

Dinámica poblacional, selección de sitios de percha y patrones reproductivos de algunos murciélagos cavernícolas en el oeste de México

José Williams Torres-Flores, Ricardo López-Wilchis* & Alejandro Soto-Castruita

Laboratorio de Biología y Ecología de Mamíferos, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco No. 186, Col. Vicentina, 09340. México D. F., México; bravadotf@yahoo.com.mx, rlw@xanum.uam.mx, desmodusrot@hotmail.com

* Corresponding author.

Recibido 09-VI-2011. Corregido 05-II-2012. Aceptado 01-III-2012.

Abstract: Population dynamics, roost selection and reproductive patterns of some cave bats from Western of Mexico. Almost half of bat species that occur in Mexico use caves as permanent or temporal roosts. However, the ecological studies about cave bat communities are scarce. In this work we studied the population dynamics, roost selection and reproductive patterns of some bats present in El Salitre Cave, Colima, Mexico. We carried out monthly samplings between August 2003-March 2005 using a harp trap for bats capture, we took their biological data and marked some of them with plastic rings. We also explored the cave to locate bat colonies and register microclimatic conditions in each cave section. We captured a total of 16 409 bats of which 31% were *Mormoops megalophylla*, 24.5% *Pteronotus personatus*, 23% *P. davyi*, 8.2% *P. parnellii*, 5.8% *Natalus mexicanus* and 5.3% *Glossophaga soricina*. *Macrotus waterhousii*, *G. morenoi*, *Desmodus rotundus*, *Balantiopteryx plicata*, and *Glyphonycteris sylvestris* represented only 2.2% of the captures. Some bat species used the cave as a permanent day roost while others as a seasonal one, and their population size varied markedly along the year and between rainy and dry seasons. Most bat population peaks were linked with their reproductive periods. The *Pteronotus* species and *N. mexicanus* exhibited sexual segregation during the breeding season. The mormoopids and *N. mexicanus* occupied deeper parts of the cave with temperatures >25.8°C and relative humidity >99%. The phyllostomids occupied intermediate sections where the ambient was less hot and humid, with temperatures of 23.2-28.3°C and humidity of 74-89.9%. Some individuals of *B. plicata* and *G. sylvestris* were seen occasionally occupying one chamber near the entrance two, where temperature and humidity were of 23.2°C and 84.2%, respectively. The mormoopids and *N. mexicanus* showed a pattern of seasonal monoestry, synchronized with rainy season. *Glossophaga soricina* had a pattern of bimodal seasonal polyestry, with one reproductive peak to early of dry season and another to last of this season. *Macrotus waterhousii* did not exhibit a seasonal pattern, with parturitions occurring throughout the year. Our results indicate a seasonal replacement between several species as well as seasonal movements to other caves. The data indicate that the carrying capacity of the cave is mainly determined by the availability of roosting sites. The selection of roosting sites is linked to the close relationship between microclimatic conditions and the species physiological characteristics. The reproduction of mormoopids and *N. mexicanus* was mostly influenced by rainfall which determinates food availability. Rev. Biol. Trop. 60 (3): 1369-1389. Epub 2012 September 01.

Key words: cave bats, population ecology, roost selection, reproduction, seasonality, tropical deciduous forest, Mexico.

Los murciélagos pueden usar una amplia variedad de sitios como refugio diurno, entre los que destacan las cuevas, ya que les dan protección contra condiciones ambientales adversas y depredadores, pueden favorecer el cuidado maternal, aumentar las probabilidades de apareamiento y facilitar la transferencia de

información sobre los sitios de forrajeo; por estos beneficios son usadas con frecuencia por varias especies para el descanso, hibernación y crianza (Kunz 1982, Hill & Smith 1984, Altringham 1996).

La importancia de las cuevas para los murciélagos es más notable en la región Neotropical,

donde se ha reportado a más de 10 especies en una sola cueva formando colonias muy numerosas (Arita 1993, Trajano & Gimenez 1998, Gregorin & Mendes 1999, Torres-Flores & López-Wilchis 2010). Estas comunidades cavernícolas ofrecen buenas oportunidades de estudio y algunos autores han abordado los patrones de asociación interespecífica (Graham 1988, Arita & Vargas 1995, Rodríguez-Durán 1998); las pautas en la selección de refugios (Vargas 1998, Ávila-Flores & Medellín 2004) y la ecología poblacional y reproductiva de sus especies (Trajano 1985, Martino *et al.* 1997).

La selección de los sitios de percha es de vital importancia entre los murciélagos, ya que pasan la mayor parte del día descansando en sus refugios. La elección de estos sitios depende de factores como la temperatura, humedad, flujo de aire e intensidad luminosa (Tuttle & Stevenson 1981, Kunz 1982, Hill & Smith 1984). Uno de los más importantes es la temperatura ambiente, ya que puede afectar las tasas metabólicas, la termorregulación e influir en el desarrollo de los embriones y crías. Otro es la humedad relativa, pues combinada con la temperatura ambiental, puede influir en la pérdida de temperatura y humedad corporal (Tuttle & Stevenson 1982, Speakman & Thomas 2003). La variedad de formas y estructuras (estalactitas, cavidades de solución, pasajes, fisuras y otras) en una cueva, al igual que el número y tamaño de sus entradas, originan diferencias microclimáticas en su interior que pueden promover la coexistencia de varias especies (Tuttle & Stevenson 1981, Hill & Smith 1984).

Por otra parte, este grupo de mamíferos exhibe una amplia gama de estrategias reproductivas, siendo complejas y variando con la latitud y tipo de hábitat (Wilson 1979, Happold & Happold 1990, Racey & Entwistle 2000). En las regiones tropicales se han descrito cuatro patrones reproductivos generales para los murciélagos: monoestría estacional, poliestría bimodal estacional, poliestría estacional y poliestría no estacional (Jerret 1979, Singh & Krishna 1997). Se sabe que en los trópicos la precipitación es la variable climática más influyente en sus ciclos reproductivos,

actuando directamente como una señal externa que indica el inicio de la actividad reproductiva o indirectamente por su efecto en la fenología de las plantas e insectos de los que se alimentan (Racey 1982, Cumming & Bernard 1997, Racey & Entwistle 2000). No obstante, tomando en cuenta la gran riqueza de murciélagos en la región Neotropical, la información en la materia es aun incompleta.

En México hay 138 especies de murciélagos (Medellín *et al.* 2008) y casi la mitad de ellos usan cuevas como refugio principal o alternativo (Arita 1993) y desarrollan en ellas parte o todas sus actividades reproductivas. Sin embargo, los estudios ecológicos y reproductivos en las especies de murciélagos cavernícolas de nuestro país son relativamente escasos.

En la cueva "El Salitre", Colima, México, con anterioridad hemos registrado la riqueza de murciélagos, además de cambios en la abundancia y actividades reproductivas en varias especies (López-Wilchis & Torres-Flores 2005), pero debido a que las personas de la localidad tienen planes para utilizar esta cueva en actividades ecoturísticas y con el fin de obtener más información que permita elaborar planes de manejo y protección del sitio, se decidió realizar un estudio mucho más completo. Los objetivos del presente trabajo fueron caracterizar el entorno físico y microclimático de la cueva, establecer la composición de la comunidad de murciélagos, determinar la dinámica poblacional y los sitios de percha de las especies que la integran; caracterizar sus patrones reproductivos; así como obtener información biológica que pueda servir como base para el establecimiento de planes de manejo de la cueva.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio: El trabajo fue realizado en la cueva "El Salitre" ubicada a 3.7km al sur de Los Ortices, Colima, México (19°04.82' N - 103°43.60' W) a 270msnm. La cueva está constituida por material sedimentario (caliza) externamente muy meteorizado y tiene dos entradas, ambas menores a los 2m de altura y

anchura, cuya separación externa entre ellas es de 62m.

El clima en la zona es cálido-subhúmedo con precipitación promedio anual de 738mm y temperatura promedio anual mayor a los 25°C. La temporada de lluvias sucede de junio a septiembre y la de secas de octubre a mayo. La vegetación alrededor de la cueva corresponde a relictos de selva baja caducifolia, siendo las plantas dominantes el huizache (*Acacia farnesiana*), el guinolo (*A. cymbispina*), el palo de brasil (*Haematoxylum brasiletto*), el cascalote (*Caesalpinia cacalaco*), el chaparro (*Croton suberosus*), el ocotillo (*Cordia eleagnoides*) y el nopal (*Opuntia* sp.). Gran parte de la vegetación original ha sido modificada por el establecimiento de ranchos ganaderos y campos agrícolas.

Protocolo de muestreo: Se hicieron visitas mensuales de agosto 2003 a marzo 2005 (excepto en octubre 2003, enero y junio 2004). Para estimar las variaciones poblacionales de cada especie, se realizaron capturas usando una trampa de arpa. Por razones logísticas (una trampa de arpa y solo dos personas en cada muestreo) y con el fin de tener una mejor representatividad, en cada visita el muestreo se efectuó en dos sesiones de captura. En la primera capturamos individuos que salían de la entrada 1, bloqueando la entrada 2 con ramas y una tela; en la segunda, llevada a cabo al día siguiente, capturamos a individuos que salían de la entrada 2, bloqueando la entrada 1. Las sesiones iniciaron al atardecer y terminaron 3:30hrs después de la captura del primer murciélago. La trampa fue monitoreada cada 20min y todos los individuos fueron removidos y transferidos inmediatamente a bolsas de algodón, manteniéndolos en condiciones confortables mientras esperaban su procesamiento. En los periodos que existieron colonias de maternidad, la captura y procesamiento de las hembras fueron minimizados para evitar abortos o mortalidad por estrés. Todos los murciélagos capturados fueron marcados con tinta indeleble en la superficie dorsal para evitar contarlos nuevamente.

Datos biológicos: Datos de 30 individuos por especie fueron tomados en cada muestreo. Se registró el sexo, peso (en una balanza electrónica portátil Ohaus 700 ($\pm 0.1g$, Ohaus Corp., Pine Brook, New Jersey) y longitud del antebrazo (con un vernier Mitutoyo 500, $\pm 0.1mm$). La edad fue determinada por la observación de la fusión epífisis-diáfisis de la cuarta articulación metacarpal-falangeal (Anthony 1988) y por observación del color del pelaje. Individuos con articulaciones abiertas y pelaje gris fueron considerados juveniles, aquellos que mostraban epífisis completamente fusionadas o con remanentes de fusión reciente fueron considerados adultos. La condición reproductiva de los machos fue determinada por la posición de los testículos, considerándolos reproductivos cuando los tenían en posición escrotal o no reproductivos cuando estaban en posición abdominal. El estatus reproductivo de las hembras fue determinado por palpación del vientre y observación de las mamas (Racey 1988), ubicándolas en una de las siguientes categorías: no reproductivas, preñadas, lactantes y postlactantes. Al resto de los individuos capturados solamente se les determinó la especie y el sexo, liberándolos de inmediato en un área adyacente.

Algunos ejemplares de *Glyphonycteris sylvestris* y del género *Glossophaga* fueron recolectados para examinarlos en el laboratorio e identificarlos a nivel de especie siguiendo las claves de Álvarez *et al.* (1994). Los esqueletos y pieles fueron depositados en la colección Mastozoológica de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

Marcaje: Con el fin de determinar su permanencia en la cueva y fidelidad al refugio, en agosto 2003 se marcaron 374 individuos con anillos de plástico (National Band and Tag No.2). Los anillamientos se distribuyeron como sigue: cinco machos de *Mormoops megalophylla*; 22 machos y 107 hembras de *Pteronotus personatus*; 10 machos y 55 hembras de *P. davyi*; dos machos y 115 hembras de *P. parnellii*; 22 hembras de *Natalus mexicanus*; 13 machos y 11 hembras de *Glossophaga soricina*;

cinco machos y una hembra de *G. morenoi*; dos machos y cuatro hembras de *Macrotus waterhousii*. Después de ser anillados, los individuos fueron liberados de inmediato.

Mapeo de la cueva y ubicación de las colonias: Se realizaron tres incursiones en la cueva para estimar las dimensiones de cada sección, tomar algunos parámetros microambientales y localizar las colonias de cada especie. Las dimensiones fueron medidas con una cinta métrica y una cuerda marcada cada metro, la orientación e inclinación fueron medidas con una brújula Brunton 5006 LMS. La temperatura ambiente y humedad relativa de cada sección fueron registradas con un Hobo H8 Pro Series data logger (Onset Computer Corp.). La posición de cada especie se estimó visualmente, auxiliándonos en algunos casos con binoculares.

Estimación del tamaño de las poblaciones: Los tamaños poblacionales mínimos o máximos posibles para cada especie fueron estimados mediante observaciones directas en el interior del refugio. Debido a que el número de individuos capturados mensualmente para cada especie solo es una muestra representativa de la misma y subestima considerablemente los tamaños poblacionales estimados por observaciones directas en el sitio, se decidió utilizar estos datos solo para estimar las tendencias poblacionales a lo largo del tiempo.

Las diferencias en el número de individuos capturados entre especies y entre meses fueron evaluados estadísticamente mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Zar 1996). La prueba χ^2 fue usada para determinar diferencias en la abundancia de las especies entre temporadas y evaluar las diferencias temporales en la proporción de sexos. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa NCSS (Hintze 2007). Para determinar la similitud en la composición de la comunidad entre temporadas, se utilizó el índice de Morisita-Horn (I_{M-H}).

RESULTADOS

Caracterización del refugio: La cueva tiene una estructura compleja y comprende una serie de cámaras de tamaño variable y de pasajes estrechos de baja altura, algunos de difícil acceso (Fig. 1). La mayoría de las secciones tienen poca inclinación y algunas presentan fosos verticales de poca profundidad, rocas grandes y algunas pendientes abruptas (Fig. 2).

La temperatura y humedad varían entre las diferentes secciones. La temperatura mínima fue de 23.2°C y la máxima de 31.5°C (n=65, promedio=25.4°C, desv. estándar=1.5). La humedad relativa mínima fue de 48.6% con máxima de 99.5% (n=65, promedio=80%, desv. estándar=11.5). Las temperaturas más altas se registraron en el pasaje que conduce a la cámara principal, en la cámara adyacente a la entrada 2, y en una cámara localizada en la parte intermedia de la cueva. Las más bajas se registraron en el pasaje adyacente a la entrada 1. La sección más húmeda fue el pasaje que conduce a la cámara principal y las menos húmedas fueron las secciones más cercanas a las entradas.

Composición de la comunidad: En total capturamos 16 409 individuos pertenecientes a 11 especies de murciélagos incluidas en cinco familias (Cuadro 1). Las especies dominantes en la cueva pertenecen a la familia Mormoopidae, el 31% de las capturas correspondieron a *Mormoops megalophylla*, 24.5% a *Pteronotus personatus*, 23% a *P. davyi* y 8.2% a *P. parnellii*. Fueron seguidos por *Natalus mexicanus* (Natalidae) con el 5.8% y *Glossophaga soricina* (Phyllostomidae) con el 5.3%. *Macrotus waterhousii*, *G. morenoi*, *Desmodus rotundus*, *Glyphonycteris sylvestris* (Phyllostomidae) y *Balantiopteryx plicata* (Emballonuridae) representaron el 2.2% de las capturas. La abundancia entre especies (número de individuos capturados) tuvo diferencias significativas ($H=85.7$, $gl=7$, $p<0.001$), aunque no se

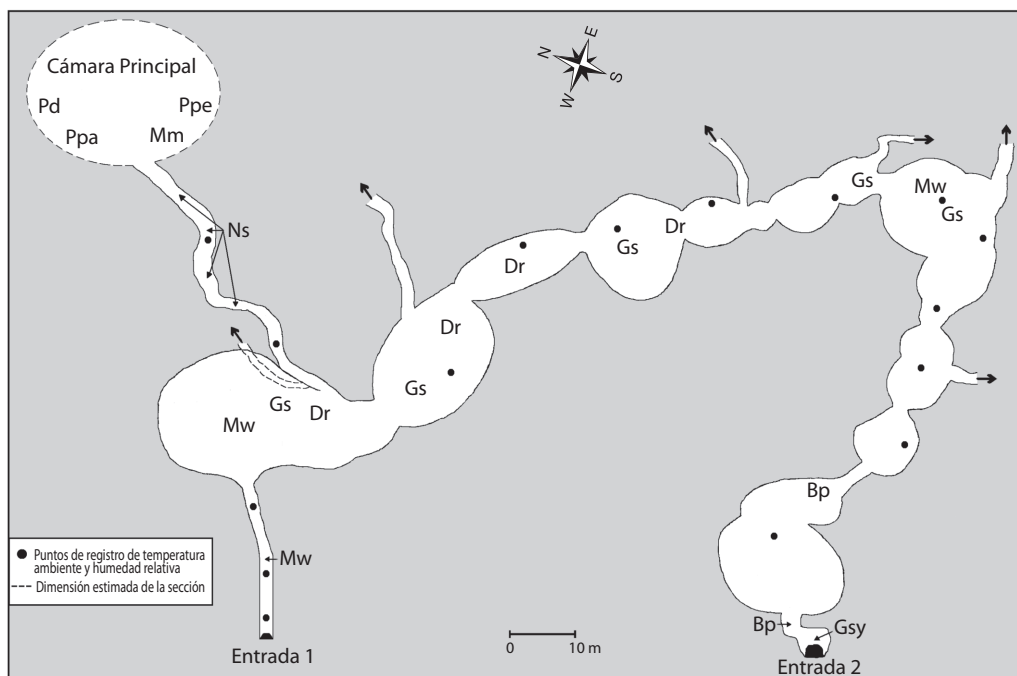


Fig. 1. Cueva El Salitre y posición espacial de las especies de murciélagos. Abreviaturas: Mm=*Mormoops megalophylla*, Ppe=*Pteronotus personatus*, Pd=*P. davyi*, Ppa=*P. parnellii*, Ns=*Natalus mexicanus*, Gs=*Glossophaga soricina*, Mw=*Macrotus waterhousii*, Dr=*Desmodus rotundus*, Bp=*Balantiopteryx plicata* y Gsy=*Glyphonycteris sylvestris*.

Fig. 1. El Salitre Cave and spatial position of bat species. Abbreviations: Mm=*Mormoops megalophylla*, Ppe=*Pteronotus personatus*, Pd=*P. davyi*, Ppa=*P. parnellii*, Ns=*Natalus mexicanus*, Gs=*Glossophaga soricina*, Mw=*Macrotus waterhousii*, Gm=*G. morenoi*, Dr=*Desmodus rotundus*, Bp=*Balantiopteryx plicata*, and Gsy=*Glyphonycteris sylvestris*.

CUADRO 1

Capturas, tamaño estimado de la colonia, uso del refugio y presencia de cada especie de murciélago en la cueva El Salitre

TABLE 1

Captures, colony size, cave use, and presence of each bat species at El Salitre Cave

Especie	Número de capturas	Tamaño de la colonia	Juveniles/ adultos	Uso de la cueva ^a	Sección ocupada ^b	Presencia en la cueva ^c
<i>Mormoops megalophylla</i>	5 092	>1 000	22/419	A	P	Te
<i>Pteronotus personatus</i>	4 017	>1 000	137/506	M, A	P	Pe
<i>Pteronotus davyi</i>	3 775	>1 000	133/489	M, A	P	Pe
<i>Pteronotus parnellii</i>	1 352	>1 000	37/473	M	P	Te
<i>Natalus mexicanus</i>	946	>1 000	73/240	M	P	Te
<i>Glossophaga soricina</i>	864	<500	148/244	M, A	I	Pe
<i>Macrotus waterhousii</i>	245	<200	40/173	M, A	I, E	Te
<i>Glossophaga morenoi</i>	83	<50	14/29	–	I	Te
<i>Desmodus rotundus</i>	14	<50	0/11	M, A	I	Pe
<i>Balantiopteryx plicata</i>	19	–	1/8	–	E	Oc
<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	2	–	0/1	–	E	Oc

^a M=refugio de maternidad, A=sitio de apareamiento.

^b E=cerca de la entrada (<20m), I=intermedia (20-85 m), P=profunda (>85m).

^c Pe=permanente, Te=temporal, Oc=ocasional.

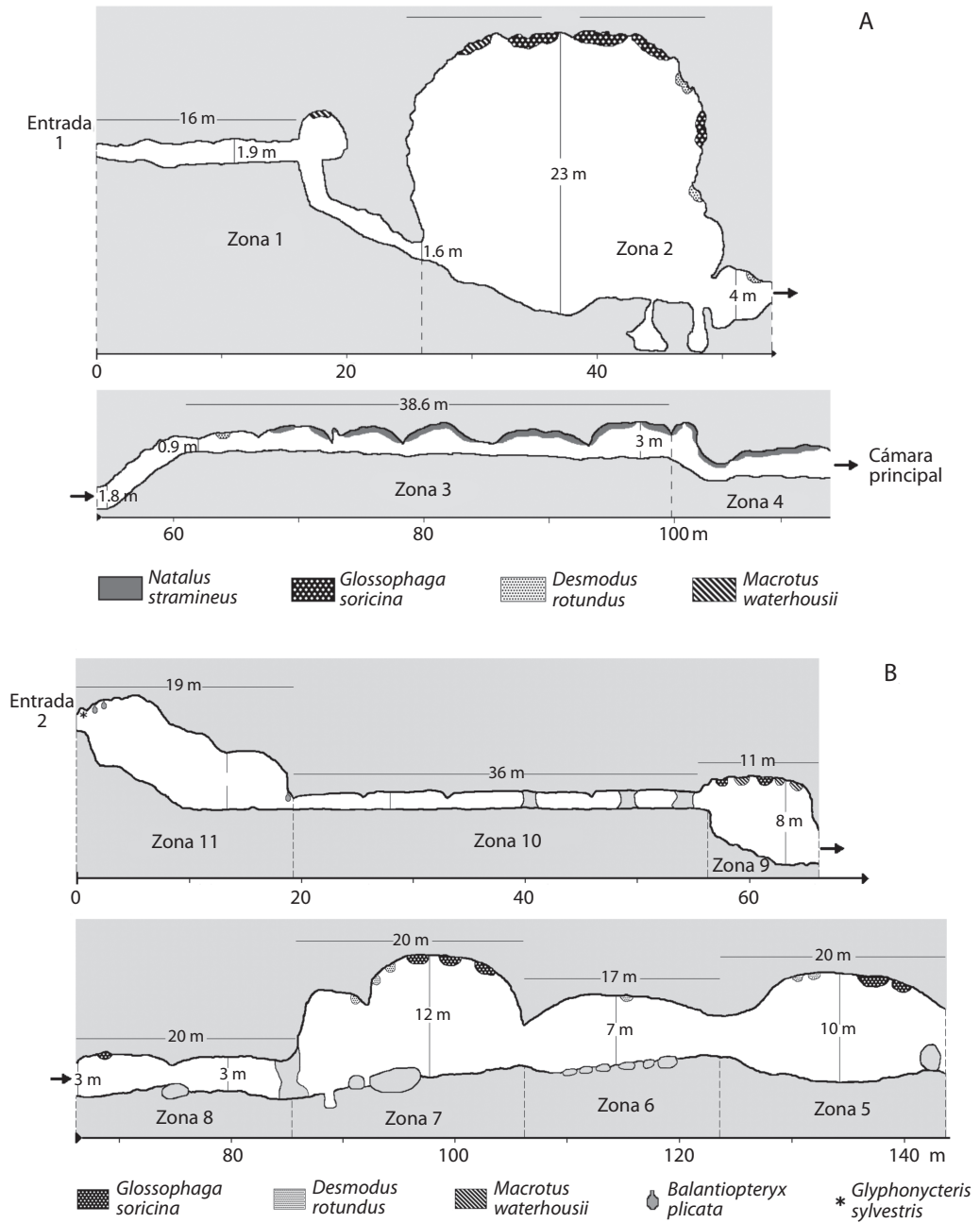


Fig. 2. Sección transversal y dimensiones de la cueva El Salitre. Se muestran las áreas de percha ocupadas por cada una de las especies de murciélagos. **(A)** Sección desde la entrada 1 hasta el pasaje que conduce a la cámara principal. **(B)** Sección desde la entrada 2 hasta el principio del pasaje mencionado.

Fig. 2. Cross section and dimensions of El Salitre Cave. Roosting sites of each bat species are shown. **(A)** Cross section from entrance 1 to the passage leading to the main chamber. **(B)** Cross section from entrance 2 to the beginning of the passage quoted.

evidenció diferencias entre meses ($H=7.43$, $gl=16$, $p=0.96$). La composición de la comunidad presentó cambios entre temporadas (Fig. 3), los cuales de acuerdo al índice de Morisita-Horn no fueron extremos ($I_{M-H}=0.63$). En lluvias *N. stramineus*, *P. parnellii* y *G. soricina*

constituyeron buena parte de la comunidad y otras especies menos abundantes (*M. waterhousii*, *G. morenoi*, *D. rotundus*, *G. sylvestris* y *B. plicata*) estuvieron mejor representados en esta temporada. En secas la contribución de estas especies disminuyó notablemente,

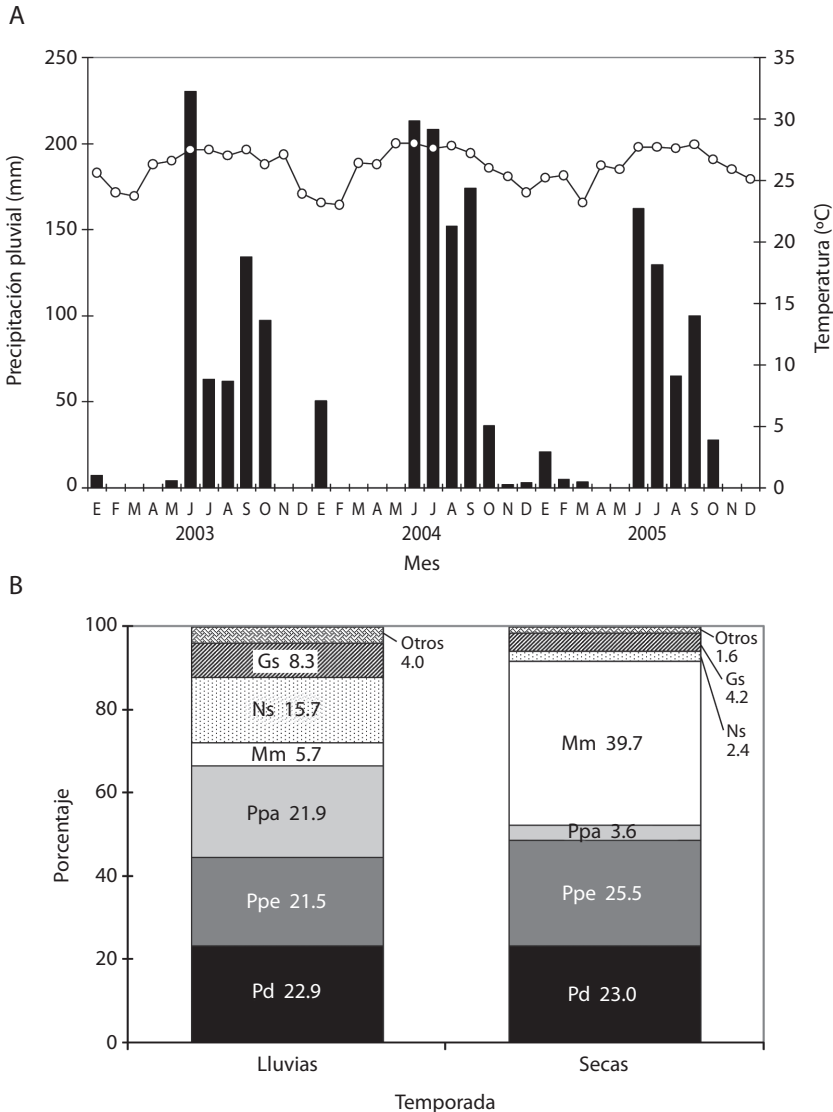


Fig. 3. A) Precipitación (barras) y temperatura (línea con puntos) promedio mensuales en el área de estudio durante el periodo 2003-2005 (datos de la estación climatológica Los Ortices, Colima). **B)** Composición de la comunidad de murciélagos presente en la cueva El Salitre entre temporadas. Para las abreviaturas ver la figura 1, Otros=incluye *D. rotundus*, *B. plicata* y *G. sylvestris*.

Fig. 3. A) Monthly averages of rainfall (bars) and temperature (dot line) in study area during 2003-2005 (data from weather station Los Ortices, Colima). **B)** Bat community composition present in El Salitre Cave between seasons. For abbreviations see figure 1. Others=incluye *D. rotundus*, *B. plicata* and *G. sylvestris*.

aumentando la proporción de *M. megalophylla* y *P. personatus*, las cuales junto con *P. davyi* dominaron la comunidad.

Dinámica poblacional, selección de sitios de percha y reproducción: Se observaron diferencias en los aspectos biológicos de las especies encontradas (Cuadro 1).

Mormoops megalophylla fue la especie más abundante con un tamaño de la colonia >1 000 individuos durante el periodo octubre-marzo. Exhibió fluctuaciones poblacionales marcadas, con picos en febrero y noviembre, y mínimos en mayo y agosto (Fig. 4A). Fue más abundante en la temporada de secas ($\chi^2=271.4$, $p<0.001$). Los adultos representaron el 95% de las capturas y la mayoría de los juveniles (72.7% del total de esta categoría de edad) fueron registrados en agosto-noviembre. La proporción de sexos favoreció a los machos en el periodo julio-marzo ($\chi^2=51.9$, $p<0.001$)

y fue 1:1 en abril-mayo ($\chi^2=2.86$, $p=0.091$). Se recapturó un macho a los 19 meses y otro a los 15 meses después de ser anillados. Ocupa la cámara principal y en ocasiones el pasaje que conduce a ella. La temperatura y humedad registradas cerca del lugar fueron de 26°C y 99.5% respectivamente. Hubo hembras preñadas desde abril hasta julio, hembras post-lactantes en septiembre (Fig. 5A) y machos con testículos escrotados principalmente en noviembre-enero (Fig. 6A). No usa la cueva como refugio de maternidad.

Pteronotus personatus presentó un tamaño de la colonia >1 000 individuos a lo largo del año. También exhibió fluctuaciones poblacionales con un pico en marzo-mayo y otro secundario en octubre (Fig. 4B), fue más abundante en la temporada de secas ($\chi^2=8.1$, $p<0.01$). Los adultos representaron el 78.7% de las capturas. El 73.7% de los juveniles fueron registrados en agosto-diciembre. La proporción de

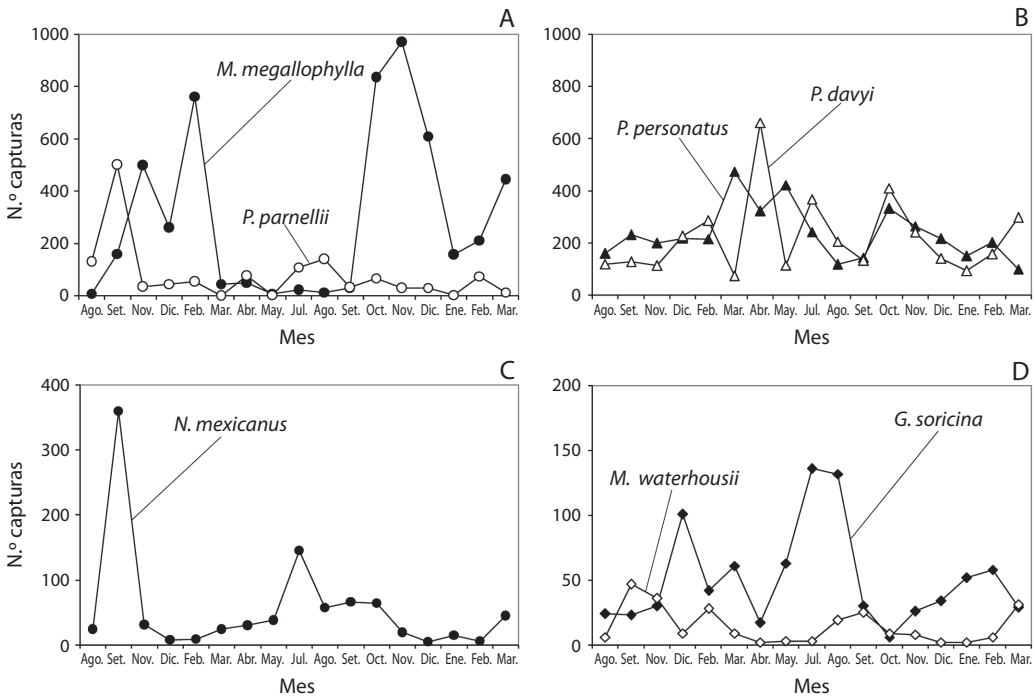


Fig. 4. Cambios en la abundancia de las especies de murciélagos de agosto 2003 a marzo 2005.

Fig. 4. Abundance changes on each bat species from August 2003 to March 2005.

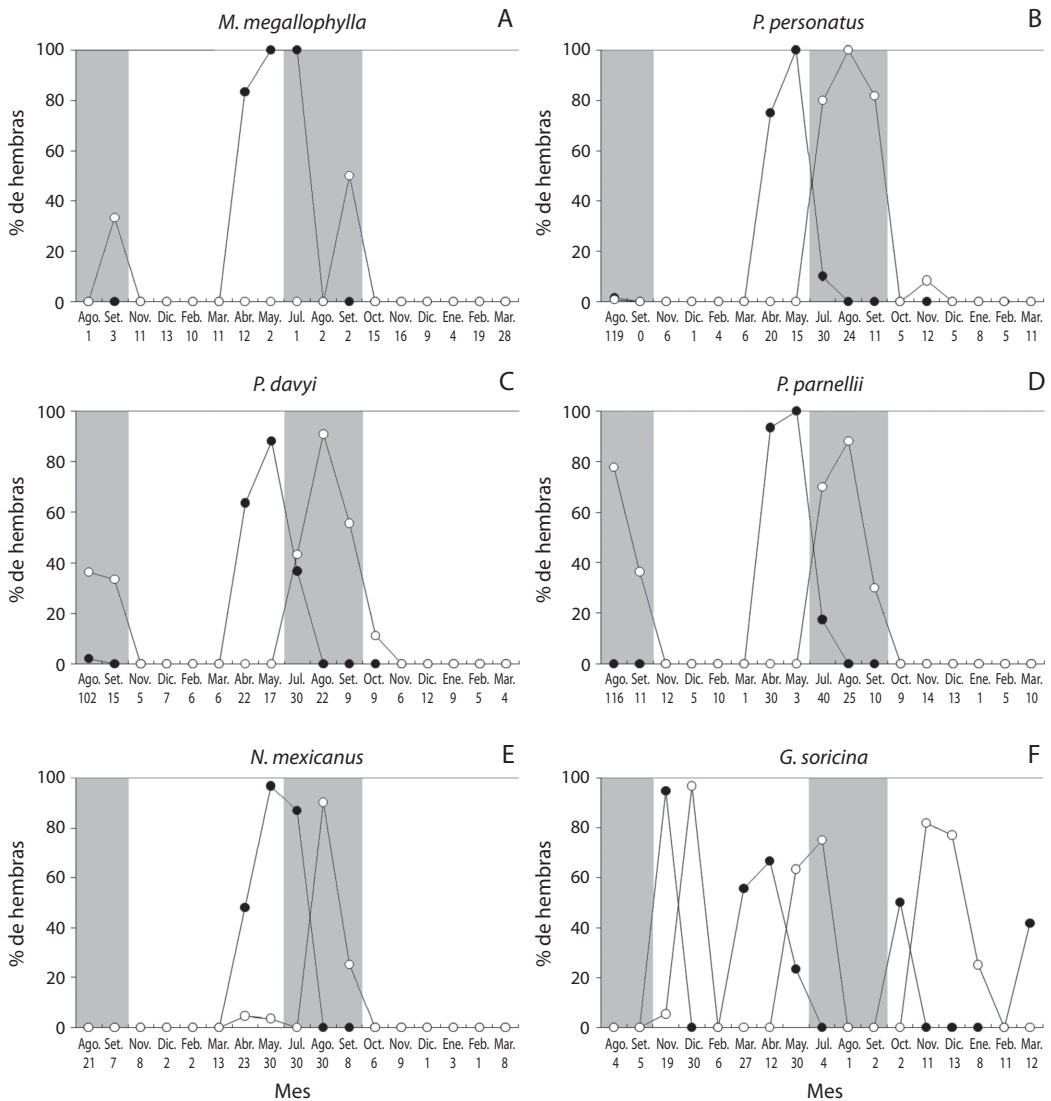


Fig. 5. Condición reproductiva de hembras adultas capturadas de agosto 2003 a marzo 2005. ●— Preñadas, ○— Lactantes-Postlactantes. Los tamaños de muestra se indican debajo de cada mes. El área sombreada representa los meses de la temporada de lluvias.

Fig. 5. Reproductive condition of adult females captured from August 2003 to March 2005. ●— Pregnant, ○— Lactating-Postlactating. Sample sizes are showed below each month. Shaded areas represent rainy season months.

sexos favoreció a las hembras en abril-agosto ($\chi^2=282.5$, $p<0.001$), y en septiembre-marzo a los machos ($\chi^2=164.6$, $p<0.001$). Recuperamos a dos ejemplares un mes después de ser anillados y otros dos a los siete meses. Ocupa también la cámara principal de la cueva y por

consiguiente, los parámetros ambientales son los mismos que se señalaron para la especie anterior. Observamos hembras preñadas desde abril con un pico en mayo disminuyendo en julio, hembras lactantes en julio-septiembre, y postlactantes en agosto y noviembre (Fig. 5B).

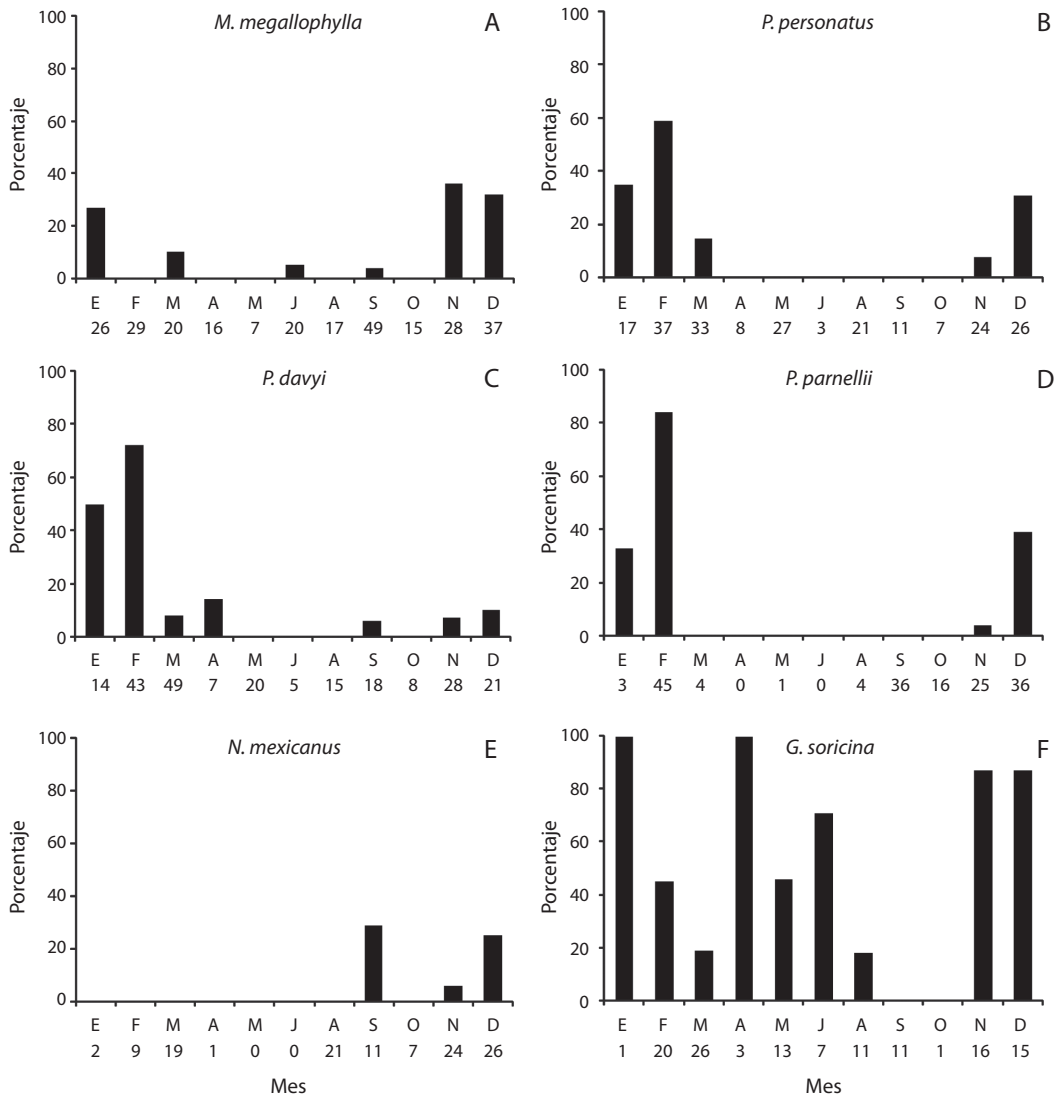


Fig. 6. Porcentaje mensual de machos con testículos escrotados para cada especie. Datos de cada mes fueron combinados. Los tamaños de muestra se indican debajo de cada mes.

Fig. 6. Monthly percentage of males with scrotal testis each bat species. Data of each month was pooled. Sample sizes are showed below each month.

Machos con testículos escrotados se registraron principalmente en diciembre-febrero (Fig. 6B).

Pteronotus davyi también tuvo el tamaño de la colonia >1 000 individuos a lo largo del año. Sus fluctuaciones poblacionales tuvieron un pico principal en abril y uno secundario

en octubre (Fig. 4B), sin presentar diferencias en su abundancia entre temporadas ($\chi^2=1.1$, $p=0.29$). El 78.6% de las capturas fueron adultos. El 72.2% de los juveniles fueron registrados en agosto-diciembre. En cuanto a la proporción de sexos, las hembras predominaron en abril-agosto ($\chi^2=178.3$, $p<0.001$) y los machos

en septiembre-marzo ($\chi^2=210.7$, $p<0.001$). Se recapturó un macho al mes siguiente de su anillamiento. También ocupa la cámara principal de la cueva. Hubo hembras preñadas desde abril, con un pico en mayo y una disminución en julio, hembras lactantes en julio-septiembre, y postlactantes en agosto-octubre (Figs. 5C); y machos con testículos escrotados principalmente en enero y febrero (Fig. 6C).

Pteronotus parnellii presentó un tamaño de la colonia $>1\ 000$ individuos durante julio-octubre. Exhibió fluctuaciones poblacionales muy marcadas a lo largo del año, con picos en agosto y septiembre (Fig. 4A), fue más abundante en la temporada de lluvias ($\chi^2=115.5$, $p<0.001$). Los adultos constituyeron el 92.7% de las capturas. Los juveniles fueron registrados en agosto-diciembre. La proporción de sexos estuvo a favor de las hembras en marzo-septiembre ($\chi^2=201.6$, $p<0.001$), fue 1:1 en octubre-noviembre ($\chi^2=2.45$, $p=0.117$) y a favor de los machos en diciembre-febrero ($\chi^2=31.1$, $p<0.001$). Recapturamos dos hembras a los 12 meses y dos a los 11 meses después de ser anilladas. Ocupa también la cámara principal. Hubo hembras preñadas desde abril con un pico en mayo, hembras lactantes en julio-septiembre, postlactantes en agosto-septiembre (Fig. 5D); y machos con testículos escrotados en diciembre-febrero (Fig. 6D).

Natalus mexicanus también fue abundante, con una colonia estimada $>1\ 000$ individuos durante julio-octubre. Tuvo picos poblacionales en julio y septiembre, disminuyendo sus números a partir de noviembre y aumentando nuevamente en marzo (Fig. 4C). Fue más abundante en la temporada de lluvias ($\chi^2=85.6$, $p<0.001$). El 76.7% de las capturas fueron adultos. El 72.7% de los juveniles fueron registrados en agosto-noviembre. La proporción de sexos favoreció a las hembras en abril-agosto ($\chi^2=255.4$, $p<0.001$) y fue 1:1 en septiembre-marzo ($\chi^2=0.02$, $p=0.88$). No se recapturó ningún ejemplar anillado. Ocupa el pasaje que conduce a la cámara principal, con temperatura de 25.9°C y humedad del 99.2%. Hubo hembras

preñadas desde abril con un pico en mayo, lactantes en agosto y postlactantes principalmente en septiembre (Fig. 5E). Machos con testículos escrotados fueron encontrados con mayor frecuencia en septiembre y diciembre (Fig. 6E).

Glossophaga soricina fue el filostómido más abundante con un tamaño de la colonia <500 individuos a lo largo del año. Exhibió dos picos poblacionales, uno en diciembre y otro en julio (Fig. 4D). Fue más abundante en la temporada de lluvias ($\chi^2=9.3$, $p=0.002$). El 62.2% de las capturas fueron adultos. El 29.7% de los juveniles fueron observados en enero-febrero y 56.1% en julio-septiembre. La proporción de sexos fue de 1:1, a excepción de septiembre 2003 ($\chi^2=12.6$, $p<0.001$) y noviembre 2004 ($\chi^2=5.5$, $p=0.018$) que se inclinó a las hembras, y en agosto ($\chi^2=5.9$, $p=0.015$) y septiembre 2004 ($\chi^2=10.8$, $p<0.01$) a favor de los machos. Una hembra fue recapturada a los 11 meses después de su anillamiento. Ocupó varias cámaras en las secciones intermedias de la cueva con temperaturas de 23.2-27.1°C y humedad del 74-89.9%. Fue observado perchando desde los 4 hasta más de 20m del suelo. Tuvo dos picos de hembras preñadas a lo largo del año, el principal en octubre o noviembre y el secundario en abril. Hubo hembras lactantes en noviembre-diciembre y mayo-julio, postlactantes en noviembre-enero y mayo-julio (Fig. 5F) y machos con testículos escrotados a lo largo del año, sobre todo en febrero-marzo y noviembre-diciembre (Fig. 6F).

Macrotus waterhousii tuvo un tamaño de la colonia <200 individuos a lo largo del año. Presentó dos picos poblacionales, el principal en septiembre y otro en febrero o marzo (Fig. 4D). No hubo diferencias significativas en su abundancia entre temporadas ($\chi^2=3.0$, $p=0.083$). El 81.2% de las capturas fueron adultos. Los juveniles se observaron principalmente en febrero-marzo (27.5%) y agosto-septiembre (42.5%). La proporción de sexos fue 1:1 a excepción de octubre ($\chi^2=5.4$, $p=0.019$) y noviembre ($\chi^2=4.5$, $p=0.034$) del 2004 que favoreció a las hembras. Ningún ejemplar

anillado fue recapturado. Ocupa las cámaras cercanas a ambas entradas, con temperatura de 23.2-25.2°C y humedad de 76.1-89.9%, perchando desde los 4 hasta los 23m, coexistiendo a menudo con *G. soricina*. También se encontró en una oquedad localizada a 20m de la entrada 1 con temperatura de 24.4-24.8°C y humedad de 55.1-55.9%, perchando a 4m. Hubo hembras preñadas, lactantes, postlactantes y machos sexualmente activos a lo largo del año (Fig. 7).

Glossophaga morenoi tuvo un tamaño de la colonia estimado <50 individuos a lo largo del año. Capturamos 41 machos y 42 hembras a lo largo del estudio, con máximos en septiembre 2003 (28 individuos) y agosto 2004 (25 individuos). Fue más abundante en

la temporada de lluvias ($\chi^2=8.2$, $p<0.01$). Los adultos representaron el 67.4% de las capturas. Ningún ejemplar anillado fue recuperado. No se ubicaron colonias en el interior de la cueva.

Desmodus rotundus tuvo un tamaño de la colonia <50 individuos a lo largo del año. Se capturaron 10 machos y cuatro hembras adultos. Colonias mixtas de adultos y juveniles fueron observados a lo largo del año. Se encontró en las mismas cámaras usadas por *G. soricina* y al inicio del pasaje que conduce a la cámara principal, con temperaturas de 23.2-28.3°C y humedad del 74-89.8%, perchando a 7-18m del suelo. Se registraron cinco machos con testículos escrotados en noviembre del 2003 y tres en agosto del 2004.

Balantiopteryx plicata ocupó la cueva como refugio diurno solo en algunos meses. Se capturaron 18 hembras y un macho adultos. Algunas hembras fueron vistas ocasionalmente cerca de la entrada 2, perchando a una altura de 4-5m y otras en una cámara adyacente con temperatura de 23.2°C y humedad del 84.2%. Registramos una hembra preñada en mayo 2004.

Glyphonycteris sylvestris ocupó rara vez la cueva como refugio diurno o nocturno y fue visto muy cerca de la entrada 2, perchando a poco más de 2m del suelo. Se recolectó un macho adulto en noviembre 2003 y otro con testículos escrotados en septiembre 2004.

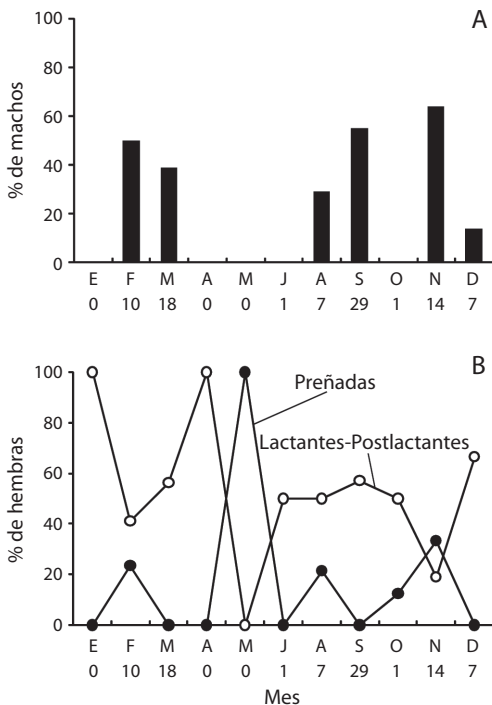


Fig. 7. Condición reproductiva de machos (A) y hembras (B) adultos de *M. waterhousii*. Datos de cada mes fueron combinados. Los tamaños de muestra se indican debajo de cada mes.

Fig. 7. Reproductive condition of adult males (A) and females (B) of *M. waterhousii*. Data each month were pooled. Sample sizes are showed below each month.

DISCUSIÓN

La dominancia de los miembros de Mormoopidae y Natalidae observada en la cueva El Salitre es común en la región Neotropical, por tratarse de especies cavernícolas estrictas y gregarias, que llegan a formar colonias de cientos a miles de individuos. Composiciones semejantes se han observado en otras cuevas de México (Bateman & Vaughan 1974, Arita & Vargas 1995, Martínez-Coronel *et al.* 1996, Escalona-Segura *et al.* 2002, Torres-Flores & López-Wilchis 2010) y Sudamérica (Martino *et*

al. 1997). Los filostómidos asociados representaron una pequeña fracción de la comunidad, ya que *G. soricina* y *M. waterhousii* constituyeron colonias de tamaño moderado, mientras que para *D. rotundus* y *G. morenoi* solo colonias pequeñas, lo que concuerda con otros reportes (Anderson 1969, Arita 1993). La pequeña participación de los filostómidos se puede explicar si consideramos que, a excepción de *M. waterhousii*, aunque se refugian en cuevas con mucha frecuencia, no son cavernícolas obligados. La presencia ocasional de *Glyphonycteris sylvestris* obedece a que puede usar otras estructuras como túneles y troncos huecos, además que es muy escaso (Williams & Genoways 2007). Aunque *B. plicata* puede formar colonias numerosas en cuevas húmedas, es muy sensible al disturbio humano y llega a vivir en diferentes condiciones ambientales (Arroyo-Cabrales & Jones 1988), de ahí que fuera escaso. En cuanto a gremios tróficos hay un gran predominio de los insectívoros, seguido por los nectarívoros (*G. soricina* y *G. morenoi*) y, en menor grado, los hematófagos (*D. rotundus*).

Las marcadas fluctuaciones poblacionales que experimentaron todas las especies a lo largo del estudio sugieren movimientos estacionales. La dinámica poblacional de *M. megalophylla* está relacionada con la temporada de secas y el periodo de cópulas. A principios de esta temporada una gran cantidad de machos y hembras se reúnen en la cueva para llevar a cabo las cópulas. Después de este evento, la colonia abandona la cueva y se mueve a otros sitios donde los nacimientos y crianza son realizados. Pocos individuos permanecen en la cueva durante abril-septiembre, la mayoría machos adultos y algunas hembras preñadas. Por lo tanto, esta especie usa la cueva solo como refugio diurno y sitio de apareamiento. La proporción de sexos indica que no exhibe segregación sexual en la cueva. En otras localidades se ha observado colonias de machos y/o hembras no reproductivas refugiándose en cuevas distintas a las utilizadas por las colonias de maternidad (Bonaccorso *et al.* 1992, Boada *et al.* 2003), retornando al final del periodo de crianza (Quijano 2004). Con base en lo anterior, es probable

que los machos y hembras que abandonan la cueva El Salitre, se refugien en sitios separados durante la época reproductiva. Pasado este periodo, ambos sexos se reunirían nuevamente en la cueva para realizar las cópulas.

Las tres especies de *Pteronotus* y *N. mexicanus* tienen una dinámica diferente a la de *M. megalophylla*. Sus picos poblacionales se presentan en la época reproductiva, la cual coincide con la temporada de lluvias. A finales de la temporada de secas (marzo-abril) la mayoría de los machos dejan la cueva y llegan una gran cantidad de hembras preñadas para formar colonias de maternidad. En la temporada de lluvias las hembras ocupan casi exclusivamente la cueva, con el fin de completar la gestación y la crianza. Al final de esta temporada (septiembre u octubre), el número de hembras comienza a declinar debido a que la mayoría de ellas abandonan la cueva.

En los casos de *P. davyi* y *P. personatus* además usan la cueva como sitio de apareamiento. A principios de la temporada de secas, arriba una gran cantidad de machos para ocuparla y llevar a cabo las cópulas, predominando hasta marzo. Pasado el periodo de cópulas (marzo-abril) los machos abandonan la cueva, retornando nuevamente las hembras al refugio. Pocos machos de *N. mexicanus* y *P. parnellii* llegan a usar la cueva durante este periodo, de ahí que la proporción fuera 1:1 en la primera especie, mientras que en la segunda predominaron los machos solo en diciembre-febrero.

Esta dinámica poblacional determina la proporción de sexos. Los resultados indican que en *Pteronotus* y *N. mexicanus* hay segregación sexual; ya que las hembras permanecen en la cueva durante los periodos de gestación y lactancia, mientras que la gran mayoría de los machos la abandonan durante este periodo. Este tipo de segregación sexual para las especies de *Pteronotus* también se ha reportado en otras localidades (Bateman & Vaughan 1974, Bradbury 1977) y en forma anecdótica para *N. mexicanus* (Sánchez-Hernández *et al.* 2002). La hipótesis generalmente aceptada para explicar la separación de los sexos durante la época reproductiva, hace referencia a la poca

tolerancia de las hembras hacia los machos como un mecanismo que disminuye la competencia intraespecífica por el espacio y los recursos alimentarios.

Los picos poblacionales de *G. soricina* sucedidos en julio-agosto y diciembre, así como los picos de *M. waterhousii* en septiembre y febrero-marzo, son paralelos a sus picos reproductivos debido a la reunión de hembras gestantes en la cueva para llevar a cabo los partos y la crianza; además del surgimiento posterior de los jóvenes. Ambas especies forman colonias mixtas a lo largo del año y no exhiben segregación sexual. Asimismo, hembras jóvenes sexualmente inmaduras de ambas especies también están presentes a lo largo del año, aún en el periodo de máxima actividad reproductiva. Esto difiere con reportes que mencionan segregación estricta de las hembras de *G. soricina* al surgir los jóvenes (Arita & Vargas 1995) y separación de las hembras de *M. waterhousii* en verano al formar colonias de maternidad (Anderson 1969). Una amplia disponibilidad de recursos, la tolerancia intraespecífica en las áreas de percha y la extensión de éstas en las secciones intermedias, aunado a su pequeño tamaño poblacional permite a los jóvenes y adultos de ambos sexos coexistir en la cueva a lo largo del año. Sin embargo, mayor cantidad de datos son necesarios para apoyar estas inferencias.

Desmodus rotundus se refugia en la cueva a lo largo del año, usándola como refugio de maternidad y sitio de apareamiento, aunque las pocas capturas obtenidas no permitieron determinar cambios poblacionales a lo largo del año. Asimismo las pocas capturas en *G. morenoi* no permitieron establecer inferencia alguna, aunque al parecer ocupa la cueva de manera irregular sin formar colonias de maternidad.

El número total de murciélagos capturados al no ser significativamente diferente entre meses sugiere que la abundancia de estos organismos en la cueva es relativamente constante a lo largo del año. Por otro lado, si bien la abundancia de algunas especies disminuye en ciertos periodos, las de otras aumentan. Asumiendo que gran parte de los decrementos

e incrementos obedecen al abandono y arribo estacional de los murciélagos a la cueva, en sincronía con sus periodos reproductivos, las áreas de percha desocupadas por una especie son utilizadas por individuos de otras especies, manteniéndose un número relativamente constante de murciélagos en la cueva debido a la sustitución de las poblaciones. Esto es más evidente en algunas especies como *M. megalophylla* quien al ser más abundante durante la temporada de secas ocuparía una mayor área de percha, desplazando a *P. parnellii* y *N. mexicanus* cuyos números disminuyen drásticamente en esta época. Pasado el periodo de cópulas *M. megalophylla* abandona la cueva y las áreas de percha desocupadas son utilizadas por las otras dos especies para establecer colonias de maternidad, aumentando su abundancia a finales de la temporada de secas y en la temporada de lluvias. Nuestros resultados indican que la capacidad de carga de la cueva El Salitre esta determinada principalmente por la disponibilidad de las áreas de percha. Asimismo son similares a los encontrados por Martino *et al.* (1997) en una cueva de Venezuela, quienes reportan la sucesión estacional de las poblaciones de tres especies de mormópidos y un filostómido una vez que entran a sus correspondientes etapas reproductivas.

Si bien el número de recapturas fue bajo (<5% del total anillado), dado el tamaño de las poblaciones y la poca proporción de individuos anillados, los datos sugieren que *M. megalophylla*, *P. personatus*, *P. davyi*, *P. parnellii* y *G. soricina* tienen cierta fidelidad a la cueva; no así en el caso de *M. waterhousii*, *G. morenoi* y *N. mexicanus*. No obstante estos datos deben ser considerados con precaución, ya que la fidelidad puede ser afectada por diversos factores. Entre ellos se encuentra la disponibilidad de refugios y al respecto se espera una baja fidelidad al haber una mayor disponibilidad de estos, pues en caso de disturbio o alguna modificación en las condiciones del sitio primario los murciélagos pueden ocupar otros lugares disponibles (Trajano 1985, Lewis 1995). En el área existen dos cuevas de tamaño considerable ubicadas aproximadamente a 15km del sitio de

estudio y donde se han observado algunas de las especies encontradas en nuestro trabajo. La presencia de estas cuevas podrían influir en la fidelidad de los murciélagos, pues cualquiera de ellas podría ser usada alternativamente, sobre todo por los mormópidos que pueden volar a gran velocidad y recorrer varios kilómetros durante sus actividades de forrajeo (Batesman & Vaughan 1974, Hopkins *et al.* 2003).

Los murciélagos tuvieron diferencias en la selección de los sitios de percha. Todos los mormópidos utilizan la parte más profunda de la cueva, congregándose en la cámara principal donde la temperatura y humedad ambientales son más altas (>27°C y >99% respectivamente). *Natalus mexicanus* ocupa el pasaje que se conecta a dicha cámara donde también la humedad es alta y la temperatura es cálida, siendo ambas variables muy estables a lo largo del año. Las zonas ocupadas por estos murciélagos poseen condiciones típicas de cuevas de calor, caracterizadas por tener temperaturas de 26-40°C y humedad >90%. Debido a su preferencia por estas condiciones microclimáticas muy a menudo se les ha observado compartiendo los mismos refugios (Silva-Taboada 1979, Arita & Vargas 1995, Ávila-Flores & Medellín 2004, Torres-Flores & López-Wilchis 2010). Dichas preferencias son atribuidas a sus limitadas capacidades termorregulatorias (McNab 1982, Bonaccorso *et al.* 1992) y a que favorecen el desarrollo de los embriones y crías (Tuttle & Stevenson 1982, Rodríguez-Durán 1995).

Por otro lado, *G. soricina*, *G. morenoi*, *M. waterhousii* y *D. rotundus* ocupan las secciones intermedias donde fluyen corrientes suaves de aire, con temperatura y humedad menores y más variables (23.2-28.3°C y 55.1-89.9%). Estos filostómidos aunque pueden vivir en un intervalo más amplio de condiciones microclimáticas, con frecuencia utilizan secciones con menor temperatura y humedad que las ocupadas por los mormópidos (Arita & Vargas 1995, Ávila-Flores & Medellín 2004). Por otra parte, *B. plicata* y *G. sylvestris* usan la cámara adyacente a la entrada 2, zona donde hay buena iluminación, humedad moderada y temperaturas templadas, condiciones que pueden

variar ampliamente en el transcurso del día en comparación con las secciones intermedias. La preferencia de *B. plicata* por estas condiciones no es inusual, pues puede desenvolverse en un amplio intervalo de temperatura y humedad, eligiendo lugares bien o moderadamente iluminados (Arroyo-Cabrales & Jones 1988, Ávila-Flores & Medellín 2004). En tanto, *G. sylvestris* al usar ocasionalmente la cueva percha cerca de las entradas.

La conformación de la comunidad de murciélagos se ve favorecida tanto por el tamaño de la cueva que permite albergar una gran cantidad de individuos, como por su configuración estructural que origina un hábitat heterogéneo para el establecimiento de varias especies. Los pasajes cercanos a las entradas al ser estrechos, retienen la humedad generada por los escurrimientos de agua durante la temporada de lluvias. Por otro lado, las dos entradas facilitan la circulación del aire en las secciones intermedias. Esto junto con la gran variedad de estructuras, pasajes y cámaras de tamaño variable, propician diferencias microclimáticas entre las secciones de la cueva. El pasaje que desemboca en la cámara principal, al ser estrecho y de poca altura funciona como una trampa para la humedad y el calor generado por el metabolismo de los murciélagos y los organismos que se alimentan del guano, de ahí que en esta zona se registraran temperaturas cálidas y una humedad mucho más alta, condiciones que también imperan en la cámara principal.

Al igual que lo observado en otros estudios (Rodríguez-Durán 1995, Rodríguez-Durán & Soto-Centeno 2003), la selección de los sitios de percha en la cueva se da por una estrecha relación entre las características fisiológicas de la especie y las condiciones microclimáticas existentes. El gradiente térmico y de humedad propicia la presencia de varias especies, pues al tener diferencias fisiológicas seleccionan distintas condiciones microclimáticas, lo que contribuye en la segregación espacial dentro de la cueva. También aspectos etológicos, como la poca tolerancia observada entre algunas especies (*N. mexicanus*, *D. rotundus* y *M.*

megalophylla), pueden ser un factor adicional en esta segregación.

Con respecto a la reproducción, los mormópidos y *N. mexicanus* exhibieron un patrón monoéstrico estacional, llevándose a cabo la gestación durante la primera mitad del año y ocurriendo los nacimientos al principio de la temporada de lluvias (junio-julio). De acuerdo a los registros de machos con testículos escrotados, inferimos que en las especies de *Pteronotus* las cópulas suceden de finales de diciembre a finales de febrero, pero la mayoría se dan en enero y principios de febrero. En *M. megalophylla* las cópulas ocurren de finales de noviembre a finales enero, aconteciendo la mayoría en diciembre. En *N. mexicanus* se dan desde finales de noviembre, pero principalmente a finales de diciembre. El patrón reproductivo observado en estos murciélagos también ha sido documentado en otras localidades con selva baja caducifolia (Garrido *et al.* 1984, Adams 1989, García-Hernández 2001, Sánchez-Hernández *et al.* 2002, Quijano 2004, Juárez & Ramírez-Escoto 2010).

Nuestro estudio muestra que los ciclos reproductivos de estos murciélagos insectívoros están muy sincronizados con la temporada de lluvias. Lo anterior se explica si consideramos que en las zonas tropicales la precipitación pluvial es la variable climática más influyente en la disponibilidad de los recursos alimentarios, los cuales a su vez dictaminan el tiempo en que sucede la reproducción. Los murciélagos tienen en relación a otros mamíferos, un largo periodo reproductivo y en general una cría por año (Tuttle & Stevenson 1982), por lo que los nacimientos deben coincidir con la abundancia del alimento para maximizar su éxito reproductivo. La sincronía de estos eventos es crucial, ya que las hembras reasignan más recursos durante la etapa reproductiva sobre todo en la lactancia, periodo en el que tienen más gasto energético (Speakman & Racey 1987, Kurta *et al.* 1990). Por esta razón aumentan el tiempo de búsqueda de alimento y consumen una mayor cantidad de presas para satisfacer su demanda energética (Rydell 1993, Altringham 1996).

En otro trabajo realizado en el área (datos no publicados) registramos un mayor número y biomasa de artrópodos en la temporada de lluvias, lo que concuerda con lo observado en otras localidades con selva baja caducifolia (Janzen & Schoener 1968). Esta mayor disponibilidad de artrópodos permite satisfacer las necesidades energéticas de las hembras lactantes y de los jóvenes que emergen después. En nuestro estudio, la mayoría de los juveniles de los mormópidos y *N. mexicanus* se registraron al final de la temporada de lluvias y principio de la temporada de secas, cuando el alimento es aún abundante, lo que les permite completar su desarrollo y aumentar sus posibilidades de supervivencia. El patrón monoéstrico estacional exhibido por los mormópidos y *N. mexicanus* representa así una estrategia en la que han ajustado el tiempo de los nacimientos para que sucedan en la época de mayor disponibilidad del alimento, la cual ocurre durante los meses de mayor precipitación, con el fin de satisfacer la demanda energética de la lactación y del desarrollo de los juveniles. Esta estrategia reproductiva es común en especies insectívoras que se desenvuelven en hábitats tropicales estacionales (Bradbury & Vehrencamp 1976, McWilliam 1987, Cumming & Bernard 1997).

Glossophaga soricina exhibió un patrón poliéstrico bimodal estacional, teniendo un pico reproductivo a principios de la temporada de secas (noviembre-diciembre) y otro al final de esta temporada (abril-mayo), cuya lactancia se prolonga hasta el principio de las lluvias. Esta especie puede presentar un patrón poliéstrico bimodal estacional o poliéstrico no estacional (Wilson 1979, Álvarez *et al.* 1991), siendo más común el primero, con un pico reproductivo en la temporada seca y otro en lluvias (Fleming *et al.* 1972, Willig 1985, Ramírez-Pulido *et al.* 1993, Estrada & Coates-Estrada 2001) u ocurriendo ambos picos en lluvias (Zortea 2003). La estrategia exhibida en nuestro estudio es un poco diferente a lo reportado en la literatura y se explica si tomamos en cuenta la gran flexibilidad alimentaria de este murciélago, pues puede consumir néctar, polen, frutos o insectos (Gardner 1977, Sánchez-Casas & Álvarez

2000). En las selvas caducifolias la floración sucede con mayor frecuencia en la temporada de secas, mientras que la fructificación ocurre principalmente en la de lluvias (Humphrey & Bonaccorso 1979), lo que concuerda con observaciones realizadas en el área. Inferimos que en la temporada de secas podría alimentarse principalmente de néctar y polen al haber una mayor disponibilidad de recursos florales, satisfaciendo las necesidades energéticas del primer pico reproductivo. Al disminuir estos recursos al final de esta temporada, es probable que consuma una mayor cantidad de frutas e insectos que están más disponibles en la de lluvias, cubriendo así las necesidades energéticas del segundo pico. Lo anterior es viable, ya que *G. soricina* puede ajustarse a los cambios en los recursos alimentarios con el fin de que las hembras tengan acceso a fuentes potenciales de alimento, especialmente en la lactancia. Diversos estudios aportan evidencia a lo anterior, al registrar una mayor cantidad de hembras lactantes en los periodos de mayor abundancia de frutas y/o néctar-polen (Bonaccorso 1979, Ramírez-Pulido *et al.* 1993, Estrada & Coates-Estrada 2001, Zortea 2003). No obstante, estas inferencias necesitan ser corroboradas.

Para *M. waterhousii* los datos sugieren un patrón reproductivo continuo, ocurriendo los nacimientos y las cópulas a lo largo del año. Esto difiere del patrón monoéstrico estacional que despliegan poblaciones más norteñas en hábitats áridos, donde las cópulas suceden en otoño y los nacimientos en primavera-verano (Anderson 1969). La estrategia reproductiva mostrada en nuestro estudio podría relacionarse con una menor estacionalidad de los recursos alimentarios en la zona, por lo que tendrían alimento disponible a lo largo del año y en consecuencia, no tienen que restringir la reproducción a un tiempo determinado. En cuanto a *D. rotundus*, la presencia de colonias formadas por jóvenes y adultos a lo largo del año concuerda con un patrón poliéstrico continuo, favorecido por las actividades ganaderas que están muy extendidas en la zona. Este patrón ha sido

reportado ampliamente en otras localidades (Greenhall *et al.* 1983).

Nuestro estudio muestra que la cueva mantiene tanto una gran riqueza de especies como una gran abundancia de murciélagos. También demuestra que es usada como refugio de maternidad por siete especies y es usada activamente a lo largo del año como refugio diurno. Considerando que en México son pocas las cuevas que resguardan tanto una gran riqueza como una gran abundancia de quirópteros (Arita 1993, Martínez-Coronel *et al.* 1996, Escalona-Segura *et al.* 2002, Torres-Flores & López-Wilchis 2010), la cueva El Salitre representa uno de los sitios más importantes en la conservación de estos organismos en México. Asimismo regionalmente es muy relevante, ya que en el oeste de México son escasos los sitios con estas características. Su valor aumenta si consideramos que es habitada principalmente por especies insectívoras que forman colonias de miles de individuos, lo que contribuye de forma importante en la regulación de las poblaciones de insectos en la zona. Por las razones mencionadas es necesario conservarla, con el fin de mantener la diversidad biológica que posee.

La cueva enfrenta algunos problemas para su conservación. Al estar ubicada en una zona arqueológica, es visitada con regularidad para fines turísticos o recreativos y de manera ocasional para la extracción de guano; además los lugareños tienen planes para facilitar el acceso a la cueva. Estas actividades ocasionarían un gran disturbio en las colonias de murciélagos, tal como se constató en febrero y marzo del 2005 al observar un menor número de murciélagos en las secciones donde apenas había sido extraído el guano. Otro problema es la conversión de la vegetación original, pues gran parte de la selva circundante ha sido removida para el establecimiento de cultivos y ranchos ganaderos. Los resultados del presente estudio pueden servir como base para el establecimiento de planes de manejo de la cueva, con el fin de minimizar los efectos sobre la comunidad de murciélagos y asegurar su conservación.

AGRADECIMIENTOS

A Tania Hernández Cano por su ayuda en el trabajo de campo, así como a varios estudiantes que colaboraron al inicio. A las autoridades y gente del poblado Los Ortices por su hospitalidad, sobre todo a Carlos Vega por permitirnos usar las instalaciones de la Oficina Ejidal en nuestra estancia, y especialmente a Marisela Ortiz y su familia por las atenciones hacia nuestro equipo de trabajo. A los revisores anónimos que con sus comentarios y observaciones contribuyeron a mejorar el manuscrito. Beca para estudios de Maestría (No. 172705) por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología fue otorgada a José Williams Torres-Flores. Los viajes al área de estudio fueron financiados por la Universidad Autónoma Metropolitana y Cleveland Metro Park Zoo (apoyos otorgados a Ricardo López-Wilchis).

RESUMEN

Estudiamos la ecología poblacional y reproducción de algunas especies de murciélagos presentes en una cueva del oeste de México. Entre agosto 2003-marzo 2005 capturamos 16 409 individuos de los cuales 86.7% pertenecieron a miembros de la familia Mormoopidae, 7.4% a Phyllostomidae, 5.8% a *N. mexicanus* y 0.1% a *B. plicata*. Los números poblacionales de las especies varían notablemente a lo largo del año y entre temporadas. Segregación sexual durante la época reproductiva sucede en *Pteronotus* y *N. mexicanus*. Los mormópidos y *N. mexicanus* ocuparon las partes más profundas de la cueva donde imperan temperaturas >25.8°C y humedad >99%. Los filostómidos ocuparon las secciones intermedias con temperaturas de 23.2-28.3°C y humedad de 74-89.9%; *B. plicata* y *G. sylvestris* ocuparon una cámara con temperatura de 23.2°C y humedad del 84.2%. Los mormópidos y *N. mexicanus* exhibieron un patrón monoéstrico estacional, *G. soricina* presentó un patrón poliéstrico bimodal estacional y *M. waterhousii* exhibió un patrón reproductivo continuo. Nuestros resultados indican un reemplazamiento estacional entre varias especies, así como movimientos estacionales hacia otras cuevas. La selección de los sitios de percha esta ligada a las condiciones microclimáticas del refugio y la fisiología de las especies. La reproducción de las especies insectívoras esta influida por la precipitación que determina la disponibilidad del alimento.

Palabras clave: murciélagos cavernícolas, ecología poblacional, selección de sitios de percha, reproducción, estacionalidad, selva baja caducifolia, México.

REFERENCIAS

- Adams, J.K. 1989. *Pteronotus davyi*. Mam. Species 346: 1-5.
- Altringham, J.D. 1996. Bats: Biology and Behavior. Oxford, Oxford, Inglaterra.
- Alvarez, J., M.R. Willig, J.K. Jones Jr. & W.D. Webster. 1991. *Glossophaga soricina*. Mam. Species 379: 1-7.
- Álvarez, T., S.T. Álvarez-Castañeda & J.C. López-Vidal. 1994. Claves para murciélagos mexicanos. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., La Paz, Baja California Sur, México.
- Anderson, S. 1969. *Macrotus waterhousii*. Mam. Species 1: 1-4.
- Anthony, E.L.P. 1988. Age determination in bats, p. 47-58. In T.H. Kunz (ed.). Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. Smithsonian Institute, Washington D.C., EEUU.
- Arita, H.T. 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. J. Mammal. 74: 693-702.
- Arita, H.T. & J.A. Vargas. 1995. Natural history, interspecific association, and incidence of cave bats of Yucatan, Mexico. Southwest. Nat. 40: 29-37.
- Arroyo-Cabrales, J. & J.K. Jones Jr. 1988. *Balantiopteryx plicata*. Mam. Species 301: 1-4.
- Ávila-Flores, R. & R.A. Medellín. 2004. Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by Mexican bats. J. Mammal. 85: 675-687.
- Bateman, G.C. & T.A. Vaughan. 1974. Nightly activities of mormoopid bats. J. Mammal. 55: 45-65.
- Boada, C., S. Burneo, T. de Vries & D.S. Tirira. 2003. Notas ecológicas y reproductivas del murciélago rostro de fantasma *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en San Antonio de Pichincha, Pichincha, Ecuador. Mastozool. Neotrop. 10: 21-26.
- Bonaccorso, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. Bull. Florida State Mus. Biol. Sci. 24: 359-408.
- Bonaccorso, F.J., A. Arends, M. Genoud, D. Canton & T. Morton. 1992. Thermal ecology of mustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. J. Mammal. 73: 365-378.
- Bradbury, J.W. 1977. Social organization and communication, p. 1-72. In W.A. Wimsatt (ed.). Biology of bats. Academic, Nueva York, EEUU.

- Bradbury, J.W. & S.L. Vehrencamp. 1976. Social organization and foraging in emballonurid bats. I. Field studies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1: 337-381.
- Cumming, G.S. & R.T.F. Bernard. 1997. Rainfall, food abundance and timing of parturition in African bats. *Oecologia* 111: 309-317.
- Escalona-Segura, G., J.A. Vargas-Contreras & L. Interián-Sosa. 2002. Registros importantes de mamíferos para Campeche, México. *Rev. Mexic. Mastozool.* 6: 99-103.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 17: 626-646.
- Flemming, T.H., E.T. Hooper & D.E. Wilson. 1972. Three Central American bats communities structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology* 53: 555-569.
- García-Hernández, C. 2001. Patrón reproductivo del murciélago *Pteronotus personatus* (Chiroptera: Mormoopidae) en un ambiente de selva baja caducifolia en el estado de Puebla. Tesis de Licenciatura, UNAM, México D.F., México.
- Gardner, A.L. 1977. Food habits, p. 293-350. *In* R.J. Baker, J.K. Jones Jr. & D.C. Carter (eds.). *Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae*. Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ. 13: 1-364.
- Garrido, R.D., P.S. Fuentes, M.B. Gasca & S.V. Juárez. 1984. Patrón de reproducción del murciélago insectívoro *Pteronotus parnelli mexicanus* Millar, 1902 (Chiroptera: Mormoopidae). *Rev. Biol. Trop.* 32: 253-262.
- Graham, G.L. 1988. Interspecific association among Peruvian bats at diurnal roosts and roost sites. *J. Mammal.* 69: 711-720.
- Greenhall, A.M., G. Joermann & U. Schmidt. 1983. *Desmodus rotundus*. *Mam. Species* 202: 1-6.
- Gregorin, R. & L. de F. Mendes. 1999. On Chiroptera (Emballonuridae, Phyllostomidae, Natalidae) of two caves at Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Iheringia, Série Zool.* 86: 121-124.
- Happold, D.C.D. & M. Happold. 1990. Reproductive strategies of bats from Africa. *J. Zool.* 222: 557-583.
- Hill, J.E. & J.D. Smith. 1984. *Bats: A natural history*. University of Texas, Austin, Texas, EEUU.
- Hintze, J. 2007. Number cruncher statistical system (NCSS) Statistical software. Kaysville, Utah, EEUU.
- Hopkins, H.L., C. Sánchez-Hernández, M.L. Romero-Almaraz, L.M. Gilley, G.D. Schnell & M.L. Kennedy. 2003. Flight speeds of four species of Neotropical bats. *Southwest. Nat.* 48: 711-714.
- Humphrey, S.R. & F.J. Bonaccorso. 1979. Population and Community ecology, p. 409-441. *In* R.J. Baker, J.K. Jones Jr. & D.C. Carter (eds.). *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ. 16: 1-441.
- Janzen, D.H. & T.W. Schoener. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49: 96-110.
- Jerret, D.P. 1979. Female reproductive patterns in non-hibernating bat. *J. Reprod. Fert.* 56: 369-378.
- Juárez, L.A.C. & M. Ramírez-Escoto. 2010. Patrón reproductivo del murciélago *Pteronotus parnelli*. Correlación con aspectos histológicos del ovario, p. 139-144. *In* F.A. Cervantes, Y. Hortelano-Moncada & J. Vargas-Cuenca (eds.). 60 Años de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM. Aportaciones al Conocimiento y Conservación de los Mamíferos Mexicanos. Instituto de Biología, UNAM, México D.F., México.
- Kunz, T.H. 1982. Roosting ecology of bats, p. 1-55. *In* T.H. Kunz (ed.). *Ecology of bats*. Plenum, Nueva York, EEUU.
- Kurta, A., T.H. Kunz & K.A. Nagy. 1990. Energetics and water flux of free-ranging big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during pregnancy and lactation. *J. Mammal.* 71: 59-65.
- Lewis, S.E. 1995. Roost fidelity of bats: a review. *J. Mammal.* 76: 481-496.
- López-Wilchis, R. & J.W. Torres-Flores. 2005. Especies de murciélagos presentes en la cueva "El Salitre", Colima, México. *Vertebr. Mexic.* 17: 7-12.
- Martínez-Coronel, M., M.G. Pérez & J.P. Albores. 1996. Los murciélagos de la cueva "Los Laguitos". Su importancia biológica y social. *Invest. Cienc. Artes Chiapas* 1: 10-18.
- Martino, G.A., J. Aranguren & A. Arends. 1997. Los quirópteros asociados en la cueva de Piedra Honda (Península de Paraguana, Venezuela): su importancia como reserva biológica. *Act. Cient. Venez.* 48: 182-187.

- McNab, B. K. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats, p. 151–196. *In* T. H. Kunz (ed.). *Ecology of Bats*. Plenum, Nueva York, EEUU.
- McWilliam, A.N. 1987. The reproductive and social biology of *Coleura afra* in a seasonal environment, p. 324-350. *In* M. Fenton, P. Racey & M.V. Rayner (eds.). *Recent Advances in the Study of Bats*. Cambridge, Cambridge, Inglaterra.
- Medellín, R.A., H.T. Arita & O. Sánchez. 2008. Identificación de los murciélagos de México: clave de campo. Instituto de Ecología, UNAM, México D.F., México.
- Quijano, R.H. 2004. Aspectos poblacionales de *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en un ambiente de selva baja caducifolia en el estado de Puebla. Tesis de Licenciatura, UNAM, México D.F., México.
- Racey, P.A. 1982. Ecology of bat reproduction, p. 57-104. *In* T.H. Kunz (ed.). *Ecology of bats*. Plenum, Nueva York, EEUU.
- Racey, P.A. 1988. Reproductive assessment in bats, p. 31-45 *In* T.H. Kunz (ed.). *Ecological and Behavioural Methods for the Study of Bats*. Smithsonian Institute, Washington D.C., EEUU.
- Racey, P.A. & A.C. Entwistle. 2000. Life-history and reproductive strategies of bats, p. 363-414. *In* E.G. Crichton & P.H. Kruntzsch (eds.). *Reproductive Biology of Bats*. Academic, Londres, Inglaterra.
- Ramírez-Pulido, J., M.A. Armella & A. Castro-Campillo. 1993. Reproductive patterns of three neotropical bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Guerrero, Mexico. *Southwest. Nat.* 38: 24-29.
- Rodríguez-Durán, A. 1995. Metabolic rates and thermal conductance in four species of Neotropical bats roosting in hot caves. *Comp. Biochem. Physiol.* 110: 347-355.
- Rodríguez-Durán, A. 1998. Nonrandom aggregations and distribution of cave-dwelling bats in Puerto Rico. *J. Mammal.* 79: 141-146.
- Rodríguez-Durán, A. & J.A. Soto-Centeno. 2003. Temperature selection by tropical bats roosting in caves. *J. Therm. Biol.* 28: 465-468.
- Rydell, J. 1993. Variation in foraging activity of an aerial insectivorous bat during reproduction. *J. Mammal.* 74: 503-509.
- Sánchez-Casas, N. & T. Álvarez. 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Act. Zool. Mexic.* 81: 23-62.
- Sánchez-Hernández, C., M.L. Romero-Almaraz & M.A. Gurrola-Hidalgo. 2002. *Natalus stramineus saturatus* (Dalquest y Hall, 1949), p. 403-405. *In* F.A. Noguera, J.H. Vega Rivera, A.N. García-Aldrete & M. Quesada-Avendaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, México D.F., México.
- Silva-Taboada, G. 1979. Los murciélagos de Cuba. Academia, La Habana, Cuba.
- Singh, U.P. & A. Krishna. 1997. A mini review on the female chiropteran reproduction. *J. Endocrinol. Reprod.* 1: 1-19.
- Speakman, J.R. & P.A. Racey. 1987. The energetics of pregnancy and lactation in the brown long-eared bat, *Plecotus auritus*, p. 367-393. *In* M.B. Fenton, P.A. Racey & J.M.V. Rayner (eds.). *Recent Advances in the Study of Bats*. Cambridge, Cambridge, Inglaterra.
- Speakman, J.R. & D.W. Thomas. 2003. Physiological ecology and energetics of bats, p. 430-492. *In* T.H. Kunz & M.B. Fenton (eds.). *Bat Ecology*. University of Chicago, Chicago, EEUU.
- Torres-Flores, J.W. & R. López-Wilchis. 2010. Condiciones microclimáticas, hábitos de percha y especies asociadas a los refugios de *Natalus stramineus* en México. *Act. Zool. Mexic.* 26: 191-213.
- Trajano, E. 1985. Ecología de populações de morcegos cavernícolas em uma região cárstica do sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 5: 255-320.
- Trajano, E. & E.A. Gimenez. 1998. Bat community in a cave from eastern Brazil, including a new record of *Lionycteris* (Phyllostomidae, Glossophaginae). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 33: 69-75.
- Tuttle, M.D. & D.E. Stevenson. 1981. Variation in the cave environment and its biological implications, p. 46-59. *In* R. Stitt (ed.). *Cave Gating: a Handbook*. National Speleological Society, Albuquerque, Nuevo Mexico, EEUU.
- Tuttle, M.D. & D.E. Stevenson. 1982. Growth and survival of bats, p. 105-150. *In* T.H. Kunz (ed.). *Ecology of bats*. Plenum, Nueva York, EEUU.
- Vargas, J.A. 1998. Factores microclimáticos y selección del refugio diurno por murciélagos cavernícolas en Gómez Farias, Tamaulipas. Tesis de Maestría, UNAM, México D.F., México.

- Williams, S.L. & H.H. Genoways. 2007. Subfamily Phyllostominae Gray, 1825, p. 255-300. *In* A.L. Gardner (ed.). *Mammals of South America*. University of Chicago, Chicago, EEUU.
- Willig, M.R. 1985. Reproductive patterns of bats from Caatingas and Cerrado biomes of Northeast Brazil. *J. Mammal.* 66: 668-681.
- Wilson, D.E. 1979. Reproduction in Neotropical bats, p. 317-378. *In* R.J. Baker, J.K. Jones Jr. & D.C. Carter (eds.). *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ. 16: 1-441.
- Zar, H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Nueva Jersey, EEUU.
- Zortea, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. *Braz. J. Biol.* 63: 159-168.