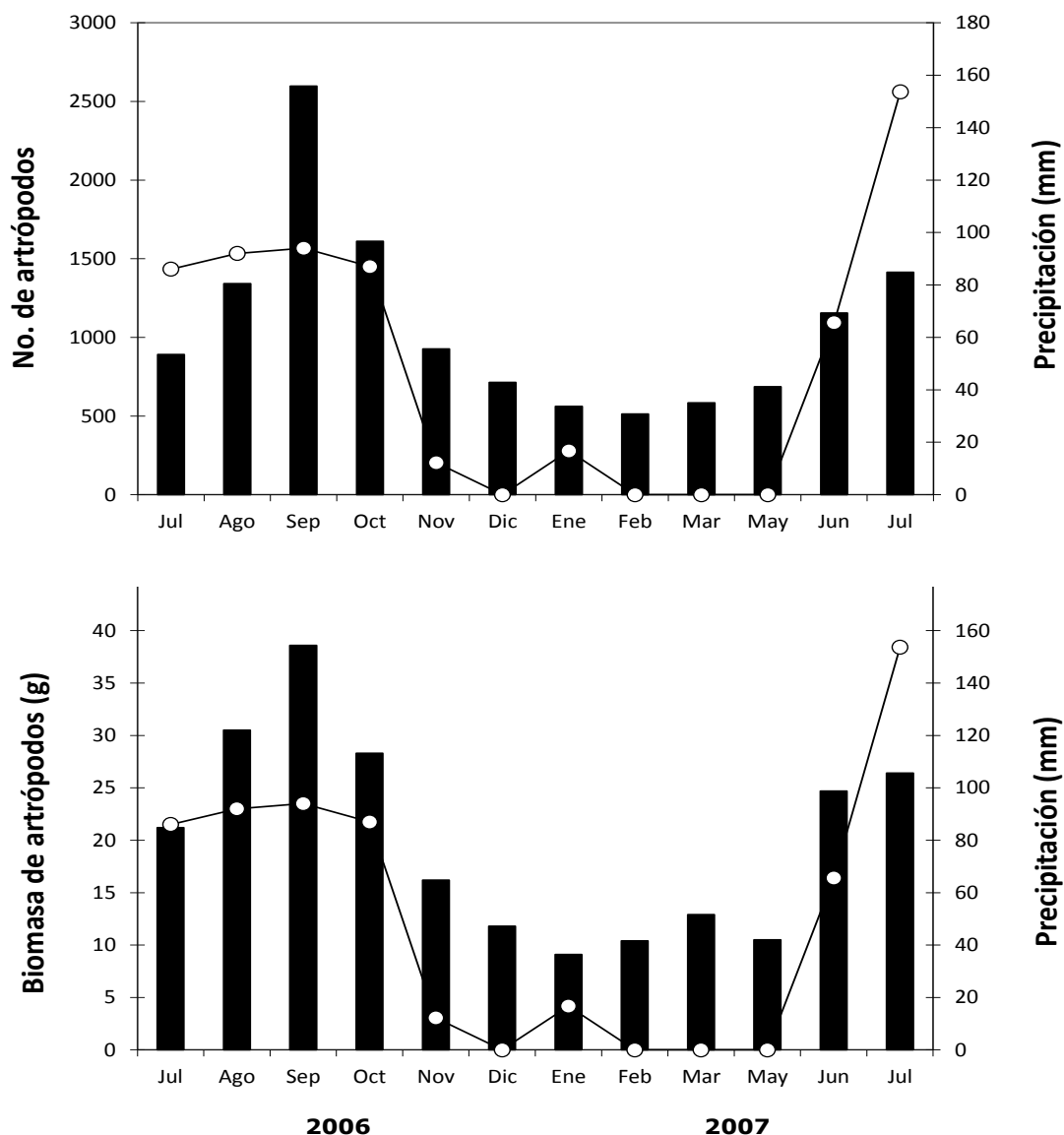


Figura 15. Variación mensual de la abundancia y biomasa de artrópodos (barras), y la precipitación (—○—) en el área de estudio.

III.3. Abundancia de las presas.– En el área de estudio, la abundancia de los cuatro órdenes de artrópodos identificados en la dieta de *Natalus mexicanus* varió notablemente a lo largo del año (Fig. 16). Asimismo, fue diferente entre las temporadas: Araneae fue más abundante en la de secas ($t=-2.92$, $g.l.=11$, $P<0.01$) mientras que Coleoptera ($t=2.66$, $g.l.=11$, $P=0.01$), Lepidoptera ($t=3.16$, $g.l.=11$, $P<0.01$) y Diptera ($t=2.45$, $g.l.=11$, $P=0.017$) fueron más abundantes en la de lluvias (Fig. 17).

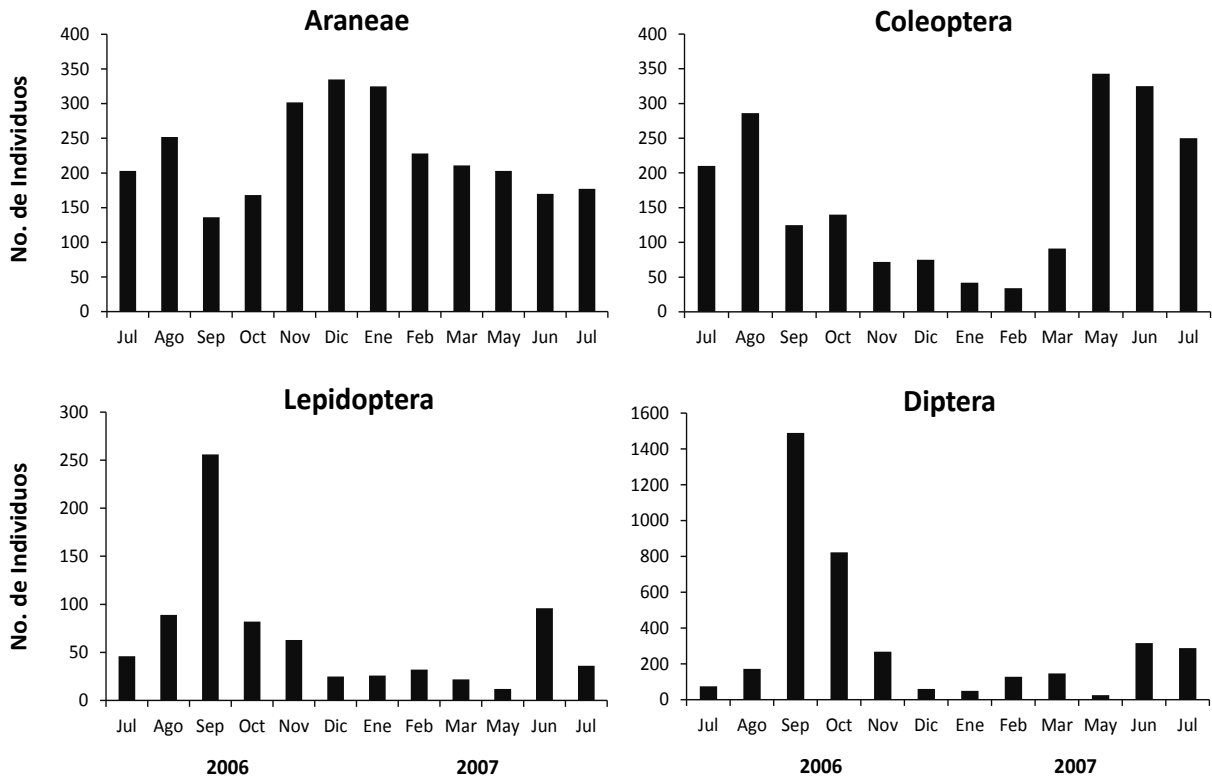


Figura 16. Abundancia mensual de los cuatro órdenes de artrópodos consumidos por *N. mexicanus* en el área de estudio.

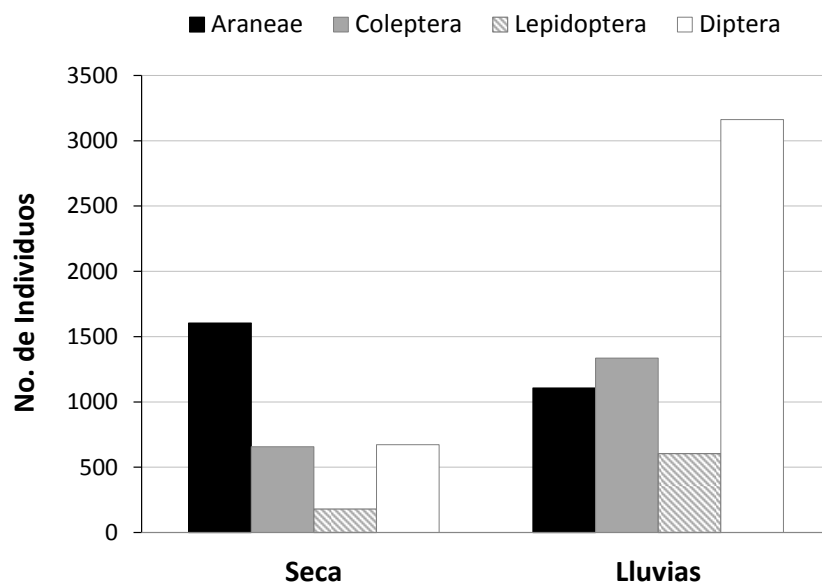


Figura 17. Abundancia estacional de los cuatro órdenes de artrópodos consumidos por *N. mexicanus* en el área de estudio.

No hubo correlación entre la proporción de los órdenes de artrópodos en las heces y su proporción estimada en campo (Fig. 18), ya sea en Araneae ($r=0.31$, $P=0.32$, $n=12$), Lepidoptera ($r=-0.26$, $P=0.41$, $n=12$), Coleoptera ($r=0.49$, $P=0.10$, $n=12$) y Diptera ($r=-0.21$, $P=0.51$, $n=12$).

La proporción de estos cuatro órdenes de artrópodos en las trampas fue diferente: Aranea y Coleoptera estuvieron mejor representados en las trampas de golpe, mientras que Lepidoptera y Diptera lo fueron en las trampas de luz. No hubo correlación entre la proporción mensual de los grupos de artrópodos encontrados en las heces y su proporción mensual estimada en cada tipo de trampa (Tabla 5).

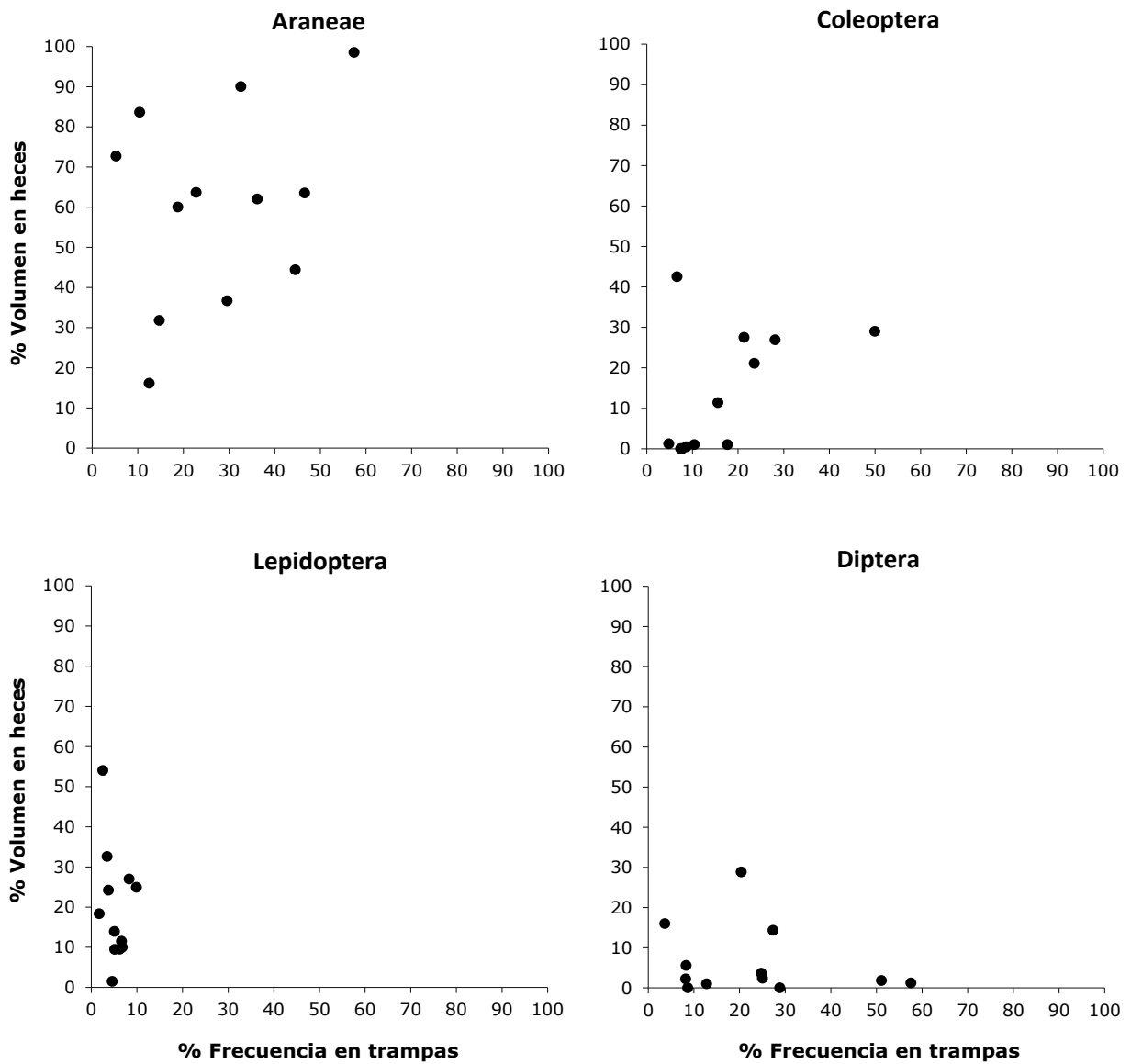


Figura 18. Grafica de dispersión del % frecuencia en las trampas vs % volumen estimado en las heces de los cuatro órdenes de artrópodos consumidos por *N. mexicanus*.

Tabla 5. Porcentaje de frecuencia en las trampas de los cuatro órdenes de artrópodos encontrados en la dieta de *N. mexicanus*. r=coeficiente de correlación del % frecuencia en las trampas vs % volumen promedio en las heces.

Orden	% Trampas de luz			% Trampa de golpe			% Frec. ambas trampas
	% Frec.	r	P	% Frec.	r	P	
Araneae	5.3	-0.20	0.52	37.3	0.32	0.31	20.9
Lepidoptera	10.6	-0.22	0.48	1.2	-0.15	0.64	6.0
Coleoptera	7.3	0.40	0.20	23.8	0.38	0.22	15.3
Diptera	55.1	-0.19	0.56	2.5	-0.14	0.66	29.5

III.4. Peso corporal a lo largo del estudio.– El peso de los machos y las hembras adultos de *Natalus mexicanus* presentó variaciones evidentes a lo largo del tiempo (Fig. 19), y fue mayor en la temporada de lluvias tanto en los machos ($t=6.83$, $g.l.=375$, $P<0.001$), como en las hembras ($t=19.1$, $g.l.=589$, $P<0.001$; Fig. 20).

El peso de los individuos que retornaron de sus actividades de forrajeo fue más grande en relación al peso de aquellos que no se habían alimentado (Tabla 6). Al comparar el peso promedio (adultos) de estos dos grupos, se estimó que los murciélagos aumentaron hasta un 13% de su peso cuando regresaron de forrajear.

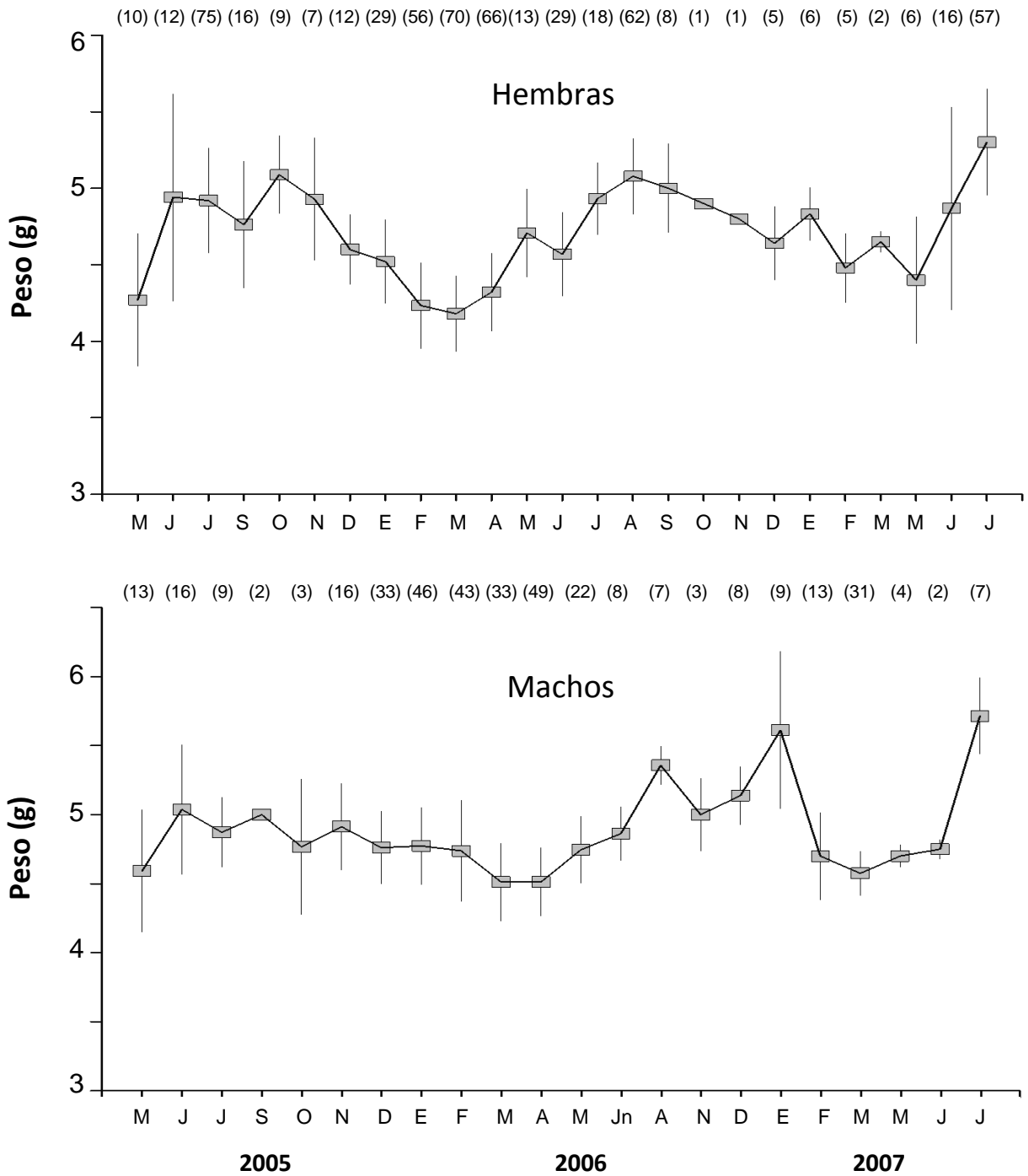


Figura 19. Peso (promedio \pm d.e.) de las hembras y los machos adultos de *N. mexicanus* a lo largo del periodo de estudio. El tamaño de muestra se indica entre paréntesis. Hembras preñadas e individuos que regresaron de sus actividades de forrajeo no fueron incluidos.

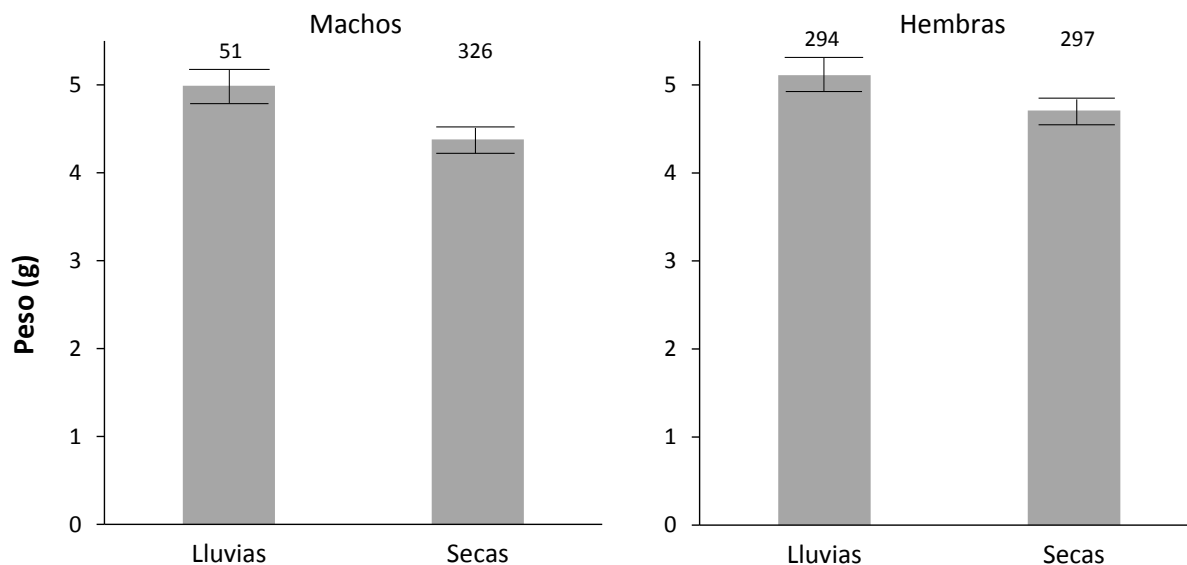


Figura 20. Peso (promedio \pm d.e.) de los adultos de *N. mexicanus* en las temporadas de lluvias y secas. El tamaño de muestra se indica arriba de las barras. Datos de 2005, 2006 y 2007 fueron combinados. Hembras preñadas e individuos que regresaron de sus actividades de forrajeo no están incluidos.

Tabla 6. Peso corporal (en g) de *N. mexicanus* al regresar de sus actividades de forrajeo. Los ejemplares fueron capturados a lo largo del periodo de estudio. M=machos, H=hembras, n=tamaño de muestra.

Grupo de edad	Sexo	n	$\bar{X} \pm$ d.e	Mín.–Máx.
Adultos	M	50	5.32 \pm 0.44	4.4–6.9
	H	26	5.19 \pm 0.49	4.5–6.6
Subadultos	H+M	12	4.91 \pm 0.25	4.5–5.3
Juveniles	H+M	5	5.56 \pm 0.27	5.3–5.9

III.5. Observaciones del vuelo.– Los 10 ejemplares de *Natalus mexicanus* marcados con las cápsulas luminiscentes, al ser liberados, desplegaron un vuelo muy lento y de gran maniobrabilidad. Fueron capaces de subir, bajar y girar rápidamente en espacios reducidos entre la vegetación, revoloteando constantemente. Siempre volaron entre la vegetación y evitaron los espacios abiertos, las brechas y los corredores. En la mayor parte del tiempo volaron a <3.5 m de altura, aunque algunos ejemplares llegaron hasta los 5 m aproximadamente. Tres ejemplares después de volar por 15–20 segundos percharon en el follaje y permanecieron quietos, razón por la cual se les quitaron las cápsulas y trasladaron al interior de la cueva para resguardarlos.

Todos los *Natalus* capturados durante el periodo de estudio ejecutaron el mismo tipo de vuelo al liberarlos. No se logró observar a algún individuo intentando atrapar una presa, aunque fueron capturados algunos ejemplares que regresaron de sus actividades de forrajeo con restos de telarañas: 4 los tenían en el uropatagio, 2 en las patas y 2 en la boca.

IV. Características físicas y condiciones microclimáticas en las áreas de percha

IV.1. Descripción física de la cueva.– La cueva El Salitre está constituida por material sedimentario (caliza) externamente muy meteorizado. Tiene dos entradas, la más chica (entrada 1) tiene 1.23 m de ancho y 0.93 m de altura; la más grande (entrada 2) tiene 1.67 m de ancho y 1.7 m de altura. En su interior hay una serie de cámaras de tamaño variable, así como varios pasajes estrechos de poca altura, la mayoría de ellos son difíciles de acceder (Figs. 4, 21 y 22). En algunas zonas de la cueva se encuentran rocas grandes y hoyos verticales (tiros)

de poca profundidad (<4 m), así como pendientes abruptas. Uno de los pasajes fue explorado y se observó que es largo, relativamente sinuoso y de poca altura (0.9–3 m), y desemboca en la cámara principal, al parecer de gran tamaño, la cual no fue explorada debido a la alta concentración de amoníaco imperante en el pasaje.

IV.2. Condiciones microclimáticas en la cueva.– La temperatura y la humedad relativa fueron diferentes entre las secciones de la cueva (Tabla 7), siendo menos variable el primer parámetro (\bar{X} =25.3, d.e=1.2, min.=23.2°C, máx.=28.3°C, n=65) que el segundo (\bar{X} =80.4, d.e=11.3, min.=48.6%, máx.=100%, n=65). La sección más húmeda fue el pasaje que conduce a la cámara principal y la menos húmeda fue el pasaje adyacente a la entrada 1. Las temperaturas más altas se registraron en algunas secciones cercanas a la entrada 2 y en algunas cámaras localizadas en las zonas intermedias de la cueva.

Tabla 7. Promedio (\pm d.e.) de la temperatura (Ta) y la humedad relativa (HR) registradas en las estaciones determinadas en la cueva El Salitre. n=número de registros. La ubicación de las estaciones se muestra en la figura 4.

Estación	n	Ta	HR	Estación	n	Ta	HR
1	3	25.4 \pm 0.8	50.5 \pm 1.9	10	3	25.7 \pm 0.6	81.9 \pm 1.0
2	2	24.6 \pm 0.3	55.5 \pm 0.6	11	3	26.3 \pm 0.8	75.9 \pm 0.8
3	4	24.6 \pm 0.5	69.6 \pm 11.1	12	3	25.2	89.9
4	10	24.6 \pm 0.7	69.3 \pm 3.3	13	4	24.8	93.3 \pm 1.1
5	2	25.9	99.2	14	10	25.3 \pm 0.3	87.7 \pm 2.9
6	2	26.0	99.5	15	2	26.3	80.4 \pm 2.0
7	8	24.9 \pm 1.3	79.7 \pm 4.0	16	2	27.3 \pm 0.3	74.2 \pm 2.3
8	2	27.9 \pm 0.6	87.5 \pm 3.3	17	3	26.3	71.4 \pm 0.3
9	3	26.2 \pm 0.8	83.3 \pm 4.3				

IV.3. Ubicación espacial de las especies.- *Mormoops megalophylla*, *Pteronotus davyi*, *P. parnellii* y *P. personatus* ocuparon las partes más profundas de la cueva, concentrándose en la cámara principal ubicada a más de 150 m de la entrada 1 (Fig. 4). Aunque la cámara no se exploró, se observó que los individuos de estas especies salían del pasaje que conduce a ella y se estimó con base en las capturas y videograbaciones que llegan a formar colonias de algunos miles de individuos. La temperatura y humedad registradas en las cercanías a éste lugar fue de 26°C y 99.5% respectivamente.

El pasaje largo que conduce a la cámara principal fue ocupado casi exclusivamente por *Natalus mexicanus*, donde percharon desde cientos hasta miles de individuos (Fig. 21). En algunos meses (febrero y marzo de 2007) se observó en éste pasaje a varios grupos de *M. megalophylla*, los cuales ocuparon parte de las áreas de percha. El pasaje se encuentra a 85 m de la entrada 1 y en su tramo inicial se registró una temperatura de 25.9°C y humedad de 99.2%, metros más adelante fue de 26 °C y 99.5% respectivamente.

Todos los filostómidos, excepto *Glyphonycteris sylvestris*, ocuparon las zonas intermedias de la cueva (Figs. 21 y 22), donde el ambiente fue menos caliente y húmedo. *Macrotus waterhousii* fue encontrado en una cavidad cercana a la entrada 1 y en la cámara más cercana a ésta, así como en otra cámara localizada a 60 m de la entrada 2, donde percharon desde los 4 hasta 23 m del suelo, con temperatura de 23.2–25.2°C y humedad de 76.1–89.9%. Se estimó visualmente y con base en las capturas durante el periodo de estudio que el tamaño de su colonia es <200 individuos.

Glossophaga soricina fue encontrado en las mismas cámaras usadas por *M. waterhousii*, así como en varias cámaras presentes en las zonas intermedias de la cueva, donde ocuparon buena parte de las áreas de descanso. Percharon desde los 4 hasta más de 20 m del suelo, con temperaturas de 23.2–27.1°C y humedad de 74–89.9%. El tamaño de su colonia es más grande en relación a la especie anterior, aunque es <500 individuos. También se registró la presencia de algunos individuos de *G. morenoi*, aunque debido a la similitud morfológica que tiene con *G. soricina* fue imposible determinar con certeza las secciones y las áreas que ocupaba.

Desmodus rotundus se encontró en la cámara cercana a la entrada 1 y al inicio del pasaje que conduce a la cámara principal, así como en algunas cámaras de las zonas intermedias, donde perchó desde los 7 hasta los 18 m del suelo, con temperaturas de 23.2–28.3°C y humedad de 74–89.8%. Se estimó visualmente que el tamaño de su colonia es más pequeño (<50 individuos) en relación al de los anteriores filostómidos.

Algunos individuos de *Balantiopteryx plicata* (<10) fueron vistos ocasionalmente muy cerca de la entrada 2 y en la cámara adyacente a ésta (Fig. 22), y percharon desde los 1.5 hasta los 5 m del suelo. La cámara está bien ventilada e iluminada y en ella se registró una temperatura promedio de 26.3°C y humedad de 71.2–71.7%, aunque el flujo intermitente de corrientes de aire hacen que el ambiente sea más fresco y variable en la mayor parte del día en comparación con las zonas intermedias y profundas. Asimismo, se observaron ocasionalmente a 2 individuos solitarios de *G. sylvestris* muy cerca de la entrada 2, los cuales percharon a poco más de 2 m del suelo.

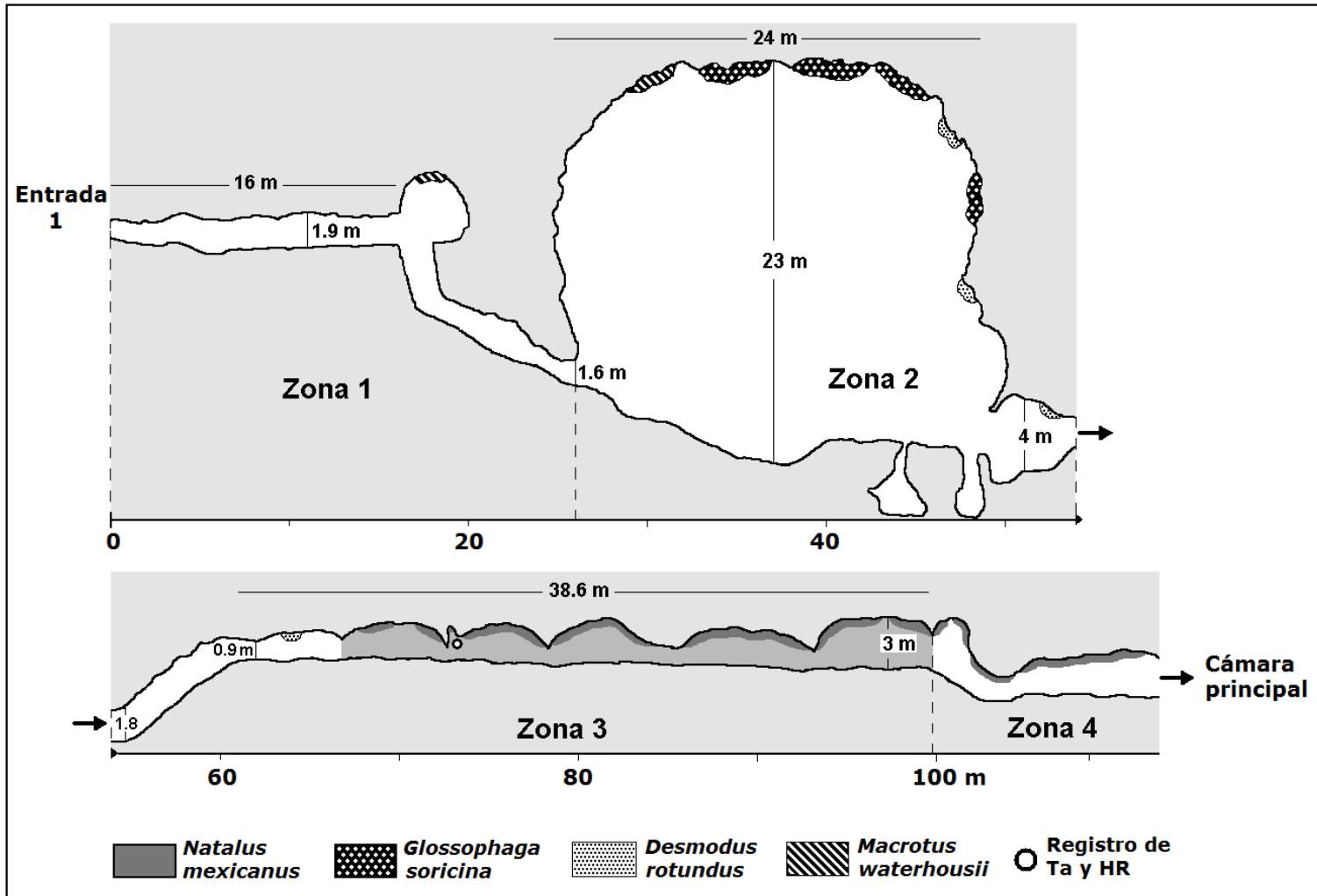


Figura 21. Perfil topográfico y dimensiones de la cueva El Salitre. Se muestra el perfil desde la entrada 1 hasta el pasaje donde se refugia *N. mexicanus*. Área sombreada representa el área donde se observaron los hábitos de percha.

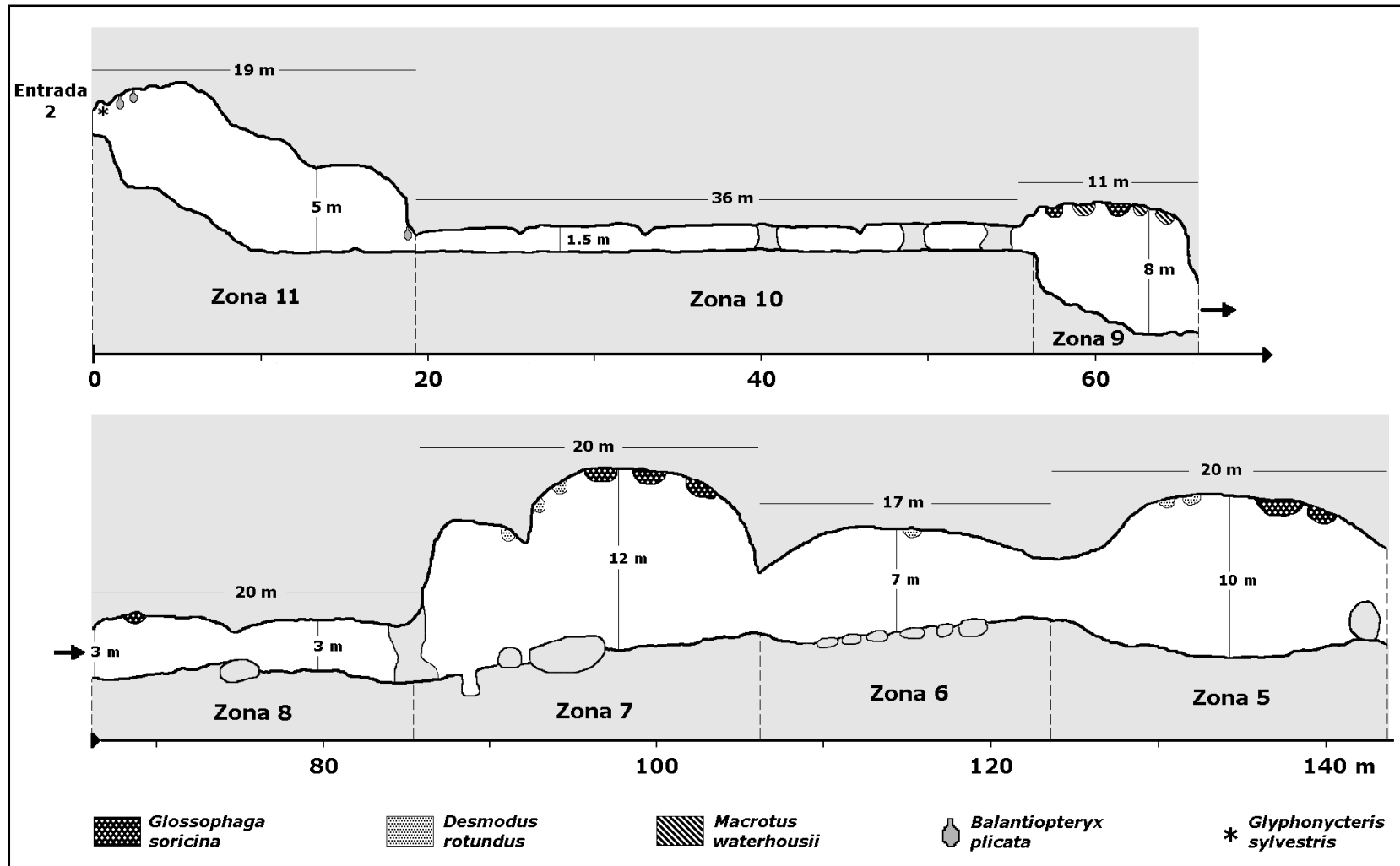


Figura 22. Perfil topográfico y dimensiones de la cueva El Salitre (continuación). Se muestra el perfil desde la entrada 2 hasta el principio del pasaje donde se alberga *N. mexicanus*.

IV.4. Condiciones microclimáticas en las áreas de percha de *Natalus mexicanus*.— La temperatura y la humedad relativa en las áreas de percha de *N. mexicanus* permanecieron muy estables a lo largo del año (Fig. 23a). Aunque la temperatura varió ligeramente en un intervalo de 25.8–26.9°C (n=6905, \bar{X} =26.2, d.e.=0.2), presentó diferencias significativas entre los meses (Kruskal-Wallis $H=6224$, g.l.=11, $P<0.001$) y entre las temporadas (Mann-Whitney $U=-40.86$, $P<0.001$), siendo mayor en la de lluvias. La humedad varió en un intervalo de 92.1–100% (n=6905, \bar{X} =99.3, d.e.=1.7) con diferencias significativas entre meses ($H=3484$, g.l.=11, $P<0.001$), sobre todo en abril y mayo de 2006, siendo estable posteriormente. No presentó diferencias entre las temporadas ($U=0.46$, $P=0.64$).

En contraste, la temperatura y la humedad externas variaron ampliamente entre las noches y también entre los meses (Fig. 23b). La primera osciló en un intervalo de 13.3–31.1°C (n=4430, \bar{X} =22.9, d.e.=2.9) y la segunda varió de 23.2–81.9% (n=4430, \bar{X} =40.1, d.e.=11.5).

V. Hábitos de percha

En la cueva se observó a *Natalus mexicanus* descansando siempre en el pasaje que conduce a la cámara principal, a una distancia >90 m de la entrada 1. En esta zona la obscuridad es total y hay poca o nula circulación del aire. Los individuos percharon usualmente en las paredes y en los techos inclinados, con menor frecuencia en cavidades de disolución y ocasionalmente en grietas, en todos los casos a <3 m por arriba del nivel del suelo.

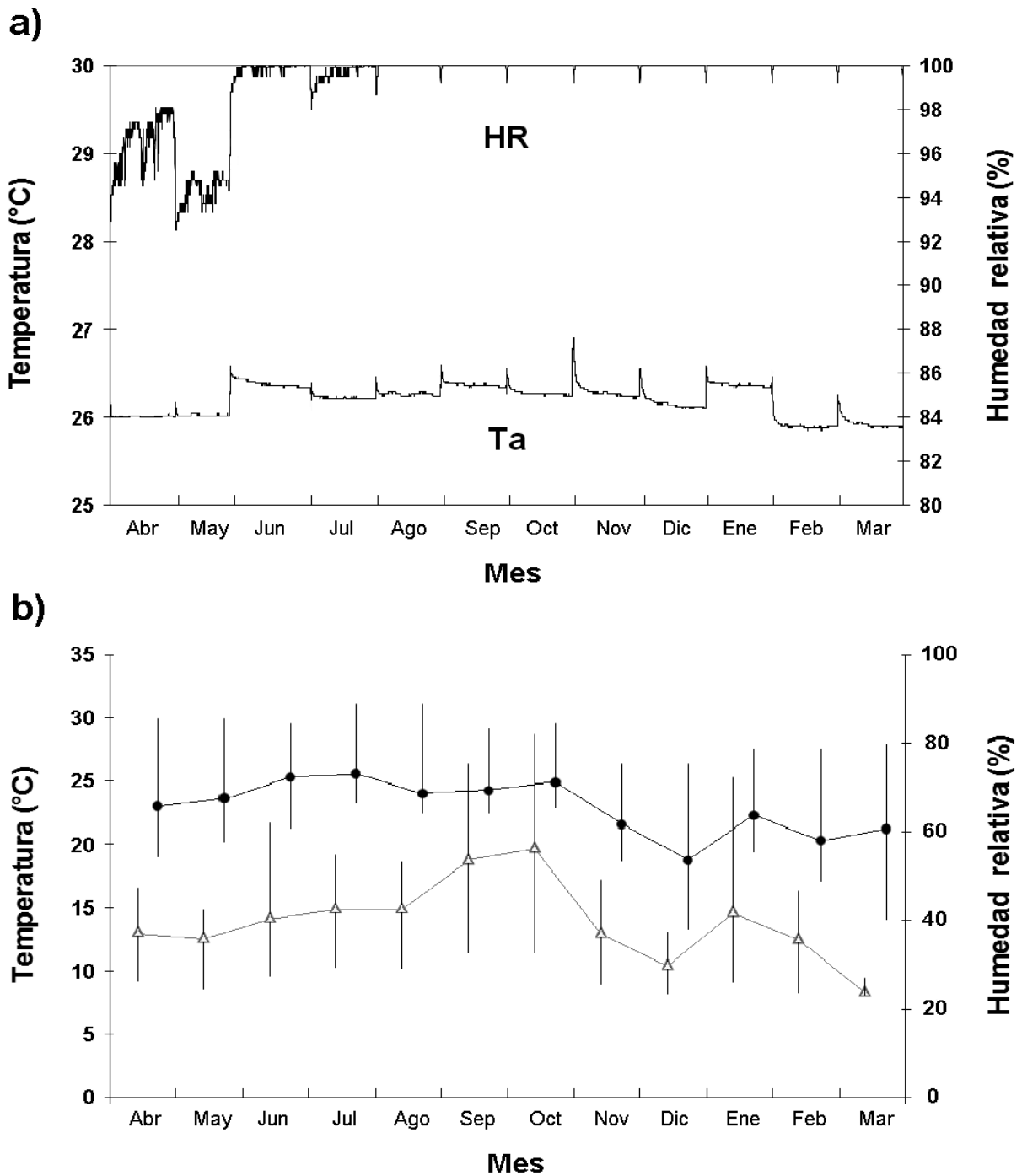


Figura 23. a) Temperatura (Ta) y humedad relativa (HR) registradas mensualmente en una área de percha de *N. mexicanus* en la cueva El Salitre durante el periodo abril 2006-marzo 2007. b) Promedio, máximo y mínimo de la Ta (—●—) y HR (—△—) externas registradas en un área adyacente a la cueva durante el mismo periodo.

Los individuos descansan muy a menudo sin entrar en contacto ventral con el sustrato, sujetándose ya sea con una o las dos patas. Se cuelgan sin estar en contacto uno con otro, manteniendo una distancia que varía de 5 a 50 cm entre ellos (Fig. 24). En la época de reproducción las hembras forman colonias de maternidad y únicamente en este tiempo los individuos llegan a estar en contacto o muy cerca entre sí.



Figura 24. Grupo de *Natalus mexicanus* perchando en un pasaje de la cueva El Salitre, Colima, México. Foto: José Williams Torres Flores.

En condiciones de obscuridad total o luminosidad tenue los individuos permanecieron quietos ante señales de disturbio (voces o pasos), y ante fuentes luminosas directas estuvieron en estado de alerta, aunque permitieron la cercanía por algunos segundos y volaron

posteriormente hacia las partes más profundas para protegerse. Se llegó a observar a algunos individuos ligeramente aletargados y pudimos aproximarnos a ellos a poca distancia, luego de algunos segundos se activaron y emprendieron el vuelo.

Aunque *Natalus mexicanus* estuvo separado de otras especies, llega a tolerar la presencia de algunas de ellas en parte de sus áreas de percha. En febrero de 2007 se observó a *Mormoops megalophylla* ocupando gran parte de las áreas de percha del pasaje usado por *N. mexicanus* a lo largo del año, y también fue más abundante. En marzo de 2007 se observó nuevamente a *M. megalophylla* en el pasaje, aunque sus números y el área que ocupaba fueron mucho menores. En abril ya no se encontró en el pasaje ni en otras partes de la cueva, ocupándolo exclusivamente *N. mexicanus* el resto del año.

También al inicio de éste pasaje se encontró ocasionalmente entre grupos de *N. mexicanus* a algunos ejemplares de *D. rotundus*, los cuales se resguardaban en algunos hoyos y grietas. En ambos casos, los individuos no se mezclaron y tampoco exhibieron alguna conducta agresiva entre ellos, manteniendo una separación mínima de 20 cm.

DISCUSIÓN

a) Dinámica poblacional.— Los menores tamaños poblacionales de *Natalus mexicanus* estimados con el Método del Número Mínimo de Individuos Vivos (MINV), en relación a los obtenidos con el Método de Conteo (MC), se debieron principalmente a dos razones: la primera fue el porcentaje bajo de recapturas obtenido (3.6% del total anillado), y la segunda fue que el número de murciélagos capturados representó una fracción pequeña de la población, aún cuando el trampeo fue intensivo. Lo último se sustenta al comparar los picos poblacionales máximos estimados con ambos métodos en el 2006, siendo de 649 individuos con el MINV y de 5857 con el MC. Consideramos que las estimaciones con el MC son más cercanas al tamaño real, pues durante las incursiones en la cueva se estimó visualmente por lo menos a 200 individuos y sobrepasó los 3000 en los meses cuando era más abundante, estimaciones más aproximadas al mínimo (200) y máximo (5857) obtenidos con el MC. Éste método es más adecuado para estimar el tamaño poblacional de *Natalus* en la cueva, no sólo por su mayor precisión, sino también por ocasionar un menor disturbio (uso intermitente del flash de la cámara fotográfica), en comparación con el trampeo, manipulación y anillamiento implícitos en el MINV.

Las diferencias interanuales en los tamaños poblacionales de *Natalus mexicanus* pudieron deberse tanto a variaciones naturales en el ciclo de la especie, como al efecto del trampeo. Si bien las trampas de arpa son muy eficaces en la captura de los murciélagos, algunos pueden llegar a detectarlas y evitarlas (Berry *et al.*, 2004). En nuestro estudio se observó que

conforme los muestreos avanzaban los individuos evitaban con más frecuencia la trampa. La duración del muestreo en cada mes (16 horas en 2 noches consecutivas) posiblemente modificó su comportamiento, lo que derivó en el menor número de capturas durante el segundo periodo anual de muestreo.

Los cambios en el tamaño poblacional, la proporción de sexos y la estructura de edades a lo largo del periodo de estudio, nos permiten describir la dinámica poblacional de *Natalus mexicanus* en la cueva. Los incrementos poblacionales ocurridos a mediados del año se deben a que en abril o mayo comienzan a llegar a la cueva varias hembras preñadas (en su gran mayoría), ocupándola una gran cantidad de ellas en los meses siguientes para llevar a cabo los nacimientos y la crianza, lo que produce un primer pico poblacional en el transcurso del periodo junio-agosto. Un segundo pico llega a ocurrir en septiembre por el surgimiento de los jóvenes que han aprendido a volar. Concluido el periodo de crianza, a partir de octubre o noviembre, las madres y los jóvenes-subadultos dejan la cueva, permaneciendo durante noviembre-marzo sólo algunos grupos constituidos principalmente por machos adultos, además de algunas hembras adultas y pocos subadultos de ambos sexos. A partir de abril los machos dejan la cueva, permaneciendo algunos en ella durante junio-octubre, mientras que las hembras preñadas arriban nuevamente para ocuparla. La proporción de sexos inclinada hacia las hembras en los dos periodos anuales de estudio, indica que *N. mexicanus* utiliza la cueva principalmente como sitio de reproducción y crianza, en menor grado la usa como sitio de apareamiento.

La dinámica poblacional descrita es muy similar a la reportada previamente para la especie durante el periodo agosto 2003-marzo 2005 en el mismo refugio (Torres-Flores *et al.*, 2012). Sin embargo, en el presente estudio observamos un pico poblacional notable en febrero de 2006, el cual fue atípico, pues en el periodo octubre-abril de 2004, 2005 y 2007, el tamaño poblacional de *N. mexicanus* fue muy bajo. Nuestros datos no permiten explicar éste pico poblacional, pero si consideramos que la mayoría de la población deja la cueva a partir de octubre o noviembre para ocupar otro u otros refugios, el disturbio en cualquiera de ellos pudo ocasionar que los individuos se desplazaran hacia la cueva El Salitre, lo que derivó en el incremento del tamaño poblacional sucedido a partir de diciembre de 2005, que culminó en el pico observado en febrero de 2006.

La mayor abundancia de *Natalus mexicanus* en la cueva durante la temporada de lluvias, concuerda con lo reportado en otras cuevas de México, donde se han observado una mayor cantidad de individuos en primavera y/o verano (Mitchell, 1967; Sbordoni *et al.*, 1973; Villa, 1967). El aumento y descenso notables del tamaño poblacional ocurridos en mayo-julio y octubre-noviembre respectivamente, sugieren la realización de movimientos estacionales por parte de ésta especie. En los mamíferos, se han interpretado estos movimientos como una adaptación conductual que les permitiría reducir la competencia por el alimento en sus áreas de forrajeo habituales y obtener recursos alimentarios suficientes. Varios mamíferos (incluyendo murciélagos) que viven en selvas caducifolias los llevan a cabo, con el fin de aumentar sus probabilidades de sobrevivir (Stoner y Timm, 2004, 2011).

Si bien *Natalus mexicanus* realiza movimientos estacionales, se desconoce la dirección y extensión de los mismos, así como el o los sitios alternativos que llega a utilizar durante noviembre-mayo. Algunos factores nos dan indicios sobre su capacidad para moverse hacia otras áreas. Durante el estudio observamos que las alas de algunos ejemplares mantenidos (en bolsas de manta) afuera de la cueva por más de 2 horas comenzaban a deshidratarse, volviéndose rígidas y quebradizas. También varios *Natalus* entraron en estrés térmico cuando fueron mantenidos (también en bolsas de manta) afuera de la cueva por más de 15 minutos a temperaturas $<23^{\circ}\text{C}$, las cuales predominaron en gran parte de la noche durante la temporada de secas (octubre-mayo). Por otro lado, algunos parámetros ecomorfológicos como su bajo índice de aspecto y baja carga alar (5.3–5.8; 3.9–4.3 N/m^2 respectivamente; Norberg y Rayner, 1987; Rydell *et al.*, 2002), aunado a su baja velocidad de vuelo (0.9–4.7 m/s; Akins *et al.*, 2007), indican que tiene poca capacidad de dispersión y migración. La conjunción de estos factores sugiere que *N. mexicanus* no puede volar por mucho tiempo y tampoco recorre distancias grandes, por lo que es muy probable que sólo realice movimientos locales de algunos kilómetros y, por ende, sólo pueda desplazarse hacia otras cuevas cercanas.

El aumento enorme del tamaño poblacional de *N. mexicanus* (estimado con el MC) en junio de 2006 y la disminución marcada observada a partir de septiembre de 2006, no se relacionaron a un incremento y descenso notables de la temperatura o la humedad en sus áreas de percha respectivamente. Ambos parámetros fueron muy estables a lo largo de abril 2006-marzo 2007 (92.1–100% y 25.8–26.9°C), y si bien la temperatura y la humedad aumentaron de mayo a junio de 2006, los incrementos fueron muy ligeros en la primera variable (de 26°C a 26.4°C en promedio) y moderados en la segunda (de 94 a 99% en promedio). Además, la estabilidad de

ambos parámetros durante agosto-noviembre de 2006 no son concordantes con la disminución marcada del tamaño poblacional observado en el mismo periodo (de 5857 a 200 individuos), ya que la temperatura permaneció casi constante (de 26.3°C a 26.4°C en promedio), al igual que la humedad (100% en promedio). Por otra parte, no hubo correlación entre el tamaño poblacional y la temperatura y la humedad promedios en las áreas de percha de *N. mexicanus* durante abril 2006-marzo 2007. Nuestros datos no respaldan la primera hipótesis planteada, por lo que estas variables microclimáticas no son los factores que expliquen los cambios estacionales en el tamaño poblacional de ésta especie en la cueva.

Los cambios estacionales probablemente se deban, en parte, a la competencia interespecífica por el espacio en la cueva. En febrero y marzo de 2007 se observó a *Mormoops megalophylla* ocupando parte de las áreas de percha en el pasaje usado por *N. mexicanus* a lo largo del año. Por otro lado, en noviembre-marzo sucede un reemplazo de las poblaciones de *N. mexicanus* por las de *M. megalophylla*, quien ocupa exclusivamente la cueva como sitio de apareamiento. Una vez que concluye el periodo de cópulas deja el refugio, mientras que *Natalus* lo ocupa para llevar a cabo los nacimientos y la crianza (Torres-Flores *et al.*, 2012). Lo anterior sugeriría que *N. mexicanus* es desplazado temporalmente por *M. megalophylla* y viceversa, posiblemente por la competencia por las áreas de percha una vez que entran a ciertas etapas reproductivas, lo que induciría los movimientos estacionales de *N. mexicanus*. Esta competencia podría propiciarse por el hecho de que ambas especies son gregarias y usan las partes profundas de la cueva, situación observada también en otros sitios donde se encuentran asociadas (Arita y Vargas, 1995; Martínez-Coronel *et al.*, 1996; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010). No obstante, también es posible que tal competencia no exista y simplemente

estas dos especies usen temporalmente la cueva de forma distinta en ciertas fases de su reproducción, al ofrecerles las condiciones necesarias para llevarlas a cabo.

Si bien la población estuvo constituida principalmente por adultos, excepto en septiembre-noviembre cuando los juveniles y subadultos surgieron, la presencia de subadultos a lo largo del año resulta atípica, tomando en cuenta que la mayoría de los individuos alcanzarían el estado adulto a los 4 o 5 meses de haber nacido. Esto puede tener dos explicaciones. Una es que haya un desfase en la fusión epifisial-diafisial de las falanges entre los individuos, la cual fue tomada como un criterio para estimar la edad. La fusión usualmente ocurre en un tiempo determinado después del nacimiento y por ello, el grado de osificación de la “línea epifisial” es útil en la estimación de la edad en los mamíferos (Vaughan *et al.*, 2000).

En los murciélagos la fusión completa de las epífisis es variable, algunos como *Tadarida brasiliensis* pueden lograrlo hasta los 42 días (Kunz y Robson, 1995), y otros como *Phyllostomus hastatus* la completan hasta los 80 o 90 días (Stern y Kunz, 1998). En una población de *N. mexicanus* presente en la cueva Los Laguitos, Chiapas, se estimó mediante un modelo polinomial que la fusión completa puede ocurrir desde los 3 hasta los 7 meses de edad dependiendo, al parecer, de la temperatura en sus áreas de descanso (Martínez-Coronel, datos no publicados). El desfase en la fusión epifisial-diafisial observado en nuestro estudio, podría deberse a la variación de la temperatura en sus áreas de descanso y a las condiciones de escasez de alimento durante la temporada de secas.

La otra explicación, que puede ser complementaria a la anterior, es que los subadultos hayan provenido de otras colonias donde los nacimientos sucedieron más tarde de lo estimado en nuestra población. Lo anterior es viable, ya que en Chamela, Jalisco, se ha reportado que los nacimientos son asincrónicos y llegan a suceder desde julio hasta septiembre (Sánchez-Hernández *et al.*, 2002).

Las tendencias en la proporción de sexos indican que *Natalus mexicanus* exhibe segregación sexual durante la fase reproductiva. De mayo hasta septiembre, periodo que abarca la parte final de la gestación y la lactancia, las hembras ocupan casi exclusivamente el pasaje y forman colonias de maternidad, permaneciendo sólo algunos machos. Concluido el periodo de crianza, los machos comienzan a reunirse con las hembras en la cueva (noviembre-marzo) y llevan a cabo las cópulas, aunque sólo algunos grupos de ambos sexos usarían el refugio para ese propósito, siendo mayor el número de machos. En abril la proporción de sexos se equilibra al llegar las hembras gestantes a la cueva nuevamente.

Segregación sexual estricta durante la gestación y la crianza, también ha sido observada en una colonia de Chamela, Jalisco (Sánchez-Hernández *et al.*, 2002). En contraste, en Mina Armolillo, Sonora, se observaron a hembras y machos permaneciendo juntos a lo largo del año, en una proporción muy aproximada a 1:1 (Mitchell, 1967). La segregación sexual exhibida en nuestro estudio puede deberse a la poca tolerancia de las hembras gestantes y lactantes hacia los machos, o sería un mecanismo para minimizar la competencia intraespecífica por el espacio en la cueva y el alimento en las áreas de forrajeo cercanas a la misma, con el fin de aumentar las probabilidades de supervivencia de las crías.

El porcentaje muy bajo de individuos recapturados antes y después de un año, sugiere que *Natalus mexicanus* tiene poca fidelidad a la cueva. Aunque el marcaje pudo afectar la supervivencia y, por ende, también el porcentaje de recapturas, sólo el 9.6% de los individuos recuperados tuvo alguna lesión, por lo que se descarta que haya tenido un efecto importante.

La poca fidelidad exhibida podría deberse a la disponibilidad y cercanía de otras cuevas. En los murciélagos se ha documentado una relación inversa entre la fidelidad al refugio y la disponibilidad de sitios para albergarse, por lo que se espera una baja fidelidad al haber una mayor disponibilidad de éstos, pues en caso de disturbio o alguna modificación en las condiciones del sitio primario pueden utilizar otros lugares alternativamente (Lewis, 1995). En la zona hay 3 cuevas cercanas a nuestro sitio de estudio, dos de ellas ubicadas a 15 km aproximadamente (Cueva de Ixtlahuacan y Cueva de Los Amiales) y otra a 5 km (cueva sin nombre), y cualquiera podría ser usada por *Natalus*, ya sea estacionalmente o en cualquier periodo del año. Otros factores como el parasitismo y el disturbio humano (Lewis, 1995) observados en la población a lo largo del estudio, también podrían jugar un papel importante en la poca fidelidad hacia la cueva.

Nuestro estudio muestra que la ocupación estacional de la cueva, la segregación sexual durante la etapa reproductiva, así como los nacimientos y la dispersión de los jóvenes, contribuyen a los cambios temporales en el tamaño y la composición de la población de *Natalus mexicanus* en la cueva El Salitre. Su dinámica poblacional tiene similitudes con la de otras especies insectívoras que ocupan la cueva, especialmente con la de *Pteronotus parnellii*, quien también exhibe picos poblacionales durante la temporada de lluvias que coinciden con sus picos

reproductivos, así como segregación sexual durante el periodo reproductivo, abandonando el refugio la gran mayoría de las madres y jóvenes, una vez que concluye la etapa de crianza.

También es similar a la de *Pteronotus davyi* y *P. personatus* (especies que también habitan la cueva), aunque las poblaciones de estos dos mormópidos fluctúan de manera menos marcada, al usar la cueva tanto para la reproducción y crianza, como sitio principal de apareamiento. En cambio, la dinámica de *Mormoops megalophylla* es opuesta, al usar el refugio solamente como sitio de apareamiento (predominando los machos), exhibiendo picos poblacionales durante el periodo de cópulas, estando prácticamente ausente en marzo-septiembre al abandonar la cueva (Torres-Flores *et al.*, 2012). No obstante, en una cueva de Tzinacanostoc, Puebla, Quijano (2004) describió para este mormópido una dinámica similar a la de *N. mexicanus*, aunque su tamaño poblacional es muy estable a lo largo del año, pues usa el refugio para la reproducción y crianza, y también como sitio principal de apareamiento a principios del año, tiempo en el que alcanza sus mayores tamaños poblacionales.

Comparando la dinámica poblacional de *Natalus mexicanus* con otras especies cavernícolas e insectívoras de zonas tropicales, se encuentran también algunas similitudes y diferencias. En una cueva de Costa Rica, Bradbury y Vehrencamp (1976) observaron que el número de machos de *Balantiopteryx plicata* disminuye después del periodo de apareamiento, postulando que realizan migraciones estacionales en las que se alejan de los sitios de crianza durante la temporada de lluvias, época en la que surgen los juveniles los cuales se dispersan a los 3 meses de edad. No obstante, el tamaño poblacional fue menos variable (1500–2000 individuos) y la proporción de sexos se inclinó hacia los machos.

En un sistema de 3 túneles en Taiwán, el tamaño poblacional de *Hipossideros terasensis* también varía a lo largo del año, debido a que usa los refugios para propósitos distintos: uno es usado por los juveniles y machos adultos para resguardarse, y los otros dos son utilizados para el establecimiento de colonias reproductivas. De forma similar a *N. mexicanus*, exhibe aumentos poblacionales a partir de marzo por el arribo de hembras preñadas que se agregan para formar colonias de maternidad. Una vez que los jóvenes emergen (finales de septiembre) los individuos dejan ambos túneles. Asimismo, realiza movimientos locales entre los túneles más cercanos (Cheng y Lee, 2004).

La dinámica de *N. mexicanus* también es similar a la descrita para *Megaderma lyra* en una cueva de la India. Ésta especie también exhibe fluctuaciones en su tamaño poblacional a lo largo del año, con picos poblacionales que coinciden con sus picos reproductivos, además de segregación sexual durante el periodo de gestación, realizando migraciones hacia otros refugios alternativos donde se mezclan con otras colonias (Raghuram *et al.*, 2006). También tiene similitudes con la dinámica de *Rhinycteris aurantius*, quien en varias cuevas de Australia exhibe cambios estacionales en su tamaño poblacional, aunque la mayoría de las colonias abandonan sus refugios durante la temporada de lluvias, por lo que sus mayores números suceden durante el período más frío y seco del año (Churchill, 1991).

b) Patrón reproductivo.— Los datos muestran que *Natalus mexicanus* exhibe un patrón monoestro estacional. Con base en los registros de los machos reproductivos y el tiempo estimado en que ocurrieron la mayoría de los nacimientos, inferimos que la mayoría de las cópulas son sincrónicas y sucederían desde finales de enero hasta mediados de febrero; con la

posibilidad de que algunos individuos copulen antes (desde finales de diciembre) o después (finales de febrero). El periodo en que fueron encontrados los machos reproductivos (diciembre-febrero), coincide parcialmente con lo reportado en otras localidades (Tabla 1).

El periodo de cópulas difiere ligeramente del reportado por Mitchell (1965) en una colonia de Sonora, donde sucedieron desde diciembre hasta principios de enero. Esto puede asociarse a la latitud en la que se encuentran las poblaciones, que ocasiona diferencias en el fotoperiodo. Se ha comprobado en los machos de algunas especies que al estar expuestos a fotoperiodos cortos, se aceleran la espermatogénesis y el desarrollo de las glándulas reproductoras accesorias, retrasándose estos procesos cuando se exponen a fotoperiodos largos (Heideman, 2000). Nuestra población al encontrarse a menor latitud, se encuentra expuesta a un fotoperiodo más largo, por lo que se retrasarían los procesos reproductivos mencionados y, por ende, también el periodo de cópulas en comparación con las poblaciones más norteañas.

Con base en el periodo de cópulas y las fechas en que fueron encontradas las hembras en etapa avanzada de preñez, estimamos que la gestación dura aproximadamente 5 meses y comenzaría a finales de enero o mediados de febrero, culminando en julio o agosto cuando suceden los nacimientos (principios o mediados de la temporada de lluvias). La lactancia dura alrededor de 2 meses: inicia en julio y concluye en septiembre. De acuerdo a Heideman (2000), la estacionalidad de la reproducción es la tendencia en que ocurren los nacimientos dentro de un periodo específico en cada uno de dos o más años, mientras que la sincronía es la tendencia en que ocurren los nacimientos en un periodo limitado dentro del año, el cual puede o no ser el mismo de un año a otro. Así la reproducción si bien puede ser estacional, no necesariamente es

sincrónica, pues es posible que los nacimientos ocurran en cierta estación del año, pero estén poco sincronizados al extenderse por varios meses. Nuestros datos indican que la reproducción de *Natalus mexicanus* es muy estacional, ya que los nacimientos siempre ocurrieron en la temporada de lluvias, la gran mayoría de ellos en julio.

Asimismo, la reproducción de *N. mexicanus* al parecer es muy sincrónica, puesto que la disminución en la proporción de hembras preñadas sucedida desde mediados de junio hasta finales de julio de 2005 (de 89% a 12%), mediados de julio hasta mediados de agosto de 2006 (de 73% a 6%), y finales de junio hasta finales de julio de 2007 (de 82% a 3%), indica que la gran mayoría de los nacimientos ocurrieron en un periodo de 33 días en promedio. Asimismo, las fechas en que se registraron las hembras en etapa avanzada de preñez, indican que el periodo de nacimientos no sobrepasa los 2 meses. La sincronía de los nacimientos en *N. mexicanus* es grande si la comparamos con otras especies consideradas muy sincrónicas como *Rousettus amplexicaudatus*, en el cual el 90% de los nacimientos sucede en un periodo de 2 meses aproximadamente (Heideman y Utzurrum, 2003), y *Phyllostomus hastatus* en la que más del 95% de los nacimientos ocurren en un periodo de 30 días (Porter y Wilkinson, 2001).

El patrón monoestro estacional de *Natalus mexicanus* exhibido en nuestro estudio coincide con el reportado en colonias de Sonora y Jalisco (Mitchell, 1965; Sánchez-Hernández *et al.*, 2002), siendo muy similares la duración de la gestación y la lactancia. Asimismo, los registros de hembras preñadas (desde enero hasta julio) y hembras lactantes (julio) en otras localidades (Tabla 1), coinciden con nuestros datos e indicarían que éste patrón, al parecer, es el único que despliega la especie a lo largo de su distribución. Dicho patrón es típico de murciélagos de

zonas templadas y también de varias especies que habitan en zonas tropicales muy estacionales (Cumming y Bernard, 1997; Furey *et al.*, 2011; Torres-Flores *et al.*, 2012; van der Merwe *et al.*, 2006).

La duración de la gestación de *Natalus mexicanus* (5 meses) es muy larga en comparación con la de otros murciélagos de tamaño similar. Por ejemplo, en *Pipistrellus pipistrellus* (3.5–8.5 g de peso) dura 41–51 días (Racey y Swift, 1981), y en *Tylonycteris pachypus* (3.1–5.8 g) y *T. robustula* (6.2–11.2 g) dura 12–13 semanas (Medway, 1972). El largo periodo gestacional de *N. mexicanus* se ha atribuido al desarrollo retardado del embrión (Mitchell, 1965), uno de los tres mecanismos conocidos en los murciélagos, junto con la fertilización e implantación embrionaria retardadas, que prolongan el periodo reproductivo (Racey y Entwistle, 2000). Estos mecanismos son comunes en murciélagos de zonas templadas, y en varias especies de zonas tropicales muy estacionales también se han documentado (Bernard y Cumming, 1997). El desarrollo embrionario retardado le permitiría a las hembras de *N. mexicanus* parir cuando los recursos alimentarios son mayores y así pueda aumentar su éxito reproductivo, siendo una adaptación importante para enfrentar la estacionalidad ambiental a la que se encuentra sometido. Éste mecanismo lo despliegan también algunos quirópteros de zonas tropicales como *Cynopterus sphinx* (Meenakumari y Krishna, 2005) y *Artibeus jamaicensis* (Wilson *et al.*, 1991), dependiendo de las condiciones ambientales y el suministro de alimento.

El retraso estimado de 25 días en el periodo de nacimientos de 2006 pudo deberse al efecto de uno o varios factores tales como la precipitación excesiva, las bajas temperaturas ambientales y la poca disponibilidad del alimento, que pueden alargar la duración de la gestación y, por

ende, retrasar los partos en los murciélagos (Arlettaz *et al.*, 2001; Bernard, 1994; Grindal *et al.*, 1992; Humphrey *et al.*, 1977; Racey y Swift, 1981). Al explorar el efecto de la precipitación, si bien en julio de 2006 hubo una menor cantidad de lluvia con respecto a julio de 2005 y 2007, las diferencias no son significativas (Kruskall-Wallis $H=1.35$, $g.l.=2$, $P=0.51$). Asimismo, tampoco hubo diferencias en la temperatura de julio entre los tres años ($H=0.98$, $g.l.=2$, $P=0.61$), descartando así que la variación interanual en las dos variables climáticas haya sido la causa del retraso en los nacimientos. Tampoco puede explicarse por una extensión del periodo de cópulas, pues no se observaron machos reproductivos en marzo de 2006. Una menor cantidad del alimento durante octubre 2005-mayo 2006 (temporada de secas) pudo ser el factor determinante, aunque nuestros datos son insuficientes para probar esta hipótesis. Otra explicación es que el retraso represente una variación natural en el ciclo reproductivo de la especie, pero esto sólo se podría probar con el seguimiento de la población durante varios años para establecer la tendencia en el periodo de nacimientos.

Los datos muestran la relación evidente entre la precipitación, la disponibilidad del alimento y la reproducción de *Natalus mexicanus*. La correlación positiva entre la precipitación y la abundancia y biomasa de artrópodos sugiere que esta variable climática determina, en gran medida, la disponibilidad del alimento en el área. Su influencia se explica al tomar en cuenta que muchos artrópodos (principalmente insectos) entran en diapausa o se desplazan hacia otros hábitats en la temporada seca para sobrevivir a la escasez de recursos. Al iniciar las lluvias, emergen y aprovechan la bonanza de recursos vegetales y otros invertebrados, tomando pocas semanas o algunos días en alcanzar la madurez para reproducirse (Gillott, 2005; Hanson, 2011), aumentando notablemente su abundancia. Este fenómeno se acentúa

más en selvas caducifolias donde se ha documentado, al igual que en nuestro estudio, una mayor abundancia de artrópodos durante la temporada de lluvias (Janzen y Schoener, 1968; Murali y Sukumar, 1993). En nuestro estudio, la mayor abundancia de artrópodos en ésta temporada, se refleja también en los órdenes presentes en la dieta de *N. mexicanus* (Araneae, Lepidoptera, Coleoptera y Diptera) los cuales, en conjunto, fueron más del doble de abundantes en comparación con la temporada de secas.

La precipitación al determinar la disponibilidad de los artrópodos, influye indirectamente en la reproducción de *N. mexicanus*. La correlación positiva entre la precipitación y el número de hembras reproductivas (en etapa avanzada de preñez y lactantes) apoya lo anterior, y sugiere que *N. mexicanus* sincroniza los nacimientos y la lactancia con la temporada de lluvias, con el fin de que las madres y los jóvenes que emergen después, tengan a su disposición una mayor cantidad de alimento para cubrir la enorme demanda energética implicada en las labores de crianza y en el desarrollo respectivamente. De esta manera, nuestros datos apoyan la segunda hipótesis planteada.

El patrón monoestro estacional de *Natalus mexicanus* representa una estrategia de suma importancia para su supervivencia puesto que, a pesar de su tamaño, los quirópteros tienen un largo periodo reproductivo y generalmente una cría por año (Tuttle y Stevenson, 1982), por lo que la sincronía de los nacimientos con la mayor abundancia del alimento es la mejor opción para maximizar su éxito reproductivo. Ésta sincronía es crucial, ya que las hembras reasignan más recursos durante la reproducción, sobre todo en la lactancia, etapa de mayor gasto energético para las madres (Korine *et al.*, 2004; Kurta *et al.*, 1990, Speakman y Racey, 1987),

las cuales aumentan el tiempo de búsqueda de alimento y consumen una mayor cantidad de presas (Altringham, 2001; Rydell, 1993). La sincronía evita que las madres y jóvenes forrajeen en condiciones de escasez de alimento que podría ocasionar la reabsorción o el aborto de los embriones, o disminuir sus probabilidades de supervivencia.

Los picos reproductivos de *Natalus mexicanus* son paralelos no sólo con los picos de la abundancia del alimento, sino también con los poblacionales, lo cual también ha sido observado en otros quirópteros (Law, 1994; Moreno-Valdez *et al.*, 2004; Stoner *et al.*, 2003). La relación entre las variables que influyen en la reproducción y contribuyen a los cambios poblacionales de ésta especie, se muestra en el siguiente modelo conceptual (Fig. 25).

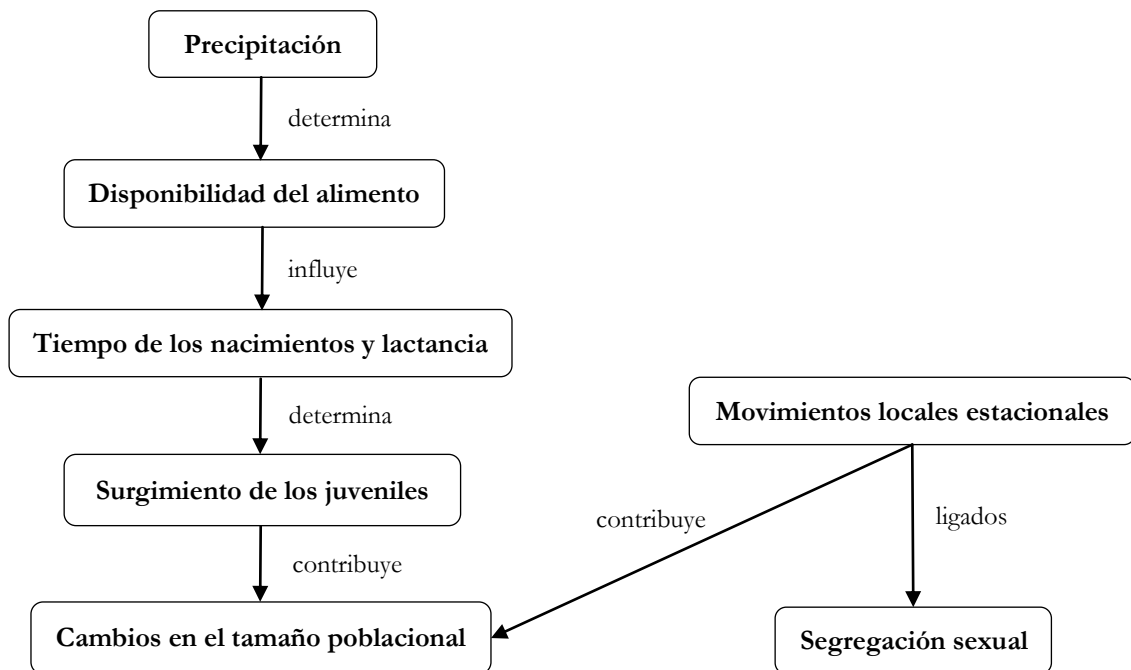


Figura 25. Relación de la precipitación y la disponibilidad del alimento con la reproducción y el tamaño poblacional de *Natalus mexicanus* en la cueva El Salitre.

El peso y la longitud del antebrazo si bien difirieron significativamente entre los juveniles, subadultos y adultos, sus valores fueron muy similares en los tres grupos de edad. Ésta similitud es una consecuencia del crecimiento acelerado de las crías durante sus primeros días de vida, lo que se refleja con mayor notoriedad en algunas estructuras que se desarrollan más rápido como el antebrazo, lo cual se ha relacionado a la utilidad que tiene dicha estructura como sostén principal de las alas (Orr, 1970). Con base en los cambios del peso y la longitud del antebrazo, Mitchell (1965) observó un crecimiento rápido de las crías de *N. mexicanus* durante el primer mes y medio de edad, siendo después lento, adquiriendo la talla de un adulto a los 6 meses de haber nacido. Sánchez-Hernández *et al.* (2002) mencionan que las crías alcanzan el tamaño y peso de un adulto a los 55 días de edad. En nuestra población, los juveniles que han aprendido a volar surgieron poco antes de cumplir los 2 meses de edad, y aunque su tamaño es semejante al de un adulto, la mayoría de ellos alcanzarían esa categoría a los 4 o 5 meses de edad, lo cual es más concordante con lo reportado por Mitchell (1965).

La temperatura en el refugio, así como la cantidad y calidad del alimento influyen en el crecimiento postnatal, el cual a su vez puede variar intraespecíficamente por el clima, la estacionalidad del hábitat, la latitud, el tamaño de la camada y el tamaño de la colonia (Kunz y Hood, 2000; Tuttle y Stevenson, 1982). Las temperaturas cálidas ($>25^{\circ}\text{C}$) en el pasaje donde percha *N. mexicanus* en la cueva, así como en los refugios estudiados por Mitchell (1965) y Sánchez-Hernández *et al.* (2002), favorecen el crecimiento rápido de las crías observado durante sus primeros 45–55 días, tal como se ha documentado en otros murciélagos (Kunz y Robson, 1995; Tuttle, 1975).

El peso ligeramente mayor de los juveniles en relación al de los adultos y subadultos, pudo deberse a que la mayoría de los jóvenes que han aprendido a volar surgieron en septiembre, mes en el que aún reciben leche de las madres, lo cual también se ha observado en otros sitios (Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz, 1995). Aunque en los murciélagos poco se sabe sobre la cantidad de leche que toman las crías, en algunas especies como *Nycticeius humeralis* (que tiene generalmente dos crías por camada) se sabe que las hembras llegan a producir diario casi la mitad de su peso corporal en leche; y en el caso de *Phyllostomus hastatus* produce diario aproximadamente el 10% de su peso (Kunz y Hood, 2000). Lo anterior sugiere que las crías pueden tomar diariamente una cantidad considerable de leche, y esto podría ser la causa del mayor peso observado en los juveniles de *N. mexicanus*.

Otra explicación al mayor peso de los juveniles es que estos hayan almacenado grasa rápidamente al final de la temporada de lluvias, con el fin de tener una reserva de energía para enfrentar la menor abundancia de alimento en la temporada de secas. El almacenamiento de grasa es un proceso común en murciélagos de zonas templadas que entran en estado de hibernación o se preparan para la migración (Altringham, 2001; Kunz y Hood, 2000; Racey y Entwistle, 2000), y también se ha observado en algunas especies insectívoras de zonas tropicales (Galindo-G. *et al.*, 2004; Garrido *et al.*, 1984). Sin embargo, al realizar la disección de algunos adultos y juveniles (para otra investigación paralela), no se observó una acumulación considerable de grasa que respaldara el mayor peso registrado en los jóvenes.

En relación a la madurez sexual, la poca información obtenida nos indica que las hembras de *Natalus mexicanus* pueden alcanzarla a los 6 meses de edad o después, por lo que pueden ser

reproductivas en su primer año de vida. En cambio, los machos al parecer tardan poco más de un año en madurar, aunque esto no es concluyente debido a la poca cantidad de individuos recuperados. El tiempo de la madurez sexual en las hembras concuerda con Sánchez-Hernández y Romero-A. (1990), y también con lo reportado para la mayoría de los quirópteros, cuyas hembras y machos alcanzan la madurez en su primer o segundo año de vida (Racey, 1982; Racey y Entwistle, 2000; Tuttle y Stevenson, 1982).

En los murciélagos el tiempo en que alcanzan la madurez sexual y se reproducen por primera vez, puede variar intra e interespecíficamente y también geográficamente (Racey y Entwistle, 2000). No se sabe con certeza las variables involucradas en la madurez sexual, pero al parecer ésta depende de factores ambientales y del grado de estacionalidad del hábitat. Por ejemplo, algunos embalonúridos que viven en ambientes tropicales poco estacionales tardan más tiempo en madurar sexualmente, en comparación con los que viven en ambientes más estacionales, cuya madurez es más rápida (Bradbury y Vehrencamp, 1976). Lo anterior se ha asociado a las condiciones climáticas más rigurosas de los ambientes más estacionales que determinan un periodo más corto en la disponibilidad de insectos, por lo que el inicio de la ovulación y el apareamiento deben suceder lo más pronto posible para que los individuos en su primer año de vida puedan sincronizar su reproducción con una mayor abundancia del alimento (Racey y Entwistle, 2000). De esta manera, la estacionalidad del ambiente donde se desenvuelve la población de *N. mexicanus*, podría influir en el tiempo relativamente corto en que las hembras alcanzan la madurez sexual.

El peso y la longitud del antebrazo mayores de los machos adultos indican que hay dimorfismo sexual en *Natalus mexicanus*, aunque no es notable. El mayor tamaño de estas y otras variables morfológicas en los machos también se ha documentado en otras localidades de México y Centroamérica, aunque sólo son estadísticamente significativas en algunas medidas craneales y la longitud de la tibia (Tejedor, 2011). El dimorfismo observado en nuestro estudio es contrario a la tendencia encontrada en la mayoría de los murciélagos estudiados sobre éste aspecto, cuyas hembras son más grandes que los machos (Bornholdt, 2008; Myers, 1978; Ralls, 1976). Se ha postulado que el mayor tamaño de las hembras se debe a que almacenan una mayor cantidad de energía en la etapa reproductiva, lo que favorece una crianza más apropiada que deriva, a su vez, en un mayor éxito reproductivo (Myers, 1978).

Sin embargo, el patrón de dimorfismo más extendido entre los mamíferos es el tamaño más grande de los machos, tendencia que se ha explicado con base en la intensidad de la selección sexual, pues en la competencia por las hembras, los machos más grandes tienen mayores posibilidades de ser elegidos e incrementar así su éxito reproductivo (Andersson, 1994; Lindenfors *et al.*, 2007). Se ha mencionado que *N. mexicanus* es una especie promiscua (Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz, 1995), lo cual sugiere una baja intensidad en la selección sexual que explicaría, a su vez, el ligero dimorfismo sexual observado en nuestro estudio. No obstante, se desconoce si este sistema de apareamiento sucede también en nuestra población, por lo que investigaciones al respecto permitirían corroborar estas inferencias.

c) **Dieta.**– *Natalus mexicanus* es un especialista en arañas, pues estos artrópodos aparecieron en casi todas las muestras fecales analizadas y constituyeron poco más de la mitad del volumen de alimento, tanto en la temporada de lluvias como en la de secas, además que mantuvo su consumo independientemente de su disponibilidad. La dieta es complementada, en orden de importancia, con lepidópteros, coleópteros y dípteros de tamaño pequeño (2–7 mm). Los restos de himenópteros encontrados en 2 individuos indican que estos insectos fueron capturados de forma ocasional o accidental.

Aunque no se logró identificar el alimento a nivel de familia o género y, por ende, tampoco se determinó la amplitud del espectro trófico de *Natalus mexicanus*, el hecho de que sea un especialista en arañas y consuma adicionalmente insectos pertenecientes a tres órdenes, contrasta con lo documentado para la mayoría de los murciélagos insectívoros, los cuales son generalistas y llegan a consumir hasta más de ocho órdenes de artrópodos (e.g. Best *et al.*, 1997; Ramos-Pereira *et al.*, 2002; Whitaker, 2004). Su especialización alimentaria tendría la ventaja de reducir la competencia interespecífica por el alimento, al utilizar recursos que otros murciélagos insectívoros (principalmente mormópidos) presentes en el área no consumen, de acuerdo a su mayor tamaño corporal y/o diferentes sistemas de ecolocación y capacidades de vuelo (O' Farrell y Miller, 1997; Rydell *et al.*, 2002).

El espectro trófico de *Natalus mexicanus*, al parecer, es más reducido que el de sus congéneres. Sólo *Chilonatalus macer* tiene una dieta más reducida, al consumir principalmente lepidópteros y de forma ocasional arañas (Silva-Taboada, 1979). En contraste, *Nyctiellus lepidus* se alimenta de ortópteros, isópteros, dípteros, lepidópteros e himenópteros

(Silva-Taboada, 1979); mientras que *N. primus* consume principalmente lepidópteros, ortópteros y coleópteros, y en menor importancia himenópteros, neurópteros, dípteros, homópteros y hemípteros (Tejedor, 2011). Si bien *N. mexicanus* sólo consume presas pertenecientes a cuatro grupos de artrópodos, tanto Araneae como Coleoptera y Lepidoptera son los órdenes de arácnidos e insectos más diversos en el mundo respectivamente (Gillot, 2005), por lo que su espectro trófico podría ser más amplio de lo esperado.

Las dimensiones diminutas de las arañas e insectos consumidos son concordantes con el tamaño de *Natalus mexicanus* (4.6 g en promedio). En murciélagos insectívoros se ha visto que el tamaño de las presas es proporcional al tamaño del depredador (Aldridge y Rautenbach, 1987), y en la mayoría de los animales ésta relación proporcional es una regla ecológica general, atribuida a la relación costo-beneficio en la captura del alimento. Si una presa es demasiado grande en relación al tamaño del depredador a éste le tomará más tiempo atraparlo, someterlo y devorarlo, gastando una enorme cantidad de energía que no siempre podría compensar. En contraparte, si la presa es muy pequeña se imposibilita o dificulta su captura y en el caso que sea atrapada no cubriría las necesidades energéticas del depredador (Pyke *et al.*, 1977). De acuerdo a lo anterior, la selección de presas diminutas por parte de *N. mexicanus*, en teoría, sólo sería viable si forrajea en áreas donde las densidades de estas son altas, lo que le permitiría obtener la energía necesaria para su manutención y compensar el gasto energético implicado en su búsqueda y captura.

La presencia de restos de telarañas en las patas, el uropatagio, y la boca de algunos individuos de *Natalus mexicanus* que regresaron de sus actividades de forrajeo puede tener dos

explicaciones. Una es que cuando busca su alimento, roza accidentalmente estas estructuras que abundan en el interior de la selva. La otra es que sea la consecuencia por atrapar arañas constructoras de redes.

La estructura de sus llamadas de ecolocación y el tipo de vuelo, aunado a la abundancia de las arañas en las selvas caducifolias, explicarían la especialización alimentaria de éste murciélago. Las llamadas de ecolocación de *N. mexicanus* que consisten en pulsos de frecuencia modulada con multiarmónicos >85 kHz, de gran amplitud de banda y duración corta (2 ms), e intensidad baja, lo capacitan en la localización de presas que habitan en lugares muy estructurados (Neuweiler, 1989; Rydell *et al.*, 2002). Además su vuelo lento y maniobrable, ejecutado entre la vegetación y por debajo del dosel, le permite acceder a presas que se desenvuelven en estos espacios. Por otro lado, se ha visto que la diversidad y abundancia de las arañas está correlacionada positivamente con la estructura del hábitat (Gunnarsson, 1990; Halaj *et al.*, 1998; Lubin, 1978), y la fisonomía de la selva baja caducifolia ofrece un microambiente estructuralmente muy complejo y heterogéneo, que alberga una gran riqueza y abundancia de ellas (Corcuera *et al.*, 2009). Por ende, las arañas posadas en el follaje o suspendidas en sus redes entre la vegetación son presas muy accesibles para *N. mexicanus*, lo cual se refleja en la predominancia de estos artrópodos en su dieta.

Natalus mexicanus es el tercer quiróptero en el que se ha documentado la especialización en arañas, ya que sólo se había reportado a *Phoniscus papuensis* como especialista en arañas constructoras de redes (Schulz, 2000) y a *Thyroptera tricolor* como especialista en arañas saltarinas (Dechmann *et al.*, 2006). Otros murciélagos llegan a consumirlas, pero no

constituyen el alimento principal en su dieta (Best *et al.*, 1997; Burles *et al.*, 2008; Ramos-Pereira *et al.*, 2002). Cabe resaltar que *N. mexicanus* y *P. papuensis* (habitante de los bosques de Australia, Indonesia y Nueva Guinea) son muy similares en su morfología alar, estructura de llamadas de ecolocación y tipo de vuelo. La segunda especie tiene un bajo índice de aspecto y baja carga alar, emite llamadas de frecuencia modulada de 60–155 kHz, de baja intensidad y <3 ms de duración, y vuela lentamente con mucha maniobrabilidad en hábitats muy estructurados (Rhodes, 1995; Schulz, 2000; Woodside y Taylor, 1985). Asimismo, ambos murciélagos poseen un gran uropatagio y una cola larga que pueden doblar y usar para atrapar el alimento (Nowak, 1999). La convergencia en estas características se refleja no sólo en su especialización, sino también en la similitud de sus dietas: *P. papuensis* además de consumir arañas, captura coleópteros, hemípteros, lepidópteros y dípteros pequeños (Schulz, 2000).

La poca variabilidad en la composición de la dieta de *Natalus mexicanus* entre las temporadas, así como entre los machos y las hembras, no concuerda con los cambios estacionales en la abundancia de los grupos alimentarios, por lo menos no a nivel de orden. En el área, Araneae fue más abundante en la temporada de secas, mientras que Lepidoptera, Coleoptera y Diptera fueron más abundantes en la de lluvias, por lo que se hubiera esperado que *N. mexicanus* consumiera arañas en mayor proporción durante la temporada de secas, y en mayor proporción insectos en la de lluvias. Si bien se estimó un mayor porcentaje (volumen) de arañas en la dieta durante la temporada de secas esta diferencia no fue significativa. Asimismo, aunque los lepidópteros y dípteros fueron consumidos en mayor proporción en la temporada de lluvias y los coleópteros en la de secas, tampoco estas diferencias fueron significativas. Aunado a lo anterior, la falta de correlación entre la proporción de los artrópodos en las heces con respecto

a su proporción estimada en campo, sugiere que la composición de la dieta de *N. mexicanus* no depende de la abundancia de sus presas en el área.

Con base en lo anterior, podemos decir que *Natalus mexicanus* no se comporta, al parecer, como una especie oportunista, sino que tiene preferencias por ciertos grupos, en particular arañas y lepidópteros, por lo que nuestros resultados no apoyan la tercera hipótesis planteada. La especialización y poca variación de la dieta entre las temporadas, contrasta con lo documentado para la mayoría de los murciélagos insectívoros, en los cuales se ha observado cambios estacionales considerables en sus dietas, al comportarse como oportunistas en respuesta a los cambios en la disponibilidad del alimento (Best *et al.*, 1997; Burles *et al.*, 2008; Ramos-Pereira *et al.*, 2002; Whitaker, 1994).

La poca variación estacional en la composición de la dieta de *Natalus mexicanus* puede tener dos explicaciones. Una es que sea tan selectivo en su alimentación, que no tiene la capacidad de flexibilizar su dieta aun cuando cambie la disponibilidad de sus presas, por lo que deben invertir más tiempo en su búsqueda cuando son escasas. Considerando que los murciélagos insectívoros pueden cambiar sus áreas de forrajeo en respuesta a la abundancia local de las presas (Whitaker, 1994), *N. mexicanus* forrajearía durante la temporada de lluvias, cuando las arañas fueron menos abundantes, en otras áreas alejadas de aquellas donde se realizaron los muestreos de artrópodos. Asimismo, en la temporada de secas cuando los órdenes de insectos que consume son más escasos, forrajearía en otras áreas alejadas. Los movimientos hacia otros lugares dentro de la selva baja caducifolia es una estrategia empleada muy a menudo no sólo por murciélagos, sino también por otros mamíferos, sobre todo los que son especialistas en su

alimentación. Dichos movimientos con frecuencia implican la explotación de los hábitats ribereños y las áreas adyacentes más altas que generalmente contienen más recursos (Stoner y Timm, 2004). Es posible que *N. mexicanus* se desplace hacia las áreas adyacentes al río “El Salado” (ubicado a <1 km de la cueva) o hacia las partes altas de los cerros cercanos, cuando hay escasez de presas en las proximidades de la cueva.

Otra explicación a la poca variabilidad de la dieta es que a pesar de que las arañas fueron más abundantes en la temporada de secas, su accesibilidad sería menor de lo esperado. Si bien durante ésta temporada se recolectaron mayoritariamente arañas adultas, también en las muestras hubo varios individuos en sus primeras etapas de desarrollo y en proceso de muda, con un tamaño <3 mm (sobre todo en noviembre y diciembre), características que las harían poco accesibles para *N. mexicanus*. De acuerdo a lo anterior, la abundancia de las arañas adultas >3 mm podría ser similar en ambas temporadas, y si esto es así, *N. mexicanus* sólo se movería a otras áreas de forrajeo para la captura de insectos durante la temporada de secas.

La mayor frecuencia de las arañas y los coleópteros en las trampas de golpe, indica que ambos grupos se encuentran más disponibles en los arbustos y ramas bajas de los árboles (<3 m de altura). Por otro lado, la predominancia de los dípteros y lepidópteros en las trampas de luz, indica que estos insectos se encuentran más disponibles entre la vegetación por debajo del dosel. Lo anterior junto con el hecho de que las arañas y los coleópteros representaron el 71% del volumen de la dieta, mientras que los dípteros y lepidópteros constituyeron el 29%, sugiere que *Natalus mexicanus* tiene una mayor preferencia por presas estacionarias que se

desenvuelven en la vegetación baja; y una menor preferencia por presas que vuelan entre la vegetación por debajo del dosel.

Con base en lo anterior y de acuerdo a Norberg y Rayner (1987), *Natalus mexicanus* sería principalmente un “hover-gleaner” y también ejecutaría la estrategia denominada “slow-hawking” para atrapar a sus presas. El primer tipo de estrategia de captura es común en murciélagos que forrajean en hábitats estructurados. Para efectuarla deben batir sus alas con gran frecuencia con el fin de suspenderse y acercarse a las presas posadas en la vegetación, las cuales capturan con su gran membrana interfemoral (uropatagio), doblando su cabeza para recogerlas con la boca, tal como se ha visto en algunos murciélagos (Swift y Racey, 2002). La segunda estrategia implica también el vuelo lento entre la vegetación para localizar a las presas aéreas y aproximarse a ellas, estrechándolas con las patas y usando su uropatagio como una bolsa para recogerlas luego, en pleno vuelo, con la boca (Schnitzler y Kalko, 1998; Webster y Griffin, 1962). Ambas estrategias son compatibles con el vuelo lento y maniobrable ejecutado por *N. mexicanus*, que le permite explotar hábitats estructuralmente complejos.

Hay que mencionar que los muestreos pudieron haber subestimado tanto la abundancia de los artrópodos estacionarios, como de los insectos aéreos en el área, debido a que sólo se recolectaron artrópodos presentes en los arbustos y árboles <3 m de altura, así como insectos aéreos que se desenvuelven a poca altura, omitiendo los que viven en el suelo y aquellos que vuelan por arriba del techo arbóreo. Sin embargo, *N. mexicanus* usualmente voló por debajo de los 3.5 m, alcanzando como máximo los 5 m, y no lo observamos capturando presas posadas

en el suelo, por lo que los muestreos si bien tuvieron un sesgo, éste no sería tan importante en la estimación de la disponibilidad de las presas de *Natalus* en el área.

El aumento de un 12% en el peso corporal de los individuos que regresaron de sus actividades de forrajeo es muy bajo, considerando que los murciélagos llegan a consumir insectos hasta un 25–70% de su peso corporal en cada noche, inclusive hasta el 100% cuando las hembras se encuentran en la etapa de lactancia (Kunz *et al.*, 2011). Sin embargo, el porcentaje obtenido fue subestimado, pues varios murciélagos que fueron pesados ya habían defecado, por lo que seguramente el consumo de presas es mucho mayor de lo estimado.

El mayor peso de *N. mexicanus* en la temporada de lluvias puede asociarse al aumento en el consumo de presas, al ser más abundantes durante ésta temporada. Al disminuir el número de presas en la temporada de secas el consumo del alimento sufre una merma y el gasto de energía para conseguirlas es mayor, lo que deriva en la pérdida de peso. Lo anterior se refleja principalmente en las hembras lactantes, cuyo mayor peso en relación a las hembras no reproductivas, se asociaría no sólo al desarrollo de la glándula mamaria, sino también al mayor consumo de alimento en la temporada de lluvias para compensar el gran gasto energético implicado en la lactancia y la crianza (Korine *et al.*, 2004; Rydell, 1993; Swift *et al.*, 1985). Concluida la etapa reproductiva y al disminuir la cantidad de alimento, su peso disminuye.

d) Condiciones microclimáticas.– Si bien *Natalus mexicanus* se refugia en la cueva junto con otras 10 especies de murciélagos, cada una de ellas ocupa zonas diferentes por lo que se encuentran separadas espacialmente. La separación puede atribuirse a la configuración

estructural de la cueva que origina un ambiente heterogéneo en cuanto a la temperatura, la humedad y la luminosidad, lo que promueve la coexistencia de varias especies al tener preferencias microambientales distintas.

La variedad de estructuras (estalactitas, grietas, cavidades y fisuras), el número y el tamaño de las entradas, la longitud y el tamaño de los pasajes, así como la presencia de corrientes de agua y aire, originan diferencias microclimáticas en las cuevas (Tuttle y Stevenson, 1981). El pasaje donde percha *N. mexicanus* tiene condiciones microclimáticas típicas de una cueva de calor (temperatura $>25^{\circ}\text{C}$ y humedad $>92\%$), debido a las características físicas de esta zona. El pasaje al ser largo, estrecho y de poca altura, tiene poca o nula circulación de aire, funcionando así como una “trampa” para el calor generado tanto por la descomposición del guano, como por el metabolismo de los murciélagos. Asimismo, retiene la humedad generada principalmente por pequeñas filtraciones de agua a través del subsuelo, la cual escurre lentamente hacia el interior de la cueva. Las condiciones en la cámara principal donde se albergan los mormópidos seguramente son similares a las imperantes en el pasaje.

La preferencia de *Natalus mexicanus* y los mormópidos por temperaturas cálidas y humedad muy alta, se ha atribuido a sus limitadas capacidades termorregulatorias (Bonaccorso *et al.*, 1992; McNab, 1982), y a que favorecerían el desarrollo de los embriones y las crías (Tuttle y Stevenson, 1982). Por las razones anteriores, muy a menudo se les encuentra compartiendo los mismos refugios con condiciones microclimáticas similares (Arita y Vargas, 1995; Ávila-Flores y Medellín, 2004; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010). En nuestro estudio sólo se

observó a *N. mexicanus* ocupando el pasaje mencionado, aunque es probable que también llegue a ocupar parte de la cámara principal donde se concentran los mormópidos.

La presencia de dos entradas en la cueva favorece el flujo de aire en las zonas intermedias, haciendo que el ambiente sea menos caliente y húmedo en relación al pasaje que desemboca en la cámara principal. Lo anterior junto con la variabilidad en la altura y el ancho de las cámaras ubicadas en estas zonas, crean condiciones diferentes de temperatura y humedad que son preferidas por los filostómidos, al ser más flexibles en sus requerimientos microclimáticos. Estos murciélagos generalmente ocupan las zonas no tan profundas de los refugios, donde la temperatura y la humedad son menores en relación a las preferidas por *N. mexicanus* y los mormópidos (Arita y Vargas, 1995; Ávila-Flores y Medellín, 2004), lo que concuerda con nuestras observaciones.

Finalmente, las zonas cercanas a las entradas de la cueva al tener mayor contacto con el ambiente externo tienen buena luminosidad, humedad moderada y temperaturas templadas, condiciones que pueden variar considerablemente a lo largo del día. Algunas de las secciones cercanas a la entrada 2 son ocasionalmente usadas por *Balantiopteryx plicata*, quien tolera un amplio intervalo de temperatura y humedad en sus lugares de descanso, y prefiere descansar en áreas con buena o moderada iluminación (Ávila-Flores y Medellín, 2004; López-Forment, 1981). En tanto, *Glyphonycteris sylvestris* ocupa la cueva de forma esporádica como refugio diurno, debido a que probablemente usa otras estructuras para resguardarse, de ahí que perche muy cerca de la entrada 2 para abandonarla inmediatamente.

La preferencia de *Natalus mexicanus* por temperaturas cálidas y humedad alta se ha observado también en otras localidades (Arita y Vargas, 1995; Mitchell, 1967; Sánchez-Hernández *et al.*, 2002; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010). Su alta tasa de evaporación y baja tasa metabólica (McNab, 1969; Studier, 1970), le permiten vivir bajo estas condiciones microclimáticas en sus áreas de descanso. Dichas condiciones son adecuadas para mantener su temperatura corporal y ahorrar energía, así como para mantener hidratadas sus alas. Lo anterior es muy importante para su supervivencia, pues es sensible a las temperaturas templadas, ya que durante otra investigación realizada en la cueva en agosto 2003-marzo 2005, se observó que cuando la temperatura externa era menor a los 23°C, los individuos rara vez salían para alimentarse y los pocos que lo hacían retornaban rápidamente. Asimismo, algunos individuos que fueron mantenidos afuera de la cueva por más de 15 minutos a temperaturas <23°C, se entumieron y murieron minutos después. Por otro lado, sus alas pierden humedad rápidamente, volviéndose rígidas y quebradizas, si los individuos son mantenidos afuera de la cueva por mas de 2 horas, por lo que necesita descansar en lugares muy húmedos para mantenerlas bien hidratadas.

El estrés térmico exhibido por *Natalus mexicanus* a temperaturas <23°C y la observación de algunos individuos ligeramente aletargados dentro de la cueva, sobre todo en los meses más fríos (diciembre-marzo), coincide parcialmente con lo reportado por McNab (1982), quien mencionó que llegan a ser letárgicos bajo condiciones ambientales inusuales, pero sin entrar en torpor profundo, ya que no tienen la capacidad para despertar de una baja temperatura corporal y sólo pueden mantener su temperatura algunos grados por arriba de la temperatura ambiental. También concuerda con Schaldach, Jr., quien en una cueva de Tamaulipas observó

algunos individuos aletargados en enero, con temperatura externa de 12°C aproximadamente (citado en Nowak, 1999). No obstante, difiere de Ávila-Flores y Medellín (2004), quienes observaron a individuos en estado de alerta a temperaturas de 17–25°C, sin entrar en estado de hipotermia o torpor; postulando que es un homeotermo lábil, al mantener su temperatura corporal en un intervalo moderado cuando se expone a variaciones de la temperatura ambiental.

La gran variabilidad de la temperatura y la humedad externas, contrasta con la estabilidad observada de estos parámetros en las áreas de percha de *Natalus mexicanus*. La tendencia es que conforme avanza la noche, la humedad aumenta y la temperatura disminuye de tal manera que en algunas noches las variaciones llegan a ser extremas, pudiendo incrementarse la humedad desde un 37% pocos minutos después de la puesta del sol (7:30 p.m.), hasta casi el 82% en la madrugada (4:30 a.m.); mientras que la temperatura puede pasar de 26°C hasta 17°C. La estabilidad de la temperatura y humedad en las áreas de percha de *N. mexicanus* muestra una de las ventajas que ofrece la cueva no sólo a ésta especie sino también a las que se encuentran asociadas, esto es, resguardarlos ante condiciones ambientales adversas y proporcionar un microclima estable y adecuado para su desarrollo y supervivencia, tal como lo han postulado varios autores (Altringham, 2001; Hill y Smith, 1984; Kunz, 1982).

Tomando en cuenta las diferencias notables en la temperatura y la humedad imperantes en las áreas de percha y el ambiente externo, así como la gran superficie alar de *Natalus mexicanus* (Norberg y Rayner, 1987; Rydell *et al.*, 2005), se esperaría que durante sus actividades de forrajeo pierda calor y humedad de forma considerable, sobre todo en la temporada de secas.

No obstante, se observó que los individuos comenzaban a salir de la cueva aproximadamente 20 minutos después del atardecer y la mayoría de ellos regresaban de forrajear después de 2 o 3 horas, lo cual les ayudaría a minimizar la pérdida de calor y humedad, pues la temperatura y la humedad externas no varían de forma tan amplia durante ese lapso, pues el rango estadístico del primer parámetro fue de 0.4 hasta 5.2°C, y del segundo fue de 2.4% hasta 13.9%.

El pelaje largo y espeso de *N. mexicanus* sugiere una baja conductancia térmica, tal como se ha documentado en *N. tumidirostris* (Genoud *et al.*, 1991), que le ayudaría a mantener su calor corporal por más tiempo cuando sale a forrajear. Además, la humedad moderada en el área ayudaría a prevenir la deshidratación de sus alas, sobre todo en la temporada de lluvias, aunque en la temporada de secas la humedad en el transcurso de las primeras 2 horas de la noche fue generalmente baja (23–38%), por lo que probablemente limita sus actividades de forrajeo durante ésta temporada, tal como se ha observado en otros mamíferos que viven en selvas estacionales, con el fin de sobrevivir a las condiciones de menor humedad y/o temperatura (Stoner y Timm, 2011).

e) Hábitos de percha.— Las partes donde perchó *Natalus mexicanus* (paredes, techos inclinados, cavidades de disolución y grietas, a <3 m de altura) y las condiciones imperantes en el pasaje que ocupa (oscuridad total y poca o nula circulación del aire), coinciden con lo observado en otros refugios (Arita y Vargas, 1995; Hall y Dalquest, 1963; Mitchell, 1965; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010). La profundidad y las características físicas y microclimáticas de éste pasaje, hacen que la colonia de *N. mexicanus* sea menos propensa al

disturbio humano, en comparación con las colonias de otros murciélagos que ocupan las zonas intermedias de la cueva.

En contraste, en otras localidades se ha visto a *N. mexicanus* perchando por arriba de los 20 m de la superficie (Jones *et al.*, 1965), y en lugares poco profundos con buena iluminación y/o ventilación (Sánchez-Hernández *et al.*, 2002; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010). También se han visto grupos pequeños (3–5 individuos) descansando durante el día en huecos de algunos árboles (Moreno-Valdez, 1996) e incluso refugiándose, también en números pequeños, detrás de una gran roca con buena iluminación (Goodwin, 1934). Lo anterior indicaría que *Natalus mexicanus* puede tener cierta flexibilidad en cuanto a las condiciones de luz y ventilación en sus áreas de descanso, por lo que no percha estrictamente en sitios con las características descritas en nuestro estudio y en otras localidades.

La separación entre los individuos adultos de *Natalus mexicanus* que perchan en la cueva (5–50 cm) es similar a la reportada en otros natálidos (*N. jamaicensis*–Goodwin, 1970; *N. major*, *N. primus* y *N. tumidirostris*–Tejedor, 2011) y podría ser un comportamiento para evitar la agresión intra e interespecífica. Lo anterior es posible, pues en cautiverio se ha observado que los individuos de *N. primus* son agresivos y atacan con frecuencia a murciélagos de otras especies, aún de tamaño más grande, cuando se confinan en recintos pequeños (Tejedor, 2011). Un comportamiento similar fue observado durante un estudio previo realizado en la cueva, al colocar algunos individuos de *N. mexicanus* junto con los de otras especies, los cuales llegaban a agredirse si permanecían juntos por varios minutos. Asimismo en el transcurso del muestreo se observó que la mayoría de los *Natalus* capturados

evitaban el contacto o agrupamiento con otras especies dentro de la bolsa de la trampa, incluso algunos de ellos se agredían cuando permanecían muy juntos por varios minutos.

Si bien *Natalus mexicanus* se encuentra separada de otras especies, puede tolerar la presencia de *M. megalophylla* y ocasionalmente la de *D. rotundus* en sus áreas de percha. En otras localidades también se ha observado a ésta última especie compartiendo las áreas de percha con *N. mexicanus* (Jones *et al.*, 1972), al igual que *G. soricina* (Goodwin, 1934; Sánchez-Hernández *et al.*, 2002). La poca o moderada tolerancia que exhibe *N. mexicanus* en sus áreas de percha hacia otras especies, podría ser un factor adicional que contribuye a su separación espacial dentro de la cueva.

f) Perspectivas sobre la conservación y el estudio de *Natalus mexicanus*

La cueva El Salitre representa un importante refugio para *Natalus mexicanus*, al usarla principalmente como sitio para llevar a cabo los nacimientos y la crianza. No sólo éste murciélago utiliza la cueva para dichos propósitos, sino también otras especies, varias de las cuales incluso son más abundantes (Torres-Flores *et al.*, 2012). Por consiguiente, se debe contemplar en los planes de protección de la comunidad de murciélagos y de manejo de la cueva, los periodos reproductivos críticos de *N. mexicanus* y las demás especies, que en general serían mas sensibles al disturbio humano durante el periodo mayo-septiembre, que comprende la última parte de la gestación, los nacimientos y la lactancia de la mayoría de ellas. La visitas al refugio para fines ya sea recreativos, turísticos o económicos (extracción de guano para su venta), deben evitarse o limitarse en dicho periodo.

Natalus mexicanus tiene una dieta especializada y forrajea entre la vegetación por debajo del dosel, por lo que el deterioro o la destrucción de la selva en las áreas circundantes a la cueva, pondría en serio peligro a la población de éste murciélago y las otras especies, al reducirse sus áreas de alimentación. La alteración de la vegetación afectaría principalmente a *Natalus*, pues al parecer tiene poca capacidad para recorrer distancias grandes, por lo que probablemente sus áreas de forrajeo no son muy extensas. Por ende, un plan de protección integral debe tomar en cuenta no sólo la protección al refugio, sino también la conservación de la selva en la zona.

El comportamiento de *Natalus mexicanus* ante nuestra presencia dentro de la cueva sugiere poca o moderada tolerancia al disturbio humano. Un comportamiento similar también se ha observado en otras cuevas de México (Hall y Dalquest, 1963; Mitchell, 1965). Su sensibilidad al disturbio también tiene implicaciones en su conservación debido a que requiere un microclima especial, el cual sólo se encuentra en el pasaje que desemboca en la cámara principal, sección donde también se extrae una considerable cantidad de guano. El aumento en la frecuencia de dicha actividad podría afectar a la población de manera importante, por lo que la regulación de actividad también debe considerarse en los planes de protección y manejo.

La serie de características biológicas especiales de *Natalus mexicanus* tales como la selección microclimática específica, la ocupación exclusiva del pasaje que reúne ciertas características físicas para el descanso de ésta especie, la realización de sus actividades de forrajeo entre la vegetación baja, su dieta especializada, y la poca tolerancia al disturbio humano, la hacen potencialmente una especie indicadora del ambiente interno de la cueva y de las condiciones de la selva baja caducifolia en las áreas circundantes al refugio.

Natalus mexicanus si bien ocupa la cueva El Salitre a lo largo del año, la mayoría de la población deja el sitio en octubre o noviembre y vuelve a ocuparlo a partir de abril o mayo. Es muy probable que en éste periodo se refugie en otras cuevas cercanas y exista interacción entre estas poblaciones por la inmigración y emigración de los individuos. Si esto sucede, la colonia de la cueva representaría una población “local” de una metapoblación, por lo que su dinámica estaría determinada también por el intercambio parcial entre sus componentes (Hanski y Gilpin, 1997). El monitoreo simultáneo en la cueva El Salitre y las cuevas aledañas permitirá verificar si ésta metapoblación existe y, si es así, determinar las interacciones que sucederían entre las poblaciones locales y su influencia en la dinámica de cada una de ellas.

Si bien el presente estudio aporta nuevos conocimientos sobre la biología de *Natalus mexicanus*, en el futuro es necesario investigar otros aspectos que no fueron abordados o quedaron inconclusos. Una tarea pendiente es el estudio de los factores involucrados en la realización de los movimientos estacionales, que ayudarían a comprender mejor la dinámica poblacional de la especie. Estudios sobre el efecto del parasitismo tanto en el “fitness” (eficacia biológica), como en la fidelidad al refugio resultan de interés, pues a lo largo del trabajo se registró un peso corporal muy bajo en varios individuos con alta carga parasitaria.

Los factores que influyen en la madurez sexual y el desfasamiento observado en el desarrollo de los jóvenes, también son una tarea pendiente. Asimismo el estudio sobre el sistema de apareamiento, podría dilucidar el ligero dimorfismo sexual observado en *Natalus*. Análisis más detallados de la composición de la dieta por debajo de nivel de orden son también necesarios para determinar con mayor certeza la amplitud de su espectro trófico y su

variabilidad entre las temporadas, así como su relación con la abundancia y el tamaño de sus presas. Por otro lado, el estudio sobre su patrón de actividad y estrategias de forrajeo son indispensables para corroborar las inferencias hechas en el presente trabajo.

Los estudios en otras poblaciones de *Natalus mexicanus* que se desenvuelven en hábitats diferentes, sobre los aspectos abordados en nuestro estudio, permitirán encontrar variaciones en su dinámica poblacional, patrón reproductivo y alimentación. Asimismo podrán dilucidar la tolerancia térmica que llega a exhibir en algunos de sus refugios. Lo anterior resulta de interés, ya que éste quiróptero puede encontrarse en una gran variedad de climas y vegetación (Torres-Flores y López-Wilchis, 2010), los cuales difieren también en el grado de estacionalidad.

CONCLUSIONES

El tamaño poblacional de *Natalus mexicanus* en la cueva el Salitre cambia a lo largo del año y estacionalmente de manera muy marcada. En general, la población aumenta de forma considerable a partir de mayo, alcanzando picos en el periodo junio-septiembre, y disminuye posteriormente hasta llegar a un mínimo en noviembre, presentando cambios ligeros durante diciembre-abril. La mayor abundancia de la especie sucede durante la temporada de lluvias, disminuyendo considerablemente en la de secas.

En la mayor parte del año, la población está constituida principalmente por adultos, dominando los juveniles en septiembre u octubre, mientras que los subadultos predominan en octubre o noviembre. La especie exhibe segregación sexual durante la gestación y la lactancia. En estos periodos reproductivos las hembras ocupan la cueva, mientras que la gran mayoría de los machos la abandonan. Concluido el período de crianza ambos sexos se reúnen nuevamente en la cueva para llevar a cabo las cópulas, aunque sólo algunos grupos usan el refugio para dicho propósito. Los cambios poblacionales están ligados a los picos reproductivos y a movimientos estacionales hacia otro u otros refugios. Estos movimientos no estuvieron relacionados a los cambios de la temperatura o la humedad en sus áreas de percha.

El patrón reproductivo que exhibe *Natalus mexicanus* es monoestro estacional, el cual está muy sincronizado con la temporada de lluvias. La mayoría de las cópulas son sincrónicas y sucederían desde finales de enero hasta mediados de febrero. La gestación iniciaría en éste

lapso y concluiría en julio, mes en el que suceden la mayoría de los nacimientos, aunque puede prolongarse hasta agosto. La lactancia inicia en julio y finaliza en septiembre. La precipitación determina la abundancia de los artrópodos en el área, por lo que la sincronización de los nacimientos y la lactancia con la temporada de lluvias, permite a las madres lactantes y juveniles de *N. mexicanus* acceder a una mayor cantidad de alimento durante ésta temporada, con el fin de satisfacer su enorme demanda energética implicada en las labores de crianza y el desarrollo respectivamente. Las hembras alcanzan la madurez sexual a los 6 meses de edad y, al parecer, los machos la logran después de 1 año.

Natalus mexicanus es un especialista en arañas y complementa su alimentación con lepidópteros, coleópteros y dípteros de tamaño pequeño (2–7 mm). La composición de su dieta varía mensualmente, aunque cambia muy poco entre la temporada de lluvias y de secas, así como entre los machos y las hembras y, al parecer, no depende de los cambios en la abundancia de sus presas. Durante sus actividades de forrajeo vuela lentamente, con gran maniobrabilidad y a altura baja (generalmente a <3.5 m) entre la vegetación, evitando los espacios abiertos, las brechas y los corredores. Los datos sugieren que es principalmente un “hover-gleaner” y también emplea la estrategia “slow-hawking” para atrapar a sus presas.

En la cueva *Natalus mexicanus* ocupa el pasaje largo que conduce a la cámara principal, el cual tiene un microclima muy estable a lo largo del año, con temperaturas de 25.8–26.9°C y humedad relativa de 92.1–100%, condiciones que le permitirían ahorrar energía y mantener hidratadas sus alas. En éste pasaje la obscuridad es total y hay poca o nula circulación de aire. Los individuos perchan usualmente en las paredes y los techos inclinados, con menor

frecuencia en cavidades de disolución y ocasionalmente en grietas, en cualquier caso a una altura <3 m. Los individuos no entran en contacto directo y mantienen una distancia de 5–50 cm entre ellos, probablemente para evitar la agresión intraespecífica. Pueden tolerar la presencia de *M. megalophylla* y *D. rotundus* en parte de sus áreas de percha, sin exhibir alguna conducta agresiva hacia ellas.

REFERENCIAS CITADAS

- Agoramorthy, G. y M. J. Hsu. 2005. Population size, feeding, forearm length and body weight of a less known Indian fruit bat, *Latidens salimalii*. *Current Science*, 88:354–356.
- Akins, J. B., M. L. Kennedy, G. D. Schnell, C. Sánchez-Hernández, M. L. Romero-Almaraz, M. C. Wooten y T. L. Best. 2007. Flight speeds of three species of Neotropical bats: *Glossophaga soricina*, *Natalus stramineus*, and *Carollia subrufa*. *Acta Chiropterologica*, 9:477–482.
- 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. 1968. Notas sobre una colección de mamíferos de la región costera del Río Balsas entre Michoacán y Guerrero. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 29:21–35.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton. 624 pp.
- Andriafidison, D., A. Kofoky, T. Mbohoahy, P. A. Racey y R. K. B. Jenkins. 2007. Diet, reproduction and roosting habits of the Madagascar freetailed bat, *Otomops madagascariensis* Dorst, 1953 (Chiroptera: Molossidae). *Acta Chiropterologica*, 9:445–450.
- 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 Institution Press, Washington, D.C., 533 pp.
- Anthony, E. L. P. y T. H. Kunz. 1977. Feeding strategies of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in southern New Hampshire. *Ecology*, 58:775–786.
- Arita, H. T. y M. B. Fenton. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 12:53–58.

- 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.
- Arlettaz, R., P. Christe, A. Lugon, N. Perrin y P. Vogel. 2001. Food availability dictates the timing of parturition in insectivorous mouse-eared bats. *Oikos*, 95:105–111.
- Arroyo-Cabrales, J., R. A. Van den Bussche, K. S. Haiduk, R. K. Chesser y R. J. Baker. 1997. Genic variation of mainland and islands populations of *Natalus stramineus* (Chiroptera: Natalidad). *Occasional Papers of Museum Texas Tech University*, 171:1–8.
- Ávila-Flores, R. y R. A. Medellín. 2004. Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by mexican bats. *Journal of Mammalogy*, 85:675–687.
- Badwaik, N. K. y J. J. Rasweiler. 2000. Pregnancy. Pp. 221–293, en: *Reproductive Biology of Bats* (E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, London. 510 pp.
- Bateman, G. C. y T. A. Vaughan. 1974. Nightly activities of mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*, 55:45–65.
- Baudinette, R.V., S. K. Churchill, K. A. Christian, J. E. Nelson y P. J. Hudson. 2000. Energy, water balance and the roost microenvironment in three Australian cave-dwelling bats (Microchiroptera). *Journal of Comparative Physiology B*, 170:439–446.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 2006. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 4th edition. Blackwell Publishing, Oxford. 738 pp.
- Bernard, R. T. F. 1994. Reproductive synchrony and annual variation in foetal growth rate in the long-fingered bat (*Miniopterus schreibersi*). *Journal of Zoology*, 232:485–490.
- Bernard, R. T. F. y G. S. Cumming. 1997. African bats: Evolution of reproductive patterns and delays. *Quarterly Review of Biology*, 72:253–74.

- Berry, N., W. O'Connor, M. W. Holderied y G. Jones. 2004. Detection and avoidance of harp traps by echolocating bats. *Acta Chiropterologica*, 6:335–346.
- Best, T., B. Milam, T. Haas, W. Cvilikas y L. Saidak. 1997. Variation in diet of the gray bat (*Myotis grisescens*). *Journal of Mammalogy*, 78:569–583.
- Birney, E. C., J. B. Bowles, R. M. Timm y S. L. Williams. 1974. Mammalian distribution records in Yucatan and Quintana Roo, with comments on reproduction, structure, and status of peninsular populations. *Occasional Papers of Bell Museum of Natural History*, 13:1–25.
- Bonaccorso, F. J., A. Arends, M. Genoud, D. Canton y T. Morton. 1992. Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. *Journal of Mammalogy*, 73:365–378.
- Bornholdt, R., L. R. Oliveira y M. E. Fabián. 2008. Sexual size dimorphism in *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Chiroptera: Vespertilionidae) from south Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68:897–904.
- Bos, G. y S. Carthew. 2003. The influence of behaviour and season on habitat selection by a small mammal. *Ecography*, 26:810–820.
- Boutin, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems and the future. *Canadian Journal of Zoology*, 68:203-220.
- Bradbury, J. W. y S. L. Vehrencamp. 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats I. Field studies. *Behavior, Ecology and Sociobiology*, 1:337–381.
- Bronson F. H. 1989. *Mammalian Reproductive Biology*. University of Chicago Press, Chicago. 336 pp.
- Burles, D. W., R. M. Brigham, R. A. Ring y T. E. Reimchen. 2008. Diet of two insectivorous bats, *Myotis lucifugus* and *Myotis keenii*, in relation to arthropod abundance in a temperate Pacific Northwest rainforest environment. *Canadian Journal of Zoology*, 86:1367–1375.

- Burt, W. H. y R. A. Stirton. 1961. The mammals of El Salvador. Miscellaneous Publications of Museum Zoology, University of Michigan, 117:1–69.
- Caughley, G. 1977. Analysis of Vertebrate Populations. John Wiley and Sons, New York. 234 pp.
- Ceballos, G., T. H. Fleming, C. Chávez y J. Nassar. 1997. Population dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, Mexico. Journal of Mammalogy, 78:1220–1230.
- Cervantes, F. A., J. N. Ramírez-Vite, S. Ramírez-Vite y C. Ballesteros. 2004. New records of mammals from Hidalgo and Guerrero, Mexico. Southwestern Naturalist, 49:122–124.
- Cheng, H. C. y L. L. Lee. 2004. Temporal variations in the size and composition of Formosan leaf-nosed bat (*Hipposideros terasensis*) colonies in central Taiwan. Zoological Studies, 43:787–794.
- Churchill, S. K. 1991. Distribution, abundance and roost selection of the orange horseshoe-bat, *Rhinonycteris aurantius*, a tropical cave-dweller. Wildlife Research, 18:343–353.
- CMCM (comp.). 2011. Lista de especies CITES. Parte 1. Secretaría CITES, Centro de Monitoreo de la Conservación Mundial, Ginebra. 552 pp.
- Cockrum, E. L. 1955. Reproduction in North American bats. Transaction Kansas Academic Science, 58:487–511.
- Corcuera, P., M. L. Jiménez y P. L. Valverde. 2009. Does the microarchitecture of Mexican dry forest foliage influence spider distribution?. Journal of Arachnology, 36:552–556.
- Cumming, G. S. y R. T. F. Bernard. 1997. Rainfall, food abundance and timing of parturition in African bats. Oecologia, 111:309–317.
- Dalquest, W.W. 1950. The genera of the chiropteran family Natalidae. Journal of Mammalogy, 31:436–443.

- Dalquest, W. W. y E. R. Hall. 1949. A new subspecies of funnel-eared bat (*Natalus mexicanus*) from eastern Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 62:153–154.
- Dávalos, L. M. 2005. Molecular phylogeny of funnel-eared bats (Chiroptera: Natalidae), with notes on biogeography and conservation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37:91–103.
- Dechmann, D. K. N., K. Safi y M. J. Vonhoff. 2006. Matching morphology and diet in the disc-winged bat, *Thyroptera tricolor* (Chiroptera). *Journal of Mammalogy*, 87:1013–1019.
- 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.
- Felten, V. H. 1957. Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera) aus El Salvador. Teil 5. *Senckenbergiana Biologica*, 38:1–22.
- Fernández, J. A. F. A. Cervantes y M. del C. Corona-Vargas. 2007. New distributional records for mammals from Tlaxcala, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 52:328–333.
- Findley, J. S. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge University Press, Cambridge. 167 pp.
- Fleming, T. H. 1988. *The short tailed fruit bat: A study in plant animal interactions*. The University of Chicago Press, Chicago. 365 pp.
- Flowerdew, J. R. 1987. *Mammals: Their reproductive biology and population ecology*. Cambridge University Press, New York. 248 pp.
- Furey, N. M., I. J. Mackie y P. A. Racey. 2011. Reproductive phenology of bat assemblages in Vietnamese Karst and its conservation implications. *Acta Chiropterologica*, 13:341–354.

- Galindo, C. G., A. Q. Sánchez, R. H. Quijano y L. G. M. Herrera. 2004. Population dynamics of a resident colony of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in central Mexico. *Biotropica*, 36:382–391.
- García-García, J. L., A. Santos-Moreno y A. Rodríguez-Alamilla. 2010. Population dynamics of the bat *Dermanura tolteca* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a tropical forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 58:1323–1334.
- Gardner, A. L., C. O. Handley, Jr. y D. E. Wilson. 1991. Survival and relative abundance. Pp. 53–72, en: *Demography and natural history of the common fruit bat, Artibeus jamaicensis*, in Barro Colorado Island, Panama. (C. O. Handley Jr., D. E. Wilson y A. L. Gardner, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., 173 pp.
- Genoud, M., F. J. Bonaccorso y A. Arends. 1990. Rate of metabolism and temperature regulation in two small tropical insectivorous bats *Peropteryx macrotis* and *Natalus tumidirostris*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 97:229–234.
- 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.
- Giannini, N. P. y E. K. V. Kalko. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*, 105:209–220.
- Gillott, C. 2005. *Entomology*. 3rd edition, Springer. Dordrecht, The Netherlands. 831 pp.
- Gliwicz, J. 1984. Population dynamics of the spiny rat *Proechimys semispinosus* on Orchid Island (Panama). *Biotropica*, 16:73–78.
- Godínez, E. G., N. González-Ruiz y J. Ramírez-Pulido. 2011. Actualización de la lista de los mamíferos de Jalisco, México: implicaciones de los cambios taxonómicos. *Therya*, 2:7–35.

- Goodwin, G. G. 1934. Mammals collected by A. W. Anthony in Guatemala, 1924–1928. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 68:1–60.
- Goodwin, G. G. 1959. Bats of the subgenus *Natalus*. *American Museum Novitates*, 1977:1–22.
- Goodwin, R. E. 1970. The ecology of Jamaican bats. *Journal of Mammalogy*, 51:571–579.
- Grindal, S. D., T. S. Collard, R. M. Brigham y R. M. R. Barclay. 1992. The influence of precipitation on reproduction by *Myotis* bats in British Columbia. *American Midland Naturalist*, 128:339–344.
- Gunnarsson, B. 1990. Vegetation structure and the abundance and size distribution of spruce-living spiders. *Journal of Animal Ecology*, 59:743–752.
- Halaj, J., D. W. Ross y A. R. Moldenke. 1998. Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in Western Oregon forest canopies. *Journal of Arachnology*, 26:203–220.
- Hall, E. R. y W. W. Dalquest. 1963. The mammals of Veracruz. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, 14:165–362.
- Handley, C. O. Jr., A. L. Gardner y D. E. Wilson. 1991. Movements. Pp. 89–130, en: Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, in Barro Colorado Island, Panama. (C. O. Handley Jr., D. E. Wilson y A. L. Gardner, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., 173 pp.
- Hanski, I. y M. Gilpin. 1997. *Metapopulation Biology: ecology, genetics and evolution*. Academic Press, London. 512 pp.
- Hanson, P. E. 2011. Insect Diversity in Seasonally Dry Tropical Forests. Pp. 71–84, en: *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos). Island Press/Center for Resource Economics, Washington, D. C., 392 pp.

- Happold, D. C. D. y M. Happold. 1990. Reproductive strategies of bats from Africa. *Journal of Zoology*, 222:557–583.
- Happold, D. C. D. y M. Happold. 1996. The social organization and population dynamics of leaf-roosting banana bats, *Pipistrellus nanus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Malawi, east-central Africa. *Mammalia*, 60:517–544.
- Heideman, P. D. 2000. Environmental regulation of reproduction. Pp. 469–499, en: *Reproductive Biology of Bats* (E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, London. 510 pp.
- Heideman, P. D. y R. C. B. Uzzurum. 2003. Seasonality and synchrony of reproduction in three species of nectarivorous Philippines bats. *BMC Ecology*, 3:1–14.
- Hernández, A. A. 2000. Análisis de la riqueza estacional y altitudinal de murciélagos (Chiroptera: Mammalia) en la Sierra de San Juan, Nayarit. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., 59 pp.
- Hill, J. E. y J. D. Smith. 1984. *Bats: A natural history*. University of Texas Press, Austin. 243 pp.
- Hoyle, S. D., A. R. Pople y G. J. Toop. 2001. Mark-recapture may reveal more about ecology than about population trends: Demography of a threatened ghost bat (*Macroderma gigas*) population. *Austral Ecology*, 26:80–92.
- Hoyt, R. A. y R. J. Cope. 1980. *Natalus major*. *Mammalian Species*, 130:1–3.
- Humphrey, S. R. 1975. Nursery roosts and community diversity of Nearctic bats. *Journal of Mammalogy*, 56:321–346.
- Humphrey, S. R. y J. B. Cope. 1976. Population ecology of the little brown bat, *Myotis lucifugus*, in Indiana and North-Central Kentucky. *The American Society of Mammalogist. Special Publications*, No. 4. 81 pp.

- Humphrey, S. R., A. R. Richter y J. B. Cope. 1977. Summer habitat and ecology of the endangered Indiana bat, *Myotis sodalis*. *Journal of Mammalogy*, 58:334–346.
- INEGI. 2009. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México. www.inegi.gob.mx (Consultada 10/03/2009).
- IUCN. 2012. *Natalus mexicanus*. Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>.
- 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 non-hibernating bat. *Journal of Reproduction and Fertility*, 56:369–378.
- Jones, J. K. Jr., J. R. Choate y A. Cadena. 1972. Mammals from the Mexican state of Sinaloa. II. Chiroptera. *Occasional Papers of Museum of Natural History, University of Kansas*, 6:1–29.
- Jones, J. K. Jr., J. D. Smith y T. Álvarez. 1965. Notes on bats from the Cape Region of Baja California. *Transactions of San Diego Society of Natural History*, 14:53–56.
- Kalko, E. K. V. y C. O. Handley, Jr. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology*, 153:319–333.
- Kerridge, D. C. y R. J. Baker. 1978. *Natalus micropus*. *Mammalian Species*, 114:1–3.
- Kerth, G., K. Weissmann y B. König. 2001. Day roost selection in female Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia*, 126:1–9.
- Korine, C., J. Speakman y Z. Arad. 2004. Reproductive energetics of captive and free-ranging Egyptian fruit bats (*Rousettus aegyptiacus*). *Ecology*, 85:220–230.

- Koskela, E., P. Jonsson, T. Hartikainen y T. Mappes. 1998. Limitation of reproductive success by food availability and litter size in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. *Proceedings of the Royal Society, London B*, 265:1129–1134.
- Krebs, Ch. J. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd edition. Benjamin Cummings, Menlo Park, California. 620 pp.
- Krebs, Ch. J. 2001. *Ecology: The experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 5th edition. Benjamin Cummings, Menlo Park, California. 801 pp.
- Krebs, J. R. y N. B. Davies. 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology*. 3th edition. Blackwell Scientific, Oxford. 432 pp.
- Krutzsch, P. H. 1979. Male reproductive patterns in nonhibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility*, 56:333–344.
- Krutzsch, P. H. 2000. Anatomy, physiology and cyclicity of the male reproductive tract. Pp. 91–155, en: *Reproductive Biology of Bats* (E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, London. 510 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. 2003. Censusing Bats: Challenges, solutions, and sampling biases. Pp. 9–20, en: *Monitoring Trends in Bat Populations of the United States and Territories Problems and Prospects* (T. J. O’Shea y M. A. Bogan, eds.). U. S. Department of the Interior. 274 pp.
- Kunz, T. H., E. Braun de Torrez, D. Bauer, T. Lobova y T. H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223:1–38.
- Kunz, T. H. y W. R. Hood. 2000. Parental care and postnatal growth in the Chiroptera. Pp. 415–468, en: *Reproductive Biology of Bats* (E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, London. 510 pp.

- Kunz, T. H. y S. K. Robson. 1995. Postnatal growth and development of the Mexican free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*: birth size, growth rates and age estimation. *Journal of Mammalogy*, 76:769–783.
- Kurta, A., T. H. Kunz y K. A. Nagy. 1990. Energetics and water flux of free-ranging big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during pregnancy and lactation. *Journal of Mammalogy*, 71:59–65.
- Law, B. S. 1994. *Banksia* nectar and pollen: dietary items affecting the abundance of the common blossom bat, *Syconycteris australis*, in southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology*, 19:425–434.
- Law, B. S. 1996. Residency and site fidelity of marked populations of the common blossom bat *Syconycteris australis* in relation to the availability of *Banksia* inflorescences in New South Wales, Australia. *Oikos*, 77:447–458.
- Law, B. S. y M. Chidel. 2007. A bats under a hot tin roof: comparing the microclimate of eastern cave bat (*Vespadelus troughtoni*) roosts in a shed and cave overhangs *Australian Journal of Zoology*, 55:49–55.
- Lewis, S. E. 1995. Roost fidelity of bats: A review. *Journal of Mammalogy*, 76:481–496.
- Lima, M., R. Julliard, N. C. Stenseth y F. M. Jaksic. 2001. Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *Journal of Animal Ecology*, 70:761–775.
- Lindenfors, P., J. L. Gittleman y K. E. Jones. 2007. Sexual size dimorphism in mammals. Pp. 19–26, en: *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism* (D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn y T. Szekely, eds.). Oxford University Press, Oxford. 280 pp.
- López-Forment, W. 1981. Algunos aspectos ecológicos del murciélago *Balantiopteryx plicata plicata* Peters, 1867 (Chiroptera: Emballonuridae) en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 50:673–699.

- López-Wilchis, R., L. M. Guevara-Chumacero, N. P. Ángeles, J. Juste, C. Ibáñez y I. D. L. A. Barriga-Sosa. 2012. Taxonomic status assessment of the Mexican populations of funnel-eared bats, genus *Natalus* (Chiroptera: Natalidae). *Acta Chiropterologica*, 14:305–316.
- López-Wilchis, R. y J. W. Torres-Flores. 2005. Especies de murciélagos presentes en la cueva “El Salitre”, Colima, México. *Vertebrata Mexicana*, 17:7–12.
- Lubin, Y. D. 1978. Seasonal abundance and diversity of web building spiders in relation to habitat structure on Barro-Colorado Island Panama. *Journal of Arachnology*, 6:31–52.
- Mancina, C. 2008. Effect of moonlight on nocturnal activity of two Cuban nectarivores: the Greater Antillean Long-tongued Bat (*Monophyllus redmani*) and Poey's Flower Bat (*Phyllonycteris poeyi*). *Bat Research News*, 49:71–74.
- Martínez-Coronel, M., M. G. Pérez y J. P. Albores. 1996. Los murciélagos de la cueva “Los Laguitos” su importancia biológica y social. *Investigación, Ciencias y Artes en Chiapas*, 1:10–18.
- Martino, A., J. Aranguren y A. Arends. 1997. Los quirópteros asociados a la Cueva de Piedra Honda (Península de Paraguaná, Venezuela): su importancia como reserva biológica. *Acta Científica Venezolana*, 48:182–187.
- McNab, B. K. 1969. The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 31:227–268.
- 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.
- McWilliam, A. N. 1987. The reproductive and social biology of *Coleura afra* in a seasonal environment. Pp. 324–350, en: *Recent Advances in the Study of Bats* (M. Fenton, P. Racey y M. V. Rayner, eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 482 pp.

- Medway, L. 1972. Reproductive cycles of the flat-headed bats, *Tylonycteris pachypus* and *T. robustula* (Chiroptera, Vespertilionidae) in a humid equatorial environment. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 51:33–62.
- Meenakumari, K. J. y A. Krishna. 2005. Delayed embryonic development in the Indian short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*. *Zoology (Jena)*, 108:131–140.
- Mickleburgh, S. P., A. M. Hutson y P. A. Racey. 2002. A review of the global conservation status of bats. *Oryx*, 36:18–34.
- Miller, G. S. 1902. Twenty new American bats. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 54:389–412.
- Mitchell, G. C. 1965. A natural history study of the funnel-eared bat, *Natalus stramineus*. M. Sc. thesis, University of Arizona, Tucson. 54 pp.
- Mitchell, G. C. 1967. Population study of the funnel-eared bat (*Natalus stramineus*) in Sonora. *Southwestern Naturalist*, 12:172–175.
- Molles, M. C. 2005. *Ecology: Concepts and Applications*. McGraw-Hill, Boston. 410 pp.
- Moreno-Valdez, A. 1996. *Murciélagos de Nuevo León: nuestros invaluable aliados*. Impresora Monterrey, Monterrey, México. 95 pp.
- Moreno-Valdez, A., R. L. Honeycutt y W. E. Grant. 2004. Colony dynamics of *Leptonycteris nivalis* (mexican long-nosed bat) related to flowering *Agave* in Northern Mexico. *Journal of Mammalogy*, 85:453–459.
- Morgan, G. S. y N. J. Czaplewski. 2003. A new bat (Chiroptera: Natalidae) from the early Miocene of Florida, with comments on natalid phylogeny. *Journal of Mammalogy*, 84:729–752.
- Morris, D. W. 1984. Patterns and scale of habitat use in two temperate-zone of small mammal faunas. *Canadian Journal of Zoology*, 62:1540–1547.

- Morris, D. W. 1996. Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology*, 77:2352–2364.
- Murali, K. S. y R. Sukumar. 1993. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia*, 94:114–119.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 17:67–88.
- Myers, P. 1978. Sexual dimorphism in size of vespertilionid bats. *American Naturalist*, 112:701–711.
- Neal, D. 2004. *Introduction to Population Biology*. Cambridge University Press, Cambridge. 293 pp.
- Neuweiler, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 4:160–166.
- Neuweiler, G. 2000. *The Biology of Bats*. Oxford University Press, New York. 310 pp.
- Nichols, J. D. 1992. Capture-recapture models. *Bioscience*, 42:42–102.
- 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 Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 316:335–427.
- Nowak, R. M. 1999. *Walker's Mammals of the World*. Vol. I. 6th edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 1936 pp.
- O'Connell, M. A. 1989. Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. *Journal of Mammalogy*, 70:532–548.
- O'Farrell, M. J. y B. W. Miller. 1997. A new examination of echolocation calls of some Neotropical bats (Emballonuridae and Mormoopidae). *Journal of Mammalogy*, 87:954–963.

- Orians, G. H. y J. F. Wittenberger. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist*, 137:529–549.
- Orr, R. T. 1970. Development: prenatal and postnatal. Pp. 217–231, en: *Biology of Bats* (W. A. Wimsatt, ed.). Volume 1. Academic Press, New York. 496 pp.
- Porter, T. A. y G. S. Wilkinson. 2001. Birth synchrony in greater spear-nosed bats (*Phyllostomus hastatus*). *Journal of Zoology*, 253:383–390.
- Pyke, G. H., H. R. Pulliman y E. L. Charnov. 1977. Optimal foraging. *The Quarterly Review of Biology*, 52:137–154.
- Quijano, R. H. 2004. Aspectos poblacionales de *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en un ambiente de selva baja caducifolia en el estado de Puebla. Tesis de Licenciatura, F. E. S. Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., 47 pp.
- 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 Institution 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. Krutzsch, eds.). Academic Press, London. 510 pp.
- Racey, P. A. y A. C. Entwistle. 2003. Conservation ecology of bats. Pp. 680–743, en: *Bat Ecology* (T. H. Kunz y M. B. Fenton, eds.). University of Chicago Press, Chicago. 779 pp.
- Racey, P. A. y J. R. Speakman. 1987. The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. *Symposia of the Zoological Society of London*, 57:107–125.
- Racey, P. A. y S. M. Swift. 1981. Variation in gestation length in a colony of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) from year to year. *Journal of Reproduction and Fertility*, 61:123–129.

- Raghuram, H., B. Chattopadhyay, P. Thiruchenthil Nathan y K. Sripathi. 2006. Sex ratio, population structure and roost fidelity in a free-ranging colony of Indian false vampire bat, *Megaderma lyra*. *Current Science*, 91:965–968.
- Ralls, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. *The Quarterly Review of Biology*, 51:245–276.
- Ramos-Pereira, M. J., H. Rebelo, A. Rainho y J. M. Palmeirim. 2002. Prey selection by *Myotis myotis* (Vespertilionidae) in a Mediterranean region. *Acta Chiropterologica*, 4:183–193.
- Ransome, R. D. 1990. *The Natural History of Hibernating Bats*. Christopher Helm, London. 235 pp.
- Ransome, R. D. y T. P. McOwat. 1994. Birth timing and population changes in greater horseshoe bat colonies (*Rhinolophus ferrumequinum*) are synchronized by climatic temperature. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 112:337–351.
- Reid, F. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico*. Oxford University Press, New York. 334 pp.
- Reinert, H. K. 1984. Habitat separation between sympatric snake populations. *Ecology*, 65:478–486.
- Rhodes, M. P. 1995. Wing morphology and flight behavior of the golden-tipped bat, *Phoniscus papuensis* (Dobson) (Chiroptera: Vespertilionidae). *Australian Journal of Zoology*, 43:657–663.
- Rodríguez-Duran, A. y A. R. Lewis. 1987. Patterns of population size diet and activity time for a multispecies assemblage of bats at a cave in Puerto Rico West Indies. *Caribbean Journal of Science*, 23:352–361.
- Rodríguez-Durán, A. y J. A. Soto-Centeno. 2003. Temperature selection by tropical bats roosting in caves. *Journal of Thermal Biology*. 28:465–468.
- Rodríguez-Herrera, B., R. Sánchez y W. Pineda. 2011. First record of *Natalus lanatus* (Chiroptera: Natalidae) in Costa Rica, and current distribution of *Natalus* in the country. *Ecotropica*, 7:113–117.

- Rojas-Martínez, A., A. Valiente-Banuet, M. C. Arizmendi, A. Alcántara-Eguren y H. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist?. *Journal of Biogeography*, 26:1065–1077.
- Rydell, J. 1993. Variation in foraging activity of an aerial insectivorous bat during reproduction. *Journal of Mammalogy*, 74:503–509.
- Rydell, J., H. T. Arita, M. Santos y J. Granados. 2002. Acoustic identification of insectivorous bat (Order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *Journal of Zoology*, 257:27–36.
- Sánchez-Hernández, C., C. B. T. Chávez, A. G. Nuñez, E. C. Ceballos y M. A. H. Gurrola. 1985. Notes on distribution and reproduction of bats from coastal regions of Michoacan, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 66:549–553.
- Sánchez-Hernández, C. y M. de L. Romero-A. 1990. Postnatal growth and longevity in *Natalus stramineus*. *Bat Research News*, 31:93.
- Sánchez-Hernández, C. y M. L. Romero-Almaraz. 1995. Murciélagos de Tabasco y Campeche: una propuesta para su conservación. Cuadernos del Instituto de Biología, No. 24, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., 207 pp.
- Sánchez-Hernández, C., M. L. Romero-Almaraz y M. A. Gurrola-Hidalgo. 2002. *Natalus stramineus saturatus* (Dalquest y Hall, 1949). Pp. 403–405, en: *Historia Natural de Chamela* (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada, eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., 568 pp.
- Santos-Moreno, A., J. L. García-García y A. Rodríguez-Alamilla. 2010. Ecología y reproducción del murciélago *Centurio senex* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81:847–852.
- Sbordoni, V., R. Argano y A. Zullini. 1973. Biological investigations on the caves of Chiapas (México) and adjacent countries: Introduction. *Quaderni Accademia Nazionale dei Lincei*, 171:5–45.

- Schnitzler, H. U. y E. K. V. Kalko. 1998. How echolocating bats search for food. Pp. 183–196, en: *Bat Biology and Conservation* (T. H. Kunz y P. A. Racey, eds). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., 384 pp.
- Schulz, M. 2000. Diet and foraging behavior of the golden-tipped bat, *Kerivoula papuensis*: a spider specialist?. *Journal of Mammalogy*, 81:948–957.
- Sedgeley, J. A. 2001. Quality of cavity microclimate as a factor influencing selection of maternity roosts by a tree-dwelling bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in New Zealand. *Journal of Applied Ecology*, 38:425–438.
- SEMARNAT. 2010. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Norma Oficial Mexicana, NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental—Especies nativas de México de flora y fauna silvestres—Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio—Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, Segunda Sección, jueves 30 de diciembre de 2010:1–77.
- Silva-Taboada, G. 1979. Los murciélagos de Cuba. Academia de Ciencias de Cuba, La Habana. 423 pp.
- Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312–529, en: *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (D. E. Wilson y D. M. Reeder, eds.). 3rd edition, Vol. 1. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 2000 pp.
- Singh, U. P. y V. A. Krishna. 1997. A mini review on the female chiropteran reproduction. *Journal of Endocrinology and Reproduction*, 1:1–19.
- Speakman, J. R. y P. A. Racey. 1987. The energetics of pregnancy and lactation in the brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. Pp. 367–393, en: *Recent Advances in the Study of Bats* (M. B. Fenton, P. A. Racey y J. M. V. Rayner, eds). Cambridge University Press, Cambridge. 350 pp.
- Speakman, J. R. y D. W. Thomas. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. Pp. 430–492, en: *Bat Ecology* (T. H. Kunz y M. B. Fenton eds.). University of Chicago Press, Chicago. 779 pp.

- Stern, A. A. y T. H. Kunz. 1998. Intraspecific variation in postnatal growth in the greater spear-nosed bat. *Journal of Mammalogy*, 79:744–763.
- Stoner, K. E., O. Salazar, A. R. Karla, R. C. Fernández y M. Quesada. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: Implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 12:357–373.
- Stoner, K. E. y R. M. Timm. 2004. Tropical dry-forest mammals of Palo Verde: Ecology and conservation in a changing landscape. Pp. 48–66, en: *Biodiversity Conservation in Costa Rica: Learning the Lessons in a Seasonal Dry Forest* (G. W. Frankie, A. Mata y S. B. Vinson, eds.). University of California Press, Berkeley. 352 pp.
- Stoner, K. E. y R. M. Timm. 2011. Seasonally dry tropical forest mammals: Adaptations and seasonal patterns. Pp. 85–106, en: *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos). Island Press/Center for Resource Economics, Washington, D. C., 392 pp.
- Studier, E. H. 1970. Evaporative water loss in bats. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 35:935–943.
- Swift, S. M. y P. A. Racey. 2002. Gleaning as a foraging strategy in Natterer's bat *Myotis nattereri*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52:408–416.
- Swift, S. M., P. A. Racey y M. I. Avery. 1985. Feeding ecology of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation. II. Diet. *Journal of Animal Ecology*, 54:217–225.
- Tejedor, A. 2005. A new species of funnel-eared bat (Natalidae: *Natalus*) from Mexico. *Journal of Mammalogy*, 86:1109–1120.
- Tejedor, A. 2006. The type locality of *Natalus stramineus* (Chiroptera: Natalidae): implications for the taxonomy and biogeography of the genus *Natalus*. *Acta Chiropterologica*, 8:361–380.

- Tejedor, A. 2011. Systematics of funnel-eared bats (Chiroptera: Natalidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 353:1–140.
- Tejedor, A., G. Silva-Taboada y D. Rodríguez-Hernández. 2004. Discovery of extant *Natalus major* (Chiroptera: Natalidae) in Cuba. *Mammalian Biology*, 69:153–162.
- Thomas, D. W. y R. K. LaVal. 1988. Survey and census methods. Pp. 77–89 en: *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats* (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 533 pp.
- Torres-Flores, J. W. y R. López-Wilchis. 2010. Condiciones microclimáticas, hábitos de percha y especies asociadas a los refugios de *Natalus stramineus* en México. *Acta Zoológica Mexicana*, 26:191–213.
- Torres-Flores, J. W., R. López-Wilchis y A. Soto-Castruita. 2012. Dinámica poblacional, selección de sitios de percha y patrones reproductivos de algunos murciélagos cavernícolas en el oeste de México. *Revista de Biología Tropical*, 60:1369–1389.
- 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.
- Tschpaka, M. 2005. Reproduction of the bat *Glossophaga commissarisi* (Phyllostomidae: Glossophaginae) in the Costa Rican rain forest during frugivorous and nectarivorous periods. *Biotropica*, 37:409–415.

- Tuttle, M. D. 1975. Population ecology of the gray bat (*Myotis grisescens*): factors influencing early growth and development. Occasional Papers of Museum Natural History, University of Kansas, 36:1–24.
- Tuttle, M. D. y D. E. Stevenson. 1981. Variation in the cave environment and its biological implications. Pp. 46–59, en: Cave Gating, a Handbook. (R. Stitt, ed.). 2nd edition. National Speleological Society, Albuquerque. 60 pp.
- 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.
- van der Merwe, M., N. J. van der Merwe y B. L. Penzhorn. 2006. Aspects of reproduction in the seasonally breeding African yellow bat, *Scotophilus dinganii* (A. Smith, 1833). African Zoology, 41:67–74.
- van Schaik, C., J. W. Terborgh y J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. Annual Review of Ecology and Systematics, 24: 353–77.
- Vargas-Contreras, J. A. 1998. Factores microclimáticos y selección del refugio diurno por murciélagos cavernícolas en Gómez Farías, Tamaulipas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., 126 pp.
- Vaughan, T. A., J. M. Ryan y N. J. Czaplewski. 2000. Mammalogy. 4th edition. Saunders College Publishing, Philadelphia. 565 pp.
- Villa-R., B. 1967. Los murciélagos de México: su importancia en la economía y la salubridad, su clasificación sistemática. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., 491 pp.
- Watkins, L. C., J. K. Jones, Jr., y H. H. Genoways. 1972. Bats of Jalisco, México. Special Publications, The Museum Texas Tech University, 1:1–44.

- Webster, F. A. y D. R. Griffin. 1962. The role of the flight membranes in insect capture by bats. *Animal Behaviour*, 10:332–340.
- Whitaker, J. O., Jr., 1988. Food habits analysis of insectivorous bats diet. Pp. 171–189, en: *Ecological and Behavioural Methods for the Study of Bats* (T. H. Kunz, ed.), Smithsonian Institute Press, Washington, D. C., 533 pp.
- Whitaker, J. O., Jr., 1994. 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., y S. L. Gummer. 2000. Population structure and dynamics of big brown bats (*Eptesicus fuscus*) hibernating in buildings in Indiana. *American Midland Naturalist*, 143:389–396.
- Whitaker, J. O. Jr., I. S. Suthakar, G. Marimuthu y T. H. Kunz. 1999. Seasonal variation in the diet of the Indian pygmy bat, *Pipistrellus mimus*, in Southern India. *Journal of Mammalogy*, 80:60–70.
- White, C. G., D. R. Anderson, K. P. Burnham y D. L. Otis. 1982. Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations. Los Alamos National Laboratory, LA-8787-NERP, Los Alamos. 235 pp.
- Wilkinson, G. S. y T. H. Fleming. 1996. Migration routes and evolution of lesser long-nosed bats, *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*, 5:329–339.
- Williams, B. K., J. D. Nichols y M. J. Conroy. 2002. Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego, California. 817 pp.
- Williams-Guillén, K., I. Perfecto y J. Vandermeer. 2008. Bats limit insects in a Neotropical agroforestry system. *Science*, 320:70.

- Wilson, D. E. 1971. Ecology of *Myotis nigricans* (Mammalia: Chiroptera) on Barro Colorado Island, Panamá, Canal Zone. *Journal of Zoology*, 163:1–13.

- Wilson, D. E. 1979. Reproductive pattern. Pp. 317–378, en: *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, Part III.* (R. J. Barker, J. K. Jones Jr. y D. C. Carter, eds.). Special Publications, Museum of Texas Tech University, 16:1–441.

- Wilson, D. E., C. O. Handley Jr. y A. L. Gardner. 1991. Reproduction of Barro Colorado Island. Pp. 43–52, en: *Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, in Barro Colorado Island, Panama.* (C. O. Handley Jr., D. E. Wilson y A. L. Gardner, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., 173 pp.

- Wilson, D. E., R. A. Medellín, D. V. Lanning y H. T. Arita. 1985. Los murciélagos del noreste de México, con una lista de especies. *Acta Zoológica Mexicana*, 8:1–26.

- Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food, and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology*, 47:369–381.

- Woodside, D. P. y K. J. Taylor. 1985. Echolocation calls of fourteen bats from eastern New South Wales. *Australian Mammalogy*, 8:279–297.

- Yapa, W. B., W. D. Ratnasooriya, H. H. Costa y R. Rübsamen. 2005. Inflight and outflight activity patterns of five species of cave dwelling bats in Sri Lanka. *Journal of Science of the University of Kelaniya Sri Lanka*, 2:41–62

- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th edition. Prentice-Hall. Upper Saddle River, New Jersey. 663 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.

ANEXOS

Anexo A. Fechas y horas en las que se llevaron a cabo las capturas de murciélagos en la cueva El Salitre. * Lluvia o llovizna en algún lapso del muestreo, Ø Luna llena.

Fecha de inicio	Hora	No. <i>Natalus</i> capturados	Fecha de inicio	Hora	No. <i>Natalus</i> capturados
14-mayo-05	6:30 p.m.–4:00 a.m.	31	18-jul-06	6:30 p.m.–3:30 a.m.	33
15-mayo-05	6:30 p.m.–2:00 a.m.	21	19-jul-06	6:30 p.m.–3:30 a.m.	57
16-jun-05	6:30 p.m.–4:30 a.m.	55	20-ago-06	6:30 p.m.–3:30 a.m.	50
18-jun-05	6:30 p.m.–4:30 a.m.	71	21-ago-06 *	6:30 p.m.–3:30 a.m.	39
26-jul-05	6:30 p.m.–4:30 a.m.	206	20-sep-06 *	6:30 p.m.–3:30 a.m.	529
27-jul-05	6:30 p.m.–4:30 a.m.	9	21-sep-06 *	6:30 p.m.–3:30 a.m.	115
4-sep-05 *	6:30 p.m.–5:00 a.m.	80	20-oct-06	6:30 p.m.–4:30 a.m.	247
5-sep-05	6:30 p.m.–4:30 a.m.	71	21-oct-06 *	6:30 p.m.–4:30 a.m.	53
15-oct-05 Ø	6:30 p.m.–4:30 a.m.	66	26-nov-06	6:30 p.m.–4:30 a.m.	9
16-oct-05 Ø	6:30 p.m.–4:30 a.m.	64	27-nov-06	6:30 p.m.–4:30 a.m.	6
13-nov-05 Ø	6:30 p.m.–4:30 a.m.	14	27-dic-06	6:30 p.m.–4:30 a.m.	19
14-nov-05 Ø	6:30 p.m.–4:30 a.m.	21	28-dic-06	6:30 p.m.–4:30 a.m.	7
17-dic-05 Ø	6:30 p.m.–4:00 a.m.	32	26-ene-07 *	6:30 p.m.–2:00 a.m.	13
18-dic-05 Ø	6:30 p.m.–4:00 a.m.	43	27-ene-07	6:30 p.m.–4:30 a.m.	8
18-ene-06	6:30 p.m.–4:00 a.m.	16	26-feb-07	6:30 p.m.–4:00 a.m.	8
19-ene-06	6:30 p.m.–4:00 a.m.	98	27-feb-07	6:30 p.m.–4:00 a.m.	11
17-feb-06	6:30 p.m.–4:00 a.m.	168	28-mar-07	6:30 p.m.–4:30 a.m.	18
18-feb-06	6:30 p.m.–4:00 a.m.	308	29-mar-07	6:30 p.m.–4:30 a.m.	23
18-mar-06	6:30 p.m.–4:00 a.m.	172	25-may-07	6:30 p.m.–3:30 a.m.	20
19-mar-06	6:30 p.m.–4:00 a.m.	209	26-may-07	6:30 p.m.–3:30 a.m.	28
17-abril-06	6:30 p.m.–4:30 a.m.	164	28-jun-07 Ø	6:30 p.m.–4:00 a.m.	92
18-abr-06	6:30 p.m.–4:30 a.m.	180	29-jun-07 Ø	6:30 p.m.–4:00 a.m.	46
19-may-06	6:30 p.m.–3:30 a.m.	95	28-jul-07 Ø	6:30 p.m.–3:30 a.m.	63
20-may-06	6:30 p.m.–3:30 a.m.	77	29-jul-07 Ø	6:30 p.m.–4:00 a.m.	14
19-jun-06 *	6:30 p.m.–3:30 a.m.	123			
21-jun-06	6:30 p.m.–3:30 a.m.	123			

Anexo B. Fechas en las que se llevaron a cabo el registro de la temperatura y humedad en las áreas de percha de *Natalus mexicanus* y en el exterior (T-HR), las videograbaciones y toma de fotografías de la salida de los murciélagos (VIDEO), y el muestreo de los artrópodos en el área de estudio (MART).

Fecha	Actividad	Fecha	Actividad
17–19-abril-06	T-HR	27–29-dic-06	T-HR
19-abril-06	VIDEO	29-dic-06	VIDEO
19 y 20-abril-06	MART	29–30-dic-06	MART
19–21-may-06	T-HR	26–28-ene-07	T-HR
21-may-06	VIDEO	28-ene-07	VIDEO
21 y 22-may-06	MART	28–29-ene-07	MART
19–22-jun-06	T-HR	26–28-feb-07	T-HR
22-jun-06	VIDEO	28-feb-07	VIDEO
22 y 23-jun-06	MART	28 feb–1 mar-07	MART
18–20-jul-06	T-HR	28–30-mar-07	T-HR
20-jul-06	VIDEO	30-mar-07	VIDEO
20–21-jul-06	MART	30–31-mar-07	MART
20–22-ago-06	T-HR	25–27-may-07	T-HR
22-ago-06	VIDEO	27-may-07	VIDEO
22 y 23-ago-06	MART	27–28-may-07	MART
20–22-sep-06	T-HR	28–30-jun-07	T-HR
22-sep-06	VIDEO	30-jun-07	VIDEO
22–23-sep-06	MART	30 jun–1 jul-07	MART
20–22-oct-06	T-HR	28–30-jul-07	T-HR
22-oct-06	VIDEO	30-jul-07	VIDEO
22–23-oct-06	MART	30–31-jul-07	MART
26–28-nov-06	T-HR		
28-nov-06	VIDEO		
28–29-nov-06	MART		

Anexo C. Pelaje característico (vista ventral y dorsal) de los juveniles, subadultos y adultos de *Natalus mexicanus* recolectados en la cueva El Salitre.



Juvenil



Subadulto



Adulto (fase amarillenta-parduzca)



Adulto (fase rojiza)

Anexo D. Edad y condición reproductiva de los ejemplares de *Natalus mexicanus* recapturados durante el periodo de estudio. Se indica la edad o la condición reproductiva observada cuando fueron capturados. No.=Número de ejemplar, H=hembra, M=macho, Jv=juvenil, SA=subadulto, A=adulto, Nr=sin indicios de actividad reproductiva, Pre=preñada, La=lactante, Pi=pene erecto, Ing=testículos inguinales, Ab=testículos abdominales.

No.	Anillo	2005										2006										2007
		M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E
1	AB-642, H(A)		Pre					Nr														
2	AB-645, H(A)		Pre														Pre					
3	AB-689, H(A)	Pre										Nr										
4	AB-715, H			SA													A					
5	AB-748, H					Jv						A										
6	AB-751, M(A)					Ab						Ab										
7	AB-759, M					Jv	SA															
8	AB-767, H					Jv											La					
9	AB-773, M					Jv							SA									
10	AB-776, M					Jv			A													
11	AB-794, H					Jv											La					
12	AB-796, M					Jv						SA										
13	AB-814, H					Jv											A					
14	AB-819, M					Jv						SA										
15	AB-831, H						Jv					SA										
16	AB-835, M						Jv															Ing

(Continuación)

No.	Anillo	2005								2006					
		M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J
17	AB-889, M(A)						Ab				Ab				
18	AB-898, M						SA			SA					
19	AB-911, H						SA								Pre
20	AB-938, M(A)								Ing	Ab					
21	AB-944, M(A)								Ab			Ab			
22	AB-951, H								SA	A					
23	AB-954, H(A)								Nr		Nr				
24	AB-973, H(A)								Nr		Nr				
25	AB-979, M(A)									Ab		Ab			
26	AB-984, M(A)									Ab			Ab		
27	AB-999, M(A)									Ab	Pi				
28	RLW-365, H(A)	Pre	Pre												
29	RLW-369, H(A)	Pre								Nr					
30	RLW-370, M(A)	Ab									Ab				
31	RL-08, M(A)										Ab			Ab	
32	RL-25, M(A)										Ab		Ab		
33	RL-40, M(A)										Ab		Ab		

(Continuación)

No.	Anillo	2006											2007						
		F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J
34	RL-43, M(A)	Pi												Pi					
35	RL-45, M(A)	Pi												Pi					
36	RL-48, M(A)	Pi											Ab						
37	RL-49, M	SA		A															
38	RL-68, H(A)	Nr	Nr																
39	RL-109, H(A)		Nr	Nr															
40	RL-177, M(A)		Ab	Ab															
41	RL-178, M(A)		Ab	Ab															
42	RL-183, H(A)		Nr	Nr															
43	RL-226, H(A)			Nr	Pre														
44	RL-297, H			SA	SA														
45	RL-298, H(A)			Nr	Nr														
46	RL-319, H(A)			Nr	Pre														
47	RL-320, H(A)			Nr	Pre														
48	RL-582, H(A)							La	La										
49	RL-713, M									Jv			SA						
50	RL-738, M									Jv									A
51	RL-846, M(A)													Pi	Pi				
52	RL-913, H(A)																	Pre	Lac

Anexo E. Órdenes y número de artrópodos recolectados durante julio 2006-julio 2007 en el área de estudio. NI=órdenes no identificados.

Orden	2006						2007						Total
	J	A	S	O	N	D	E	F	M	M	J	J	
Diptera	74	172	1489	823	267	59	49	127	146	25	316	288	3835
Aranea	203	252	136	168	302	335	325	228	211	203	170	177	2710
Coleoptera	210	286	125	140	72	75	42	34	91	343	325	250	1993
Homoptera	68	154	379	178	73	32	29	6	14	17	49	145	1144
Hymenoptera	66	110	148	89	57	70	35	30	30	43	83	99	860
Hemiptera	112	174	32	93	68	34	15	34	24	30	57	174	847
Lepidoptera	46	89	256	82	63	25	26	32	22	12	96	36	785
Orthoptera	54	89	16	25	2	63	40	17	23	7	32	117	485
Blattaria	5	3	1	3	17	12	3		8	6	3	14	75
Trichoptera	15	4		6							4	30	59
Isoptera	9	2							2		6	16	35
Psocoptera	6	3	1	1							2	16	29
Ephemeroptera	7	2									3	16	28
Mantodea	5					6			4		1	8	24
Phasmida	8	2									2	12	24
Neuroptera	1		4			2					2	7	16
Odonata	2						2		1		2	5	12
NI				2	5	6		4	7		2	3	29

CONDICIONES MICROCLIMÁTICAS, HÁBITOS DE PERCHA Y ESPECIES ASOCIADAS A LOS REFUGIOS DE *NATALUS STRAMINEUS* EN MÉXICO

José Williams TORRES-FLORES y Ricardo LÓPEZ-WILCHIS

Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Apdo. Postal 55-535,
CP 09340, D.F. MÉXICO. E-mail: bravadotf@yahoo.com.mx, rlw@xanum.uam.mx

Torres-Flores, J.W. & R. López-Wilchis. 2010. Condiciones microclimáticas, hábitos de percha y especies asociadas a los refugios de *Natalus stramineus* en México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 26(1): 191-213.

RESUMEN. *Natalus stramineus* es un murciélago cavernícola ampliamente extendido en México del que poco se sabe sobre su historia natural. En el presente trabajo, se reportan los refugios y las especies asociadas a este murciélago en México. Además se reporta la variación mensual de la temperatura ambiente y humedad relativa en una cueva donde se alberga, localizada en Colima, México, donde también se observaron sus hábitos de percha. Este murciélago ha sido encontrado en 108 refugios que en su gran mayoría son cuevas y minas, los cuales se localizaron en un amplio intervalo de altitud, tipos de vegetación y climas; sin embargo, la mayoría se encuentran a alturas menores a los 400 msnm, en selva baja caducifolia y con clima cálido-subhúmedo. En algunos sitios donde se había reportado su presencia no pudo ser encontrado durante los muestreos realizados. En la cueva El Salitre, la temperatura y humedad en sus sitios de percha permanecieron estables a lo largo del año. La primera variable osciló de 25.8 a 26.9°C y la segunda de 92.1 a 100%. Los individuos usualmente se cuelgan en las partes bajas de las paredes y en techos inclinados, utilizando también cavidades de disolución y ocasionalmente grietas. Perchan individualmente sin estar en contacto directo uno con otro, manteniendo una distancia de 5-50 cm. Se registraron 45 especies de murciélagos asociadas a *N. stramineus*, pero con mayor frecuencia a *Pteronotus parnellii*, *Mormoops megalophylla*, *Glossophaga soricina* y *Desmodus rotundus*. *N. stramineus* prefiere ocupar secciones cálidas y muy húmedas de los refugios, siendo estas condiciones ideales para conservar el calor corporal y mantener en buen estado sus alas. Su gran tendencia a asociarse con mormópidos y algunos filostómidos se explica, en parte, por requerir condiciones microclimáticas similares en sus refugios, así como por los beneficios termoregulatorios que tiene el agrupamiento en colonias. Este murciélago depende mucho de cuevas de calor para su supervivencia y ocupa de manera oportunista minas con características microclimáticas similares.

Palabras clave: *Natalus stramineus*, condiciones microclimáticas, hábitos de percha, México.

Torres-Flores, J.W. & R. López-Wilchis. 2010. Microclimatic conditions, roosting habits, and associated species to refuges of *Natalus stramineus* in Mexico. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 26(1): 191-213.

ABSTRACT. *Natalus stramineus* is a cave-dwelling bat broadly spread in Mexico but with scarce information about its natural history. In this work, we reported the associated bat species and roosting sites of *N. stramineus* in Mexico. Also we observed roosting habits and recorded monthly air

Recibido: 16/06/2009; aceptado: 10/02/2010.

temperature and relative humidity throughout one year in a roost of this bat, located in the state of Colima, Mexico. It has been found in 108 roosting sites most of which are caves and mines. These roosts were located in a wide range of elevations, vegetation and climates, however most were located below 400 m asl, in tropical deciduous forest and hot-subhumid conditions. We were unable to find this species in some previously recorded caves. In El Salitre Cave, temperature and relative humidity in their roosting sites were stable throughout the year. The former variable fluctuates from 25.8 to 26.9°C and the latter variable from 92.1 to 100%. Individuals of *N. stramineus* usually hang in the lower parts of walls and rocky ceilings, occupying cavities and crevices occasionally. They hang individually without contact to each other, keeping a distance of 5-50 cm between themselves. Forty-five bat species have been found associated with this natalid, but more frequently *Pteronotus parnellii*, *Mormoops megalophylla*, *Glossophaga soricina* y *Desmodus rotundus*. This bat prefers to occupy warm and humid parts of the roosts, because these conditions are ideal to conserve the body heat and to maintain their wings in good conditions. Its great tendency to be associated with mormopids and some phyllostomids is explained partly by their similar microclimatic requirements in their refuges, as well as by the thermal benefits associated with clustering in colonies. *N. stramineus* depends heavily on hot caves for their survivorship and occupies mines with similar microclimatic conditions in an opportunistic way.

Key words: *Natalus stramineus*, roosts, microclimatic conditions, roosting habits, Mexico.

INTRODUCCIÓN

Natalus stramineus Gray, 1838, es un murciélago perteneciente a la familia Natalidae, cuyos miembros son insectívoros de tamaño pequeño (5-8 g) restringidos exclusivamente a la región Neotropical (Dalquest 1950; Emmons 1997; Goodwin 1959; Simmons 2005; Tejedor *et al.* 2005). Esta especie se distribuye desde el norte de México hasta al este de Paraguay y Bolivia, ocupando además parte de las Antillas (Reid 1997; Simmons 2005; Taddei & Uieda 2001). Es un murciélago gregario que utiliza generalmente cuevas como refugios diurnos, tendiendo a ocuparlos junto con otras especies de quirópteros (Arita 1993; Taddei & Uieda 2001). Al igual que otros natálidos, depende fuertemente de la presencia de estos sitios para garantizar su supervivencia, determinando en gran parte, su distribución y abundancia (Emmons 1997).

A pesar de estar ampliamente distribuido y de ser conocido desde hace tiempo, poco se sabe sobre su historia natural. Solo se tienen datos básicamente anecdóticos sobre algunos aspectos reproductivos (Krutzch 2000; Sánchez-Hernández *et al.* 2002), fisiológicos (Ávila-Flores & Medellín 2004) y poblacionales (Mitchell 1967), así como de su morfología alar (Jennings *et al.* 2004; Norberg & Rayner 1987), velocidad de vuelo (Akins *et al.* 2007) y sonidos de ecolocación (Jennings *et al.* 2004; Rydell *et al.* 2002).

Para nuestro país contamos con una gran cantidad de registros que documentan su presencia, aunque la mayoría de ellos tiene más de 30 años de antigüedad (López-Wilchis 2003). Poco sabemos sobre si esas poblaciones continúan hasta la actualidad y menos aun de las características de los refugios, de su entorno circundante y de los requerimientos microclimáticos de esta especie para permanecer en los mismos.

Por otra parte, la selección de los sitios de percha así como de condiciones microclimáticas adecuadas es de vital importancia entre los murciélagos, ya que pasan la mayor parte del día descansando en sus refugios diurnos (Kunz 1982). El conocimiento de las características microclimáticas en dichos sitios, tales como la temperatura ambiente y humedad relativa, es relevante ya que estos factores abióticos influyen de forma importante en la selección de los refugios pues afectan las tasas metabólicas, la termorregulación e influyen en el desarrollo de los embriones y crías (Speakman & Thomas 2003; Tuttle & Stevenson 1982). Su importancia se ha manifestado en varias especies de murciélagos que muestran preferencias por temperaturas y/o humedades específicas en sus sitios de descanso (e.g. Baudinette *et al.* 2000; Kerth *et al.* 2001; Rodríguez-Durán & Soto-Centeno 2003).

En sitios relativamente amplios y estructuralmente complejos, como cuevas y minas, suelen encontrarse varias especies de murciélagos coexistiendo ya sea de manera temporal o permanente, formando a menudo colonias muy numerosas en su interior sobre todo en zonas tropicales (Arita 1993; Graham 1988; Rodríguez-Durán 1998). En México hay un gran número de cuevas y minas, muchas de las cuales sirven como refugio principal o alternativo para casi la mitad de las especies de murciélagos que se encuentran en nuestro país (Arita 1993). No obstante, en muchos de estos lugares aun no se ha registrado la quiropterofauna que albergan, ni sus parámetros microambientales y tampoco sus variaciones poblacionales a largo plazo.

Los objetivos del presente trabajo fueron: 1) caracterizar los refugios utilizados por *N. stramineus* a lo largo de su distribución en nuestro país, así como el tipo de clima y vegetación circundante; 2) confirmar su presencia en sitios reportados previamente con más de 30 años de antigüedad y considerados como importantes por su posición geográfica y/o por el número de organismos reportados; 3) determinar las condiciones microclimáticas en los sitios de descanso de *N. stramineus* en una cueva del oeste de México; 4) describir sus hábitos de percha y 5) documentar las especies asociadas a este murciélago en México.

MATERIAL Y MÉTODOS

La caracterización de los refugios se realizó mediante una exhaustiva búsqueda bibliográfica, con la consulta de bases de datos (CNMA 2007; López-Wilchis 2003) y mediante la toma de los parámetros *in situ* en varios refugios localizados a lo largo de su distribución. Algunos registros bibliográficos fueron georreferenciados con la ayuda del programa Google Earth 2008 (ver. 4.3.7284.3916). El tipo de clima existente en la zona circundante a cada refugio se determinó consultando las Cartas Climatológicas escala 1:1,000,000 y la vegetación circundante mediante las Cartas de Vegetación y Uso del Suelo escala 1:250,000 de cada entidad federativa (INEGI 2009).

Para confirmar su presencia en refugios considerados como relevantes por su posición geográfica y/o por el número de organismos que estaban presentes, con base en la información recabada se escogieron 15 sitios con más de 30 años de haber sido reportados para ser visitados por nosotros (Apéndice 1). Los muestreos se llevaron a cabo en diferentes meses y años: marzo del 2004, febrero del 2005, agosto del 2007, marzo-abril del 2008 y marzo-abril del 2009. En la medida de lo posible, en estas visitas se realizaron incursiones en los refugios para estimar visualmente el número de organismos presentes; cuando no fue posible hacerlo, la estimación se hizo mediante la captura de organismos utilizando redes entomológicas, redes de niebla y trampas de arpa según fuera el caso. Las coordenadas y altura de cada sitio fueron registradas utilizando un GPS Garmin map-60CSx.

Por ser un refugio estructuralmente complejo y por facilidades logísticas, se escogió la cueva El Salitre, localizada en el estado de Colima (Fig. 1, Apéndice 1) para estudiar tanto las condiciones microclimáticas que requiere esta especie como sus hábitos de percha. La cueva tiene dos entradas, ambas menores a los 2 m de altura y ancho. El clima en la zona es cálido-subhúmedo, con un promedio anual de precipitación de 738 mm y promedio anual de temperatura mayor a los 25°C (Estación Climatológica Los Ortices, Colima, Servicio Meteorológico Nacional). La temporada de lluvias abarca el periodo junio-septiembre y la temporada de secas comprende octubre-mayo. En mayo y junio del 2005, se realizaron exploraciones en la cueva para elaborar el mapa topográfico, ubicar las colonias de *N. stramineus* y de las especies asociadas, y definir los sitios para la toma de los parámetros ambientales. Las dimensiones se estimaron usando una cinta métrica, mientras que la orientación y pendiente fueron determinadas con una brújula Brunton 5006 LMS. De abril de 2006 a marzo de 2007 se registró mensualmente la temperatura ambiente y humedad relativa con un data logger Hobo H8 Pro Series (Onset Computer Corp.) colocado en un pasaje de la cueva donde se albergan cientos de individuos de *N. stramineus*. Ambas variables fueron registradas de manera automática cada 5 minutos durante dos días continuos en cada muestreo mensual. Asimismo, con otro data logger colocado 10 metros afuera de la entrada se registraron la temperatura ambiente y humedad relativa cada 3 minutos durante dos noches continuas. Para determinar si existían diferencias en la temperatura y humedad en los sitios de percha tanto entre meses como entre temporadas, se efectuaron las pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y U de Mann-Whitney respectivamente, determinando la significancia estadística a 0.05. El análisis se llevo a cabo utilizando el programa Stata versión 8.0 (Stata Corp. 2003). Los hábitos de percha fueron observados y registrados visualmente en un área específica de la cueva, completando con otras observaciones realizadas durante las incursiones a otros refugios.

Las especies asociadas a este murciélago fueron reconocidas con base en los registros obtenidos directamente por nosotros y mediante la literatura consultada. Para la determinación *in situ* se siguieron las claves de Medellín *et al.* (1997), siguiendo a Ramírez-Pulido *et al.* (2005) para su nomenclatura (excepto *Leptonycteris yerbabuenae*).

Como es probable que en reportes previos en algunas localidades los individuos referidos como *N. stramineus* hayan correspondido a *N. lanatus*, especie recientemente descrita en México (Tejedor 2005) y debido a la imposibilidad de precisar su identidad taxonómica, toda la información recabada para este estudio fue incluida en el análisis como perteneciente a *N. stramineus*. Asimismo, aunque se ha propuesto la denominación de *N. mexicanus* para las poblaciones de *N. stramineus* con distribución en nuestro país (Tejedor 2006), se requiere de más evidencias al respecto, por lo que en este trabajo mantenemos el nombre específico de *stramineus* en tanto no se clarifiquen estos aspectos.

RESULTADOS

Caracterización de los refugios. Después de depurar los datos bibliográficos y mediante el trabajo de campo realizado por nosotros, logramos integrar un total de 310 registros de ocurrencia para *N. stramineus* en nuestro país, de los cuales 108 hacen mención a sus refugios (Apéndice 1). Para la toma de diversos parámetros que nos permitieron caracterizar sus refugios visitamos 36 sitios, entre los que se incluyen 12 que no habían sido reportados previamente (Fig. 1). Muchos de estos sitios se encuentran en los estados del sur y norte del país, siendo Yucatán y Tamaulipas respectivamente donde más se han registrado. Por otro lado, la mayoría de las minas donde se ha encontrado se localizan en los estados de Baja California Sur, Sonora, Sinaloa y Chihuahua.

La gran mayoría de los refugios que utiliza esta especie corresponden a cuevas (70%), ocupando con menor frecuencia las minas (23%) y ocasionalmente otro tipo de estructuras como túneles (6%) o alcantarillas (1%). En términos generales, estos sitios se encuentran localizados cerca de ríos y arroyos o presentan cuerpos de agua en su interior, no obstante algunos se localizaron en zonas semidesérticas (*e.g.* Mina Estrella Polar, en Baja California Sur).

En general, las cuevas utilizadas son estructuralmente muy complejas, presentando una o varias entradas, con varias cámaras y pasajes de dimensiones muy variables, con paredes rugosas, grietas y oquedades; con zonas donde hay una amplia circulación del viento y otras donde no circula el aire y generalmente saturadas de amoníaco. La mayoría están constituidas por formaciones calizas, pero también hay algunas formadas por estratos metamórficos y basálticos. Su longitud es muy variable, desde algunos metros (Colotlán, Michoacán), hasta algunas con varios kilómetros o cuya longitud total aún no ha sido determinada (San Sebastián de las

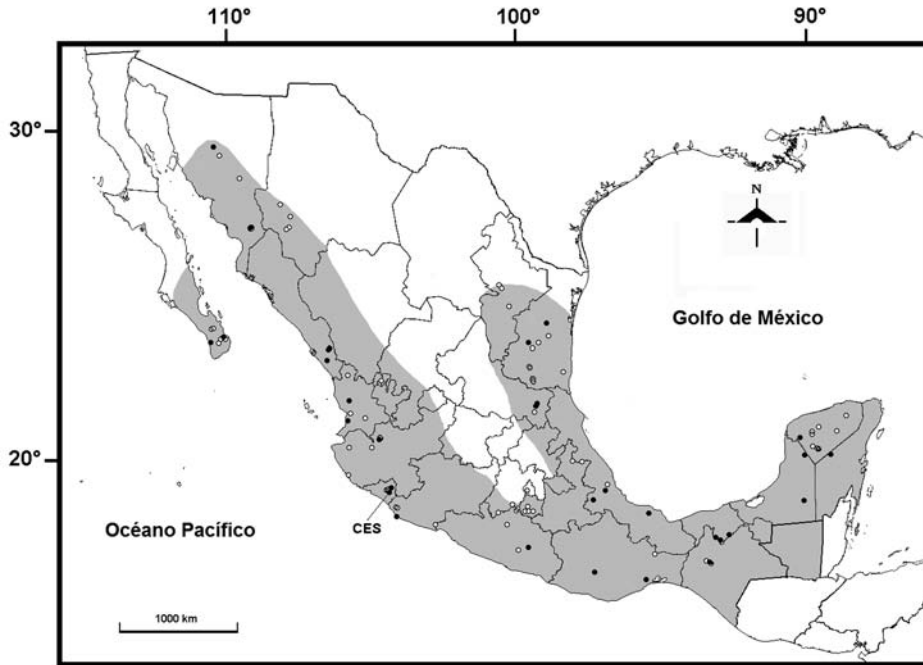


Figura 1. Refugios de *N. stramineus* muestreados en nuestro estudio (•) y reportados en la bibliografía (°). El área sombreada representa su distribución geográfica en México (modificada de Medellín *et al.* 1997). CES = Cueva “El Salitre”, Colima.

Grutas, Oaxaca). Los túneles corresponden a estructuras de concreto o ladrillo, de algunos metros de ancho y altura, excepcionalmente con más de 200 m de longitud; sus paredes son muy húmedas y tienen agua en el piso.

Durante nuestros recorridos encontramos sitios desde nivel del mar (Colotlán, Michoacán) hasta los 1709 msnm (San Sebastián de las Grutas, Oaxaca). Más de la mitad de los refugios (54%) se ubican a menos de 400 m, un 22% se localizan entre los 400 y 800, un 13% entre los 801 y los 1200 y 11% están por arriba de los 1200 msnm. La vegetación circundante a estos sitios es variada (Fig. 2), teniendo claramente las selvas caducifolias el mayor porcentaje de ocurrencia (68%), seguida de matorral subtropical o xerófito (12%), selvas altas perennifolias (12%) y bosques de pino-encino o mesófilos (8%). El clima imperante en la zona donde se localizó cada refugio también es variable, desde los secos-muy cálidos hasta los semifríos-subhúmedos, aunque la mayoría corresponden a los cálidos-subhúmedos o subcálidos-subhúmedos (en 66% de los sitios).

Los individuos siempre se encontraron en las partes profundas, más oscuras y generalmente más húmedas de las cuevas y minas. En nuestras incursiones

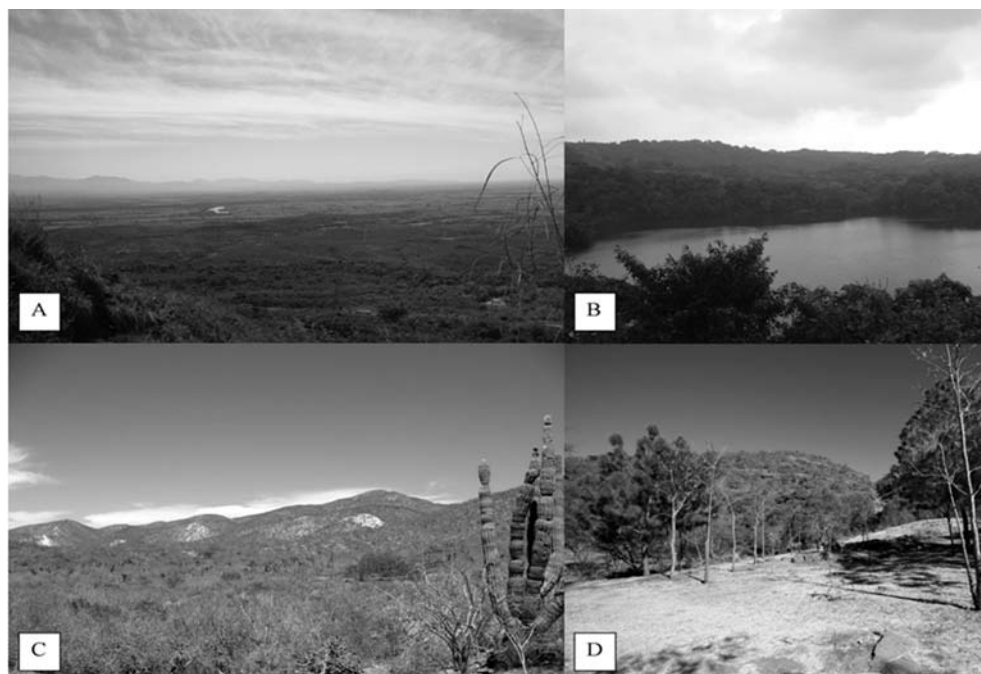


Figura 2. Fotografías de la vegetación circundante en algunos refugios de *N. stramineus* visitados en nuestro estudio. (A) Cueva en “Cerro de Las Viejas”, Santiago Ixcuintla, Nayarit; (B) Cueva “El Socavón”, San Andrés Tuxtla, Veracruz; (C) Mina “Estrella Polar”, Pescadero, Baja California Sur y; (D) Cueva en San Sebastián de las Grutas, Oaxaca.

registramos que la humedad relativa siempre fue superior al 70% y con temperatura ambiente entre los 25 y 30°C. Solamente en “Arroyo del Bellaco” y en “Los Laguitos” registramos temperaturas muy cálidas (32.5 y 34.5°C respectivamente), mientras que en “El Amparo” y “San Sebastián de las Grutas” registramos temperaturas templadas (20 y 21°C respectivamente).

Número de individuos y permanencia en los refugios. El número de organismos presentes en los refugios varió ampliamente, desde lugares en los que no estaban presentes pero en los cuales se había reportado previamente su presencia, hasta grandes colonias formadas por más de 5,000 individuos. La mayoría de las colonias observadas por nosotros tenían menos de 100 ó 200 individuos, 7 estaban cercanas a los 500 y solamente 3 presentaron más de 1,000 individuos. En la cueva “Río Escondido”, Tamaulipas, el número de individuos presentes fue mayor al reportado en la literatura; en la cueva de Juxtlahuaca, Guerrero, el tamaño poblacional coincidió con los reportes anteriores; pero en el resto de los lugares por lo general el número fue menor al documentado en la literatura, incluso en 10 refugios no se encontraron ejemplares (Apéndice 1).

Condiciones microclimáticas. En la cueva “El Salitre”, Colima, los datos mostraron que la temperatura ambiente y la humedad relativa en los sitios de percha permanecieron relativamente estables a lo largo del año (Fig. 3a). La primera varió entre 25.8 y 26.9°C (n = 6905, \bar{X} = 26.2, d. e. = 0.2), presentando diferencias significativas entre meses (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 6224$, g. l. = 11, $P < 0.001$) y entre temporadas (Mann-Whitney $z = -40.86$, $P < 0.001$) siendo mayor en la de lluvias. La segunda varió entre 92.1 y 100% (n = 6905, \bar{X} = 99.3, d. e. = 1.7) con diferencias significativas entre meses ($\chi^2 = 3484$, g. l. = 11, $P < 0.001$) sobre todo en abril y mayo del 2006, aunque no existieron diferencias entre temporadas ($z = 0.46$, $P = 0.64$). En contraste, la temperatura y humedad externas fueron muy variables en cada mes y a lo largo del año (Fig. 3b). La primera osciló de 13.3 a 31.1°C (n = 4430, \bar{X} = 22.9, d. e. = 2.9) y la segunda de 23.2 a 81.9% (n = 4430, \bar{X} = 40.1, d. e. = 11.5).

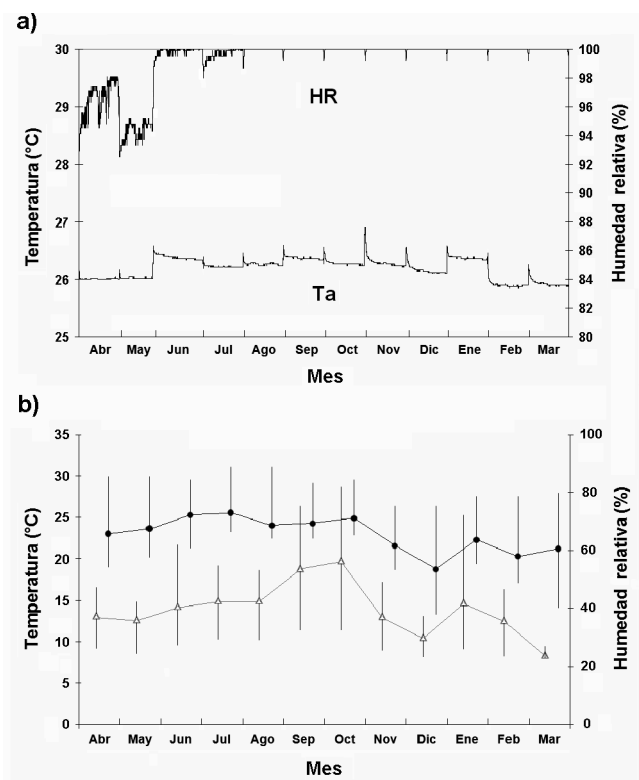


Figura 3. a) Temperatura ambiental (Ta) y humedad relativa (HR) registradas mensualmente en áreas de percha de *N. stramineus* en la cueva El Salitre durante el periodo abril 2006-marzo 2007. b) Promedio, máximo y mínimo de la Ta (●) y HR (△) externas registradas en un área adyacente a la cueva durante el mismo periodo.

Hábitos de percha. En la cueva El Salitre encontramos descansando a *N. stramineus* en las secciones más profundas, siempre a una distancia > 80 m de la entrada y en condiciones de oscuridad total (Fig. 4). Observamos que los individuos usualmente perchan en las partes bajas de las paredes y en techos inclinados (< 4 m de altura), así como en cavidades de disolución y ocasionalmente en grietas. Descansan muy a menudo sin entrar en contacto ventral con el sustrato, sujetándose ya sea con una o con las dos patas. Se cuelgan individualmente sin estar en contacto directo uno con otro, manteniendo una distancia que varía de 5 a 50 cm. En la época de reproducción las hembras forman colonias de maternidad apartadas de los machos, agrupándose en racimos. Estos aspectos conductuales también fueron registrados en todos los refugios visitados.

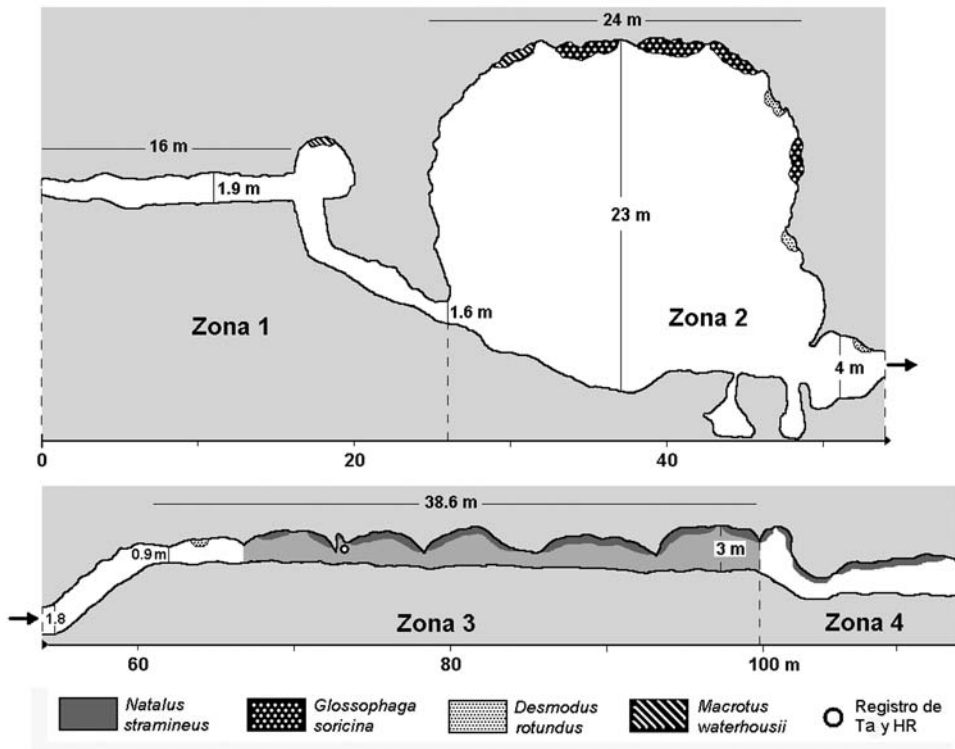


Figura 4. Perfil topográfico y dimensiones de la cueva El Salitre, Colima. El esquema muestra el perfil desde la entrada más chica de la cueva hasta la última sección que pudo ser explorada. La parte sombreada representa las áreas donde se observaron los hábitos de percha de *N. stramineus*.

Especies asociadas. Se han registrado 45 especies de murciélagos asociadas a *N. stramineus* en México: 28 filostómidos, 5 mormópidos, 7 vespertiliónidos, 3 molósidos y 2 embalónuridos (Cuadro 1). Las especies que se encontraron asociadas con mayor frecuencia fueron los mormópidos *Pteronotus parnellii* (en 47% de los sitios), *Mormoops megalophylla* (32%), *P. davyi* (27%) y *P. personatus* (17%); además de los filostómidos *Glossophaga soricina* (37%), *Desmodus rotundus* (34%) y *Artibeus jamaicensis* (19%). Varias especies no cavernícolas (e. g. *Glyphonycteris sylvestris*) se han encontrado ocasionalmente con esta especie. En los muestreos realizados por distintas cuevas del país, registramos asociadas por primera vez a 6 especies (Cuadro 1). En el 25% de los refugios *N. stramineus* se registró solitariamente, en el 38% en asociación con 1-3 especies y en 37% con 4 especies.

Cuadro 1. Especies asociadas y número de sitios registrados en asociación con *N. stramineus* en México. Las especies se enlistan por familia.

Especies	No. sitios	Especies	No. sitios
Phyllostomidae		Mormoopidae	
<i>Anoura geoffroyi</i>	2	<i>Mormoops megalophylla</i>	34
<i>Artibeus hirsutus</i>	4	<i>Pteronotus davyi</i>	29
<i>A. intermedius</i>	3	<i>P. gymnonotus</i> *	2
<i>A. jamaicensis</i>	20	<i>P. parnellii</i>	50
<i>A. lituratus</i>	4	<i>P. personatus</i>	18
<i>Carollia perspicillata</i>	7		
<i>C. sowellii</i> *	1	Vespertilionidae	
<i>C. subrufa</i>	1	<i>Corynorhinus mexicanus</i> *	1
<i>Choeronycteris mexicana</i>	2	<i>Myotis auriculus</i> *	1
<i>Chrotopterus auritus</i>	1	<i>M. keaysi</i>	9
<i>Dermanura azteca</i> *	1	<i>M. nigricans</i>	2
<i>D. phaeotis</i>	1	<i>M. velifer</i>	9
<i>D. tolteca</i>	1	<i>M. yumanensis</i>	1
<i>Desmodus rotundus</i>	36	<i>Parastrellus hesperus</i>	1
<i>Diphylla ecaudata</i>	10		
<i>Glossophaga leachii</i>	6	Molossidae	
<i>G. morenoi</i>	1	<i>Nyctinomops aurispinosus</i>	1
<i>G. soricina</i>	40	<i>N. laticaudatus</i>	1
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	1	<i>Tadarida brasiliensis</i>	6
<i>Leptonycteris nivalis</i>	10		
<i>L. yerbabuena</i>	13	Emballonuridae	
<i>Lonchorhina aurita</i> *	1	<i>Balantiopteryx plicata</i>	10
<i>Macrotus californicus</i>	3	<i>Peropteryx macrotis</i>	6
<i>M. waterhousii</i>	11		
<i>Micronycteris microtis</i>	1		
<i>Mimon bennettii</i>	1		
<i>Sturnira lilium</i>	3		
<i>S. ludovici</i>	1		

* Nuevos registros como especies asociadas.

En la cueva El Salitre, Colima, pudimos observar que varios ejemplares de *N. stramineus* se ven desplazados parcialmente por *M. megalophylla* en ciertos meses del año. En febrero del 2007 observamos que *M. megalophylla* ocupa gran parte de las áreas de percha utilizadas por *N. stramineus*; en marzo observamos también esta coexistencia, aunque el número de individuos de *M. megalophylla* fue mucho menor, al igual que el área que ocupaban. En abril este mormópido ya no se encontró en este pasaje, ni en otras partes de la cueva, ocupándolo exclusivamente *N. stramineus* el resto del año. Por otro lado, también llegamos a observar algunos individuos del vampiro *D. rotundus* ocupando algunas oquedades entre algunos grupos de *N. stramineus*. En ambos casos no vimos que los individuos de estas especies se mezclaran, ni tampoco alguna conducta agresiva entre ellos.

DISCUSIÓN

Natalus stramineus se comporta como una especie oportunista en la selección de los sitios que ocupa como refugios diurnos. A lo largo de su distribución ocupa con mayor frecuencia las cuevas, pero en los estados del noroeste utiliza varias minas abandonadas y en algunas ocasiones construcciones humanas como túneles y alcantarillas. Esto puede deberse a que en el noroeste del país haya tanto una menor cantidad de cuevas como una mayor disponibilidad de minas. Asimismo, sus refugios se localizan preferentemente desde el nivel del mar hasta los 400 msnm, pero los hay a más de 1700 msnm, abarcando varios tipos de vegetación y climas que van desde zonas semidesérticas con matorral xerófito y climas cálidos-secos hasta zonas templadas con bosques de pino-encino y clima templado-subhúmedo (Fig. 2). Estos datos sugieren que este murciélago tiene una amplia plasticidad para adaptarse a diferentes condiciones macroclimáticas. Sin embargo, podemos decir que se encuentra típicamente en refugios ubicados en tierras bajas, con vegetación de selva baja o mediana caducifolia y con clima cálido-subhúmedo o subcálido-subhúmedo.

En nuestras visitas, así como en reportes previos, se observó que *N. stramineus* conforma colonias pequeñas a medianas en tamaño, constituidas por algunas decenas o cientos de individuos y en raras ocasiones por algunos miles. En nuestras incursiones a varias cuevas y minas, no fue posible llegar hasta los lugares precisos donde se alberga este murciélago para hacer una estimación visual del tamaño de sus colonias, aunque nuestras capturas indican que en la mayoría de los casos estaban formadas por cientos de individuos. La colonia más grande que observamos fue localizada en marzo del 2004 en la cueva ubicada en “Rancho Río Escondido”, Tamaulipas, donde existe una colonia de maternidad formada por más de 5,000 individuos. Visitamos la cueva “Los Laguitos” y la mina “Estrella Polar” donde se habían registrado colonias formadas por 10,000 individuos; la primera la recorrimos en su totalidad, pero en ambos casos nuestros registros fueron mucho menores. Además, en varios de los sitios donde se había reportado la presencia de esta especie no se localizaron ejemplares

durante nuestros muestreos, lo que podría deberse a la alteración del sitio y/o a la realización de migraciones temporales. La cueva “Diana Liesa”, Oaxaca, ha sido objeto de una profunda transformación y actualmente es usada como una iglesia y es poco probable que sea usada como refugio diurno; lo mismo puede estar ocurriendo en la cueva “El Socavón”, Veracruz, que es visitada a diario por personas que dejan una gran cantidad de ofrendas y veladoras prendidas en su interior. En el caso de la cueva “El Tigre”, “El Volcán de los Murciélagos” y varios refugios más que prácticamente no han sufrido cambio alguno, lo más probable es que su ausencia se deba a la realización de movimientos. Con base en las observaciones hechas en la cueva “El Salitre”, Colima, pudimos constatar que esta especie no siempre está presente en el refugio a lo largo del año. Las fluctuaciones en su número son estacionales, debido con seguridad a la realización de movimientos locales hacia otras cuevas y/o a una segregación sexual durante la época reproductiva (Torres-Flores 2005). No obstante, con nuestros datos no se puede asegurar con certeza si el tamaño poblacional en sus refugios ha decaído en años recientes.

Los datos obtenidos en la cueva de estudio, así como en otros refugios indican claramente que *N. stramineus* prefiere ocupar aquellas secciones con temperaturas cálidas y humedad muy alta, con poca variación a lo largo del año. Las características físicas de estas secciones explican en parte la estabilidad de ambos parámetros, pues las colonias de esta especie siempre se encontraron en pasajes estrechos y de poca altura, sin flujo de corrientes de aire, funcionando así como “trampas” para el calor generado tanto por la descomposición del guano, como por el metabolismo de los individuos que conforman la colonia. Asimismo, también retienen la humedad generada, en gran parte, por pequeñas filtraciones de agua a través de estas secciones. Las alas de *N. stramineus* son muy anchas, siendo la superficie relativamente grande (Jennings *et al.* 2004; Norberg & Rayner 1987; Torres-Flores 2005). Además la membrana es muy delgada y, al igual que otros natálidos, se deshidrata rápidamente en ambientes secos, volviéndose rígida y quebradiza. Por ende, podría esperarse que este murciélago pierda mucho calor corporal y humedad en sus alas de forma considerable durante sus actividades de forrajeo, sobre todo si tomamos en cuenta que la temperatura y humedad externas son menores a las encontradas en sus sitios de descanso. Estas razones explicarían por qué prefiere lugares calientes y muy húmedos para descansar, ya que estas condiciones son ideales para ahorrar energía y mantener una temperatura corporal óptima, así como para mantener hidratadas sus alas.

En la cueva “El Salitre”, la temperatura y humedad externas registradas durante la noche oscilaron ampliamente y sus valores son, en su gran mayoría, mucho menores a los registrados en las sitios de percha de *N. stramineus*. Aunque en estos sitios se presentaron diferencias en la temperatura y humedad entre meses, estas condiciones fueron relativamente estables a lo largo del año y siempre $> 25^{\circ}\text{C}$ y $> 92\%$ respectivamente, teniendo esta especie una fuerte preferencia por secciones de

la cueva con dichas características microclimáticas. Las diferencias registradas en estas variables entre el ambiente interno y externo también muestran una de las ventajas que poseen las cuevas como refugio para los murciélagos, esto es, ofrecer resguardo ante variaciones ambientales externas y proporcionar condiciones microclimáticas constantes y adecuadas para su supervivencia (Altringham 1996; Kunz 1982).

En México, esta especie se ha encontrado siempre en refugios con humedad alta (> 74%) y, en la gran mayoría de los casos, con temperaturas cálidas (25-36.6°C; e.g. Arita & Vargas 1995; Martínez-Coronel *et al.* 1996; Sánchez-Hernández *et al.* 2002; este estudio). No obstante, en algunos sitios se ha encontrado a temperaturas templadas (< 25°C) incluso hasta los 16.5°C (Ávila-Flores & Medellín 2002, Vargas-Contreras 1998). En nuestros muestreos también encontramos poblaciones viviendo en refugios con temperaturas templadas (“El Amparo” y “San Sebastián de las Grutas”) pero con humedad relativa superior al 80%, ya que en el interior de ambas hay arroyos grandes con agua en circulación. Esto sugiere que *N. stramineus* puede ser tolerante a un rango más amplio de temperatura que de humedad en sus sitios de descanso.

Los datos muestran que *N. stramineus* tiene una gran tendencia a refugiarse con una gran variedad de especies de murciélagos, sobre todo con mormópidos y algunos filostómidos. Los mormópidos son cavernícolas estrictos y forman colonias de varios miles de individuos (Bateman & Vaughan 1974; Bonaccorso *et al.* 1992; Silva-Taboada 1979). Los filostómidos *G. soricina*, *D. rotundus* y *A. jamaicensis* aunque no son cavernícolas estrictos a menudo se refugian en cuevas, donde llegan a elegir secciones calientes, aunque de menor temperatura y humedad que las utilizadas por los mormópidos (Arita & Vargas 1995; Ávila-Flores & Medellín 2004). Por consiguiente, la alta frecuencia de asociación con estos grupos de murciélagos se debe, en parte, a la misma necesidad en cuanto a condiciones microclimáticas similares, esto es, sitios con temperatura y humedad altas. Asimismo los beneficios termoregulatorios que ofrece el agrupamiento en colonias formadas por muchas especies, posiblemente también promueva esta tendencia a asociarse. A excepción de *A. jamaicensis*, las 6 especies que se han encontrado asociadas con mayor frecuencia a *N. stramineus* se refugian en la cueva “El Salitre”, Colima (López-Wilchis & Torres-Flores 2005) aunque se encuentran segregadas espacialmente (Fig. 4). *Mormoops megallophylla*, *Pteronotus davyi*, *P. parnelli* y *P. personatus* utilizan las partes más profundas de la cueva, donde la temperatura es > 27°C y la humedad es del 100%, y donde la gran mayoría de sus colonias se albergan en una gran cámara principal. En tanto, *G. soricina* y *D. rotundus* ocupan las secciones intermedias donde fluyen pequeñas corrientes de aire, con temperaturas < 25.5°C y humedad < 85%. Las diferencias en estas condiciones microclimáticas y probablemente la poca tolerancia interespecífica podrían influir en esta segregación espacial dentro de la cueva.

En términos generales, *N. stramineus* prefiere albergarse en los lugares más profundos de la cueva, colgándose individualmente en paredes y techos inclinados de poca altura, en condiciones de obscuridad total. Estos hábitos de percha también fueron observados en otros refugios que fueron explorados durante nuestros recorridos y coinciden con observaciones realizadas en otras localidades (Arita & Vargas 1995; Hall & Dalquest 1963; Sánchez-Hernández *et al.* 2002; Taddei & Uieda 2001; Trajano & Gimenez 1998). También se han observado algunas colonias perchando en partes altas, por arriba de los 20 m de la superficie (Jones *et al.* 1965). Asimismo, se ha encontrado refugiándose en lugares poco profundos y con buena iluminación (Cueva Colotlán, este estudio; Sánchez-Hernández *et al.* 2002).

Nuestras observaciones indican que este murciélago tiene poca o moderada tolerancia a la presencia humana; en condiciones de obscuridad total o luminosidad tenue los individuos permanecen quietos ante señales de disturbio (voces o pasos), mientras que ante fuentes luminosas directas permanecen alertas, aunque permiten la cercanía por algunos segundos, volando después y albergándose en partes más profundas. Algunos llegamos a verlos ligeramente aletargados, pudiendo aproximarnos a ellos a corta distancia, activándose y emprendiendo el vuelo posteriormente.

La información consignada en el presente estudio puede servir para identificar refugios que requieren ser conservados. Lo anterior es importante ya que como se muestra en los datos recabados, si bien este murciélago es abundante y puede desenvolverse en una gran variedad de hábitats, depende en mucho de la presencia de cuevas o minas con humedad alta y, en general, con temperatura cálida, siendo estas condiciones un requerimiento indispensable para su supervivencia. Además si bien suele formar colonias de cientos o miles de individuos, en varios de sus refugios sus poblaciones han sido afectadas. Esto se constató al visitar algunos lugares donde anteriormente se había documentado y en los que no fueron observados. En otros donde aun permanecen, sufren en la actualidad disturbio constante por las visitas no controladas (e.g. cueva “Los Laguitos”, Chiapas); y en otros que han sido severamente modificados por el turismo, es factible que hayan disminuido sus poblaciones o incluso desaparecido (e.g. Grutas de Cacahuamilpa, Guerrero).

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a Armando Vega por su ayuda durante el trabajo de campo en la cueva de estudio y al comisario Carlos Vega por facilitar nuestra estancia en el poblado Los Ortices, Colima. Al Dr. Miguel León Galván y los biólogos Neófito Ángeles Pérez, Luis Martínez Méndez, Dafne Zárate Martínez e Iliana Pérez Espinoza por su ayuda en el trabajo de campo durante los recorridos a diferentes estados del país. Al Dr. Arnulfo Moreno por su ayuda en el trabajo de campo y las facilidades otorgadas durante los recorridos en el estado de Tamaulipas. Al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales por facilitar algunas de las referencias revisadas en este trabajo. El trabajo de campo fue financiado con apoyos otorgados a RLW por la Universidad Autónoma

Metropolitana y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y por Idea Wild a JWTF. El primer autor está inscrito en el Programa de Doctorado de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana y recibió una beca para estudios de posgrado (No. 172705) por parte del CONACyT.

LITERATURA CITADA

- Akins, J. B., M. L. Kennedy, G. D. Schnell, C. Sánchez-Hernández, M. L. Romero-Almaraz, M. C. Wooten & T. L. Best.** 2007. Flight speeds of three species of Neotropical bats: *Glossophaga soricina*, *Natalus stramineus*, and *Carollia subrufa*. *Acta Chiropterologica*, 9:477-482.
- Altringham, J. D.** 1996. *Bats: biology and behavior*. Oxford University Press, Oxford.
- Arita, H. T.** 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. *Journal of Mammalogy*, 74:693-702.
- Arita, H. T. & J. A. Vargas.** 1995. Natural history, interspecific association, and incidence of cave bats of Yucatan, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 40:29-37.
- Ávila-Flores, R. & R. A. Medellín.** 2004. Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by Mexican bats. *Journal of Mammalogy*, 85:675-687.
- Bateman, G. C. & T. A. Vaughan.** 1974. Nightly activities of mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*, 55:45-65.
- Baudinette, R.V., S. K. Churchill, K. A. Christian, J. E. Nelson & P. J. Hudson.** 2000. Energy, water balance and the roost microenvironment in three Australian cave-dwelling bats (Microchiroptera). *Journal of Comparative Physiology B*, 170:439-446.
- Bonaccorso, F. J., A. Arends, M. Genoud, D. Cantoni & T. Morton.** 1992. Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. *Journal of Mammalogy*, 73:365-378.
- CNMA.** 2007. *Colección Nacional de Mamíferos*. Portal UNIBIO Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. <http://unibio.unam.mx/> (consultada el 10/10/2007).
- Dalquest, W. W.** 1950. The genera of the chiropteran family Natalidae. *Journal of Mammalogy*, 31:436-443.
- Emmons, L. H.** 1997. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. Second edition. University of Chicago Press, Chicago.
- Goodwin, G. G.** 1959. Bats of the subgenus *Natalus*. *American Museum Novitates*, 1977:1-22.
- Graham, G. L.** 1988. Interspecific associations among Peruvian bats at diurnal roost and roost sites. *Journal of Mammalogy*, 69:711-720.
- Hall, E. R. & W. W. Dalquest.** 1963. The mammals of Veracruz. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 14:165-362.
- INEGI.** 2009. *Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática*. México. www.inegi.gob.mx (Consultada 10/03/2009).
- Jennings, N. V., S. Parsons, K. E. Barlow & M. R. Gannon.** 2004. Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. *Acta Chiropterologica*, 6:75-90.
- Jones, J. K. Jr., J. D. Smith & T. Álvarez.** 1965. Notes on bats from the Cape Region of Baja California. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 14:53-56.
- Kerth, G., K. Weissmann & B. König.** 2001. Day roost selection in female Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia*, 126:1-9.
- Krutzch, P. H.** 2000. Anatomy, physiology and cyclicity of the male reproductive tract. Pp. 91-155 In: E. G. Crichton and P. H. Krutzch (Eds.). *Reproductive biology of bats*. Academic Press, London.
- Kunz, T. H.** 1982. Roosting ecology of bats. Pp. 1-55 In: T. H. Kunz (Ed.). *Ecology of bats*. Plenum Press, New York.

- López-Wilchis, R. 2003. Base de datos de los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. (<http://investigacion.izt.uam.mx/mamiferos/>)
- López-Wilchis, R. & J. W. Torres-Flores. 2005. Especies de murciélagos presentes en la cueva “El Salitre”, Colima, México. *Vertebrata Mexicana*, 17:7-12.
- Martínez-Coronel, M., M. G. Pérez & J. P. Albores. 1996. Los murciélagos de la cueva “Los Laguitos”, su importancia biológica y social. *Investigación, Ciencias y Artes en Chiapas*, 1:10-18.
- Medellín, R., H. T. Arita & O. Sánchez. 1997. Identificación de murciélagos de México. Clave de campo. Publicaciones Especiales 2. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.
- Mitchell, G. C. 1967. Population study of the funnel-eared bat (*Natalus stramineus*) in Sonora. *South-western Naturalist*, 12:172-175.
- Norberg, U. M. & 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*, 316:335-427.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabral & A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (n. s.)*, 21:21-82.
- Reid, F. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press, New York.
- Rodríguez-Durán, A. 1998. Nonrandom aggregations and distribution of cave-dwelling bats in Puerto Rico. *Journal of Mammalogy*, 79:141-146.
- Rodríguez-Durán, A. & J. A. Soto-Centeno. 2003. Temperature selection by tropical bats roosting in caves. *Journal of Thermal Biology*, 28:465-468.
- Rydel, J., H. T. Arita, M. Santos & J. Granados. 2002. Acoustic identification of insectivorous bat (Order Chiroptera) of Yucatan, Mexico. *Journal of Zoology*, 257:27-36.
- Sánchez-Hernández, C., M. L. Romero-Almaraz & M. A. Gurrola-Hidalgo. 2002. *Natalus stramineus saturatus* (Dalquest y Hall, 1949). Pp. 403-405 In: F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avedaño (Eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Silva-Taboada, G. 1979. *Los murciélagos de Cuba*. Editorial Academia, La Habana.
- Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529 In: D. E. Wilson and D. M. Reeder (Eds.). *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Third edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Speakman, J. R. & D. W. Thomas. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. Pp. 430-492 In: T. H. Kunz and M. B. Fenton (Eds.). *Bat Ecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- StataCorp. 2003. *Stata: statistical software for professionals*. Release 8.0 [computer program]. Stata Corporation, College Station, Texas.
- Taddei, V. A. & W. Uieda. 2001. Distribution and morphometrics of *Natalus stramineus* from South America (Chiroptera, Natalidae). *Iheringia, Serie Zoologia*, 91:123-132.
- Tejedor, A. 2005. A new species of funnel-eared bat (Natalidae: *Natalus*) from Mexico. *Journal of Mammalogy*, 86:1109-1120.
- Tejedor, A. 2006. The type locality of *Natalus stramineus* (Chiroptera: Natalidae): implications for the taxonomy and biogeography of the genus *Natalus*. *Acta Chiropterologica*, 8:361-380.
- Tejedor, A., V. Da C. Tavares & G. Silva-Taboada. 2005. A revision of extant Greater Antillean bats of the genus *Natalus* (Chiroptera: Natalidae). *American Museum Novitates*, 3493:1-22.
- Torres-Flores, J. W. 2005. Estructura de una comunidad tropical de murciélagos presente en la cueva “El Salitre”, Colima, México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, D. F.

- Trajano, E. & 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.
- Tuttle, M. D. & D. Stevenson.** 1982. Growth and survival of bats. Pp. 105-150 *In*: T. H. Kunz (Ed.). *Ecology of bats*. Plenum Press, New York.
- Vargas-Contreras, J. A.** 1998. *Factores microclimáticos y selección del refugio diurno por murciélagos cavernícolas en Gómez Farías, Tamaulipas*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

Apéndice 1. Ubicación de los refugios, clima y vegetación circundantes, y especies de murciélagos asociadas a *N. stramineus* en México.

Tipo de refugio	Nombre	Ubicación	No. Individuos	Clima, Vegetación	Especies asociadas	Referencias
<i>Baja California Sur</i>						
T*	Sin nombre	Santiago, 70 m (23°32.21' N, 109°40.35' W)	(>100)	MSc, Mx	—	Ee
M♦	Estrella Polar	5 km SW Pescadero, 140 m (23°20.72' N, 110°07.56' W)	10,000 (<100)	SMc, Mx	Mcal, Mvel, Phes	26, 33, Ee
C♦	Las Cuevas	1 km S Las Cuevas, 71 m (23°32.21' N, 109°40.39' W)	(†)	MSc, Mx	Mvel, Tbra	26, Ee
M	Quelele	2 km S y 6 km W Miraflores, 584 m (23°21.031' N, 109°50.033' W)	—	SSc, Sbc	Mwat	26
M	No mencionado	2.5 km N San Antonio, 375 m (23°49.067' N, 110°04.635' W)	—	SSc, Sbc	—	26, 33
T	Agua Caliente	215 m (23°27.96' N, 109°46.86' W)	—	MSc, Sbc	—	13, 33
C	Los Mártires	109 m (23°30.00' N, 109°36.00' W)	—	MSc, Mx	—	13
M	El Triunfito	49 km S El Triunfo, 444 m (23°46.80' N, 110°07.80' W)	—	SSc, Sbc	—	13
<i>Campeche</i>						
C	Xiucumbixunám	3 km SW Bolonchén, 117 m (19°59.424' N, 89°45.837' W)	(50)	CSH, Smp	Drot, Mmeg	49, Ee
C	Volcán de los Murciélagos	Calakmul, 213 m (18°31.373' N, 89°49.422' W)	(†)	CSH, Sinc	Mmeg, Mkea, Nlat, Pdav, Ppar, Pper	16
<i>Colima</i>						
C	El Salitre	3.6 km S Los Onices, 270 m (19°04.82' N, 103°43.60' W)	(>350)	CSH, Sbc	Bpli, Drot, Gmor, Gsor, Gsyl, Mwat, Mmeg, Pdav, Ppar, Pper	34, 52, Ee
T	Los Túneles	1 km NE Cardona, 438 m (19°13.00' N, 103°39.00' W)	(>100)	CSH, Sbc	Csub, Gsor, Ppar	2, Ee
C	La Fábrica	4 mi S Coquimatlán, 324 m (19°08.929' N, 103°48.570' W)	—	CSH, Sbc	Bpli, Drot, Lnv, Lyer, Mwat, Pdav, Ppar, Pper	33
T	Zamora	5.5 km Comala cerca de Mezcales, 393 m (19°10.001' N, 103°45.950' W)	—	CSH, Sbc	Ajam, Gsor, Ppar	33
C	No mencionado	Rancho Nuevo, ≈330 m (19°06.827' N, 103°45.665' W)	—	CSH, Sbc	—	33
<i>Chiapas</i>						
C♦	Los Laguitos	4 km NW de Tuxtla Gutiérrez, 730 m (16°46.702' N, 93°08.917' W)	>10,000 (>1,000)	CSH, Sbc	Ajam, Bpli, Drot, Gsor, Lyer, Mmeg, Pdav, Ppar, Pper	11, 37, Ee
C	El CERESO	Cerro Hueco, 7 km S Tuxtla Gutiérrez, 300 m (16°43.333' N, 93°08.333' W)	500 (200)	CSH, Sbc	Ajam, Alir, Gsor, Lyer, Mmeg, Ppar	11, Ee
C	Paso Burro	2 km NE de Berriozabal, 970 m (16°49.206' N, 93°14.880' W)	50	CSH, Sbc	Ajam, Drot, Gsor, Ppar	11
<i>Chihuahua</i>						
M	Santo Domingo	0.8 km N, 2 km E Batopilas, 580 m (27°02.50' N, 107°43.10' W)	—	ScSh, Sbc	Mcal, Mmeg, Ppar	32
M	Barranca del Cobre	37 km S, 2.4 km E Creel, 1000 m (27°27.00' N, 107°37.00' W)	—	TSh, Bpe	—	5
M	La Bufa	Batopilas, 1067 m (27°07.00' N, 107°37.00' W)	—	ScSh, Sbc	—	5
M	Mojarachi	Mojarachi, 1374 m (27°49.00' N, 108°01.00' W)	—	TSh, Bpe	—	5, 29
<i>Distrito Federal</i>						
C	No mencionado	Cerro del Xitle, Tlalpan, ≈2900 m (19°14.715' N, 99°12.600' W)	—	StSh, Bp	—	10
<i>Edo. México</i>						
C	No mencionado	14 km S, 6 km E de Amatepec, 930 m (18°32.383' N, 100°08.485' W)	—	CSH, Sbc	Gsor	19
C	La Estrella	Tonatico, ≈1600 m (18°47.373' N, 99°59.908' W)	—	ScSh, Sbc	—	54
<i>Guerrero</i>						
C♦	Juchitahuaca	59 km SE Chilpancingo, 5 km NW Colotipa, 960 m (17°26.356' N, 99°09.571' W)	>1,000 (>1,000)	CSH, Sbc	Alir, Ajam, Bpli, Drot, Glea, Gsor, Lnv, Lyer, Mwat, Mmeg, Pdav, Ppar	17, 24, 33, 35, Ee

Tipo de refugio	Nombre	Ubicación	No. Individuos	Clima, Vegetación	Especies asociadas	Referencias
C	Cuaxitloda	Meseta de Apentlaca, 1180 m (18°10.00' N, 99°50.50' W)	—	ScSh, Sbc	Ageo, Ajam, Bpli, Drot, Gsor, Lyer, Mwat, Mmeg, Pdlav, Ppar, Pper	17
C	El Salitre	12 km N de Zacatula, 82 m (18°07.212' N, 102°11.001' W)	—	CSh, Sbc	Glea, Pdlav, Ppar, Pper	4
C	Aguacachi	7 km NE de Taxco, 1680 m (18°36.702' N, 99°33.349' W)	—	ScSh, Sbc	Lyer, Mmeg, Ppar	24, 30
C	No mencionado	Acahuizotla, 853 m (17°21.717' N, 99°27.753' W)	—	CSh, Sbc	Drot, Glea	35
C	Cacahuamilpa	2.6 km de Cacahuamilpa, 980 m (18°40.231' N, 99°30.505' W)	—	CSh, Sbc	—	33
<i>Jalisco</i>						
M*	El Amparo	7 Km S Eizatlán, 1700 m (20°42.010' N, 104°04.798' W)	(50)	ScSh, Bpe	Cmex, Maur, Ppar	Ee
M	Purificación	18 km NW Purificación, Sierra del Cuale, 1555 m (20°24.156' N, 105°05.927' W)	—	TSh, Bmm	Drot, Gsor	55
A	Alcantarilla	km 59 en la carretera Barra de Navidad-Puerto Vallarta, 14 m (19°32.203' N, 105°04.484' W)	>5,000	CSh, Sbc	Gsor	47, 50
M	Las Garrochas	17 km NNW Soyatlán del Oro, 1600 m (20°26.58' N, 104°20.34' W)	—	ScSh, Bpe	Drot	13, 54
C	Gimés	Eizatlán, 1220 m (20°45.638' N, 104°04.259' W)	—	ScSh, Bpe	Drot	13, 54
<i>Michoacán</i>						
C	Colotlán	2 km NW Colola, 0 m (18°18.65' N, 103°26.87' W)	30	CSh, Sbc	Bpli, Ppar	18, Ee
C	La Murciélaguera	2 km NE Aquila, 200 m (18°37.009' N, 103°29.563' W)	—	CSh, Sbc	Drot, Gsor	48
C	No mencionado	5 km E Aquila, 290 m (18°35.387' N, 103°26.885' W)	—	CSh, Sbc	—	45
<i>Morelos</i>						
C	El Salitre	3 km S Tetecaltita, 1152 m (18°44.46' N, 99°10.74' W)	(†)	CSh, Sbc	Ahrr, Bpli, Drot, Lniv, Mwat, Mmeg, Mvel	13, 33
C	del Idolo	1 km S Lago de Tequesquitengo, 990 m (18°35.474' N, 99°16.135' W)	—	CSh, Sbc	Gsor, Lniv, Lyer, Mwat, Pdlav, Ppar, Pper	13, 24, 33
T	del Arco	4 km S Hacienda Chinameca, 1287 m (18°34.976' N, 98°59.715' W)	—	CSh, Sbc	—	13
M	El Charín	Tlaxiutenango, ≈1000 m (18°35.556' N, 99°08.679' W)	—	CSh, Sbc	—	51
<i>Nayarit</i>						
C*	Cerro de Las Viejas	Crucero de San Blas, Santiago Ixcuimtlá, 224 m (21°51.40' N, 105°08.81' W)	—	CSh, Sbc	—	—
C*	La Tigra	2 km S Zacualpan, 30 m (21°13.106' N, 105°09.970' W)	(50)	CSh, Mst	Pdlav, Ppar, Pper	Ee
M	Mineral del Tigre	10 km E Huajicorí, 409 m (22°38.285' N, 105°14.279' W)	(>500)	CSh, Mst	Ppar, Pper	Ee
C	No mencionado	0.5 mi N, 0.7 mi E Santa María del Oro, 1070 m (21°20.894' N, 104°34.869' W)	—	CSh, Sbc	Ageo, Ahrr, Drot, Drot, Gsor, Lniv, Mwat, Mmeg, Ppar, Sill, Slud	56
C	El Naranjo	7.5 km SSE Jalcoacán, 580 m (21°28.765' N, 105°04.655' W)	6,000	CSh, Sbc	Drot, Gsor, Mwat, Mvel, Myum	44
<i>Nuevo León</i>						
C	La Boca	2 mi E Santiago, 518 m (25°25.913' N, 100°06.837' W)	—	CSh, Sbc	Gsor, Lyer, Ppar, Sill	23
C	La Cueva o El Yerbaniús	Santiago, ≈550 m (25°31.40' N, 100°11.67' W)	—	ScSh, Mst	Tbra	15, 33
C	La Chorrera	Linares, ≈950 m (24°52.504' N, 99°51.148' W)	—	ScSh, Mst	—	25, 42
<i>Oaxaca</i>						
C*	San Sebastián de las Grutas	San Sebastián de las Grutas, 1709 m (16°37.832' N, 96°58.147' W)	(>500)	TSh, Bpe	Dazt, Drot, Lyer, Mvel, Ppar	Ee
C♦	Diana (sic) Liesa	Santo Domingo Tehuantepec, Barrio Liesa, 99 m (16°19.10' N, 95°13.10' W)	(†)	CSh, Sbc	Gsor	21
C	No mencionado	17 mi N, 2 mi E Matías Romero, 72 m (17°08.242' N, 94°59.653' W)	—	CH, Sap	Cper	33

Torres-Flores & López Wilchis: Condiciones microclimáticas en refugios de *Natalus stramineus*

Tipo de refugio	Nombre	Ubicación	No. Individuos	Clima, Vegetación	Especies asociadas	Referencias
<i>Puebla</i>						
C	Las Vegas o El Sapo	2.5 km S Tenampulco, 183 m (20°08.90' N, 97°24.65' W)	300	CH, Sap	Ajam, Ainti, Cper, Drot, Deca, Gsor, Lniiv, Mmeg, Mkea, Mng, Mvel, Ppar	7, 13, 39
C	Karnida	0.3 km N Zapotitlán de Méndez, 670 m (20°09.317' N, 97°42.883' W)	—	ScH, Bp	Cper, Drot, Deca, Gsor, Lyer, Mmeg, Mkea, Pdav, Ppar	7
<i>Quintana Roo</i>						
C*	Kantemó	Dzúiché, 39 m (19°55.846' N, 88°47.460' W)	(>100)	CSh, Smc	Mmeg, Pdav, Ppar, Pper	Ee
<i>San Luis Potosí</i>						
C♦	Taninul	8.8 mi S Cd. Valles, 58 m (21°56.11' N, 98°53.16' W)	(>500)	CSh, Smc	Ajam, Ppar	33, 41, Ee
C♦	Chica o El Pujal	17.3 km SSE Cd. Valles, 68 m (21°51.606' N, 98°56.306' W)	(200)	CSh, Smc	Ajam, Drot, Mmeg, Pdav, Ppar	33, 41
C	No mencionado	Nacimiento del Río Coy, = 60 m (21°40.779' N, 98°59.019' W)	—	CSh, Sinc	—	41
<i>Sinaloa</i>						
M*	Frontera	Panuco, 564 m (23°25.188' N, 105°54.615' W)	(>100)	ScSh, Be	Mmeg, Pdav, Ppar, Pper	Ee
T*	Las Higueras	El Rosario, Laguna Tablón, 100 m (23°04.326' N, 105°58.039' W)	(>500)	CSh, Sbc	Pdav, Ppar	Ee
M♦	No mencionado	Panuco, 625 m (23°25.49' N, 105°54.25' W)	—	ScSh, Sbc	Gsor, Mwat, Mmeg, Ppar	27, Ee
M	No mencionado	5 mi NW Mazatlán, 6 m (23°19.464' N, 106°28.109' W)	—	ScMc, Sbc	Bpli, Drot, Gsor	27, 33
M	No mencionado	Copaltia, =580 m (23°24.156' N, 105°56.141' W)	—	ScSh, Sbc	—	33
C	Playa Cerritos	5 km W, 10 m (23°18.90' N, 106°28.80' W)	—	ScMc, Sbc	—	13
<i>Sonora</i>						
M*	La Bicolera	7.5 km NW Alamos, 538 m (27°02.649' N, 109°00.691' W)	(200)	SMc, Sbc	Ppar	Ee
M	Santo Domingo	3 mi S, 2.8 mi W Alamos, 538 m (27°02.649' N, 109°00.691' W)	(>500)	SMc, Sbc	Ahir, Gsor, Naur, Pdav, Ppar, Pper, Shil, Tbra	33, 54, Ee
M♦	La Aduana	1 mi SW La Aduana, 5 mi W Alamos, 488 m (27°01.039' N, 109°02.153' W)	(†)	SMc, Sbc	Ahir, Glea, Gsor, Lniiv, Lyer, Mmeg, Pdav, Ppar, Tbra	12, 31, 33
C♦	El Tigre o del Guano	15 mi SE Carbo, 456 m (29°34.527' N, 110°49.192' W)	100 (†)	SSc, Mst	Chmex, Lniiv, Mcal, Mmeg, Mvel, Pdav, Ppar, Tbra	12, 14, 33
M	Armadillo	5 mi NNW Alamos, 2 mi S Piedras Verdes, 472 m (27°03.48' N, 109°00.12' W)	1,000	SMc, Sbc	Glea, Gsor, Lniiv, Lyer, Mwat, Mvel, Pdav, Ppar, Tbra	13, 33, 40
M	Nuevas	4 mi W Alamos, 482 m (27°03.668' N, 108°59.873' W)	—	SMc, Sbc	Gsor, Lniiv	33
M	Yeger	5 mi W Alamos, 2 mi S Armadillo, 584 m (27°01.491' N, 108°59.413' W)	—	SMc, Sbc	Drot	40
M	No mencionado	13 mi SW Ures, 420 m (29°17.500' N, 110°32.441' W)	—	SMc, Mst	—	9
M	Santa Clara	7 km W Tonichi, 356 m (28°35.402' N, 109°38.141' W)	—	SSc, Sbc	—	33
<i>Tabasco</i>						
C*	Irza-Ha	Balneario Agua Blanca, 20 m (17°37.204' N, 92°28.349' W)	(>50)	CH, Sap	Csow, Laur, Mmeg, Pdav, Pgyim, Ppar, Pper	Ee
C*	La Sardinia	Tapajalapa, 44 m (17°27.50' N, 92°46.40' W)	(>50)	CH, Sap	Mmeg, Pdav, Pgyim	Ee
C♦	Coconá	4 km NNE de Teapa, 42 m (17°33.522' N, 92°56.073' W)	(†)	CH, Sap	—	54
C	Don Luis o La Chepa	3.3 km NE de Teapa, 49 m (17°34.14' N, 92°55.74' W)	—	CH, Sap	Bpli, Dphia, Gsor	13, 54
<i>Tamaulipas</i>						
C*	Los Troncones	3.5 km SSW Cd. Victoria, 450 m (23°46.33' N, 99°12.29' W)	(>500)	ScSh, Be	Drot, Mmeg, Pdav, Ppar	Ee
C♦	Rancho Río Escondido	19 km NNW Santander Jiménez, 300 m (24°22.557' N, 98°34.821' W)	>1,000 (>5,000)	SSc, Mx	Gsor, Mmeg, Mvel	3, 41, 57, Ee
C	El Ojo de Agua	3.1 km SE Gómez Farias, 288 m (23°01.645' N, 99°08.016' W)	100	ScH, Sms	Aimt, Ajam, Ahit, Drot, Deca, Gsor, Mmic, Ppar	53

Tipo de refugio	Nombre	Ubicación	No. Individuos	Clima, Vegetación	Especies asociadas	Referencias
C	El Resumidero	0.85 km NW Gómez Farías, 327 m (23°03.205' N, 99°09.697' W)	50	ScH, SmS	Alit, Drot, Deca, Gsor	53
C	El Pachón o La Florida	2 mi N El Pachón, 10 km NNE Antiguo Morelos, 200 m (22°38.281' N, 99°02.162' W)	—	ScSh, Sbc	Ajam, Drot, Deca, Gsor, Mmeg, Ppar, Pper	33, 36, 41
C	La Esperanza	6 km SW Rancho de Santa Rosa, 360 m (23°36.904' N, 99°04.631' W)	400	ScSh, Be	Drot	3
C	No mencionado	3 mi S, 14 mi W Piedra, Sierra de Tamaulipas, 427 m (23°47'249" N, 98°52'072" W)	—	ScSh, Mx	Drot	3
C	No mencionado	Nacimiento del Río Frío, 162 m (22°41.822' N, 99°02.804' W)	—	ScSh, Sbc	Mnig	33
C	Quintero	2 km SW Quintero, 1250 m (22°38.851' N, 99°02.464' W)	—	ScSh, Sbc	—	41
C	El Abra	70 km NNE Antiguo Morelos, 265 m (22°36.385' N, 99°01.449' W)	—	ScSh, Sbc	—	41
C	Los Cuarteles	Aldama, 124 m (22°54.60' N, 98°04.20' W)	—	ScSh, Sbc	—	13, 46
M	No mencionado	5 km Cañón de la Boca, Hda. La Boca =120 (23°58.767' N, 98°32.302' W)	—	ScSh, Sbc	—	54
<i>Veracruz</i>						
C♦	El Socavón	3 km NE San Andrés Tuxtla, Laguna Encantada, 443 m (18°27.71' N, 95°11.18' W)	(†)	CH, Sap	Cper, Drot, Gsor, Mmeg, Pdav, Ppar, Pper	22, 33, Ee
C	Arroyo Bellaco	Soledad del Doblado, 183 m (19°13.32' N, 96°38.34' W)	(>100)	CSh, Sbc	Mmeg, Pdav, Ppar, Pper	1, Ee
C♦	No mencionado	4 km NW Fortín de las Flores, 975 m (18°55.909' N, 97°02.005' W)	300 (†)	CH, Sap	Cper	22
C	Mercero	Buena Vista, Mpio. Emiliano Zapata, 199 m (19°24.400' N, 96°34.483' W)	60	CSh, Sbc	Aint, Ajam, Bpji, Mmeg, Pdav, Ppar, Pper	20
C	Camposanto	Buena Vista, Mpio. Emiliano Zapata, 214 m (19°24.183' N, 96°34.417' W)	160	CSh, Sbc	Gsor, Lyer, Mmeg, Pdav, Ppar, Pper	20
<i>Yucatán</i>						
C♦	Actiún Spukil u Oxkintok	2 km S Calcehtok, 81 m (20°33.032' N, 89°54.730' W)	(†)	CSh, Sbc	Ajam, Drot, Deca, Gsor, Mmeg, Mkea, Pnac, Pdav, Ppar	6, 8
C	Hocitún	1 km S de Hocitún, 10 m (20°51.145' N, 89°12.283' W)	—	CSh, Sbc	Drot, Deca, Gsor, Mmeg, Mkea, Pdav, Ppar	6
C	Actiún Lolitún	7 km SW Oxkutzcab, 90 m (20°15.172' N, 89°27.412' W)	—	CSh, Smc	Ajam, Cper, Drot, Deca, Gsor, Mben, Mmeg, Mkea, Pnac, Pdav, Ppar	6
C	Tzab-Nah	1 km S Tecoh, 20 m (20°43.869' N, 89°28.421' W)	—	CSh, Sbc	Ajam, Caut, Drot, Gsor, Mmeg, Mkea, Pnac, Ppar	6
C	Actiún Sabak-ha	4 km S Tekax, 55 m (20°09.098' N, 89°16.973' W)	—	CSh, Smc	Ajam, Drot, Deca, Gsor, Mkea, Pnac, Ppar	6
C	Los Muretelagos	0.5 km SW Ticum, 70 m (20°08.222' N, 89°14.141' W)	—	CSh, Sbc	Ajam, Cper, Gsor, Mmeg, Pdav, Ppar	6
C	Rannonal	0.5 km NE Cepeda Peraza, 50 m (20°09.326' N, 89°14.943' W)	—	CSh, Smc	Drot, Deca, Gsor	6
C	Flor de Mayo	2.5 km SSW Tekax, 35m (20°11.220' N, 89°17.331' W)	—	CSh, Smc	Ajam, Drot, Pnac	6
C	Ruinas de Mayapán	2 km S Telchaquillo, 20 m (20°37.677' N, 89°27.678' W)	—	CSh, Sbc	Ajam, Pnac, Ppar	6
C	Balankanchén	5 km E Chichen Itza, 27 m (20°40.087' N, 88°33.185' W)	—	CSh, Smc	Ajam, Drot, Gsor, Mmeg, Mkea, Ppar	28
C	Murutzun	Tizimin, =20 m (21°07.558' N, 88°10.594' W)	—	CSh, Smc	Glea	43
<i>Zacatecas</i>						
C	No mencionado	Cerca de Santa Rosa, 1219 m (22°31.056' N, 104°05.308' W)	—	TSh, Bpe	Chmex	38

Tipo de refugio: C=cueva o gruta, M=mina, T=túnel, A=alcantarilla

◆ Refugios con más de 30 años de antigüedad de haber sido registrados y considerados importantes por su posición geográfica y/o por el número de organismos presentes.

* Sitios donde se registra por primera vez a *N. stramineus*.

(≈) Número máximo de individuos estimado por nosotros.

(†) Sitios donde se ha reportado previamente la presencia de *N. stramineus* pero que durante los muestreos realizados por nosotros no se encontraron individuos.

Clima: CH = Cálido-húmedo, CSh = Cálido-subhúmedo, ScH = Semicálido-húmedo, ScSh = Semicálido-subhúmedo, SfSh = Semifrío-subhúmedo, TSh = Templado-subhúmedo, MsSc = Muy seco-semicálido, SMc = Seco-muy cálido, SSc = Seco-semicálido, ScMc = Semiseco-muy cálido, SsSc = Semiseco-semicálido.

Vegetación circundante: Bp = Bosque de pino, Be = Bosque de encino, Bpe = Bosque de pino-encino, Bmm = Bosque mesófilo de montaña, Mst= Matorral subtropical espinoso, Mx = Matorral xerofito, Sbc = Selva baja caducifolia, Smc = Selva mediana caducifolia, Sms = Selva mediana subcaducifolia, Sap = Selva alta perennifolia, Smp = Selva mediana perennifolia.

Especies asociadas: Ageo = *Anoura geoffroyi*, Ahir = *Artibeus hirsutus*, Aint = *Artibeus intermedius*, Ajam = *Artibeus jamaicensis*, Alit = *Artibeus lituratus*, Bpli = *Balantiopteryx plicata*, Cper = *Carollia perspicillata*, Cso = *Carollia sowelli*, Csub = *Carollia subrufa*, Chmex = *Choeronycteris mexicana*, Caur = *Chrotopterus auritus*, Cmex = *Corynorhinus mexicanus*, Dazt = *Dermanura azteca*, Dpha = *Dermanura phaeotis*, Dtol = *Dermanura tolteca*, Drot = *Desmodus rotundus*, Deca = *Diphylla ecaudata*, Glea = *Glossophaga leachii*, Gmor = *Glossophaga morenoi*, Gsor = *Glossophaga soricina*, Gsyl = *Glyphonycteris sylvestris*, Lyer = *Leptonycteris yerbabuena*, Lniv = *Leptonycteris nivalis*, Laur = *Lonchorhina aurita*, Mcal = *Macrotus californicus*, Mwat = *Macrotus waterhousii*, Mmic = *Micronycteris microtis*, Mben = *Mimon bennettii*, Mmeg = *Mormoops megalophylla*, Maur = *Myotis auriculus*, Mkea = *Myotis keaysi*, Mnig = *Myotis nigricans*, Mvel = *Myotis velifer*, Myum = *Myotis yumanensis*, Naur = *Nyctinomops aurispinosus*, Nlat = *Nyctinomops laticaudatus*, Phes = *Parastrellus hesperus*, Pmac = *Peropteryx macrotis*, Pdav = *Pteronotus davyi*, Pgym = *Pteronotus gymnotus*, Ppar = *Pteronotus parnellii*, Pper = *Pteronotus personatus*, Slil = *Sturnira lilium*, Slud = *Sturnira ludovici*, Tbra = *Tadarida brasiliensis*.

Referencias: Ee = Este estudio. 1. Aguilar & Ruiz-C. 1995. *Tesis de Licenciatura*, Univ. Nac. Aut. Méx. México, D. F. 2. Akins et al. 2007. *Act. Chiróp.*, 9:477-482. 3. Álvarez. 1963. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.*, 14:363-473. 4. Álvarez. 1968. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 29:21-35. 5. Anderson. 1972. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 148:149-410. 6. Arita & Vargas. 1995. *South. Nat.*, 40:29-37. 7. Ávila-Flores & Medellín. 2004. *J. Mamm.*, 85:675-687. 8. Birney et al. 1974. *Occas. Pap. Bell Mus. Nat. Hist.*, 13:1-25. 9. Broadbooks. 1961. *J. Mamm.*, 42:403. 10. Caballero. 1942. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Aut. Méx. Ser. Zool.*, 13:105-109. 11. Cicourel. 2003. *Tesis de Licenciatura*. Univ. Aut. Metr. México, D. F. 12.-Cockrum & Bradshaw. 1963. *Amer. Mus. Nov.*, 2138:1-9. 13. CNMA. 2007. *Colección Nacional de Mamíferos, Portal UNIBIO*. Univ. Nac. Aut. Méx. <http://unibio.unam.mx/> (consultada el 10/10/2007). 14. Constantine. 1959. *J. Mamm.*, 40:442. 15. Davis & Carter. 1962. *South. Nat.* 7:64-74. 16. Escalona-Segura et al. 2002. *Rev. Mex. Masto.*, 6:99-103. 17. Galicia. 2004. *Tesis de Licenciatura*, Univ. Nac. Aut. Méx. México, D. F. 18. García. 2002. *Tesis de Licenciatura*, Univ. Aut. Metr. México, D. F. 19. González-Ruiz et al. 2004. Pp. 53-82. In: A. Castro-Campillo y J. Ortega (eds.). *Homenaje a la trayectoria mastozoológica de José Ramírez Pulido*. Univ. Aut. Metr. México, D. F. 20. Gonzalez-Christen (datos no publicados). 21. Goodwin. 1969. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 141:1-270. 22. Hall & Dalquest. 1963. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.*, 14:165-362. 23. Hernández. 2000. *Tesis de Licenciatura*. Univ. Nac. Aut. Méx. México, D. F. 24. Hoffmann et al. 1986. *Manual de Bioespeleología*. Univ. Nac. Aut. Méx. México, D. F. 25. Jiménez-Guzmán et al. 1999. *Mamíferos de Nuevo León*. Univ. Aut. Nuevo León. 26. Jones et al. 1965. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 14:53-56. 27. Jones et al. 1972. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas*, 6:1-29. 28. Jones et al. 1973. *Occas. Pap. Mus. Texas Tech Univ.*, 13:1-31. 29. Knobloch. 1942. *J. Mamm.*, 23:297-298. 30. León-Paniagua & Romo. 1993. Pp. 45-64 In: R. A. Medellín y G. Ceballos (eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asoc. Mex. Mast. México, D. F. 31. Loomis & Davis. 1965. *J. Mamm.*, 46:497. 32. López-González & García-Mendoza. 2006. *Act. Zool. Mex. (n.s.)* 22:109-135. 33. López-Wilchis, R. 2003. *Base de datos de los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá*. Univ.

Aut. Metro. (<http://investigacion.izt.uam.mx/mamiferos/>) 34. López-Wilchis & Torres-Flores. 2005. *Vert. Mex.*, 17:7-12. 35. Lukens & Davis. 1957. *J. Mamm.*, 38:1-14. 36. Martin & Martin. 1954. *J. Mamm.*, 35:584-585. 37. Martínez-Coronel *et al.* 1996. *Inv. Cien. Art. Chiapas* 1:10-18. 38. Matson & Patten. 1975. *Contri. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, 263:1-12. 39. Medellín & López-Forment. 1986. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Aut. Méx. Ser. Zool.*, 56:1027-1034. 40. Mitchell. 1967. *South. Nat.* 12:172-175. 41. Mollhagen. 1971. *Assoc. Mex. Cav. Stud. Bull.*, 4:19-22. 42. Moreno-Valdez. 1998. *Rev. Mex. Masto.*, 3:5-25. 43. Pearse & Kellogg. 1938. *Carnegie Inst. Washington Publ.*, 491:301-304. 44. Polaco *et al.* 1992. *Texas Jour. Sci.*, 44:331-338. 45. Polaco & Muñoz-Martínez. 1987. *An. Esc. Nac. Cien. Biol.*, 31:63-89. 46. Rudnick. 1960. *Univ. California Publ. of Entom.*, 17:157-284. 47. Sánchez-Hernández *et al.* 1979. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Aut. Méx. Ser. Zool.*, 50:787. 48. Sánchez-Hernández *et al.* 1985. *J. Mamm.*, 66:549-553. 49. Sánchez-Hernández & Romero-A. 1995. *Cuadernos del Instituto de Biología, No. 24*, Univ. Nac. Aut. Méx. México, D. F. 50. Sánchez-Hernández *et al.* 2002. Pp. 403-405. In: F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Univ. Nac. Aut. Méx. México, D. F. 51. Taylor *et al.* 1999. *J. Trop. Med. Hyg.*, 61:914-919. 52. Torres-Flores. 2005. *Tesis de Maestría*. Univ. Aut. Metr. México, D. F. 53. Vargas-Contreras. 1998. *Tesis de Maestría*. Univ. Nac. Aut. Méx. México, D. F. 54. Villa-R. B. 1966. *Los murciélagos de México*. Univ. Nac. Aut. Mex. México, D. F. 55. Watkins *et al.* 1972. *Spec. Pub. Mus. Texas Tech Univ.* 1:1-44. 56. Webb *et al.* 1981. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Aut. Mex. Ser. Zool.*, 51:699-702. 57. Wilson *et al.* 1985. *Act. Zool. Mex. (n.s.)*, 8:1-26.