



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Selección de refugio por *Desmodus rotundus* e
interacciones interespecíficas.**

T E S I S

Que para obtener el título de:

Biólogo

P R E S E N T A

Alma Rosa Moreno Pérez



DIRECTOR DE TESIS:
DR. RODRIGO A. MEDELLÍN LEGORRETA

Ciudad Universitaria, CD.MX. 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Selección de Refugio por *Desmodus rotundus* e interacciones interespecíficas.

Si no sabes cómo arreglarlo, por favor deja de romperlo...

(Severn Suzuki, 1992 hablando del equilibrio ecológico)



PRESENTACIÓN

Este escrito se divide en cuatro capítulos, cada uno con fines particulares. En el capítulo uno se hace una introducción general y se presentan los objetivos e hipótesis de los siguientes capítulos. En el segundo y tercer capítulo se abordan temas más específicos sobre la temperatura en los refugios seleccionados por dos especies comunes de murciélagos y sobre la interacción en la selección de refugios, respectivamente. Cada capítulo cuenta con sección de introducción, métodos, resultados, discusiones y conclusiones. El capítulo final es una síntesis de toda la información generada y da una conclusión general así como recomendaciones a futuro.



AGRADECIMIENTOS

La experiencia de pertenecer al Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres es uno de los regalos más grandes que me ha dado la vida académica. Agradezco infinitamente a Rodrigo Medellín por haberme aceptado en su taller, por abrir mis ojos al mundo de los murciélagos y haberme contagiado su locura por conocerlos y protegerlos. A Ana Ibarra por enseñarme a capturar y sacar de la red a mi primer murciélago. A Ivar Vleut por la amistad, el apoyo moral, intelectual, por presentarme al Rey Murciélago y por las mejores experiencias en la selva de Calakmul. A Ceci Vargas por ser mi compañera de aventuras en campo y en la vida; la tesis y la vida en el laboratorio no hubiera sido lo mismo. A Luis Viquez, quien siempre me estuvo apoyando moral y académicamente. A Begoña Iñárritu que me echó la mano en campo y en el laboratorio. También agradezco a los alumnos nuevos; espero que acaben sus tesis muy pronto.



Mi trabajo de campo hubiera sido imposible sin el apoyo de toda la gente del Rancho Las Margaritas: Juanita, Doña Licha (que nos hacía de comer todos los días) y al guía infalible, Don Benigno.

A la gente del laboratorio de Conducta de la Dra. Robyn, en particular a Peter Szenczi.



Esta tesis tuvo el apoyo económico de Bioconciencia, sin el cual no hubiera sido posible la realización de este estudio. Al igual que al proyecto CONACYT-Ciencia Básica 80275 "Ecología, dinámica y patogenicidad de la rabia en comunidades de murciélagos". Mil gracias.

A mis compañeros de la facultad, que sin ellos no hubiera sido lo mismo. A Daniel Santillán, pues gracias a él entré a este laboratorio; a Eric Moreno que, junto con Carolina Jacobson, tuvimos excelentes momentos juntos. A Alfonso Martínez, Rigel, Bismark, Barbie y a todos mis compañeritos que siempre estaban bien puestos para cualquier reventón.



Por último (y más importante), agradezco a mis padres por todo el apoyo y su comprensión por todas esas reuniones y eventos familiares importantes que dejé de lado por estar metida en la selva, el desierto, el bosque y los congresos. A Cris y a Dany, que los quiero montones, siempre me inspiran y les comparto lo que aprendo. A Toño, que aunque está lejos, siempre está ahí para dar buenos consejos.

A todos esos pequeños héroes anónimos que me echan porras, me han dado zapes, ánimos y me apoyan en todo lo que hago y me escuchan cuando les cuento todo acerca de los murciélagos.





Resumen General

La selección de refugio tiene implicaciones muy importantes para el desarrollo de la vida de los murciélagos. En los murciélagos de zonas Neotropicales no se ha estudiado a fondo la ecología de la selección de refugios. Con este estudio se amplía el conocimiento de la ecología de refugios del murciélago vampiro común (*Desmodus rotundus*), el cual se ha convertido en una especie muy abundante a partir de la introducción del ganado a América y al ser tan abundante comparte refugio con muchas otras especies de murciélagos no hematófagos. Se sabe que la temperatura es uno de los factores importantes para la selección del sitio de refugio adecuado, pero hay muchos otros factores tanto bióticos como abióticos que pueden afectar dicha selección. En este estudio se analizaron las diferencias de temperatura entre los sitios ocupados por *D. rotundus* y *Carollia sowelli*, una especie frugívora, en cuevas del estado de Puebla. Se realizaron pruebas de selección de refugio en jaulas de vuelo para cada especie y en interacción de especies. Adicionalmente, se analizaron las interacciones interespecíficas durante las mismas pruebas. Dentro de las cuevas se observaron diferencias significativas de temperatura entre los sitios ocupados por *D. rotundus* y *Carollia sowelli*, donde la Temperatura mínima promedio es mayor en refugios ocupados por la especie hematófaga. En las pruebas de selección de refugio se observó que ambas especies ocuparon el refugio óptimo cuando se encontraban separadas. La especie que ocupó con mayor frecuencia el refugio óptimo durante las pruebas de interacción de especies fue *D. rotundus* mostrando ser significativamente más agresivo durante la selección de refugio. Lo cual indica que *D. rotundus* desplaza a *C. sowelli* del refugio óptimo por medio de comportamiento agresivo.

Palabras Clave: Murciélago vampiro, *Carollia sowelli*, temperatura, cuevas.



General Abstract

Roost selection has important implications for the development and survival of bats. There is very little information about the roosting ecology of Neotropical bats. This study aims to broaden the knowledge about roost ecology of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*), which has become a very abundant species after the introduction of cattle to America. Due to its high abundance, it shares roosts with many other bat species that are non-hematophagous. Temperature is known to be one of the most important factors for the selection of a suitable roost site, but there are many other biotic and abiotic factors that could affect the selection. We analysed the differences in temperature among roost sites occupied by *D. rotundus* y *C. sowelli*, a frugivorous bat, in caves of the state of Puebla in Mexico. Additionally, we carried out roost selection tests with artificial roosts in an experimental setup with both species, isolated as well as in interaction and we analysed the interspecific interactions during the interaction tests. We found significant differences in temperature between the sites occupied by *D. rotundus* and *C. sowelli*. Where, the average minimum temperature was significantly higher in roosts occupied by the vampire bat. From the roost selection tests we observed that both species preferred the optimal roost when isolated, but when both species were simultaneously introduced into the experimental setup the species that occupied the optimal roost was *D. rotundus*, being significantly more aggressive during roost selection. This indicates that *D. rotundus* displace *C. sowelli* from the optimal roost, with aggressive behaviour.

Key words: Vampire bat, *Carollia sowelli*, temperature, caves.



Introducción General y Objetivos

Introducción general

Después de los roedores, los murciélagos (Orden Chiroptera) son los mamíferos con mayor diversidad de especies en el mundo. Están agrupados en 20 familias y cuentan con más de 1,300 especies (Fenton y Simmons 2014; Fig. 1.1). Son los únicos mamíferos voladores, con una antigüedad de más de 53 millones de años y habitan todos los continentes con excepción de la Antártida y viven en prácticamente todos los ecosistemas y ocupan casi todos los gremios tróficos (Simmons, 2008). Esto los coloca en un lugar muy importante ecológicamente, pues proveen de servicios ecosistémicos indispensables (Altringham 2011; Kunz y Fenton 2003). Los murciélagos participan en procesos de polinización, dispersión de semillas, e inclusive como depredadores y control de plagas (Boyles et al. 2011; Cleveland et al. 2006). Por ejemplo, el murciélago guanero (*Tadarida brasiliensis*) forma colonias de varios millones de individuos en las que cada millón de murciélagos consume alrededor de diez toneladas de insectos por noche, convirtiéndose en un



Figura 1.1. Diversidad de murciélagos tropicales
Foto: BBC London, The Bat Man of Mexico



método de control de plagas muy eficaz y ecológico (Cleveland et al. 2006; Federico et al. 2008). O el murciélago magueyero menor (*Leptonycteris yerbabuena*), el cual poliniza el agave tequilero (*Agave tequilana*), entre muchas otras especies de plantas ecológica y económicamente importantes para el país (Arizaga et al. 2000; Eguiarte y González 2007; Galicia 2013; Lauson 2000). O las múltiples especies de murciélagos que regeneran las selvas tropicales al dispersar de 2 a 5 veces más semillas que las aves (Altringham 2011; Hill y Smith 1984; Medellín et al. 2008). Algunos murciélagos carnívoros (*Vampyrum spectrum* o *Chrotopterus auritus*) fungen como depredadores e inclusive los tan mitificados murciélagos vampiro han contribuido en el campo de la medicina pues a partir de la sustancia en su saliva (activador del plasminógeno) se sintetizó un medicamento para tratar la trombosis (Tellgren-Roth et al. 2009) la cual ha mejorado e incluso salvado la vida de muchas personas.

En general, los murciélagos son elementos muy importantes para mantener el buen funcionamiento de los ecosistemas y a su vez son una gran herramienta para evaluar el estado de conservación de los mismos (Kunz et al. 2011). Desafortunadamente, por causa de la desinformación y mitificación del comportamiento de estos mamíferos nocturnos, la gente, principalmente quienes se dedican a la ganadería, por miedo de enfermedades como la rabia, la gente ha intentado exterminarlos afectando directamente uno de los recursos más importantes para ellos: sus refugios (Muñoz-Lacy 2010). Lamentablemente, muchas veces este control de las poblaciones que intenta estar dirigido hacia los murciélagos vampiros, también afecta a otras especies benéficas (Mayen 2003). En Brasil, por ejemplo, en los años sesenta más de 8000 cuevas fueron destruidas (Mayen 2003). Sin embargo, al ser un recurso frecuentemente compartido por varias especies, esta destrucción afecta directamente a otras especies que son muy importantes para la provisión de servicios ecosistémicos (; Kunz 1982; Kunz et al. 2012'; Mayen 2003). Como el caso de vandalismo que sufrió una cueva de maternidad de *C. sowellii* y *Glossophaga soricina*, dos



especies frugívoras que compartían el refugio con *D. rotundus* en la llevábamos a cabo otros estudios. En dicha cueva prendieron cohetes y ahuyentaron y mataron a muchos murciélagos, principalmente frugívoros, siendo los murciélagos hematófagos los primeros en regresar y los frugívoros los últimos en recuperarse (obs. pers).

El murciélago vampiro común (*Desmodus rotundus*; Fig. 1.2) es llamado así por alimentarse únicamente de sangre de otros animales. Pertenece a la familia Phyllostomidae, subfamilia Desmodontinae, que incluye tres especies: *Diphylla ecaudata*, *Diaemus youngii* y *Desmodus rotundus*. En general todos los murciélagos y en especial los murciélagos vampiro tienen mala fama en el mundo debido a los mitos y leyendas que los muestran como seres malignos. Un claro ejemplo es la asociación con el legendario Conde Drácula (Stocker 1897) aunque la famosa novela no tiene nada que ver con los verdaderos murciélagos hematófagos que sólo viven en el continente americano.



Figura 1.2. Murciélago vampiro común: *Desmodus rotundus*

Foto: Alma Moreno



Figura 1.3. Grupo de *D. rotundus* utilizando una cueva como refugio

Desmodus rotundus es un murciélago generalista al elegir el tipo de refugio, aunque en México, por la gran disponibilidad de cuevas (Fig. 1.3), estas se representan uno de sus principales refugios, las cuales las ocupan generalmente en grupos reducidos de entre 20 y 100 individuos (Arita 1993; Flores Crespo et al.



1972; Wilkinson 1988), aunque en Brasil se tienen registros de colonias de hasta 5,000 individuos (Wilkinson 1988). Las colonias de *D. rotundus* usualmente ocupan la sección más alta y oscura de los agujeros en los árboles y en las partes más profundas de las cuevas (Murciélagos vampiro dentro de una cueva; (Arita y Vargas 1995). En refugios que contienen más de una especie la posición en sitios óptimos de los refugios es mantenido por medio de mordidas agresivas (Fleming 1988; Turner 1975).

A partir de la introducción del ganado a América las poblaciones del murciélago vampiro común han aumentado considerablemente, convirtiéndose en una de las especies más abundantes con una distribución muy amplia en el Neotrópico (Greenhall, 1985; ver Fig. 1.4), lo que permite estudiarla en gran detalle.

Como todos los mamíferos, los murciélagos vampiros pueden llegar a ser transmisores de



la rabia y por alimentarse de sangre de ganado, existe la posibilidad de infectarlos con el virus



(Muñoz-Lacy 2010). Estudios más recientes prueban que los individuos pueden tener contacto con el virus, pero no desarrollan la enfermedad (Torres-Cortés 2010). La vacunación del ganado contra la rabia puede ser una solución para este problema, pero ha sido poco aplicado en algunas zonas de México (Muñoz-Lacy 2010). Otra solución para controlar las mordidas de los murciélagos hematófagos al ganado ha sido eliminar a todos los murciélagos destruyendo los refugios con explosivos o fuego, lo cual, como se mencionó anteriormente no es una opción viable.

Otra especie de murciélago muy abundante en el Neotrópico que comparte la distribución y frecuentemente los refugios con *D. rotundus* es *Carollia sowelli* (Murciélago cola corta de sowelli; Fig. 1.5), una especie frugívora generalista, que pertenece a la familia Phyllostomidae, subfamilia Carollinae (Fleming 1988). Se distribuye desde San Luis Potosí, México hasta Panamá y es generalista también al elegir el tipo de refugio, pues utiliza cuevas, huecos en los árboles o construcciones abandonadas (Fleming 1988). Comparte refugio con otras especies siendo las más comunes, además de *D. rotundus*, *Glossophaga soricina*, *Pteronotus davyi* y *Natalus mexicanus* (Kunz 1982; Rodríguez-Durán 1998).



Figura 1.5. *Carollia sowelli* refugiándose dentro de una cueva

Es muy importante para la conservación de los murciélagos conocer las condiciones que influyen en la selección de refugios, dado que estos son esenciales para su supervivencia, pues proveen un ambiente estable de protección contra factores bióticos y abióticos y facilitan ciertas interacciones intra e interespecíficas (Dechmann et al. 2004; Kunz 1982; Kunz y Fenton 2003; Rodríguez-Durán 1998; Sedgely y Donnell 1999; Sedgely y O'Donnell 1998). A pesar de las implicaciones tan importantes que tienen los refugios en la vida de los murciélagos estos no han sido estudiados tan a fondo en zonas tropicales como lo han hecho en las zonas templadas



(Aguirre et al. 2003; Sedgeley y Donnell 1999)). Por lo tanto el estudio de la ecología de la selección de refugios de las especies, juega un papel muy importante para sentar bases para realizar planes de manejo o para establecer estrategias de conservación, como ya se ha hecho en zonas templadas (Brigham y Fenton 1986; Sedgeley y O'Donnell 1998; Vonhof y Barday 1996; Willis y Brigham 2004).

Dentro de los refugios es común que se formen grupos de murciélagos, generalmente segregados por especies, pero en ocasiones también se segregan por sexos de una sola especie (principalmente en la época reproductiva) o por nivel jerárquico (Bateman y Vaughan 1974; Brunet y Medellín 2001; Churchill 1991; García Rawlins 2011). De hecho, la forma en la que los grupos de murciélagos se ensamblan dentro de las cuevas tiene que ver con los requerimientos específicos y con las interacciones sociales principalmente (Kerth et al. 2001; Kerth 2008).

Se tienen algunas observaciones de que *D. rotundus* es agresivo y que ocupa lugares más oscuros dentro de los refugios (Wohlgenant 1994). Comparado con la otra especie relativamente abundante de murciélago hematófago (*Diphylla eucaudata*), *D. rotundus* se caracteriza porque evita el acercamiento a los humanos y es mucho más agresivo al defenderse cuando es capturado, golpeando con las alas, mordiendo todo lo que esté a su alcance y vocalizando fuertemente y, aunque en cautiverio no hay comportamiento agonista, entre miembros del mismo los machos del grupo residente excluyen con persecuciones a los machos satélites (Delpietro y Russo 2002). También se tienen observaciones de que *D. rotundus* ocupa monoespecíficamente pasajes subterráneos cerca de cuevas donde habitan otras especies, las cuales comparten refugio entre ellas, pero no con *D. rotundus* (Trapido, 1946). En cautiverio los grupos de *D. rotundus* eligen el sitio más oscuro y los subgrupos que se forman tienden a agregarse únicamente cuando la temperatura desciende (DelPietro y Russo 2002).



Este estudio aporta elementos para entender la ecología de refugios en dos especies abundantes del Neotrópico, así mismo brinda información sobre la preferencia de temperaturas de dichas especies en cuevas y sobre las interacciones interespecíficas que ocurren dentro de las mismas. Y aunque la conservación normalmente se enfoca en las especies de murciélagos menos abundantes, la investigación de la historia evolutiva y la ecología de especies comunes y abundantes pueden ser de gran utilidad para dirigir la investigación hacia otras especies menos comunes o incluso en peligro de extinción (Agosta 2002).

Objetivos e hipótesis

El objetivo general de esta tesis es aportar información sobre algunos parámetros de la selección de los refugios y las interacciones interespecíficas en *Desmodus rotundus* y *Carollia sowelli*. Por otra parte, los objetivos que se formulan para cada capítulo son los siguientes:

CAPITULO II:

- Evaluar la diferencia en temperaturas entre los micrositios ocupados por *D. rotundus* y sitios ocupados por *C. sowelli* dentro de las cuevas compartidas.

CAPITULO III:

- Evaluar la selección de refugio para las especies *D. rotundus* y *C. sowelli* por separado y en interacción en jaulas de vuelo.
- Describir las interacciones interespecíficas entre las dos especies en la selección de refugio artificial.

Las hipótesis que se formulan en cada uno de los capítulos son las siguientes:



CAPITULO II:

- Existirán diferencias significativas entre las temperaturas de los micrositios utilizados por las dos especies dentro de las cuevas compartidas.
- *Desmodus rotundus* ocupará lugares dentro de las cuevas con temperatura significativamente más alta que los sitios ocupados por *C. sowell*.

CAPITULO III:

- En cautiverio, en pruebas de selección de refugio por especie, cada especie seleccionará el refugio con las condiciones de temperatura más cercanas a la zona termoneutral.
- Al encontrarse las dos especies en interacción, la presencia de *D. rotundus* en el refugio óptimo provocará un cambio en la selección de refugio de *C. sowelli* por el refugio con temperaturas subóptimas.

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el municipio de Hueytamalco que se encuentra en la sierra nororiental del estado de Puebla (Fig. 1.6) a 500 m.s.n.m. con un clima cálido húmedo con lluvias intensas en verano, que corresponde a la fórmula climática Am [clasificación de Köppen] (Arriaga et al. 2000). La precipitación pluvial anual es de 1,500 a 2,000 mm. (Arriaga et al. 2000) y la temporada seca es de 2 a 3 meses (Domínguez et al. 1991, Challenger 1998). Las lluvias entre verano e invierno son mayores al 18% anual, la temperatura media anual es mayor a 18° C, la temperatura del mes más frío es menor de 18° C y la temperatura del mes más caliente es mayor a 22° C (Arriaga et al. 2000).

El área de estudio tiene un paisaje altamente fragmentado, la mayor parte del uso de suelo está destinado a actividades agropecuarias como ganadería extensiva y cultivo de cítricos principalmente, lo cual brinda un entorno ideal para que el murciélago vampiro común tenga



suficiente alimento para mantener altos números poblacionales (Arriaga et al. 2000;). Tiene áreas de remanentes de selva alta bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, bosques de *Quercus* y bosques de pino (Rzedowski 1993), pero también hay sitios perturbados con vegetación secundaria arbustiva. El municipio que forma parte de la Sierra Nororiental del estado de Puebla, es parte de la cuenca del río Tecolutla (Pereyra Díaz y Pérez Sesma 2005) y tiene una amplia diversidad faunística, entre ella animales que se aprovechan como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), o el temazate (*Mazama temama*) y otras especies silvestres que están en peligro de extinción como el pato criollo (*Cairina moschata*), halcón montés (*Micrastur ruficollis*), hocofaisán (*Crax rubra*), loro cabeza amarilla (*Amazona oratrix*), tucán (*Ramphastos sulfuratus*), carpintero rojo (*Dryocopus lineatus*), ocelote (*Leopardus pardalis*) y jaguar (*Panthera onca*) (Villarreal et al. 2005), por lo que es considerada una región terrestre prioritaria por la Comisión Nacional de Biodiversidad (CONABIO, 1994)

Figura 1.6. Localización del municipio de Hueytamalco, Puebla.



Selección de refugio cavernícola de dos especies abundantes en el Neotrópico:

Desmodus rotundus y *Carollia Sowellii*

Resumen

Las cuevas pueden ser un recurso compartido entre diferentes especies de murciélagos y aunque varias especies pueden ocupar una misma cueva, generalmente se encuentran segregadas específicamente en su interior. Para conocer si existe alguna preferencia de temperatura de los micrositios ocupados dentro de cuevas, en este estudio se analizaron las diferencias de temperatura en los micrositios ocupados por dos especies muy abundantes en el Neotrópico y que comparten distribución, *D. rotundus* y *C. sowellii*. Dichas especies, frecuentemente comparten cuevas como refugio.

Dentro de cuatro cuevas del municipio de Hueytamalco, Puebla se colocó medidores de automáticos de temperatura para monitorear la temperatura diaria promedio, máximos, mínimos y variación de los sitios ocupados por las dos especies. De acuerdo con lo esperado, se encontraron diferencias significativas en las temperaturas de los micrositios ocupados por las diferentes especies, siendo los sitios ocupados por *D. rotundus* los sitios que mostraron un a temperatura diaria promedio mayor.

Introducción



Los refugios son un elemento clave para el éxito de sobrevivencia de los murciélagos, por lo que la buena selección de estos sitios repercute en el desarrollo y la supervivencia de sus ocupantes (Altringham 2011; Kunz 1982; Vaughan y O'Shea 1976; Kunz y Parsons 2009).

Los murciélagos utilizan refugios que pueden ser nocturnos, diurnos, temporales o en el caso de algunas especies de zonas templadas para llevar a cabo la hibernación (Kunz 1982). Los refugios diurnos son de mayor importancia, ya que les brindan protección de las condiciones climáticas, son adecuados para el apareamiento, la crianza, el descanso, facilitan el acceso a fuentes de alimento, los protegen de depredadores y propician interacciones sociales (Altringham 2011; Kunz y Parsons 2009; Kunz 1982).

Los murciélagos han explotado exitosamente una gran variedad de refugios desde construcciones humanas, grietas de rocas, cuevas, follaje, agujeros y corteza desprendida de los árboles (Arita 1993; Kunz 1982; Hill y Smith 1984), hasta hojas jóvenes de plátano o debajo de las hojas secas de *Yucca* (Kunz 1982; Kunz y Parsons 2009; Altringham 2011; Wilkinson 1992; Núñez Rojo 2011). Solamente los murciélagos tienderos pueden fabricar sus propios refugios y dependen cien por ciento de su habilidad para encontrar nuevos sitios o recordar y defender los ya conocidos (Kerth y Reckardt 2003; Wilkinson y South 2002).

La disponibilidad de refugio como recurso puede limitar o promover la abundancia de las poblaciones de murciélagos (Aguirre et al. 2003; Kunz 1982). Por ejemplo, el murciélago de cabeza aplanada, *Myotis planiceps*, depende de *Yucca camerosana* con *Pinus cembroides* al menos para su refugio de verano, pues utiliza las faldas de sus hojas secas como refugio de maternidad. (Núñez Rojo 2011), lo cual resulta en una limitante de la población. Lo mismo sucede con *Vampyrum spectrum*, el cual tiene poblaciones bajas con grupos familiares que se refugian dentro de huecos de árboles grandes inmersos en bosques en buen estado de conservación (Navarro y Wilson, 1987). Cuando los requerimientos de refugio son muy específicos generalmente las



especies son raras y con números poblacionales bajos, pero cuando son más generalistas las especies son más comunes o con números poblacionales más altos, como es el caso de *C. perspicillata* y *C. sowelli* (Graham et al. 2014)

La selección de refugio para los murciélagos puede depender de una compleja interacción de factores como la estructura y tamaño del refugio, la presencia de depredadores, la competencia intra o interespecífica y la cercanía a fuentes de alimento (Altringham 2011; Kunz 1982; Kunz y Parsons 2009), pero dos de las características más importantes para la elección adecuada del sitio a ocupar son la humedad y la temperatura (Altringham 2011; Ávila-Flores y Medellín 2004; Hill y Smith 1986; Kerth et al. 2001; Mcnab 1982). El tipo de refugio que un murciélago selecciona está influenciado por la ecología de la especie y los requerimientos fisiológicos de cada individuo en el momento de la selección (Ávila-Flores y Medellín 2004; Bonaccorso et al. 1992; Kerth et al. 2001; Kunz et al. 2012). En pruebas con hembras del murciélago *Myotis steinii*, se observó que la elección del refugio diurno está basada en la temperatura, pues cuando las hembras se encuentran en periodo de lactancia eligen siempre el refugio más cálido, mientras que las que al estar preñadas eligen el sitio más frío (Kerth et al. 2001). Otro caso es el de una de las especies de murciélagos tienderos, *Ectophylla alba*, los cuales invierten energía en construir su refugio en un recurso perecedero, para lo cual evalúan el balance costo-beneficio de tener un refugio que les brinde las condiciones óptimas de temperatura y conservación de calor para tener un menor gasto energético durante el día, a cambio de invertir energía cada que necesiten construir un nuevo refugio (Rodríguez-Herrera et al. 2015).

Lo anterior, sugiere que los estudios sobre los refugios juegan un papel muy importante para establecer un programa de conservación. Las diferencias entre las características de los refugios ocupados y los refugios disponibles pueden brindar información valiosa para inferir la preferencia en la selección de refugios. Asimismo, saber cómo es que este tipo de recurso es



elegido y mantenido por sus ocupantes es muy importante para entender la historia de vida, el sistema social y el comportamiento de los murciélagos.

En este sentido, la elección de los sitios dentro de una cueva lo más cerca posible a su zona termoneutral brinda mayor adecuación a los individuos que lo ocupan (Audet y Thomas 1997; Fleming et al. 1998; Rodríguez-Duran y Soto-Centeno 2003). La zona termoneutral (ZTN en adelante) es un rango de temperatura ambiental en el cual un animal en reposo que no se encuentre en proceso de digestión puede mantener una temperatura corporal constante consumiendo la menor cantidad de oxígeno posible (Gerhard y Neuweiler 2000). Dentro de este rango un animal puede mantener una temperatura corporal constante sin un costo energético adicional. El rango de la ZTN está delimitado por la temperatura crítica más alta y más baja y se estrecha de acuerdo al tamaño corporal, esto quiere decir que mientras un mamífero sea más pequeño, menor capacidad (Gerhard y Neuweiler 2000). Se ha encontrado que si un murciélago se encuentra fuera de este rango de temperaturas, el gasto energético aumenta considerablemente (Gerhard y Neuweiler 2000).

La demanda de energía de un murciélago decrece al encontrarse dentro de un refugio adecuado (Vel'ký et al. 2010). Wilson (1988), Barnard (1995) y Kunz (2009) recomiendan que los rangos de temperatura para los refugios de los murciélagos tropicales fluctúen entre los 25°C y los 30°C. Se podría suponer de manera errónea que en zonas tropicales los mamíferos no presentan problemas debido las temperaturas ambientales. Sin embargo, se ha encontrado que estos también enfrentan un desafío para mantener un balance energético, ya que la estacionalidad ocasiona fluctuación en patrones y cantidad de lluvia, temperatura y patrones de floración, así como el posible cambio de la distribución de los recursos alimenticios (Rodríguez-Herrera et al. 2015). Es claro, entonces, que para los murciélagos tropicales es de vital importancia encontrar un refugio con las características más cercanas a su ZTN.



Su historia evolutiva, el vuelo verdadero y la ecolocalización han permitido a los murciélagos explotar refugios inalcanzables para otros mamíferos (Kunz 1982). Las cuevas forman ecosistemas únicos que proveen a los murciélagos gran variedad de sitios para percharse los cuales varían en tamaño, disposición dentro de la cueva y otras características que le dan un microclima característico a cada uno (Kunz et al. 2012). Aunque los microclimas dentro de las cuevas varían mucho dependiendo de la latitud, altitud y características del suelo donde se encuentre, dentro de estas los murciélagos encuentran un ambiente que mantiene niveles de temperatura y humedad constantes a lo largo del día y de las estaciones (Hill y Smith 1986; Kunz et al. 2012).

Los murciélagos son uno de los mamíferos que han ocupado las cuevas como refugio de una manera muy exitosa, a tal grado que la mayor parte de especies de murciélagos en el mundo pueden ser consideradas cavernícolas (Kunz 1982). Algunos investigadores los clasifican como animales cavernícolas troglófilos (es decir, que viven gran parte de sus vidas en las cuevas pero también salen de ellas para buscar otros recursos) (Franco Morales 2001), en tanto que otros autores los consideran como troglóxenos (esto es, que pasan solo una parte de sus vidas en las cuevas con el propósito de escapar de depredadores, protegerse del clima o reproducirse al menos en algún momento de sus vidas) (Snow 2011; Schubert y Mead 2012). En lugares con grandes regiones de karst muchas especies de murciélagos dependen completamente de las cuevas como sitios de refugio (Silva-Taboada, 1979).

Dentro de los refugios cavernícolas existe una mayor estabilidad microclimática, en general (Hill y Smith 1986), por lo que constituyen un lugar idóneo para que sus habitantes se protejan de depredadores, puedan tener un número poblacional más grande y lleven a cabo interacciones sociales (Kunz y Fenton 2003), como la transferencia de información, el



establecimiento de jerarquías dentro de los grupos y la reproducción, entre otras aún no documentadas (Graham 1988; Kunz 1982).

Debido a que las cuevas constituyen un refugio de buena calidad, que es muy duradero y permite la ocupación de un mayor número de individuos, generalmente es un recurso compartido por varias especies (Arita y Vargas 1995; Graham et al. 2014; Kerth 2008).

La gran cantidad de cuevas presentes en México, a consecuencia de su compleja historia geológica, sirven como principal refugio de muchas especies, pues en el país, casi la mitad de las 138 especies de murciélagos utilizan refugios cavernícolas como su refugio diurno primario (Arita 1993).

Desmodus rotundus es una de las especies que utilizan a las cuevas como refugio en grupos reducidos de entre 20 y 100 individuos (Arita 1993; Flores Crespo et al. 1972; Wilkinson 1988). La formación de pequeños grupos dentro de los refugios favorece la existencia de un sistema social muy bien desarrollado y de largo plazo, en el cual se acicalan unos a otros, interactúan entre ellos e incluso se forman jerarquías (Carter y Leffer 2015; Kunz et al. 2012; Kunz y Fenton 2003). El sistema social que presenta esta especie es de tipo harem poligínico, con un macho dominante y machos satélite (Novaes Gomes y Uieda 2004; Uieda 2001; Wilkinson 1988).

En lo referente a los refugios, el murciélago vampiro común es generalista, puede ser encontrado en oquedades de árboles, cuevas, grietas, minas abandonadas, alcantarillas, construcciones humanas, zonas arqueológicas, etc. (Flores Crespo et al. 1972; Novaes Gomes y Uieda 2004; Uieda 2001; Wilkinson 1988).

Generalmente están situados a lo largo de las márgenes de los ríos y en las partes bajas de las montañas, donde abunda el ganado, su presa principal (Menchaca 2010; Mendes et al. 2011).

Dado lo anterior, para llevar a cabo un manejo efectivo y adecuado para la conservación de cualquier especie de murciélago cavernícola es muy importante entender los requerimientos



de refugios que tienen las diferentes especies. Al conocer la ecología de refugios de especies comunes y abundantes como el murciélago vampiro común se puede ampliar el conocimiento y utilizarlo como base para conocer más sobre especies raras, en peligro de extinción o sobre aquellas de las que se tiene poca información.

Con el presente estudio se pretende ampliar el conocimiento sobre la ecología de refugios de dos especies abundantes del Neotrópico determinando las características térmicas (temperatura promedio, mínima, máxima y rango de temperatura) de los refugios ocupados por *D. rotundus* y comparándolas con las características de los refugios ocupados por *C. sowellii*, una especie frugívora con la cual comúnmente comparte refugio.

Métodos

Descripción de C. sowellii

Carollia sowellii se distribuye al norte desde San Luis Potosí (México) y en el sur hasta el oeste de Panamá (Baker et al. 2002). El estatus IUCN es de menor preocupación. Anteriormente esta especie se denominaba como *C. breviceuda*, pero ahora se sabe que dicha especie está restringida a Panamá y América del sur (Wilson y Reeder 2005).

Carollia sowellii es una especie de la que poco se conoce, por lo que es válido para este estudio, tener el apoyo de la información de *C. breviceuda* y *C. perspicillata* (Baker et al. 2002). El patrón usual de adquisición de un territorio para un macho es inicialmente ocupar un sitio con algunas hembras y luego, moverse a otro sitio de mayor tamaño, generalmente los machos territoriales son los más viejos dentro de la población, y también son quienes gastan mas tiempo y energía defendiendo los refugios (Fleming 1988)

Fleming (1988) observó que los machos del género *Carollia*, permanecen en sus territorios con o sin la presencia de hembras, incluso hay observaciones de machos defendiendo el territorio de otros machos mientras que las hembras salen a alimentarse por las noches. Las hembras de *Carollia* tienden a formar asociaciones espaciales libres entre ellas con un macho territorial y Los machos solteros también se refugian en agregaciones. *Carollia perspicillata* es aparentemente



Selección de Refugio por *Desmodus rotundus* e interacciones interespecíficas.

generalista al elegir el tipo de refugio, pues ha sido observado en diferentes tipos de estructuras, como cuevas, huecos en los árboles o pozos abandonados (Fleming 1988)

Toma de datos

Se seleccionaron cuatro cuevas compartidas por *D. rotundus* y *C. sowelli* en los alrededores del Sitio Experimental de Transferencia de Tecnologías “Las Margaritas” en Hueytamalco, Puebla (ver mapa en la Fig. 2.1 A) y B). Estas cuevas varían tanto en densidad y diversidad de especies que las habitan, como en tamaño y estructura de la cueva en sí (Fig. 2.2). Todas las cuevas son de origen Kárstico.



Fig2.1 Mapa de Ubicación del Rancho Margaritas A) Ubicación del Rancho con respecto a México B) Ubicación de las cuevas con respecto a la cercanía entre sí



Tabla 2.2. Ubicación y características de las cuevas monitoreadas en el estado de Puebla para conocer y comparar las temperaturas de los sitios ocupados por *C. sowelli* y *D. rotundus*. Los tamaños de la cueva se clasifican por metros, donde la longitud total de la cueva es muy pequeña es menor a 5 m, pequeña de 5-10 m, mediana de 10 a 20 m y grande de 20 a 25

	El Otro	Embudo	Anayos	Saavedros
Municipio	San José Acateno	Hueytamalco	Hueytamalco	Hueytamalco
Altitud (msnm)	90	299	1907	592
Latitud N	20° 08.983´	20° 02.72´	20° 03.025´	19° 58.596´
Longitud O	97° 17.225´	97° 15.72´	97°15´46.04´	97° 18.77
Tamaño	Grande	Mediana	Pequeña	Muy pequeña
Estructura	Cámaras amplias, con múltiples conos de dilución, la cueva se hace estrecha a lo largo y ancho	La entrada de la cueva es muy amplia, con numerosos conos de dilución, la cueva se estrecha hasta cerrarse	2 cámaras amplias con conos de dilución	2 cámaras, una de ellas expuesta. Tiene dos entradas de la primera cámara a la segunda
Número de especies	8	5	4	4

La temperatura de los micrositos utilizados por las especies *D. rotundus* y *C. sowelli* fue registrada con medidores de temperatura automáticos (iButton® data loggers Thermochron, Australia) programados para hacer una mediciones simultáneas, con escasa diferencia de días, cada hora durante un periodos interrumpidos de aproximadamente 1 meses cada periodo entre los años 2012 y 2013 en época de nortes. En total se colocaron 26 medidores, 11 en sitios ocupados por *D. rotundus*, 10 en sitios ocupados por *C. sowelli* y cinco fuera de las cuevas. (Ver la distribución de los medidores; Tabla 2.3). Los sitios de colocación de los medidores se eligieron por la observación directa de los murciélagos en el sitio o por la identificación de las heces frescas en



el piso de la cueva. Por último se colocó el medidor ambiental en un lugar sombreado fuera de la cueva. Al retirar los medidores se comprobó que la misma especie siguiera ocupando ese sitio. En caso de que el medidor se cayera, los datos tomados a partir de un cambio brusco de temperatura no eran tomados en cuenta.

Tabla 2.3 Distribución de medidores de temperatura en las cuevas

<i>Ubicación</i>	El Otro	Embudo	Anayos	Saavedros
<i>D. rotundus</i>	3	3	3	2
<i>C. sowelli</i>	2	4	2	2
Ambiental	1	1	1	2

Los medidores se colocaron en bolsitas de tela de mosquitero, colgados y marcados con cinta de señalización para su fácil localización.

Cada uno de los medidores se colocaron dentro de pequeñas bolsas de tela de mosquitero y fueron colgados lo más cerca posible del sitio de percha de los murciélagos pero manteniendo suficiente espacio entre los medidores y los murciélagos para evitar la influencia de su temperatura corporal. Los datos obtenidos por los medidores automáticos fueron revisados con el software OneWireViewer versión 1.11.

Análisis de datos

Para evaluar las diferencias en temperaturas en las 24 horas del día entre los sitios, se analizó la temperatura diaria promedio (T_p), la temperatura máxima (T_{Max}), la temperatura mínima (T_{Min}) y la variación de temperatura (T_{Var}) de los sitios ocupados por *D. rotundus*, *C. sowelli* y fuera de las cuevas, llamados de ahora en adelante ambientales. Los datos no presentaron normalidad. Para comprobar que no hubiera diferencias significativas entre sitios ocupados por la misma especie



pero en diferentes cuevas, se realizaron pruebas de *Kruskal-Wallis*, en donde no hubo diferencia significativa de las temperaturas entre cuevas, por lo que para tener un número de muestra mayor, se agruparon todos los datos para las siguientes pruebas estadísticas.

y se aplicaron pruebas de *Kruskal-Wallis* y de U de Mann-Whitney con corrección de Bonferroni. Los análisis se llevaron a cabo con el programa SPSS Statics versión 22.0.0.0.

Resultados

Se encontró diferencia significativa entre en las variables T_p ($X^2_{2,1361}=242.101$, $P<0.01$; Fig. 2.4 A), T_{Max} ($X^2_{2,1361}=91.461$, $P<0.01$; Fig. 2.3 B), T_{Min} ($X^2_{2,1361}=366.370$, $P<0.01$; Fig. 2.4 C), y T_{Var} ($X^2_{2,1361}=507.872$, $P<0.01$; Fig. 2.4 D) para los micrositios por especie y ambientales; La T_p de los sitios ocupados por *D. rotundus* fue significativamente más alta que en los sitios ocupados por *C. sowelli* y sitios ambientales. Por otra parte, al aplicar la prueba de Mann-Whitney no se encontró diferencia significativa entre la T_{Max} de los sitios ocupados por *D. rotundus* y los sitios ambientales, pero estos registros fueron más altos a la T_{Max} registrada en los sitios seleccionados por *C. sowelli*. La T_{Min} fue significativamente diferente entre todos los sitios, siendo menor en el sitio ambiental y mayor en sitios ocupados por *D. rotundus*. Finalmente, la T_{Var} fue significativamente más alta en los sitios ambientales que en los sitios ocupados por *D. rotundus* y los ocupados por *C. sowelli* (Ver temperaturas máximas y mínimas y variación promedio de temperatura en la tabla 2.5).

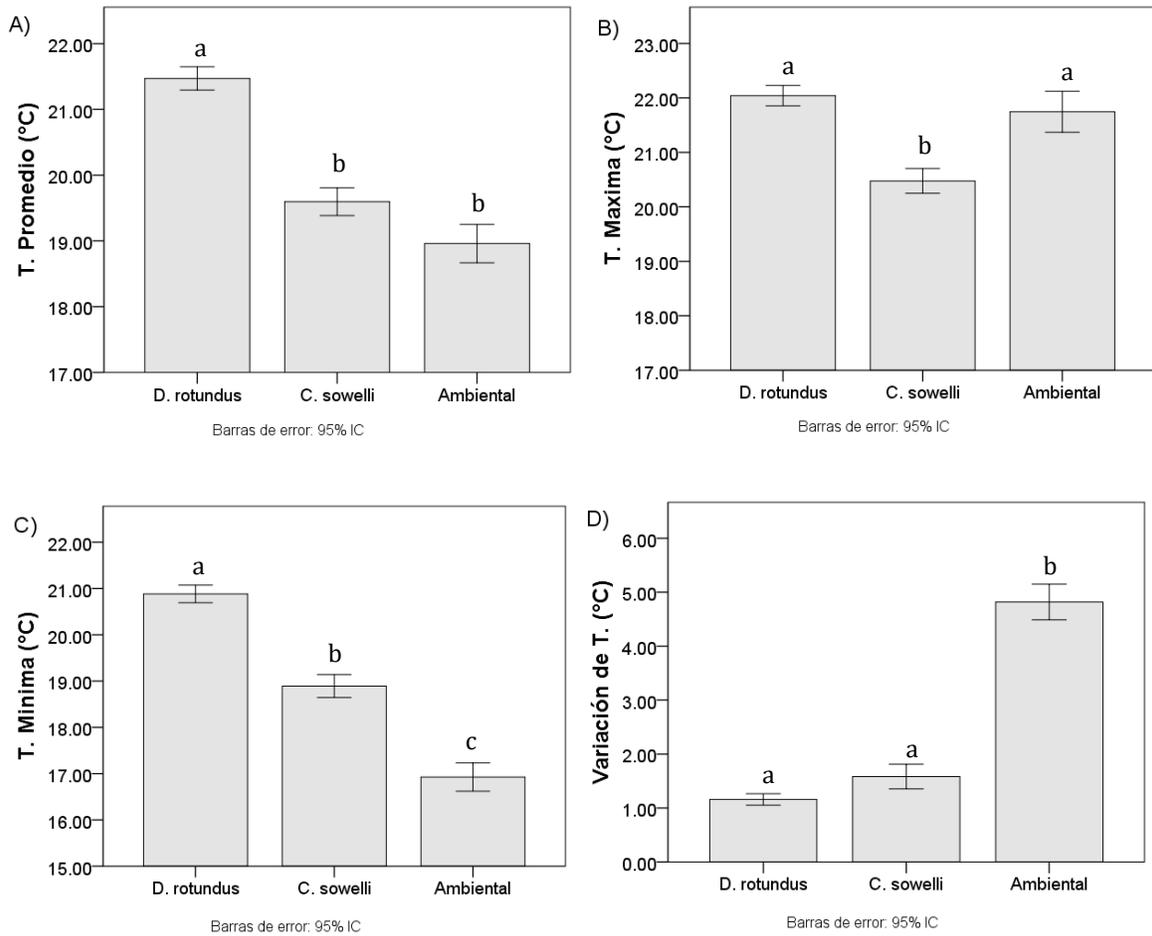


Figura 2.4. Comparación de la temperatura diaria (\pm intervalo de confianza al 95%) entre los diferentes tipos de micrositios (sitios ocupados por *D. rotundus*, por *C. sowelli* y ambientales). A) Temperatura diaria promedio, B) Temperatura máxima, C) Temperatura mínimas, y D) Variación de la temperatura por sitio. Las barras con letras diferentes representan diferencias significativas (pruebas de Kruskal-Wallis y post-hoc de Mann-Whitney con corrección de Bonferroni). Promedio diario de los registros por cada hora.



Tabla. 2.5 Temperaturas máxima, mínima y variación de temperatura para cada uno de los sitios

	Promedio	T Máxima	T Mínima	Variación
<i>Desmodus</i>	21.42±0.11	22.04±2.48	20.88±2.50	1.16±1.41
<i>Carollia</i>	19.57±0.28	20.47±2.15	18.89±2.34	1.58±2.18
Ambiental	18.95±0.28	21.75±3.54	16.93±2.87	4.82±3.10

Durante las 24 horas del día, se observó una variación mayor en los sitios ambientales que en sitios ocupados por cualquiera de las dos especies (Fig. 2.6). Aunque la T_{var} de los sitios ocupados por *C. sowelli* y *D. rotundus* no mostró diferencia significativa, la T_p fue significativamente más alta en sitios ocupados por *D. rotundus*.

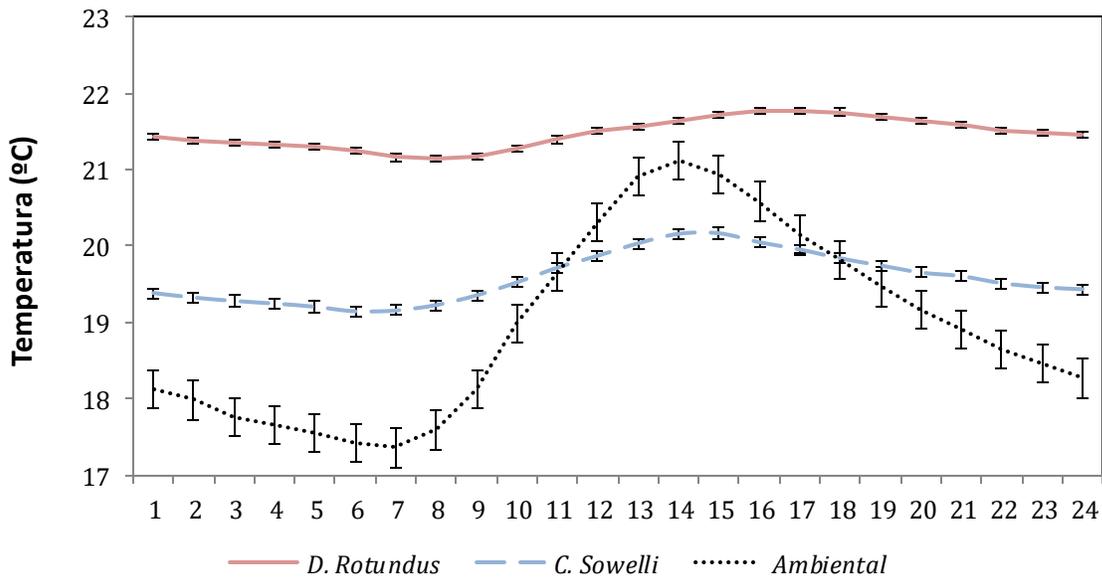


Figura 2.6. Variación de la temperatura promedio durante las 24 horas en los sitios ocupados por *D. rotundus*, por *C. sowelli* y ambiental. Representadas en el eje X las horas del día y en el eje Y la temperatura.



Discusión

Las temperaturas promedio (T_p) que se encontraron en los sitios ocupados por las dos especies analizadas coinciden con las reportadas por Ávila-Flores y Medellín (2004). En las cuevas, los sitios ocupados por *D. rotundus* mostraron las temperaturas más altas manteniendo a los individuos en temperaturas ambiente más cercanas a la ZTN de los murciélagos tropicales. Con base en estudios anteriores (Delpietro y Russo 2002; Wohlgenant 1994) se sabe que estos lugares son dominados por medio de agresiones, desplazando a *C. sowelli* de los sitios con temperatura óptima. Esto debido a que mantener los sitios con temperatura óptima es sumamente importante para sus ocupantes para mantener una baja demanda energética durante el día (Gerhard y Neuweiler 2000; McNab 1969; Johnson y Lacki 2013). Según Vel'ký et al. (2010) la demanda energética decrece al encontrarse dentro de un refugio con temperatura adecuada, pues la tasa metabólica basal varía dependiendo de la temperatura ambiental. Estudios con murciélagos tienderos (*Ectophylla alba* y *Uroderma bilobatum*) de Costa Rica demuestran que las altas temperaturas dentro de los refugios resultan en beneficios energéticos, especialmente considerando que en la noche las temperaturas bajan a niveles en los que la normotermia de dichas especies podría verse afectada (Rodríguez-Herrera et al. 2015). Por normotermia se entiende la temperatura corporal óptima que le permiten a un organismo realizar todos los procesos fisiológicos (Ávila-Flores y Medellín 2004).

Los micrositios ocupados por las dos especies también presentan diferencias morfológicas, lo cual les da características ambientales diferentes. La T_{Min} de los sitios ocupados por *D. rotundus* fue la que mostró valores significativamente más elevados y la T_{Max} de los sitios ocupados por esta especie no tuvo diferencia significativa con la T_{Max} de los sitios Ambientales, por lo que estos ofrecen el rango de temperatura más adecuado.



De igual forma, los sitios ocupados por *C. sowelli* generalmente son más abiertos (obs. pers.), por lo que tienden a guardar menos el calor y aunque los valores de T_{var} entre los sitios ocupados por *C. sowelli* y *D. rotundus* no mostraron diferencias significativas, la T_p fue mayor en sitios ocupados por *D. rotundus* por entre 1.5 y 2.0 grados y esto lo convierte en el sitio con la T_p más cercana a la ZTN de los murciélagos tropicales y por lo tanto óptimo para tener un menor gasto energético.

El tamaño de los grupos de murciélagos también puede ser un factor importante para la selección del refugio. Los grupos de *D. rotundus* son más pequeños y pueden ocupar espacios más reducidos como conos de dilución aislados que funcionan como trampas de calor. En contraste los grupos cavemícolas de *C. sowelli* son más numerosos y necesitan un espacio más amplio (obs. pers.), y por lo general este lo encuentran en zonas más abiertas de la cueva como los techos de las cámaras.

La ocupación de diferentes estructuras dentro de las cuevas puede ser favorecida también por la mayor capacidad de maniobrar o agilidad de vuelo de las diferentes especies. *Desmodus rotundus* tiene mayor carga alar que *C. sowelli* (Norberg y Rayner J.M. 1987); además, tiene la capacidad de utilizar la locomoción cuadrúpeda (Riskin 2006; Schutt et al. 1997; Wilkinson 1988) y dar saltos ágiles para llegar a lugares de la cueva inaccesibles para otras especies.

La capacidad de termorregulación de los mamíferos euterios está relacionada con múltiples factores como actividad, temperatura ambiente, tamaño corporal y con los hábitos alimentarios, siendo estos dos últimos los más importantes (McNab 1982, 1986; Rodríguez-Durán 1995). Las especies con menor tamaño corporal tienen un metabolismo más rápido, por lo que requieren mayor energía para mantener una temperatura estable. Con base en esta premisa, *C. sowelli*, al tener un tamaño corporal menor (13.9 g) que *D. rotundus* (34.5 g) (Cruz-Neto et al. 2001), requeriría de refugios con temperaturas más altas y más cercanas a la ZTN para tener un



balance energético óptimo. Dentro de las cuevas monitoreadas esto no sucede, pues el murciélago frugívoro no está en los sitios más cercanos a dicha ZTN. Esto, entre otros factores puede ser debido a la interacción interespecífica con *D. rotundus*.

Las evidencias observadas en las cuevas de este estudio indican que por los hábitos alimentarios de *D. rotundus*, para esta especie es más costoso utilizar energía para mantener la temperatura que en proteger un refugio con condiciones de temperatura óptimas, misma situación que ha sido observada en la misma especie en cautiverio en Argentina por Delpietro y Russo (2002) y en Costa Rica por Wohlgenant (1994).

Conclusiones

La selección de refugio de las diferentes especies de murciélagos se ve influenciada por un conjunto complejo de características que pueden ser fisiológicas o sociales. En este estudio se observó que estas especies están segregadas dentro de las cuevas y se encontró que están establecidas en sitios con características térmicas distintas entre especies; siendo *Desmodus rotundus* la especie que ocupa el sitio con temperatura diaria promedio mayor y más adecuada para tener menor gasto energético. Es probable que *D. rotundus* desplace a otras especies a sitios de la cueva con temperaturas más bajas por medio de agresiones interespecíficas, para lo cual se realizaron pruebas en cautiverio que se presentan en el siguiente capítulo.

Hace falta hacer un estudio en el que se monitoreen cuevas que únicamente sean ocupadas por *D. rotundus* y otras únicamente por *C. sowelli*, para poder comparar las temperaturas utilizadas por cada una y ver si estas cambian al encontrarse en cuevas compartidas.



CAPÍTULO III

Selección de refugio e interacciones interespecíficas de *Desmodus rotundus* y *Carollia sowelli* en jaulas de vuelo

Resumen

Para conocer más acerca de la ecología de refugios de los murciélagos tropicales se realizaron pruebas de selección de refugio en jaulas de vuelo con dos especies muy abundantes en el Neotrópico: *D. rotundus* y *C. sowelli*. Se realizaron dos tipos de pruebas, primero con cada especie por separado y luego en la interacción de ambas especies. Al encontrarse las especies solas, ambas seleccionaron el refugio con temperatura óptima, mayor aislamiento de luz solar y con mayor profundidad. Cuando ambas especies se encontraban en interacción en la jaula de vuelo, *D. rotundus* desplazó a *C. sowelli* de los sitios con temperatura óptima. Se analizó la conducta durante las pruebas de selección de refugio en interacción de especies y se observó que *D. rotundus* es más agresivo que *C. sowelli*. Dichas conductas derivaron en el cambio de selección de refugio de *C. sowelli*.

Introducción

La ecología de refugios en los murciélagos puede ser vista como una compleja interacción de factores fisiológicos, conductuales e incluso de adaptaciones morfológicas (Hill y Smith 1984; Kunz 1982). Hay una larga lista de factores que pueden influir en la selección de refugio, como el tipo y estructura del refugio, la distancia a sitios de forrajeo, la competencia interespecífica con otros animales, la protección de depredadores o incluso la infestación de parásitos (Altringham 2011; Kerth et al. 2001; Kunz 1982). La abundancia de sitios, la disponibilidad de otros recursos cercanos



y la organización social también pueden influenciar los hábitos de refugio de los murciélagos (Boyles 2007; Kerth et al. 2001; Kunz 1982;).

Debido a que los murciélagos pasan mucho tiempo dentro del refugio, es importante que el sitio elegido tenga las características adecuadas para asegurar el éxito de sobrevivencia de los individuos que lo ocupan (Altringham 2011; Kunz 1982; Vaughan y O'Shea 1976; Kunz y Parsons 2009).

Los murciélagos generalmente son animales gregarios, con distintos sistemas sociales dependiendo de la especie (Adams y Pedersen 2013; Kerth 2008). Los murciélagos tropicales a menudo forman grupos que se mantienen todo el año, mientras que en las zonas templadas la socialización se restringe a ciertos momentos en el año (Kunz et al. 2012). Una vez encontrado un refugio adecuado, los murciélagos necesitan pasar un día completo ahí para probarlo, posteriormente, transferir la información a la colonia y así conocer los refugios disponibles (Kerth et al. 2001).

Debido a la dependencia de cierto tipo de refugios y a la posible escasez de los mismos, relacionarse con otras especies es algo que sucede comúnmente, principalmente en murciélagos que habitan cuevas (Kerth 2008). Por la estabilidad de condiciones que brindan a sus ocupantes y por ser refugios más amplios, las cuevas facilitan las interacciones intraespecíficas como encuentros de pareja, transferencia de información y otras interacciones que implican selección de grupos o familias, así como conductas de altruismo o reciprocidad o agresión e interacciones interespecíficas que pueden ser de competencia o evasión (Kerth y Reckardt 2003; Kerth 2008; Kunz et al. 2012; Ortega 2011) .

Durante el día, los murciélagos comúnmente duermen, descansan, se acicalan e interactúan con sus compañeros de grupo dentro de los refugios (Kerth 2008; Kunz et al. 2012). En general se cuenta con mayor información sobre las interacciones intraespecíficas que de las



interespecíficas. Se sabe que en muchas especies de murciélagos tropicales los machos de la misma especie pelean por el acceso a las hembras o para monopolizar ciertos recursos (Kerth 2008). Pero estas agresiones no únicamente ocurren entre machos. En *Artibeus jamaicensis*, por ejemplo, se han observado agresiones entre las hembras dentro de los refugios (Ortega et al. 2008). También se registran agresiones entre colonias, tal como ocurre en las de las especies *Myotis bechsteinii*, *Rynchonycteris naso* y *Phyllostomus hastatus*, las cuales defienden no sólo los refugios, también territorios de forrajeo (Bradbury y Vehrencamp 1976; Kerth 2008).

Los machos de *D. rotundus* muestran agresividad y territorialidad con miembros de su misma especie, pues cuando algún macho residente no sale a forrajear defiende el refugio persiguiendo a otros machos que intentan entrar (Wilkinson 1988). Las agresiones en esta especie son bastante comunes y van desde rechazos y empujones hasta mordidas y peleas (Wilkinson 1988). En pruebas en cautiverio, los machos del grupo residente excluyen a los machos satélites por medio de persecuciones (Delpietro y Russo 2002).

Se ha reportado que los grupos del murciélago vampiro común ocupan las partes más altas y oscuras o las más reclusas de las cuevas y de los huecos en árboles o jaulas de vuelo (Delpietro y Russo, 2002; Muñoz-Lacy 2010, obs. pers.). También presentan conductas dominantes y de agresión para mantener su sitio principalmente cuando los refugios son escasos (Delpietro y Russo, 2002; Muñoz-Lacy 2010; Wohlgenant, 1994), pero no se conoce el mecanismo por el que esta especie monopoliza y mantiene la ocupación de estos sitios. En particular, no se sabe si esta es simple evasión o existe agresión directa para mantener el recurso por parte de la especie hematófaga.

La ecología de refugios es un campo de estudio incipiente, en el que hay mucho por explorar, en particular en zonas tropicales. Es sabido que dentro de los refugios, las especies se segregan generalmente aprovechando los micrositos que se forman naturalmente (Silva-Taboada,



1979). A pesar de que se tienen registros de Sampedro Marín et al. (2008) y Arita y Vargas (1995) del murciélago vampiro común compartiendo refugio con otras especies de murciélagos, ya sea en huecos de árboles o cuevas, nunca se ha observado a *D. rotundus* compartir micrositios con otra especie. Se le ha observado compartiendo cueva o huecos en árboles con distintas especies de murciélagos principalmente la familia Phyllostomidae y Vespertilionidae, pero no exclusivamente con ellos (Sampedro Marín et al. 2008; Arita y Vargas 1995; Arita 1993). Las especies con las que *D. rotundus* comparte refugio con mayor frecuencia son *C. sowellii*, *C. perspicillata*, *G. soricina*, *N. stramineus*, *A. jamaicensis*, *Peropteryx macrotis*, *Micronycteris megalotis*, *Chrotopterus auritus*, *Pteronotus davyi*, *P. parnellii*, *D. ecaudata*, *M. minuta* y *P. hastatus* (Graham et al. 2014), ocasionalmente comparte refugio con *Trachops cirrhosus* y *Lonchorina aurita* (Cramer et al. 2001). Igualmente esta especie ocasionalmente coexiste con *Mormoops megalophylla*, *Leptonycteris yerbabuena*, *Myotis keaysi* y *Myotis velifer* (obs. pers.). Pero en ninguna de estas ocasiones, se encuentran compartiendo micrositio, únicamente refugio (Cramer et al. 2001; Graham et al. 2014; obs. pers.).

Sampedro Marín et al. (2008) proponen que esto no es debido a que esta especie no se relacione con las otras, sino que simplemente *D. rotundus* ocupa espacios que las otras especies no ocupan. Por el contrario, un estudio realizado en cautiverio por Wohlgenant (1994) sugiere que *D. rotundus* compite con otras especies de murciélagos, desplazándolos de los sitios preferidos cuando la disponibilidad de estos es limitada, de modo que lo registra como una especie dominante particularmente en los bordes de hábitat donde los refugios pueden ser escasos y la fuente de recursos abundante.

En murciélagos de zonas templadas la selección de refugios está relacionada directamente con los requerimientos de temperatura y el estado fisiológico de los individuos (Gaisler 1970). Este es el caso de las hembras de *M. bechsteinii* y *Pipistrellus pygmaeus* que requieren temperaturas



específicas durante la gestación y lactancia (Kerth et al. 2001; Lourenço y Palmeirim 2004). Este es un claro resultado de que las temperaturas más altas dentro de los refugios tienen un mayor efecto en la relación energética y las estrategias conductuales de los murciélagos cavernícolas (Kerth et al. 2001; Lourenço y Palmeirim 2004; Rodríguez-Durán 1998; Rodríguez-Durán y Soto-Centeno 2003).

Dada la importancia de la temperatura en la selección del refugio, se asume que los sitios con la temperatura óptima se convierten en el recurso limitante, por lo cual se esperaría que exista algún tipo de competencia entre las especies para tener acceso a dicho recurso. La competencia interespecífica por los sitios de refugio entre aves, ha sido ampliamente estudiada. Robinson y Terborgh (1995), por ejemplo, realizaron un estudio con más de 300 aves del Amazonas para probar las agresiones en la selección del hábitat, encontrando que las agresiones se presentan más a menudo mientras las especies traslapan más sus territorios. Por ejemplo, Dow (1970) observó que una especie de ave (*Manorina melanocephala*), protege su territorio al grado de incluso matar a los intrusos de otras especies. Murray (1971), por su parte, describe los tipos de interacciones entre aves simpátricas donde, dependiendo de las características de las especies, estas pueden tener una relación excluyente o de dominancia y sumisión.

Las agresiones interespecíficas son poco comunes, están relacionadas con la competencia por algún recurso y pueden llegar a ocurrir sólo entre unas cuantas especies y en situaciones específicas (Dow 1977). Por ejemplo, Morse (1970) describe que existen ciertas especies subordinadas que tienden a evitar los sitios frecuentados por las especies dominantes por lo que se ven relegadas a hábitats menos adecuados para los requerimientos de la especie. Los murciélagos que utilizan huecos en árboles como refugio compiten principalmente con otras especies de murciélagos y ocasionalmente con especies de aves (Road 1987). En el presente



estudio se documentaron las interacciones que ocurren durante la selección de refugio para tener una visión más amplia sobre la ecología de refugios de dos especies abundantes en el Neotrópico.

Métodos

Se utilizó un modelo de experimentos en jaulas de vuelo con refugios artificiales para evaluar la selección de refugio por especie sola y al encontrarse en interacción. Para ello, en el rancho Las Margaritas se instalaron dos jaulas de vuelo de 4 m × 3 m × 2 m recubiertas con malla de sombra. En cada jaula se colocaron dos refugios artificiales de diferentes características cada uno (Fig. 3.1):

1. *Refugio "A"*. Con 100 cm de profundidad y 30 cm de diámetro. A este refugio se le colocó una placa térmica genérica de 10 watts recubierto por dentro con tela de alambre de 5mm para crear una superficie de agarre para los murciélagos. El exterior se forró con un cilindro de unicel de 3 cm de espesor para mantener el calor. El recubrimiento también disminuyó considerablemente la luz solar
2. *Refugio "B"*. Con 50 cm de profundidad y 30 cm de diámetro, recubierto por dentro con tela de alambre de 5 mm para crear una superficie de agarre para los murciélagos. Este refugio se encontraba más expuesto a la luz solar.

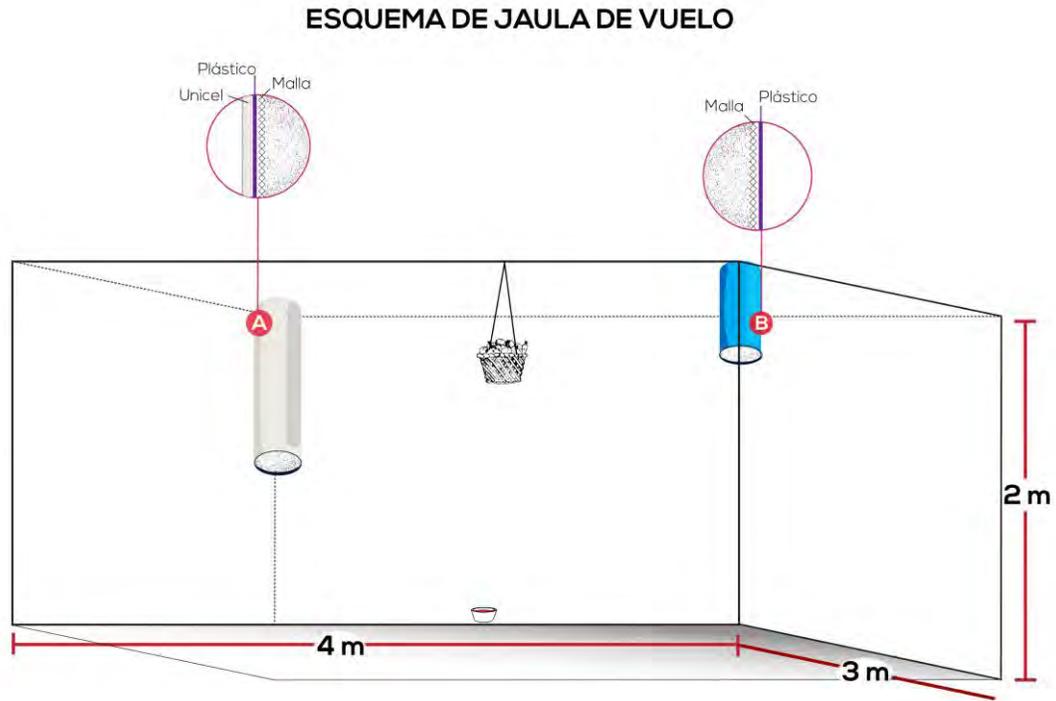


Figura 3.1. Diseño de jaula de vuelo

Para cada prueba se utilizó un grupo de murciélagos distinto. Dependiendo de la estructura de la cueva, la captura se realizó con redes de golpeo dentro de la cueva (Fig. 3.2) y a la salida de con redes de niebla. Se capturaron grupos de entre seis y 10 individuos para las pruebas por especie y para las pruebas de interacción entre cuatro y cinco individuos por especie (siempre con el mismo número de individuos de cada especie en cada prueba).



Figura 3.2 Captura de grupo de *D. rotundus* dentro de su refugio con red de golpeo

Durante la misma noche de captura los murciélagos fueron transportados en bolsas de tela y



liberados dentro de las jaulas de vuelo con alimento y agua disponibles. A lo largo de todas las pruebas en cautiverio a *D. rotundus* se le proporcionó sangre bovina desfibrinada, la cual se mantenía congelada y se ofrecía *ad libitum* en un recipiente en el suelo. A *C. sowelli*, por su parte, se le proporcionó frutas de la región como mango, guayaba y capulines silvestres, las cuales se les ofrecían en una canasta colgada del techo para facilitar su obtención y se dejó agua fresca para ambas especies.

Se realizaron en total 19 pruebas, de las cuales cinco fueron pruebas de cada especie por separado y nueve de interacción de ambas especies. La duración total de cada prueba fue de 3 a 5 días. Kerth et al. (2001) observó que los murciélagos necesitan un día completo para explorar un refugio y transferir la información a la colonia. Por ello, el primer día fue considerado como de aclimatación, y por lo tanto no fue incluido en los análisis de selección de refugio.

Para documentar la selección del refugio de cada prueba, se hicieron revisiones diarias, aproximadamente a la misma hora (12:00 h) y se registró la selección del refugio con las letras "A" o "B" respectivamente. En caso de encontrar un murciélago fuera de los refugios artificiales se registró con la letra "C".

Pruebas de interacción interespecífica

En las pruebas de interacción interespecífica en la selección de refugio se colocó una cámara SONY handycam modelo HDCR3R45 con visión nocturna debajo del refugio tipo "A" durante todas las noches. Esta cámara se encendía diariamente a las 18:00 h y se mantenía grabando alrededor de 5 h, dependiendo de la duración de la batería de la cámara.

Se grabaron un total de 40 h de video las cuales fueron revisadas y analizadas. Los comportamientos observados y cuantificados fueron los siguientes:



1. Oler. Cuando un individuo de la especie uno se aproxima a otro de la especie dos, acerca el hocico, pero sin lanzar mordida.
2. Agresión. Mordidas, golpes de alas, golpes con el cuerpo, empujones.
3. Defensa. Despliegue de alas de un individuo de la especie uno después de que un individuo de la especie dos se aproximara.
4. Depredación. Mordida seguida de ingestión de la sangre del individuo atacado.

Análisis de datos

Selección de refugio. Para determinar la selección de refugio de cada prueba se le asignó una selección por medio del método de los “días murciélago” (“DM” en adelante) (Kerth et al. 2001). Por ejemplo, si tres murciélagos pasaron 3 días en el refugio “A” entonces tenemos un total de 9 DM para ese refugio en esa prueba. Posteriormente, para asignar una selección de refugio por cada prueba, se realizaron pruebas estadísticas de independencia de Friedman al total de DM obtenidos.

Para analizar los resultados de preferencia de refugio de cada una de las especies (Fig. 3.3.) se tomaron los datos de selección de refugio por pruebas y se analizaron con el programa SPSS Statistics versión 22.0.0.0. Se les realizó la prueba no paramétrica de Friedman y post hoc de Wilcoxon.

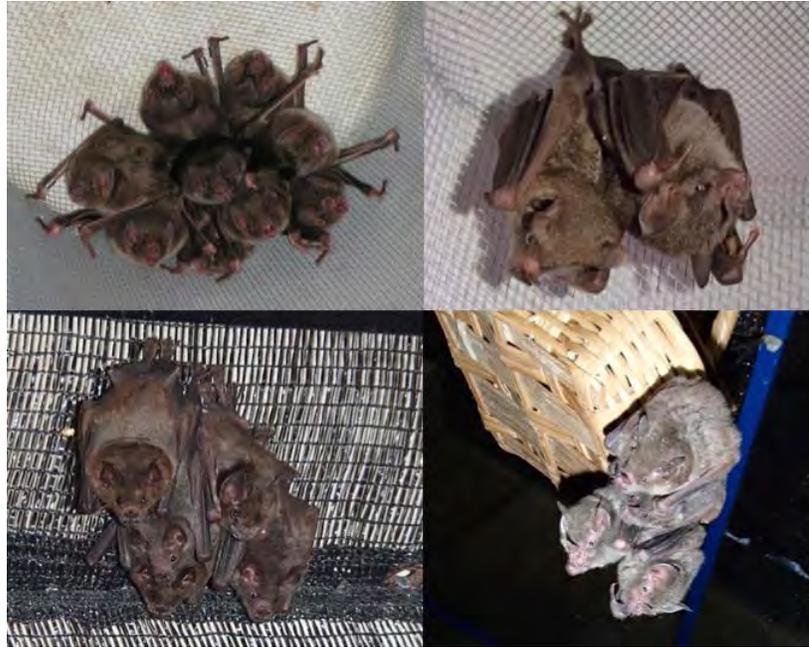


Figura 3.3. Distintos tipos de selección de refugio durante las pruebas en jaulas de vuelo.

Interacciones interespecíficas. Se observaron los videos de las interacciones ocurridas dentro del refugio "A" durante las pruebas en las jaulas de vuelo. Se compararon las frecuencias en las que ocurre cada tipo de comportamiento (oler, agresión, defensa y depredación) entre las dos especies con pruebas no paramétricas de *Wilcoxon*.

Resultados

Selección de refugio

La selección de refugio es un valor que se obtuvo por prueba, tomando en cuenta el porcentaje de los los DM totales de las mismas (Fig. 3.4). Se utilizó porcentaje debido a que no todas las pruebas tenían el mismo número de individuos.

Tabla 3.4. Selección de refugio artificial. A) Pruebas por especie B) Pruebas en interacción



Pruebas por especie					Pruebas en interacción									
Especie/ Prueba	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	A 24,0,0	A 16,14,2	A 24,0,0	A 12,0,4	A 24,0,0	A 12,0,0	A 8,3,0	A 8,2,3	A 20,0,0	B 0,25,0	B 0,16,0	A 18,0,2	A 9,0,3	C 0,0,4
2	B 0,18,0	A 32,0,0	A 18, 12, 0	A 18,8,2	A 18,2,7	A 15,0,0	A 9,0,5	C 3,0,8	C 0,5,20	A 25,0,0	A 18,0,0	A 18,0,2	B 5,6,2	C 0,0,6

El número de especie 1 corresponde a *D. rotundus* y el 2 a *C. sowelli* las letras A y B indican que tipo de refugio eligieron, la C indica que no eligieron ninguna de esas 2 opciones, pero se percharon en cualquier otro lado de la jaula de vuelo. Entre paréntesis se muestran los DM por prueba en cada refugio el siguiente orden (A,B,C)

En las pruebas de selección de refugio por especie, ambas especies mostraron preferencia por el refugio "A". *Desmodus rotundus* seleccionó el refugio "A" en el 100% de las pruebas (lo cual no significa que el 100% de los DM ocurrieron ahí), mostrando diferencias significativas entre los DM ocupados en cada refugio ($F_2=29.390$, $P<0.001$) (Fig. 3.3 A.). Con *C. sowelli*, sucedió algo muy similar: el 80% de las pruebas seleccionó el refugio "A" y el 20% restante el refugio "B" mostrando diferencias significativas entre los DM ocupados en cada refugio ($F_2=14,800$, $P<0.001$) (Ver porcentaje de selección Fig. 3.3A).

En las pruebas de interacción interespecífica ocurrió algo distinto. *D. rotundus* seleccionó el refugio "A" el 88.8% de las pruebas, mostrando diferencia significativa entre los DM ocupados en cada refugio ($F_2=35.372$, $P<0.001$), mientras *C. sowelli* cambió su selección y no se le asigna preferencia por ningún refugio, pues no mostró diferencia significativa en los DM que ocupó cada refugio ($F_2=3,500$, $P>0.001$). El 44.4% de las pruebas seleccionó el refugio "A", el 22.2% de las pruebas seleccionó el refugio "B" y el 33.3% de las pruebas se quedó fuera de los refugios artificiales (refugio tipo "C").

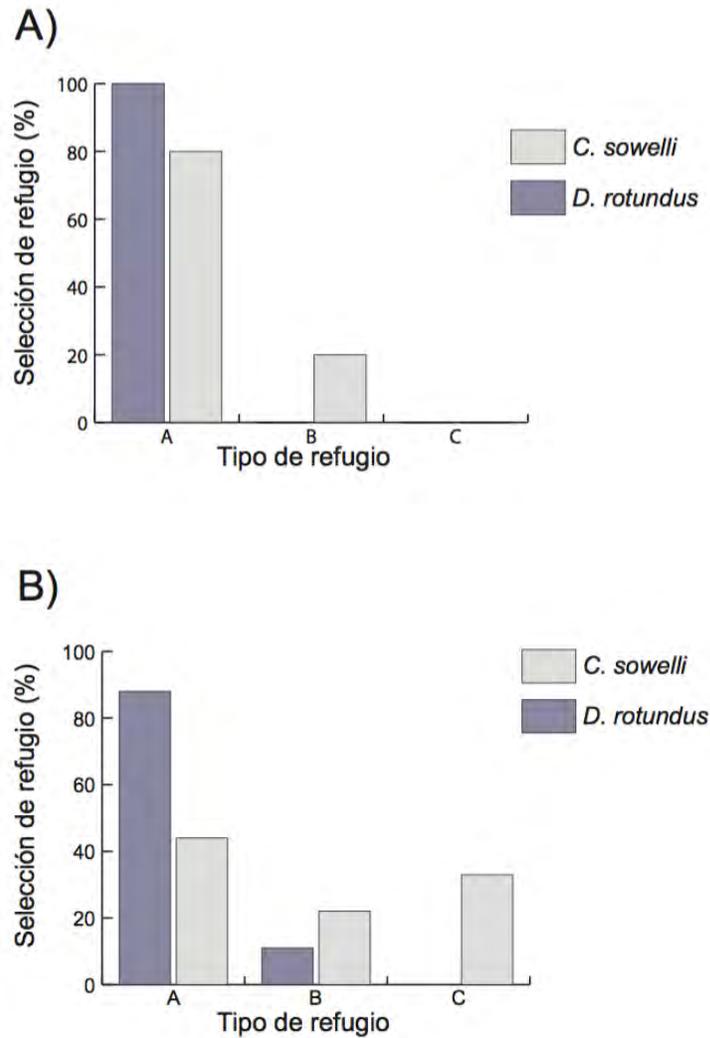


Figura 3.3 Porcentaje de selección de distintos tipos de refugios ofrecidos en jaulas de vuelo por parte de los murciélagos *D. rotundus* y *C. sowellii*. El refugio A es de mejor calidad que el B, en tanto que el C representa zonas fuera de los refugios anteriores. A) Pruebas con una sola especie ocupando las jaulas. B) Pruebas realizadas con ambas especies en coexistencia.

Interacciones interespecíficas

En el análisis de las conductas de ambas especies se encontró que para las condiciones de cautiverio dadas en las pruebas de selección de refugio, *D. rotundus* al interactuar con *C. sowellii* es significativamente más agresivo ($Z=-2.375$; $P<0.05$). En contraste, los comportamientos de defensa



($Z=-1.604$, $P>0.05$), depredación ($Z=-1.414$, $P>0.05$) y olfateo a un individuo de la otra especie ($Z=-1.461$, $P>0.05$) no fueron significativamente diferentes entre las dos especies.

Estos datos indican que para condiciones de cautiverio, *D. rotundus* es significativamente más agresivo que *C. sowelli*, lo cual se ve reflejado directamente en la selección de refugio de la especie no hematófaga, pues esta última es quien modifica la ocupación del refugio durante las pruebas de interacción de especies con respecto a las pruebas por especie en jaulas de vuelo.

Dentro de las pruebas de selección de refugio hubo algunas conductas que pasaron solo una vez, pero no por eso pierden importancia. En una de las pruebas de interacción de especies realizadas, dos de los individuos de *C. sowelli* fueron depredados en la misma noche por un mismo individuo de *D. rotundus*. Esto sucedió mientras ambas especies llevaban el día de aclimatación y una noche compartiendo el refugio "A". A la mañana siguiente, mientras se hacía la revisión de sitios ocupados nos percatamos de la depredación, aun cuando el alimento para la especie hematófaga estaba disponible. Inmediatamente se suspendió la prueba liberando a los individuos que no fueron atacados en sus respectivos sitios de captura.

De las 9 pruebas de interacción de especies, en 4 de ellas se documentó agresión y en una de ellas depredación dentro del refugio óptimo. El registro de la agresión puede ser subestimado ya que el pampo de visión de la cámara no cubría la entrada del refugio y en algunos casos la cámara se ensuciaba obstaculizando la grabación.

Al igual que en Delpietro y Russo (2002) al realizar las capturas dentro de las cuevas y en las jaulas de vuelo, en este estudio se observó que al manejar a *D. rotundus*, este mostró comportamientos agresivos, vocalizando fuertemente, lanzando mordidas y tratando de escapar efusivamente mientras que *C. sowelli* fue más dócil. También cabe mencionar, que reafirmando lo encontrado por Muñoz-Lacy (2010) en el mismo sitio de estudio y por (Findley (1993) y Rodríguez-



Durán (1998), en ninguna de las cuevas visitadas para la obtención de murciélagos, se observó que *D. rotundus* compartiera micrositio con ninguna otra especie.

Discusión

Dentro de las cuevas visitadas en este estudio, *D. rotundus* no compartió micrositos con ninguna otra especie, Esta conducta se mantuvo en las jaulas de vuelo, pues al encontrarse *D. rotundus* en las pruebas de interacción con *C. sowellii*, esta última especie fue desplazada a sitios con características subóptimas. De la misma manera, Wohlgenant (1994), observó que *D. rotundus* desplaza a *Sturnira pavidens* (ex *S. liliium*) del refugio preferido en experimentos en jaulas de vuelo cuando los refugios son escasos. Graham et al. (2014), por su parte, considera que dos o más especies comparten refugio cuando estas utilizan un mismo sitio con menos de 0.5 m de distancia entre grupos y observó que los grupos de murciélagos en Perú rara vez comparten refugio.

En el presente estudio se observó que cuando ambas especies comparten refugio artificial, las agresiones aumentan significativamente. Dichas agresiones ocasionaron que la especie agredida, en este caso *C. sowellii*, ocupara los refugios con las características de temperatura menos adecuadas (*B* y *C*). Las conductas agresivas se observaron cuando ambas especies ocupaban el mismo refugio y siempre la especie desplazada resultó ser *C. sowellii*. Cuando *C. sowellii* no reaccionó escapando de las agresiones, estas fueron más graves llegando incluso a presentarse la depredación, lo cual no se tenía documentado para esta especie.

De acuerdo con Graham et al. (2014), puede haber tres tipos de asociaciones de especies que coocurren en los sitios de refugio: negativas, neutrales y benéficas, y aunque es una característica difícil de evaluar, se pueden observar ciertos patrones de asociación. Aunque la mayoría de las especies tienden a una relación neutral, en la que es más común que no haya mucha interacción ni que coocurrán en el mismo sitio de refugio, hay especies que se encuentran



frecuentemente coexistiendo sin importar el tipo de refugio, como *C. perspicillata* con *G. soricina* (Graham et al. 2014). En esta relación ambas especies se benefician con termorregulación más barata y detección más fácil y rápida de los depredadores.

En el presente estudio realizado en cautiverio, la relación entre *D. rotundus* y *C. sowellii* puede describirse como negativa ya que *C. sowellii* se ve físicamente afectado por la agresión, o depredación y energéticamente afectado teniendo menos tiempo para acicalarse o descansar por responder a las agresiones. De la misma manera, *D. rotundus* invierte energía en defender agresivamente el refugio. Aunque en el medio natural los murciélagos no hematófagos son capaces de utilizar los mismos sitios que *D. rotundus* está ocupando, y les resultan óptimos en cuanto a temperatura, estos lo evitan para no tener interacción directa con el murciélago vampiro común. De esta manera, pueden invertir la energía en otras actividades que no sean estar alerta de posibles ataques del murciélago vampiro común. Además, el murciélago no hematófago puede valerse de la termorregulación más eficaz al encontrarse en grupos más numerosos.

Se ha propuesto que la competencia interespecífica por el acceso a los refugios es lo que limita la composición de especies y el tamaño de las poblaciones dentro de las cuevas (Bateman and Vaughan, 1974; Rodríguez-Durán and Lewis, 1987; Rodríguez-Durán y Soto-Centeno 2003; Silva-Taboada, 1979). La ocupación de un mismo recurso entre varias especies depende del costo-beneficio de compartirlo, por ejemplo una cueva (Wilkinson 1988). Las cuevas proveen a los murciélagos gran variedad de sitios para percharse los cuales varían en tamaño, disposición dentro de la cueva y otras características que le dan un microclima distinto a cada uno (Kunz et al. 2012). Algunos sitios se vuelven más adecuados que otros en cuanto a temperatura, y otras características. En estos casos, los sitios óptimos se convierten en recursos limitantes por los que puede existir competencia interespecífica en donde las especies dominantes, como *D. rotundus* (Wohlgenant 1994) acaparan los mejores sitios.



La selección de refugio es consecuencia de múltiples factores (Graham et al. 2014) y, aunque la competencia entre especies juega un papel fundamental, no pueden excluirse los procesos ecológicos restantes como estado fisiológico de los individuos, cercanía a fuentes de alimento, protección de depredadores, entre otros para explicar los patrones de agregación en refugios cavernícolas (Schluter, 1984).

Conclusión

Este estudio demuestra que en condiciones de cautiverio el murciélago vampiro común *Desmodus rotundus*, por medio de conductas agresivas, desplaza al murciélago frugívoro de cola corta *Carollia sowelli*. Estas observaciones apoyan lo observado por (Dalquest 1955) de que *D. rotundus* siempre está en las partes más oscuras de la cueva y por Arita y Vargas (1995) que siempre se encuentra en las cámaras más profundas y protegidas de la cueva. Esta distinción de características en los sitios que ocupa *D. rotundus* nos indican que existe competencia por interferencia y que esta afecta la distribución de las especies dentro de los refugios.

Conclusiones Generales y Recomendaciones



Conclusiones generales

Es clara la evidencia de que los refugios óptimos son un recurso limitante para las diferentes especies de murciélagos, pero hasta la fecha no es muy claro cómo la competencia interespecífica por el recurso puede influir en la estructura de las comunidades de murciélagos (Findley 1993).

En este estudio se comprobó que la manera en que las especies están distribuidas dentro de las cuevas monitoreadas no es aleatoria. En este caso, *D. rotundus* y *C. sowellii* están distribuidos obedeciendo un patrón en el que las temperaturas en cada micrositio influyen en su ubicación. Al coexistir varias especies con los mismos requerimientos de temperatura, *D. rotundus*, ocupa los sitios con temperatura diaria promedio mayor, la cual resulta óptima para tener menor gasto energético. Dentro de las cuevas compartidas con el murciélago vampiro común, *C. sowellii* se encuentra en sitios con temperatura diaria promedio menor, por lo tanto son subóptimos de acuerdo con los requerimientos de temperatura para la especie según Kunz (1982). Ambas especies prefirieron el mismo refugio cuando estuvieron solas, pero *Carollia sowellii* fue desplazada por *D. rotundus* a refugios con características de temperatura menos óptimas. Con este estudio se comprueba que en cautiverio, cuando la disponibilidad de refugios es limitante, el murciélago vampiro común es una especie dominante que mantiene su refugio de manera agresiva exduyendo competitivamente a otras especies, en este caso a *C. sowellii*, y en otras pruebas en cautiverio a *Phyllosotmus discolor*, *Sturnira parvidens* (antes *lilium*).

Es muy complicado realizar estudios de conducta interespecífica en la naturaleza. Este estudio es probablemente un indicativo muy confiable de lo que sucede dentro de las cuevas en el medio natural, aunque con el apoyo de más tecnología audiovisual se podrían realizar más estudios dentro de las cuevas para conocer cómo se lleva a cabo esta interacción en medios naturales.



Implicaciones para la conservación y visión a futuro

A pesar de la gran importancia que tienen los refugios en la vida de los murciélagos, la información disponible sobre cómo éstos son seleccionados en zonas tropicales e intertropicales es muy limitada. Hace falta entender más a fondo tanto los mecanismos de selección de refugio, así como los requerimientos de las especies y cómo es que estos cambian entre especies, sexo y estado fisiológico. También hace falta conocer mejor las interacciones que ocurren dentro de los refugios para contribuir con información que es de gran importancia para la conservación. Es importante saber también si hay una variación de la competencia por refugios dependiendo la época del año o las etapas de los ciclos de vida de las especies. Al tener más información sobre los requerimientos y selección de refugios, los planes de manejo y de recuperación de especies de quirópteros serán mucho más robustos.

Las implicaciones ecológicas y económicas de la dominancia de los murciélagos vampiros del recurso refugio sobre otras especies de murciélagos no hematófagos puede ser enorme. Mientras la ganadería extensiva continúe ganando terreno y se cambie el uso de suelo de los bosques, el murciélago vampiro común tiene mayor fuente de alimento y sus poblaciones irán en aumento. Por lo contrario, para otras especies que resultan importantes para mantener el buen funcionamiento de los ecosistemas, se pierden zonas de forrajeo y se enfrentan a una mayor competencia por refugios ya que si las poblaciones de *D. rotundus* aumentan estos requerirán mayor número de refugios (Fig. 4.1.). En un panorama a largo plazo esto se convierte en un verdadero problema, pues si las poblaciones de murciélagos frugívoros se ven afectadas por este fenómeno, estaremos frente a un ecosistema más fragmentado y con menos especies que dispersen semillas para regenerar los bosques. Esto llevaría a un desequilibrio ecológico difícil de recuperar. Pues lo mismo puede suceder con especies de murciélagos insectívoros, quienes



podrían verse afectados por la competencia por el refugio y dejar de prestar el servicio tan importante de control de plagas que ahorra mucho presupuesto a la agricultura en México y en el mundo.

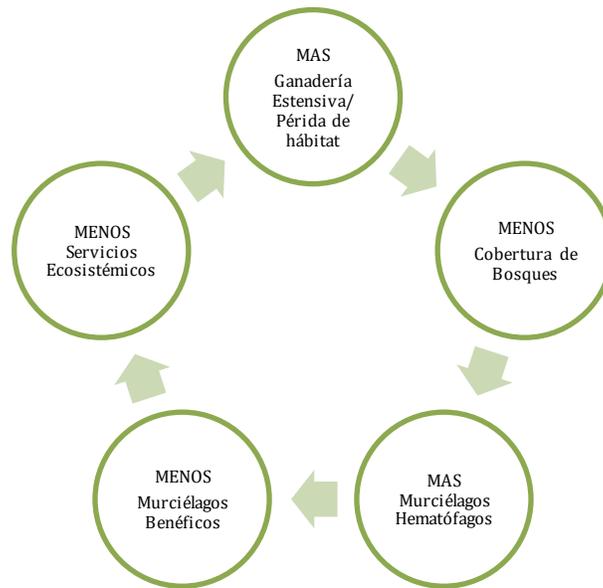


Fig. 4.1. Esquema de consecuencias del cambio de uso de suelo

Otro problema ecológico con los vampiros es

relacionado con el impacto del

control mal dirigido de sus poblaciones. Al intentar exterminar a *D. rotundus*, la vida de otras especies de importancia ecológica se puede ver directamente afectada. Y contrario de lo que se piensa los murciélagos más vulnerables a estos ataques son aquellos que no son hematófagos. De este modo, las poblaciones de murciélagos que brindan invaluable servicios ecosistémicos noche tras noche, sufren la pérdida de refugios. Debido a esto, es de suma importancia continuar con medidas de educación ambiental para continuar desmitificando a estos mamíferos y así prevenir estos actos irrespetuosos, vandálicos e ignorantes.



El equilibrio ecológico en los bosques y selvas tropicales es frágil. En estos momentos los murciélagos están logrando cubrir servicios ecosistémicos que algunas especies de mamíferos ya no están realizando en las selvas porque estos están desapareciendo (Kunz et al. 2011) por lo que para poder recuperar el hábitat es crucial proteger las poblaciones de especies de murciélagos que regeneran las selvas y que no se vean afectadas por la presencia de *D. rotundus* y la posible exclusión competitiva de los refugios.

En un futuro se podrían llevar a cabo más estudios sobre condiciones microclimáticas más amplios, entre estaciones, incluyendo más especies y otros tipos de refugio. Esto con la intención de saber si la competencia por los refugios es mayor en diferentes ecosistemas, o dependiendo del estado de conservación de los mismos; o si las agresiones aumentan dependiendo los estados fisiológicos de los individuos. Por ejemplo, un estudio similar se podría realizar para los refugios conocidos de especies como *Vampyrum spectrum*, *Leptonycteris yerbabuena* o *L. nivalis*. En este sentido también sería interesante conocer los requerimientos microclimáticos de las especies, y así configurar planes de manejo que incluyan la protección de refugios con estas características. E incluso mejorar el uso de refugios artificiales (como los que se utilizan para murciélagos en ciudades de zonas templadas) con características adecuadas para murciélagos en zonas tropicales y así mitigar el efecto del cambio de uso de suelo.



- Adams, R.A. y Pedersen, S.C., 2013. *Bat Evolution, Ecology and Conservation* R. A. Adams y S. C. Pedersen, eds.,
- Agosta, S.J., 2002. Habitat use, diet and roost selection by the Big Brown Bat (*Eptesicus fuscus*) in North America: a case for conserving an abundant species. *Mammal Review*, 32(3), pp.179–198. Disponible en: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2907.2002.00103.x>.
- Aguirre, L.F., Lens, L. y Matthyssen, E., 2003. Patterns of roost use by bats in a neotropical savanna: implications for conservation. *Biological Conservation*, 111, pp.435–443.
- Altringham, J.D., 2011. *Bats. From Evolution To Conservation* Second Edi., Oxford. University Press.
- Arita, H.T., 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. *American Society of Mammalogists*, 74(3), pp.693–702.
- Arita, H.T. y Vargas, J.A., 1995. Natural History , Interspecific association , and incidence of the cave bats of Yucatán , México. *Southwestern Association of Naturalists*, 40(1), pp.29–37.
- Arizaga, S. et al., 2000. Pollination ecology of *Agave Macrocarantha* (Agavaceae) In a mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany*, 87(7), pp. 1011–1017.
- Audet, D. y Thomas, D.W., 1997. Facultative hypothermia as a thermoregulatory strategy in the phyllostomid bats, *Carollia perspicillata* and *Sturnira lilium*. *Journal of comparative physiology. B, Biochemical, systemic, and environmental physiology*, 167(2), pp.146–52. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9120068>.
- Avila-Flores, R. y Medellín, R. a., 2004. Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by mexican Bats. *Journal of Mammalogy*, 85(4), pp.675–687. Disponible en: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/BOS-127>.
- Baker, R.J., Solari, S. y Hoffmann, F.G., 2002. A new Central American species from the *Carollia brevicauda* complex. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 217, pp.1–12. Disponible en: <http://eprints.eriub.org/164/>.
- Bateman, G.C. y Vaughan, T.A., 1974. Nightly activities of mormoopid bats. *American Society of Mammalogists*, 55(1), pp.45–65.
- Bonaccorso, F.J. y McNab, B.K., 2003. Standard energetics of leaf-nosed bats (*Hipposideridae*): its relationship to intermittent- and protracted-foraging tactics in bats and birds. *Journal of comparative physiology. B, Biochemical, systemic, and environmental physiology*, 173(1), pp. 43–53. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12592442>
- Boyles, J.G., 2007. Describing roosts used by forest bats: the importance of microclimate. *Acta Chiropterologica*, 9(1), pp. 297–303. Disponible en:



<http://www.bioone.org/doi/abs/10.3161/17335329%282007%299%5b297%3adrubfb%5d2.0.co%3b2>.

- Brigham, R.M. y Fenton, M.B., 1986. The influence of roost closure on the rooster and foraging behaviour of *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology*, 64(5), pp. 1128–1133.
- Brunet, A.K. y Medellín, R.A., 2001. The species-area relationship in bat assemblages of tropical caves. *Journal of Mammalogy*, 82(4), pp. 1114–1122.
- Churchill, S.K., 1991. Distribution, abundance and roost selection of the orange horseshoe-bat, *Rhinonycteris aurantius*, a tropical cave-dweller.
- Cleveland, C.J. et al., 2006. Economic value of the pest control service provided by Brazilian Free-Tailed bats in south-central Texas. *Ecological Society Of America*, 4(5), pp. 238–243.
- Cruz-Neto, a P., Garland, T. y Abe, a S., 2001. Diet, phylogeny, and basal metabolic rate in phyllostomid bats. *Zoology (Jena, Germany)*, 104(1), pp. 49–58.
- Dalquest, W.W., 1955. Natural history of the Vampire Bats of eastern Mexico. *American Midland Naturalist*, 53(1), pp. 79–87.
- Dechmann, D.K.N., Kalko, E.K. V y Kerth, G., 2004. Ecology of an exceptional roost: energetic benefits could explain why the bat *Lophostoma silvicolum* roosts in active termite nests. pp. 1037–1050.
- Delpietro, V.H.A. y Russo, R.G., 2002. Observations of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) and the hairy-legged vampire bat (*Diphylla ecaudata*) in captivity. *Mammalian Biology*, 67, pp.65–78.
- Dow, D.D., 1977. Indiscriminate interspecific aggression leading to almost sole occupancy of space by a single species of bird. *Emu*, 77, p. 115.
- Eguiarte, L.E. y González, A., 2007. De genes y magueyes estudio y conservación de los recursos genéticos del tequila y el mezcal. *Ciencias*, 87, pp.28–35.
- Federico, P. et al., 2008. Brazilian free-tailed bats as insect pest regulators in transgenic and conventional cotton crops. *Ecological Applications*, 18(4), pp.826–837.
- Fenton, M.B. y Simmons, N., 2014. *Bats: A World Of Science and Mystery*, University of Chicago Press.
- Findley, J.S., 1993. *Bats a community perspective*, Cambridge University Press.



- Fleming, T.H., 1988. *The Short-tailed Fruit Bat. A Study in Plant-Animal Interactions*, University of Chicago Press; Edición: 2nd; Colección Wildlife Behaviour & Ecology. 384 pp
- Fleming, T.H., Nelson, A.A. y Dalton, V.M., 1998. Roosting Behavior of the Lesser Long-Nosed Bat, *Leptonycteris curasoae*. *American Society of Mammalogists*, 79(1), pp.147–155.
- Flores Crespo, R. et al., 1972. Comportamiento del vampiro (*Desmodus rotundus*) en cautiverio. , 17(2), pp.139–143.
- Franco Morales, M.L., 2001. *Propuesta de un Programa de Educación Ambiental Formal para la Conservación de Murciélagos*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gaisler, J.E., 1970. Remarks on the thermopreferendum of palearctic bats their natural habitats. In *proceedings 2nd International Bat Research Conference*.
- Galicia, R.S., 2013. *Ipomoea murucoides (Convolvulaceae) como recurso de invierno para Leptonycteris nivalis (Phyllostomidae) en Tepoztlán, Morelos, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- García Rawlins, A.M., 2011. *Dinámica de Uso de Cuevas por Murciélagos Cavernícolas de Zonas Áridas y Semiáridas del Norte de Venezuela e Islas Vecinas*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC).
- Gerhard y Neuweiler, 2000. *The Biology Of Bats*, Oxford University Press, Nueva York
- Graham, G.L., 1988. Interspecific associations among peruvian bats at diurnal roosts and roost sites. *American Society of Mammalogists*, 69(4), pp. 711–720.
- Graham, G.L., Journal, S. y Nov, N., 2014. Interspecific associations among peruvian bats at diurnal roosts and roost sites. , 69(4), pp.711–720.
- Hill, J.E. y Smith, J.D., 1984. *Bats: A Natural History* University Texas Press, Austin
- Johnson, J.S. y Lacki, M.J., 2013. Effects of reproductive condition, roost microclimate, and weather patterns on summer torpor use by a vespertilionid bat.
- Kenneth Riskin, D., 2006. *Biomechanics of terrestrial locomotion in bats*. Cornell University.
- Kerth, G., 2008. Causes and consequences of sociality in bats. *BioScience*, 58(8), p.737. Disponible en: <http://bioscience.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1641/B580810>.
- Kerth, G. y Reckardt, K., 2003. Information transfer about roosts in female Bechstein's bats: an experimental field study. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 270 (1514), pp. 511–5. Disponible en:



- [Http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1691266&tool=pmcentrez&rendertype=abstract](http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1691266&tool=pmcentrez&rendertype=abstract) [Accessed August 26, 2014].
- Kerth, G., Weissmann, K. y König, B., 2001. Day roost Selection in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia*, 126(1), pp.1–9. Disponible en: <http://link.springer.com/10.1007/s004420000489> [Accessed May 27, 2013].
- Kofoky, A. et al., 2006. Habitat use, roost selection and conservation of bats in Tsingy De Bemaraha National Park, Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 16(4), pp. 1039–1053. Disponible en: <http://link.springer.com/10.1007/s10531-006-9059-0> [Accessed August 27, 2014].
- Kunz, T.H. et al., 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), pp. 1–38. Disponible en: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>.
- Kunz, T.H., 1982. Roosting Ecology of Bats. In *Ecology Of Bats*. pp. 1–55.
- Kunz, T.H. y Fenton, M.B. eds., 2003. *Bat Ecology*, Chicago Press, London.
- Kunz, T.H., Murray, S.W. y Fuller, N.W., 2012. Bats. In *Encyclopedia of Caves*. pp. 590–598. Disponible en: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123838322000876>.
- Kunz, T.H. y Parsons, S., 2009. *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 1-556.
- Lauson, L.A., 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in arizona. *American Journal of Botany*, 87(6), pp.825–836.
- Lourenço, S.I. y Palmeirim, J.M., 2004. influence of temperature in roost selection by *Pipistrellus pygmaeus* (Chiroptera): relevance for the design of bat boxes. *Biological Conservation*, 119(2), pp. 237–243. Disponible en: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320703004488> [Accessed June 8, 2013].
- Mayen, F., 2003. Haematophagous bats in Brazil, their role in rabies transmission, impact on public health, livestock industry and alternatives to an indiscriminate reduction of bat population. *Journal of Veterinary Medicine*, 50(10), pp. 469–472.
- Mcnab, B.K., 1982. Evolutionary Alternatives in the Physiological Ecology of Bats. University of Florida, In *Ecology of bats*, Thomas Kunz (eds.) Boston University, Massachusetts.



- McNab, B.K., 1969. The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 31(2), pp.227–268. Disponible en:
<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0010406X6991651X>.
- Medellín, R.A., Arita, H.T. y Sánchez H., O., 2008. Identificación de los Murciélagos de México Segunda Ed. Instituto de Ecología UNAM, ed., Ciudad de México.
- Mendes, P. et al., 2011. Roost use by bats in Espírito Santo, Brazil: comparison of a protected area, a rural landscape, and an urban landscape. *Cuadernos de Investigación UNED*, 3(2), pp. 195–202. Disponible en:
<http://investiga.uned.ac.cr/revistas/index.php/cuadernos/article/view/148>
- Muñoz-Lacy, L.G., 2010. Efecto del murciélago vampiro común *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810) sobre hatos de ganado vacuno de Hueytamalco, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México
- Murray, B.G., 1971. The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds. *Ecological Society Of America*, 52(3), pp.414–423.
- Norberg, U.M. y Rayner J.M., 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Royal Society Publishing*, 316 (1179), pp. 335–427.
- Novaes Gomes, M. y Uieda, W., 2004. Abrigos diurnos, composição de colônias, dimorfismo sexual e reprodução do morcego hematófago *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy) (Chiroptera Phyllostomidae) no Estado de Sao Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(3), pp. 629–638.
- Núñez Rojo, P., 2011. *Caracterización de hábitat y de los refugios del murciélago de cabeza aplanada (Myotis planiceps) en tres estados del norte de México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ortega, J., 2011. Conductas de apareamiento y agresión entre machos en una colonia de *Nyctinomops* sp. en México. , 18(1), pp. 95–103.
- Ortega, J., Guerrero, J.A. y Maldonado, J.E., 2008. Aggression and tolerance by dominant males of *Artibeus jamaicensis*: strategies to maximize fitness in harem groups. *American Society of Mammalogists*, 89 (6), pp. 1372–1378.
- Pereyra Díaz, D. y Pérez Sesma, J.A.A., 2005. Hidrología De Superficie Y Precipitaciones Intensas 2005 En El Estado De Veracruz. En *Inundaciones 2005 en el Estado de Veracruz*. pp. 81–99.



- Road, M., 1987. Factors Affecting Choice of Diurnal Roost Site by Tree-Hole Bats (Microchiroptera) in South-Eastern Australia. *Australian Wildlife Research*, 14, pp.459–73.
- Robinson, S.K. y Terborgh, J., 1995. Interspecific aggression and habitat selection by Amazonian birds. *Journal of Animal Ecology*, 64(1), pp.1–11.
- Rodriguez-Duran, A., 1995. Metabolic rates and thermal conductance in four species of neotropical bats roosting in hot caves. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 110(4), pp. 347–355.
- Rodriguez-Duran, A. y Soto-Centeno, J.A., 2003. Temperature selection by tropical bats roosting in caves. *Journal of Thermal Biology*, 28(6–7), pp.465–468. Disponible en: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0306456503000469>.
- Rodríguez-Durán, 1998. Nonrandom aggregations and distribution of cave-dwelling bats in Puerto Rico. *Journal of Mammalogy*, 79 (1), pp. 141–146. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/10.2307/1382848>.
- Rodriguez-Herrera, B., Viquez-R, L. y Cordero-Schmidt, E., 2015. Energetics of tent roosting in bats: the case of *Ectophylla alba* and *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, pp. 1–7.
- Sampedro Marin, A.C. et al., 2008. Refugios, periodo reproductivo y composición social de las poblaciones de *Desmodus rotundus* (Geoffroy, 1810) (Chiroptera: Phyllostomidae), en zonas rurales del Departamento De Sucre , Colombia. *Caldasia*, 30(1), pp. 127–134.
- Schubert, B.W. y Mead, J.I., 2012. Encyclopedia of Caves. *Encyclopedia of Caves*, pp.590–598. Disponible en: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123838322000876>.
- Schutt, W. a et al., 1997. The dynamics of flight-initiating jumps in the Common Vampire Bat *Desmodus rotundus*. *The Journal of experimental biology*, 200(Pt 23), pp. 3003–12. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9359889>.
- Sedgeley, J.A. y Donnell, C.F.J.O., 1999. Factors influencing the selection of roost cavities by a temperate rainforest bat (Vespertilionidae: *Chalinolobus tuberculatus*) in New Zealand. *The Zoological Society of London*, 249, pp.437–446.
- Sedgeley, J. a. y O'Donnell, C.F.J., 1998. Roost selection by the long-tailed bat, *Chalinolobus tuberculatus*, in temperate New Zealand rainforest and its implications for the conservation of bats in managed forests. *Biological Conservation*, 88(2), pp.261–276.
- Snow, T., 2011. Bat Conservation International, Bat Conservation and Management Workshop, Course Booklet Portal, Arizona.



- Stocker, B., 1897. *Dracula*, Westminster: Archibald Constable and Company.
- Tellgren-Roth, Å. et al., 2009. Keeping the blood flowing - plasminogen activator genes and feeding behavior in vampire bats. *Naturwissenschaften*, 96(1), pp. 39–47.
- Torres-Cortés, B., 2010. Detección del Virus de Rabia En Murciélagos Hematófagos *Desmodus rotundus* en Cuevas en Paisajes Modificados del Municipio de Hueytamalco, Puebla, México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Uieda, W., 2001. Behavior of an albino Vampire Bat, *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy) (Chiroptera, Phyllostomidae), in captivity. *Revista Brasileira Zoológica*, 18(2), pp. 641–644.
- Vaughan, T.A. y O’Shea, T.J., 1976. Roosting Ecology of the Pallid Bat, *Antrozous pallidus*. *American Society of Mammalogists*, 57(1), pp.19–42.
- Vel’ký, M., Kaňuch, P. y Krištín, a., 2010. Selection of roosting vegetation in the great tit, *Parus major*, during the winter period. *Ethology Ecology y Evolution*, 22(3), pp.305–310. Disponible en: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/03949370.2010.502326>.
- Villarreal E.B, O. et al., 2005. Diversificación productiva en el campo experimental Las Margaritas, Puebla, México. *Archivos De Zootecnia*, 54 (206–207), pp. 197–203.
- Vonhof, M.J. y Barclay, R.M.R., 1996. Roost-site selection and roosting ecology of forest-dwelling bats in Southern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 74, pp. 1797–1805.
- Wilkinson, G.S., 1992. Information transfer at evening bat colonies, pp.501–518.
- Wilkinson, G.S., 1988. Social Organization And Behavior. In A. M. Greenhall y U. Schmidt, eds. *Natural History of Vampire Bats*. pp. 85–97.
- Wilkinson, G.S. y South, J.M., 2002. Life history, ecology and longevity in bats. *Aging cell*, 1(2), pp.124–31. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12882342>.
- Willis, C.K.R. y Brigham, R.M., 2004. Roost switching, roost sharing and social cohesion: forest-dwelling big brown bats, *Eptesicus fuscus*, conform to the fission–fusion model. *Animal Behaviour*, 68(3), pp. 495–505. Disponible en: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S000334720400171X> [Accessed August 18, 2014].
- Wilson, D.E. y Reeder, D.M. eds., 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* Third Edit.
- Wohlgenant, T.J., 1994. Roost interactions between the Common Vampire Bat (*Desmodus rotundus*) and two frugivorous bats (*Phyllostomus discolor* and *Sturnira lilium*) in Guanacaste, Costa Rica. *Biotropica*, 26(3), pp. 344–348.