



Casa abierta al tiempo

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA**

Iztapalapa

DIVISIÓN

DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

Estructura y composición de una comunidad de murciélagos  
cavernícolas neotropicales.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

PRESENTA

M. en. Biol. Fernando Salgado Mejía

COMITÉ TUTORAL

Director: Dr. Ricardo López Wilchis

Asesor: Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río

Asesor: Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

Ciudad de México, 15 de julio del 2022.



El presente trabajo fue realizado en el laboratorio de “Biología y ecología de mamíferos”, del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa, bajo la dirección del Dr. Ricardo López Wilchis.

El asesoramiento del presente trabajo estuvo a cargo del Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río y del Dr. Pedro Luis Valverde Padilla.

El doctorado de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT). Al cuál, el autor agradece por la beca otorgada para sus estudios de doctorado, con el número de registro 265645, que comprendió del periodo de 01/01/2016 al 31/12/2019. Además, este trabajo cuenta con los apoyos de investigación. CB-2009-01 / 128459 (RLW), CB-2014-01 / 243138 (LMGC) y UAM-PTC449.

El jurado designado por La Comisión Académica del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana aprobó la tesis que presentó:

Fernando Salgado Mejia

Fecha de aprobación de la tesis: 15-julio-2022.

### **JURADO**

Presidente: Dr. Ricardo López Wilchis

Secretario: Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

Vocal: Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río

Vocal: Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Vocal: Dr. Jorge Rodrigo Galindo González

## **Dedicatoria**

¡Este trabajo se lo dedico enteramente a mis padres! Eduardo M. Salgado  
Valladares y M. Clementina Mejia Rosales.

Gracias por siempre ser esos grandes pilares que sostienen y guían cada paso de mi vida. Sé que fui un gran reto para ustedes desde que yo nací, debido a que mi condición de salud fue delicada desde que llegué a este mundo. Pero ustedes me llenaron de amor, de muchos cuidados, y nunca renunciaron a cada complicación que les pude dar yo durante toda mi vida. Al contrario, siempre se levantaban entre sus brazos y me daban todo lo que estaba en sus manos para que pudiera seguir adelante. Gracias por procurar que nunca me faltara nada, y se los digo, nunca me faltó nada. Siempre me han dado todo y lo agradezco cada día. Gracias por ser ese quipo tan maravilloso, son los mejores padres que dios me pudo regalar.

Mamá, Gracias por siempre creer en mí, exigirme y obligarme a superarme cada día. Gracias por enseñarme los valores de amor, responsabilidad, respeto, empatía, perseverancia y humildad. Aunque todavía no los domino, prometo que todos los días siempre los intento mejorar pensando en cada una de tus enseñanzas. Debido a esto, sé que puedo enfrentarme a todo sin miedo porque nunca me mostraste algo que fuera imposible.

Papá, Gracias por siempre ser ese mundo de conocimiento, que desde que yo era pequeño, siempre te esforzaste en enseñarme. Siendo sincero, hay miles de cosas que no entiendo todavía, pero espero algún día tener el entendimiento de todo lo que sabes, y que siempre me quisiste enseñar. Gracias por siempre impulsarme a hacer todo lo que yo quiera, y debido a ese apoyo y conocimiento permanente que siempre me haz brindado, realmente creo que puedo hacer todo lo que me proponga en esta vida.

Esta tesis ha sido el resultado del esfuerzo de muchos años por parte de ustedes, no solo del tiempo que cubre el programa del doctorado, sino de todo mi desarrollo de vida y académico. Donde han ocurrido momentos de flaqueza de mi parte al querer renunciar, angustias, preocupaciones, momentos buenos así como malos. Pero siempre ustedes han estado a mi lado para que no tropiece, y si lo hago, para que me levante y siga adelante. Es por esto que este trabajo es de ustedes. Espero que sigamos cosechando estos logros de la siembra que siempre han depositado en mí.

¡Los amo con todo mí ser!

## **Agradecimientos.**

A mis hermanos. Eduardo Salgado Mejia, gracias por siempre estar a mi lado, eres un gran ejemplo para mí, eres la persona que me ha enseñado como es el verdadero mundo allá afuera. Gracias por siempre estar al pie del cañón en cada complicación, problema o imprevisto en el que me encuentro. Sin ti muchísimas cosas relacionadas con este trabajo, y en mi vida, no hubieran sido posibles. Discúlpame si siempre que tengo un problema acudo a ti en primera instancia, pero realmente agradezco que siempre cuento contigo y siempre tienes una gran actitud para ayudarme. No sé cómo lo haces, pero siempre encuentras una solución a todo. Gracias por siempre caminar enfrente de mí y cuidarme de cada peligro en el camino. Te amo mucho.

Miriam Salgado Mejia. Gracias por enseñarme con tu ejemplo la responsabilidad y perseverancia. Eres la persona que me mostró que terminar una carrera era posible, que cada traba que existe en la vida se puede superar si seguimos trabajando y luchando para seguir adelante. Gracias por enseñarme a abrir mi corazón a una nueva personita maravillosa que es Constanza Avendaño Salgado. Y agradezco que tanto tú como mi sobrina, siempre tienen una sonrisa, un abrazo y un mar de amor que me cobijan cada día que despierto. Las amo mucho.

A Angie C. Campos Rentería. Gracias por ser mi compañera y mi piso firme a cada momento, por enseñarme a expresar lo que siento, por siempre hacerme ver diferentes perspectivas, opciones y posibilidades, y por escucharme y darme siempre una opinión. Gracias por creer en mí y brindarme tu apoyo incondicional. Por ser ese motor que siempre me impulsa a dar todo mi esfuerzo y dedicación en cualquier proyecto. Me has enseñado a siempre tomar cualquier situación de forma positiva por más complicada que parezca. Gracias por ser un ejemplo personal y profesional para mí, del cual he aprendido a ser dedicado y apasionado en todo lo que hago. Te agradezco haberme escuchado en cada paso para lograr este trabajo, también por haberlo revisado innumerables veces y siempre estar dispuesta a revisarlo una vez más. Gracias por siempre darte el tiempo para estar conmigo y regalarme una sonrisa y un abrazo que me llenan de energía para seguir adelante. Te amo mucho.

A mis padrinos Baltazar Torres Mejia y Bibiana de la Cruz. Gracias por siempre estar al tanto de mi progreso, y regalarme siempre estas palabras de apoyo. Gracias por estar al pendiente de mi familia y de mí. Gracias por siempre ser ese ejemplo de trabajo y éxito. Y Por estar ahí en los buenos y malos momentos. Saben que siempre serán mis hermanos mayores. Los amo mucho.

A mis amigos, Bernardo Aranda Bastida, Esteban Romero Torres, Rodrigo F. Salvatierra Castañares, Luis Antonio Salvatierra Castañares, Jafet Belmont Osuna, Paris A. Aguilar Galván y Mariza y Reyna Osuna Fernández, y a sus respectivas familias. Ustedes son esa familia con la que no nací, pero saben que son parte de mi familia nuclear. Agradezco su eterna confidencialidad, sus palabras de apoyo y

regaños, Agradezco esas innumerables discusiones que siempre me dejan un aprendizaje o una reflexión. Agradezco todas sus muestras de apoyo y afecto. Valoro todo el apoyo que cada uno de ustedes me brindaron para lograr este objetivo, sus fuerzas, sus ánimos y sobre todo su infinita alegría, que cada día me hace sentir una persona bendecida por contar con personas como ustedes. Los amo a todos.

Al Dr. Ricardo López Wilchis. Doctor, le agradezco infinitamente aquella primera decisión que tomó en su momento, cuando me brindó su confianza sin conocerme, y aceptó el compromiso ante la universidad para ser mi tutor de maestría, a pesar de las circunstancias de aquel momento. Cada paso que he dado de forma profesional desde ese día ha sido guiado y supervisado de forma inmejorable por su parte. Realmente agradezco que siempre me exige, me reta y me impulsa a sacar lo mejor de mí. Gracias por regresarme al camino cuando estoy perdido, por siempre ser una persona que escucha tanto mis problemas académicos como personales. Gracias por nunca haber bajado la guardia en todos esos reveses que aparecieron durante mi formación. Gracias por darme su paciencia, tiempo, experiencia y su sabiduría a cada instante, y hacerme una mejor persona y profesional. Gracias por ser un excelente profesor y convertirse en un gran amigo y ejemplo para mí. Lo quiero mucho Prof.

A mis asesores Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río, Dr. Pedro Luis Valverde Padilla y al Dr. Luis M. Guevara Chumacero. ¡Doctores gracias por su paciencia! Agradezco mucho que siempre estuvieron ahí para mí, que siempre tenían una observación, un comentario, una corrección e inclusive palabras de aliento, nunca me dejaron solo. Gracias por ser duros y siempre buscar sacar lo mejor de mí. Me siento agradecido de todo el conocimiento que me regalaron, y hacerme ver con su ejemplo que la ciencia se disfruta. Cada vez que hablaba con ustedes me di cuenta de cómo aman la ciencia, y me llevo esa emoción conmigo. Mil gracias por todo lo que me enseñaron, se los agradezco mucho.

A mi familia Salgado y A mi familia Mejía. Familia agradezco siempre su apoyo, sus ánimos, sus porras y la fe que siempre me tuvieron para lograr este objetivo. Agradezco a todos cuando me dieron asilo para tomar cursos, realizar viajes de campo etc. Este trabajo es un esfuerzo de todos y espero que sirva como un pequeño aliciente a las nuevas generaciones de la familia. Los amo mucho a todos y les agradezco cada palabra y hecho que me regalaron para seguir adelante con este objetivo.

A los señores Pastor Casas Campos y Juan C. Rodríguez Landa, y la señora Rosalía Contreras Solano, así como a sus respectivas familias por todas las facilidades y ayudas que me brindaron durante el trabajo de campo de esta investigación. Agradezco la hospitalidad, el asilo y la comida que nos proporcionaron, así como su ayuda con medio de transporte, y permanente vigilia

por mi bienestar y el de las personas que fueron al campo. Les agradecemos mucho, sin ustedes muy poco de este trabajo se pudo haber realizado.

Por último y no menos importante, agradezco a los alumnos de PDI Sergio L. Porto Ramírez, Ixchel Rojas Martínez, Gihovani A. Samano Barbosa y Claudia Gonzáles Vargas. Por su dedicación, esfuerzo, sangre, sudor y lágrimas que dejaron en cada viaje de campo y laboratorio. Agradezco su resistencia en todas las desveladas por trabajo, así como su compromiso por entregar siempre lo mejor de su trabajo. Agradezco su compañía, esas noches de risas y sobre todo su siempre buena disposición en el trabajo de equipo. Son un gran equipo se los agradezco mucho. Sin ustedes esto no pudo haber ocurrido.

## Índice.

<b>1. Resumen</b> .....	1
<b>2. Abstract</b> .....	3
<b>3. Introducción</b> .....	5
<b>4. Marco teórico</b> .....	8
4.1 Orden Chiroptera .....	8
4.2 Comunidad de murciélagos cavernícolas como modelo de estudio .....	10
4.3 Estructura, composición y coexistencia en las comunidades biológicas .....	11
4.4 Descripción de los ejes del nicho trófico, espacial, temporal y reproductivo en murciélagos .....	17
4.4.1 Trófico.....	17
4.4.2 Espacial.....	18
4.6.3 Temporal.....	19
4.4.4 Reproductivo .....	19
<b>5. Planteamiento del problema</b> .....	22
<b>6. Antecedentes</b> .....	24
<b>7. Objetivos</b> .....	26
<b>8. Hipótesis</b> .....	27
<b>9. Materiales y métodos</b> .....	28
9.1 Área de estudio .....	28
9.2 Muestreo en campo.....	28
9.3 Temperatura y humedad relativa .....	29
9.4 Abundancia de especies.....	30
9.5 Riqueza de especies .....	31
9.6 Diversidad de la comunidad.....	32
9.7 Disponibilidad de alimento de murciélagos insectívoros.....	33
9.8 Condición reproductiva .....	33
9.9 Horas de salida de la cueva a partir del atardecer .....	36
9.10 Descripción de ensambles de la comunidad por gremio alimenticio, tipo de vuelo y área de forrajeo.....	36
9.10.1 <i>Análisis de dieta</i> .....	36
9.10. 2 <i>Morfometría alar</i> .....	37
9.10. 3 Ensamblés.....	38
<b>10. Resultados</b> .....	40



10.1	Temperatura y humedad relativa .....	40
10.2	Estructura y composición de la comunidad .....	40
10.2.1	<i>Abundancia.</i> .....	40
10.2.2	<i>Riqueza.</i> .....	46
10.3	Diversidad de la comunidad.....	48
10.3.1	<i>Diversidad de la comunidad y disponibilidad de alimento</i> .....	51
10.3.2	<i>Diversidad de la comunidad y su relación con la temperatura y humedad relativa</i> .....	52
10.3.3	<i>Diversidad y su relación con los procesos reproductivos</i> .....	53
10.4	Descripción de los ejes del nicho realizado.....	65
10. 4.1	<i>Eje trófico</i> .....	65
10. 4. 2	<i>Eje espacial</i> .....	67
10. 4. 3	<i>Temporal</i> .....	70
11.	<b>Discusión</b> .....	75
11.1	Estructura y composición de la comunidad .....	75
11.1.1	Riqueza de especies.....	75
11.1.2	Abundancia absoluta de la comunidad y abundancias relativas de especies..	77
11.1.3	Diversidad de la comunidad que habita la cueva “El Vado de la Chachalaca” .....	81
11. 2	Ensamblés y coexistencia de especies .....	84
11. 2. 1	Descripción del nicho realizado por especie .....	84
11. 2. 2	Ensamblés y coexistencia por conservación de nicho y segregación competitiva.....	91
12.	<b>Conclusiones</b> .....	96
13.	Bibliografía Citada. ....	99
13.	Anexos.....	110

Índice de figuras	Pagina
<b>Figura 1.</b> Mapa de ubicación de la cueva “El Vado de la Chachalaca”.	29
<b>Figura 2.</b> Temperatura y porcentaje de humedad relativa registrados durante el muestreo al exterior de la cueva “El Vado de la Chachalaca”.	40
<b>Figura 3.</b> Distribución de abundancias relativas en la comunidad de murciélagos. (A) modelo geométrico, (B) modelo de vara partida, y (C) modelo logarítmico.	42
<b>Figura 4.</b> Abundancia observada de <i>Mormoops megalophylla</i> de forma mensual durante el periodo de muestreo.	43
<b>Figura 5.</b> Abundancia observada de <i>Natalus mexicanus</i> y <i>Pteronotus mesoamericanus</i> de forma mensual durante el periodo de muestreo.	44
<b>Figura 6.</b> Abundancia observada de <i>Diphylla ecaudata</i> y <i>Desmodus rotundus</i> de forma mensual durante el periodo de muestreo.	45
<b>Figura 7.</b> Abundancia observada de <i>Glossophaga commissarisi</i> y <i>G. soricina</i> de forma mensual durante el periodo de muestreo.	46
<b>Figura 8.</b> Figura (A) riqueza observada durante los meses de muestreo. Figura (B) gráfica de caja y bigotes de riqueza observada en las estaciones de lluvias y secas, comparación estadística por t student.	46
<b>Figura 9.</b> Curvas de rarefacción Mao’s tau y riqueza de especies mensual. Figura (A) índice de riqueza de Margalef y riqueza observada. Figura (B) acumulación de riqueza de especies anual. Figura (C) acumulación de riqueza durante la estación de secas. Figura (D) acumulación de riqueza durante la estación de lluvias.	47
<b>Figura 10.</b> Proporción de gremio alimenticio. Figura (A) Proporción de gremio alimenticio por número de especies. Figura (B) proporción de gremio alimenticio por cantidad de individuos registrados.	48
<b>Figura 11.</b> Diversidad de la comunidad. Figura (A) gráfico de diversidad mensual por medio del índice de Shannon-Wiener e índice de Simpson, los meses que comparten círculo del mismo color no tienen diferencias significativas entre ellos, prueba de t de Hutchenson. Figura (B) agrupación de meses por similitud de diversidad Morisita- Horn.	49
<b>Figura 12.</b> Composición de la comunidad en riqueza y abundancia, la línea representa el índice de dominancia de Simpson.	50
<b>Figura 13.</b> Diversidad de la comunidad respecto a abundancia de <i>Mormoops megalophylla</i> . Figura (A) comportamiento de diversidad y comportamiento de abundancia de <i>M. megalophylla</i> . Figura (B) regresión lineal RMA entre diversidad ecológica y abundancia de <i>M. megalophylla</i> .	50
<b>Figura 14.</b> Abundancia de individuos por categoría reproductiva, y patrón reproductivo de <i>Diphylla ecaudata</i> .	55

<b>Figura 15.</b> Abundancia de individuos por categoría reproductiva, y patrón reproductivo de <i>Desmodus rotundus</i> .	56
<b>Figura 16.</b> Abundancia de individuos por categoría reproductiva, y patrón reproductivo de <i>Glossophaga soricina</i> .	57
<b>Figura 17.</b> Abundancia de individuos por categoría reproductiva, y patrón reproductivo de <i>Mormoops megalophylla</i> .	58
<b>Figura 18.</b> Abundancia de individuos por categoría reproductiva, y patrón reproductivo de <i>Natalus mexicanus</i> .	59
<b>Figura 19.</b> Abundancia de individuos por categoría reproductiva, y patrón reproductivo de <i>Pteronotus mesoamericanus</i> .	60
<b>Figura 20.</b> Figura (A) Comportamiento de diversidad de condiciones reproductivas por especie. Figura (B) valores máximos obtenidos de diversidad de condiciones reproductivas por especie.	63
<b>Figura 21.</b> Promedio mensual de diversidad de condiciones reproductivas de la comunidad.	64
<b>Figura 22.</b> Figura (A) Comportamiento del promedio de diversidad de condiciones reproductivas de la comunidad y comportamiento de la diversidad. Figura (B) Gráfico de correlación RMA entre diversidad de condiciones reproductivas y diversidad de la comunidad.	65
<b>Figura 23.</b> Agrupamiento de individuos por tipo de alimento mediante el método de Bray-Curtis. Código de colores: Amarillo <i>N. mexicanus</i> , verde <i>M. megalophylla</i> , azul <i>P. mesoamericanus</i> , rojo claro <i>D. ecaudata</i> , rojo intenso <i>D. rotundus</i> y Morado <i>G. soricina</i> .	67
<b>Figura 24.</b> Análisis canónico de correspondencia entre las características alares y dieta de las especies de murciélagos analizadas.	70
<b>Figura 25.</b> Porcentaje de salida de la cueva por especie, intervalos de 15 min de tiempo.	72
<b>Figura 26.</b> Agrupación de especies en hora de salida después del atardecer, por medio de una matriz de correlación	73
<b>Figura 27.</b> Histogramas de porcentaje de salida de la cueva por especie en intervalos de frecuencia de 45 min.	74

Índice de Tablas	Pagina
<b>Tabla 1.</b> Descripción de gremio alimenticio, residencia en la cueva durante el periodo de muestreo, abundancia observada “N” y estimación de abundancia “Ñ”, para cada una de las especies registradas en la comunidad.	41
<b>Tabla 2.</b> Insectos capturados por la trampa de luz durante cada mes de muestreo. Al final de la tabla se observa la estimación del índice de Shannon-Wiener que representa la disponibilidad de alimento mensual para las especies insectívoras.	51
<b>Tabla 3.</b> Correlaciones de los análisis de regresión reducida del eje mayor (RMA) entre abundancias relativas respecto a la temperatura y humedad relativa. (P) probabilidad del estadígrafo, (r) índice de correlación, y (t) valor del estadígrafo.	52
<b>Tabla 4.</b> Número de individuos adultos capturados mensualmente por especie y su condición reproductiva.	54
<b>Tabla 5.</b> Correlación entre número de individuos de cada categoría sexual y la abundancia observada para cada una de las especies de la comunidad. Los números en negritas indican las correlaciones significativas. (P) probabilidad del estadígrafo, (r) índice de correlación, y (t) valor del estadígrafo.	61
<b>Tabla 6.</b> Correlación entre número de individuos de cada categoría sexual y la diversidad de la comunidad. Los números en negritas indican las correlaciones significativas. (P) probabilidad del estadígrafo, (r) índice de correlación, y (t) valor del estadígrafo.	62
<b>Tabla 7.</b> Diversidad de condiciones reproductivas mensual para cada especie de la comunidad durante el periodo de muestreo. En la parte final de la tabla se observa el promedio de diversidad de condición reproductiva por mes.	63
<b>Tabla 8.</b> Correlación RMA entre diversidad de condiciones reproductivas de cada especie y la diversidad de la comunidad. Al final de la tabla se observa la correlación RMA entre el promedio de diversidad de condiciones reproductivas y la diversidad de la comunidad. (P) probabilidad del estadígrafo, (r) índice de correlación, y (t) valor del estadígrafo.	65
<b>Tabla 9.</b> Dieta por especie, para especies insectívoras, los números representan la cantidad de partes de insectos encontradas. Los círculos indican el orden de mayor a menor cantidad de partes de insectos encontradas; los cuatro círculos son el orden más consumido. NP = no presente y P = presente	66
<b>Tabla 10.</b> Características alares por especie, valores promedio y error estándar	67
<b>Tabla 11.</b> Promedio y error estándar de las características alares por grupo.	69

## 1. Resumen

En este trabajo llevamos a cabo el monitoreo de una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales durante quince meses consecutivos, con el objetivo de Identificar si la composición, estructura y diversidad de la comunidad, así como la coexistencia entre las especies que la componen, están determinadas por la conservación del nicho ecológico, o por la segregación competitiva entre especies. Planteamos como hipótesis tres posibles causas de coexistencia que pudieran ocurrir entre las especies que componen la comunidad. Las primeras dos ocurrirían cuando la conservación del nicho y la segregación competitiva actúen de forma excluyente. Cuando todos, y si no la mayoría de los ejes del nicho realizado sean similares entre especies, entonces adjudicaríamos como mecanismo de coexistencia a la conservación de nicho, por otra parte, si todos los ejes del nicho realizado entre especies se segregan, entonces adjudicaríamos como mecanismo de coexistencia a la segregación competitiva. La tercera posibilidad, ocurriría cuando ambos mecanismos actúen de forma sinérgica para favorecer la coexistencia, donde podríamos observar solapamiento en solo un eje del nicho realizado (*ej.* trófico), y segregación en los demás ejes del nicho (espacial, temporal y reproductivo).

Para la descripción del nicho realizado de cada especie efectuamos lo siguiente. En el eje trófico, se describió e identificó el contenido estomacal de las especies *Mormoops megalophylla* y *Pteronotus mesoamericanus* bajo observaciones en microscopio, para la especie *Natalus mexicanus* utilizamos la descripción de contenidos estomacales cuantitativos reportados en literatura, por último, para las especies *Diphylla ecaudata*, *Desmodus rotundus* y *Glossophaga soricina*, se describió la composición de dieta mediante información cualitativa disponible en la literatura. Con esta información se realizaron análisis de similitud para describir las diferencias o similitudes entre las especies respecto a su dieta. En el eje espacial, se correlacionaron por medio de un análisis canónico de correspondencia las características morfológicas alares y la selección de alimento, donde se infirieron las posibles aerósferas de forrajeo de cada especie. Con base en estos análisis,

identificamos las posibles similitudes y diferencias entre especies en el eje espacial. Para describir el eje temporal, se identificaron los pulsos de salida de las especies desde el interior de la cueva, y se efectuaron análisis de similitud para identificar las similitudes y diferencias entre especies sobre este eje del nicho realizado. En el eje reproductivo, se analizaron los incrementos temporales de abundancia relativa durante los procesos reproductivos de cópula, preñez, lactancia y post lactancia para cada una de las especies presentes en la cueva. Por último, analizamos si es que existen similitudes o diferencias a en el tiempo durante los incrementos de abundancia relativa, derivados de los procesos reproductivos entre las especies de la comunidad.

Pudimos identificar cuatro ensambles que componen la comunidad de murciélagos cavernícolas. En el ensamble de murciélagos cavernícolas insectívoros de vuelo facultativo, y en el ensamble de murciélagos cavernícolas hematófagos de vuelo en áreas semi-abiertas, encontramos que la influencia sinérgica entre la conservación de nicho y la segregación competitiva, son el mecanismo que influencia la coexistencia de estas especies. Por otra parte, en el ensamble de murciélagos cavernícolas artropodívoros de vuelo en sotobosque, y en el ensamble de murciélagos cavernícolas nectarívoros de vuelo facultativo, encontramos claramente que el mecanismo de segregación competitiva es el que explica la coexistencia de estas especies dentro de la comunidad. Con base en nuestros resultados podemos concluir que, en la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales se promueve la coexistencia debido a la acción sinérgica entre la conservación de nicho y la segregación competitiva, lo que confirma nuestra tercera hipótesis.

**Palabras clave:** Coexistencia, Competencia, Conservación de nicho, Morfometría alar, Mormoopidae, Natalidae, Segregación competitiva.

## 2. Abstract

In this work we carry out the monitoring of a neotropical cave dwelling bat community during fifteen consecutive months, with the aim to identifying if the composition, structure and diversity of the community, as well the coexistence between the species that compose it, are determined by the conservation of the ecological niche, or by competitive segregation between species. We hypothesize three possible causes of coexistence that could be between the species that make up the community. The first two would be when niche conservation and competitive segregation act in an exclusive way. When all, and if not the most axes of the realized niche are similar across species, then we would adjudge niche conservation as a coexistence mechanism. On the other hand, if all axes of the realized niche across species are not similar, then we would adjudge as coexistence mechanism to competitive segregation. The third possibility would occur when both mechanisms act synergistically to favor coexistence, where we could observe overlapping in only one axis of the realized niche (ex. trophic), and segregation in the other axes of the niche (spatial, temporal, and reproductive).

Methodologically, we perform an alpha diversity analysis every month, where we describe the monthly and seasonal variations in the structure, composition and diversity of the community. We also explain these variations respect environmental temperature and relative humidity, food availability and reproductive aspects, for each species of bat.

To describe the realized niche of each species we carry out the following. In the trophic axis, the stomach contents of *Mormoops megalophylla* and *Pteronotus mesoamericanus* were described and identified under microscope observations, for *Natalus mexicanus* we used the description of quantitative stomach contents reported in the literature, finally, for *Diphylla ecaudata*, *Desmodus rotundus* and *Glossophaga soricina*, the composition of the diet was described using qualitative information available in the literature. With this information, a similarity analysis was performed to describe the differences or similarities between the species respect to their diet. In the spatial axis, were correlated through a canonical correspondence

analysis between wing morphology characteristics and food selection, where the possible foraging aerospheres of each species were inferred. Based on these analyses, we identify possible similarities and differences between species on the spatial axis. To describe the temporal axis, the exit pulses from the cave of each species were identified, and a similarity analysis was conducted to identify the similarities and differences between species on this axis of the realized niche. In the reproductive axis, the temporal increases in relative abundance during the reproductive processes of copulation, pregnancy, lactation and post lactation were analyzed for each of the species present in the cave. Finally, we analyze whether there are similarities or differences over time during these increases in relative abundance among the species in the community.

In our results we observe that the variations in the diversity, structure and composition community are mostly associated with changes in relative abundance during the reproductive processes. In addition, we found an inversely proportional relationship between the diversity community and the accumulation of reproductive processes by the species inside the cave.

We were able to identify four assemblages that compound the community. In the assemblage of insectivorous cave dwelling bats with facultative flight, and in the assemblage of hematophagous cave dwelling bats with flight in semi-open areas, we found that the synergistic influence between niche conservation and competitive segregation are the mechanism that influences the coexistence of these species. On the other hand, in the assemblage of arthropodivorous cave dwelling bats that flying in the undergrowth, and in the assemblage of nectarivorous cave dwelling bats with facultative flight, we clearly found that the competitive segregation mechanism justifies the coexistence of these species within the community. Based on our results, we can conclude that, in the neotropical cave dwelling bat community the coexistence is promoted due to the synergistic action between niche conservation and competitive segregation, which confirms our third hypothesis.

**Keywords:** Coexistence, Competition, Niche conservation, Wing morphometry, Mormoopidae, Natalidae, Competitive segregation.



### 3. Introducción

Uno de los temas ecológicos a nivel comunidad que han mantenido la atención de los investigadores durante años, busca responder la pregunta ¿Cómo se componen y estructuran las comunidades biológicas? (Weiher y Keddy 1999; Gotelli y McCabe 2002). Desde los años 70's se han descrito dos posibles hipótesis que pueden dar respuesta a esta pregunta, las cuales conllevan dos enfoques distintos. El primero consiste en un enfoque determinístico, donde las variables ambientales y las posibles interacciones biológicas determinan la estructura y composición de las comunidades biológicas (Diamond 1975) y el otro no determinístico, donde la estructura y composición de las comunidades son determinadas principalmente por el azar (Simberloff y Boecklen 1981).

En comunidades de murciélagos, se ha reportado que las diferenciaciones climáticas dentro de un gradiente altitudinal (Stevens y Willig 2000) es uno de los principales factores determinísticos sobre la estructura y composición de las comunidades a escala regional. Y en una escala local, los principales factores determinísticos que promueven la estructuración de las comunidades son, la heterogeneidad del paisaje (Castro-Luna *et al.* 2006; López-González *et al.* 2015; Beilke *et al.* 2021), interacciones interespecíficas (Arlettaz *et al.* 2000; Bloch *et al.* 2011; Denzinger *et al.* 2018) y la disponibilidad y repartición de recursos (Patterson *et al.* 2003; Rakotoarivelo *et al.* 2007; Orr *et al.* 2016). Sin embargo, también se han registrado evidencias científicas que apoyan que, la estructura y composición de comunidades de murciélagos tropicales pueden estar determinadas por eventos aleatorios a escala regional (Gotelli y McCabe 2002; Meyer y Kalko 2008; Ulrich *et al.* 2017), y dentro de escalas locales (Moreno *et al.* 2006).

La comprobación de ambos enfoques, determinístico y no determinístico, se han realizado principalmente con dos métodos de análisis distintos. Mientras que la comprobación no determinística se ha desarrollado principalmente por medio de modelaciones matemáticas y análisis de presencia ausencia de especies (*ej.* Gotelli y McCabe 2002; Moreno *et al.* 2006; Meyer y Kalko 2008; Ulrich *et al.* 2017), las evidencias científicas que apoyan que los factores determinísticos son los

responsables en la estructuración de una comunidad de murciélagos tropicales, lo hacen por observaciones directas, donde se describen algunos ejes del nicho realizado y las posibles interacciones entre especies (ej. Adams y Thibault 2006; Bloch *et al.* 2011; Mancina *et al.* 2012). Es posible que con este último método, mediante observaciones directas de las especies, se puedan contrastar los enfoques determinístico y no determinístico. Al describir y contrastar las teorías de segregación de nicho realizado (Hardin 1960), teoría con enfoque determinístico. Y la teoría de conservación de nicho (Wiens y Graham 2005), teoría con enfoque no determinístico, que se refiere a la tendencia de las especies a retener características ecológicas ancestrales. Aunque ambas teorías se han comprobado para murciélagos con distribución tropical, (ej. Arlettaz *et al.* 2000; Bloch *et al.* 2011; Mancina *et al.* 2012; Salinas-Ramos *et al.* 2015; Denzinger *et al.* 2018), no existen estudios que comparen ambas teorías en comunidades de murciélagos cavernícolas neotropicales, donde no queda del todo claro, cuál de estas dos teorías pudiera promover la coexistencia de estas especies, debido a lo siguiente.

En comunidades de murciélagos cavernícolas neotropicales la hipótesis de segregación competitiva no explica la coexistencia de especies que tienen alto solapamiento en distintos ejes del nicho realizado, por ejemplo, entre las especies de la familia Mormoopidae, ya que, 1) comparten distribución entre los ecosistemas que ofrece la región neotropical (Ortega y Arita 1998), 2) son murciélagos cavernícolas estrictos (Ladle *et al.* 2012), 3) forman colonias numerosas en los refugios, desde cientos hasta miles de individuos (Arita 1993; Torres-Flores y Santos-Moreno 2017), 4) pertenecen al gremio alimenticio insectívoro y, 5) se asocian a vuelos y actividad de forrajeo en aerósferas estructuralmente complejas (Norberg y Rayner 1987; Mancina *et al.* 2012; Marinello y Bernard 2014).

Por otra parte, la hipótesis de conservación de nicho, no explica la repartición o flexibilidad por parte de las especies para hacer uso de los recursos, lo que puede ocurrir entre especies filogenéticamente emparentadas o no emparentadas, por

ejemplo entre las tres familias más abundantes de estas comunidades, Mormoopidae, Natalidae y Phyllostomidae.

En esta tesis tomamos como modelo de estudio a la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales que habita la cueva denominada “El Vado de la Chachalaca”, ubicada en Veracruz, México. Para contrastar las hipótesis de conservación de nicho y segregación competitiva, con base en la descripción de los ejes trófico, espacial, temporal y reproductivo del nicho realizado para cada especie, durante un estudio longitudinal de 15 meses continuos. Y así, determinar cuál de ellas promueven la coexistencia entre estas especies.

## 4. Marco teórico

### 4.1 Orden Chiroptera

El orden Chiroptera es el segundo orden de mamíferos con mayor riqueza de especies, donde se han contabilizado alrededor de 1,400 especies, superado únicamente por el orden Rodentia, a nivel mundial (American Society of Mammalogists 2020). Las especies de murciélagos representan cerca del 27% del total de mamíferos del mundo (Burgin *et al.* 2018), y se distribuyen prácticamente en todo el mundo excepto en los polos. En el continente Americano, dentro de las regiones biogeográficas neártica y neotropical, se encuentran solo murciélagos del suborden Microchiroptera (Simmons 2005). Las familias de este orden que se distribuyen a lo largo del continente Americano son: Emballonuridae, Phyllostomidae, Mormoopidae, Noctilionidae, Furipteridae, Thyropteridae, Natalidae, Molossidae y Vespertilionidae (Ortega y Arita 1998).

En México se encuentran alrededor de 535 especies de mamíferos que representan aproximadamente el 13 % de las 4,381 especies que existen en el mundo (CONABIO 2021). De las especies de mamíferos que residen en el país, cerca de 140 especies pertenecen al orden Chiroptera (Medellín *et al.* 2008; Álvarez-Castañeda *et al.* 2017), y representan aproximadamente el 25.7% de los mamíferos de este territorio. Además, encontramos a ocho de las nueve familias de murciélagos que se distribuyen a lo largo de todo el continente americano, la única familia que no está presente es la familia Furipteridae (Ortega y Arita 1998; Novaes *et al.* 2012).

Dentro de la región neártica en México se distribuyen principalmente dos familias de murciélagos, la familia Molossidae y Vespertilionidae (Patten 2004). Las especies de estas familias se desarrollan generalmente en bosques templados, son en su mayoría de dieta insectívora, todos de hábitos nocturnos y presentan sistema de ecolocalización. Dentro de las áreas que corresponden a la zona neotropical encontramos principalmente a seis familias, Emballonuridae, Phyllostomidae, Mormoopidae, Noctilionidae, Natalidae y Thyropteridae (Ortega y Arita 1998; Patten 2004). Las especies de estas familias representan a los cinco gremios alimenticios

insectívoro, frugívoro, nectarívoro, carnívoro y hematófago (Kunz *et al.* 2011) y se distribuyen principalmente a lo largo de las vertientes costeras del golfo y del pacífico, además del sur y sureste del país (Ortega y Arita 1998). Donde habitan en selvas bajas, medianas y altas, así como, ecosistemas semi desérticos y matorrales xerófilos (Kunz *et al.* 2011).

Ecológicamente, los murciélagos tienen un gran impacto en los ecosistemas donde habitan. Las interacciones principales de estos organismos con el ambiente están fuertemente relacionadas con dos eventos ecológicos. El primero, los murciélagos sustentan el alimento, al ser presas, de una gran cantidad de especies, por ejemplo, aves, reptiles, mamíferos y artrópodos (*ej.* Scrimgeour *et al.* 2012; Spitzenberger *et al.* 2014). Además, los murciélagos al orinar y defecar al interior de las cuevas proporcionan el mayor insumo de materia orgánica que sustenta toda una red trófica al interior de los refugios (Rodríguez-Durán 2009). El segundo evento, está relacionado con las actividades de forrajeo de los murciélagos. Los murciélagos frugívoros se alimentan de los frutos de al menos 549 especies de plantas neotropicales (Lovoba *et al.* 2009), siendo estos un importante vector de dispersión de semillas de estas plantas, Ejemplo de esto, es que más del 88% de las plantas leñosas que habitan en los trópicos dependen de la dispersión de sus semillas por vectores vertebrados principalmente aves y murciélagos (Galindo-González *et al.* 2000; Abedi-Lartey *et al.* 2016). Se ha observado que este proceso de zoocoría genera la reforestación natural de los ecosistemas cuando tienen alteraciones naturales como ciclones y huracanes, así como, desmonte, cambio de uso de suelo o incendios (Galindo-González *et al.* 2000; García *et al.* 2000; Aguilar-Garavito *et al.* 2014).

Los murciélagos insectívoros cumplen un servicio ecosistémico de control de plagas y enfermedades. Se sabe que pueden comer 1/3 de su peso corporal de insectos (Kunz *et al.* 2011), y que al extrapolarlo a una colonia de murciélagos de más de 10 mil individuos, entonces la colonia pudiera alimentarse de aproximadamente 50 toneladas de insectos por noche. Lo que regula la población de insectos en el ecosistema, donde se disminuye la presencia de insectos vectores de

enfermedades zoonóticas como el dengue, paludismo, rabia, zika y chikunguya (Reiskind y Wund 2009; Gonsalves *et al.* 2013), e insectos plaga que afectan a los cultivos de maíz, algodón, arroz, jitomate, trigo entre otros (Boyles *et al.* 2013). Inclusive, se estima que la ausencia de este servicio ecosistémico por parte de los murciélagos insectívoros podría representar pérdidas agrícolas de aproximadamente 3,700 millones de dólares al año, solo en América del norte (Cleveland *et al.* 2006; Boyles *et al.* 2011).

Los murciélagos nectarívoros de la subfamilia Glossophaginae cuando se alimentan de diferentes flores, disemina el polen entre estas efectuando la polinización (Von Helversen y Winter, 2005). La polinización realizada por los murciélagos favorece la reproducción sexual de las plantas, permitiendo la variabilidad genética (Sánchez y Álvarez 2000), evento importante para la permanencia de especies en peligro de extinción, por ejemplo, del *Agave tequilana* (Trejo-Salazar *et al.* 2016).

#### **4.2 Comunidad de murciélagos cavernícolas como modelo de estudio**

La comunidad de murciélagos ha tomado mucho interés entre los investigadores desde hace ya algunas décadas, principalmente porque son de fácil acceso para su estudio, ya que están presentes en la mayoría de los ecosistemas y son comunidades altamente abundantes. Algunas de las características por las cuales la comunidad de murciélagos se usa como modelo de estudio tanto biológico como ecológico son las siguientes.

En los procesos biológicos destacan la variedad de patrones reproductivos, estrategias de apareamiento, desplazamientos temporales en fecundación e implantación, cuidado parental, hibernación y torpor (McCracken y Wilkinson 2000). Además, de forma funcional, por ejemplo, sistemas de ecolocalización, dinámica de vuelo, anatomía y fisiología (Fenton y Simmons 2014) entre otras.

Desde una perspectiva ecológica, se han estudiado sobre interacciones intra e interespecíficas dentro de los ecosistemas, segregación de nicho y ecología funcional (Stevens *et al.* 2004; Smirnov y Vekhnik 2011; Burton y Thomas 2018), evolución (Dávalos 2006; López-Wilchis *et al.* 2016), como indicadores de perturbación (Castro-Luna *et al.* 2006; Ripperger *et al.* 2013; Meyer 2014), y

ecología de enfermedades zoonóticas (Calisher *et al.* 2006; Turmelle y Olival 2009; Anthony *et al.* 2013).

En esta tesis usaremos a la comunidad de murciélagos neotropicales cavernícolas como grupo de estudio para analizar y describir patrones relacionados con la composición y estructuración de comunidades, así como la identificación de mecanismos de coexistencia por segregación o conservación de nicho. Elegimos este grupo de estudio debido a que las especies más numerosas y frecuentes de estas comunidades (mormoópidos y natálidos), tienen una gran similitud en sus funciones ecológicas. Por ejemplo, son organismos cavernícolas estrictos (Torres-Flores *et al.* 2012; Ladle *et al.* 2012), son insectívoros (Rolfe y Kurta 2012), comparten áreas de forrajeo (Moreno *et al.* 2006; Carvalho *et al.* 2013; Marinello y Bernard 2014) y algunas de las especies que componen esta comunidad cumplen sus procesos reproductivos de forma estacional con ciclos monoestrales (Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020). Lo que sugiere interacciones competitivas que podemos analizar entre estas especies. Por otra parte, en las comunidades de murciélagos cavernícolas neotropicales podemos encontrar especies que tienen diferente intensidad de interacción competitiva entre ellos, desde especies que pueden ser nulos competidores ecológicos, por ejemplo, entre las especies de las subfamilias Desmodontinae y Glossophaginae, especies medianamente competitivas (Natalidae y Mormoopidae) y por último, especies altamente competitivas, con alto sobrelapamiento de nicho realizado, como *Mormoops megalophylla* y *Pteronotus mesoamericanus*.

Por lo tanto, y en teoría, esta comunidad nos permite observar un escenario competitivo entre especies, en diferentes ejes del nicho realizado. Lo que proporciona un modelo comunitario inmejorable para describir los distintos procesos, patrones o estrategias que realizan las especies para disminuir la competencia y favorecer la coexistencia.

#### **4.3 Estructura, composición y coexistencia en las comunidades biológicas**

La comunidad biológica es el séptimo nivel de organización propuesto por Odum (1992). Este nivel de organización está ubicado por encima del nivel poblacional y

está integrado por el conjunto de dos o más poblaciones. La comunidad biológica ha tenido diferentes definiciones a lo largo del tiempo (Clements 1916; Gleason 1926; Tansley 1935; Whittaker 1970; McArthur 1971). Sin embargo, la forma más simple de la definición es: Conjunto de especies que interactúan entre sí y con el medio ambiente, en un lugar y tiempo determinado (Tansley 1935). Las características de esta definición que no posee ningún otro nivel de organización inferior son: 1) la definición tiene un carácter inclusivo e integrativo el cual considera a diferentes especies como un grupo de especies, 2) define al conjunto de especies en una escala espacio-temporal, 3) describe al conjunto de especies y las posibles interacciones entre ellas y con el medio ambiente, 4) es un conjunto de especies autónomo y autorregulado, 5) el grupo de especies tiene una composición determinante la cual se asemeja entre ecosistemas similares, y 6) la comunidad posee propiedades emergentes resultantes de la interacción de componentes individuales (Tansley, 1935; Odum 1992).

El análisis de una comunidad biológica es complejo, ya que es casi imposible identificar una comunidad biológica en lo práctico. Además, no es sencillo identificar los límites de una sola comunidad en el espacio o tiempo, y analizar todas las variables e interacciones entre especies de diferentes órdenes taxonómicos es casi imposible. Sin embargo, para hacer posible el análisis de comunidades biológicas se han descrito definiciones operativas de las comunidades que facilitan su estudio. Algunos grupos de especies que se usan comúnmente para el estudio de las comunidades son: gremios, grupos funcionales, ensamblajes y ensambles.

Definir a una comunidad por el orden taxonómico no es lo correcto (*ej.* Comunidad de aves, comunidad de murciélagos). Patterson *et al.* (2003) definen a este conjunto de especies que coexisten y comparten un mismo orden taxonómico como ensamblaje (*ej.* Ensamblaje de murciélagos, ensamblaje de aves). Por otra parte, dentro del ensamblaje existen grupos de especies que comparten recursos específicos, como el recurso trófico (gremio), a este grupo de especies lo definen como ensamble. Por último, los grupos funcionales refieren a la agrupación de especies que pueden pertenecer a diferentes órdenes taxonómicos, pero que



desempeñan un papel ecológico similar o redundante en el ecosistema (Tilman 2001).

El análisis de una comunidad biológica aporta información para explicar la distribución y abundancia de las especies en tiempos ecológicos, con base en las interacciones biológicas y condiciones abióticas que determinan la permanencia de las especies en el ecosistema (Stevens *et al.* 2003; Rodrigues Coelho *et al.* 2018). Existen tres modelos de análisis que describen y comparan la estructura, composición y diversidad de las comunidades desde distintas resoluciones de escala espacial, los cuales se conocen como análisis de diversidad alfa, diversidad beta y diversidad gama (Moreno 2000). El análisis de una comunidad a escala local se lleva a cabo generalmente por medio del análisis de alfa diversidad, mientras que el análisis de beta diversidad es más usado al describir comunidades en un paisaje heterogéneo, el cual puede ser a escala local o regional, donde se observan recambios y similitudes de especies dentro de un gradiente, por ejemplo, un gradiente de perturbación, temperatura, o altitudinal. Por último, el análisis de gamma diversidad está relacionado con escalas regionales donde se analizan comunidades entre diferentes biomas eco-regiones o a nivel global.

El análisis de diversidad alfa, el cuál usaremos en esta investigación, se basa en la descripción de la composición y estructura de la comunidad. La composición hace referencia a la presencia de especies en la comunidad, mientras que la estructura, describe la abundancia relativa de cada una de las especies presentes (Moreno 2000). Para describir la composición y estructura de una comunidad es necesario estimar algunas propiedades emergentes de este nivel de organización, las cuales se conocen como atributos de la comunidad. Riqueza de especies (S), abundancia (N), equidad (J), dominancia (D), y diversidad (H) (Moreno 2000). La descripción de una comunidad bajo este esquema de atributos permite comparar la estructura y composición de diferentes comunidades distribuidas en distintas regiones, compartiendo o no el mismo ecosistema (Moreno 2000). Sin embargo, el análisis de estos atributos solo representa un instante en el tiempo. En la actualidad se realizan análisis de alfa diversidad a través del tiempo por medio de análisis semanales,

mensuales o anuales que permiten identificar cambios de los atributos en una comunidad a través del tiempo.

Una vez identificadas las variaciones en la composición y estructura de las comunidades, estas se intentan explicar con base en las interacciones interespecíficas (Gotelli y McCabe 2002), así como con la disponibilidad de recursos (Carter *et al.* 2004; Adams y Thibault 2006; Bergeson *et al.* 2013) y la presencia de ciertas condiciones ambientales (McCain 2007), que en conjunto pueden favorecer o no, la presencia de especies en el ecosistema. También existen otras variables a considerar como la fragmentación y perturbación antrópica, (Gorresen y Willing 2004; Brändel *et al.* 2020), o el calentamiento global (Sherwin *et al.* 2013; Peixoto *et al.* 2018), entre otras.

Uno de los ejes de estudio en el análisis de comunidades que ha cobrado mayor importancia, busca resolver las preguntas, ¿Cómo es que se integran las comunidades biológicas? y ¿cuáles son los factores que determinan la estructura de las comunidades? Existen dos hipótesis que pueden dar explicación a estas preguntas, la primera tiene un enfoque determinista, en el cual se menciona que la formación de una comunidad está determinada por las interacciones, recursos y condiciones presentes en el ecosistema (Diamond, 1975). La segunda hipótesis tiene un enfoque no determinístico, el cual menciona que todas las especies tienen la misma capacidad y posibilidad de ocupar los recursos disponibles en el ambiente (equivalentes ecológicos). Por lo tanto, cualquier especie puede habitar cualquier ecosistema de forma aleatoria, y la composición y estructura de una comunidad depende del azar (Simberloff y Boecklen 1981). Existen evidencias científicas que apoyan cada una de ambas hipótesis. Dentro del enfoque determinista se ha observado que las comunidades pueden tener diferentes factores determinantes que explican la estructura y composición de las comunidades. En una escala regional se ha encontrado que procesos como factores climáticos, tasas de extinciones locales, migración, edad de la comunidad e historia evolutiva, son los principales factores que determinan una comunidad (Grimshaw y Higgins 2017). Mientras que a escala local, intervienen procesos como, la competencia (Stevens y

Willing 2000; Klotz *et al.* 2019), variabilidad ambiental (McCain 2007; Stevens y Amarilla-Stevens 2012), y disponibilidad de recursos (Tschapka 2004; Bergeson *et al.* 2013).

En el enfoque no determinista se ha observado que a escala regional, el azar es el responsable de la formación de ensamblajes, a lo que se le conoce como reservorios de especies anidadas (Gotelli y McCabe 2002; Meyer y Kalko 2008), especies que se desarrollan en un área determinada y que son potencialmente capaces de desarrollarse en otro sitio que proporcione las mismas condiciones del hábitat (Zobel 2016). Aunque también, a escala local se ha observado que algunos ensambles no difieren en su composición y estructura del reservorio de especies anidadas de la región, lo que confirma que es posible que a escala local el azar también sea el responsable de la estructura y composición de las comunidades (Gotelli y McCabe 2002; Moreno *et al.* 2006; Meyer y Kalko 2008).

Para identificar si un ensamble local se diferencia del reservorio de especies anidadas, es importante identificar los patrones de co-ocurrencia y coexistencia entre las especies de la comunidad, los cuales se analizan principalmente sobre la teoría de nicho ecológico (Hutchinson 1959) y la teoría clásica de competencia (Hardin 1960).

Grinnell (1917) menciona que el nicho consiste en el conjunto de condiciones donde se desarrolla una especie, Hutchinson (1959) concuerda con Grinnell, y denomina a este concepto como nicho fundamental, el cual describe como un hipervolumen que tiene  $n$  número de dimensiones donde cada dimensión se refiere a la disponibilidad de recursos y presencia de condiciones que requiere cada especie para sobrevivir, todo esto en ausencia de interacciones interespecíficas. Sin embargo, Hutchinson (1959) también describe el nicho realizado, que consiste en una reducción del nicho fundamental debido a interacciones interespecíficas como la competencia.

La teoría clásica de competencia (Hardin 1960) menciona que las especies que tienen alta similitud entre los diferentes ejes del nicho realizado no podrían coexistir en un espacio y tiempo determinado, debido a que es una interacción en la que

ninguna de las especies que participan se ve favorecida de ninguna forma. Por lo tanto, una opción que tienen las especies es disminuir o evitar la competencia para permanecer en el ecosistema, de lo contrario ocurre el fenómeno de exclusión competitiva, donde es posible la extinción local o regional de las especies (Beaudrot *et al.* 2013). Numerosas investigaciones han dedicado sus esfuerzos para describir cuáles son los mecanismos que promueven la disminución competitiva, y permiten la coexistencia entre las especies dentro de las comunidades, donde se destaca la segregación competitiva en los ejes del nicho realizado, trófico (Ashrafi *et al.* 2011; Andreas *et al.* 2012; Rolfe y Kurta 2012; Clare *et al.* 2014; Rolfe *et al.* 2014), espacial (Kalko *et al.* 2008; Carvalho *et al.* 2013; Marinello y Bernard 2014) y temporal (Adams y Thibault 2006; Kapfer y Aron 2007; Corso *et al.* 2010; Núñez-Novas *et al.* 2016). Sin embargo, también existe evidencia de que la coexistencia de especies en los ensamblajes a escala local puede no estar determinada por la segregación de nicho derivado de la competencia, lo que se conoce como nicho neutral (Adler *et al.* 2007; Krishna *et al.* 2008). Un argumento de esto es el concepto de conservación de nicho (Wiens y Graham 2005; Wiens *et al.* 2010; Stevens 2011; Peterson 2011), donde se menciona que puede existir coexistencia entre especies que no presentan diferenciación en ninguno de los ejes del nicho realizado, debido a una especialización de nicho en el pasado, “el fantasma de la competencia” (Morris 1999). Por ejemplo, lo que ocurre entre ratones, musarañas y ardillas en la selección trófica de granivoría (Howe y Brown 2001). O también, a que especies filogenéticamente emparentadas pueden retener a través del tiempo la especialización de los ejes del nicho desde un ancestro evolutivo en común (Wiens y Graham 2005). Por ejemplo, lo que ocurre entre la selección trófica de algunos mormoópodos (Salinas-Ramos *et al.* 2015).

Los métodos que se han utilizado para identificar de forma comparativa si la coexistencia entre especies es promovida por la segregación competitiva o por el azar, en su mayoría han sido modelados matemáticamente por matrices de presencia ausencia de especies, dejando un poco al margen la observación directa sobre las diferencias o similitudes entre los diferentes ejes del nicho realizado (*ej.* Gotelli y McCabe 2002; Moreno *et al.* 2006; Meyer y Kalko 2008; Ulrich *et al.* 2017),

inclusive se ha mencionado que estas modelaciones necesitan ser complementadas, o son complementos de trabajos con observaciones directas entre las especies (Gotelli y McCabe 2002; Ulrich *et al.* 2017). Por otra parte, numerosas investigaciones que confirman la segregación competitiva entre especies en los ejes del nicho trófico, espacial y temporal, lo hacen por medio de la identificación y descripción de similitudes o diferencias entre los ejes de cada especie en la comunidad (Adams y Thibault 2006; Kapfer y Aron 2007; Kalko *et al.* 2008; Corso *et al.* 2010; Ashrafi *et al.* 2011; Andreas *et al.* 2012; Rolfe y Kurta 2012; Carvalho *et al.* 2013; Clare *et al.* 2014; Marinello y Bernard 2014; Rolfe *et al.* 2014; Núñez-Novas *et al.* 2016), desafortunadamente, en ocasiones esto solo se hace entre dos o máximo tres especies, en tiempos de muestreo discretos y no continuos, además de que solo se analizan pocos ejes del nicho realizado (*ej.* Jacobs y Barclay 2009; Ashrafi *et al.* 2011; Rolfe y Kurta 2012; Andreas *et al.* 2013). Por último, muy pocos estudios han confirmado la conservación de nicho como mecanismo de coexistencia desde la observación diferencial entre los ejes del nicho realizado (*ej.* Salinas-Ramos *et al.* 2015). En esta investigación compararemos las teorías de conservación de nicho y segregación competitiva mediante la descripción y comparación de cuatro ejes del nicho realizado en una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales.

#### **4.4 Descripción de los ejes del nicho trófico, espacial, temporal y reproductivo en murciélagos**

##### **4.4.1 Tráfico**

Las metodologías que se han utilizado sobre la descripción de la dieta en murciélagos han evolucionado durante el tiempo, y se han especializado respecto al gremio alimenticio de la especie que se quiere analizar, y sobre la resolución del análisis a la que se pretende llegar. De los métodos generalmente usados para especies insectívoras, frugívoras y nectarívoras, destaca el análisis bajo microscopio de heces y contenidos estomacales (Whitaker *et al.* 1996; 2003; Feldhamer *et al.* 2020), los cuales representan una resolución limitada en la determinación de los organismos consumidos, por ejemplo, identificación de artrópodos a nivel de orden, o identificación de polen a nivel de familia (López y Vaughan 2007). Sin embargo son ampliamente usados porque permiten identificar

similitudes y diferencias en la dieta entre las especies de murciélagos. En los últimos años, se ha optado por realizar identificación molecular sobre muestras fecales (ej. Rolfe *et al.* 2014; Clare *et al.* 2014), lo que promueve una resolución más específica pudiendo identificar a nivel de especie los organismos consumidos, sin embargo, este método es costoso y es utilizado para identificación específica en la dieta de los murciélagos. En esta investigación describiremos el eje trófico mediante el análisis de contenidos estomacales bajo microscopio.

#### 4.4.2 Espacial

El eje espacial del nicho realizado en las comunidades de murciélagos está íntimamente relacionado con el espacio aéreo en el que los murciélagos realizan las actividades de forrajeo durante la noche, lo que se conoce como aerósferas de forrajeo (Kalko *et al.* 2008; Carvalho *et al.* 2013). Sin embargo, de forma práctica es complicado identificar las áreas de vuelo de los murciélagos, en primer lugar porque son organismos de alta vagilidad, capaces de recorrer decenas de km<sup>2</sup> por noche para conseguir su alimento (Nicholls y Racey 2006) y en segundo lugar, la identificación de especies durante el vuelo es casi imposible. Aunque existen métodos de captura como el trampeo con redes a diferentes estratos arbóreos (Flaquer *et al.* 2007), e identificación de vocalizaciones por medio de dispositivos electrónicos (Sherwin *et al.* 2000), estos métodos son limitados en áreas de detección. Uno de los métodos más efectivos es la radiotelemetría (Nicholls y Racey 2006; Dressler *et al.* 2016), sin embargo, este método es costoso y no deja de ser invasivo para los individuos. Una opción frecuentemente usada, y que utilizamos en esta investigación, es el uso de análisis ecomorfológicos, que de forma indirecta pueden aportar información de las aerósferas de forrajeo y de los desempeños de vuelos de las especies (Norberg y Rayner 1987; Moreno *et al.* 2006; Mancina *et al.* 2012; Carvalho *et al.* 2013; Marinello y Bernard 2014; Furey y Racey 2016; Gager *et al.* 2016).

La ecomorfología describe la relación causal que existe entre los diferentes diseños estructurales de los individuos con el comportamiento y desempeño que tienen estos para explorar su hábitat (Norton 1995). Esta disciplina estipula que de manera multifactorial, la forma y tamaño de las estructuras anatómicas determinan el

desempeño funcional del organismo (Swartz *et al.* 2003). El análisis ecomorfológico puede considerar estructuras particulares de un organismo, así como, una caracterización completa o exhaustiva de todo un sistema estructural anatómico que expliquen las funciones ecológicas del individuo (Swartz *et al.* 2003). En el caso de los murciélagos, analizar el tamaño y la forma de las alas permite describir la capacidad de vuelo (agilidad y maniobrabilidad) de cada especie (Norberg y Rayner 1987; Mancina *et al.* 2012), y las diferencias de capacidad de vuelo separa las aerósferas de forrajeo entre ellas, debido a que el espacio aéreo es un gradiente de complejidad estructural donde la morfología alar y el desempeño de vuelo de cada especie se ponen a prueba (Kalko y Handley 2001; Kalko *et al.* 2008; Carvalho *et al.* 2013). El desempeño de vuelo de los murciélagos está íntimamente relacionado con la actividad de forrajeo de dos formas: el desempeño de vuelo delimita la aerósfera en la que un murciélago puede volar para obtener su alimento, y condiciona su éxito para conseguirlo (Kalko y Handley 2001; Kalko *et al.* 2008; Mancina *et al.* 2012). Por lo tanto, describir la agilidad y la maniobrabilidad de vuelo y correlacionarlas con la dieta de cada especie, nos permite inferir de forma teórica las aerósferas de forrajeo que utilizan los murciélagos (Swartz *et al.* 2003; Kalko *et al.* 2008; Mancina *et al.* 2012).

#### *4.6.3 Temporal*

El eje temporal en los murciélagos está relacionado con el tiempo que invierten los individuos de cada especie a la actividad de forrajeo (Arriaga-Flores *et al.* 2012; Chávez-Estrada *et al.* 2019; Beilke *et al.* 2021). Sin embargo, medir esta temporalidad tiene las mismas complicaciones de muestreo que para el eje espacial. Una opción de monitoreo temporal, la cual usamos en esta investigación, es identificar los pulsos de salida desde el interior del refugio de las especies. Este método ha sido utilizado en diferentes investigaciones y tiene la suficiente resolución para identificar posibles sobrelapamientos o diferenciaciones en el eje temporal (Núñez-Novas *et al.* 2014; De la Cruz Mora 2021).

#### *4.4.4 Reproductivo*

Los aspectos reproductivos generalmente no son tomados en consideración desde una perspectiva comunitaria competitiva, debido a que no es posible una interacción

interespecífica de competencia en los procesos reproductivos entre diferentes especies. Sin embargo, podría ser posible identificar segregación temporal durante los procesos reproductivos entre las especies de la comunidad dentro del refugio.

En algunas especies cavernícolas neotropicales, principalmente entre las especies de las familias Mormoopidae y Natalidae, se ha observado que comparten el patrón reproductivo monoéstrico estacional (Torres-Flores *et al.* 2012; Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020). Lo que indica que estas especies restringen su periodo de cópula durante unos cuantos meses del año. Tomando esto en consideración, existe evidencia de que algunas de estas especies pueden incrementar significativamente sus abundancias poblacionales dentro de los refugios durante el periodo de cópula (Torres-Flores *et al.* 2012), debido a migraciones locales de los individuos (Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020). Lo que se explica por el sistema de apareamiento poligámico que desarrollan la mayoría de especies de murciélagos (McCracken y Wilkinson 2000), donde hembras y machos reproductivamente activos se congregan dentro de los refugios para llevar a cabo la cópula (McCracken y Wilkinson 2000; Torres-Flores *et al.* 2012; Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020). Lo que incrementa la abundancia relativa poblacional de cada especie dentro del refugio durante este periodo de tiempo (Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020). También se ha observado que posterior a este evento, disminuyen las abundancias relativas de cada especie, ya sea por migración desde el refugio de machos, hembras, o ambos (Boada *et al.* 2003; Torres-Flores *et al.* 2012; Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020).

Entonces, consideramos posible que entre especies que comparten patrón reproductivo y que restringen el periodo de cópula a unos pocos meses del año dentro del refugio (monoéstricos estacionales), exista un desplazamiento temporal de estos incrementos de abundancia relativa dentro del refugio. Si esto ocurre, entonces se podría decir que existe una posible segregación temporal dependiente durante los procesos reproductivos al interior del refugio.

En este trabajo identificaremos los incrementos y decrementos de abundancia relativa relacionados con los procesos reproductivos de cópula, preñez, lactancia y



post lactancia, y los compararemos de forma temporal entre especies. Esta diferenciación temporal denso dependiente es la que identificaremos como el eje reproductivo del nicho realizado para cada especie.

## 5. Planteamiento del problema

La hipótesis que actualmente son usadas para explicar la estructura y composición de las comunidades quedan relativamente marginadas al intentar explicar cómo es que se componen y estructuran las comunidades de murciélagos cavernícolas neotropicales debido a lo siguiente.

En primer lugar, estas comunidades están compuestas por especies filogenéticamente emparentadas como por especies no cercanamente emparentadas, que pueden compartir o segregar diferentes ejes del nicho realizado. La hipótesis de competencia clásica no explica la coexistencia de especies que tienen alto solapamiento de nicho realizado, por ejemplo, entre las especies de la familia Mormoopidae. Y la hipótesis de conservación de nicho, no explica la repartición o flexibilidad por parte de las especies para hacer uso de los recursos, lo que puede ocurrir entre especies filogenéticamente emparentadas o no emparentadas, con distribución, gremio y grupo funcional compartido, por ejemplo, entre las especies de la familia Natalidae y Mormoopidae.

En segundo lugar, y con referencia a las metodologías utilizadas en anteriores investigaciones, encontramos que la conservación de nicho se ha comprobado al analizar exclusivamente el solapamiento del eje trófico, donde solo se analiza la dieta de dos o máximo tres especies en periodos de tiempo discretos durante el año. Esto podría ocultar o disminuir las evidencias de segregación de nicho realizado por competencia, al no analizar más especies presentes en la comunidad, acotar la selección de alimento en ciertas temporadas del año, y analizar únicamente un eje del nicho realizado. Es por esto, que no queda del todo claro qué es lo que facilita la coexistencia entre las especies cavernícolas neotropicales, y surge la pregunta ¿La comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales está determinada por la coexistencia permitida por la conservación de nicho, o por la coexistencia derivada de la segregación competitiva?

En esta tesis cubrimos las deficiencias metodológicas antes mencionadas, y describimos durante quince meses consecutivos los ejes del nicho trófico, espacial,

temporal y reproductivo para cada una de las especies que componen una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales. Con esta información contrastamos ambas hipótesis para identificar cuál de ellas es la que determina la estructura, composición y diversidad de la comunidad, así como la coexistencia de las especies presentes.

## 6. Antecedentes

De entre de los estudios que apoyan la estructuración de la comunidad y coexistencia de las especies por azar y conservación de nicho en el ensamblaje de la familia Mormoopidae, encontramos que:

Moreno *et al.* (2006), mencionan que el ensamblaje de especies mormoópidos no se diferencia en su estructura y composición del reservorio de especies anidadas, por lo tanto, la estructura y composición de este ensamblaje está determinado principalmente por el azar. Inclusive en comunidades donde se desarrollan algunas especies de este ensamblaje, cumplen con el mismo patrón no determinístico (Frick *et al.* 2009), y que concuerda con buena parte de especies insectívoras con distribución neotropical (Meyer y Kalko 2008).

Por otra parte, existe evidencia científica que confirma sobrelapamiento de nicho trófico en diferentes especies de la familia Mormoopidae (Rolfe y Kurta 2012; Rolfe *et al.* 2014). Salinas-Ramos *et al.* (2015), argumentan que, debido a esta similitud de nicho trófico, la conservación de nicho prevalece como mecanismo de coexistencia entre estas especies.

Dentro de los estudios que apoyan que la estructuración de la comunidad y coexistencia de las especies es debido a la segregación competitiva dentro del ensamblaje, encontramos que:

Schnitzler y Kalko (2001), mencionan que, las especies mormoópidos presentan diferencias en sus sistemas de ecolocalización, lo que diferencia la predilección de alimento entre estas especies y disminuye la presión competitiva del sobrelapamiento del nicho trófico. Lo que concuerda con una diferenciación en aerósferas de forrajeo (Jennings *et al.* 2004).

Mancina *et al.* (2012), mencionan que existe diferenciación en morfología alar y sistemas de ecolocalización entre las especies de mormoópidos, que les ayudan a separar aerósferas de forrajeo y selección de alimento.

Magalhães De Oliveira *et al.* (2020), describen la especialización de nicho de *P. mesoamericanus*, que se puede diferenciar entre otras especies mormoópidos debido a segregación competitiva.

Por último, Girón Galván (2020), menciona que existe segregación en los ejes del nicho temporal y espacial, en tres especies de mormoópidos.

Como podemos observar, hay evidencia contradictoria de que en las especies predominantes de la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales se puede presentar tanto coexistencia por la conservación de nicho, como por la segregación competitiva. Donde no se puede discernir cuál de estos procesos promueve la coexistencia de estas especies.

## 7. Objetivos

### *Objetivo general*

Identificar si la coexistencia entre las especies de la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales está determinada por la conservación de nicho, o por la segregación competitiva entre especies.

### *Objetivos particulares*

1. Describir durante quince meses continuos la estructura, composición y diversidad de la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales que habitan la cueva “El Vado de la Chachalaca” en Veracruz, México.
2. Explicar las variaciones en abundancia absoluta, abundancia relativa, riqueza y diversidad de la comunidad con base en las variables de temperatura, humedad relativa, disponibilidad de alimento y actividad reproductiva.
3. Caracterizar el nicho realizado de cada especie que habita la cueva considerando los ejes, trófico (dieta), espacial (desempeño de vuelo y aerósfera de forrajeo), temporal (pulsos de salida de la cueva) y reproductivo (temporalidad de los procesos reproductivos al interior del refugio).
4. Analizar y evaluar las similitudes o diferencias que existen en el nicho realizado entre las especies que habitan la cueva, e identificar y describir los ensamblajes presentes en la comunidad.

## 8. Hipótesis

1. Si la coexistencia en la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales está determinada exclusivamente por la conservación de nicho, entonces encontraremos alta similitud en todos, y si no, en la mayoría de los ejes del nicho realizado entre especies, además de no poder distinguir ensambles dentro de la comunidad.
2. Si la coexistencia en la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales está determinada exclusivamente por la segregación competitiva, entonces encontraremos diferencias en todos, y si no, en la mayoría de los ejes del nicho realizado entre especies, y la formación de ensambles dentro de la comunidad es posible, donde cada uno de ellos puede estar conformado por especies no necesariamente cercanas filogenéticamente.
3. Si la coexistencia en la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales está determinada por la acción sinérgica producida entre la conservación de nicho y la segregación competitiva, entonces esperamos que existan similitudes en algunos ejes del nicho realizado entre especies filogenéticamente cercanas, por ejemplo, en el eje trófico (coexistencia por conservación de nicho). Sin embargo, también se observará segregación en los demás ejes del nicho realizado, lo que impide la competencia interespecífica entre estas especies, por ejemplo, en el eje espacial y temporal (coexistencia por segregación competitiva). Además, es evidente la formación de ensambles donde cada uno de ellos está conformado principalmente por especies cercanamente emparentadas filogenéticamente.

## 9. Materiales y métodos

### 9.1 Área de estudio

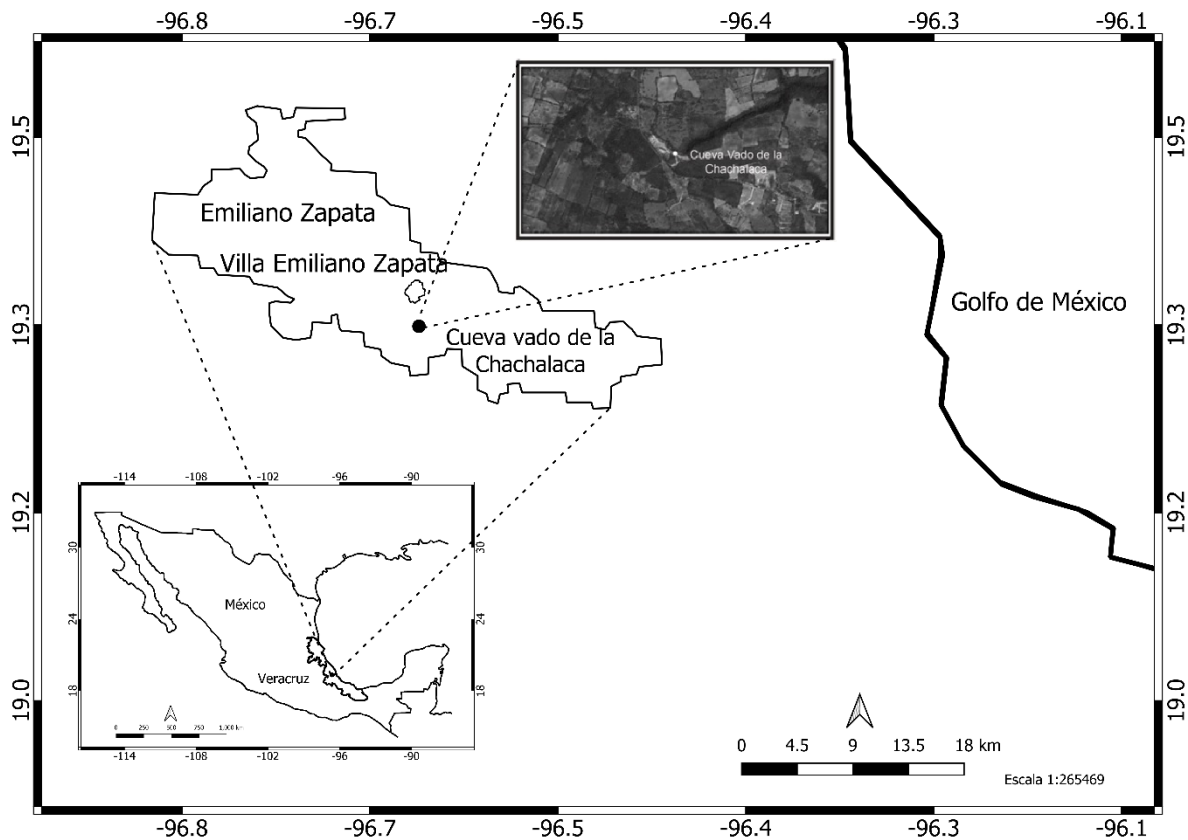
La cueva conocida como “El Vado de la Chachalaca” se ubica cerca de la población de Carrizal dentro del municipio de Emiliano Zapata en Veracruz, México (19°21'12.09"N; 96°39'30.27"W, 449 m.s.n.m; Figura 1). Aunque la vegetación original de la zona es bosque tropical caducifolio (Rzedowski 2006), actualmente es un mosaico heterogéneo que integra fragmentos de bosque originario, vegetación en estado de sucesión secundaria y polígonos donde se desarrollan actividades agropecuarias (Gómez-Díaz *et al.* 2018). El clima del área de estudio, es cálido subhúmedo (Soto *et al.* 2001), con temperatura media anual de 25.2 °C y precipitación media de 2,779 mm al año. Las lluvias se registran de junio a septiembre y un periodo prolongado de secas en los meses restantes. Las actividades antrópicas que se realizan en la localidad están relacionadas con actividades agropecuarias, ecoturismo y actividades económicas referentes a la extracción de mármol y cemento para construcción.

### 9.2 Muestreo en campo.

Se realizaron muestreos mensuales desde el mes de marzo del 2016 hasta el mes de mayo del 2017. Las características del muestreo fueron las siguientes: El método de captura consistió en tapar dos de las tres entradas que presenta la cueva mediante el uso de trampas de arpa (Canche *et al.* 2011), la tercera entrada fue obstruida con una lona para impedir la salida de los individuos desde ahí, y obligar la salida de estos por las dos entradas en donde se colocaron las trampas. Esto se realizó durante dos noches consecutivas. Para cada noche, el tiempo de captura comprendió desde el ocaso hasta cuatro horas después, y la hora del ocaso fue estimada con un GPS (Mio modelo NEO5245). Este muestreo representa un total de 240 horas trampa, donde cada mes de muestreo se acumuló un total de 16 horas trampas. Con la intención de perturbar lo menos posible la salida de los murciélagos desde el interior de la cueva y aumentar el éxito de captura, la revisión de trampas y recolección de individuos se realizó en intervalos de 15 min. Se contaron y anillaron a todos los ejemplares atrapados, y la identificación se llevó a cabo



mediante guías y claves taxonómicas especializadas en murciélagos (Medellín *et al.* 2008; Álvarez-Castañeda *et al.* 2017).



**Figura 1.** Mapa de ubicación de la cueva " El Vado de la Chachalaca".

### **9.3 Temperatura y humedad relativa**

Los parámetros físicos de temperatura y humedad relativa se midieron por medio de un registrador de datos digital marca UNI-T, modelo UT330. El dispositivo se programó para guardar los datos cada 15 min a partir del ocaso del día de captura hasta 48 horas posteriores, y fue colocado en el exterior y a un costado de la entrada de la cueva. Los datos obtenidos fueron promediados para obtener el valor representativo del mes muestreado para cada una de las variables. Además, se realizó estadística descriptiva para identificar la estacionalidad entre las temporadas de lluvias y secas en el sitio. Posteriormente, se hicieron pruebas de hipótesis por medio de la prueba de *t* de Student para identificar si existen diferencias significativas en temperatura y humedad entre ambas temporadas. Por último, ejecutamos algunas correlaciones bivariadas entre temperatura y abundancia y

entre temperatura y diversidad de la comunidad de murciélagos mediante el análisis de correlación de la regresión reducida del eje mayor RMA. (Harper 2014), para comprobar si las fluctuaciones de diversidad estaban relacionadas con los cambios ambientales. Usamos este método estadístico debido a que reduce el error estadístico producido por la obtención de datos de cada una de las variables, y además, minimiza la desviación estándar en la suma de cuadrados, dando así una modelación más precisa como resultado de la correlación entre ambas variables (Harper 2014). Tanto los análisis estadísticos de prueba de hipótesis como las regresiones lineales se realizaron con el programa Past 3 (Hammer y Harper 2006).

#### **9.4 Abundancia de especies**

Para el análisis de abundancia se estimaron las abundancias relativas de cada especie en cada mes de muestreo, donde se dividió el número de capturas entre el total de individuos de la comunidad, esto para cada especie. Con estos datos se realizó un análisis de distribución de abundancias relativas que comparamos con modelos de escala logarítmica, geométrica y vara partida. Por otra parte, se hizo estadística descriptiva sobre la abundancia relativa mensual de cada especie durante el periodo de muestreo. Por último, con la intención de observar si existen diferencias significativas en abundancia para cada especie entre las temporadas de lluvias y secas, realizamos pruebas de hipótesis mediante la prueba de *t* de Student.

Para estimar el tamaño poblacional de cada una de las especies dentro de la comunidad elaboramos un análisis de captura - recaptura. Para llevar a cabo este análisis, durante cada mes de muestreo se colocó un anillo metálico en el antebrazo de cada murciélago capturado por primera vez. Este anillo es de aluminio de 3.9 mm de ancho con número de serie de cuatro dígitos marca Porzana. Durante cada mes de captura se fueron registrando en hojas de campo los animales nuevos marcados y los registros de animales que ya habían sido marcados en el pasado. Con la cantidad de individuos marcados y el registro de recapturas estimamos el tamaño poblacional para cada especie por medio de la ecuación de Schnabel B. Elegimos este método, ya que se ajusta de mejor manera cuando existen pocos registros de recapturas, lo que ocurrió en nuestro muestreo. Además, permite una

estimación de error estándar, desviación estándar e intervalo de confianza en comparación con otros métodos (Badii *et al.* 2012).

$$\text{Schnebel } B = \hat{N} = \frac{\sum C_t M_t^2}{\sum R_t / M_t}$$

Donde:

$\hat{N}$  = Al tamaño poblacional estimado.

$C_t$  = Suma de individuos capturados en la muestra  $t$ .

$M_t$  = Número de individuos marcados en la población justo antes de la toma de la muestra.

$R_t$  = Número de individuos con marcaje (habían sido marcados en muestreos anteriores) recapturados en la muestra  $t$ .

### **9.5 Riqueza de especies**

La riqueza de especies se tomó directamente por la cantidad de especies registradas en la captura de murciélagos cada mes. Con estos datos se realizó una prueba estadística de hipótesis  $t$  de Student para observar si existían diferencias significativas entre las estaciones de lluvias y secas. Por otra parte, para corroborar que nuestro muestreo registró la mayor cantidad de especies presentes en la comunidad, se estimó el índice de Margalef (Moreno 2000) de forma mensual. Este índice nos indica cuantas especies nuevas es posible encontrar por cada nuevo individuo capturado, presenta valores desde cero en adelante. Los valores menores a uno indican que el muestreo ha registrado la mayor cantidad de especies presentes en la comunidad. Con el mismo objetivo, se efectuaron análisis de rarefacción anual y entre estaciones mediante el método Mao's Tau con el programa Past 3 (Hammer y Harper 2006). Este método modela el máximo y mínimo de riqueza esperada para cada muestra y permite la comparación con la riqueza observada. Decidimos usar este análisis porque es óptimo para las comunidades con pocas especies en su composición (Moreno y Halffter 2000; 2001a), como es el caso de la comunidad que analizamos.

### **9.6 Diversidad de la comunidad**

La proporción de gremios se estimó por número de especies y por número de individuos. Por otra parte, se calcularon los atributos de diversidad, equidad y dominancia.

El atributo de diversidad se calculó por medio del índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y por medio del índice inverso de Simpson (1-D) (Moreno 2000). Se calcularon ambos índices de diversidad por dos razones principales. La primera es por motivos comparativos, ya que el índice de Shannon-Wiener es mayormente utilizado en otros estudios, y nos permite comparar la comunidad que analizamos contra otras comunidades. Por otra parte, el índice inverso de Simpson de diversidad es más sensible a la abundancia relativa de las especies, y no a la abundancia absoluta de la comunidad (Moreno 2000). Que en el caso de esta investigación esto es importante, ya que la abundancia relativa entre las especies en la comunidad es muy distinta. Por lo tanto, este índice describe más objetivamente la diversidad de esta comunidad.

Con los datos obtenidos por ambos índices hicimos estadística descriptiva mensual sobre el comportamiento de la diversidad. Para comparar los valores de diversidad entre los meses muestreados y entre las estaciones de lluvias y secas, elaboramos pruebas estadísticas de hipótesis sobre los valores de Shannon-Wiener mediante de la  $t$  modificada de Hutcheson (Moreno 2000). Con los valores del índice de Simpson se realizó un análisis de similitud por el método de Morisita-Horn (Hammer y Harper 2006), el cual se presenta en un cladograma de agrupación donde se identificaron los meses del año en el que la diversidad es similar. Usamos este método, ya que toma en cuenta la abundancia de las especies y no solo la presencia o ausencia de estas.

Se estimó el atributo de dominancia mediante el índice de Simpson (D), con el cual generamos estadística descriptiva de forma mensual. Por último, para evaluar la equidad de la comunidad utilizamos el índice de Pielou (J) (Moreno 2000).

Para explicar los factores que promueven las fluctuaciones de diversidad en la comunidad de murciélagos elaboramos análisis de correlación de las regresiones

lineales (RMA), donde se correlacionaron la diversidad de la comunidad y las variables de temperatura, abundancias relativas y disponibilidad de alimento para organismos insectívoros.

### **9.7 Disponibilidad de alimento de murciélagos insectívoros**

En la comunidad que analizamos las especies insectívoras representan la mayor parte de los individuos de la comunidad, por esta razón, decidimos hacer un análisis de disponibilidad de alimento de estas especies con la intención de observar si las variaciones mensuales en abundancias de los murciélagos están relacionadas con la disponibilidad de alimento.

Para estimar la disponibilidad de alimento se realizó lo siguiente. Durante cada muestreo se colocó una trampa con lámpara de luz para captura de insectos voladores, la cual se colocó a 100 m de distancia desde la entrada a la cueva y permaneció encendida desde el ocaso hasta tres horas posteriores. La lámpara que utilizamos es modelo Pennsylvania de acrílico blanco con cuatro paneles, tiene un depósito que almacena alcohol etílico al 70%, y un foco de luz UV de 75 watts (Frost 1957).

Los insectos capturados fueron transportados al laboratorio en 750 ml de alcohol etílico al 70%. Una vez en el laboratorio y mediante el uso de un microscopio estereoscópico marca Olympus modelo S240, se contaron e identificaron los individuos hasta nivel de orden taxonómico, siguiendo la guía de identificación de insectos (Guillot 2005).

La disponibilidad de alimento se evaluó mediante un análisis de diversidad por medio del índice de Shannon-Wiener, realizado con la riqueza y abundancia de insectos capturados por la trampa de luz. Con la intención de saber si las fluctuaciones de diversidad de insectos determinan la diversidad en la comunidad de murciélagos, o la abundancia relativa de las especies insectívoras, se efectuaron regresiones lineales RMA entre la diversidad de insectos y estas dos variables.

### **9.8 Condición reproductiva**

Se registró la condición reproductiva de todos los individuos adultos, la discriminación entre individuos adultos y juveniles se realizó por medio de la técnica

de osificación de falanges (Stoner 2001). En el caso de machos, categorizamos dos posibles condiciones reproductivas con base en el crecimiento y posición testicular (Zortéa 2003).

- 1) Testículos internos o abdominales: presentan los testículos de tamaño pequeño y en una posición abdominal, es decir, los testículos no son visibles a simple vista, ya que no reposan por completo en el saco escrotal.
- 2) Escrotados: presentan los testículos de tamaño y volumen grande, son evidentes y reposan netamente en el saco escrotal.

En el caso de las hembras se establecieron cuatro categorías de condición reproductiva con base en la preñez y desarrollo mamario de los individuos (Zortéa 2003).

- 1) Preñada: presentan gestación evidente a simple vista, o se reconoce la preñez por medio de una suave palpación en la zona ventral del murciélago.
- 2) Lactante: presentan mamas grandes alopecicas con pezones expuestos y se observa secreción de leche por el pezón.
- 3) Post lactante, presentan mamas grandes alopecicas con pezones expuestos necrosados. No se observa secreción de leche en la glándula mamaria.
- 4) Inactiva: son individuos que carecen de desarrollo mamario y además no presentan preñez.

Con base en estos datos se realizó estadística descriptiva de la abundancia mensual de individuos por categoría reproductiva. Se describió el patrón reproductivo de las especies, y se registraron los periodos de cópula, preñez, alumbramientos, lactancia y post lactancia.

Para cada especie presente en la cueva se hicieron análisis de correlación de las regresiones lineales RMA con el programa Past 3 (Hammer y Harper 2006) donde se correlacionó la abundancia relativa de cada especie respecto a la abundancia de individuos durante cada proceso reproductivo, preñez, lactación, cópula (la suma de machos escrotados y hembras inactivas) y post lactancia. Esto se hizo para

identificar si los procesos reproductivos influyen las fluctuaciones de abundancias relativas para cada especie.

Una vez identificados los procesos reproductivos que modifican las abundancias relativas de las especies, se procedió a correlacionar estos con los valores obtenidos de diversidad de la comunidad (Simpson 1-D).

Por otra parte, para comprobar que las variaciones de abundancias relativas provocadas por los procesos reproductivos de cada especie influyen el comportamiento de la diversidad de la comunidad, realizamos lo siguiente. Adaptamos el índice de Shannon-Wiener (Moreno 2000) respecto a la condición reproductiva para cada especie, y para la comunidad completa. El cual denominamos índice de diversidad de condiciones reproductivas (H'Cr).

Índice de diversidad de condiciones reproductivas Shannon-Wiener

$$H' Cr = -\sum_{i=1}^S (p_i * \ln p_i)$$

Donde:

H' Cr = Índice de diversidad de condiciones reproductivas de una especie

S= Número de condiciones reproductivas que presenta la especie (machos escrotados, machos abdominales, hembras preñadas, hembras lactantes, hembras post lactantes y hembras inactivas,  $S \leq 6$ ).

Pi = Proporción de individuos de la condición reproductiva i, respecto al total de individuos de todas las condiciones reproductivas.

ln = Logaritmo natural

El índice de diversidad de condiciones reproductivas se interpreta de la siguiente manera: fluctúa de 0 a 1, donde valores cercanos a cero representan poca equitatividad de individuos entre las diferentes condiciones reproductivas, y valores cercanos a uno, representan mayor equitatividad en número de individuos entre las condiciones reproductivas. Por ejemplo, procesos reproductivos que se pueden compartir en el tiempo como lactancia y post lactancia empatan con la llegada de

machos escrotados y la presencia de hembras inactivas, poco tiempo antes del periodo de cópula. Lo que provoca que incrementen las abundancias de estas categorías reproductivas al mismo tiempo, y por consecuencia, se genera un valor alto de diversidad de condiciones reproductivas de la especie. En contraparte, si en la misma especie existe una categoría reproductiva ampliamente dominante en abundancia de individuos, obtendremos un valor bajo de diversidad de condiciones reproductivas. Esto podría ocurrir durante los procesos reproductivos únicos y aislados en el tiempo, como la cópula o preñez.

Una vez obtenidos los índices de diversidad de condición reproductiva de forma mensual para cada especie de la comunidad, se procedió a hacer análisis de correlación de las regresiones lineales RMA con respecto a la diversidad de la comunidad.

Por último, promediamos los índices de diversidad de condición reproductiva entre todas las especies presentes en la comunidad y de nuevo lo correlacionamos con la diversidad de la comunidad.

### **9.9 Horas de salida de la cueva a partir del atardecer**

Para establecer la hora de salida promedio de cada especie en horas a partir del atardecer, se registró la captura de murciélagos en intervalos de 15 minutos. Con estos datos generamos estadística descriptiva sobre el intervalo de salida por especie. Además, elaboramos una agrupación por medio de un índice de correlación con el programa Past 3 para identificar si existen grupos de especies que salen de la cueva a la misma hora. Por último, se realizaron histogramas con intervalos de clase de 45 min, ya que este intervalo de tiempo describe de mejor forma los pulsos de salida de individuos por cada especie.

### **9.10 Descripción de ensambles de la comunidad por gremio alimenticio, tipo de vuelo y área de forrajeo**

#### **9.10.1 Análisis de dieta**

La descripción de la dieta de *Mormoops megalophylla* y *Pteronotus mesoamericanus* se realizó por análisis de contenidos estomacales. Se sacrificaron 15 hembras y 15 machos adultos de cada especie. A estos individuos se les extrajo el contenido estomacal e intestinal, los cuales fueron transportados al laboratorio



inmersos en una capa de hielo. En el laboratorio se analizaron los contenidos estomacales de *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* por separado. Los insectos presentes en el contenido estomacal se identificaron hasta el nivel de orden mediante los métodos propuestos por Whitaker *et al.* (1996, 2003).

Para la dieta de *Natalus mexicanus* se utilizaron los datos de los contenidos estomacales reportados por Torres-Flores y López Wilchis (2018).

*Diphylla ecaudata* y *Desmodus rotundus* se categorizaron en cuanto a su dieta como murciélagos hematófagos de aves y mamíferos, respectivamente, con base en información publicada por Bobrowiec *et al.* (2015), Ito y *et al.* (2016) y Stevens (2022), *A Glossophaga soricina* se le definió como una especie con dieta nectarívora según los datos de Sánchez y Álvarez (2000).

Para determinar los grupos de especies con mayor similitud entre sus dietas se realizó un análisis de similitud Bray-Curtis con el programa Past 3 (Hammer y Harper 2006).

#### 9.10. 2 Morfometría alar

Para calcular el área alar de la porción del antebrazo, punta del ala y área total (Gager *et al.* 2016), se hizo lo siguiente. Los individuos fueron inmovilizados de forma mecánica sobre una hoja de papel milimétrico donde se dibujó el contorno del ala. Posteriormente, se recortó cada porción alar desde la hoja de papel, y se calculó el área de cada porción con base en el método para determinar áreas de polígonos irregulares de Jonckhere *et al.* (2004). Adaptamos este método de la siguiente manera. Cada porción de papel milimétrico se pesó con una báscula electrónica digital (SCALE modelo 100g/0.01g); además, se pesó un área definida de 10 cm<sup>2</sup> de la misma hoja de papel milimétrico. Por último, los valores de peso obtenidos, se usaron en la siguiente ecuación para calcular cada área.  $AP = Pa \times Am / Pam$ . Donde: *AP* es el área de la porción, *Pa* es el peso del área alar recortada, *Am* es el área conocida (10 cm<sup>2</sup>) y *Pam* es el peso del área conocida.

De igual manera, se midió la longitud del quinto dedo del ala derecha con un vernier, se pesó al individuo con una báscula electrónica (SCALE modelo 100g/0.01g) y con un escalímetro se midió la envergadura alar. Con los datos antes mencionados y

las áreas de cada porción alar, se calculó la relación de aspecto, carga alar e índice de punta, siguiendo las ecuaciones propuestas por Moreno *et al.* (2006) y Gager *et al.* (2016).

Con los datos obtenidos de relación de aspecto y carga alar se realizaron comparaciones estadísticas mediante pruebas de hipótesis de *t* de Student entre la comunidad aquí analizada y dos comunidades más. La primera de ellas compuesta por especies estrictamente cavernícolas (Torres-Flores y López-Wilchis 2018) y la segunda compuesta por especies principalmente insectívoras, pero no estrictamente cavernícolas (Furey y Racey 2016). Esto se hizo para caracterizar la comunidad de murciélagos cavernícolas con respecto a sus características alares. Por otra parte, al considerar la hipótesis de que las especies son más ágiles y tienen mejor maniobrabilidad cuando presentan valores bajos en relación de aspecto y carga alar (Norberg y Rayner 1987), se decidió hacer una escala para cuantificar y clasificar los valores como bajos, medios y altos en función de estas variables. El intervalo estadístico para cada variable, carga alar y relación de aspecto, de la comunidad se dividió en tres categorías. Con respecto a la carga alar, se consideró un valor alto cuando era mayor o igual al percentil 75 de la distribución,  $x \geq 8.931$  (Mg/S/Nm<sup>-2</sup>); un valor medio corresponde a la media estadística,  $5.265 < x < 8.931$  (Mg/S/Nm<sup>-2</sup>); y un valor bajo corresponde a valores iguales o menores al percentil 25,  $x \leq 5.265$  (Mg/S/Nm<sup>-2</sup>). Para la relación de aspecto se siguió la misma metodología, los valores, de alto a bajo, fueron los siguientes:  $A \geq 6.496$ ,  $5.189 < A < 6.496$  y  $A \leq 5.189$ . Con base en este mismo criterio, se asignaron los valores altos, medios y bajos de relación de aspecto y carga alar entre los grupos de especies resultantes en el análisis de similitud por tipo de dieta. Posteriormente, de forma inversamente proporcional, asignamos las categorías de agilidad y maniobrabilidad (baja, media y alta) para cada grupo.

### 9.10. 3 Ensamblajes

Se realizó una ordenación multivariada mediante el método de análisis de correspondencia canónico (CCA, *canonical correspondence analysis*) con el programa Past 3 (Hammer y Harper 2006). Las variables categóricas fueron el tipo de dieta y las características alares de envergadura, índice de punta, carga alar y

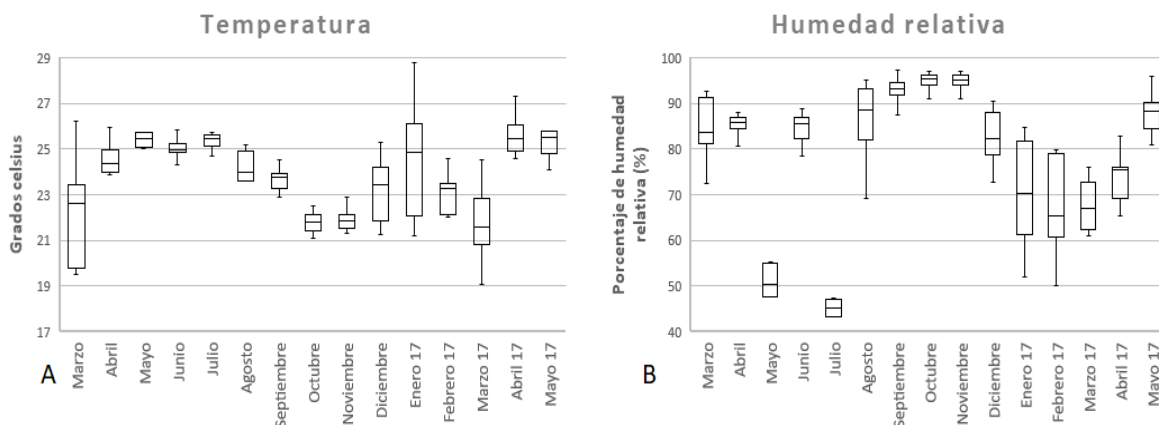
relación de aspecto. Con respecto a los datos de dieta se realizó lo siguiente. Para las especies *M. megalophylla*, *N. mexicanus* y *P. mesoamericanus* se usaron datos cuantitativos que representan partes de insectos en el contenido estomacal. Sin embargo, los datos cualitativos de dieta obtenidos por bibliografía para las especies *D. rotundus*, *D. ecaudata* y *G. soricina* fueron transformados a datos cuantitativos de la siguiente manera. A cada individuo se le asignó un valor aleatorio entre uno y diez dentro de su gremio alimenticio, sangre de mamíferos para *D. rotundus*, sangre de aves para *D. ecaudata* y néctar para *G. soricina*. El valor obtenido por individuo fuera de su gremio alimenticio fue igual a 0.1. Por último, para normalizar los datos de partes de insectos y los valores atribuidos a los gremios hematófagos y nectarívoros, se transformaron los datos a escala logarítmica natural y se sumaron tres unidades para evitar números negativos, estos datos son los que usamos para el análisis CCA. Los grupos resultantes del CCA son los ensamblajes que se proponen en esta investigación. Estos ensamblajes fueron nombrados de la siguiente forma: 1, nombre de la comunidad a la que pertenecen “murciélagos neotropicales cavernícolas”, 2, nombre del gremio alimenticio al que pertenecen (*ej.*, “insectívoros”) y 3, aerósfera en la que desarrollan la actividad de forrajeo, (*ej.*, “sotobosque”).

Para el sacrificio de los murciélagos en esta investigación, se emplearon las recomendaciones de Sikes *et al.* (2016) y se tomaron en cuenta los lineamientos éticos de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (Anónimo 2010). Los permisos federales que avalan esta colecta son SGPA/DGVS Nos. 09131/14, 05853/13 y CC 08450/92.

## 10. Resultados

### 10.1 Temperatura y humedad relativa

Se observó que la temperatura fluctúa entre 21.7 °C y 25.5 °C (Figura 2A), lo que produce un promedio de temperatura anual de 23.6 °C. Las temperaturas altas se registraron en el periodo de abril a julio  $\bar{x} = 25.3$  °C y las temperaturas bajas de agosto a febrero  $\bar{x} = 22.9$  °C. Es evidente una estacionalidad en la temperatura durante el año donde se diferencia una temporada de secas con aumento de temperatura durante los meses de febrero a julio, y una temporada de lluvias donde disminuye la temperatura de agosto a enero ( $t_{(13)} = 4.3116$ ;  $p=0.0012$ ). Para el caso de la humedad relativa se registró un promedio de 75.5 % anual. No se observó diferencia significativa en el promedio de humedad relativa entre las temporadas de lluvias ( $\bar{x} = 81.6$  %) y secas ( $\bar{x} = 69.5$  %;  $t_{(13)} = -1.5349$ ;  $p = 0.1530$ ) (Figura 2B).



**Figura 2.** Temperatura y porcentaje de humedad relativa registrados durante el muestreo al exterior de la cueva "El Vado de la Chachalaca".

### 10.2 Estructura y composición de la comunidad (Objetivo particular I)

#### 10.2.1 Abundancia.

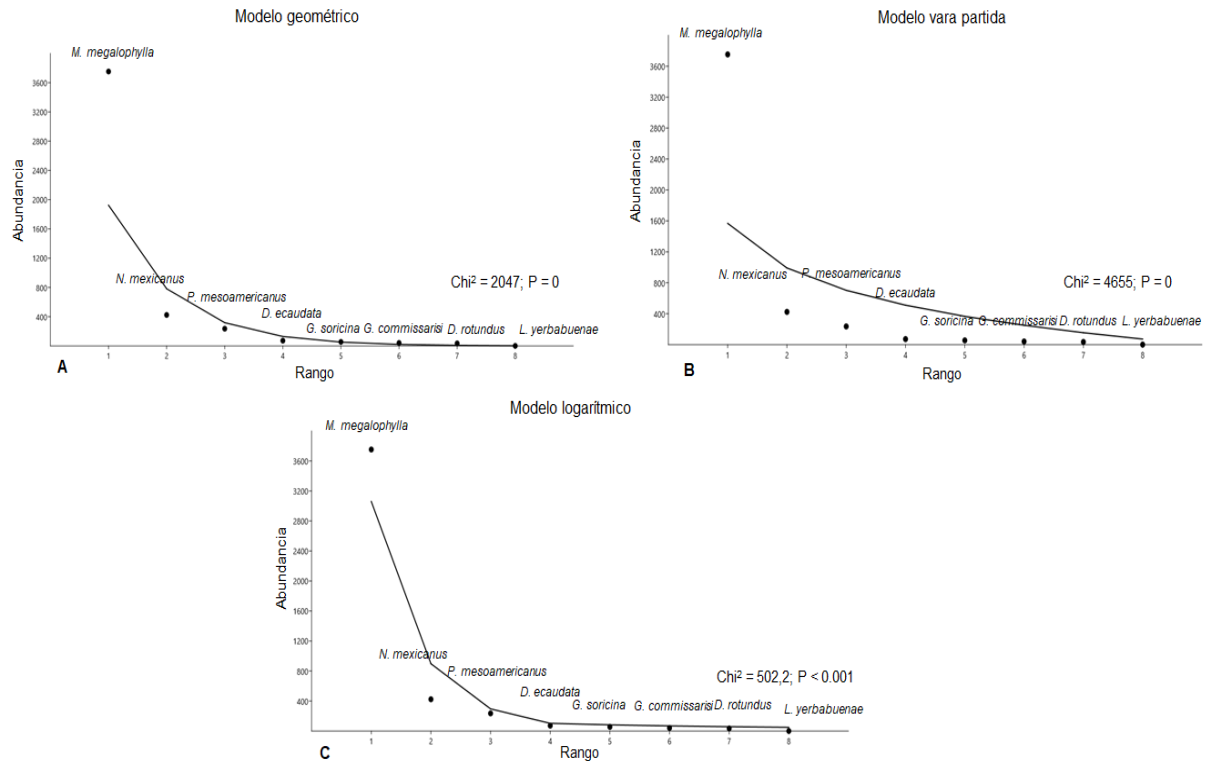
Se capturaron en total a 4,616 individuos con 193 recapturas, que representan a tres familias y ocho especies de murciélagos, de las cuales seis son residentes permanentes de la cueva y dos son residentes temporales. De las ocho especies reportadas, dos pertenecen al gremio alimenticio hematófago, tres al gremio nectarívoro y tres al gremio insectívoro (Tabla 1). Respecto a las estimaciones poblacionales por el método de captura-recaptura, no pudimos calcular el número

de individuos de las poblaciones de *Desmodus rotundus*, *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris yerbabuena*, debido a que no obtuvimos ninguna recaptura de estas especies a lo largo del año. En general, las capturas obtenidas durante el muestreo para todas las especies fueron muy similares a los datos modelados por el método de captura recaptura, con excepción de la especie *Mormoops megalophylla*, donde capturamos a 3,752 individuos, y el modelo reporta cerca de 7,204 individuos (Tabla 1).

**Tabla 1.** Descripción de gremio alimenticio, residencia en la cueva durante el periodo de muestreo, abundancia observada “N” y estimación de abundancia “Ñ”, para cada una de las especies registradas en la comunidad.

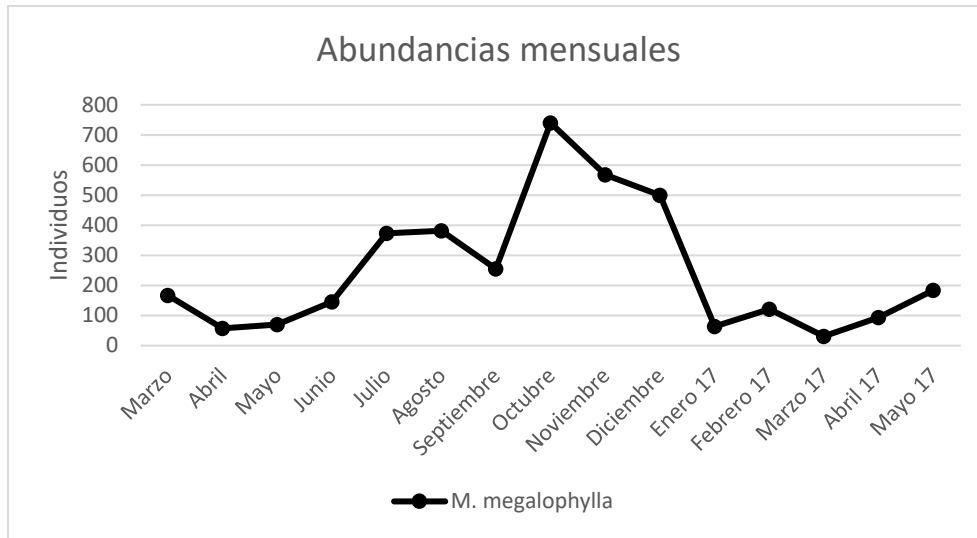
	<b>Gremio alimenticio</b>	<b>Residente</b>	<b>N</b>	<b>Ñ estimada Shnebel B</b>
<b>PHYLLOSTOMIDAE</b>				
<i>Diphylla ecaudata</i>	Hematófago	Permanente	72	Ñ = 37 ± 0.64
<i>Desmodus rotundus</i>	Hematófago	Permanente	35	Sin dato
<i>Glossophaga commissarisi</i>	Nectarívoro	Temporal	41	Ñ = 21 ± 0.42
<i>Glossophaga soricina</i>	Nectarívoro	Permanente	55	Sin dato
<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	Nectarívoro	Temporal	1	Sin dato
<b>NATALIDAE</b>				
<i>Natalus mexicanus</i>	Artropodívoro	Permanente	424	Ñ = 434 ± 1.05
<b>MORMOOPIDAE</b>				
<i>Mormoops megalophylla</i>	Insectívoro	Permanente	3752	Ñ = 7204 ± 10.08
<i>Pteronotus mesoamericanus</i>	Insectívoro	Permanente	236	Ñ = 217 ± 0.43

Se registraron diferencias significativas ( $t_{(13)} = 3.365$ ;  $p = 0.0050$ ) en abundancia absoluta de la comunidad entre los meses que representan las estaciones de lluvias ( $\bar{x} = 493.67$  individuos capturados) y secas ( $\bar{x} = 190.44$  individuos capturados). La distribución de abundancias relativas anuales para las especies de la comunidad representa una distribución de serie logarítmica base 10, donde las especies predominantes son *M. megalophylla*, *N. mexicanus* y *P. mesoamericanus* (Figura 3).



**Figura 3.** Distribución de abundancias relativas en la comunidad de murciélagos. (A) modelo geométrico, (B) modelo de vara partida, y (C) modelo logarítmico.

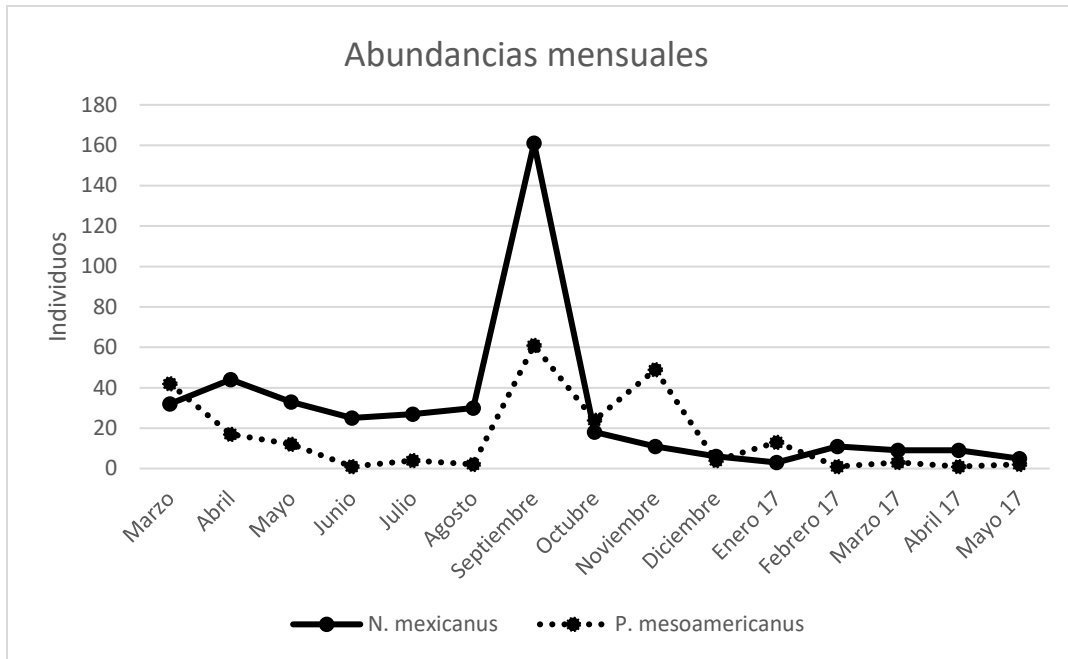
Las abundancias relativas por especie no fueron constantes durante el periodo de muestreo. La especie *M. megalophylla* estuvo presente en la cueva durante todo el muestreo, y presenta fluctuaciones de cientos de individuos entre diferentes meses. El mes que más capturas conseguimos de esta especie fue octubre con 740 individuos registrados, en contraste el mes con menor número de capturas ocurrió en marzo del 2017 con solo 37 individuos (Figura 4). Por último, encontramos diferencias significativas ( $t_{(13)} = -3.1531$ ;  $p = 0.0076$ ) entre los periodos estacionales, en lluvias encontramos un promedio de 418 individuos mensuales, y para la estación de secas encontramos un promedio de 138 individuos mensuales.



**Figura 4.** Abundancia observada de *Mormoops megalophylla* de forma mensual durante el periodo de muestreo.

*Natalus mexicanus* estuvo presente durante todo el muestreo, en el mes de septiembre registramos la mayor presencia de esta especie con 160 individuos, y la menor presencia de individuos ocurrió en el mes de enero del 2017 con solo tres individuos registrados (Figura 5). En esta especie no se registraron diferencias significativas ( $t_{(13)} = -0.7970$ ;  $p = 4397$ ) en el promedio de individuos entre los meses que representan las estaciones de lluvias ( $\bar{x} = 32$  individuos por mes) y secas ( $\bar{x} = 22$  individuos por mes; Figura 5).

La especie *P. mesoamericanus* también es residente permanente en la cueva durante el periodo de muestreo. La mayor abundancia de esta especie la encontramos en el mes de septiembre con 61 individuos registrados, los meses con menor abundancia de esta especie son junio 2016, febrero 2017 y abril 2017, todos ellos con un individuo registrado. Esta especie no presentó diferencias significativas en abundancia dentro de los meses que comprenden las estaciones de lluvias y secas (lluvias  $\bar{x} = 25$ , secas  $\bar{x} = 9$ ;  $t_{(13)} = -1.6695$ ;  $p = 0.1189$ ; Figura 5).

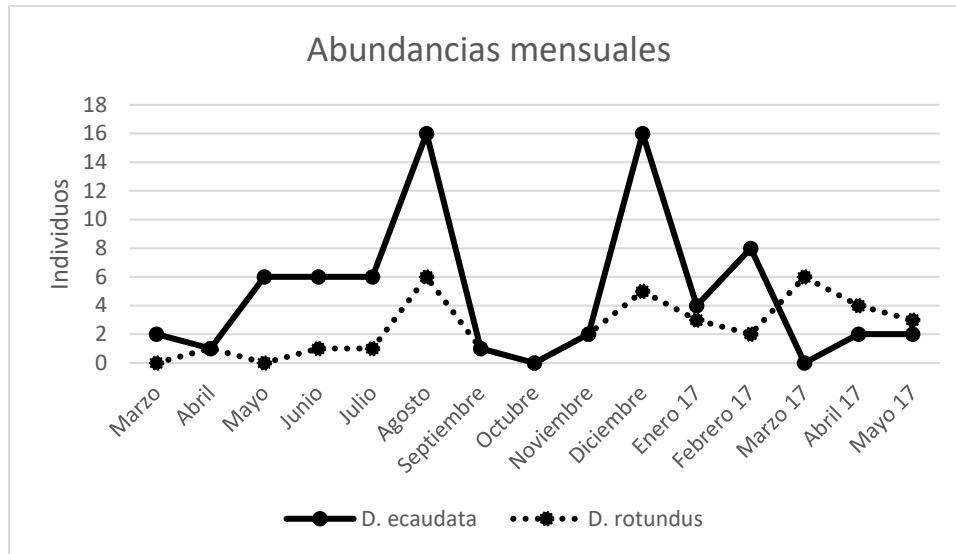


**Figura 5.** Abundancia observada de *Natalus mexicanus* y *Pteronotus mesoamericanus* de forma mensual durante el periodo de muestreo.

*Diphylla ecaudata* es una especie que registramos prácticamente todo el año en la cueva, con excepción de los meses de octubre 2016 y marzo del 2017. Los meses de mayor abundancia de esta especie son agosto 2016 y diciembre 2016, ambos con 16 individuos registrados. Por otra parte, los meses donde menor captura de individuos registramos son abril 2016 y septiembre 2017, ambos con solo un individuo registrado (Figura 6). No encontramos diferencias significativas ( $t_{(13)} = -1.0458$ ;  $p = 0.3147$ ) en abundancia relativa entre los meses que representan el periodo de lluvias ( $\bar{x} = 7$ ) y secas ( $\bar{x} = 4$ ).

*Desmodus rotundus* es una especie con baja abundancia en la cueva, y en algunos meses no pudimos registrar individuos de esta especie (marzo, mayo y octubre del 2016). No observamos diferencias significativas en abundancia relativa entre los periodos estacionales (lluvias  $\bar{x} = 3$  y secas  $\bar{x} = 2$ ;  $t_{(13)} = -0.8092$ ;  $p = 0.4342$ ). Los meses con mayor abundancia de esta especie son agosto 2016 y marzo 2017 donde registramos seis individuos para ambos meses, y las menores abundancias, donde solamente registramos un individuo, ocurrieron en los meses de abril, junio, julio y septiembre 2016, (Figura 6).

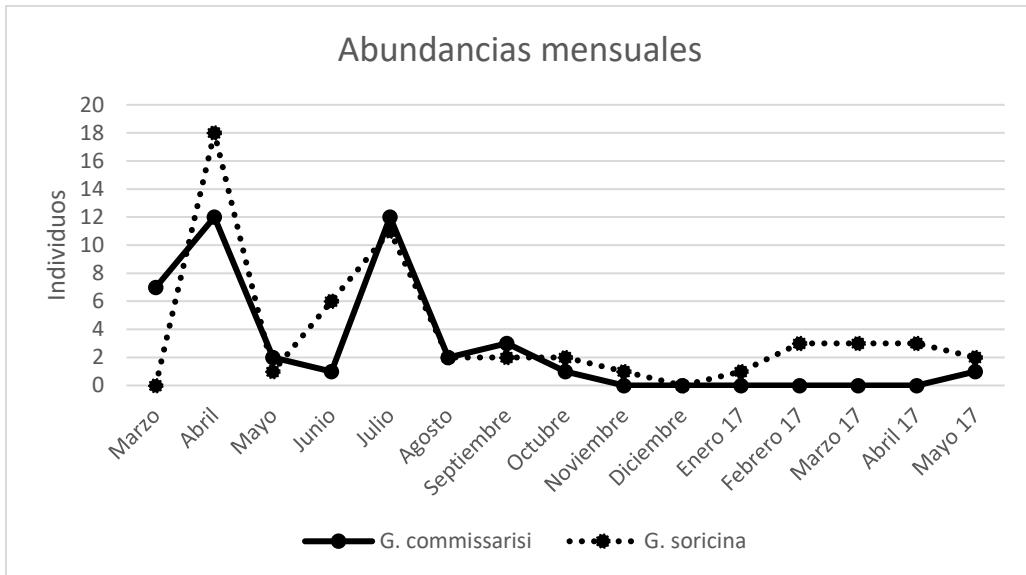




**Figura 6.** Abundancia observada de *Diphylla ecaudata* y *Desmodus rotundus* de forma mensual durante el periodo de muestreo.

La especie *G. commissarisi* no se presentó de forma permanente durante el año en la cueva, la registramos en los meses de marzo a noviembre 2016 y no se volvió a registrar hasta mayo 2017. A pesar de esto, no se encontraron diferencias significativas entre las medias de abundancia relativa de los meses estacionales ( $t_{(13)} = 1.3482$ ;  $p = 0.2006$ ), lluvias ( $\bar{x} = 4$ ) y secas ( $\bar{x} = 1$ ). Los meses de mayor abundancia que registramos son abril y julio del 2016 con 12 individuos registrados, y los meses de menor abundancia son junio y octubre del 2016 y mayo del 2017, todos con solo un individuo registrado (Figura 7).

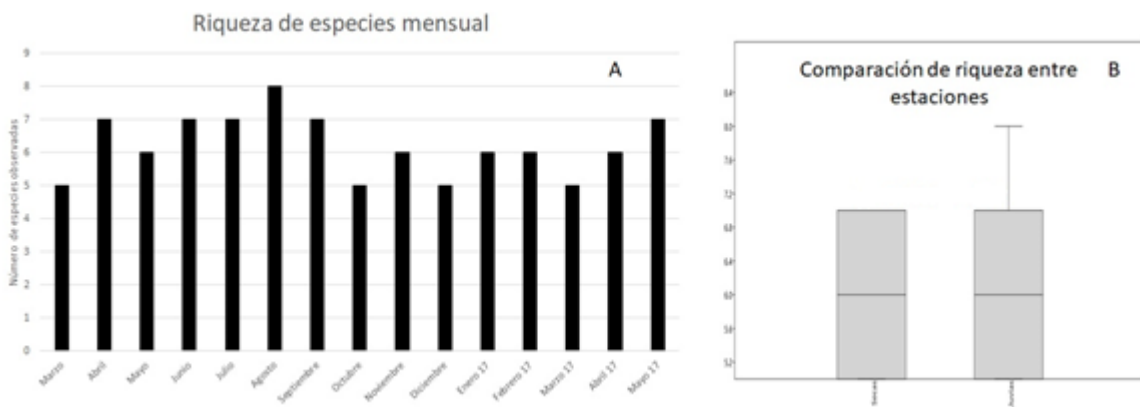
Para la especie *G. soricina* observamos que está presente en la cueva durante prácticamente todo el año a excepción de los meses de marzo 2016 y diciembre de 2016. Los meses de mayor abundancia de esta especie son abril y julio del 2016, y los meses de menor abundancia son mayo y noviembre del 2016 y enero del 2017 (Figura 7). No se encontraron diferencias significativas en el promedio de individuos capturados en los meses que representan la estacionalidad ( $t_{(13)} = 1.6164$ ;  $p = 0.13$ ), lluvias  $\bar{x} = 5$  individuos capturados, y secas  $\bar{x} = 1$  individuo capturado.



**Figura 7.** Abundancia observada de *Glossophaga commissarisi* y *G. soricina* de forma mensual durante el periodo de muestreo.

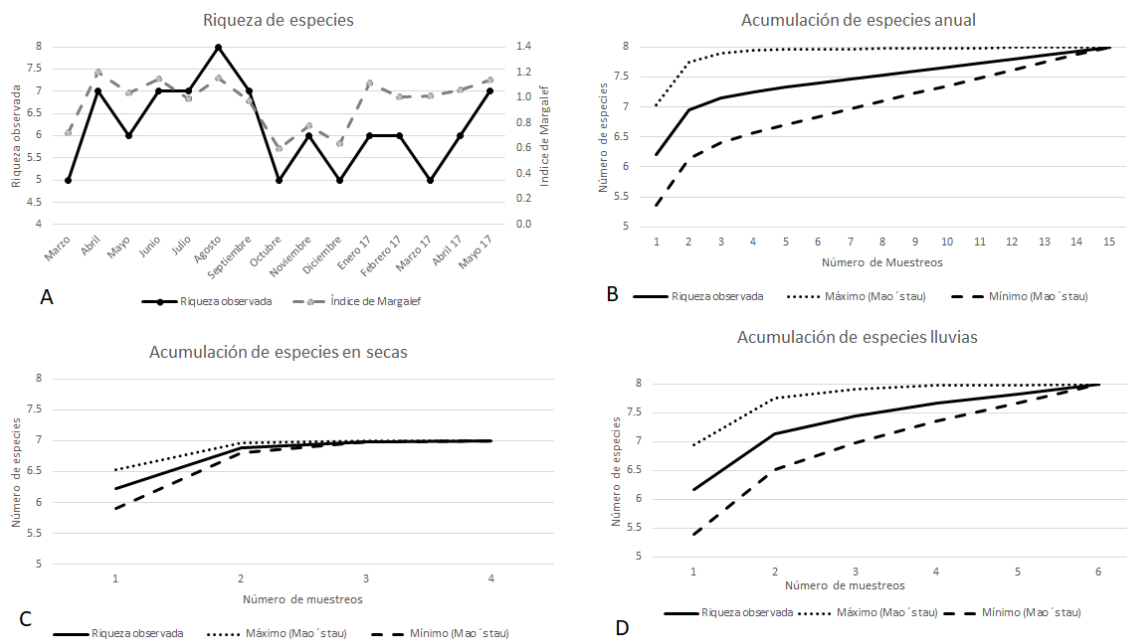
### 10.2.2 Riqueza.

La riqueza de especies en la comunidad de murciélagos varió a lo largo del periodo de muestreo, desde cinco especies, siendo este el valor más bajo ocurrido en los meses marzo, octubre y diciembre del 2016 y marzo del 2017, hasta ocho especies en el mes de agosto del 2016 (Figura 8A). No se identificaron diferencias significativas en riqueza entre las estaciones de lluvia y secas ( $t_{(13)} = -0.1080$ ;  $p = 9157$ ) ambas con un promedio mensual de seis especies (Figura 8B).



**Figura 8.** Figura (A) riqueza observada durante los meses de muestreo. Figura (B) gráfica de caja y bigotes de riqueza observada en las estaciones de lluvias y secas, comparación estadística por t student.

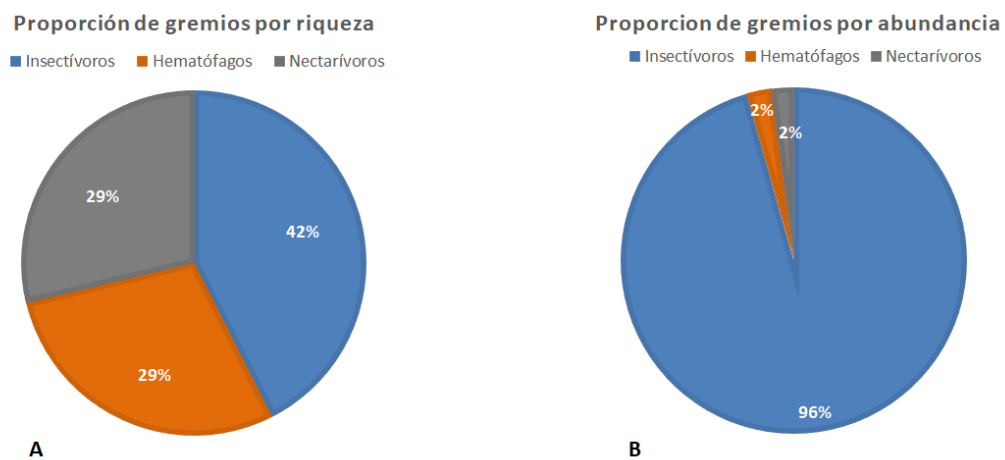
Con el índice de Margalef observamos que 11 de los 15 meses de muestreo tuvieron la probabilidad de encontrar por lo menos una nueva especie por cada individuo nuevo capturado, exceptuando los meses marzo, octubre, noviembre y diciembre, todos del 2016, donde el valor es menor a uno (Figura 9A). Por lo tanto, podemos decir que el muestreo que realizamos representa la mayor cantidad de especies presentes en la comunidad para cada mes. Esto se confirma con el análisis de acumulación de especies Mao's tau, en donde se reporta que solo eran necesarios 14.4 muestreos de los 15 que hicimos para que la curva de especies observada llegara a la asíntota modelada, ambas con un máximo de ocho especies (Figura 9B). Por otra parte, durante la estación de secas se encontró un máximo observado y modelado de siete especies, las cuales pudieron ser registradas desde el cuarto mes de muestreo de los nueve que realizamos (Figura 9C). Por último, en el periodo de lluvias fue necesario el total de muestreos realizados durante esta temporada para registrar un máximo de ocho especies, mismas que concuerdan con la modelación (Figura 9D).



**Figura 9.** Curvas de rarefacción Mao's tau y riqueza de especies mensual. Figura (A) índice de riqueza de Margalef y riqueza observada. Figura (B) acumulación de riqueza de especies anual. Figura (C) acumulación de riqueza durante la estación de secas. Figura (D) acumulación de riqueza durante la estación de lluvias.

### 10.3 Diversidad de la comunidad (Objetivo particular I y II)

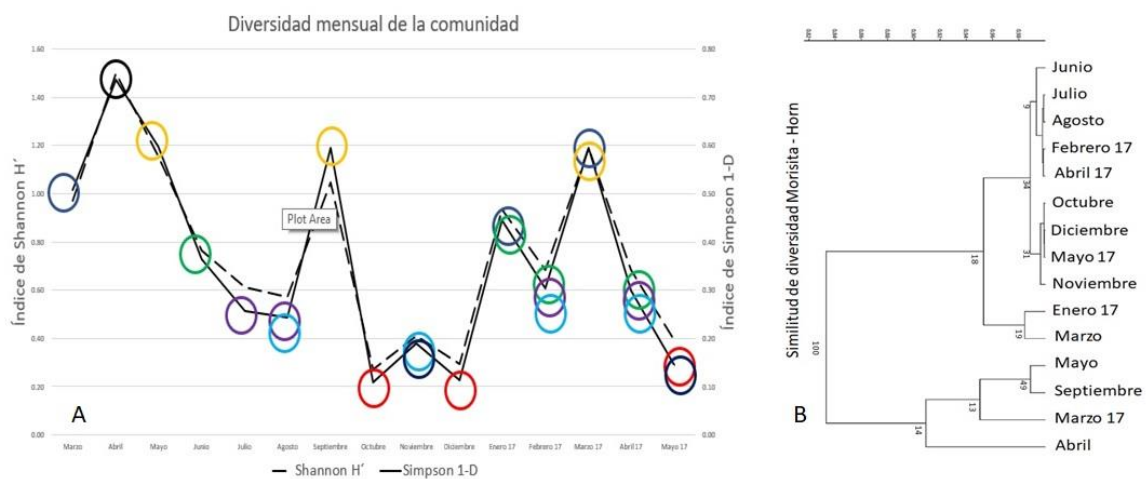
En la proporción de gremios alimenticios por número de especies encontramos que, las especies hematófagas y nectarívoras representan cada una de ellas el 29% de la comunidad, mientras que las especies insectívoras representan un 42% (Figura 10A). Sin embargo, cuando observamos la proporción de gremios en función del número de individuos que representa cada gremio, tenemos un escenario totalmente distinto, donde los individuos hematófagos representan 2% de los individuos de la comunidad, el gremio nectarívoro igualmente representa el 2% de la comunidad y el gremio insectívoro representa el 96% (Figura 10B).



**Figura 10.** Proporción de gremio alimenticio. Figura (A) Proporción de gremio alimenticio por número de especies. Figura (B) proporción de gremio alimenticio por cantidad de individuos registrados.

Por medio del índice de Shannon-Wiener, la diversidad de la comunidad que habita la cueva “El Vado de la Chachalaca” presenta un valor promedio anual de  $H' = 0.765$ , con un valor de equitatividad de  $J = 0.423$ . Sin embargo, por medio del índice inverso de Simpson encontramos un valor promedio anual de  $1-D = 0.367$ . Por otra parte, existen fluctuaciones de diversidad en la comunidad durante el periodo de muestreo. Observamos valores mínimos y máximos de diversidad por medio de los análisis de comparación de medias ( $t$  de Hutcheson; Figura 11A), y agrupación por similitud de diversidad (índice de Morisita – Horn; Figura 11B). Los meses de mayor diversidad en la comunidad fueron abril, mayo y septiembre del 2016 así como, marzo del 2017, estos meses representan un promedio de diversidad de  $1-D = 0.63$ ;  $J = 0.672$ . Los meses de media-alta diversidad los representan marzo del 2016 y enero del

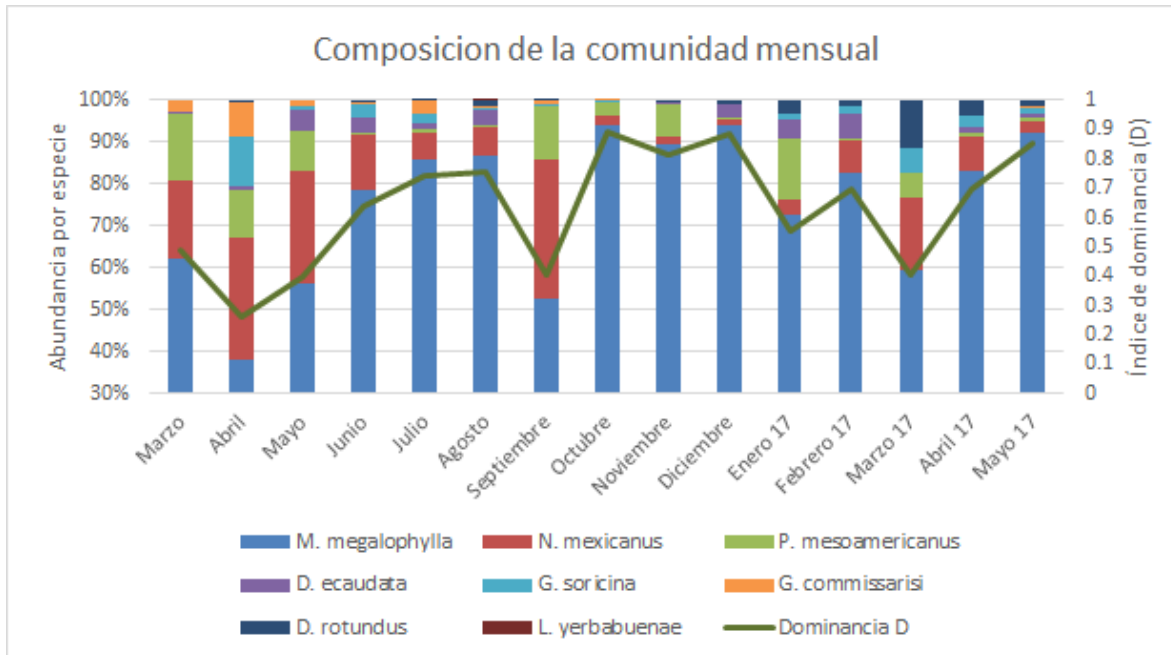
2017 con un promedio de diversidad de  $1-D = 0.48$ ;  $J = 0.563$ . Los meses de diversidad media están representados por junio, julio y agosto del 2016 y los meses de febrero y abril del 2017, en conjunto estos meses representan un promedio de diversidad de  $1-D = 0.29$ ;  $J = 0.349$ . Por último, los meses de menor diversidad los representan los meses octubre, noviembre y diciembre del 2016 y mayo del 2017, con un promedio de diversidad de  $1-D = 0.14$ ;  $J = 0.196$ . Entre las temporadas de lluvias y secas no observamos diferencias significativas en diversidad ( $t_{(13)} = 1.3592$ ;  $p = 0.1972$ ).



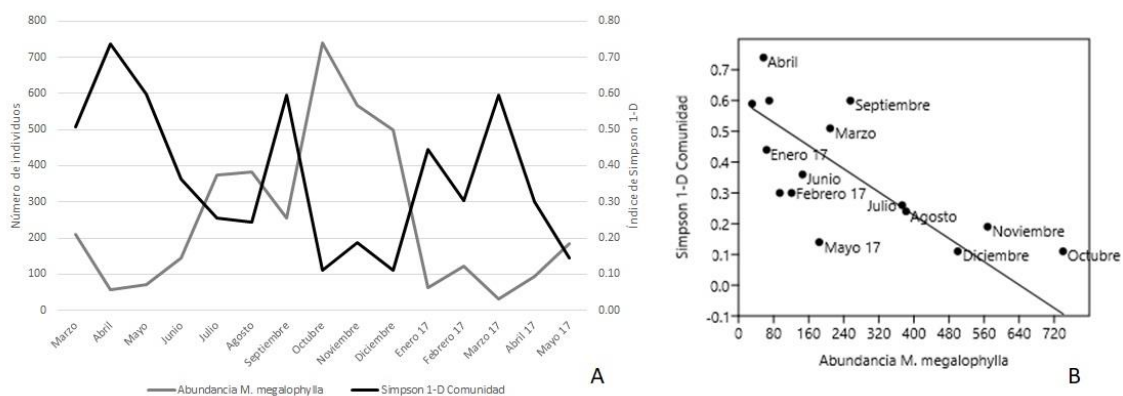
**Figura 11.** Diversidad de la comunidad. Figura (A) gráfico de diversidad mensual por medio del índice de Shannon-Wiener e índice de Simpson, los meses que comparten círculo del mismo color no tienen diferencias significativas entre ellos, prueba de t de Hutcheson. Figura (B) agrupación de meses por similitud de diversidad Morisita- Horn.

En la composición de la comunidad observamos amplia dominancia de *M. megalophylla* durante todos los meses del año, el promedio anual de dominancia con base en el índice de Simpson es igual a 0.63. Esta especie aporta por lo menos el 35% de individuos del total de la comunidad durante todo el año y puede llegar a representar más del 90% de la misma en algunos meses, por ejemplo, octubre y diciembre del 2016. Los mayores cambios en la estructura y composición de la comunidad durante el año están relacionados con la variación de abundancias relativas mensuales en las especies de la comunidad, y no con la variación en riqueza de forma mensual, ya que la riqueza solo varía en función de la presencia

de dos especies que estuvieron presentes de forma temporal en la comunidad *L. yerbabuena* y *G. commissarisi* (Figura 12). La abundancia de la especie dominante influencia los cambios de diversidad de la comunidad. Esto se confirmó al encontrar una correlación significativa inversamente proporcional entre ambas variables ( $r = -0.7004$ ;  $p=0.0036$ ) (Figura 13).



**Figura 12.** Composición de la comunidad en riqueza y abundancia, la línea representa el índice de dominancia de Simpson.



**Figura 13.** Diversidad de la comunidad respecto a abundancia de *Mormoops megalophylla*. Figura (A) comportamiento de diversidad y comportamiento de abundancia relativa de *M. megalophylla*. Figura (B) regresión lineal RMA entre diversidad ecológica y abundancia de *M. megalophylla*.

### 10.3.1 Diversidad de la comunidad y disponibilidad de alimento (Objetivo particular II)

Para explicar las variaciones de abundancias relativas de las especies de la comunidad, incluida la especie dominante, comenzaremos por la disponibilidad de alimento. Al ser las especies insectívoras las que representan más del 90% de la comunidad, analizamos la disponibilidad de alimento para estas especies. Registramos 15 órdenes de insectos durante el muestreo, de los cuales siete órdenes estuvieron presentes permanentemente, y los demás tienen presencia temporal (Tabla 2). Los meses con mayor abundancia de insectos fueron mayo y julio del 2016 (Tabla 2). La riqueza de órdenes de insectos observados de forma mensual varió desde ocho órdenes en junio del 2016 a 12 órdenes observados en julio del 2016. Por último, los órdenes más abundantes durante el año son Trichoptera, Diptera y Coleoptera.

**Tabla 2.** Insectos capturados por la trampa de luz durante cada mes de muestreo. Al final de la tabla se observa la estimación del índice de Shannon-Wiener que representa la disponibilidad de alimento mensual para las especies insectívoras.

Individuos de insectos capturados por cada mes de muestreo													
Órdenes de insectos	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero 17	Febrero 17	Total
Lepidoptera	72	156	610	215	620	336	39	66	217	259	570	286	3446
Coleoptera	97	621	1754	859	2118	2205	551	79	1941	2077	1461	653	14416
Diptera	55	196	2572	177	3268	612	31	29	433	576	4365	908	13222
Trichoptera	105	352	10129	192	1991	646	47	7	14	242	1247	428	15400
Himenoptera	3	3	240	1542	843	690	34	3	41	27	39	16	3481
Hemiptera	7	39	200	305	748	2281	14	8	409	476	463	46	4996
Homoptera	11	27	126	57	67	80	4	22	65	78	183	37	757
Psocoptera	2	2	7	0	21	12	0	1	0	4	17	9	75
Dermoptera	1	0	1	0	3	0	0	0	3	0	0	0	8
Ortoptera	0	16	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17
Embioptera	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	6	4	12
Blattaria	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Plecoptera	0	0	3	0	10	3	0	0	0	0	0	0	16
Ephemeroptera	0	0	2561	13	364	161	5	0	5	2	581	35	3727
Neuroptera	0	0	0	0	4	3	18	0	0	0	0	2	27
<b>Total</b>	<b>353</b>	<b>1414</b>	<b>18205</b>	<b>3360</b>	<b>10057</b>	<b>7029</b>	<b>743</b>	<b>215</b>	<b>3128</b>	<b>3741</b>	<b>8932</b>	<b>2424</b>	
<b>índice de Shannon (H')</b>	<b>1.602</b>	<b>1.483</b>	<b>1.365</b>	<b>1.509</b>	<b>1.766</b>	<b>1.689</b>	<b>1.051</b>	<b>1.552</b>	<b>1.199</b>	<b>1.367</b>	<b>1.548</b>	<b>1.55</b>	

Cuando se correlacionó la diversidad mensual de insectos, con respecto a la abundancia de murciélagos, observamos que no existe una correlación entre las dos variables (RMA.  $r = -0.1225$ ;  $p = 0.7044$ ).

Por otra parte, al comparar solo la abundancia de *M. megalophylla* con respecto a la diversidad de insectos, de nuevo, no observamos ninguna correlación entre ambas variables (RMA.  $r = -0.0672$ ;  $p = 0.8356$ ).

Por último, tampoco observamos correlación significativa entre la diversidad mensual de insectos respecto a la diversidad mensual de murciélagos de la comunidad (RMA.  $r = -0.2327$ ;  $p = 0.4668$ ).

### *10.3.2 Diversidad de la comunidad y su relación con la temperatura y humedad relativa (Objetivo particular II)*

Al correlacionar la abundancia de las especies presentes en la comunidad respecto al comportamiento anual de temperatura y humedad relativa. No encontramos ninguna relación significativa (Tabla 3). Por lo tanto, las variables ambientales medidas no explican las variaciones de abundancias relativas en las especies de la comunidad. Lo mismo encontramos al correlacionar la diversidad de murciélagos con las variables de temperatura (RMA,  $r=0.4403$ ;  $p=0.1519$ ) y humedad (RMA,  $r=-0.1910$ ;  $p= 0.5458$ ), de tal forma que, las variables ambientales tampoco explican los cambios en la diversidad de la comunidad.

**Tabla 3.** Correlaciones de los análisis de regresión reducida del eje mayor (RMA) entre abundancias relativas respecto a la temperatura y humedad relativa. (P) probabilidad del estadígrafo, (r) índice de correlación, y (t) valor del estadígrafo.



	Correlación RMA entre la abundancia relativa y las variables de temperatura y humedad relativa		
		Temperatura	Humedad relativa
<i>D. ecaudata</i>	p=	0.3514	0.8316
	r=	0.2846	-0.066
	t=	0.9846	-0.2193
<i>D. rotundus</i>	p=	0.5066	0.9602
	r=	-0.201	-0.0158
	t=	-0.6805	-0.0524
<i>G. commissarisi</i>	p=	0.1622	0.1368
	r=	0.418	-0.441
	t=	1.5261	-1.6297
<i>G. soricina</i>	p=	0.0571	0.2566
	r=	0.5165	-0.3259
	t=	2.0006	-1.1434
<i>M. megalophylla</i>	p=	0.2034	0.1146
	r=	-0.372	0.462
	t=	-1.3293	1.7279
<i>N. mexicanus</i>	p=	0.793	0.305
	r=	0.1146	0.2866
	t=	0.3826	0.9921
<i>P. mesoamericanus</i>	p=	0.2032	0.0665
	r=	-0.3805	0.5328
	t=	-1.3647	2.0881

### 10.3.3 Diversidad y su relación con los procesos reproductivos (Objetivo particular II).

Se registró la condición reproductiva de 4,354 individuos adultos distribuidos en siete especies presentes en la comunidad *D. ecaudata* (69), *D. rotundus* (33), *G. commissarisi* (40), *G. soricina* (54), *M. megalophylla* (3,509), *N. mexicanus* (420) y *P. mesoamericanus* (229; Tabla 4). De las ocho especies presentes en la comunidad solo se pudo reconstruir el patrón reproductivo anual de seis de ellas. De la especie *L. yerbabuena* no se pudo reportar el patrón reproductivo anual debido a que únicamente registramos un individuo en todo el muestreo. Por otra parte, de la especie *G. commissarisi* únicamente registramos individuos de marzo a noviembre del 2016, además en las hembras capturadas únicamente registramos dos condiciones reproductivas, inactivas y preñadas. Estas dos razones impidieron la reconstrucción del patrón reproductivo anual para ambas especies.

**Tabla 4.** Número de individuos adultos capturados mensualmente por especie y su condición reproductiva.

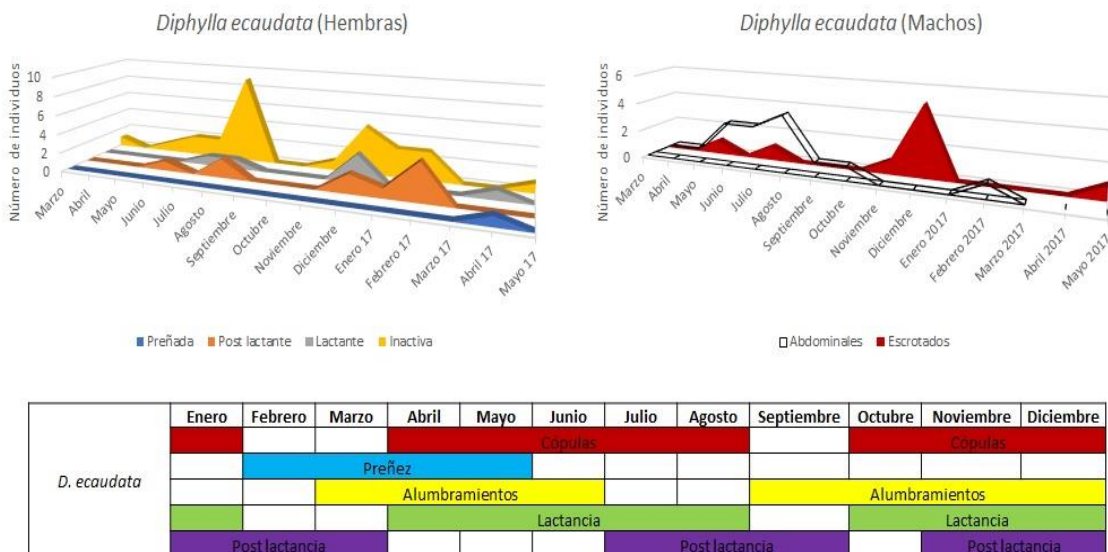
Especie	Condición reproductiva	Número de individuos														
		MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE 17	FEB 17	MAR 17	ABR 17	MAY 17
<i>D. ecaudata</i>	Prefiada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	Post lactante	0	0	0	1	0	2	0	0	0	2	1	4	0	0	0
	Lactante	0	0	0	0	1	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0
	Inactiva	1	0	1	2	2	9	0	0	1	5	3	3	0	0	1
	Abdominales	0	1	1	3	3	4	1	1	0	0	0	1	0	0	0
	Escrotados	0	0	1	0	1	0	0	0	1	5	0	0	0	0	1
<i>D. rotundus</i>	Prefiada	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	2	0	0
	Post lactante	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	Lactante	0	0	2	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	3	2
	Inactiva	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	2	2	0	0
	Abdominales	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0
	Escrotados	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
<i>G. commissarisi</i>	Prefiada	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Post lactante	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lactante	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Inactiva	3	1	1	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
	Abdominales	1	5	0	1	7	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0
	Escrotados	2	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>G. soricina</i>	Prefiada	0	6	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
	Post lactante	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Lactante	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	Inactiva	0	2	0	0	2	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0
	Abdominales	0	6	0	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Escrotados	0	4	0	0	3	1	1	1	0	0	0	2	2	1	1
<i>M. megalophylla</i>	Prefiada	7	19	78	3	5	5	0	0	0	0	0	3	1	76	78
	Post lactante	1	1	5	1	6	39	44	87	51	66	9	11	0	2	5
	Lactante	6	0	73	88	206	132	0	0	14	15	3	0	0	1	73
	Inactiva	22	3	15	6	60	95	67	97	53	32	11	6	0	3	15
	Abdominales	156	3	1	19	67	74	76	76	121	79	13	23	12	4	10
	Escrotados	17	29	22	28	29	38	68	68	334	308	28	78	18	8	3
<i>N. mexicanus</i>	Prefiada	2	9	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
	Post lactante	1	1	1	0	0	0	1	3	3	0	0	0	3	1	1
	Lactante	2	0	0	4	9	1	4	1	4	2	0	3	2	0	0
	Inactiva	26	15	2	6	3	9	74	5	1	3	0	2	1	2	2
	Abdominales	6	0	1	2	6	3	7	7	0	0	3	4	0	5	0
	Escrotados	0	5	7	6	8	14	54	55	3	1	1	1	4	0	1
<i>P. mesoamericanus</i>	Prefiada	8	10	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1
	Post lactante	1	0	0	0	0	0	4	3	9	0	2	0	0	0	0
	Lactante	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	Inactiva	15	0	1	0	0	1	16	10	15	1	0	1	0	0	1
	Abdominales	13	0	0	0	2	0	12	11	9	2	1	0	0	0	0
	Escrotados	0	5	1	1	1	1	24	24	10	0	8	0	0	0	0

### 10.3.3.1 Patrones reproductivos.

Para *D. ecaudata* encontramos un patrón reproductivo poliéstrico no estacional, donde observamos dos ciclos reproductivos. El primero de ellos, comienza con la cópula, que inferimos por la convergencia de la mayor abundancia de hembras inactivas y machos escrotados, que ocurre a partir del mes de abril a agosto. El periodo de preñez podría observarse entre los meses de julio a octubre, sin

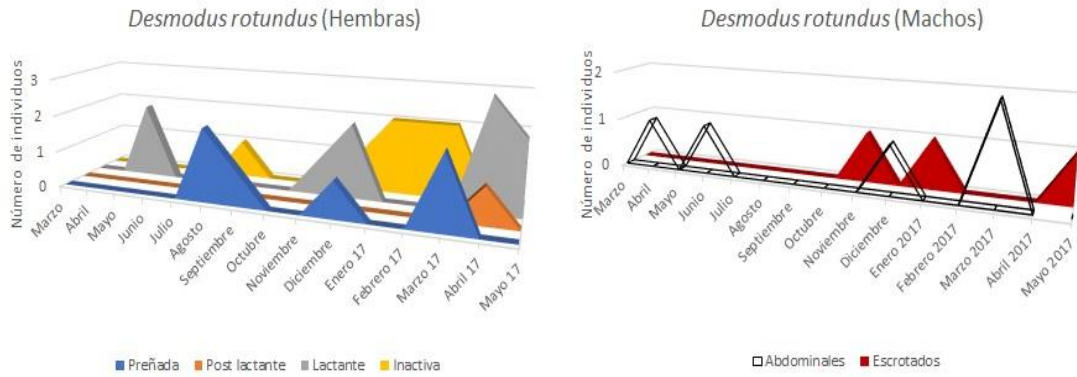
embargo, no pudimos registrar hembras preñadas durante este periodo. Posterior a la preñez, dedujimos que los alumbramientos ocurren desde septiembre hasta diciembre, y la lactancia, la observamos desde finales de octubre hasta enero. Por último, registramos un periodo de post lactancia de noviembre a marzo (Figura 14).

En el segundo ciclo reproductivo las cópulas inician de octubre a enero, seguidas del periodo de preñez que registramos de febrero a mayo, con posibles alumbramientos de marzo a junio, y un periodo de lactancia que observamos de abril hasta agosto, seguido del periodo de post lactancia de julio a septiembre (Figura 14).



**Figura 14.** Abundancia de individuos por categoría reproductiva y patrón reproductivo de *Diphylla ecaudata*.

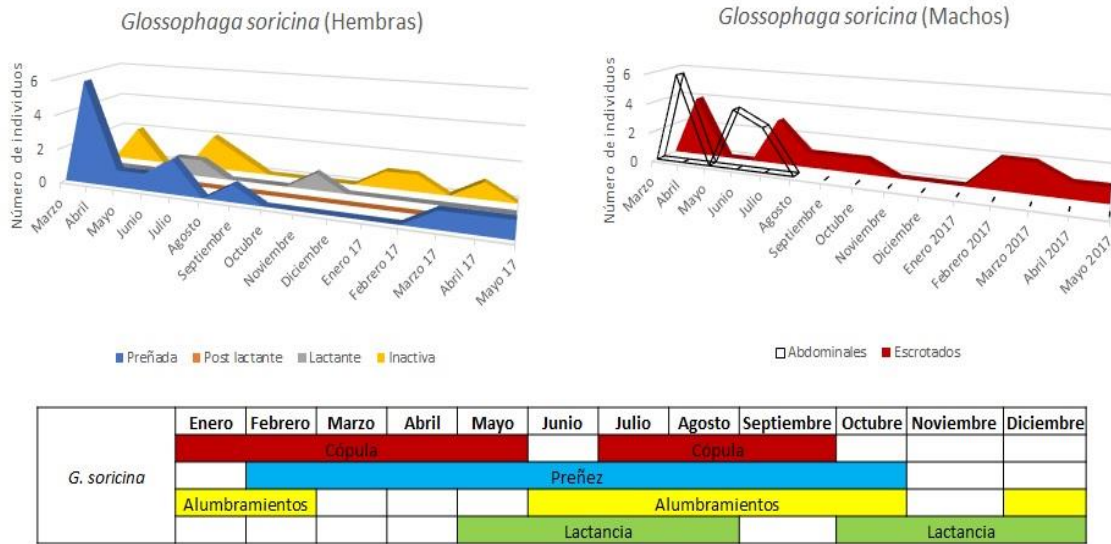
La especie *D. rotundus* presenta un patrón reproductivo poliéstrico no estacional, donde el periodo de cópulas comprende los meses enero y febrero, abril y mayo y de octubre a diciembre. Se registró el periodo de preñez entre diferentes meses del año, de enero a abril, de julio a septiembre y de noviembre a diciembre. Inferimos que los alumbramientos ocurren en los meses de marzo a julio y entre septiembre y octubre. Encontramos hembras lactantes en los meses de enero a febrero, de abril a junio y de octubre a diciembre. Por último, hay presencia de hembras post lactantes en los meses de marzo a mayo (Figura 15).



	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>D. rotundus</i>	Cópula			Cópula						Cópula		
	Preñez						Preñez				Preñez	
		Alumbramientos							Alumbramientos			
	Lactancia			Lactancia						Lactancia		
		Post lactancia										

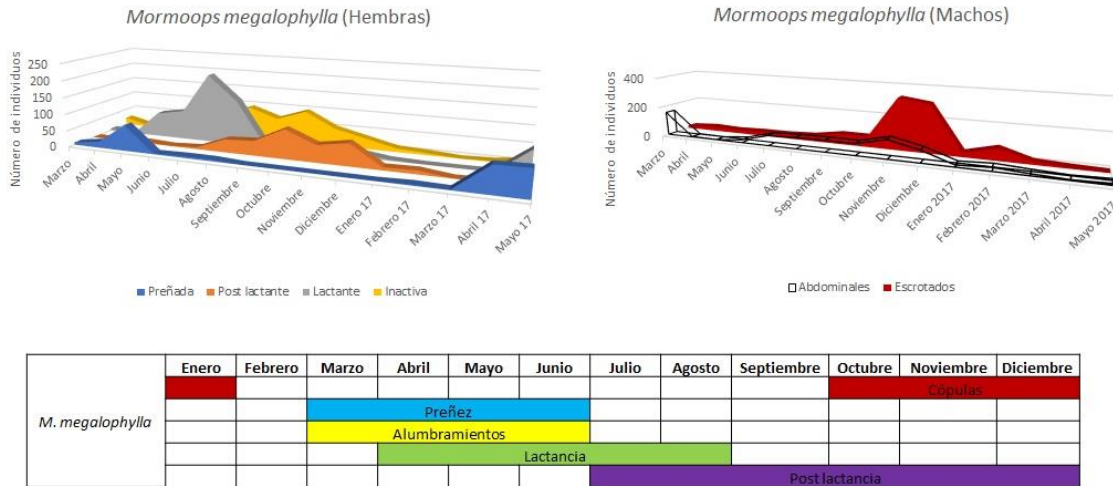
**Figura 15.** Abundancia de individuos por categoría reproductiva y patrón reproductivo de *Desmodus rotundus*.

La especie *G. soricina* presenta un patrón reproductivo poliéstrico bimodal. Las cópulas podrían ocurrir entre enero hasta mayo y de julio a septiembre. Se observaron hembras preñadas de febrero a octubre, e inferimos que los alumbramientos pueden ocurrir entre los meses de junio a octubre y entre diciembre y febrero. Posteriormente a los periodos de preñez y alumbramientos, observamos hembras lactantes en los meses de mayo a agosto y de octubre a noviembre. (Figura 16).



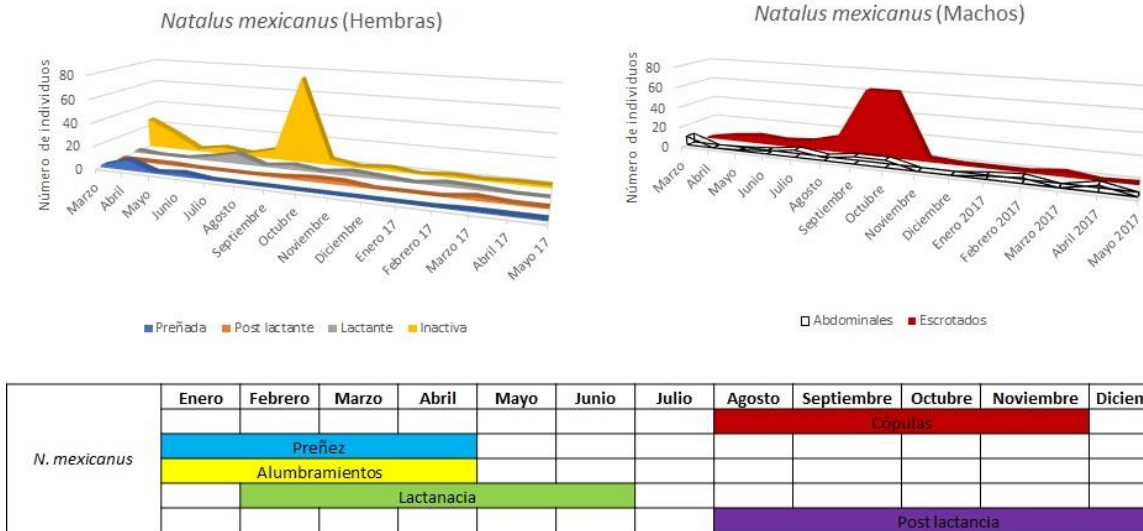
**Figura 16.** Abundancia de individuos por categoría reproductiva y patrón reproductivo de *Glossophaga soricina*.

Observamos un patrón reproductivo monoéstrico estacional para *M. megalophylla*, donde el periodo de cópulas ocurre entre los meses de octubre y enero. Posteriormente, el periodo de preñez lo observamos desde el mes de marzo hasta el mes de junio, estos mismos meses pueden concordar con el periodo de alumbramientos, ya que el periodo de gestación de esta especie es de entre cinco y siete meses, y hembras que fueron preñadas en el mes de octubre podrían alumbrar en el mes de marzo. Después del periodo de preñez y alumbramientos se registraron las hembras lactantes desde el mes de abril hasta el mes de agosto. Por último, el periodo de post lactancia se observa claramente desde julio hasta diciembre (Figura 17).



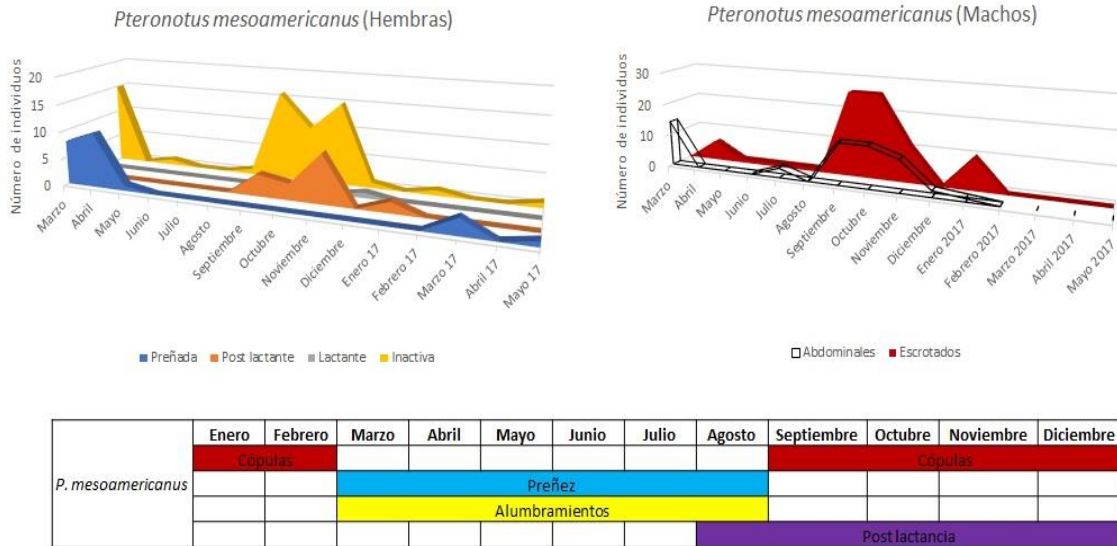
**Figura 17.** Abundancia de individuos por categoría reproductiva y patrón reproductivo de *Mormoops megalophylla*.

La especie *N. mexicanus* presenta un patrón reproductivo monoéstrico estacional, al igual que *M. megalophylla*. Observamos que las cópulas ocurren entre los meses de agosto a noviembre. En el caso del periodo de preñez, observamos las hembras preñadas desde el mes de enero hasta el mes de abril. Después del periodo de gestación de cinco meses de esta especie, esperaríamos que el periodo de alumbramientos ocurra entre enero y abril. Posteriormente, registramos a las hembras en proceso de lactancia entre los meses de febrero a junio. Por último, el periodo de post lactancia ocurre desde el mes de agosto hasta el mes de diciembre (Figura 18).



**Figura 18.** Abundancia de individuos por categoría reproductiva y patrón reproductivo de *Natalus mexicanus*.

La última especie en la que se pudo describir el patrón reproductivo fue *P. mesoamericanus*, la cual presentó un patrón reproductivo monoéstrico estacional al igual que las últimas dos especies descritas. El proceso de cópula puede ocurrir desde noviembre hasta febrero, siendo la especie donde las hembras inactivas y machos con testículos escrotados están presentes cerca de siete meses del año. Esto alarga el periodo de preñez desde marzo hasta agosto, donde también pueden ocurrir los alumbramientos debido a los cinco meses de gestación de esta especie. No registramos hembras lactantes durante el periodo de muestreo, sin embargo, podría ocurrir desde abril hasta octubre. Por último, la etapa de post lactancia la observamos desde agosto hasta noviembre (Figura 19).



**Figura 19.** Abundancia de individuos por categoría reproductiva y patrón reproductivo de *Pteronotus mesoamericanus*.

### 10.3.3.2 Procesos reproductivos y su relación con la abundancias relativa

Al correlacionar la abundancia relativa con respecto a la abundancia de individuos de cada condición reproductiva, para cada una de las especies, encontramos que, los cambios de abundancia relativa están asociados principalmente al incremento en el número de individuos que representan las categorías reproductivas de machos con testículos escrotados y hembras inactivas (cópulas), esto sucede para todas las especies de la comunidad (Tabla 5). El proceso de preñez no afecta la abundancia relativa en la mayoría de las especies durante el año, a excepción de *D. rotundus* y *G. soricina*, ambas especies incrementan sus abundancias relativas durante este proceso (Tabla 5). Durante el proceso de lactancia aumenta la abundancia relativa de la especie *D. ecaudata*, en ninguna otra especie de la comunidad se observa esto (Tabla 5). Por último, cuando las hembras terminan el periodo de lactancia y comienzan el periodo de post lactancia, se incrementan las abundancias relativas de *M. megalophylla*, *D. ecaudata* y *P. mesoamericanus* (Tabla 5).



**Tabla 5.** Correlación entre número de individuos de cada categoría sexual y la abundancia observada para cada una de las especies de la comunidad. Los números en negritas indican las correlaciones significativas. (P) probabilidad del estadígrafo, (r) índice de correlación, y (t) valor del estadígrafo.

		Correlación RMA entre Abundancia relativa, con respecto a las siguientes variables:			
		Hembras preñadas (preñez)	Hembras lactantes (lactancia)	Hembras poslactantes (poslactancia)	Machos escrotados y hembras inactivas (cópulas)
<i>D. ecaudata</i>	P=	0.7353	<b>0.0108</b>	<b>0.0134</b>	<b>0.0001</b>
	r=	-0.150	<b>0.723</b>	<b>0.684</b>	<b>0.961</b>
	t=	-0.548	<b>3.768</b>	<b>3.377</b>	<b>12.483</b>
<i>D. rotundus</i>	P=	<b>0.0048</b>	0.448	0.4585	0.0376
	r=	<b>0.741</b>	0.217	0.220	<b>0.544</b>
	t=	<b>3.980</b>	0.803	0.814	<b>2.340</b>
<i>G. soricina</i>	P=	<b>0.0005</b>	0.4025	ND	<b>0.0014</b>
	r=	<b>0.924</b>	0.251	ND	<b>0.849</b>
	t=	<b>8.727</b>	0.933	ND	<b>5.789</b>
<i>M. megalophylla</i>	P=	0.2421	0.5795	<b>0.0001</b>	<b>0.0001</b>
	r=	-0.315	0.164	<b>0.895</b>	<b>0.936</b>
	t=	-1.198	0.601	<b>7.216</b>	<b>9.591</b>
<i>N. mexicanus</i>	P=	0.7057	0.3646	0.8666	<b>0.0001</b>
	r=	0.091	0.228	-0.046	<b>0.990</b>
	t=	0.328	0.843	-0.167	<b>24.903</b>
<i>P. mesoamericanus</i>	P=	0.6777	0.6927	<b>0.0032</b>	<b>0.0002</b>
	r=	0.143	-0.160	<b>0.768</b>	<b>0.956</b>
	t=	0.521	-0.584	<b>4.318</b>	<b>11.751</b>

### 10.3.3.3 Procesos reproductivos y su relación con la diversidad

Cuando se realizó la correlación entre el número de individuos que representan cada una de las condiciones reproductivas respecto a la diversidad de la comunidad, observamos que no todos los cambios de abundancias relativas en las especies tienen impacto directo sobre la diversidad de la comunidad (comparación entre la tabla 5 y 6). Además, el incremento de abundancias provocado por los procesos reproductivos no necesariamente disminuye la diversidad, en ocasiones, el incremento de abundancia relativa de una o varias especies tiene una relación directamente proporcional con el incremento de diversidad (Tabla 6).

El incremento de abundancias relativas provocado por los procesos de cópula y post lactancia en la especie *M. megalophylla* tienen una relación inversamente proporcional a la diversidad de la comunidad (Tabla 6). Por otra parte, el incremento de abundancias de las especies *G. soricina*, *N. mexicanus* y *P. mesoamericanus* durante el periodo de preñez se correlacionan de forma directamente proporcional con los incrementos de diversidad de la comunidad (Tabla 6).

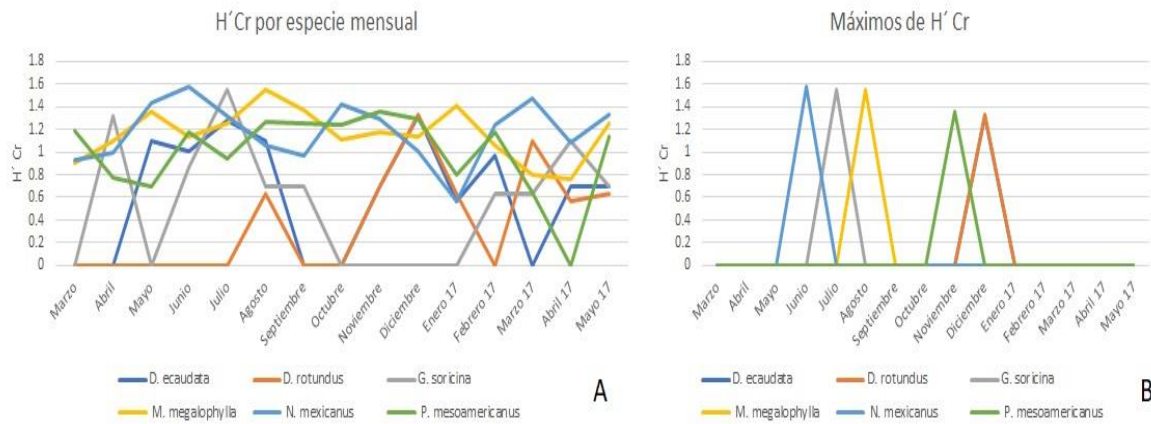
**Tabla 6.** Correlación entre número de individuos de cada categoría sexual y la diversidad de la comunidad. Los números en negritas indican las correlaciones significativas. (P) probabilidad del estadígrafo, (r) índice de correlación, y (t) valor del estadígrafo.

		Correlación RMA entre Diversidad Simpson 1-D respecto a las siguientes variables:			
		Hembras preñadas (preñez)	Hembras lactantes (lactancia)	Hembras poslactantes (poslactancia)	Machos escrotados y hembras inactivas (cópulas)
<i>D. ecaudata</i>	P=	0.9314	0.0772	0.3085	0.0704
	r=	-0.090	-0.454	-0.288	-0.478
	t=	-0.326	-1.836	-1.084	-1.963
<i>D. rotundus</i>	P=	0.7713	0.2895	0.9376	0.7842
	r=	0.083	-0.293	-0.090	-0.078
	t=	0.301	-1.105	-0.326	-0.284
<i>G. soricina</i>	P=	<b>0.0142</b>	0.3956	ND	0.436
	r=	<b>0.558</b>	-0.245	ND	0.22048
	t=	<b>2.422</b>	-0.912	ND	0.81501
<i>M. megalophylla</i>	P=	0.6017	0.2562	<b>0.0342</b>	<b>0.0183</b>
	r=	-0.148	-0.319	<b>-0.549</b>	<b>-0.590</b>
	t=	-0.540	-1.213	<b>-0.549</b>	<b>-2.632</b>
<i>N. mexicanus</i>	P=	<b>0.004</b>	0.9327	0.864	0.0776
	r=	<b>0.666</b>	-0.025	-0.050	0.436
	t=	<b>3.220</b>	-0.088	-0.179	1.745
<i>P. mesoamericanus</i>	P=	<b>0.0034</b>	0.9409	0.6147	0.6598
	r=	<b>0.705</b>	-0.022	-0.159	0.124
	t=	<b>3.587</b>	-0.079	-0.581	0.452

Por otra parte, el índice de diversidad de condiciones reproductivas entre las especies de esta comunidad oscila desde  $H' Cr = 0$ , hasta  $H' Cr = 1.57$  (Tabla 7; Figura 20A). Los valores más altos de este índice se encuentran desfasados en el tiempo entre las especies (Figura 20B). La mayor cantidad de procesos reproductivos de la especie *N. mexicanus* la observamos en el mes de junio, seguida de la especie *G. soricina* en el mes de julio y *M. megalophylla* en el mes de agosto (Figura 20B). Entre los meses de septiembre a octubre ninguna especie presentó su mayor diversidad de condiciones reproductivas. Posteriormente, en el mes de noviembre la especie *P. mesoamericanus* presenta su mayor actividad reproductiva, seguida de *D. ecaudata* y *D. rotundus* en el mes de diciembre (Figura 20B).

**Tabla 7.** Diversidad de condiciones reproductivas mensual para cada especie de la comunidad durante el periodo de muestreo. En la parte final de la tabla se observa el promedio de diversidad de condición reproductiva por mes.

	Diversidad de condiciones reproductivas (H') mensual														
	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene 17	Feb 17	Mar 17	Abr 17	May 17
<i>D. ecaudata</i>	0.000	0.000	1.099	1.011	1.277	1.103	0.000	0.000	0.693	1.323	0.562	0.974	0.000	0.693	0.693
<i>D. rotundus</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.637	0.000	0.000	0.693	1.332	0.637	0.000	1.099	0.562	0.637
<i>G. soricina</i>	0.000	1.311	0.000	0.868	1.547	0.693	0.693	0.000	0.000	0.000	0.000	0.637	0.637	1.099	0.693
<i>M. megalophylla</i>	0.901	1.095	1.351	1.133	1.253	1.549	1.368	1.109	1.169	1.138	1.407	1.057	0.794	0.756	1.258
<i>N. mexicanus</i>	0.934	0.991	1.428	1.578	1.321	1.058	0.962	1.426	1.295	1.011	0.562	1.241	1.468	1.089	1.332
<i>P. mesoamericanus</i>	1.184	0.776	0.694	1.173	0.942	1.259	1.252	1.235	1.362	1.297	0.804	1.173	0.640	0.000	1.133
Promedio H' Cr comunidad	0.503	0.695	0.762	0.960	1.057	1.050	0.712	0.628	0.869	1.017	0.662	0.847	0.773	0.700	0.958



**Figura 20.** Figura (A) Comportamiento de diversidad de condiciones reproductivas por especie. Figura (B) valores máximos obtenidos de diversidad de condiciones reproductivas por especie.

El índice de diversidad de condiciones reproductivas promedio de la comunidad tuvo variaciones mensuales, desde  $H' Cr = 0.503$ , hasta  $H' Cr = 1.057$ . Los meses donde el valor del índice fue menor son marzo, octubre del 2016 y el mes de enero del 2017, con valores de  $H' Cr \leq 0.7$  en promedio. En contraparte, los meses donde el valor del índice fue mayor ocurrieron en julio, agosto y diciembre 2016 con valores de  $H' Cr \geq 1.0$  (Figura 21).

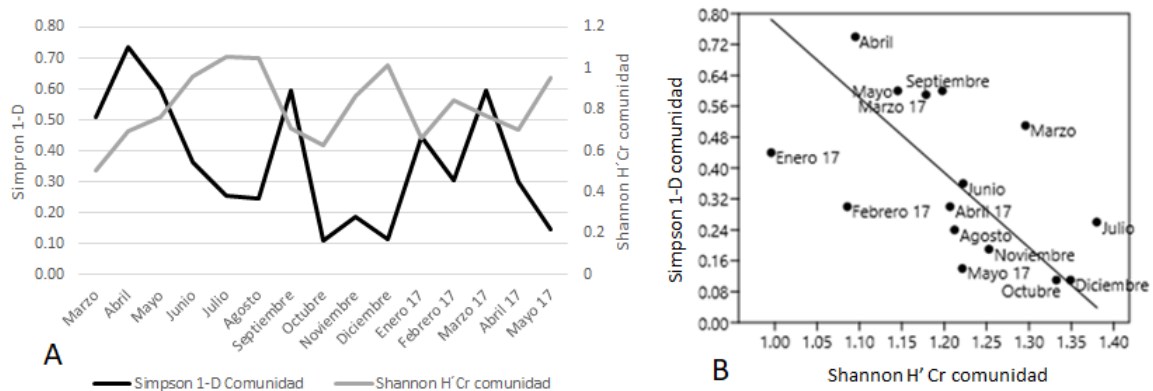


**Figura 21.** Promedio mensual de diversidad de condiciones reproductivas de la comunidad.

Al correlacionar el índice H'Cr de cada una de las especies con respecto a la diversidad de la comunidad, observamos que ninguna especie por sí sola tiene alguna correlación significativa (Tabla 8). Por otra parte, al correlacionar la diversidad con respecto al promedio de H'Cr de todas las especies, encontramos una correlación significativa con tendencia inversamente proporcional (Tabla 8, Figura 22). Esto indica que cuando existe una mayor cantidad de procesos reproductivos entre las especies de la comunidad existe una disminución en la diversidad de la misma, que se puede atribuir a la disminución en la equitatividad, debido al incremento de abundancias relativas que sufre cada especie durante sus procesos reproductivos.

**Tabla 8.** Correlación RMA entre diversidad de condiciones reproductivas de cada especie y la diversidad de la comunidad. Al final de la tabla se observa la correlación RMA entre el promedio de diversidad de condiciones reproductivas y la diversidad de la comunidad. (P) probabilidad del estadígrafo, (r) índice de correlación, y (t) valor del estadígrafo.

		Correlación entre diversidad H' Cr y diversidad 1-D
<i>D. ecaudata</i>	P=	0.0671
	r=	-0.491
	t=	-2.032
<i>D. rotundus</i>	P=	0.233
	r=	-0.326
	t=	-1.245
<i>G. soricina</i>	P=	0.5197
	r=	0.179
	t=	0.657
<i>M. megalophylla</i>	P=	0.7233
	r=	-0.099
	t=	-0.358
<i>N. mexicanus</i>	P=	0.4703
	r=	-0.204
	t=	-0.752
<i>P. mesoamericanus</i>	P=	0.1957
	r=	-0.359
	t=	-1.386
H' Cr promedio de la comunidad	P=	<b>0.0507</b>
	r=	<b>-0.508</b>
	t=	<b>-2.127</b>



**Figura 22.** Figura (A) Comportamiento del promedio de diversidad de condiciones reproductivas de la comunidad y comportamiento de la diversidad. Figura (B) Gráfico de correlación RMA entre diversidad de condiciones reproductivas y diversidad de la comunidad.

#### 10.4 Descripción de los ejes del nicho realizado (Objetivo particular III y IV)

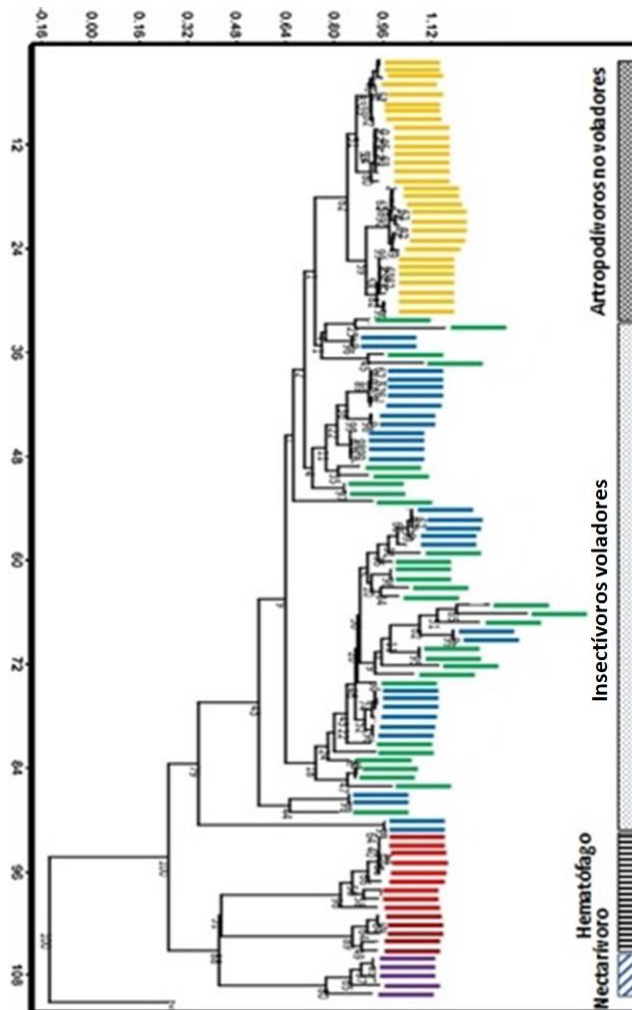
##### 10.4.1 Eje trófico

Con respecto al tipo de dieta de los murciélagos presentes en la comunidad, detectamos cuatro grupos bien definidos por el método de Bray-Curtis (Figura 23), los cuales fueron discriminados principalmente por gremio alimenticio, como era de esperarse, diferenciando a los hematófagos (*D. rotundus* y *D. ecaudata*),

nectarívoros (*G. soricina*) e insectívoros (*N. mexicanus*, *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*). Sin embargo, en el gremio insectívoro encontramos dos grupos definidos. El primer grupo lo componen únicamente individuos de *N. mexicanus* el cual denominamos como “Murciélagos con dieta de artrópodos no voladores” (Figura 23), ya que su principal fuente de alimento son opiliones, aunque también consumen insectos voladores como lepidópteros (Tabla 9). El segundo grupo, compuesto por *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*, fue nombrado como “Murciélagos con dieta de insectos voladores” (Figura 23), ya que la principal fuente de alimento son lepidópteros, dípteros, tricópteros y hemípteros (Tabla 9). Los resultados de los contenidos estomacales analizados y la clasificación de alimento por especie se observan en la Tabla 9.

**Tabla 9.** Dieta por especie, Para especies insectívoras, los números representan la cantidad de partes de insectos encontradas. Los círculos indican el orden de mayor a menor cantidad de partes de insectos encontradas; los cuatro círculos son el orden más consumido. NP = no presente y P = presente

	<i>Diphylla ecaudata</i>	<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Glossophaga soricina</i>	<i>Mormoops megalophylla</i>	<i>Natalus mexicanus</i>	<i>Pteronotus mesoamericanus</i>
Lepidoptera	NP	NP	NP	1515 <sup>○○○○</sup>	940 <sup>○○</sup>	869 <sup>○○○○</sup>
Coleoptera	NP	NP	NP	369 <sup>○○○</sup>	580 <sup>°</sup>	281 <sup>○○○</sup>
Trichoptera	NP	NP	NP	142 <sup>°</sup>	NP	187 <sup>○○</sup>
Diptera	NP	NP	NP	151 <sup>○○</sup>	630 <sup>○○</sup>	111
Hemiptera	NP	NP	NP	103	NP	127 <sup>°</sup>
Ephemeroptera	NP	NP	NP	26	NP	118
Hymenoptera	NP	NP	NP	6	30	12
Aranae	NP	NP	NP	NP	970 <sup>○○○○</sup>	NP
Sangre mamíferos	NP	P	NP	NP	NP	NP
Sangre aves	P	NP	NP	NP	NP	NP
Néctar	NP	NP	P	NP	NP	NP



**Figura 23.** Agrupamiento de individuos por tipo de alimento mediante el método de Bray-Curtis. Código de colores: Amarillo *N. mexicanus*, verde *M. megalophylla*, azul *P. mesoamericanus*, rojo claro *D. ecaudata*, rojo intenso *D. rotundus*, y morado *G. soricina*.

#### 10. 4. 2 Eje espacial

Se logro describir la morfometría alar de las seis especies residentes permanentes de la cueva, las características alares se muestran en la Tabla 10.

**Tabla 10.** Características alares por especie, valores promedio y error estándar

Especie	Envergadura (S/m)	Área alar total (S/m <sup>2</sup> )	Relación de aspecto (A)	Carga alar (Mg/S/Nm <sup>2</sup> )	índice de punta (I)	N
<i>Diphylla ecaudata</i>	0.373 ± 0.003	0.0010 ± 0.00004	5.927 ± 0.250	17.189 ± 0.511	0.7011 ± 0.031	9
<i>Desmodus rotundus</i>	0.365 ± 0.006	0.0011 ± 0.00006	6.210 ± 0.146	19.380 ± 1.001	0.784 ± 0.129	5
<i>Glossophaga soricina</i>	0.248 ± 0.005	0.0005 ± 0.00002	6.530 ± 0.224	11.968 ± 0.951	0.756 ± 0.275	5
<i>Mormoops megalophylla</i>	0.325 ± 0.003	0.0010 ± 0.00002	5.677 ± 0.209	7.438 ± 0.256	0.453 ± 0.035	30
<i>Natalus mexicanus</i>	0.263 ± 0.002	0.0006 ± 0.00002	5.998 ± 0.216	4.330 ± 0.185	0.203 ± 0.014	30
<i>Pteronotus mesoamericanus</i>	0.351 ± 0.002	0.0011 ± 0.00003	5.784 ± 0.193	7.146 ± 0.251	0.164 ± 0.008	30

Sobre la caracterización morfométrica alar de la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales encontramos que, al comparar las características de relación de aspecto y carga alar promedios de la comunidad analizada en este estudio respecto a una comunidad de murciélagos cavernícolas ubicada en el estado de Colima al oeste de México (Torres-Flores y López Wilchis 2018), no se encontraron diferencias significativas en los promedios de relación de aspecto ( $\bar{x} = 5.88 A$ ;  $t_{(11)} = -2.002$ ;  $p = 0.071$ ), y carga alar ( $\bar{x} = 8.06 \text{ Mg/S/Nm}^{-2}$ ;  $t_{(11)} = -1.990$ ;  $p = 0.072$ ). Cabe destacar que ambas comunidades son de murciélagos cavernícolas neotropicales; sin embargo, la composición de especies es diferente. Torres-Flores y López Wilchis (2018) reportan la presencia de *P. davyi*, *P. personatus* y *Macrotus waterhousii*, así como, la ausencia de *D. rotundus* y *D. ecaudata*. Por otra parte, observamos que no existen diferencias significativas para ambas variables, relación de aspecto ( $t_{(7)} = -2.21$ ;  $p = 0.077$ ) y carga alar ( $t_{(7)} = -0.766$ ;  $p = 0.477$ ), al comparar nuestros datos con una comunidad dominada por organismos insectívoros no estrictamente cavernícolas (Furey y Racey 2016). Con base en estas observaciones, podría decirse que las especies que integran la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales tienen alas con forma y tamaño similar, probablemente dominadas por características alares de individuos insectívoros. Las alas de las especies presentes en la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales presentan valores promedio de relación de aspecto y carga alar de  $5.99 \pm 0.21 A$  y  $7.28 \pm 0.90 \text{ Mg/S/Nm}^{-2}$ , respectivamente.

Respecto al desempeño de vuelo de los cuatro grupos resultantes por selección de alimento en la comunidad, se encontró lo siguiente. El primer grupo lo conforman individuos de las especies *D. rotundus* y *D. ecaudata*. Estas especies tienen el desempeño más bajo de agilidad y maniobrabilidad, ya que los promedios en relación de aspecto y carga alar de estas especies son los más altos entre todas las especies analizadas (Tabla 11). El segundo grupo está compuesto por individuos de *N. mexicanus*, que representan la especie con el mejor desempeño en maniobrabilidad y agilidad, al tener los valores más bajos en promedio de relación de aspecto y carga alar (Tabla 11). El tercer grupo lo componen individuos de las especies *P. mesoamericanus* y *M. megalophylla*, el promedio obtenido para estas



especies en relación de aspecto y carga alar representan un desempeño de agilidad y maniobrabilidad media en comparación con los otros grupos (Tabla 11). El último grupo lo conforman individuos de *G. soricina*, estos individuos comparten valores altos de carga alar con el grupo uno (11.968 Mg/S/Nm<sup>-2</sup>) y valores medios de relación de aspecto con el grupo tres (6.530 A), debido a esto los categorizamos como murciélagos con agilidad y maniobrabilidad media-baja (Tabla 11).

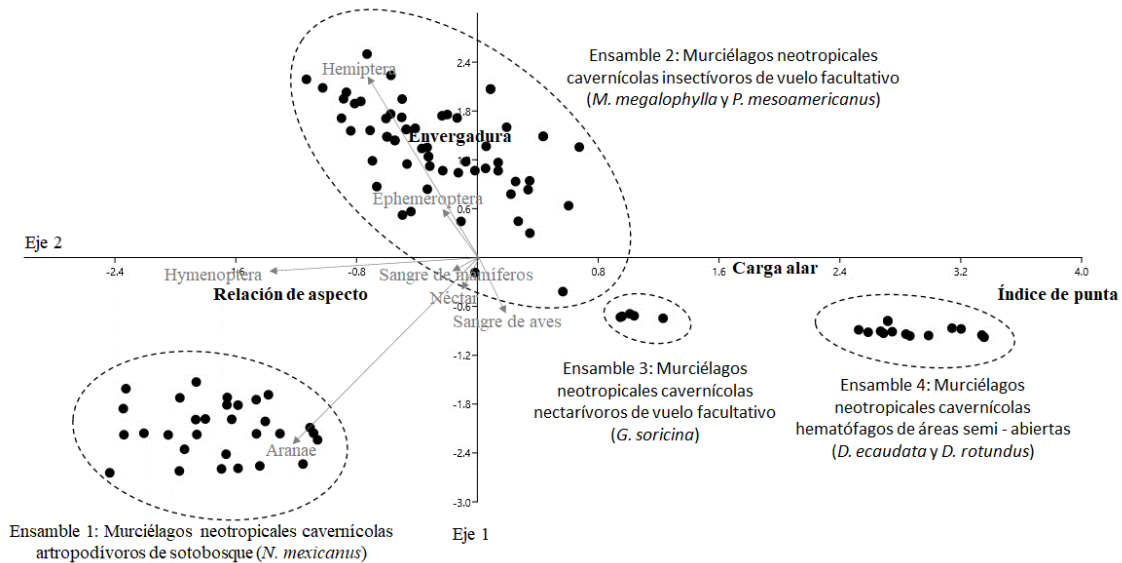
**Tabla 11.** Promedio y error estándar de las características alares por grupo.

Grupo	Especie	Envergadura (S/m)	Área alar total (S/m <sup>2</sup> )	Relación de aspecto (A)	Carga alar (Mg/S/Nm <sup>-2</sup> )	Índice de punta (I)	Agilidad y maniobrabilidad
1	<i>D. rotundus</i> <i>D. ecaudata</i>	0.370±0.003	0.001±0.00004	6.027±0.169	17.971±0.546	0.730±0.048	Baja
2	<i>N. mexicanus</i>	0.263±0.001	0.001±0.00002	5.736±0.216	4.378±0.185	0.392±0.030	Alta
3	<i>M. megalophylla</i> <i>P. mesoamericanus</i>	0.340±0.003	0.001±0.00001	5.628±0.141	6.989±0.179	0.546±0.054	Media
4	<i>G. soricina</i>	0.248±0.005	0.001±0.00002	6.530±0.224	11.968±0.951	0.756±0.275	Media-Baja

Con el CCA se forman cuatro grupos definidos que representan los ensambles, que se proponen en este trabajo, los cuales componen a la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales (Figura 24). Los primeros dos ejes del análisis explican el 99.89 % de la variación total. El eje uno está definido por diferentes variables, dentro de tipo de alimento lo definen, Aranae, Hemiptera e Hymenoptera, y dentro de variables morfométricas los definen, la carga alar, relación de aspecto e índice de punta. El eje dos está definido por las variables de dieta, Hemiptera, Aranae y Ephemeroptera, y por la variable morfométrica de envergadura.

Existe concordancia entre el tipo de dieta de los individuos con respecto a las características alares. Los individuos hematófagos (*D. rotundus* y *D. ecaudata*) están asociados principalmente con una alta carga alar (Figura 24). Por el contrario, los individuos insectívoros con predilección por artrópodos no voladores (*N. mexicanus*) son mayormente asociados con una baja carga alar (Figura 24). Los murciélagos que tienen mayor área total alar (*M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*) se asocian con dietas insectívoras y con predilección por el consumo de lepidópteros, dípteros, tricópteros y hemípteros (Figura 24). Por último,

los individuos con alta carga alar y media relación de aspecto se asocian con individuos nectarívoros (*G. soricina*; Figura 24).



**Figura 24.** Análisis canónico de correspondencia entre las características alares y dieta de las especies de murciélagos analizadas.

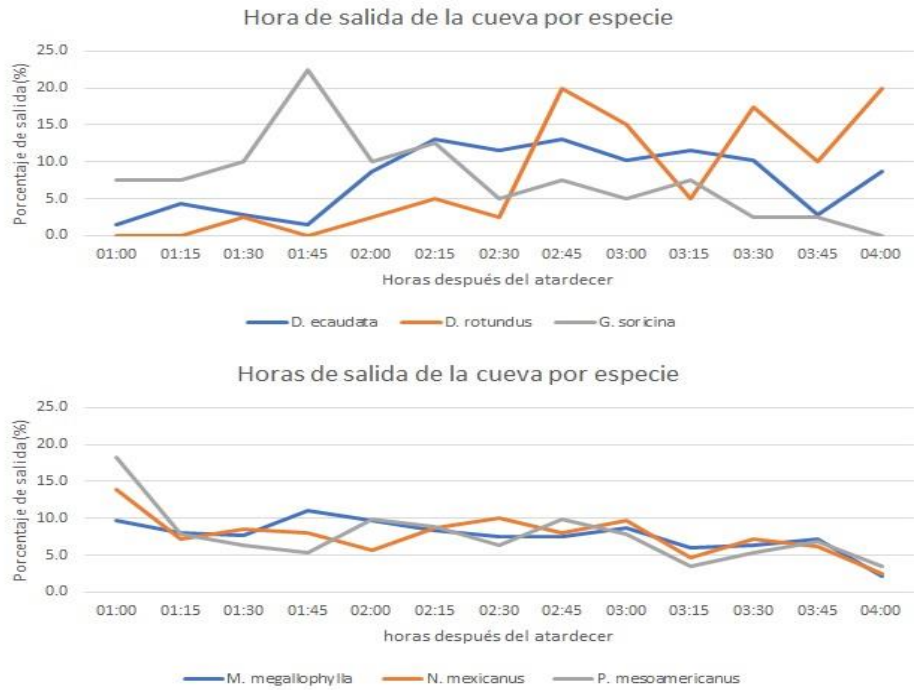
### 10. 4. 3 Temporal

Se pudo registrar la hora de salida de 4,557 individuos. El comportamiento de salida de la cueva durante las primeras cuatro horas después del atardecer es diferente para cada una de las especies. Aunque todas las especies ocupan este intervalo de tiempo para salir de la cueva, es importante mencionar que existe predilección en ciertos intervalos de tiempo donde sale el mayor porcentaje de individuos de cada especie.

Al analizar la frecuencia de salida de cada especie en intervalos de 15 min observamos que, las especies *D. rotundus*, *D. ecaudata* y *G. soricina* no presentan salidas constantes a través del tiempo. Porcentajes de entre 13 y 20% de individuos salen en horarios específicos y posteriormente, se observa salidas de individuos con cada vez menos frecuencia (Figura 25). La especie *D. ecaudata* presenta el mayor porcentaje de individuos que salen de la cueva (13%) dos horas y 15 minutos después del atardecer (Figura 25). Por otra parte, en la especie *D. rotundus* se observa que la mayor cantidad de individuos (20%) salen dos horas y 45 min

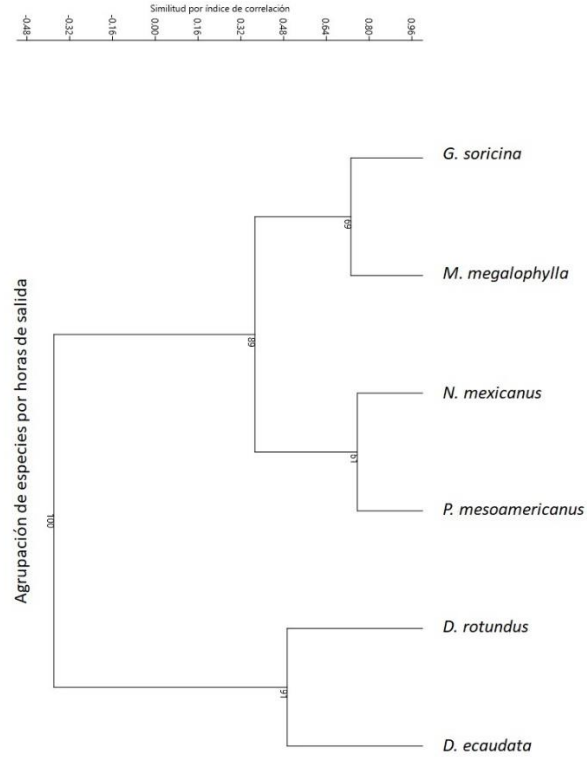
después del atardecer (Figura 25). Cabe mencionar que las dos especies hematófagas de esta comunidad son las que salen más tarde de la cueva, en comparación a las demás especies de la comunidad. En el caso de *G. soricina* observamos que, el mayor porcentaje de salida, que representa el 22 % de la población, ocurre una hora y 45 min después del atardecer (Figura 25).

Las especies insectívoras *M. megalophylla*, *N. mexicanus* y *P. mesoamericanus*, presentan un proceso de salida más constante a través del tiempo, que oscila entre el seis y 18% del total de la población para cada una de las especies. Además, no se observan picos de salida en tiempos específicos tan evidentes en comparación con las especies hematófagas y nectarívoras (Figura 25). Las especies *N. mexicanus* y *P. mesoamericanus* son las especies que primero salen de la cueva en comparación a toda la comunidad, en la primera hora después del atardecer salen el 13% y 18% del total de la población para *N. mexicanus* y *P. mesoamericanus*, respectivamente. A partir de esa hora se observa un comportamiento de salida constante y decreciente hasta las cuatro horas posteriores al ocaso (Figura 25). Por último, en la especie *M. megalophylla* observamos que, durante la primera media hora después del atardecer salen aproximadamente el 8% de la población, pero una hora y 15 minutos después del atardecer existe un pico de salida del 11%, a partir de ese momento se observa salida constante y decreciente de individuos hasta las cuatro horas después del ocaso (Figura 25).



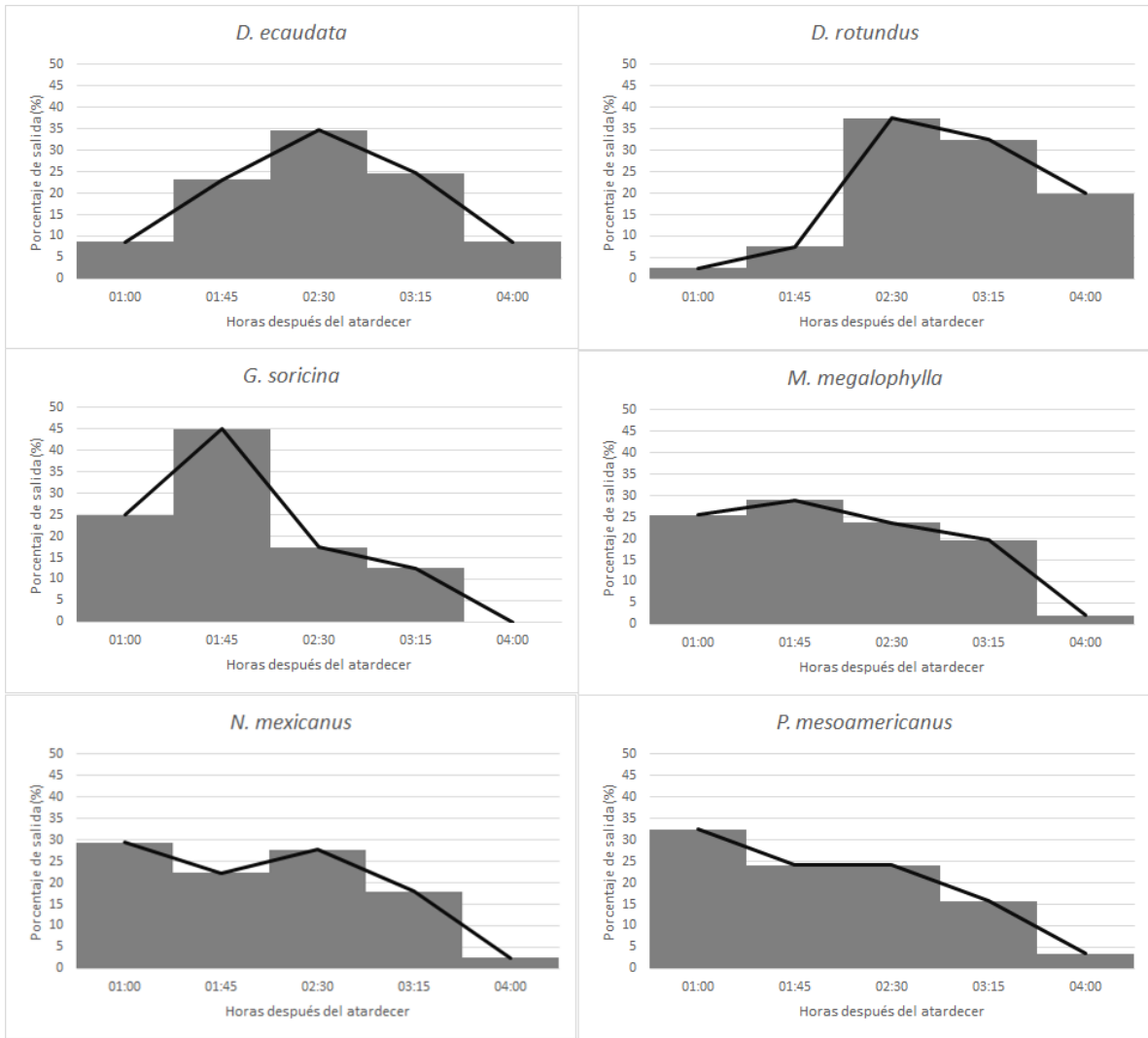
**Figura 25.** Porcentaje de salida de la cueva por especie, intervalos de 15 min de tiempo.

Con el análisis de similitud de frecuencia de salida de la cueva, por medio de una matriz de correlación se observan tres grupos definidos (Figura 26). El primero está compuesto por las especies *G. soricina* y *M. megalophylla*. Estas especies se agrupan debido a que el mayor porcentaje de individuos que salen de la cueva para cada una de las especies, lo hacen una hora y 45 min después del atardecer (Figura 27). Debido a su hora de salida, estas especies no son las primeras ni últimas en salir, están a la mitad del horario de salida entre las demás especies de la comunidad.



**Figura 26.** Agrupación de especies en hora de salida después del atardecer, por medio de una matriz de correlación.

El segundo grupo está compuesto por las especies *N. mexicanus* y *P. mesoamericanus* (Figura 26). Estas especies son las primeras en salir después del atardecer. En los primeros 45 min después del atardecer salen cerca del 30% de individuos de la población para cada una de estas especies (Figura 27). Por último, encontramos el grupo que integran las especies *D. rotundus* y *D. ecaudata* (Figura 26). Estas especies son las últimas en salir, cerca del 35% de individuos de estas especies salen de la cueva dos horas y treinta minutos después del atardecer (Figura 27).



**Figura 27.** Histogramas de porcentaje de salida de la cueva por especie en intervalos de frecuencia de 45 min.

## 11. Discusión

### **11.1 Estructura y composición de la comunidad** (Objetivo particular I y II)

#### 11.1.1 Riqueza de especies

Veracruz es uno de los estados más ricos en especies de murciélagos de México, en donde se han registrado 88 de las 148 especies de murciélagos que residen en el país (González-Christen y Delfín-Alonso 2016; Coates *et al.* 2017). En gran medida esto se debe a que el Estado tiene gran variedad de ecosistemas tales como, bosque de niebla, bosque tropical caducifolio, subcaducifolio y perennifolio, matorrales xerófilos y desiertos (Castillo-Campos *et al.* 2005; Gómez-Díaz *et al.* 2018) que proporcionan diferentes nichos ecológicos adecuados para el desarrollo de distintas especies de murciélagos, lo cual produce una alta riqueza de estas especies.

Dentro y al rededor de la zona de estudio en el municipio de Emiliano zapata se han reportado 44 especies que representan las familias Vespertilionidae, Molossidae, Natalidae, Emballonuridae, Phyllostomidae y Mormoopidae (Moreno y Halffter 2000; 2001a; Moreno *et al.* 2006). En la cueva estudiada encontramos la presencia de ocho especies, de las cuales *Glossophaga commissarisi* y *Leptonycteris yerbabuenae* fueron especies temporales del refugio. De las especies cavernícolas que pertenecen a la familia Phyllostomidae reportadas para la zona de estudio nosotros no registramos a *Carollia brevicauda*, *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* y *A. intermedius* (Moreno y Halffter 2000; 2001b; Moreno *et al.* 2006). Sin embargo, reportamos la presencia de *D. ecaudata* y *G. commissarisi*, que no habían sido registradas para la zona. De la familia Mormoopidae, nosotros no registramos en la cueva la presencia de *P. personatus* y *P. fulvus* (Moreno y Halffter 2000; 2001a; Moreno *et al.* 2006). Es posible que estas dos especies y los filostómidos que no observamos tengan otras alternativas de refugios diurnos en la zona. Mediante exploraciones de sitio, comprobamos la existencia de cuevas y sótanos con presencia de murciélagos en un radio de 6 km alrededor de la cueva de estudio. Por ejemplo, en una cueva ubicada en el municipio de Apazapan ubicada a cinco km al oeste de nuestro sitio de estudio, encontramos la presencia de *P. fulvus*, *M. megalophylla*, *P. mesoamericanus* y *N. mexicanus* con ausencias de especies

hematófagas. Además, con base en comentarios realizados por lugareños, es posible que varias de estas cuevas y sótanos, incluida la cueva de nuestro estudio, pudieran estar interconectadas de forma subterránea, lo que puede amplificar la capacidad para albergar a diferentes especies de murciélagos en la zona. Debido a esto, suponemos que la comunidad de murciélagos cavernícolas de la zona de estudio puede estar distribuida entre diferentes refugios diurnos, y que la comunidad analizada en este estudio representa solo una fracción de la misma.

Para dar una interpretación sobre las seis especies residentes permanentes que habitan la cueva, comentamos el siguiente contexto comparativo. Se ha reportado que en México únicamente el 10% de los refugios estudiados resguardan seis o más especies, y el 80% de cuevas analizadas albergan menos de cuatro especies (Arita 1993). Por otra parte, Torres-Flores y Santos-Moreno (2017) reportan que, el 80% de los refugios albergan < 5 especies, y en contraparte, solo un 4% tiene presencia de nueve o más especies. Por lo tanto, al considerar los análisis de Arita (1993) y Torres-Flores y Santos-Moreno (2017) podemos decir que la cueva “El Vado de la Chachalaca” no es de las más ricas en especies, sin embargo, si es una de los pocos refugios en México que mantienen a seis o más especies en resguardo.

En función de la clasificación entre especies que comparten un refugio (Torres-Flores y Santos-Moreno 2017), la comunidad de la cueva “El Vado de la Chachalaca” está compuesta por cinco especies integracionistas (*M. megalophylla*, *P. mesoamericanus*, *N. mexicanus*, *D. ecaudata* y *G. soricina*) es decir, especies que se caracterizan por estar presentes en cuevas con alta riqueza, residentes permanentes dentro de los refugios y poblaciones numerosas (Arita 1993). Y una especie indiferente (*D. rotundus*) es decir, especies presentes en refugios con alta o baja riqueza, que presentan poblaciones poco numerosas en comparación con las especies integracionistas, y pueden utilizar los refugios de forma intermitente durante el año (Arita 1993). Esto explica el porqué no encontramos diferencias significativas en riqueza de especies a lo largo del año ni entre las temporadas de lluvias y secas, debido a lo siguiente. Si la composición de la comunidad que estudiamos tuviera presencia de especies segregacionistas (especies que usan los



refugios de forma intermitente, con abundancias bajas; Arita 1993) o una mayor cantidad de especies indiferentes, posiblemente encontraríamos variaciones de riqueza en la comunidad a lo largo del año. Un ejemplo de esto es la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales que habita la cueva “El salitre” ubicada en el estado de Colima, México (Torres-Flores *et al.* 2012), la cual, está compuesta por seis especies integracionistas y cinco segregacionistas, donde los autores identificaron diferencias significativas en la riqueza de especies entre las estaciones de lluvias y secas, y que son adjudicadas a las ausencias temporales de las especies segregacionistas durante el año.

*11.1.2 Abundancia absoluta de la comunidad y abundancias relativas de especies*  
Mediante la estimación del muestreo de captura recaptura encontramos que la cueva alberga aproximadamente a 7,913 individuos. En contexto comparativo, se ha registrado que la abundancia en cuevas de la región neotropical en México, es muy variable, donde se pueden identificar cuatro categorías (Arita 1993; Torres-Flores y Santos-Moreno 2017), cuevas de baja abundancia que albergan menos de 100 individuos, cuevas de media abundancia que albergan cientos de individuos, cuevas de alta abundancia (más de 1,000 y menos de 10,000 individuos) y cuevas de muy alta abundancia (más de 10,000 individuos). Con base en esta categorización, la cueva “El Vado de la Chachalaca” se puede considerar un refugio con alta abundancia de individuos.

La abundancia absoluta de la comunidad varía de forma significativa entre las estaciones de lluvias y secas, lo que es usual en comunidades tropicales. Generalmente, las modificaciones de abundancias en una comunidad suceden por el movimiento de individuos a otros refugios, provocados por el aumento o disminución de temperatura, escasez de agua y disminución en la disponibilidad de alimento (Fleming y Eby 2003; Mac Swiney *et al.* 2009; Núñez-Novas *et al.* 2016). Sin embargo, la variabilidad de abundancias estacionales en esta comunidad no está relacionada con los factores de temperatura, humedad relativa y disponibilidad de alimento.

En primer lugar, es posible que los cambios climáticos estacionales en la zona no tengan tanto impacto en el bienestar de los murciélagos. Recordemos que en el análisis de humedad relativa no registramos diferencias significativas estacionales, por otra parte, aunque si existen diferencias significativas en el promedio de temperatura entre ambas temporadas, el promedio es cercano entre estas. En comparación, en comunidades donde se reportan variaciones de abundancia estacionales provocadas por las fluctuaciones de temperatura y humedad, las diferencias estacionales climáticas son más drásticas (Estrada-Villegas *et al.* 2012; Núñez-Novas *et al.* 2016). Por lo tanto, podemos concluir que los cambios estacionales no son lo suficientemente radicales en nuestra zona de estudio para que los individuos que habitan la cueva se vean obligados a abandonarla de forma temporal.

En segundo lugar, la abundancia de murciélagos insectívoros, que son las más abundantes en la comunidad, no se correlaciona con la disponibilidad de alimento. Debido a que, los insectos más consumidos por los murciélagos están presentes tanto en la temporada de lluvias como en la temporada de secas, por ejemplo, lepidópteros, coleópteros, tricópteros y dípteros (Rolfe y Kurta. 2012; Salinas-Ramos *et al.* 2015).

En tercer lugar y último, se ha registrado que el periodo estacional de secas puede modificar la abundancia y riqueza de una comunidad de murciélagos por estrés hídrico. (Mac Swiney *et al.* 2009; Razgour *et al.* 2011). En el caso de la comunidad aquí analizada, esto probablemente no suceda. En un radio de 5 km. alrededor de la cueva se encuentra el Río Pescados. Este río tiene diferentes divergencias alrededor de la zona de estudio, y aunque en la temporada de secas disminuye su afluente, este no se seca por completo. Se sabe que los murciélagos pueden volar cerca de 60 km. durante la noche para conseguir alimento (Kunz *et al.* 2011), entonces ir a beber a una distancia de 5 km. es totalmente posible. Por lo tanto, los individuos de esta comunidad podrían tener poco estrés hídrico durante la temporada de secas.

El análisis de distribución de abundancias relativas encontramos un patrón logarítmico, en el cual existe una especie extremadamente abundante (*M. megalophylla*), dos especies medianamente abundantes (*N. mexicanus* y *P. mesoamericanus*) y tres especies con bajas abundancias (*D. ecaudata*, *D. rotundus* y *G. soricina*). Este patrón de abundancias ha sido reconocido entre diferentes comunidades cavernícolas residentes de selvas bajas caducifolias (Siles *et al.* 2007; Torres-Flores *et al.* 2012).

*Mormoops megalophylla* tiene muy alta representatividad de individuos en la comunidad durante todo el año, donde representa entre el 39 % y más del 90 % del total de individuos de la comunidad. De forma comparativa, en el refugio “Apanguito” en Oaxaca, esta especie representa cerca del 18% de esa comunidad (Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020), y en “El Salitre” Colima representa el 28% (Torres-Flores *et al.* 2012). Además, es la única especie en la comunidad donde observamos diferencias significativas en abundancia relativa entre ambas temporadas climáticas, lo que concuerda con lo reportado por Torres-Flores *et al.* (2012), en “El Salitre”, Colima. Por otra parte, es conocido que *M. megalophylla* produce poblaciones altamente abundantes que van desde 1000 hasta 10,000 individuos (Rezsutek y Cameron 1993; Arita 1993; Rodríguez-Durán 2009; Ayala-Téllez *et al.* 2018), lo que concuerda con la estimación de abundancia poblacional que obtuvimos para esta especie en nuestro estudio, que es de 7,204 individuos.

La especie *N. mexicanus* es la segunda especie más abundante de esta comunidad, aporta desde el 1.1% hasta el 29.3% de individuos de la cueva. En comparación a otras comunidades esta especie representa entre el 4% (Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020) o el 16% (Torres-Flores *et al.* 2012). Es por esto que mencionamos que *N. mexicanus* tiene alta representación de abundancia de individuos en esta comunidad. Se ha reportado que esta especie en general tiene poblaciones de media abundancia, es decir, menos de 1000 individuos (Torres-Flores y López-Wilchis 2018; López-Wilchis *et al.* 2020), lo que concuerda con lo observado en esta población (434 individuos). Con respecto a la representatividad de esta especie en la comunidad, no es del todo común que sea la segunda especie

más abundante, generalmente representa la tercera especie o menos en abundancia de la comunidad (Torres-Flores y López-Wilchis 2018; Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020). Esto podría explicarse debido a la ausencia de otras especies gregarias y muy abundantes en la comunidad. Por ejemplo, especies como *P. fulvus*, *P. personatus*, o algunas especies frugívoras como *Artibeus jamaicensis*, que si estuvieran presentes, probablemente serían la segunda especie más abundante de la comunidad.

La abundancia relativa de *P. mesoamericanus* representa entre el 0.5% y 15.7% del total de individuos la comunidad. Esto contrasta los datos de Torres-Flores *et al.* (2012) y Hernández-Aguilar y Santos-Moreno (2020), donde esta especie representa un mayor porcentaje de individuos de la comunidad. En “El Salitre” y “Apanguito” *P. mesoamericanus* representa cerca del 25% y 39% respectivamente. Se ha registrado que esta especie forma colonias relativamente grandes con más de 1,000 individuos (Arita 1993; Torres-Flores *et al.* 2012; Núñez-Novas *et al.* 2016; Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020), lo cual no concuerda con lo obtenido en este estudio. Nosotros registramos menor cantidad de individuos de esta especie en la cueva. Una posible explicación a este fenómeno es que *Pteronotus mesoamericanus* es una especie bastante sensible a la perturbación del hábitat y actividades antrópicas (De Oliveira *et al.* 2015). Inferimos que el alto impacto antrópico alrededor de la cueva ha disminuido las poblaciones de esta especie en su interior.

La especie *D. ecaudata* representa entre el 0.7% y el 3.6% de individuos de la comunidad. Se ha registrado que esta especie generalmente no es altamente gregaria, y no producen colonias grandes dentro de las cuevas (Siles *et al.* 2007; Echavarría-R Jonard *et al.*, 2017), lo que concuerda con lo registrado en nuestro estudio. Estimamos una población de 37 individuos, que representa abundancia alta en comparación a otras cuevas tropicales, donde solo se capturaron dos individuos en su comunidad (Siles *et al.* 2007).

*Desmodus rotundus* representan entre el 0.3% y 3.4% de la comunidad. No pudimos estimar el tamaño poblacional debido a la ausencia de recapturas registradas

durante el año. Sin embargo, capturamos un total de 35 individuos durante el tiempo de muestreo, que comprueba una población pequeña de esta especie. Lo que concuerda con lo reportado con Trajano (1996), donde reportan 30 capturas de esta especie en la cueva “Água Quente”.

La especie *G. soricina*, representa entre el 0.2% y 12% de individuos de la comunidad, equiparable a lo encontrado en la cueva “El Salitre” donde representa el 8% de la comunidad (Torres-Flores *et al.* 2012). En general, *G. soricina* forma colonias de unos cuantos cientos de individuos como máximo (Zortéa 2003; Torres-Flores *et al.* 2012; Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020). En este estudio no pudimos registrar un cálculo de abundancia poblacional por el método de captura recaptura, ya que no obtuvimos recapturas de esta especie durante el muestreo. Sin embargo, pudimos contabilizar a 55 individuos de esta especie durante el año, confirmando una abundancia poblacional baja.

Respecto a *G. commissarisi*, representaron entre el 1.1% y el 8% de individuos en la comunidad. No encontramos diferencias significativas en abundancia de esta especie entre las estaciones de lluvias y secas. Este es un dato importante, aunque en la segunda mitad de la temporada de lluvias (de noviembre a diciembre) no registramos ningún individuo de esta especie, la ausencia de la especie no se diferencia de forma estadística con la temporada de secas, donde encontramos la mayor abundancia. Con estos datos podríamos interpretar que la abundancia de individuos en realidad no es significativa en la comunidad a lo largo del año.

#### *11.1.3 Diversidad de la comunidad que habita la cueva “El Vado de la Chachalaca” (Objetivo particular I)*

El rango de diversidad que presenta la comunidad por medio del índice de Shannon-Wiener es amplio, aproximadamente de 1.25 unidades ( $H' = 0.27 \leq \bar{x} = 0.77 \leq 1.50$ ). Para el índice de Simpson observamos una variación más pequeña de 0.63 unidades ( $1-D = 0.11 \leq \bar{x} = 0.37 \leq 0.74$ ). Resaltamos los siguientes argumentos para dar una correcta interpretación a los índices de diversidad: 1) La comunidad de estudio tiene 7,913 individuos lo que permite categorizar el refugio como de alta abundancia (Arita 1993; Torres-Flores y Santos-Moreno 2017), 2) Este refugio alberga una comunidad de seis especies permanentes, las cuales caracterizan al

refugio como una cueva de media riqueza en comparación a otras que se distribuyen en México (Arita 1993; Torres-Flores y Santos-Moreno 2017), y 3) El promedio anual de diversidad obtenido para la cueva de estudio ( $H' = 0.77$ ) en comparación con índices de Shannon-Wiener reportados para otras comunidades cavernícolas tropicales representa media-alta diversidad, Colima “El Salitre”  $H' = 1.77$  (Torres-Flores *et al.* 2012), República Dominicana “Honda de Julián”  $H' = 1.46$ , “La Chepa”  $H' = 1.26$ , “Los platos”  $H' = 1.14$  y “Pomier 4”  $H' = 0.78$  (Núñez-Novas *et al.* 2016). De forma conclusiva, la comunidad presente en “El Vado de la Chachalaca” puede considerarse en la actualidad como una comunidad de media-alta diversidad. Algo importante de mencionar, es que esta comunidad tiene un alto impacto por actividades antrópicas y perturbaciones del paisaje, que pueden disminuir en un futuro cercano tanto la riqueza como la abundancia de la comunidad, este fenómeno ya se ha observado en otras comunidades (De Oliveira *et al.* 2015) y es importante prevenirlo.

Las fluctuaciones de diversidad de la comunidad durante el año no están determinadas por la presencia o ausencia de especies. Lo que realmente modifica la diversidad de la comunidad son las variaciones de abundancia relativas. Para explicar las variaciones de diversidad de esta comunidad comentamos los siguientes razonamientos.

Se ha registrado que las variaciones de diversidad en comunidades de murciélagos están íntimamente ligadas a los cambios estacionales del hábitat (Abed *et al.* 2019; Klingbeil y Willig 2010; Stevens y Amarilla-Stevens 2012), pero esto no sucede en la comunidad analizada en esta investigación. Los valores obtenidos de diversidad no se correlacionan ni con la temperatura ni con la humedad relativa de forma significativa. Cajaiba *et al.* (2021) reportan que la influencia de condiciones climáticas puede no ser un factor determinante en las fluctuaciones de abundancias relativas y diversidad de las comunidades cuando estas se encuentran en ecosistemas alterados por impacto antrópico. Siendo otras variables como la cobertura vegetal o la heterogeneidad del ecosistema las que pueden determinar las variaciones en la composición y abundancia en las comunidades. Lo que puede

estar ocurriendo en la comunidad que analizamos, debido al impacto antrópico en la zona de estudio.

Otro argumento en la literatura que sustenta las modificaciones de diversidad, es la disponibilidad de alimento para los murciélagos (Stevens y Amarilla-Stevens 2012; Rocha y Bichuette 2016). En esta comunidad la diversidad de la comunidad tampoco se correlacionó de forma significativa con la diversidad de insectos disponibles en la zona. Por lo tanto, la disponibilidad de alimento no determina las fluctuaciones de diversidad.

Como última variable explicativa que analizamos sobre las fluctuaciones de la diversidad en la comunidad, resaltamos los procesos reproductivos. Encontramos que las fluctuaciones de abundancia relativa de las especies de murciélagos neotropicales cavernícolas están asociadas con los procesos reproductivos, lo que concuerda con (Torres-Flores *et al.* 2012; Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020), Sin embargo, no todos los procesos reproductivos (cópula, preñez, lactancia y post lactancia) modifican de forma significativa la abundancia relativa y diversidad de la comunidad. Además, los incrementos de abundancia que sí se correlacionan con los procesos reproductivos, pueden incrementar o disminuir la diversidad de la comunidad.

En esta comunidad observamos que los incrementos de abundancia relativa durante el proceso de cópula de la especie *M. Megalophylla*, que ya se han observado por Torres-Flores *et al.* (2012) y Hernández-Aguilar y Santos-Moreno (2020), disminuye drásticamente la diversidad de la comunidad durante los meses de octubre a diciembre. Por otra parte, los incrementos de abundancia relativa por el proceso de cópula de la especie *N. mexicanus*, ya reportados anteriormente por Torres-Flores *et al.* (2012), incrementa la diversidad de la comunidad en el mes de septiembre, lo mismo que ocurre con la especie *P. mesoamericanus* para los meses de septiembre y enero. Por último, los procesos de preñez y lactancia (de enero a julio), para estas tres especies homogeneizan la equitatividad de abundancia relativa entre las especies de la comunidad, lo que genera una mayor diversidad en la misma.

Es muy difícil contrastar estos resultados con otras investigaciones debido a que no existen trabajos que relacionen los procesos reproductivos poblacionales con análisis de diversidad comunitaria. Sin embargo, una forma de confirmarlo fue realizar el índice de diversidad de condiciones reproductivas de Shannon-Wiener ( $H'Cr$ ), donde al correlacionar este índice respecto a la diversidad, encontramos una relación inversamente proporcional que indica que entre más actividad reproductiva exista en una comunidad de murciélagos cavernícolas disminuye la diversidad de la misma, siendo los procesos reproductivos los que determinan la estructura y composición de la comunidad.

## **11. 2 Ensamblajes y coexistencia de especies** (Objetivo particular III y IV)

### **11. 2. 1 Descripción del nicho realizado por especie**

Respecto al eje trófico y espacial de *G. soricina*, comentamos lo siguiente. Con base en las características alares que presenta *G. soricina* consideramos que esta especie tiene agilidad y maniobrabilidad media-baja en comparación con las demás especies de la comunidad, debido a que presenta carga alar alta, lo que indica que esta especie necesita bastante fuerza de sustentación para mantener el vuelo que, y que a su vez condiciona el vuelo a velocidades elevadas, ya que, al disminuir la velocidad, se pierde fuerza de sustentación (Mancina *et al.* 2012). Por otra parte, presentan alta relación de aspecto, lo que indica que no pueden hacer cambios de dirección dentro de espacios reducidos (Carvalho *et al.* 2013), pues al intentarlo tendrían que disminuir la velocidad y, por lo tanto, perder la sustentación de vuelo. Además, los valores de relación de aspecto e índice de punta que presentan les permiten volar con rapidez con poco desgaste energético, gracias a que tienen un menor arrastre del viento (Hedenströ y Johansson 2015). Teóricamente, los individuos de *G. soricina* deberían evitar vuelos en aerósferas estructuralmente complejas que requieran giros o maniobras frecuentes y repentinas, por ejemplo, al interior del sotobosque. De forma natural esta especie se ha encontrado en aerósferas estructuralmente complejas, por ejemplo, Kalko *et al.* (2008) clasifican a *G. soricina* como un murciélago que vuela principalmente en espacios estrechos haciendo referencia a la aerósfera dentro del sotobosque. Sin embargo, se ha encontrado también en aerósferas no complejas, Carvalho *et al.* (2013) lo describen



como un murciélago que vuela principalmente alrededor del dosel. Tomando en cuenta el desempeño de vuelo que presenta esta especie, se podría decir que los espacios aéreos despejados le son más favorables, aunque tienen la facultad de desarrollar su vuelo en el interior del sotobosque, así como alrededor del dosel.

Con respecto a la dieta de *G. soricina*, Sánchez y Álvarez (2000) mencionan que cerca del 80% de su dieta se compone del néctar producido por *Mastichodendron* sp., *Cordia alliodora*, *Ceiba pentandra*, *Crescentia alata*, *Pseudobombax ellipticum*, *Ipomoea* sp., *Mucuna* sp., *Combretum farinosum*, *Agave* sp. y *Stenocereus* sp., plantas que forman parte de dos estratos arbóreos: el sotobosque y el dosel. Por lo anterior, se puede deducir que el desempeño de vuelo de esta especie se favorece en aerósferas estructuralmente no complejas, aunque acostumbra a volar entre estos dos estratos arbóreos, uno de ellos complejo, para conseguir su alimento (Marinello y Bernard 2014). Se ha reportado que *G. soricina* puede introducir en su dieta algunos insectos como lepidópteros, dípteros y coleópteros cuando escasea la producción de néctar, efecto que sucede principalmente en ecosistemas estacionales (Zortéa 2003; Clare *et al.* 2014). Esta conducta alternante entre nectarívoro e insectívoro en la dieta de *G. soricina* puede explicar que ocupe de forma alterna las aerósferas de sotobosque y dosel, concordando con su desempeño de vuelo y características alares.

Respecto al eje temporal de nicho *G. soricina* es una especie que caracteriza el comportamiento crepuscular (Taboada 1979; Corso *et al.* 2010; Núñez-Novas *et al.* 2014), es decir, comienza su actividad de forrajeo una hora y 45 min posteriores al ocaso. También este comportamiento concuerda con lo reportado por Pedro y Taddei (2002), donde mencionan que esta especie puede tener dos picos de actividad durante la noche, los cuales ocurren antes de la media noche.

Por último, en el eje reproductivo, *G. soricina* presenta un patrón poliéstico bimodal, lo que concuerda con lo reportado por Zortéa (2003) y Hernández-Aguilar y Santos-Moreno (2020). El mes de mayor diversidad de condiciones reproductivas es julio, y la mayor congregación de individuos de esta especie durante el periodo de cópula ocurre en los meses de abril y julio, al igual que lo reportado por Zortéa (2003).

Respecto al eje trófico y espacial de las especies hematófagas observamos que, las características alares y de desempeño de vuelo de los individuos de *Desmodus rotundus* y *Diphylla ecaudata* tienen el valor más alto de carga alar y el segundo valor más alto en relación de aspecto entre las demás especies de la comunidad, lo que indica que necesitan mucha fuerza de sustentación para sostener el vuelo y, además, no pueden girar a alta velocidad ni en espacios reducidos. Sin embargo, estas especies son las que tienen menos arrastre del viento, lo que les permite volar distancias más grandes en áreas despejadas (Hedenströ y Johansson 2015). Tomando en cuenta estas características, son las especies menos ágiles y maniobrables en comparación con el resto de las especies de la comunidad. Estas especies teóricamente deberían de volar en aerósferas con poca complejidad estructural, espacios que están relacionados con la periferia del dosel y senderos despejados a través de la vegetación. Sin embargo, Kalko *et al.* (2008) y Carvalho *et al.* (2013) coinciden en que *D. rotundus* vuela dentro del sotobosque, lo que no es compatible con la inferencia teórica del desempeño de vuelo que nosotros describimos. Por otra parte, Carvalho *et al.* (2013) registraron que *D. ecaudata* vuela a la altura del dosel, lo que concuerda con lo que se describe en nuestro estudio. A pesar de que las características alares de estos murciélagos, en teoría, favorecen el vuelo en aerósferas estructuralmente no complejas según los datos de este estudio, estas especies suelen volar dentro del espacio aéreo del sotobosque. Una posible explicación a esta contradicción es que estas especies vuelan en el espacio aéreo del sotobosque por resguardo o protección de depredadores (Sánchez-Hernández *et al.* 2006). Otro aspecto a considerar es que las capacidades de vuelo de ambas especies no están altamente relacionadas con la actividad de forrajeo, ya que consumen su alimento posados en su presa.

Con respecto a la dieta de estas especies, *D. ecaudata* tiene un tipo de alimentación especialista, consume principalmente sangre fresca proveniente de aves (Ito *et al.* 2016; Stevens 2020). Cuando hay escasez de este alimento, se pueden alimentar ocasionalmente de sangre fresca de mamíferos como porcinos, ovinos, equinos e incluso de humanos (Ito *et al.* 2016; Stevens 2020). Por otra parte, *D. rotundus* no es especialista en su dieta y se puede alimentar de sangre de reptiles, mamíferos y

aves Bobrowiec *et al.* 2015; Stevens 2020). Por lo tanto, en la actualidad, los recursos alimenticios de estas especies están principalmente confinados a corrales o encierros (Bobrowiec *et al.* 2015), y las conductas de vuelo están más relacionadas con el desplazamiento hacia estos encierros y no para el forrajeo activo durante el vuelo. Por lo anterior, se sugiere que las características alares que presentan son más favorables para desplazarse distancias grandes con poco desgaste energético (Sánchez-Hernández *et al.* 2006) en lugares semi-abiertos, y así llegar a presas silvestres o a los encierros donde están las principales fuentes de alimento.

Respecto al eje temporal, las especies *D. ecaudata* y *D. rotundus* presentan un patrón de salida nocturno (Taboada 1979; Corso *et al.* 2010; Núñez-Novas *et al.* 2014), es decir, su pulso de salida ocurre dos horas y treinta min después de la puesta del sol. Para la especie *D. rotundus* concuerda con lo reportado por Hernández-Pérez *et al.* (2019), donde mencionan que esta especie tiene su periodo de actividad de forrajeo desde las 8:00 pm hasta las 5:00 am, tendiendo la mayor actividad alrededor de las 11:21 pm. Algo similar encontramos con la especie *D. ecaudata* donde se ha reportado su actividad ceca de las 11:00 pm (Echavarría-R Jonard *et al.* 2017).

En el eje reproductivo tanto *D. ecaudata* y *D. rotundus* presentan un patrón poliéstico no estacional, lo que concuerda con Crichton y Krutzsch (2000), y Mena y Williams de Castro (2002). Respecto el mes de mayor diversidad de condiciones reproductivas de estas especies ocurre en el mes de diciembre, siendo estas las únicas dos especies que comparten el valor más alto de diversidad de condiciones reproductivas en un mismo periodo de tiempo.

Respecto al eje trófico y espacial de *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*, observamos que, presentan carga alar media y relación de aspecto alto en comparación con las demás especies de la comunidad. La relación de aspecto alta no les permite hacer cambios de dirección dentro de espacios pequeños a velocidades altas. Sin embargo, sí pueden realizar giros en espacios reducidos, ya que los valores medios de carga alar les permiten disminuir la velocidad sin perder

sustentación, de tal forma que logran hacer giros al reducir su velocidad (Mancina *et al.* 2012). Son individuos que no pueden recorrer grandes distancias, ya que tienen mayor arrastre con el viento, lo que generaría mayor desgaste energético (Hedenströ y Johansson 2015). Esta misma condición hace que tengan menor velocidad de vuelo en comparación con los dos grupos antes descritos. Este grupo de individuos lo clasificamos con maniobrabilidad y agilidad media. En teoría, deberían evitar lugares que demanden alta agilidad y maniobrabilidad (Marinello y Bernard 2014). Sin embargo, pueden disminuir su velocidad y girar en espacios pequeños, lo que les permite volar en aerósferas medianamente complejas. Según los datos de este trabajo, se podría inferir que las zonas de vuelo de estos individuos están relacionadas con bordes de vegetación, lugares semi-abiertos e, inclusive, el interior del sotobosque. Esto concuerda con lo reportado por Kalko *et al.* (2008) y De Oliveira *et al.* (2015) quienes registraron que *P. mesoamericanus* vuela alrededor e interior del sotobosque. También coincide con lo reportado para *M. megalophylla* que se encuentra principalmente volando por encima de arroyos y cuerpos de agua ubicados entre la vegetación (Rezsutek y Cameron 1993).

Con respecto a la dieta, los resultados indican que *P. mesoamericanus* consume principalmente lepidópteros, coleópteros y dípteros. Esta composición de alimento se ha observado a lo largo de su distribución (Emrich *et al.* 2014; Salinas-Ramos *et al.* 2015). Por otra parte, también se observó que *M. megalophylla* presenta una dieta muy similar a la de *P. mesoamericanus*, al alimentarse principalmente de lepidópteros, coleópteros y dípteros. Esta composición concuerda con lo reportado por Rezsutek y Cameron (1993) y Boada *et al.* (2003), con la diferencia de que ellos reportan el orden *Dermoptera*, que no se identificó en este estudio. Sin embargo, se encontró que *M. megalophylla* también se puede alimentar de hemípteros, himenópteros y efemerópteros.

Entre *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* existe una amplia sobreposición de nicho trófico. En la revisión bibliográfica no se encontró este patrón descrito para estas dos especies; sin embargo, se ha reportado sobreposición de nicho trófico entre *M. blainvillei* y *P. quadridens* (Rolfe y Kurta 2012; Rolfe *et al.* 2014), especies

filogenéticamente emparentadas con *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*, respectivamente. Además de que la composición de alimento que ellos reportan es muy similar con lo encontrado en nuestros resultados, se puede decir que entre *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* muy probablemente no exista diferenciación de nicho trófico. Los principales componentes de la dieta de *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* se encuentran en áreas de pastizales, sotobosque y áreas cercanas a cuerpos de agua (Mac Swiney *et al.* 2009; Rolfe y Kurta 2012). Por lo tanto, el requerimiento alimenticio de ambas especies se ubica dentro y alrededor del sotobosque, donde su desempeño de vuelo es óptimo.

Respecto al eje temporal, observamos que *M. megalophylla* presenta las características de una especie crepuscular (Taboada 1979; Corso *et al.* 2010; Núñez-Novas *et al.* 2014) es decir, el pulso de salida del refugio ocurre cerca de una hora 45 min después del ocaso, lo que concuerda con el primer pico de actividad reportado por Boada *et al.* (2003) para esta especie. En el caso de *P. mesoamericanus* observamos un comportamiento con características vespertinas (Taboada 1979; Corso *et al.* 2010; Núñez-Novas *et al.* 2014), es decir, que su pulso de salida ocurre durante la primera hora después del atardecer. Lo que concuerda con Appel *et al.* (2017), donde reportan el mismo comportamiento que nosotros, además de un decrecimiento paulatino en el número de individuos durante el transcurso de la noche.

Respecto a al eje reproductivo, tanto *P. mesoamericanus* como *M. megalophylla* presentan un patrón monoéstrico estacional (Arango-Diago *et al.* 2020; Torres-Flores *et al.* 2012; Hernández-Aguilar y Santos-Moreno 2020). Donde el mayor índice de actividad reproductiva ocurre en agosto para *M. megalophylla* y noviembre para *P. mesoamericanus*. Por último, *M. megalophylla* presenta el pico de abundancia por cópula en los meses de octubre a diciembre, que en comparación con lo reportado por Hernández-Aguilar y Santos-Moreno (2020) ocurre un mes más temprano en el tiempo, ya que ellos reportan el mayo pico de abundancia de noviembre a enero al igual que Torres-Flores *et al.* (2012). Por último, *P. mesoamericanus* presenta sus picos de abundancia desde septiembre

disminuyendo en noviembre, e incrementando después del mes de diciembre lo que concuerda con Hernández-Aguilar y Santos-Moreno (2020).

En el eje trófico y espacial de *N. mexicanus* observamos que, tiene carga alar media y relación de aspecto bajo. Esta especie necesita la menor fuerza de sustentación en comparación con las especies anteriores. La baja carga alar le permite reducir la velocidad sin perder sustentación durante el vuelo, y la relación de aspecto medio le permite hacer giros o variaciones de dirección en espacios pequeños sin tener que reducir la velocidad (Mancina *et al.* 2012). Estas características permiten considerar a *N. mexicanus* como un murciélago muy ágil y maniobrable en comparación con las demás especies de esta comunidad. Sin embargo, es la especie que genera el mayor arrastre de viento, lo que le impide volar distancias grandes, así como a velocidades altas (Hedenströ y Johansson 2015). Las características alares de esta especie sugieren que puede volar en lugares donde se requieran cambios de dirección, giros y alteraciones de velocidad frecuentes, características relacionadas con aerósferas estructuralmente complejas; por ejemplo, al interior del sotobosque (Kalko y Handley 2001; Kalko *et al.* 2008).

Respecto a la dieta de *N. mexicanus*, según los datos, el 32 % de lo que consume son organismos del orden Araneae (Tabla 2). Es posible que también utilice lepidópteros como segunda fuente de alimento, que representa 30 % de la dieta, y dípteros, coleópteros e himenópteros, que en conjunto representan cerca del 38 % restante de su dieta (Torres-Flores y López Wilchis 2018; López-Wilchis *et al.* 2020).

El área de forrajeo de *N. mexicanus* está delimitada por la localización de su principal fuente de alimento: los opiliónidos, que se localizan generalmente entre rocas, hojas, ramas y suelo dentro del sotobosque (Acosta *et al.* 2007). Podría decirse que tanto las características alares del murciélago como la distribución de su principal alimento delimitan la zona de forrajeo de *N. mexicanus* al interior del sotobosque de forma exclusiva.

Respecto al eje temporal, En *N. mexicanus* observamos dos pulsos de salida, uno que cumple con las características de una especie vespertina y el otro con una especie crepuscular (Taboada 1979; Corso *et al.* 2010; Núñez-Novas *et al.* 2014),

siendo la única que presenta un patrón doble en esta comunidad. Lo que concuerda parcialmente con lo reportado por López-Wilchis *et al.* (2020). Ya que ellos mencionan que esta especie tiene la mayor frecuencia de salida a las dos horas después del atardece, lo que concuerda con el segundo pico reportado en nuestro estudio.

Respecto al eje reproductivo, El patrón reproductivo que observamos en la especie *N. mexicanus* es monoéstrico estacional, lo que concuerda con López-Wilchis *et al.* (2020). Donde el mayor índice de condiciones reproductivas ocurre en el mes de junio. Y el incremento de abundancia relativa durante el proceso de cópula lo registramos en el mes de septiembre, y que contrasta con los datos de Hernández-Aguilar y Santos-Moreno (2020), donde ellos encontraron el mayor pico de abundancia en el mes de noviembre.

#### *11. 2. 2 Ensamblajes y coexistencia por conservación de nicho y segregación competitiva*

Al comparar las similitudes y diferencias entre los diferentes ejes del nicho realizado para cada especie, encontramos evidencia de que la coexistencia entre las especies neotropicales cavernícolas es promovida por la acción sinérgica entre la conservación de nicho y la segregación competitiva. En nuestros resultados podemos identificar la influencia de la conservación de nicho en dos ensamblajes de esta comunidad, en el ensamblaje de murciélagos neotropicales cavernícolas insectívoros de vuelo facultativo y en el ensamblaje de murciélagos cavernícolas neotropicales hematófagos de áreas semi-abiertas. El primer ensamblaje está compuesto por *P. mesoamericanus* y *M. megalophylla*, dos especies cercanamente emparentadas filogenéticamente que divergieron hace apenas 16.1 millones de años (Pavan y Marroig 2017). Donde encontramos similitud en el eje trófico, al alimentarse de lepidópteros, dípteros y coleópteros principalmente (Boada *et al.* 2003; Arciniegas 2012; Salinas-Ramos *et al.* 2015; Magalhães de Oliveira *et al.* 2020).

Por otra parte, con base en nuestros resultados creemos que otra evidencia de la conservación de nicho es la similitud entre morfometría alar, desempeño de vuelo y selección de aerósferas de forrajeo. Encontramos que para ambas especies sus

características morfológicas alares y desempeños de vuelo les permiten ocupar aerósferas estructuralmente complejas y semi-complejas lo que concuerda con (Marinello y Bernard, 2014; De Oliveira *et al.* 2015; Magalhães de Oliveira *et al.* 2020). Sin embargo, los efectos competitivos de estas similitudes pudieran ser disminuidos debido a dos factores importantes en la conducta de forrajeo, la habilidad de capturar su alimento (Smotherman y Guillén-Servent 2008) y la temporalidad durante la actividad de forrajeo (Núñez-Novas *et al.* 2014).

La habilidad de capturar su alimento está determinado por el desempeño de vuelo, y el sistema de ecolocalización (Zhang *et al.* 2007). En el sistema de ecolocalización ambas especies presentan frecuencias vocales distintas, mientras que *P. mesoamericanus* presenta una vocalización constante doppler con una frecuencia de 69.4 kHz y con pulsos de 19.7 ms de duración promedio, *M. megalophylla* tiene vocalizaciones FM más cortas de cinco ms en promedio, con una frecuencia de 53.9 kHz (Smotherman y Guillén-Servent 2008). Esta diferenciación en el sistema de ecolocalización permite discernir las estrategias de forrajeo, ya que especies que presentan vocalizaciones de frecuencia constante como *P. mesoamericanus* se asocian a captura de insectos en aerósferas estructuralmente complejas como el sotobosque, lo cual es más complicado para especies con pulsos cortos de frecuencia modulada como *M. megalophylla* (Schnitzler y Kalko 2001; Neuweiler 2003). Entonces, a pesar de la similitud en el desempeño de vuelo y selección de aerósferas de forrajeo, es posible la segregación espacial al momento de conseguir alimento, debido al sistema de detección de presas distinto para cada especie. El otro aspecto que puede disminuir los efectos de la conservación de nicho trófico es la temporalidad de salida del refugio, donde se ha observado que la diferenciación temporal puede ser un factor determinante en la disminución de los efectos competitivos al compartir dieta (Corso *et al.* 2010; Núñez-Novas *et al.* 2014). Dentro de estas dos especies encontramos un comportamiento de salida entre una especie vespertina (*P. mesoamericanus*) y una especie crepuscular (*M. megalophylla*). Por lo tanto, no existe sobrelapamiento de nicho temporal. Por último, dentro del eje reproductivo, encontramos un desfase temporal durante el incremento de



abundancia relativa provocado por la cópula, y también en la diversidad de condiciones reproductivas entre estas dos especies.

En resumen, la coexistencia que permite el ensamble de murciélagos cavernícolas neotropicales de vuelo facultativo está determinada por la acción compartida de la conservación de nicho en el eje trófico y en el desempeño de vuelo, además de una posible segregación competitiva en el eje espacial y temporal.

El ensamble de murciélagos cavernícolas hematófagos de vuelo en áreas semi-abiertas está compuesto por *D. rotundus* y *D. ecaudata* dos especies que divergieron hace 23 millones de años aproximadamente (Rojas *et al.* 2011), siendo las especies más longevas de esta comunidad. Dentro de estas dos especies observamos que la coexistencia pudiera estar promovida mayormente por la conservación de nicho que por la segregación competitiva, sin embargo, actúan de manera diferente al ensamble anterior. Entre las dos especies observamos diferencia en selección de alimento, siendo *D. rotundus* una especie generalista en la selección de sus presas (Bobrowiec *et al.* 2015; Stevens 2020), donde se incluyen mamíferos, aves y reptiles, y *D. ecaudata* un poco más especialista al consumir mayormente sangre de aves (Ito *et al.* 2016; Stevens 2020), lo que puede ser reflejo de una segregación competitiva en el eje trófico. Sin embargo, esto no es del todo conclusivo, aunque existen estas diferencias aún siguen siendo muy similares en el tipo de dieta, lo que también podría ser efecto de la conservación de nicho, provocado por el fantasma de la competencia en el pasado evolutivo (Morris 1999), entre estas especies. Por otra parte, en los demás ejes del nicho que aquí analizamos, encontramos fuertes similitudes en morfometría alar y desempeño de vuelo, ocupando ambas especies aerósferas semi-despejadas, temporalidad de salida de la cueva, especies nocturnas con el mismo pulso nocturno que ocurre dos horas y 45 min después del atardecer, e inclusive el mismo mes de mayor representación de condiciones reproductivas, que ocurre en diciembre. Es por todo esto que creemos que entre estas dos especies la coexistencia es permitida principalmente por los efectos de la conservación de nicho, a pesar de las diferencias existentes en el eje trófico.

En el caso del ensamble de murciélagos cavernícolas neotropicales artropodívoros de sotobosque encontramos a la especie *N. mexicanus*. Esta especie no comparte, por lo menos en esta comunidad, este ensamble con ninguna otra especie. La familia Natalidae divergió filogenéticamente hace 15 millones de años aproximadamente (Jones *et al.* 2005). De forma ecológica *N. mexicanus* comparte gremio alimenticio y distribución con la familia Mormoopidae. Sin embargo, encontramos que existen diferencias claras en los ejes del nicho realizado entre esta especie y las demás presentes en la comunidad, apoyando la hipótesis de que *N. mexicanus* explica su coexistencia en la comunidad debido a la segregación competitiva. Respecto al eje trófico esta especie se diferencia de los demás insectívoros de la comunidad, al consumir preferentemente organismos artrópodos (opiliónidos), pero comparte ocasionalmente el consumo de lepidópteros, coleópteros y dípteros con *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*. Por otra parte, no encontramos similitudes en cuanto a morfometría alar y aerósfera de forrajeo entre *N. mexicanus* con ninguna otra especie o ensamble de esta comunidad. Además, en el eje temporal, esta especie comparte su pulso de salida vespertino con *P. mesoamericanus*, lo que podría representar competencia temporal, sin embargo, estas dos especies disminuyen este efecto competitivo al seleccionar distinta dieta y aerósfera de forrajeo. Por último, en el eje reproductivo esta especie desfasa tanto su proceso de cópula como la presencia de mayor diversidad de condiciones reproductivas con las demás especies de la comunidad.

El ensamble denominado murciélagos neotropicales cavernícolas nectarívoros con vuelo facultativo está representado por la especie *G. soricina*, esta especie pertenece a la familia Phyllostomidae y a la subfamilia Glossophaginae la cual divergió hace 11 millones de años aproximadamente (Rojas *et al.* 2011). Esta especie no comparte este ensamble con ninguna otra en esta comunidad. La presencia y coexistencia de esta especie en la comunidad está explicada por la segregación competitiva. Encontramos diferencias evidentes en todos los ejes del nicho realizado con respecto a las demás especies de la comunidad. En el eje trófico es la única especie que presenta dieta nectarívora, aunque en ocasiones puede alimentarse de coleópteros, lepidópteros y dípteros (Clare *et al.* 2014), compartidos

con *P. mesoamericanus* y *M. megalophylla*, sin embargo, esto solo ocurre en ciertos momentos durante la estacionalidad de secas, cuando disminuye la disponibilidad del alimento principal para *G. soricina* (Zortéa 2003). Y si esto sucede, a la única especie que le representaría una presión competitiva sería *M. megalophylla* con la que comparte aerósfera de forrajeo, debido a la similitud en morfometría alar (relación de aspecto), y al pulso de salida crepuscular para ambas especies. Pero los efectos provocados por esta cercanía competitiva podrían ser disminuidos debido al desempeño de vuelo, donde *M. Megalophylla* que es una especie más maniobrable y ágil en comparación con *G. soricina*, lo que podría separar las aerósferas de forrajeo entre ambas. Por último, respecto al eje reproductivo, *G. soricina* presenta un patrón bimodal, único en esta comunidad, y el tiempo de mayor representación de características reproductivas ocurre en julio, el cual no es compartido con ninguna otra especie.

Tomando en cuenta lo anterior, podemos aclarar que en la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales la coexistencia entre especies es favorecida por la interacción sinérgica entre la influencia de la conservación de nicho y la segregación competitiva. Donde confirmamos que la conservación de nicho actúa en especies cercanas filogenéticamente, principalmente dentro del eje trófico. Y la segregación competitiva está presente en los demás ejes del nicho realizado, que disminuyen las consecuencias competitivas provocadas por la conservación de nicho. En relación con los ensambles que integran a esta comunidad encontramos que se formaron cuatro ensambles, de los cuales dos están conformados por especies filogenéticamente cercanas, lo que confirma nuestra tercera hipótesis.

No podemos comparar de forma directa estos resultados respecto a estudios similares, ya que no encontramos en la literatura estudios que comparen ambas hipótesis de coexistencia con base en la especialización del nicho realizado, sin embargo, podemos comentar lo siguiente.

Respecto a lo reportado por Moreno *et al.* (2006), donde especifican que el ensamble de murciélagos mormoópidos a escala local, no se diferencia de lo esperado, es decir no se diferencia del reservorio de especies anidadas y por lo

tanto, el azar es quien promueve la coexistencia de estas especies, y no la segregación competitiva. Podemos destacar que en parte es cierto, si tomamos en consideración la presencia o ausencia de especies, e inclusive el análisis del eje del nicho trófico. Sin embargo, también queremos destacar que al analizar otros ejes del nicho como el espacial, temporal y reproductivo, se pueden observar importantes segregaciones del nicho realizado, que de forma determinística pueden funcionar como mecanismos que promueven la coexistencia de estos ensamblajes dentro de la comunidad, como lo que sucede en el ensamblaje de murciélagos cavernícolas neotropicales de vuelo facultativo que describimos en este trabajo.

Por otra parte, respecto a que la conservación de nicho promueve la coexistencia de algunas especies de mormopídeos (Salinas-Ramos *et al.* 2015). Queremos mencionar que en nuestros resultados, analizando solo el eje trófico, también observamos este fenómeno entre *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*, reconociendo que en el eje más importante de presión competitiva, la conservación de nicho permite la coexistencia. Sin embargo, no es el único mecanismo que promueve la coexistencia de estas especies. Igualmente, confirmamos diferenciación espacial entre estas especies concordando con (Mancina *et al.* 2012), e inclusive segregación de nicho temporal y reproductivo. Por lo tanto, mencionamos que en los ensamblajes donde ocurren especies de la familia Mormopidae dentro de una escala local, la coexistencia se debe a la interacción sinérgica entre la conservación de nicho y la segregación competitiva.

## 12. Conclusiones.

***Estructura y composición de la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales que habita la cueva “El Vado de la Chachalaca”.*** La comunidad de murciélagos cavernícolas que habitan la cueva “El Vado de la Chachalaca” presenta una diversidad media-alta en comparación a otras comunidades cavernícolas con distribución en el territorio mexicano. Esta condición de diversidad se debe a que la comunidad presenta alta abundancia de individuos y riqueza media de especies, sin embargo, es importante destacar que la perturbación antrópica en

la zona de estudio podría disminuir la diversidad de esta comunidad a corto y mediano plazo.

Con referencia a la estructura y composición de la comunidad, la proporción de gremios, así como de abundancias relativas se mantienen constantes durante el año. No se observaron diferencias de riqueza, sí de abundancia absoluta entre las estaciones de lluvias y secas. Además, los cambios de diversidad de la comunidad observados de forma mensual no se correlacionan con las fluctuaciones de temperatura, humedad relativa y disponibilidad de alimento. Las fluctuaciones de diversidad de esta comunidad están determinadas por las variaciones de abundancias relativas de las especies y no por recambio de especies de manera mensual. Las variaciones de abundancias relativas en las especies están asociadas a la dinámica poblacional de cada una de ellas, debido a sus procesos reproductivos de cópula, preñez, lactancia y post lactancia. Encontramos que existe una relación inversamente proporcional entre la diversidad de la comunidad y la acumulación de procesos reproductivos de las especies presentes en la cueva. Esto se explica por las modificaciones en la diversidad de la comunidad durante los procesos reproductivos.

***Mecanismo que promueve la coexistencia entre las especies que componen una comunidad de murciélagos neotropicales cavernícolas que habita en la cueva “El Vado de la Chachalaca”.***

Confirmamos que la coexistencia en una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales es promovida por la acción sinérgica entre la conservación de nicho y la segregación competitiva. Encontramos evidencias de conservación de nicho en ensambles de especies que comparten un ancestro en común al tener alta similitud en el eje trófico. Entre especies mormoópidos argumentamos que esta conservación de nicho está relacionado con la poca diferenciación evolutiva del nicho realizado, al ser las especies que divergieron hace poco tiempo de forma evolutiva en comparación a las demás especies de la comunidad. Sin embargo, dentro de este ensamble también observamos segregación competitiva en otros

ejes del nicho, por ejemplo, el espacial, temporal y reproductivo, lo cual puede disminuir la presión competitiva de la conservación de nicho en el eje trófico.

Dentro del ensamble de especies de la subfamilia Desmodontinae, encontramos evidencia de conservación de nicho al no segregar casi ningún eje del nicho realizado entre especies, a excepción de pequeñas diferencias en el eje trófico. Esto nos lleva a concluir que la conservación de nicho está determinado por una posible diferenciación por segregación competitiva en el pasado evolutivo (“el fantasma de la competencia”), debido a que estas especies son las más longevas evolutivamente hablando en la comunidad.

Por último, las demás especies de esta comunidad explican su coexistencia al segregar todos los ejes del nicho realizado con las demás especies presentes, inclusive entre las especies de las familias Mormoopidae y Natalidae.

A pesar de que existe evidencia que menciona que el ensamble de especies mormoópidos se estructura de forma no determinística, en esta investigación concluimos que en cierta forma esto es verdad, cuando solo se analiza el eje del nicho trófico, o la presencia y ausencia de las especies. Sin embargo, al analizar durante un periodo anual los diferentes ejes del nicho realizado en este ensamble, encontramos evidencia de una posible estructuración determinística por competencia entre los ejes, espacial, temporal y reproductivo del nicho realizado.

### 13. Bibliografía Citada.

- Abed, O. A., M. A. Abu Baker y Z. S. Amr. 2019.** Seasonal habitat selection and temporal activity patterns determine the structure of bat assemblages in Dhana Biosphere Reserve, Jordan (Mammalia: Chiroptera). *Zoology in the Middle East* 65: 11 - 19.
- Abedi-Lartey, M., D. K. Dechmann, M. Wikelski, A. K. Scharf Y J. Fahr. 2016.** Long-distance seed dispersal by straw-coloured fruit bats varies by season and landscape. *Global Ecology and Conservation* 7:12 - 24.
- Acosta, L. E., A. Pérez-González y A. L. Tourinho. 2007.** Methods for taxonomic study. En Pinto da Rocha, R., G. Machado y G. Giribet (eds). *Harvestmen: the biology of Opiliones*. Harvard University Press. Cambridge, EE. UU. 494-505.
- Adams, R. A. y K. M. Thibault. 2006.** Temporal resource partitioning by bats at water holes. *Journal of Zoology* 270: 466 - 472.
- Adler, P. B., J. HilleRisLambers, J. M. Levine. 2007.** A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10: 95 -104.
- Aguilar-Garavito, M., L. M. Renjifo y J. Pérez-Torres. 2014.** Seed dispersal by bats across four successional stages of a subandean landscape. *Biota Colombiana* 15: 87 - 101.
- Álvarez-Castañeda, S. T., T. Álvarez y N. González-Ruiz. 2017.** Guía para la identificación de los mamíferos de México. JHU Press.
- American Society Of Mammalogists. 2020.** Mammal Diversity Database. <https://www.mammaldiversity.org>. Consultado el 7 de agosto de 2020.
- Andreas, M., A. Reiter y P. Benda. 2012.** Dietary composition, resource partitioning and trophic niche overlap in three forest foliage-gleaning bats in Central Europe. *Acta Chiropterologica* 14: 335 - 345.
- Andreas, M., A. Reiter, E. Cepáková y M. Uhrin. 2013.** Body size as an important factor determining trophic niche partitioning in three syntopic rhinolophid bat species. *Biologia* 68: 170 -175.
- Anónimo. 2010.** Lineamientos para la conducción ética de la investigación, docencia y difusión. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, Ciudad de México, México.
- Anthony, S. J, R. Ojeda-Flores, O. Rico-Chávez, I. Navarrete-Macias, C. M. Zambrana-Torrel, M. K. Rostal, J. H. Epstein, T. Tipps, E. Liang, M. Sanchez-Leon, J. Sotomayor-Bonilla, A. A. Aguirre, R. Ávila-Flores, R. A. Medellín, T. Goldstein, G. Suzán, P. Daszak y W. I. Lipkin. 2013.** Coronaviruses in bats from Mexico. *General Virology* 94:1028 -38.
- Appel, G., A. López-Baucells, W. Ernest-Magnusson y P. E. D. Bobrowiec. 2017.** Aerial insectivorous bat activity in relation to moonlight intensity. *Mammalian Biology* 85: 37 - 46.
- Arango-Diago, S., D. Castillo-Figueroa, J. Albarracín-Caro y J. Pérez-Torres. 2020.** Variación en la dieta y estado reproductivo de *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en una cueva del noreste de los Andes de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 27: 258 - 266.
- Arciniegas, H. P. 2012.** Descripción de la dieta de un grupo de machos del murciélago *Mormoops megalophylla* en la cueva la Macaregua, Santander, Colombia (Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias).
- Arita, H. T. 1993.** Conservation Biology of the cave bats of México. *Journal of Mammalogy* 74: 693 - 702.

- Arlettaz, R., S. Godat, y H. Meyer. 2000.** Competition for food by expanding pipistrelle bat populations (*Pipistrellus pipistrellus*) might contribute to the decline of lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*). *Biological Conservation* 93: 55 - 60.
- Arriaga-Flores, J. C., I. Castro-Arellano, A. Moreno-Valdez y A. Correa-Sandoval. 2012.** Temporal niche overlap of a riparian forest bat assemble in subtropical Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología nueva época* 2: 26 - 20.
- Ashrafi, S., A. Beck, M. Rutishauser, R. Arlettaz y F. Bontadina. 2011.** Trophic niche partitioning of cryptic species of long-eared bats in Switzerland: implications for conservation. *European Journal of Wildlife Research* 57: 843-849.
- Ayala-Téllez, H. L., L. I. Iñiguez-Dávalos, M. Olvera-Vargas, J. A. Vargas-Contreras, y O. A. Herrera-Lizaola. 2018.** Bats associated to caves in Jalisco, Mexico. *Therya* 9: 29 - 40.
- Badii, M. H., A. Guillen, J. Landeros, E. Cerna, Y. Ochoa y J. Valenzuela. 2012.** Muestreo por Métodos de Captura-Recaptura. *Revista Daena International Journal of Good Conscience* 7: 97 - 131.
- Beaudrot, L., M. J. Struebig, E. Meijaard, S. Van Balen, S. Husson y A. J. Marshall. 2013.** Co-occurrence patterns of Bornean vertebrates suggest competitive exclusion is strongest among distantly related species. *Oecologia* 173: 1053 -1062.
- Beilke, E. A., R. V. Blakey, y J. M. O'Keefe. 2021.** Bats partition activity in space and time in a large, heterogeneous landscape. *Ecology and Evolution*, 11: 6513 - 6526.
- Bergeson, S. M., T. C. Carter y M. D. Whitby. 2013.** Partitioning of foraging resources between sympatric Indiana and little brown bats. *Journal of Mammalogy* 94: 1311 - 1320.
- Bloch, C. P., R. D. Stevens, y R. M. Willig. 2011.** Body size and resource competition in New World bats: a test of spatial scaling laws. *Ecography* 34: 460 - 468.
- Boada, C., S. Burneo, T. De Vries, y D. S. Tirira. 2003.** Notas ecológicas y reproductivas del murciélago rostro de fantasma *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en San Antonio de Pichincha, Pichincha, Ecuador. *Journal of Neotropical Mammalogy* 10: 21 - 26.
- Bobrowiec, P. E. D., M. R. Lemes y R. Gribel. 2015.** Prey preference of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*, Chiroptera) using molecular analysis. *Journal of Mammalogy* 96: 54 - 63.
- Boyles, J. G., C. L. Sole, P. M. Cryan y G. F. McCracken. 2013.** Bat Evolution, Ecology, and Conservation. En (eds. Adams, R. A y S. C. Pedersen). *On Estimating the Economic Value of Insectivorous Bats: Prospects and Priorities for Biologists*. Springer Science, New York, USA. 501- 515.
- Boyles, J. G., P. M. Cryan, G. F. McCracken y T. H. Kunz. 2011.** Economic importance of bats in agriculture. *Science* 332: 41 - 42.
- Brändel, S. D., T. Hiller, T. K. Halczok, G. Kerth, R. A. Page y M. Tschapka. 2020.** Consequences of fragmentation for Neotropical bats: The importance of the matrix. *Biological Conservation* 252: 108792.
- Burgin, C. J., J. P. Colella, P. L. Kahn y N. S. Upham. 2018.** How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy* 99: 1 - 11.
- Burton, K. L. y E. L. Thomas Jr. 2018.** Community Ecology and Phylogeography of Bats in the Guianan Savannas of Northern South America. *Diversity* 10: 1 - 15.
- Cajaiba, R. L., E. Périco, W. B da Silva, T. B. Vieira, F. M. B. dos Santos y M. Santos. 2021.** Are neotropical cave-bats good landscape integrity indicators? Some clues when exploring the cross-scale interactions between underground and above-ground ecosystems. *Ecological Indicators* 122: 1 - 11.



- Calisher, C. H., J. E. Childs, H. E. Field, K. V. Holmes, T. Schountz. 2006.** Bats: important reservoir hosts of emerging viruses. *Clinical Microbiology Reviews* 19: 531 - 45.
- Canche, J. P. M., E. Estrella, D. L. López-Castillo, S. F. Hernández-Betancourt y C. E. Moreno. 2011.** Complementarity and efficiency of bat capture methods in a lowland tropical dry forest of Yucatán, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 896 - 903.
- Carter, T. C., M. A. Menzel, B. R. Chapman y K. V. Miller. 2004.** Partitioning of food resources by syntopic eastern red (*Lasiurus borealis*), Seminole (*L. seminolus*) and evening (*Nycticeius humeralis*) bats. *The American Midland Naturalist* 151: 186 - 191.
- Carvalho, F., M. E. Fabián, y J. O. Menegheti. 2013.** Vertical structure of an assemblage of bats (Mammalia: Chiroptera) in a fragment of Atlantic Forest in Southern Brazil. *Zoologia* 30: 491 - 98.
- Castillo-Campos, G., M. Medina Abreo, P. D. Dávila Aranda y J. A. Zavala Hurtado. 2005.** Contribución al conocimiento del endemismo de la flora vascular en Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana* 73: 19 - 57.
- Castro-Luna, A. A., V. J. Sosa y G. Castillo-Campos. 2006.** Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south-eastern Mexico. *Animal conservation* 10: 219 - 228.
- Chávez-Estrada, A., A. Salinas-Melgoza y Y. Herrerías-Diego. 2019.** Do activity patterns and the degree of foraging specialization enable niche partitioning in nectarivorous bats? *Acta Chiropterologica* 21: 139 -148.
- Clare, E. L., H. R. Goerlitz, V. A. Drapeau, M. W. Holderied, A. M. Adams, J. Nagel y B. M. Fenton. 2014.** Trophic niche flexibility in *Glossophaga soricina*: how a nectar seeker sneaks an insect snack. *Functional Ecology* 28: 632 - 641.
- Clements, F.E. 1916.** *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation.* Carnegie Institution of Washington, Washington, DC, USA.
- Cleveland, C. J., M. Betke, P. Federico, J. D. Frank, T. G. Hallam, J. Horn, J. D. López Jr., G. F. McCracken, R. A. Medellín, A. Moreno- Valdez, C. G. Sansone, J. K. Westbrook y T. H. Kunz. 2006.** Economic value of the pest control service provided by Brazilian freetailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 238 - 243.
- Coates, R., I. Ramírez-Lucho y A. González-Christen. 2017.** Una lista actualizada de los murciélagos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. *Revista mexicana de biodiversidad* 88: 349 - 357.
- CONABIO. 2021.** Mamíferos de México. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. <https://www.biodiversidad.gob.mx/especies/cuantasesp>.
- Corso, A. E., J. B. Woolley y T. E. Lacher. 2010.** Using digital photography and image analysis software to estimate the emergence of bats at Tou Santi Cave, Dominica, West Indies. *Caribbean Journal of Science* 46: 169 - 175.
- Crichton, E. G. y P. H. Krutzsch. 2000.** *Reproductive biology of bats.* Academic Press.
- Dávalos, L. M. 2006.** The geography of diversification in the mormoopids (Chiroptera: Mormoopidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 101 - 118.
- Denzinger, A., M. Tschapka, y H. U. Schnitzler. 2018.** The role of echolocation strategies for niche differentiation in bats. *Canadian Journal of Zoology* 96: 171 - 181.
- De la Cruz Mora, J. M. 2021.** Caracterización del éxodo nocturno de *Eumops glaucinus* (Chiroptera; Moollosidae) en zonas urbanas de Consolación del Sur, Cuba. *Revista Ecológica* 11: 157 - 164.

- De Oliveira, L. Q., R. Marciente, W. E. Magnusson y P. E. D. Bobrowiec. 2015.** Activity of the insectivorous bat *Pteronotus parnellii* relative to insect resources and vegetation structure. *Journal of Mammalogy* 96: 1036 -1044.
- Diamond, J. M. 1975.** Assembly of species communities. En Cody M.L. y J. M Diamond (eds). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge Mass. 342 – 444.
- Dressler, F., S. Ripperger, M. Hierold, T. Nowak, C. Eibel, B. Cassens, F. Mayer, K. Mayer-Wagener y A. Kolpin, A. 2016.** From radio telemetry to ultra-low-power sensor networks: tracking bats in the wild. *IEEE Communications Magazine* 54: 129 - 135.
- Echavarría-R Jonard, D, Y. L. Pino, J. T. Rengifo, N. Sánchez y J. Quinto. 2017.** Reporte del vampiro de patas peludas *Diphylla ecaudata* Spix, 1823 (Chiroptera: Desmodontinae) para el Chocó biogeográfico colombiano. *Revista colombiana de ciencia animal* recia 9: 198 - 202.
- Emrich, M. A., E. L. Clare, W. O. Symondson, S. E. Koenig y M. B. Fenton. 2014.** Resource partitioning by insectivorous bats in Jamaica. *Molecular Ecology* 23: 3648 - 3656.
- Estrada-Villegas, S., B. J. McGill y E. K. Kalko. 2012.** Climate, habitat, and species interactions at different scales determine the structure of a Neotropical bat community. *Ecology* 93: 1183 -1193.
- Feldhamer, G. A., T. C. Carter y J. O. Whitaker. 2009.** Prey consumed by eight species of insectivorous bats from southern Illinois. *The American Midland Naturalist* 162: 43 - 51.
- Fenton, M. B. y N. Simons. 2014.** *Bats a world of science and mystery*. University of Chicago Press.
- Flaquer, C., I. Torre y A. Arrizabalaga. 2007.** Comparison of sampling methods for inventory of bat communities. *Journal of Mammalogy* 88: 526 - 533.
- Fleming, T. H. y P. Eby. 2003.** Ecology of bat migration. En T. H. Kunz y M. B. Fenton (eds). *Bat ecology*. University of Chicago Press, Chicago. 156 - 208.
- Frick, W. F., J. P. Hayes y P. A. Heady III. 2009.** Nestedness of desert bat assemblages: species composition patterns in insular and terrestrial landscapes. *Oecologia* 158: 687- 697.
- Frost, S. W. 1957.** The Pennsylvania Insect Light Trap. *Journal of Economic Entomology* 50: 287 - 292.
- Furey, N. M., y P. A. Racey. 2016.** Can wing morphology inform conservation priorities for Southeast Asian cave bats? *Biotropica* 48: 545 - 56.
- Gager, Y., E. Tarland, D. Lieckfeldt, M. Ménage, F. Botero-Castro, S. J. Rossiter, R. H. S. Kraus, A. Ludwing, y D. K. N. Dechmann. 2016.** The value of molecular vs. morphometric and acoustic information for species identification using sympatric molossid bats. *Plos One* 11: 1 - 24.
- Galindo-González, J., S. Guevara, y V. J. Sosa. 2000.** Bat-and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation biology* 14: 1693 - 1703.
- García, Q. S., J. L. Rezende y L. Aguiar. 2000.** Seed dispersal by bats in a disturbed area of Southeastern Brazil. *Revista de Biología Tropical* 48: 125 - 128.
- Girón Galván, L. E. 2020.** Morfología, ecolocalización y uso de micro-hábitat de murciélagos del género *Pteronotus* (Chiroptera: Mormoopidae) en el Parque Nacional Barra Honda, Costa Rica (Tesis de Maestría).
- Gleason, H. A. 1926.** The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club.* 53: 7 - 26.

- Gómez-Díaz, J. A., K. Brast, J. Degener, T. Krömer, E. Ellis, F. Heitkamp y G. Gerold. 2018.** Long-term changes in forest cover in central Veracruz, Mexico (1993–2014). *Tropical Conservation Science* 11: 1 - 12.
- Gonsalves, L., B. Bicknell, B. Law, C. Webb y V. Monamy. 2013.** Mosquito Consumption by Insectivorous Bats: Does Size Matter? *Plos One* 8: 1 - 11.
- González-Christen, A. y C. A. Delfín-Alonso. 2016.** Los mamíferos terrestres de Veracruz, México y su protección. En M. Briones-Salas, Y. G. Hortelano Moncada Magaña Cota, G. Sánchez-Rojas, y J. E. Sosa-Escalante (eds). *Riqueza y conservación de los mamíferos en México a nivel estatal*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México/Asociación Mexicana de Mastozoología A. C./Universidad de Guanajuato. México. 499 - 534.
- Gorresen, P. M. y M. R. Willig. 2004.** Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85: 688 - 697.
- Gotelli, N. J. y D. J. McCabe. 2002.** Species co-occurrence: a meta-analysis of JM Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83: 2091 - 2096.
- Grimshaw, J. R. y C. L. Higgins. 2017.** Environmental correlates of phylogenetic structure in Mexican bat communities. *Journal of Mammalogy* 98: 1657 - 1666.
- Grinnell, J. 1917.** The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34: 427 - 433.
- Guillot, C. 2005.** *Entomology*. 3rd edition, Springer. Dordrecht, The Netherlands. 381.
- Hammer, O., y D. A. T. Harper. 2006.** *Paleontological Data Analysis*. Blackwell Publishing. Oxford, UK.
- Hardin, G. 1960.** The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292 - 1297.
- Harper W. V. 2014.** Reduced Major axis regression: teaching alternatives to least squares. *Mathematics Faculty Scholarship* 24: 1 - 4.
- Hedenström, A. y L. C. Johansson. 2015.** Bat flight: aerodynamics, kinematics and flight morphology. *The Journal of Experimental Biology* 218: 653 - 663.
- Hernández-Aguilar, I. y A. Santos-Moreno. 2020.** Reproduction and population dynamics of cave-dwelling bats in Costa of Oaxaca, México. *Biología Tropical* 68: 785 - 802.
- Hernández-Pérez, E. L., G. Castillo-Vela, G. García-Marmolejo, M. Sanvicente López y R. Reyna-Hurtado. 2019.** Wild pig (*Sus scrofa*) as prey of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*). *Therya* 10: 195 - 199.
- Howe, H. F. y J. S Brown. 2001.** The ghost of granivory past. *Ecology Letters* 4: 371 – 378.
- Hutchinson, G. E. 1959.** Homage to santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*. 93: 145 -159.
- Ito, F., E. Bernard, y R. A. Torres. 2016.** What is for dinner? First report of human blood in the diet of the hairy-legged vampire bat *Diphylla ecaudata*. *Acta Chiropterologica* 18: 509 - 515.
- Jacobs, D. S. y R. M. Barclay. 2009.** Niche differentiation in two sympatric sibling bat species, *Scotophilus dinganii* and *Scotophilus mhlanganii*. *Journal of Mammalogy* 90: 879 - 887.
- Jennings, N. V., S. Parsons, K. E. Barlow y M. R. Gannon. 2004.** Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. *Acta Chiropterologica* 6: 75 - 90.
- Jonckhere, I., S. Fleck, K. Nackaerts, B. Muys, y P. F. Baret. 2004.** Review of methods for in situ leaf area index determination part 1. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 121: 19 - 35.
- Jones, K. E., O. R. Bininda-Emonds y J. L Gittleman. 2005.** Bats, clocks, and rocks: diversification patterns in Chiroptera. *Evolution* 59: 2243 - 2255.
- 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.

- Kalko, E. K. V., S. Estrada Villegas, M. Schmidt, M. Wegmann y C. F. J. Meyer. 2008.** Flying high—assessing the use of the aerosphere by bats. *Integrative and Comparative Biology* 48: 60 - 73.
- Klingbeil, B. T. y M. R. Willig. 2010.** Seasonal differences in population, ensemble and community level responses of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos* 119: 1654 - 1664.
- Klotz, P., V. Lundsten, N. Morat y K. Sherman. 2019.** Habitat partitioning of bat communities in Northern California. *CEC Research Spring* 1 - 9.
- Krishna, A., P. R. Guimaraes Jr, P. Jordano y J. Bascompte. 2008.** A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. *Oikos* 117: 1609 - 1618.
- Kunz, T. H., E. B. De Torres, 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.
- Ladle, R. J., J. V. Firmino, A. C. Malhado y A. Rodríguez-Durán. 2012.** Unexplored diversity and conservation potential of Neotropical hot caves. *Conservation Biology* 26: 978 - 982.
- López, J. E. y C. Vaughan. 2007.** Food niche overlap among neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Revista de biología tropical* 55: 301 - 313.
- López-González, C., S. J. Presley, A. Lozano, R. D. Stevens y C. L. Higgins. 2015.** Ecological biogeography of Mexican bats: the relative contributions of habitat heterogeneity, beta diversity, and environmental gradients to species richness and composition patterns. *Ecography* 38: 261 - 272.
- López-Wilchis, R., J. W. Torres-Flores y J. Arroyo-Cabrales. 2020.** *Natalus mexicanus* (Chiroptera: Natalidae). *Mammalian Species* 52: 27 - 39.
- López-Wilchis, R., M. Flores-Romero, L. M. Guevara-Chumacero, A. Serrato-Díaz, J. Díaz-Larrea, F. Salgado-Mejía, C. Ibañez, L. O. Salles y J. Juste. 2016.** Evolutionary scenarios associated with the *Pteronotus parnellii* cryptic species-complex (Chiroptera: Mormoopidae). *Acta Chiropterologica* 18: 91 - 116.
- Lobova, T. A., C. K. Geiselman, y S. A. Mori. 2009.** Seed dispersal by bats in the Neotropics. *New York Botanical Garden* 433 - 460.
- Mac Swiney, M. C. G., B. B. Cimé, F. M. Clarke, y P. A. Racey. 2009.** Insectivorous bat activity at cenotes in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Acta Chiropterologica* 11: 139 - 147.
- Magalhães de Oliveira, H. F., N. F. Camargo, D. R. Hemprich-Bennett, B. Rodríguez-Herrera, S. J. Rossiter y E. L. Clare. 2020.** Wing morphology predicts individual niche specialization in *Pteronotus mesoamericanus* (Mammalia: Chiroptera). *PLoS one* 15: 1 - 17.
- Mancina, C. A., L. García-Rivera, y B. W. Miller. 2012.** Wing morphology, echolocation, and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats. *Journal of Mammalogy* 93: 1308 - 1317.
- Marinello, M. M. y E. Bernard. 2014.** Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. *Canadian Journal of Zoology* 92: 141 - 147.
- McArthur, R. H. 1971.** Patterns of terrestrial bird communities. En Farner D. S. y J. R. King (eds). *Avian biology*, vol. 1. New York, Academic Press 189 - 221.
- McCain, C. M. 2007.** Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and biogeography* 16: 1 - 13.

- McCracken, G. F. y G. S. Wilkinson. 2000.** Bat mating systems. En Crichton E. G. y P. H. Krutzsh (eds). *Reproductive Biology of Bats* Cambridge University Press, Great Britain 321 - 357.
- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. H. Sánchez. 2008.** Identificación de los murciélagos de México. *Claves de campo. Revista Mexicana de Mastozoología* 2: 1 - 83.
- Mena, J. I. y M. Williams de Castro. 2002.** Diversidad y patrones reproductivos de quirópteros en un área urbana de Lima, Perú. *Ecología Aplicada* 1: 1 - 8.
- Meyer, C. F. J. 2014.** Methodological challenges in monitoring bat population- and assemblage-level changes for anthropogenic impact assessment. *Mammalian Biology* 80: 159 - 169.
- Meyer, C. F. y E. K. Kalko. 2008.** Bat assemblages on Neotropical land-bridge islands: nested subsets and null model analyses of species co-occurrence patterns. *Diversity and Distributions* 14: 644 - 654.
- Moreno, C. E. 2000.** Métodos para medir la biodiversidad. Volumen 1. Manuales y tesis SEA.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2000.** Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37: 149 - 158.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2001a.** On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 487 - 490.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2001b.** Spatial and temporal analysis of  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity & Conservation* 10: 367 - 382.
- Moreno, E. C., H. T. Arita, y L. Solís. 2006.** Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape. *Oecologia* 149: 133 - 140.
- Morris, D. W. 1999.** A haunting legacy from isoclines: mammal coexistence and the ghost of competition. *Journal of Mammalogy* 80: 375 - 384.
- Neuweiler, G. 2003.** Evolutionary aspects of bat echolocation. *Journal of Comparative Physiology A* 189: 245 - 256.
- Nicholls, B. y P. A. Racey. 2006.** Contrasting home-range size and spatial partitioning in cryptic and sympatric pipistrelle bats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 131 - 142.
- Norberg, U. M., y J. M. V. Rayner. 1987.** Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 316: 335 - 427.
- Norton, S. F. 1995.** A functional approach to the ecomorphological patterns on feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 44: 61 - 78.
- Novaes, R. L. M., R. de França Souza, S. Felix, C. Sauwen, G. Jacob y L. dos Santos Avilla. 2012.** New record of *Furipterus horrens* (Cuvier, 1828) (Mammalia, Chiroptera) from the Cerrado of Tocantins state with a compilation of the known distribution within Brazil. *Check List* 8: 1359 - 1361.
- Núñez-Novas, M. S., Y. M. León, J. Mateo y L. M. Dávalos. 2016.** Records of the cave-dwelling bats (Mammalia: Chiroptera) of Hispaniola with an examination of seasonal variation in diversity. *Acta Chiropterologica* 18: 269 - 279.
- Núñez-Novas, M. S., Y. M. León, J. Mateo y L. M. Dávalos. 2014.** Horas de éxodo y estacionalidad de los murciélagos en cuatro cuevas de República Dominicana. *Novitates Caribaea* 83-94.

- Odum, E. P. 1992.** Great ideas in ecology for the 1990s. En Ecosystem management. Springer, New York, NY. 279 - 284.
- Orr, T. J., J. Ortega, R. A. Medellín, C. D. Sánchez y K. A. Hammond. 2016.** Diet choice in frugivorous bats: gourmets or operational pragmatists? *Journal of Mammalogy*, 97: 1578 - 1588.
- Ortega, J. y H. T. Arita. 1998.** Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distribution of bats. *Journal of Mammalogy* 79: 772 - 83.
- Patten, M. A. 2004.** Correlates of species richness in North American bat families. *Journal of Biogeography* 31: 975 - 985.
- Patterson, D. B., M. R. Willing, R. D. Stevens. 2003.** Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. En Kunz H.T. y M.B. Fenton (eds). *Bat ecology*. The university of Chicago 536 - 579.
- Pavan, A. C. y G. Marroig. 2017.** Timing and patterns of diversification in the Neotropical bat genus *Pteronotus* (Mormoopidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 108: 61 - 69.
- Pedro, W. A. y V. A. Taddei. 2002.** Temporal distribution of five bat species (Chiroptera, Phyllostomidae) from Panga Reserve, south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19: 951 - 954.
- Peixoto, F. P., P. H. P. Braga y P. Mendes. 2018.** A synthesis of ecological and evolutionary determinants of bat diversity across spatial scales. *BMC Ecology* 18: 1 - 14.
- Peterson, A. T. 2011.** Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38: 817 - 827.
- Rakotoarivelo, A. A., N. Ranaivoson, O. R. Ramilijaona, A. F. Kofoky, P. A. Racey, y R. K. Jenkins. 2007.** Seasonal food habits of five sympatric forest microchiropterans in western Madagascar. *Journal of Mammalogy* 88: 959 - 966.
- Razgour, O., C. Korine y D. Saltz. 2011.** Does interspecific competition drive patterns of habitat use in desert bat communities? *Oecologia* 167: 493 - 502.
- Reiskind, M. H. y M. A. Wund. 2009.** Experimental assessment of the impacts of northern long-eared bats on *ovipositing Culex* (Diptera: Culicidae) mosquitoes. *Journal of medical entomology*, 46: 1037 - 1044.
- Rezsutsek, M. y G. N. Cameron. 1993.** *Mormoops megalophylla*. *Mammalian Species* 448: 1 - 5.
- Ripperger, S. P., M. Tschapka, E. K. V. Kalko, B. Rodriguez-Herrera y F. Mayer. 2013.** Life in a mosaic landscape: anthropogenic habitat fragmentation affects genetic population structure in a frugivorous bat species. *Conservation Genetics* 14: 925 - 934.
- Rocha, A. D. y M. E. Bichuette. 2016.** Influence of abiotic variables on the bat fauna of a granitic cave and its surroundings in the state of São Paulo, Brazil. *Biota Neotropica* 16: 1 - 8.
- Rodrigues Coelho E. de R., A. P. Pagalia, A. Barbosaviana-Junior, L. A. Dolabela Falcao y G. B. Ferrerira. 2018.** Species richness, abundance and functional diversity of a bat community along an elevational gradient in the Espinhaço mountain range, southeastern Brazil. *Acta Chiropterologica* 20: 129 -138.

- Rodríguez-Durán, A. 2009.** Bat assemblages in the west Indies: the role of caves. En Fleming T. H y P. A. Racey (eds). *Island Bats evolution, ecology and conservation*. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU 265 - 280.
- Rojas, D., A. Vale, V. Ferrero, y L. Navarro. 2011.** When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Molecular ecology* 20: 2217 - 2228.
- Rolfe, A. K. y A. Kurta. 2012.** Diet of mormoopid bats on the Caribbean island of Puerto Rico. *Acta Chiropterologica* 14: 369 - 377.
- Rolfe, A. K., A. Kurta, y D. L. Clemans. 2014.** Species-level analysis of diets of two mormoopid bats from Puerto Rico. *Journal of Mammalogy* 95: 587 - 96.
- Rzedowski, J. 2006.** Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México 432.
- Salinas-Ramos, V. B., L. G. Herrera Montalvo, V. León-Regagnon, A. Arrizabalaga-Escudero y E. L. Clare. 2015.** Dietary overlap and seasonality in three species of mormoopid bats from a tropical dry forest. *Molecular Ecology* 24: 5296 - 5307.
- Sánchez, C. N., y T. Álvarez. 2000.** Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana* 81: 23 - 62.
- Sánchez-Hernández, C., M. De L. Romero- Almaraz, M. C. Wooten, G. D. Schinell, y M. L. Kennedy. 2006.** Speed in flight of common vampire bats. *Southwestern Naturalist* 51: 422 - 425.
- Schnitzler, H. U. y E. K. Kalko. 2001.** Echolocation by insect-eating bats: we define four distinct functional groups of bats and find differences in signal structure that correlate with the typical echolocation tasks faced by each group. *Bioscience* 51: 557 - 569.
- Scrimgeour, J., A. Beath y M. Swanney. 2012.** Cat predation of short – tailed bats (*Mystacina tuberculata rhyocobia*) in Rangatua forest, mount ruapehu, Central north island, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 39: 257 - 260.
- Sherwin, H. A., W. I. Montgomery y M. G. Lundy. 2013.** The impact and implications of climate change for bats. *Mammal Review* 43: 171 - 182.
- Sherwin, R. E., W. L. Gannon y S. Haymond. 2000.** The efficacy of acoustic techniques to infer differential use of habitat by bats. *Acta Chiropterologica* 2: 145 - 153.
- Sikes, R., W. L. Gannon, y The Animal Care Use Committee Of The American Society Of Mammalogists. 2016.** Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy* 97: 663 - 688.
- Siles, L., A. Muñoz y L. F. Aguirre. 2007.** Bat diversity in three caves in a montane forest of Bolivia. *Ecotropica* 13: 67 - 74.
- Simberloff, D. y W. Boecklen. 1981.** Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution* 1206 - 1228.
- Simmons, N.B. 2005.** Order Chiroptera. En Wilson D.E. y D.M Reeder (eds). *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. 312 - 529.
- Smirnov, D. G. y V. P. Vekhnik. 2011.** Abundance and Community Structure of Bats (Chiroptera: Vespertilionidae) Hibernating in Artificial Caves of Samarskaya Luka. *Russian Journal of Ecology* 42: 71–79.
- Smotherman, M. y A. Guillén-Servent. 2008.** Doppler-shift compensation behavior by Wagner's mustached bat, *Pteronotus personatus*. *The Journal of the Acoustical Society of America* 123: 4331 - 4339.

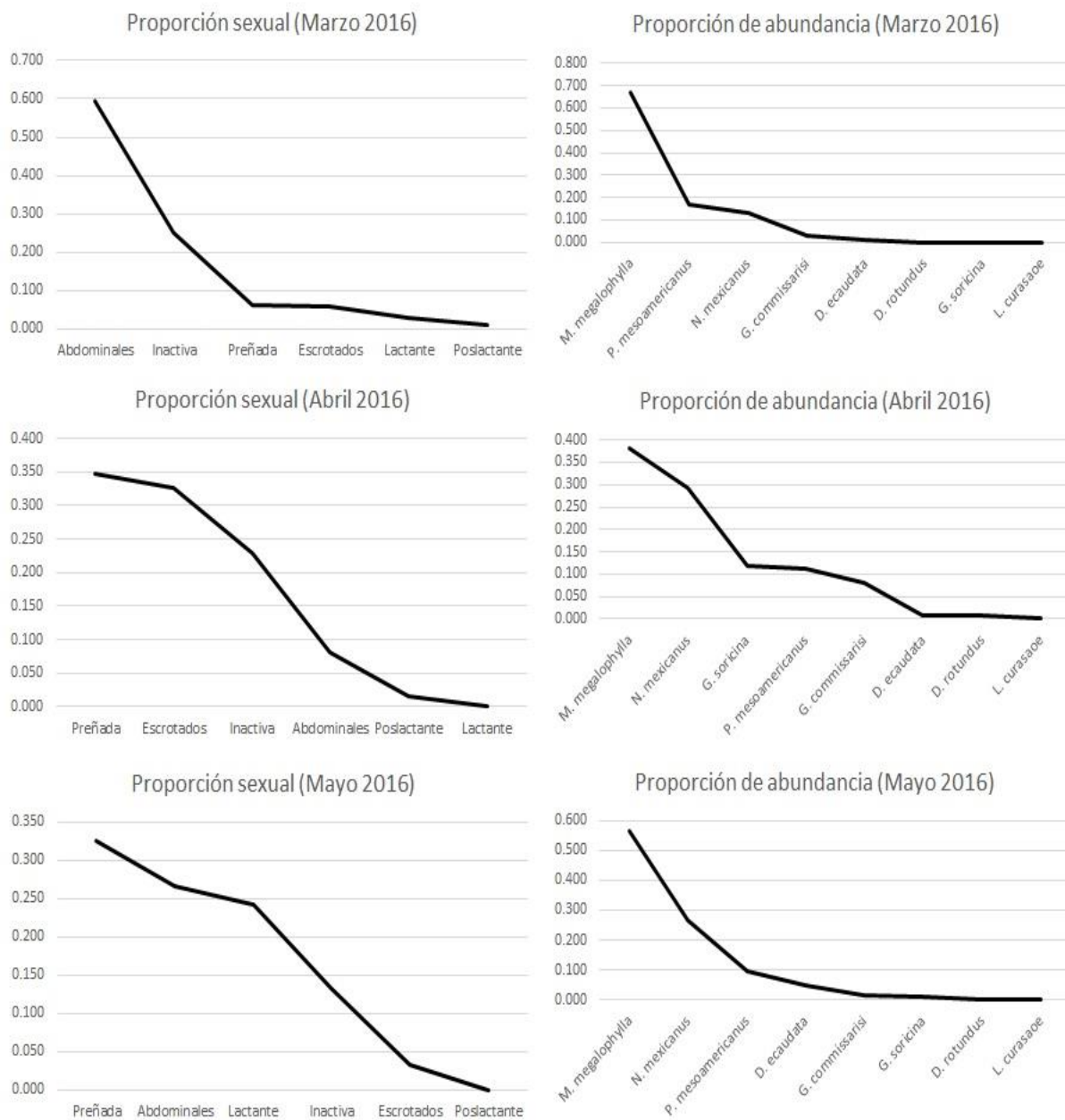
- Soto, M., L. Gama y M. Gómez. 2001.** Los climas cálidos subhúmedos del estado de Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 3: 31 - 40.
- Spitzenberger, F., S. Engelberger y K. Kugelschafter. 2014.** Real time observations of *Strix aluco* preying upon a maternity colony of *Myotis emarginatus*. *Vespertilio* 17: 185 - 196.
- Stevens, R. D, M. R. Willig e I. Gamarra de Fox. 2004.** Comparative community ecology of bats from eastern Paraguay: taxonomic, ecological, and biogeographic perspectives. *Journal of Mammalogy* 85: 698 - 707.
- Stevens, R. D. 2011.** Relative effects of time for speciation and tropical niche conservatism on the latitudinal diversity gradient of phyllostomid bats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278: 2528 - 2536.
- Stevens, R. D. 2022.** Dietary affinities, resource overlap and core structure in Atlantic Forest phyllostomid bat communities. *Mammal Review* 522: 177 - 191.
- Stevens, R. D. y H. N. Amarilla-Stevens. 2012.** Seasonal environments, episodic density compensation and dynamics of structure of chiropteran frugivore guilds in Paraguayan Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation* 21: 267 - 279.
- Stevens, R. D. y M. R. Willig. 2000.** Density compensation in New World bat communities. *Oikos* 89: 367 - 377.
- Stevens, R. D., S. B. Cox, R. E. Strauss y M. R. Willig. 2003.** Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters* 6: 1099 - 1108.
- Stoner, K. E. 2001.** Differential habitat use and reproductive patterns of frugivorous bats in tropical dry forest of northwestern Costa Rica. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1626 - 1633.
- Swartz, S. M., P. W. Freeman y E. F. Stockwell. 2003.** Ecomorphology of Bats: Comparative and Experimental Approaches Relating Structural Design to Ecology. *Bat Ecology* 257–300.
- Taboada, S. G. 1979.** Los murciélagos de Cuba. Editorial Academia, La Habana, Cuba.
- Tansley A. G. 1935.** The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284 - 307.
- Tilman, D. 2001.** Functional diversity. En *Encyclopedia of biodiversity* (LEVIN, S. A.). Academic Press, San Diego, C.A. 109 - 120.
- Torres-Flores J. y R. López-Wilchis. 2018.** Trophic niche and diet of *Natalus mexicanus* (Chiroptera: Natalidae) in a tropical dry forest of Western Mexico. *Acta Chiropterologica* 20: 343 - 350.
- Torres-Flores, J. W. y A. Santos-Moreno. 2017.** Inventory, features, and protection of underground roosts used by bats in Mexico. *Acta Chiropterologica* 19: 439 - 454.
- Torres-Flores, J., 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. 1996.** Movements of cave bats in southeastern Brazil, with emphasis on the population ecology of the common vampire bat, *Desmodus rotundus* (Chiroptera). *Biotropica* 121-129.
- Trejo-Salazar, R. E., L. E. Eguiarte, D. Suro-Piñera y R. A Medellin. 2016.** Save our bats, save our tequila: industry and science join forces to help bats and agaves. *Natural Areas Journal* 36: 523 – 530.
- Tschapka, M. 2004.** Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology* 263: 7 - 21.



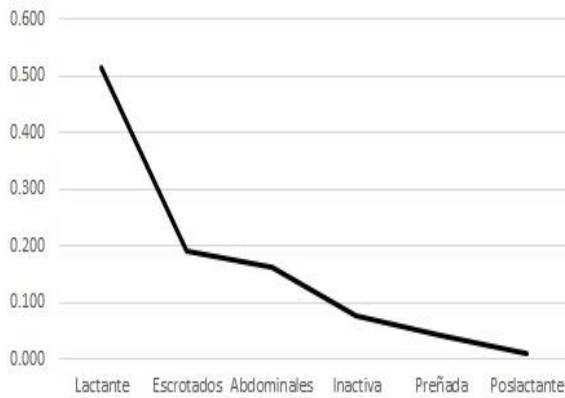
- Turmelle, A. S. y K. J. Olival. 2009.** Correlates of Viral Richness in Bats (Order Chiroptera). *EcoHealth* 6: 522 - 539.
- Ulrich, W., F. Jabot y N. J. Gotelli. 2017.** Competitive interactions change the pattern of species co-occurrences under neutral dispersal. *Oikos* 126: 91 - 100.
- Von Helversen, O. y Y. Winter. 2005.** Glossophagine Bats and Their Flowers: Costs and Benefits for Plants and Pollinators. *Bat ecology* 346.
- Weiher, E., y P. Keddy. 1999.** Assembly rules as general constraints on community composition. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*, 251-271.
- Whitaker, J. O., C. Neefus Jr., y T. H. Kunz. 1996.** Dietary variation in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*). *Journal of Mammalogy* 77: 716 - 724.
- Whitaker, J. O., G. F. Mccracken, y B. M. Siemers. 2003.** Food habits analysis of insectivorous bats. En Kunz T. H. y S. Parson (eds). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland 567 - 592.
- Whittaker, R. H. 1970.** Communities and ecosystems. *Communities and Ecosystems*.
- Wiens, J. J. y C. H. Graham. 2005.** Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, And Systematics* 36: 519 - 539.
- Wiens, J. J., D. D. Ackerly, A. P. Allen, B. L. Anacker, L. B. Buckley, H. V. Cornell, E. I. Damschen, T. Davies, J. A. Grytnes, S. P. Harrison, B. A. Hawkins, R. D. Holt, C. M. McCain y P. R. Stephens. 2010.** Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters* 13: 1310 - 1324.
- Zhang, L., B. Liang, S. Parsons, L. Wei y S. Zhang. 2007.** Morphology, echolocation and foraging behaviour in two sympatric sibling species of bat (*Tylonycteris pachypus* and *Tylonycteris robustula*) (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology* 271: 344 - 351.
- Zobel, M. 2016.** The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of Vegetation Science* 27: 8 – 18.
- Zortéa, M. 2003.** Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Biology* 63: 159 - 168.

### 13. Anexos.

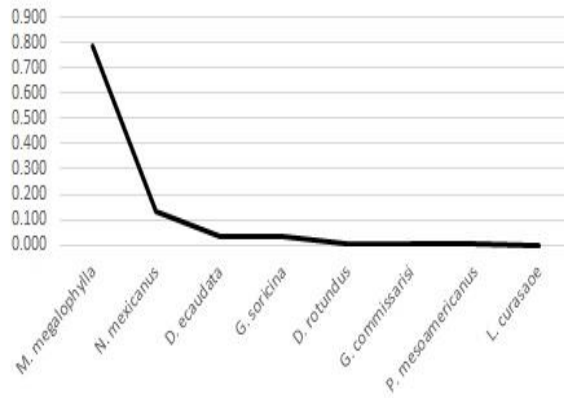
Anexo I. Gráficas mensuales de distribución de abundancias relativas y abundancias por características reproductivas.



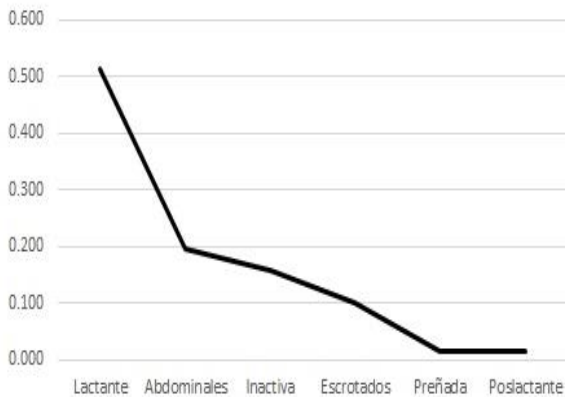
Proporción sexual (Junio 2016)



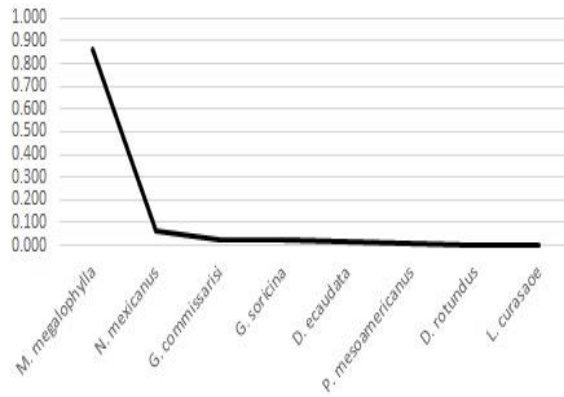
Proporción de abundancia (Junio 2016)



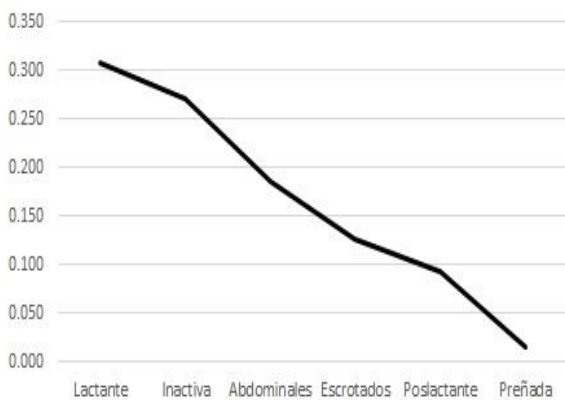
Proporción sexual (Julio 2016)



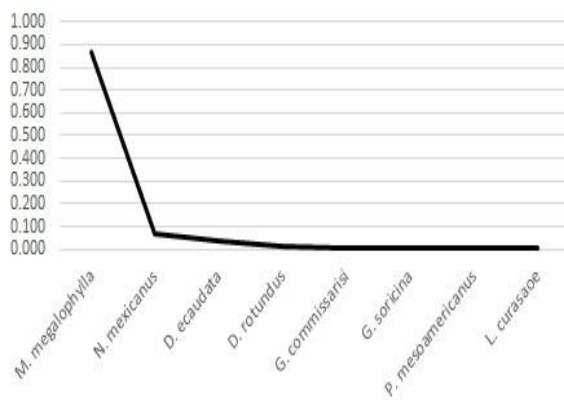
Proporción de abundancia (Julio 2016)

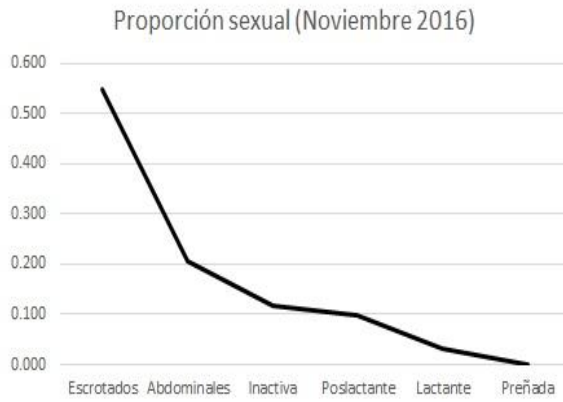
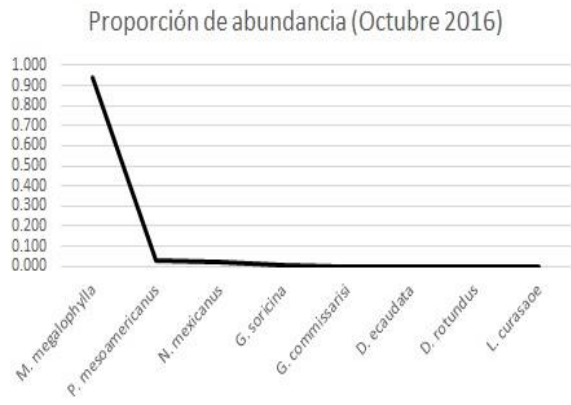
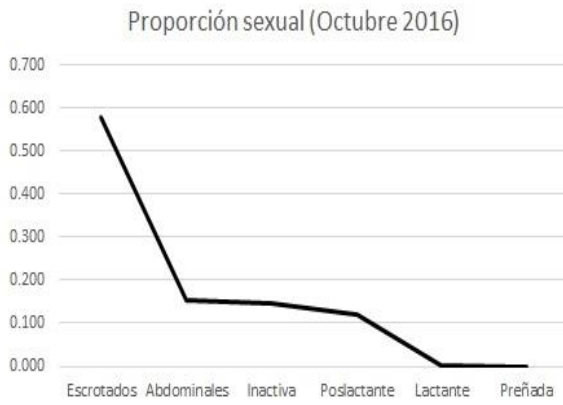
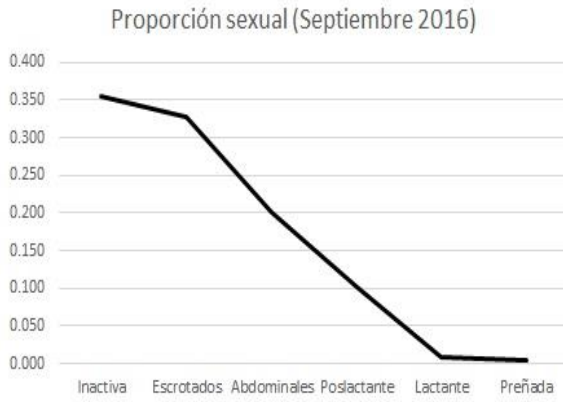


Proporción sexual (Agosto 2016)

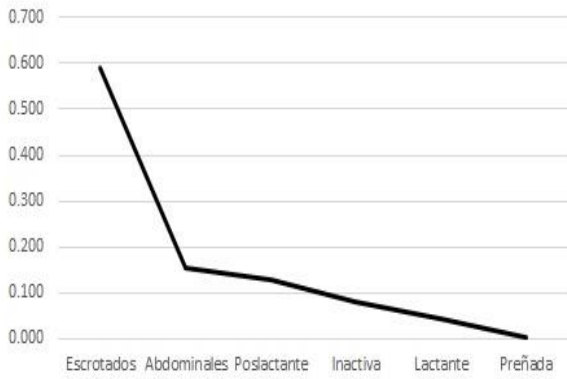


Proporción de abundancia (Agosto 2016)

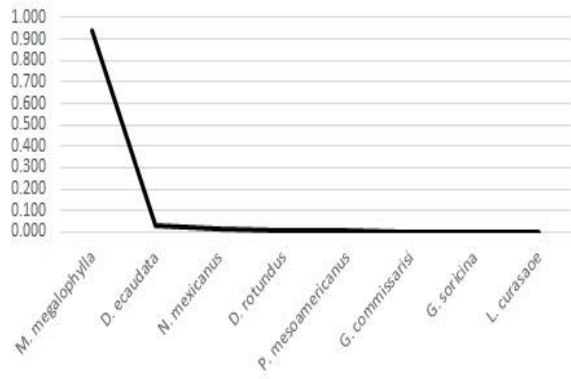




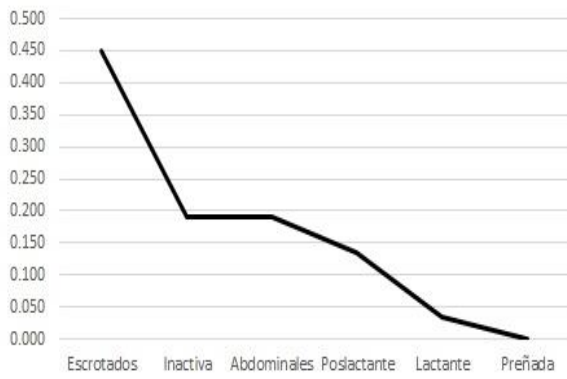
Proporción sexual (Diciembre 2016)



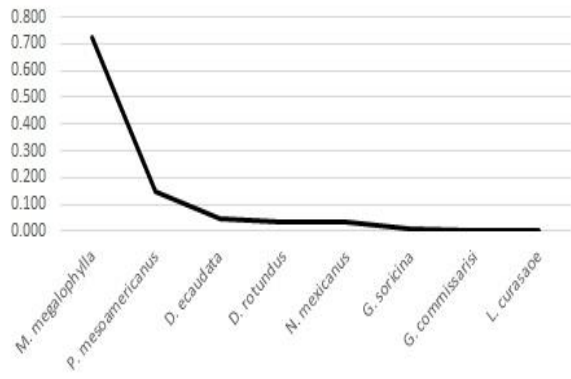
Proporción de abundancia (Diciembre 2016)



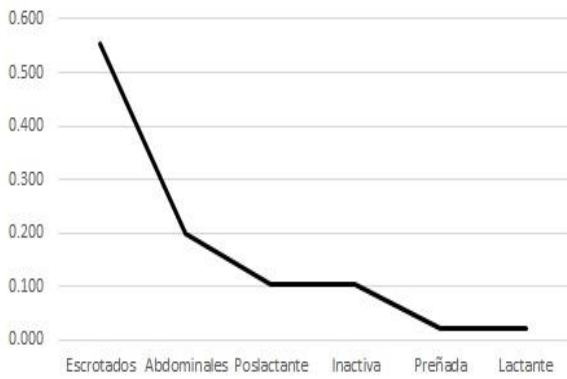
Proporción sexual (Enero 2017)



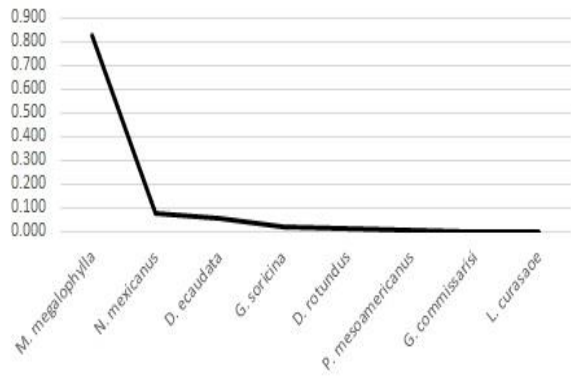
Proporción de abundancia (Enero 2017)



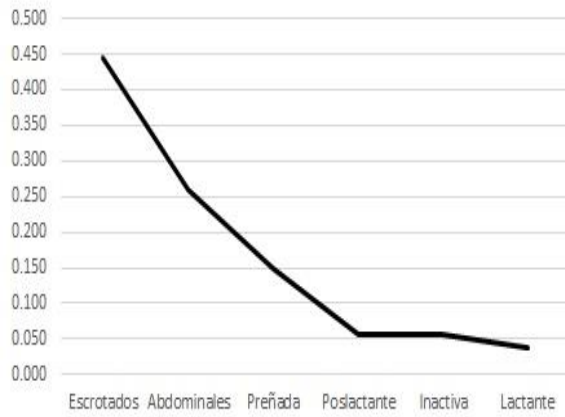
Proporción sexual (Febrero 2017)



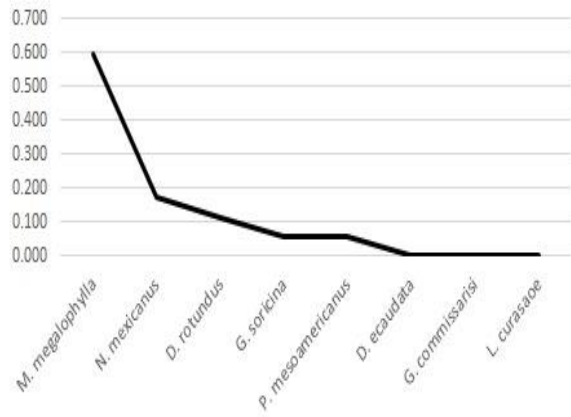
Proporción de abundancia (Febrero 2017)



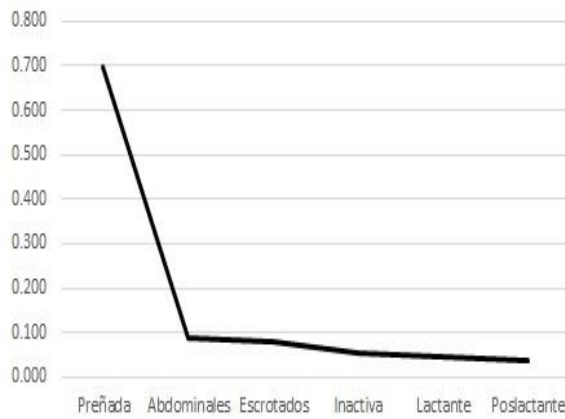
Proporción sexual (Marzo 2017)



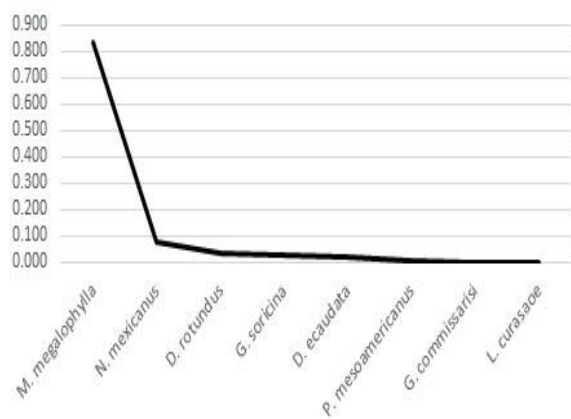
Proporción de abundancia (Marzo 2017)



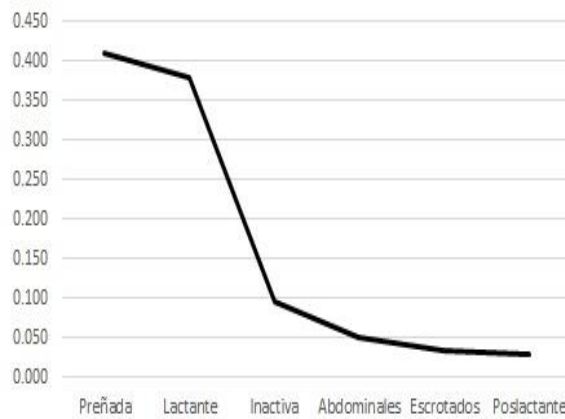
Proporción sexual (Abril 2017)



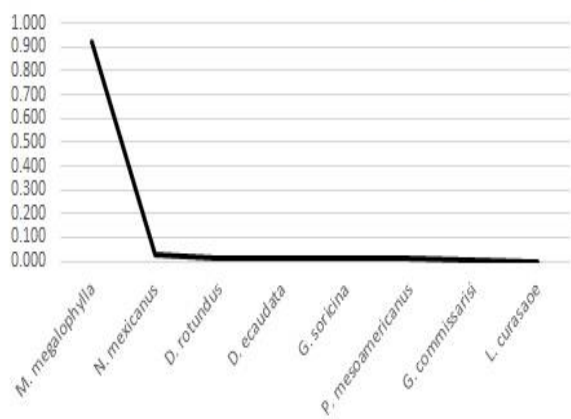
Proporción de abundancia (Abril 2017)



Proporción sexual (Mayo 2017)



Proporción de abundancia (Mayo 2017)



Anexo II. Artículo científico publicado durante el periodo de estudio del programa de Doctorado en Ciencia Biológicas y de la Salud. “Characterization of assemblages in neotropical cave dwelling bats based on their diet, wing morphology, and flight performance”.

Therya, 2021, Vol. 12(2):XX-XX  
ISSN 2007-3364

DOI:10.12933/therya-21-1075

## Characterization of assemblages in neotropical cave dwelling bats based on their diet, wing morphology, and flight performance

Fernando Salgado-Mejía<sup>1</sup>, Ricardo López-Wilchis<sup>2\*</sup>, Luis M. Guevara-Chumacero<sup>2</sup>, Pedro I. Valverde-Padilla<sup>2</sup>, Pablo Corcuera Martínez del Río<sup>2</sup>, Sergio I. Porto-Ramírez<sup>3</sup>, Íxchel Rojas-Martínez<sup>4</sup> and Gihovani A. Sámano-BarboSa<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana. Av. San Rafael Atlixco 186, CP. 09340. Ciudad de México, México. Email: [fesame\\_33@hotmail.com](mailto:fesame_33@hotmail.com) (FS-M).

<sup>2</sup> Departamento de Biología. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186, CP. 09340. Ciudad de México, México. Email: [rlw@xanum.uam.mx](mailto:rlw@xanum.uam.mx) (RL-W), [imgc@xanum.uam.mx](mailto:imgc@xanum.uam.mx) (LMG-C), [plvp@xanum.uam.mx](mailto:plvp@xanum.uam.mx) (PLV-P), [pcmr@xanum.uam.mx](mailto:pcmr@xanum.uam.mx) (PCM-R).

<sup>3</sup> Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186, C.P. 09340. Ciudad de México, México. Email: [porto106@hotmail.com](mailto:porto106@hotmail.com) (SLP-R).

<sup>4</sup> Maestría en Biología de la Reproducción Animal. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186, CP. 09340. Ciudad de México, México. Email: [luna210692@hotmail.com](mailto:luna210692@hotmail.com) (IR-M) y [gihovanisamano@gmail.com](mailto:gihovanisamano@gmail.com) (GAS-B). \*Corresponding autor

Bats have a great variety of wing morphologies that determines the bat's flight performance, and this in turn conditions the forage aerosphere and the food it can obtain. Several studies have shown differences in wing morphology, flight performance, and forage aerospheres among species from different trophic guilds. However, for species that share a guild this is not entirely clear. It is possible that these species have differences in their diet and show changes in wing morphology that modify their flight performance and forage areas. Determining this will allow a better understanding of spatial segregation among species that share a trophic guild. These studies allow the identification of species assemblages based on wing morphological differences and flight performance that would not be distinguished only by guild membership. Our goal was to define the species assemblages that make up a community of Neotropical cave dwelling bats based on their trophic guild, flight performance, and forage zone. A community of Neotropical cave dwelling bats from a cave in Veracruz, Mexico was analyzed. The diet of each species was determined by means of their stomach contents and bibliographic review. In addition, aspect ratio, wing loading and tip index were calculated. Based on the wing characteristics and diet, multivariate groupings and orders were performed, as well as to define the assemblages present. According to the wing characteristics and the dietary composition, four groups of species were found that represent four different flight characteristics in terms of agility and maneuverability. There was agreement between diet and wing characteristics, and the four trophic groups were identified through canonical correspondence analysis. Correlating wing morphology, diet and forage area allows us to adequately define the assemblages of a community of bats. Regarding the hypothesis, it was found that species that share a food guild show differences in the composition of their food and wing morphology, which generate differences in flight performance and forage areas. Four assemblages differing in forage aerospheres among three trophic guilds are described: understory and facultative arthropodivorous, semi-clearing hematophages, and facultative nectarivores. Finally, spatial segregation between the species of the families Mormoopidae and Natalidae was recognized.

Los murciélagos presentan gran variedad de morfologías alares que determina el desempeño de vuelo del murciélago y condiciona la aerósfera de forraje y alimento que puede conseguir. Varios estudios han demostrado diferencias en morfología alar, desempeños de vuelo y aerósferas de forraje entre especies de diferentes gremios tróficos. Sin embargo, para especies que comparten un gremio esto no es del todo claro. Es posible que estas especies tengan diferencias en su dieta a pesar de pertenecer al mismo gremio trófico, y manifiesten cambios en la morfología alar, desempeño de vuelo y zonas de forraje. Analizar esto permiten entender la segregación espacial entre especies que comparten un gremio trófico, además de identificar ensambles de especies con base en diferencias morfológicas alares y desempeño de vuelo. Nuestro objetivo fue definir los ensambles de especies que integran una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales con base en su gremio trófico, desempeño de vuelo y zona de forraje. Se analizó una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales en Veracruz, México. La dieta de cada especie se determinó por medio de sus contenidos estomacales y revisión bibliográfica. Además, se calculó relación de aspecto, carga alar e índice de punta. Con base en las características alares y la dieta, se realizaron ordenaciones multivariadas para definir los ensambles presentes. Se encontraron cuatro grupos de especies que representan cuatro desempeños de vuelo distintos en cuanto a agilidad y maniobrabilidad. Hubo concordancia entre la dieta y las características alares en el análisis canónico de correspondencia. Correlacionar morfología alar, dieta y zona de forraje permite definir adecuadamente los ensambles de una comunidad de murciélagos. Con respecto a la hipótesis, se encontró que especies que comparten un gremio alimenticio muestran diferencias en la composición de sus alimentos y morfología alar, lo que genera diferencias en desempeños de vuelo y zonas de forraje. Se describen cuatro ensambles que difieren en aerósferas de forraje entre tres gremios tróficos: artropódvoros de sotobosque y facultativos, hematófagos de zonas semidespejadas y nectarívoros facultativos. Por último, se reconoció la segregación espacial entre las especies de las familias Mormoopidae y Natalidae.

**Keywords:** Chiroptera; coexistnce; Mormoopidae; Natalidae; trophic guild.

© 2021 Asociación Mexicana de Mastozoología, [www.mastozoologiamexicana.org](http://www.mastozoologiamexicana.org)

## Introducción

Los murciélagos son el segundo orden de mamíferos más diverso en el mundo con más de 1,400 especies ([Burgin et al. 2018](#) y [American Society of Mammalogists 2020](#)). Este orden se compone de seis familias con distribución exclusivamente neotropical: Phyllostomidae, Mormoopidae, Noctilionidae, Thyropteridae, Natalidae y Furipteridae ([Clare et al. 2011](#)). En México se pueden encontrar las primeras cinco familias distribuidas a lo largo de las vertientes del Golfo, el Pacífico y la Península de Yucatán ([Medellín et al. 2008](#)). Habitan principalmente en matorrales xerófilos y selvas bajas, medianas y altas ([Ortega y Arita 1998](#)). Entre las características generales de los murciélagos neotropicales se destaca que son de hábitos nocturnos, tienen sistema de ecolocalización, pesan entre 5 y 65 g ([Tirira 1998](#)), y algunas especies, como las que integran las familias Mormoopidae y Natalidae, son cavernícolas estrictos ([Rodríguez-Durán 2009](#)). Los murciélagos cavernícolas neotropicales tienen gran impacto en los ecosistemas, donde proveen servicios ecosistémicos como dispersores de semillas, controladores de plagas y polinizadores de flores ([Kunz et al. 2011](#)). Por otra parte, la comunidad de murciélagos cavernícolas es de gran interés para la investigación ecológica, ya que estas

especies tienen características de simpatria y coexistencia a lo largo de su distribución, condiciones importantes para analizar y entender la estructura y composición de las comunidades.

Los estudios sobre la diversidad de murciélagos se han centrado en definir los factores que determinan la estructura y composición de sus comunidades ([Moreno y Halffter 2000](#); [Kalko y Handley 2001](#); [Stevens et al. 2004](#); [Stoner 2005](#); [Stevens y Amarilla-Stevens 2012](#)). Uno de los principales ejes de análisis consiste en tratar de explicar la coexistencia de especies en escenarios de simpatria con base en la competencia ([Arlettaz 1999](#); [Ashrafi et al. 2011](#); [Salsamendi et al. 2012](#); [Emrich et al. 2014](#)), donde se postula que la coexistencia se logra al evitar la competencia mediante la diferenciación del nicho realizado ([Hutchinson 1959](#); [MacArthur y Levins 1967](#)).

El nicho realizado se ha diferenciado entre especies del orden Chiroptera en gran medida por la especialización de sus dietas en el eje trófico, donde podemos identificar diferentes gremios alimenticios (*i. e.*, artropódvoros, frugívoros, nectarívoros, hematófagos y carnívoros; [Denzinger y Hans-Ulrich 2013](#)). Esta diferenciación del nicho trófico se manifiesta en la especialización de las



estructuras alares, cuya variabilidad en forma y tamaño proporciona diferentes capacidades de vuelo entre especies ([Norberg y Rayner 1987](#); [Norberg et al. 1993](#); [Mancina et al. 2012](#)). Las variaciones en la estructura alar y el desempeño de vuelo están relacionadas con la especialización del alimento, lo que hace evidente la relación entre la morfología alar de las especies que pertenecen a diferentes nichos tróficos ([Norberg et al. 1993](#); [Norberg y Norberg 2012](#); [Marinello y Bernard 2014](#); [Furey y Racey 2016](#)). Se ha observado que murciélagos con alas pequeñas y redondeadas generalmente son del gremio artropodívoro; aquellos con alas pequeñas y puntiagudas por lo general se asocian con el gremio nectarívoro, y las alas grandes y redondeadas a menudo corresponden a murciélagos frugívoros ([Norberg y Rayner 1987](#); [Norberg y Norberg 2012](#)). Por otra parte, la masa y tamaño corporal de los murciélagos tiene un gran efecto en el desempeño de vuelo y selección de dieta. Murciélagos de talla grande y mayor peso se asocian a la selección de presas grandes, así como, a desempeños de vuelo poco maniobrables y ágiles ([Barclay y Brigham 1991](#)), y murciélagos con talla pequeña y masa corporal menor se asocian a selección de presas pequeñas y desempeños de vuelo ágiles y maniobrables ([Aldridge y Rautenbach 1987](#); [O'Neill y Taylor 1989](#)).

Aunque la diferenciación morfológica alar entre especies que pertenecen a diferentes gremios alimenticios está bien establecida ([Norberg y Rayner 1987](#); [Moreno et al. 2006](#); [Carvalho et al. 2013](#); [Marinello y Bernard 2014](#)), esta no se ha estudiado entre las especies que tienen tallas similares y comparten el mismo gremio alimenticio, como en el caso de las especies insectívoras de la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales que pertenecen a las familias Mormoopidae y Natalidae. Podría suceder que, entre especies que comparten gremio alimenticio existan pocas o muy sutiles diferencias en la selección de alimento, y que debido a esto, no puedan ser relacionadas con la morfología alar. Sin embargo, es posible que la diferenciación en la selección de alimento entre especies que comparten un gremio alimenticio sea suficientemente distinta para ser relacionada con la morfología alar entre estas especies.

Por otra parte, las diferencias en la morfología alar proporcionan diferentes desempeños de vuelo ([Swartz](#)

[et al. 2003](#); [Kalko et al. 2008](#); [Mancina et al. 2012](#)) y esta diferenciación separa las aerósferas de forraje entre las especies, ya que el espacio aéreo es un gradiente de complejidad estructural donde la morfología alar y el desempeño de vuelo de cada especie se ponen a prueba ([Kalko y Handley 2001](#); [Kalko et al. 2008](#); [Carvalho et al. 2013](#)). Sin embargo, este tipo de estudios aún son escasos para las especies neotropicales, y todavía más en especies neotropicales cavernícolas. Probablemente esto se deba a la dificultad para observar a estos individuos durante el vuelo en estas aerósferas estructuralmente complejas ([Carvalho et al. 2013](#); [Marinello y Bernard 2014](#)). Una solución es emplear la ecomorfología, una herramienta de análisis con la que se puede inferir el desempeño de vuelo de las especies sin tener que observar a los individuos durante el vuelo ([Norberg y Rayner 1987](#); [Norberg et al. 1993](#); [Norberg 2002](#)).

La ecomorfología investiga la relación causal que existe entre los diferentes diseños estructurales de los individuos con el comportamiento y desempeño que tienen estos para explotar su hábitat ([Norton 1995](#)). Esta ciencia estipula que de manera multifactorial la forma y tamaño de las estructuras anatómicas determinan el desempeño funcional del organismo ([Swartz 1991](#)). Sin embargo, también toma en cuenta que las interacciones ecológicas del individuo localmente pueden alterar su desempeño funcional, dependiendo de las características del hábitat, recursos disponibles y condiciones. El análisis ecomorfológico puede considerar estructuras particulares de un organismo, así como, una caracterización completa o exhaustiva de todo un sistema estructural anatómico que expliquen las funciones ecológicas del individuo ([Swartz et al. 2003](#)). Por lo tanto, en el caso de los murciélagos, analizar el tamaño y la forma de las alas permite describir la capacidad de vuelo (agilidad y maniobrabilidad) de cada especie ([Norberg y Rayner 1987](#); [Norberg et al. 1993](#); [Mancina et al. 2012](#)). La agilidad consiste en la velocidad a la que puede iniciarse un giro o cambio de dirección, mientras que la maniobrabilidad se define como el espacio en el que se puede dar un giro a una velocidad específica ([Norberg y Rayner 1987](#)). Para medir la agilidad y maniobrabilidad es necesario tomar en cuenta la teoría de giro en vuelo ([Norberg y](#)

[Norberg 1971](#)) que menciona, que un individuo debe de mantener en equilibrio tres fuerzas para realizar un giro, la fuerza de inercia provocada por el peso del animal en movimiento, el empuje del individuo provocado por la velocidad en la que realiza el giro y la fuerza lateral que contrarresta las dos fuerzas anteriores mediante el batido de las alas. El tamaño y la forma alar del murciélago delimita la cantidad de fuerza lateral que puede desarrollar, características como baja carga alar provocan que el murciélago genere la mayor fuerza lateral permitiendo estabilizar el giro. Por otra parte, se considera que un individuo ágil y maniobrable presenta, área alar grande, envergadura pequeña y relación de aspecto bajo, que le permiten al individuo contrarrestar la fuerza lateral de giro, girar en espacios pequeños y mayor resistencia al viento en la punta del ala, respectivamente ([Norberg y Rayner 1987](#)). Por lo tanto, es posible medir la agilidad y maniobrabilidad de los murciélagos comparando los valores de carga alar, relación de aspecto e índice de punta entre individuos.

La maniobrabilidad y agilidad están íntimamente relacionadas con la actividad de forraje de dos formas: el desempeño de vuelo delimita la aerósfera en la que un murciélago puede volar para obtener su alimento y condiciona su éxito al conseguir el alimento ([Kalko y Handley 2001](#); [Kalko et al. 2008](#); [Mancina et al. 2012](#)). Por lo tanto, al describir la agilidad y la maniobrabilidad y correlacionarlas con la dieta de cada especie, se pueden inferir de forma teórica las aerósferas que utilizan ([Swartz et al. 2003](#); [Kalko et al. 2008](#); [Mancina et al. 2012](#)). Las aerósferas de forraje que describen [Kalko et al. \(1996\)](#) se describen a través de la complejidad estructural aérea mediante la observación y captura de especies. Ellos mencionan que los espacios aéreos que utilizan los murciélagos para forrajear tienen dos características principales: espacios aéreos despejados y espacios aéreos desordenados, estos últimos hacen referencia al sotobosque y el borde de la vegetación.

Describir ensambles de especies por características de vuelo, zona de forraje y tipo de dieta nos permite definir cómo se establecen las comunidades a escala local, al entender los mecanismos de segregación espacial y trófica entre especies que pertenecen a diferentes gremios alimenticios ([Marinello y Bernard](#)

[2014](#)), y entre especies que pertenecen al mismo gremio alimenticio; por ejemplo, entre las especies de las familias Mormoopidae y Natalidae.

El objetivo de este trabajo es definir y proponer los ensambles de especies que integran una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales con base en el desempeño de vuelo, la zona de forraje y el gremio alimenticio. Como hipótesis esperamos que existan diferentes ensambles dentro de la comunidad de murciélagos cavernícolas que se diferencien por sus desempeños de vuelo y dieta. Especies que dependen de vuelo activo para conseguir alimento como las especies artropódvoras, tendrán mayor desempeño de agilidad y maniobrabilidad durante el vuelo y explotarán aerósferas complejas. En contraparte, especies que no dependen del vuelo activo para conseguir alimento como las especies hematófagas o nectarívoras, tendrán desempeños de vuelo menos ágiles y maniobrables y explotarán aerósferas despejadas. Por último, esperaríamos que especies que comparten gremio alimenticio como los artropódvoros, tengan diferentes desempeños de vuelo debido a las preferencias en dieta y por lo tanto exploten distintas zonas de forraje.

## Materiales y Métodos

**Área de estudio.** Se estudió la comunidad de murciélagos de la cueva “El Vado de la Chachalaca” (19° 21’ 12.09” N; -96° 39’ 30.27” W, 449 msnm), localizada cerca de la población Villa de Emiliano Zapata, en el municipio de Emiliano Zapata, Veracruz, México (Figura 1). El tipo de vegetación original de la zona es el bosque tropical caducifolio ([Rzedowski 2006](#)); sin embargo, actualmente es un mosaico de vegetación compuesto por fragmentos de bosque secundario, relictos de bosque tropical caducifolio y áreas de actividad ganadera y agrícola. La vegetación circundante a la cueva corresponde principalmente a relictos de bosque tropical caducifolio (Figura 1). La temperatura y la precipitación anual promedio en la zona es de 25.2 °C y 2,779 mm, respectivamente. Las lluvias se registran de junio a septiembre con un período prolongado de secas en los meses restantes.

*Captura de murciélagos y nota nomenclatural.* Se realizaron colectas de una noche por mes durante un período de un año, desde el mes de marzo del 2016 a marzo del 2017. Para la captura de murciélagos se

utilizaron trampas de arpa colocadas en la entrada de la cueva. Se estableció un tiempo de captura de tres horas a partir del ocaso. Durante la colecta, se contaron e identificaron todos los murciélagos capturados. La identificación se realizó mediante la clave de [Medellín et al. \(2008\)](#) para el uso de *P. mesoamericanus* seguimos a [Pavan y Marroig \(2016, 2017\)](#).

*Gremios alimenticios.* La descripción de la dieta de *Mormoops megalophylla* y *Pteronotus mesoamericanus* se realizó por análisis de contenidos estomacales. Se sacrificaron 15 hembras y 15 machos adultos de cada especie. A estos individuos se les extrajo el contenido estomacal e intestinal, los cuales fueron transportados al laboratorio inmersos en una capa de hielo. En el laboratorio se analizaron los contenidos estomacales de *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* por separado. Los insectos presentes en el contenido estomacal se identificaron hasta el nivel de orden mediante los métodos de [Whitaker et al. \(1996, 2003\)](#).

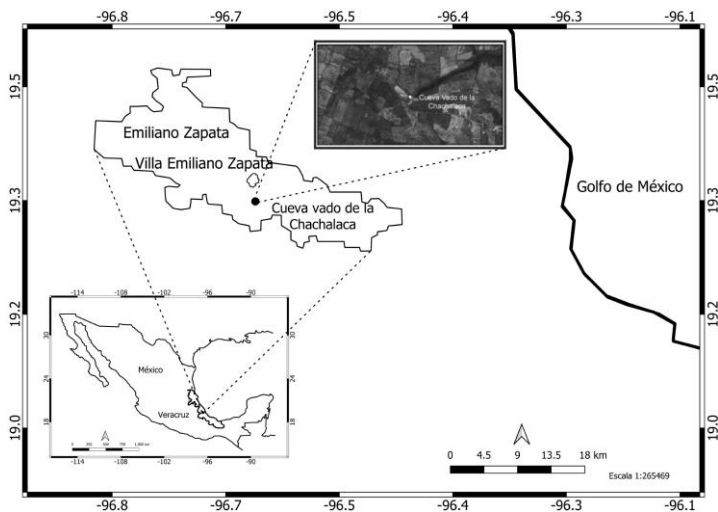
Para definir la dieta de *Natalus mexicanus* se emplearon las identificaciones de insectos del contenido estomacal de 30 individuos adultos colectados por el grupo de investigación de marzo del 2003 a marzo del 2005. Los contenidos estomacales fueron extraídos y analizados en el laboratorio mediante el método antes descrito. Los individuos y contenidos estomacales pertenecen a una población de *N. mexicanus* localizada en el Estado de Colima, México ([Torres-Flores y López Wilchis 2018](#)).

*Diphylla ecaudata* y *Desmodus rotundus* se categorizaron en cuanto a su dieta como murciélagos hematófagos de aves y mamíferos, respectivamente, con base en información publicada por [Ruschi \(1951\)](#), [Goodwin y Greenhall \(1961\)](#), [Estefano et al. \(2015\)](#) e [Ito et al. \(2016\)](#). A *Glossophaga soricina* se le definió como una especie con dieta nectarívora según los datos de [Sánchez y Álvarez \(2000\)](#).

Para determinar los grupos de especies con mayor similitud entre sus dietas de acuerdo con la descripción de la dieta obtenida para cada especie, se realizó un análisis de similitud Bray-Curtis con el programa Past 3 ([Hammer y Harper 2006](#)). *Morfometría alar.* Para calcular el área alar del antebrazo y la punta alar, así como el área total del ala

([Gager et al. 2016](#)), se realizó lo siguiente. Los individuos fueron inmovilizados de forma mecánica sobre una hoja de papel milimétrico donde se dibujó el contorno del ala. Posteriormente, se recortó cada porción alar en la hoja de papel y se calculó el área con base en el método para determinar áreas de polígonos irregulares de [Jonckhere et al. \(2004\)](#). Cada porción de papel milimétrico se pesó con una báscula electrónica digital (SCALE modelo 100g/0.01g); además, se pesó un área definida de 10 cm<sup>2</sup> de la misma hoja de papel milimétrico. Por último, los valores de peso obtenidos en la báscula se usaron en la siguiente ecuación para calcular cada área  $AP = Pa \times Am/Pam$ . Donde: *AP* es el área de la porción, *Pa* es el peso del área alar recortada, *Am* es el área conocida (10 cm<sup>2</sup>) y *Pam* es el peso del área conocida.

De igual manera, se midió la longitud del quinto dedo del ala derecha con un vernier, se pesó al individuo con una báscula electrónica (SCALE modelo 100g/0.01g) y con un escalímetro se midió la envergadura alar. Con los datos antes mencionados y las áreas de cada porción alar, se calculó la relación de aspecto, carga alar e índice de punta,



siguiendo las ecuaciones propuestas por [Moreno et al. \(2006\)](#) y [Gager et al. \(2016\)](#).

Con los datos obtenidos se realizaron comparaciones estadísticas con pruebas de hipótesis de *t* de Student

Especie	Envergadura (S/m)	Área alar total (S/m <sup>2</sup> )	Relación de aspecto (A)	Carga alar (Mg/S/Nm <sup>-2</sup> )	índice de punta (I)	N
<i>Dyphylla ecaudata</i>	0.373 ± 0.003	0.0010 ± 0.00004	5.927 ± 0.250	17.189 ± 0.511	0.7011 ± 0.031	9
<i>Desmodus rotundus</i>	0.365 ± 0.006	0.0011 ± 0.00006	6.210 ± 0.146	19.380 ± 1.001	0.784 ± 0.129	5
<i>Glossophaga soricina</i>	0.248 ± 0.005	0.0005 ± 0.00002	6.530 ± 0.224	11.968 ± 0.951	0.756 ± 0.275	5
<i>Mormoops megalophylla</i>	0.325 ± 0.003	0.0010 ± 0.00002	5.677 ± 0.209	7.438 ± 0.256	0.453 ± 0.035	30
<i>Natalus mexicanus</i>	0.263 ± 0.002	0.0006 ± 0.00002	5.998 ± 0.216	4.330 ± 0.185	0.203 ± 0.014	30
<i>Pteronotus mesoamericanus</i>	0.351 ± 0.002	0.0011 ± 0.00003	5.784 ± 0.193	7.146 ± 0.251	0.164 ± 0.008	30

con las variables de relación de aspecto y carga alar entre la comunidad aquí analizada y dos comunidades más, la primera de ellas compuesta de especies estrictamente cavernícolas ([Torres-Flores y López-Wilchis 2018](#)) y las segunda con especies principalmente insectívoras, pero no estrictamente cavernícolas ([Furey y Racey 2016](#)). Con estas comparaciones pretendemos identificar si es posible caracterizar la comunidad de murciélagos cavernícolas con respecto a sus características alares. Por otra parte, al considerar la hipótesis de que las especies son más ágiles y tienen mejor maniobrabilidad cuando presentan valores bajos en relación de aspecto y carga alar ([Norberg y Rayner 1987](#)), se decidió hacer una escala para cuantificar y clasificar los valores como bajos, medios y altos en función de estas variables. El intervalo estadístico de carga alar y la relación de aspecto de todas las especies encontradas en este estudio se dividieron en tres categorías. Con respecto a la carga alar, se consideró un valor alto cuando era

mayor o igual al percentil 75 de la distribución,  $x \geq 8.931$  (Mg/S/Nm<sup>-2</sup>); un valor medio corresponde a la media estadística,  $5.265 < x < 8.931$  (Mg/S/Nm<sup>-2</sup>); y un valor bajo corresponde a valores iguales o menores al percentil 25,  $x \leq 5.265$  (Mg/S/Nm<sup>-2</sup>). Para la relación de aspecto se siguió la misma metodología, los valores, de alto a bajo, fueron los siguientes:  $A \geq 6.496$ ,  $5.189 < A < 6.496$  y  $A \leq 5.189$ . Con base en este mismo criterio, se asignaron los valores altos, medios y bajos de relación de aspecto y carga alar entre los grupos de especies resultantes en el análisis de similitud por tipo de dieta y de forma inversamente proporcional, asignamos las categorías de agilidad y maniobrabilidad (baja, media y alta) para cada grupo.

*Ensamblés.* Se realizó una ordenación multivariada mediante el método de análisis de correspondencia canónico (CCA, *canonical correspondence analysis*) con

el programa Past 3 ([Hammer y Harper 2006](#)). Las variables categóricas fueron el tipo de dieta y las características alares de envergadura, índice de punta, carga alar y relación de aspecto. Con respecto a los datos de dieta se realizó lo siguiente. Para las especies *M. megalophylla*, *N. mexicanus* y *P. mesoamericanus* se usaron datos cuantitativos que representan partes de insectos en el contenido estoma-

**Tabla 1.** Características alares por especies, valores promedio y error estándar. Sin embargo, los datos cualitativos de dieta obtenidos por bibliografía para las especies *D. rotundus*, *D. ecaudata* y *G. soricina* fueron transformados a datos cuantitativos de la siguiente manera. A cada individuo se le asignó un valor aleatorio entre 1 y 10 dentro de su gremio alimenticio, sangre de mamíferos para *D. rotundus*, sangre de aves para *D. ecaudata* y néctar para *G. soricina*. El valor obtenido por individuo fuera de su gremio alimenticio fue igual a 0.1. Por último, para normalizar los datos de partes de insectos y los valores atribuidos a los gremios hematófagos y nectarívoros,

se transformaron los datos a escala logarítmica natural y se sumaron tres unidades para evitar números negativos, estos datos son los que se usaron para el análisis CCA. Los grupos resultantes del CCA son los ensamblajes que se proponen en esta investigación. Estos ensamblajes fueron nombrados de la siguiente forma: 1) nombre de la comunidad a la que pertenecen “murciélagos neotropicales cavernícolas”, 2) nombre del gremio alimenticio al que pertenecen (*i. e.*, “artropodívoros”) y 3) aerósfera en la que desarrollan la actividad de forraje, (*i. e.*, “sotobosque”).

Para el sacrificio de los murciélagos se emplearon las recomendaciones de [Sikes et al. \(2016\)](#) y se tomaron en cuenta los lineamientos éticos de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa ([Anónimo 2010](#)). Los permisos federales que avalan esta colecta son SGPA/DGVS Nos. 09131/14, 05853/13 y CC 08450/92.

## Resultados

Se analizaron un total de 109 individuos que representan seis especies residentes permanentes en la cueva: *Diphylla ecaudata* ( $n = 9$ ), *Desmodus rotundus* ( $n = 5$ ), *Glossophaga soricina* ( $n = 5$ ), *Mormoops megalophylla* ( $n = 30$ ), *Natalus mexicanus* ( $n = 30$ ) y *Pteronotus mesoamericanus* ( $n = 30$ ). La proporción de gremios en la comunidad analizada es de 82.6 % de especies artropodívoras, 12.8 % de especies hematófagas y 4.6 % de especies nectarívoras. Las características alares para cada especie se observan en la Tabla 1. Con respecto al tipo de dieta de los murciélagos presentes en la comunidad, detectamos cuatro grupos bien definidos (Figura 2) por el método de Bray Curtis ([Bray y Curtis 1957](#)), los cuales fueron discriminados principalmente por gremio alimenticio, como era de esperarse, diferenciando a los hematófagos (*D. rotundus* y *D. ecaudata*), nectarívoros (*G. soricina*) y artropodívoros (*N. mexicanus*, *M. megalophylla* y *P.*

*mesoamericanus*). Sin embargo, en el gremio artropodívoro encontramos dos grupos definidos. El primer grupo lo componen únicamente individuos de *N. mexicanus* (Figura 2), el cual se denominó “Murciélagos con dieta de artrópodos no voladores”, ya que su principal fuente de alimento son opiliones, aunque también consumen insectos voladores como lepidópteros (Tabla 2). El segundo grupo, compuesto por *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*, se denominó “Murciélagos con dieta de artrópodos voladores”, ya que la principal fuente de alimento son lepidópteros, dípteros, tricópteros y hemípteros (Tabla 2). Los resultados de los contenidos estomacales analizados y la clasificación de alimento por especie se observa en la Tabla 2.

Sobre la caracterización morfométrica alar de la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales encontramos que, al comparar las características de relación de aspecto y carga alar promedios de la comunidad analizada en este estudio respecto a una comunidad de murciélagos cavernícolas ubicada en el estado de Colima al oeste de México ([Torres-Flores y López Wilchis 2018](#)), no se encontraron diferencias significativas en los promedios de relación de aspecto ( $\bar{X} = 5.88 A$ ;  $t_{11} = -2.002$ ;  $p = 0.071$ ), y carga alar ( $\bar{X} = 8.06 \text{ Mg/S/Nm}^{-2}$ ;  $t_{11} = -1.990$ ;  $p = 0.072$ ). Cabe destacar que ambas comunidades son de murciélagos cavernícolas neotropicales; sin embargo, la composición de especies es diferente. [Torres-Flores y López Wilchis \(2018\)](#) reportan la presencia de *P. davyi*, *P. personatus* y *Macrotus waterhousii*, así como, la ausencia de *D. rotundus* y *D. ecaudata*. Por otra parte, observamos que no existen diferencias significativas para ambas variables relación de aspecto ( $t_7 = -2.21$ ;  $p = 0.077$ ) y carga alar ( $t_7 = -0.766$ ;  $p = 0.477$ ) al comparar nuestros datos con una comunidad dominada por organismos artropodívoros no estrictamente cavernícolas

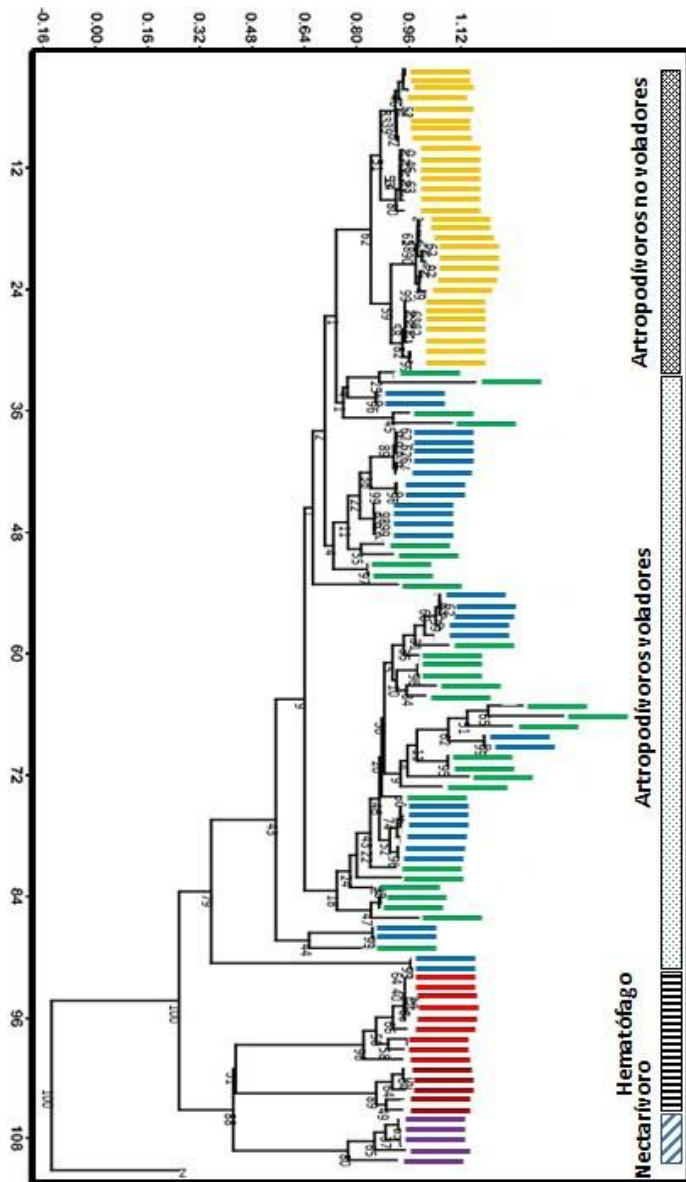


Figura 2. Agrupamiento de individuos por tipo de alimento mediante el método de Bray-Curtis. Código de colores: Amarillo *N. mexicanus*, verde *M. megalophylla*, azul *P. mesoamericanus*, rojo claro *D. ecaudata*, rojo intenso *D. rotundus* y Morado *G. soricina*.

(Furey y Racey 2016). Con base en estas observaciones, podría decirse que las especies que integran la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales tienen alas con forma y tamaño similar, probablemente dominadas por características alares de individuos artropodívoros. Las alas de las especies presentes en la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales presentan valores promedio de relación de aspecto y carga alar de  $5.99 \pm 0.21 A$  y  $7.28 \pm 0.90 \text{ Mg/S/Nm}^{-2}$ , respectivamente.

Respecto al desempeño de vuelo de los cuatro grupos resultantes por selección de alimento en la comunidad

se encontró lo siguiente. El primer grupo lo conforman individuos de las especies *D. rotundus* y *D. ecaudata*. Estas especies tienen el desempeño más bajo de agilidad y maniobrabilidad, ya que los promedios en relación de aspecto y carga alar de estas especies son los más altos entre todas las especies analizadas (Tabla 3). El segundo grupo está compuesto por individuos de *N. mexicanus*, que representan la especie con el mejor desempeño en maniobrabilidad y agilidad, al tener los valores más bajos en promedio de relación de aspecto y carga alar (Tabla 3). El tercer grupo lo componen individuos de las especies *P. mesoamericanus* y *M. megalophylla*, el promedio obtenido para los valores de relación de aspecto y carga alar (Tabla 3) representan un desempeño de agilidad y maniobrabilidad media de vuelo en comparación con los otros grupos. El último grupo lo conforman individuos de *G. soricina*, estos individuos comparten valores altos de carga alar con el grupo uno ( $11.968 \text{ Mg/S/Nm}^{-2}$ ) y valores medios de relación de aspecto con el grupo tres ( $6.530 A$ ), debido a esto los categorizamos como murciélagos con agilidad y maniobrabilidad media-baja (Tabla 3).

Con el CCA se forman cuatro grupos definidos (Figura 3). Los primeros dos ejes del análisis explican el 99.89 % de la variación total. El eje 1 está definido por diferentes variables, dentro de tipo de alimento lo definen, aranae, hemiptera e hymenoptera y dentro de variables morfométricas los definen, carga alar,

## Discusión

*Composición de especies.* Se han registrado aproximadamente 20 especies de murciélagos neotropicales en el área de estudio pertenecientes a familias Phyllostomidae, Natalidae y Mormoopidae ([Moreno et al. 2006](#)). Seis de estas especies son

**Tabla 2.** Dieta por especie. Para especies insectívoras, los números representan la cantidad de partes de insectos encontradas. Los círculos indican el orden de mayor a menor cantidad de partes de insectos encontradas; los cuatro círculos son el orden más consumido. NP = no presente y P = presente.

	<i>Dyphylla ecaudata</i>	<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Glossophaga soricina</i>	<i>Mormoops megalophylla</i>	<i>Natalus mexicanus</i>	<i>Pteronotus mesoamericanus</i>
Lepidoptera	NP	NP	NP	1515 <sup>○ ○ ○ ○</sup>	940 <sup>○ ○ ○</sup>	869 <sup>○ ○ ○ ○</sup>
Coleoptera	NP	NP	NP	369 <sup>○ ○ ○</sup>	580	281 <sup>○ ○ ○</sup>
Trichoptera	NP	NP	NP	142 <sup>○</sup>	NP	187 <sup>○ ○</sup>
Diptera	NP	NP	NP	151 <sup>○ ○</sup>	630 <sup>○ ○</sup>	111
Hemiptera	NP	NP	NP	103	NP	127 <sup>○</sup>
Ephemeroptera	NP	NP	NP	26	NP	118
Hymenoptera	NP	NP	NP	6	30 <sup>○</sup>	12
Aranae	NP	NP	NP	NP	970 <sup>○ ○ ○ ○</sup>	NP
Sangre mamíferos	NP	P	NP	NP	NP	NP
Sangre aves	P	NP	NP	NP	NP	NP
Néctar	NP	NP	P	NP	NP	NP

relación de aspecto e índice de punta. El eje 2 está definido por las variables de dieta, hemiptera, aranae y ephemeroptera y por la variable morfométrica envergadura. Existe concordancia entre el tipo de dieta de los individuos con respecto a las características alares. Los individuos hematófagos (*D. rotundus* y *D. ecaudata*) están asociados principalmente con una alta carga alar (Figura 3). Por el contrario, los individuos artropodívoros con predilección por artrópodos no voladores (*N. mexicanus*) son mayormente asociados con una baja carga alar (Figura 3). Los murciélagos que tienen mayor área total alar (*M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*) se asocian con dietas artropodívoras con predilección por el consumo de lepidópteros, dípteros, tricópteros y hemípteros (Figura 3). Por último, los individuos con alta carga alar y media relación de aspecto se asocian con individuos nectarívoros (*G. soricina*; Figura 3). También se observan los cuatro grupos que representan los ensambles que se proponen en este trabajo, los cuales componen a la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales (Figura 3).

residentes permanentes en la cueva que se estudió. La diferencia entre el número de especies encontradas en la cueva respecto al total de especies registradas en el área se debe a que no todos los murciélagos del área son estrictamente cavernícolas. De las especies cavernícolas reportadas para esta zona por [Moreno et al. \(2006\)](#) no se registraron en la cueva a *P. personatus* y *P. davyi*. Una posible explicación es que hay más cavernas en la zona que albergan murciélagos donde se pueden refugiar estas especies. Por lo tanto, las seis especies que registramos representan una fracción de la comunidad de murciélagos cavernícolas presentes en el área de estudio.

La proporción de gremios alimenticios encontrada en este estudio difiere con lo reportado por [García et al. \(2015\)](#) para una comunidad de murciélagos neotropicales cavernícolas en Venezuela. Ellos reportan 16.6 % de artropodívoros, 16.6 % de hematófagos y 66.0 % de frugívoros. Por otra parte, en una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales que se localiza en el estado de Colima, México, se reportó una proporción de gremios de 71.0 % de artropodívoros, 14.2 % nectarívoros y 14.2 %

frugívoros ([Torres-Flores y López-Wilchis 2018](#)), que también difiere a lo encontrado en este estudio. Sin embargo, es importante destacar que el gremio artropodívoro es el predominante en la comunidad de murciélagos cavernícolas, y es representado principalmente por las especies de las familias Mormoopidae y Natalidae a lo largo de la región neotropical en México y en algunas zonas de Centroamérica ([García et al.](#)

[2015](#); [Torres-Flores y López-Wilchis 2018](#); [Rodríguez-Durán 2020](#)).

*Características de vuelo de las especies neotropicales cavernícolas.* Según los datos reportados por [Norberg y Rayner \(1987\)](#), el intervalo de dispersión estadístico de relación de aspecto y de carga alar en murciélagos abarca de 5.4 A a 11.1 A y de 4.1 Mg/S/Nm<sup>-2</sup> a 35.7 Mg/S/Nm<sup>-2</sup>, respectivamente. Al comparar los promedios de relación de aspecto y carga alar obtenidos en la comunidad de murciélagos cavernícolas aquí analizada (Tabla 1) contra el intervalo de dispersión obtenido por [Norberg y Rayner \(1987\)](#), se observa que la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales se ubica por debajo de la media en cada una de las variables. Se sabe que los valores bajos de relación de aspecto y carga alar generan mayor agilidad y maniobrabilidad en el vuelo y que se relacionan con vuelos en zonas estructuralmente complejas ([Norberg y Rayner 1987](#); [Norberg 2002](#); [Mancina et al. 2012](#); [Marinello y Bernard 2014](#)). Por lo tanto, podemos decir que, las características alares que encontramos en las especies que componen la comunidad de murciélagos neotropicales cavernícolas en general son alas redondeadas y con baja carga alar, que favorecen un forraje activo durante el vuelo y su desarrollo en aerósferas estructuralmente complejas ([Norberg y Norberg 2012](#)), posiblemente estas características podrían estar determinadas en su mayoría por las características alares de las especies insectívoras, que como ya habíamos mencionado son el gremio predominante.

*Definición de ensambles por características de vuelo, dieta y zona de forraje.* En las características alares del cuarto grupo integrado por individuos de la especie *G. soricina* (Figura 3), se observa que tienen carga alar alta, lo que indica que necesitan bastante fuerza de sustentación para mantener el vuelo. Esto condiciona el vuelo a velocidades bajas, ya que, al disminuir la velocidad, se pierde fuerza de sustentación ([Mancina et al. 2012](#)). Por otra parte,

presentan alta relación de aspecto, lo que indica que no pueden hacer cambios de dirección dentro de espacios reducidos ([Findley et al. 1972](#)), pues al intentarlo tendrían que disminuir la velocidad y, por lo tanto, perder la sustentación de vuelo. Además, debido a los valores de relación de aspecto e índice de punta que presentan, pueden volar con rapidez con poco desgaste energético, gracias a que tienen un menor arrastre del viento ([Hedenström y Johansson 2015](#)).

Con base en las características alares antes mencionadas, se considera que este grupo de individuos tiene agilidad y maniobrabilidad media-baja en comparación con los otros grupos (Tabla 3; Figura 3). Teóricamente, los individuos de *G. soricina* debería evitar vuelos en aerósferas estructuralmente complejas que requieran giros o maniobras frecuentes y repentinas, por ejemplo, al interior del sotobosque. Sin embargo, esta especie se ha encontrado de forma natural en aerósferas estructuralmente complejas. [Kalko et al. \(2008\)](#) clasifican a *G. soricina* como un murciélago que vuela principalmente en espacios estrechos haciendo referencia a la aerósfera dentro del sotobosque. Por otra parte, [Carvalho et al. \(2013\)](#) lo describen como un murciélago que vuela principalmente alrededor del dosel. Tomando en cuenta el desempeño de vuelo que presenta esta especie, se podría decir que los espacios aéreos despejados le son más favorables, aunque tienen la facultad de desarrollar su vuelo en el interior del sotobosque, así como alrededor del dosel.

Con respecto a la dieta de *G. soricina*, [Sánchez y Álvarez \(2000\)](#) mencionan que cerca del 80 % de su dieta se compone del néctar producido por *Mastichodendron* sp., *Cordia alliodora*, *Ceiba pentandra*, *Crescentia alata*, *Pseudobombax ellipticum*, *Ipomoea* sp., *Mucuna* sp., *Combretum farino-*



Tabla 3. Promedio y error estándar de las características alares por grupo.

Grupo	Especie	Envergadura	Área alar total	Relación de aspecto	Carga alar	Índice de punta	Agilidad y maniobrabilidad
1	<i>D. rotundus</i> y <i>D. ecaudata</i>	0.370 ± 0.003	0.001 ± 0.00004	6.027 ± 0.169	17.971 ± 0.546	0.730±0.048	Baja
2	<i>N. mexicanus</i>	0.263 ± 0.001	0.001 ± 0.00002	5.736 ± 0.216	4.378 ± 0.185	0.392±0.030	Alta
3	<i>M. megalophylla</i> y <i>P. mesoamericanus</i>	0.340 ± 0.003	0.001 ± 0.00001	5.628 ± 0.141	6.989 ± 0.179	0.546±0.054	Media
4	<i>G. soricina</i>	0.248 ± 0.005	0.001 ± 0.00002	6.530 ± 0.224	11.968 ± 0.951	0.756 ± 0.275	Media-Baja

sum, *Agave* sp. y *Stenocereus* sp., plantas que forman parte de dos estratos arbóreos: el sotobosque y el dosel. Por lo anterior, se puede deducir que el desempeño de vuelo de esta especie se favorece en aerósferas estructuralmente no complejas, aunque

aeríferas de sotobosque y dosel, concordando con su

desempeño de vuelo y características alares.

Tomando en consideración las características de vuelo, zona de forraje y dieta de este grupo, representado por *G. soricina*, se propone el ensamble denominado

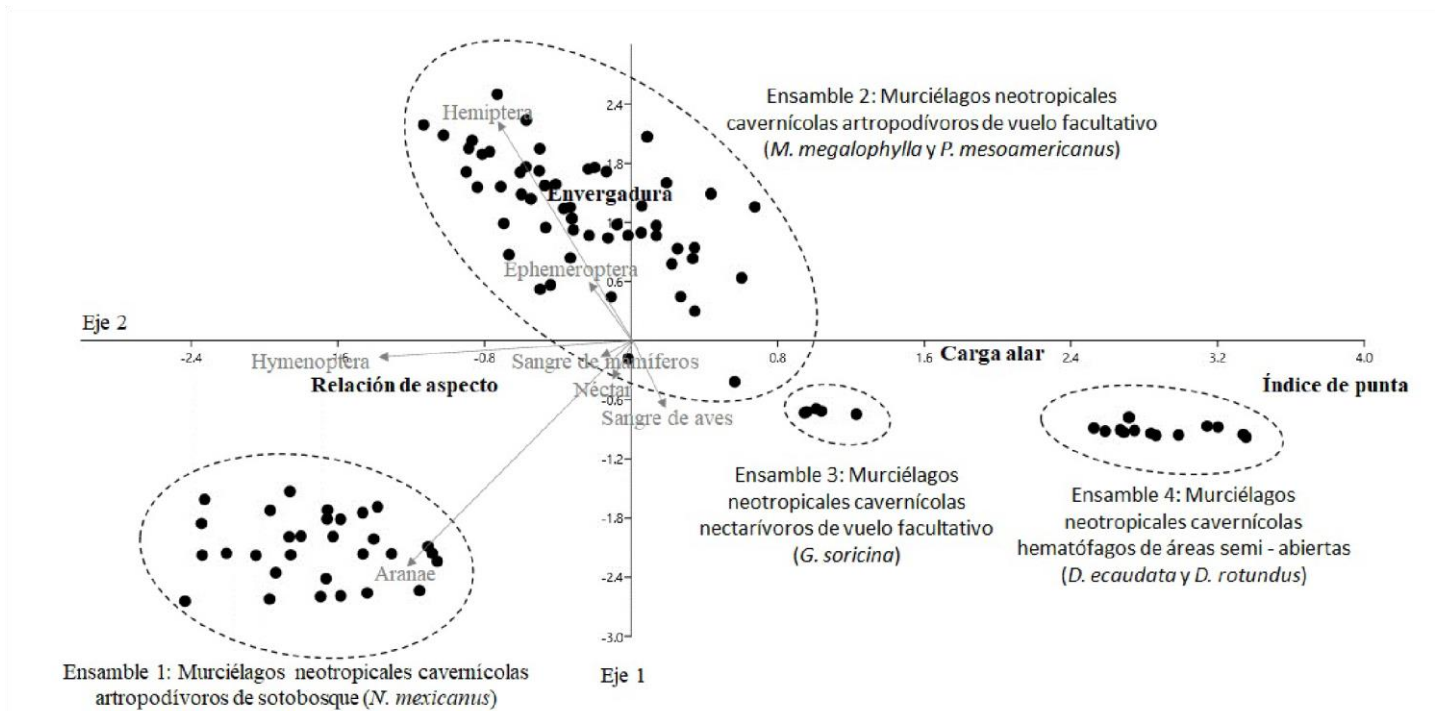


Figura 3. Análisis canónico de correspondencia entre las características alares y los contenidos estomacales de las especies de murciélagos analizadas.

acostumbra volar entre estos dos estratos arbóreos, uno de ellos complejo, para conseguir su alimento (Norberg et al. 1993; Marinello y Bernard 2014). Por último, se ha reportado que *G. soricina* puede introducir en su dieta algunos insectos como lepidópteros, dípteros y coleópteros cuando escasea la producción de néctar, efecto que sucede principalmente en ecosistemas estacionales (Howell 1974; Clare et al. 2011). Esta conducta alterna entre nectarívoro y artropodívoro en la dieta de *G. soricina* puede explicar que ocupe de forma alterna las

“Murciélagos neotropicales cavernícolas nectarívoros de vuelo facultativo” (Figura 3). Algunas especies que podrían agregarse a este ensamble, y que no encontramos en la comunidad que se analizó, son aquellas que pertenecen a la subfamilia Glossophaginae y el género *Leptonycteris*.

El grupo uno integra las características alares y de desempeño de vuelo de los individuos de *Desmodus rotundus* y *Diphylla ecaudata*. Este grupo tiene el valor más alto de carga alar y el segundo valor más

alto en relación de aspecto de entre todos los demás grupos (Tabla 3; Figura 3), lo que indica que necesitan mucha fuerza de sustentación para sostener el vuelo y, además, no pueden girar a alta velocidad ni en espacios reducidos. Sin embargo, estas especies son las que tienen menos arrastre del viento, lo que les permite volar distancias más grandes en áreas despejadas ([Hedenströ y Johansson 2015](#)). Tomando en cuenta estas características, son las especies menos ágiles y maniobrables en comparación con el resto de las especies de la comunidad. Estas especies teóricamente deberían de volar en aerósferas con poca complejidad estructural, espacios que están relacionados con la periferia del dosel y senderos despejados a través de la vegetación. Sin embargo, [Kalko et al. \(2008\)](#) y [Carvalho et al. \(2013\)](#) coinciden en que *D. rotundus* vuela dentro del sotobosque, lo que no es compatible con la inferencia teórica del desempeño de vuelo que nosotros describimos. Por otra parte, [Carvalho et al. \(2013\)](#) registraron que *D. ecaudata* vuela a la altura del dosel, lo que concuerda con lo que se describe en este estudio. A pesar de que las características alares de estos murciélagos, en teoría, favorecen el vuelo en aerósferas estructuralmente no complejas según los datos de este estudio, estas especies suelen volar dentro del espacio aéreo del sotobosque. Una posible explicación a esta contradicción es que estas especies vuelan en el espacio aéreo del sotobosque por resguardo o protección de depredadores ([Sánchez- Hernández et al. 2006](#)). Otro aspecto a considerar es que las capacidades de vuelo de ambas especies no están altamente relacionadas con la actividad de forraje, ya que consumen su alimento posados en su presa.

Con respecto a la dieta de estas especies, *D. ecaudata* tiene un tipo de alimentación especialista, consume principalmente sangre fresca proveniente de aves ([Uieda 1996](#); [Ito et al. 2016](#)). Cuando hay escasez de este alimento, se pueden alimentar ocasionalmente de sangre fresca de mamíferos como porcinos, ovinos, equinos e incluso de humanos ([Ruschi 1951](#); [Ito et al. 2016](#)). Por otra parte, *D. rotundus* no es especialista en su dieta y se puede alimentar de sangre de reptiles, mamíferos y aves ([Goodwin y Greenhall 1961](#); [Estefano et al. 2015](#)). Por lo tanto, en la actualidad, los recursos alimenticios de estas especies están

principalmente confinados a corrales o encierros ([Estefano et al. 2015](#)), y las conductas de vuelo están más relacionadas con el desplazamiento hacia estos encierros y no para el forraje activo durante el vuelo. Por lo anterior, se sugiere que las características alares que presentan son más favorables para desplazarse distancias grandes con poco desgaste energético ([Sánchez- Hernández et al. 2006](#)) en lugares semiabiertos, y así llegar a presas silvestres o a los encierros donde están las principales fuentes de alimento.

Tomando en consideración las características de vuelo, zona de forraje y dieta de este grupo, el cual es representado por las características de los individuos de *D. rotundus* y *D. ecaudata*, se propone el ensamble “Murciélagos neotropicales cavernícolas hematófagos de áreas semiabiertas” (Figura 3). Se optó por el término semiabierto porque a pesar de que este grupo de individuos es el más apto para volar en lugares abiertos con poca complejidad estructural, aún pertenecen a la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales que, como ya se habíamos mencionado, son especies que se desarrollan en sotobosque, dosel y subdosel. La única especie que podría incluirse en este ensamble es *D. youngi*.

El grupo tres que integra las características alares y desempeño de vuelo de los individuos de *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* presenta carga alar media y relación de aspecto alto en comparación con las demás especies de la comunidad (Tabla 3). La relación de aspecto alta no les permite hacer cambios de dirección dentro de espacios pequeños a velocidades altas. Sin embargo, sí pueden realizar giros en espacios reducidos, ya que los valores medios de carga alar les permiten disminuir la velocidad sin perder sustentación, de tal forma que logran hacer giros al reducir su velocidad ([Mancina et al. 2012](#)). Por otra parte, en comparación con los dos primeros grupos definidos en esta investigación, estos son individuos que no pueden recorrer grandes distancias, ya que tienen mayor arrastre con el viento, lo que generaría mayor desgaste energético ([Hedenströ y Johansson 2015](#)). Esta misma condición hace

que tengan menor velocidad de vuelo en comparación con los dos grupos antes descritos ([Hopkins et al. 2003](#)). Este grupo de individuos se clasificó con maniobrabilidad y agilidad media. En teoría, deberían evitar lugares que demanden alta agilidad y maniobrabilidad ([Marinello y Bernard 2014](#)). Sin embargo, pueden disminuir su velocidad y girar en espacios pequeños lo que les permite volar en aerósferas medianamente complejas. Según los datos de este trabajo, se podría inferir que las zonas de vuelo de estos individuos están relacionadas con bordes de vegetación, lugares semiabiertos e, inclusive, el interior del sotobosque. Esto concuerda con lo reportado por [Kalko et al. \(2008\)](#) y [Queiroz de Oliveira et al. \(2015\)](#) quienes registraron que *P. mesoamericanus* vuela alrededor e interior del sotobosque. También coincide con lo reportado para *M. megalophylla* que se encuentra principalmente volando por encima de arroyos y cuerpos de agua ubicados entre la vegetación ([Rezsutek y Cameron 1993](#)).

Con respecto a la dieta, los resultados indican que *P. mesoamericanus* consume principalmente lepidópteros, coleópteros y dípteros (Tabla 2). Esta composición de alimento se ha observado a lo largo de la distribución de *P. mesoamericanus* ([Emrich et al. 2014](#); [Salinas-Ramos et al. 2015](#)). Por otra parte, también se observó que *M. megalophylla* presenta una dieta muy similar a la de *P. mesoamericanus*, al alimentarse principalmente de lepidópteros, coleópteros y dípteros (Tabla 2). Esta composición concuerda con lo reportado por [Rezutek y Cameron \(1999\)](#) y [Boada et al. \(2003\)](#), con la diferencia de que ellos reportan el orden dermóptera, que no se identificó en este estudio. Sin embargo, se encontró que *M. megalophylla* también se puede alimentar de hemípteros, himenópteros y efemerópteros (Tabla 2).

Se observó que entre *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* existe una amplia sobreposición de nicho trófico. En la revisión bibliográfica no se encontró este patrón descrito para estas dos especies; sin embargo, se ha reportado sobreposición de nicho trófico entre *M. blainvillei* y *P. quadridens*, especies filogenéticamente emparentadas con *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*, respectivamente ([Rolfe y Kurta 2012](#); [Rolfe et al. 2014](#)), además de que la composición de alimento que ellos reportan es muy similar con lo encontrado en nuestros resultados. Se puede decir que entre *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* muy probablemente no exista diferenciación de nicho trófico. Los principales componentes de la dieta de *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* se encuentran en áreas de pastizales, sotobosque y áreas cercanas a cuerpos de agua ([MacSwiney et al. 2009](#)). Por lo tanto, el requerimiento alimenticio de ambas especies se ubica dentro y alrededor del sotobosque, donde su desempeño de vuelo es óptimo.

Tomando en consideración las características de vuelo, zona de forraje y dieta de este grupo, representado por las características de *P. mesoamericanus* y *M. megalophylla*, proponemos el ensamble denominado “Murciélagos neotropicales cavernícolas artropodívoros de vuelo facultativo”

Therya Vol. 12 (2): xxx-xxx

(Figura 3). Se optó por el término “facultativo” porque estas especies pueden volar entre aerósferas complejas, como el sotobosque, y aerósferas semidespejadas, como el dosel o los senderos. La facultad de volar entre el sotobosque y el dosel para conseguir el alimento podría permitir la sobreposición de su nicho trófico al disminuir la competencia entre ambas especies de forma espacial; mientras que una puede realizar su actividad de forraje en el dosel, la otra lo realiza en el sotobosque o viceversa. Este fenómeno ya se ha reportado para

otras especies de murciélagos del género *Myotis* ([Krüger et al. 2014](#)). Algunas especies que podrían pertenecer a este ensamblaje por sus requerimientos alimenticios y características alares son *P. davyi*, *P. gymnonotus*, *P. personatus*, *P. quadridens* y *M. blainvilli*.

El grupo dos, formado por las características alares y desempeño de vuelo de los individuos que representan a la especie *N. mexicanus*, tiene carga alar media y relación de aspecto bajo (Tabla 3). Esta especie necesita la menor fuerza de sustentación en comparación con las especies anteriores. La baja carga alar le permite reducir la velocidad sin perder sustentación durante el vuelo, y la relación de aspecto medio le permite hacer giros o variaciones de dirección en espacios pequeños sin tener que reducir la velocidad ([Mancina et al. 2012](#)). Estas características permiten considerar a *N. mexicanus* como un murciélago muy ágil y maniobrable en comparación con las demás especies de esta comunidad. Sin embargo, es la especie que genera el mayor arrastre de viento, lo que le impide volar distancias grandes, así como a velocidades altas ([Hedenström y Johansson 2015](#)). Las características alares de esta especie sugieren que puede volar en lugares donde se requieran cambios de dirección, giros y alteraciones de velocidad frecuentes, características relacionadas con aerósferas estructuralmente complejas; por ejemplo, al interior del sotobosque ([Kalko y Handley 2001](#); [Kalko et al. 2008](#)).

Con respecto a la dieta de *N. mexicanus*, según los datos, el 32 % de lo que consume son organismos del orden Araneae (Tabla 2). Es posible que también utilice lepidópteros como segunda fuente de alimento, que representa 30 % de la dieta, y dípteros, coleópteros e himenópteros, que en conjunto representan cerca del 38 % restante de su dieta (Tabla 3). Esto discrepa de lo encontrado por [Torres-Flores y López Wilchis \(2018\)](#), quienes reportan que el 70 % de la dieta de *N. mexicanus* se compone de organismos del género Araneae, y el 30 % restante son lepidópteros y dípteros. Sin embargo, es evidente que la principal fuente de alimento son los organismos del orden Opiliones.

El área de forraje de *N. mexicanus* está delimitada por la localización de su principal fuente de alimento: los opiliónidos, que se localizan generalmente entre rocas, hojas, ramas y suelo dentro del sotobosque ([Acosta et al. 2007](#)). Podría decirse que tanto las características alares del murciélago como la distribución de su principal alimento delimitan la zona de forraje de *N. mexicanus* al interior del sotobosque de forma exclusiva.

Tomando en consideración las características de vuelo, zona de forraje y dieta de este grupo, el cual es representado por las características de los individuos de *N. mexicanus*, se propone el ensamblaje denominado “Murciélagos neotropicales cavernícolas artrópódvoros de sotobosque” (Figura 3). Dentro del listado de características alares de [Norberg y Rayner \(1987\)](#) no existe otro murciélago neotropical con estas características; sin embargo, pueden integrar este ensamblaje otras especies de la familia Natalidae que se distribuyen en el centro y sur de América como *Natalus major*, *N. primus*, *N. stramineus*, *N. tumidirostris* y *N. brevimanus*.

Mediante la descripción de estos ensamblajes es posible decir que la coexistencia entre las especies de las familias Natalidae y Mormoopidae está mayormente relacionada con la diferenciación de la zona de forraje más que con la diferenciación de nicho trófico (Figura 3). Estas especies podrían disminuir la competencia al realizar las actividades de forraje en dos

aerósferas distintas. *N. mexicanus* comparte recursos alimenticios con *P. mesoamericanus* y *M. megalophylla*. Sin embargo, *N. mexicanus* realiza sus actividades de forraje principalmente en aerósferas complejas como el sotobosque, mientras que *P. mesoamericanus* y *M. megalophylla* pueden buscar su alimento tanto en el sotobosque como en zonas semidespejadas o a la altura del dosel. Diferenciar el área de forraje puede disminuir la competencia a escala local y permitir la coexistencia entre estas familias.

La comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales se puede caracterizar por tener valores de relación de aspecto y carga alar bajos, los cuales hacen que estas especies tengan capacidades para volar en aerósferas que demandan alta maniobrabilidad y agilidad de vuelo, en comparación con otras especies del orden Chiroptera. Estas características parecen estar relacionadas con murciélagos con hábitos artropodívoros más que con la composición de especies de la comunidad, esto puede ser debido a que el gremio predominante en la comunidad es el gremio artropodívoro.

Correlacionar las características alares, composición alimenticia y zona de forraje permite definir de forma óptima ensamblajes dentro de una comunidad de murciélagos. Además, con respecto a nuestra hipótesis, se encontró que especies que comparten un gremio alimenticio aún tienen diferencias en la composición de alimento, las cuales se manifiestan en las estructuras alares, generando diferentes desempeños de vuelo, y por lo tanto entre estas especies se pueden observar diferencias en las aerósferas de forraje. Dentro de la comunidad de murciélagos neotropicales cavernícolas se lograron definir cuatro ensamblajes que distinguen las aerósferas que emplean los murciélagos para la actividad de forraje en tres zonas diferentes dentro y alrededor del sotobosque. La primera corresponde al interior del sotobosque, la segunda se compone de murciélagos que pueden volar de forma facultativa entre el sotobosque y lugares semiabiertos y, por último, murciélagos que vuelan en lugares semiabiertos, ya sea alrededor del dosel o en senderos. Existen otras especies que pueden pertenecer a estos ensamblajes o existir ensamblajes que no se pudieron identificar debido a la cantidad de especies que se analizan en este trabajo. Sin embargo, se abre la puerta a nuevas investigaciones para identificar nuevos ensamblajes o identificar otras especies dentro de los ensamblajes aquí propuestos.

Por último, se logró reconocer la diferenciación que existe en las zonas de forraje entre las especies que representan a las familias Mormoopidae y Natalidae, que podría ser el mecanismo que utilizan estas especies para disminuir la competencia que produce la superposición de nicho trófico a escala local.

### **Agradecimientos**

Agradecemos a E. M. Salgado-Valladares, M. C. MejíaRosales, E. Salgado-Mejía y M. Salgado-Mejía por el permanente apoyo emocional, económico y en especie para el desarrollo de esta investigación. También a P. CasasCampos, J. Carlos Rodríguez-Landa y a sus respectivas familias, que nos dieron las facilidades y ayuda en el trabajo de campo. Agradecemos a A. C. Campos-Rentería y M. Flores-Romero, así como a todos los revisores por sus útiles comentarios y sugerencias. Este trabajo fue apoyado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a través de la beca otorgada a FSM y los apoyos de investigación CB-2009-01 / 128459 (RLW), CB-

2014-01 / 243138 (LMGC) y UAM-PTC449-PROMEP (LMGC). Este trabajo es parte de los estudios de doctorado del primer autor.

## Literatura citada

- Acosta, L. E., A. Pérez-González, y A. L. Tourinho.** 2007. Methods for taxonomic study. Pp. 494-505 *in* Harvestmen: the biology of Opiliones (Pinto-da-Rocha, R., G. Machado y G. Giribet, eds.). Harvard University Press. Cambridge, EE. UU.
- Aldridge, H. D. J. N., y I. L. Raubenheimer.** 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology* 56:763-778.
- American Society of Mammalogists.** 2020. Mammal Diversity Database. <https://www.mammaldiversity.org>. Consultado el 7 de agosto de 2020.
- Anónimo.** 2010. Lineamientos para la conducción ética de la investigación, docencia y difusión. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, Ciudad de México, México.
- Arlettaz, R.** 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology* 68:460-471.
- Ashrafi, S., A. Beck, M. Rutishauser, R. Arlettaz, y F. Bontadenakis.** 2011. Trophic niche partitioning of cryptic species of long-eared bats in Switzerland: implications of conservation. *European Journal of Wildlife Research* 57:843-849.
- Barclay, R. M. R., y R. M. Brigham.** 1991. Prey detection, dietary niche breadth, and body size in bats: why are aerial insectivorous bats so small? *American Naturalist* 137:693-703.
- www.mastozoologiamexicana.org
- Boada, C., S. Burneo, T. de Vries, y D. S. Tirira.** 2003. Notas ecológicas y reproductivas del murciélago rostro de fantasma *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en San Antonio de Pichincha, Pichincha, Ecuador. *Journal of Neotropical Mammalogy* 10:21-26.
- Bray, R. J., y J. T. Curtis.** 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- Burgin, C. J., J. P. Coellella, P. L. Kahn, y N. S. Upham.** 2018. How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy* 99:1-11.
- Carvalho, F., M. E. Fabián, y J. O. Meneghetti.** 2013. Vertical structure of an assemblage of bats (Mammalia: Chiroptera) in a fragment of Atlantic Forest in Southern Brazil. *Zoologia* 30:491-98.
- Clare, E. L., K. L. Burton, B. M. Fenton, y P. D. N. Hebert.** 2011. Neotropical bats: estimating species diversity with DNA barcodes. *Plos One* 6:1-14.
- Denzinger, A., y S. Hans-Ulrich.** 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology* 4:1-15.
- Emrich, M. A., L. Clare, W. O. C. Symondson, S. E. Koening, y M. B. Fenton.** 2014. Resource partitioning by insectivorous bats in Jamaica. *Molecular Ecology* 23:3648-3656.
- Estefano, P. D. B., R. L. Maristerra, y G. Rogério.** 2015. Prey preference of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*, Chiroptera) using molecular analysis. *Journal of Mammalogy* 96:54-63.
- Findley, J. S., E. H. Studier, y D. E. Wilson.** 1972. Morphologic properties of bat wings. *Journal of Mammalogy* 53:429-444.
- Furey, N. M., y P. A. Racey.** 2016. Can wing morphology inform conservation priorities for Southeast Asian cave bats? *Biotropica* 48:545-56.
- Gager, Y., E. Tarland, D. Lieckfeldt, M. Ménage, F. Botero-Castro, S. J. Rossiter, R. H. S. Kraus, A. Ludwig, y D. K. N. D'Echmann.** 2016. The value of molecular vs. morphometric and acoustic information for species identification using sympatric molossid bats. *Plos One*. 11:1-24.
- García, F. J., D. Araújo-Feyes, O. Vásquez-Parrá, H. Brito, y M. Machado.** 2015. Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) asociados a una cueva en el parque nacional Yurubi, sierra de Aroa, estado Yaracuy, Venezuela. *Caldasia* 37:381-391.

- GoodWin, G. G., y A. m. GrEEnhALL.** 1961. A review of the bats of Trinidad and Tobago: descriptions, rabies infection. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 122:187-302.
- hAmmEr, o., y d. A. t. hArPEr.** 2006. *Paleontological Data Analysis*. Blackwell Publishing. Oxford, UK. **hEdEnströ, A., y L. c. JohAnsson.** 2015. Bat flight: aerodynamics, kinematics and flight morphology. *The Journal of Experimental Biology* 218:653-663.
- hOpKins, h. L, c. SánchEz-hErnándEz, m. dE L. RomEro-ALmArAz, L. m. GILLEy, G. d. SchnELL, y m. L. kEnnEdy.** 2003. Flight Speeds of Four Species of Neotropical Bats. *The Southwestern Naturalist* 48:711-714. **hOwELL, d. J.** 1974. Acoustic behavior and feeding in Glossophagine bats. *Journal of Mammalogy* 55:293-308.
- hutchinson, G. E.** 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93:145-159.
- THERYA Vol. 12 (2): xxx-xxx
- ito, f., E. bErnArD, y r. A. torrEs.** 2016. What is for dinner? First report of human blood in the diet of the hairy-legged vampire bat *Diphylla ecaudata*. *Acta Chiropterologica* 18:509-515.
- JonckhErE, i., s. flEck, k. nAckAErTs, b. muys, y P. f. bArEt.** 2004. Review of methods for in situ leaf area index determination part 1. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 121:19-35.
- KALko, k. V. E., y c. o. hAndLEy Jr.** 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure and implications for conservation. *Plant Ecology* 153:319-333.
- KALko, k. V. E., c. o. hAndLEy Jr., y d. hAndLEy.** 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. Pp. 503-533 *in* Long-term studies in vertebrate communities (Cody, M. L. y J. A. Smallwood, eds.). Academic Press, San Diego, EE. UU.
- KALko, k. V. E., s. V. EstrAdA, m. Schmidt, m. WEGmAnn, y c. f. J. mEyEr.** 2008. Flying High-Assessing the use of the aerosphere by bats. *Oxford University Press* 40:60-73.
- KrüGER, f., E. L. CLARe, s. GrEif, b. m. SimErs, W. o. c. Symondson, y r. s. SomMEr.** 2014. An integrative approach to detect subtle trophic niche differentiation in the sympatric trawling bat species *Myotis dasycnme* and *Myotis daubentonii*. *Molecular Ecology* 23:3657-3671.
- Kunz, t. h., E. b. dE torrEs, 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.
- mAcArthur, r., y r. LEVins.** 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101:377-385.
- mAcswinEy, m. c. G., b. b. cimÉ, f. m. CLARkE, y P. A. rAcEy.** 2009. Insectivorous bat activity at cenotes in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Acta Chiropterologica* 11:139-147.
- mAncinA, C. A., L. GArCIA-FIVERa, y b. W. millER.** 2012. Wing morphology, echolocation, and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats. *Journal of Mammalogy* 93:1308-1317.
- mArinELLO, m. m., y E. bErnArD.** 2014. Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. *Canadian Journal of Zoology* 92:141-147. **mEdELLín, r. A., h. t. AritA, y o. h. SánchEz.** 2008. Identificación de los murciélagos de México. Claves de campo. *Revista Mexicana de Mastozoología* 2:1-83.
- mOrEno, E. c., y G. hALffEr.** 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37:149-158.
- mOrEno, E. c., h. t. AritA, y L. SoLis.** 2006. Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape. *Oecologia* 149:133-140.
- norbErG, r. A., y u. m. norbErG.** 1971. Take-off, landing, and flight speed during fishing flights of *Gavia stellata*. *Scandinavian Journal of Ornithology* 2:55-67.
- norbErG, u. m.** 2002. Structure, form, and function of flight in engineering and the living world. *Journal of Morphology* 252:52-81.
- norbErG, u. m., y J. m. V. rAYnEr.** 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 316:335-427.

- norBERG, u. m., y r. Å. norBERG.** 2012. Scaling of wingbeat frequency with body mass in bats and limits to maximum bat size. *Journal of Experimental Biology* 215:711-722.
- norBERG, u. m., t. h. kunz, J. f. STEffEnsEn, y. WintEr, y o. V. hELVErSEn.** 1993. The cost of hovering and forward flight in a nectar-feeding bat, *Glossophaga soricina*, estimated from aerodynamic theory. *Journal of Experimental Biology* 182:207-227.
- norton, s. f.** 1995. A functional approach to the ecomorphological patterns on feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 44:61-78.
- o'NEILL, m. G., y r. J. tAYLor.** 1989. Feeding ecology of Tasmanian bat assemblages. *Australian Journal of Ecology* 14:19-31.
- ORTEGA, J., y h. t. ARitA.** 1998. Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distribution of bats. *Journal of Mammalogy* 79:772-83.
- PAVAN, A. c., y G. mARroiG.** 2016. Integrating multiple evidences in taxonomy: species diversity and phylogeny of mustached bats (Mormoopidae: Pteronotus). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 103:184-198.
- PAVAN, A. c., y G. mARroiG.** 2017. Timing and patterns of diversification in the Neotropical bat genus *Pteronotus*. *Mormoopidae*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 108: 61–69.
- quEiroz DE OLIVEirA, L., r. mARciEntE, W. E. mAGnusson, y P. E. d. brobroWiEc.** 2015. Activity of the insectivorous bat *Pteronotus parnellii* relative to insect resources and vegetation structure. *Journal of Mammalogy* 96:1036-1044.
- rEzsutEk, m., y G. n. cAMERon.** 1993. *Mormoops megalophylla*. *Mammalian Species* 448:1-5.
- rodríGuEz-durán, A.** 2009. Bat assemblages in the west Indies: the role of caves. Pp. 265-280 in *Island Bats evolution, ecology and conservation* (T. H. Fleming y P. A. Racey, eds.) The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.
- roLFE, A. k., y A. kurtA.** 2012. Diet of Mormoopid bats on the Caribbean island of Puerto Rico. *Acta Chiropterologica* 14:77-369.
- roLFE, A. k., A. kurtA, y d. L. cLEmAns.** 2014. Species-level analysis of diets of two mormoopid bats from Puerto Rico. *Journal of Mammalogy* 95:587-96.
- ruschi, A.** 1951. Morcegos do Estado do Espírito Santo: Descrição de *Diphylla ecaudata* Spix e algumas observações a seu respeito. *Boletim do Museu de Biologia* 3:1-6.
- rZedoWski, J.** 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México 432.
- SALinAs-rAmos, V. b., L. G. m. hErrErA, V. LEón-rEGAGnon, A. ArrizAbALAGA-EscudEro, y E. L. clArE.** 2015. Dietary overlap and seasonality in three species of mormoopid bats from a tropical dry forest. *Molecular Ecology* 24:5296-5307.
- SALSAmEndi, E., i. GARin, i. AroStEGui, u. Goiti, y J. AihArtZA.** 2012. What mechanism of niche segregation allows the coexistence of sympatric sibling rhinolophid bats? *Frontiers in Zoology* 9:1-12.
- Sánchez-hErnández, c., m. dE L. romEro- ALmArAz, m. c. WootEn, G. d. SchinELL, y m. L. kEnnEdy.** 2006. Speed in flight of common vampire bats. *Southwestern Naturalist* 51:422-425.
- Sánchez, n., y t. áLVArEz.** 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana* 81:23-62.
- SiKES, r., W. L. GAnnon, y thE AnimAL cARe USE CommittEE Of thE AmERICAn SociEtY Of mAMmALOGists.** 2016. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy* 97:663-688.
- StEVEns, r. d., y h. n. AmARILLA-StEVENS.** 2012. Seasonal environments, episodic density compensation and dynamics of structure of chiropteran frugivore guilds in Paraguayan Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 21:267-279.
- StEVEns, r. d., m. r. Willig, y i. GAmArrA DE fox.** 2004. Comparative community ecology of bats from eastern Paraguay: taxonomic, ecological, and biogeographic perspectives. *Journal of Mammalogy* 85:698-707.
- StonEr, k.** 2005. Phyllostomid bat community structure and abundance in two contrasting tropical dry forest. *Biotropica* 37:591-599.
- SWArtz, s. m.** 1991. Strain analysis as a tool for functional morphology. *American Zoologist* 31:655-669.
- SWArtz, s. m., P. W. frEEmAn, y E. f. StockWELL.** 2003. Ecomorphology of bats: comparative and experimental approaches relating structural design to ecology. *Papers in Natural Resource* 10:257-300.



- tirirA, s. d.** 1998. Historia natural de los murciélagos neotropicales. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica de Ecuador. Publicación Especial 1:31-56.
- torres-forEs W. J., y r. López-Wilchis.** 2018. Trophic niche and diet of *Natalus mexicanus* (Chiroptera: Natalidae) in a tropical dry forest of Western Mexico. *Acta Chiropterologica* 20:34350.
- uiEdA, W.** 1996. Biología e dinámica populacional de morcegos hematófagos. *Anais do II Curso de Atualização em raiva dos herbívoros*, Curitiba 63-87.
- WhitAKer, J. o., c. nEEfus Jr., y t. h. Kunz.** 1996. Dietary variation in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*). *Journal of Mammalogy* 77:716-724.
- WhitAKer, J. o., G. f. mccrAckEn, y b. m. SiEmErs.** 2003. Food habits analysis of insectivorous bats. Pp. 567-592 *in* *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz T. H. and S. Parson, eds.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.

*Associated editor: Robert Owen*

*Submitted: September 21, 2020; Reviewed: November 29, 2020 Accepted: March 23, 2021; Published on line: April 15, 2021.*



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

# ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00127

Métrica: 2981800953

Estructura y composición de una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 12:00 horas del día 15 del mes de julio del año 2022 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

- DR. RICARDO LOPEZ WILCHIS
- DR. PABLO CORCUERA MARTINEZ DEL RIO
- DR. JOAQUIN ARROYO CABRALES
- DR. JORGE RODRIGO GALINDO GONZALEZ
- DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA



Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: FERNANDO SALGADO MEJIA

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

*Aprobar*

REVISÓ

MTRA. ROSALÍA FERRANO DE LA PAZ  
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

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

DIRECTOR DE LA DIVSIÓN DE CBS

DR. JOSÉ LUIS GÓMEZ OLIVARES

PRESIDENTE

DR. RICARDO LOPEZ WILCHIS

VOCAL

DR. PABLO CORCUERA MARTINEZ DEL RIO

VOCAL

DR. JOAQUIN ARROYO CABRALES

VOCAL

DR. JORGE RODRIGO GALINDO GONZALEZ

SECRETARIO

DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA