



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

CAMPUS IZTACALA

PATRONES DE USO DE CUEVAS EN
MURCIELAGOS DEL CENTRO
DE MEXICO

T E S I S

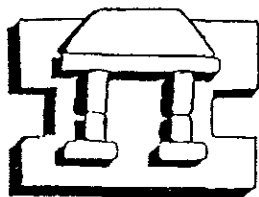
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A:

RAFAEL AVILA FLORES

DIRECTOR DE TESIS: RODRIGO A. MEDELLIN



IZTACALA

LOS REYES IZTACALA, MEXICO.

2000

277216



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

*Dedico esta tesis a mis padres, Carmen y Luis, con todo mi amor
y mi más grande reconocimiento...*

A mis "carnales" Lalo, Elías y Julio, con mucho cariño...

A la memoria de mis abuelos, Concepción, Elpidia e Hilario

A mis tíos Leonor, Lola, Sol y Tavo

A mis primos Norma, Memo, Moni, Carlos y Jean Luc

*A Coco, Sandra y a mis sobrinos, Anaid, Ale, Allison,
Andrea, Julio, Marc, Liliana y Fernanda*

A mis AMIGOS, mi otra familia...

*A la Universidad Nacional Autónoma de
México*

*Quiero dedicar este trabajo a ese enorme y contrastante mosaico de paisajes,
ideologías y culturas llamado MÉXICO*

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue posible gracias a la intervención directa o indirecta de muchísimas personas. Tan importante es la gente que tuvo injerencia sobre el trabajo mismo en alguna de sus fases como la gente que incidió de una o otra manera sobre la persona que escribe estas líneas.

En primer término quiero agradecer profundamente a mis padres, Luis Avila y Carmen Flores. Gracias por haberme brindado su apoyo incondicional en todo momento, por haber respetado siempre mis decisiones más trascendentes, por haberme proporcionado los valores y las bases necesarias para construir mi propio futuro, pero ante todo, gracias por haberme entregado todo su amor. Simplemente sin ellos no habría podido llegar hasta este momento. Por eso y por muchas cosas más, GRACIAS.

Al Dr. Rodrigo Medellín, que me brindó la oportunidad de tener mi primera aproximación con el fascinante mundo de los mamíferos, y en particular por acercarme al estudio de estos interesantes bichos alados. Gracias por haberme transmitido sus experiencias y conocimientos. Y sobre todo, gracias por haberme dado su confianza y su apoyo para desarrollar con toda libertad este trabajo.

A los revisores oficiales de la tesis, Catalina Chávez, Angel Durán, Rodolfo García, Rodrigo Medellín y Jorge Ortega. A todos ellos, gracias por haber tenido la paciencia de leer, revisar y corregir este trabajo. Sin duda, esto permitió mejorar y enriquecer la versión final. Por supuesto, los errores que aún persisten en esta tesis son de mi entera responsabilidad.

A las personas que revisaron el manuscrito en alguna de sus fases e hicieron valiosas sugerencias para mejorarlo: Cuauhtémoc Chávez, Ale de Villa, Yolanda Domínguez, Miguel Gutiérrez, Natalia Manzano, Alberto Rojas, Gerardo Suzán y Guillermo Tellez. Quiero agradecer especialmente a Jorge Vargas, que siempre me motivó a sacar adelante este trabajo y me transmitió algunas de sus experiencias de su trabajo con los murciélagos cavernícolas.

A las personas e instituciones que proporcionaron la localización de algunas cuevas de los estados de México y Puebla: Cristóbal Galindo, Ricardo López-Wilchis, Rodrigo Medellín, Alberto Rojas, Benjamín Vieyra y Heliot Zarza, así como a las colecciones mastozoológicas del Instituto de Biología (UNAM), de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (IPN) y de la UAM-Iztapalapa.

A quienes me apoyaron durante la búsqueda de cuevas en el campo: Saúl Aguilar, Daniel García, Miguel Gutiérrez, Natalia Manzano, Artemio Mendoza, César Rodríguez, Ada Ruiz, Guillermo Tellez y Heliot Zarza.

A quienes me ayudaron e hicieron compañía durante las estancias en el campo: Julio C. Avila, Anja Brunet, Catalina Chávez, Manuel Espino, Claudia Galicia, Daniel García, Pepe García, Miguel Linaje, Erika Marcé, Karla Ocegüera, Ana Soler, Leonor Solís, Gerardo Suzán y Heliot Zarza. Gracias a todos ellos por haber soportado esas largas sesiones dentro y fuera de las cuevas, los conteos de murciélagos, las "topografiadas", las desveladas, las desmañadas, esas odiosas caminatas diurnas y nocturnas "a paso veloz", las raquíticas comidas de campo, etc., etc. Pero sobre todo, gracias por aguantar mis fastidios, mis necesidades, mis tensiones y mis malos ratos. Quiero agradecer especialmente a César Rodríguez y a Guillermo Tellez, por no haber escarmentado y haberme acompañado varias veces. Y por supuesto, quiero agradecerle infinitamente a Miguel Gutiérrez el haber estado conmigo a lo largo de todo este tiempo y por aguantarme durante las salidas más pesadas. A mi mamá, que me esperó en el coche algunas veces, y a mi papá, que me lo prestó otras tantas. Gracias a todos por su enorme paciencia.

A las autoridades municipales de Coxcatlán, Huehuatlán El Chico, Hueytamalco, Jolalpan, Tehuacán, Tenampulco, Zapotitlán de Méndez y Zapotitlán Salinas, por el respaldo que siempre nos brindaron. Agradezco a la gente que nos apoyó de diversas maneras y sin ningún interés durante las estancias en el campo: Alejandro Castillo (Rcho. La Garita), Everardo Castillo (Zapotitlán Salinas), Facundo Gutiérrez y Don Angel (Rcho. El Terrero), Lirio López (Jolalpan), Cutberto Mora (Tenampulco), José Clemente Rodríguez (Parque "Llano Grande"), y especialmente a los hermanos Herminio y Rafael Rojas (Zapotitlán de Méndez).

A todos mis compañeros y amigos de los laboratorios de Ecología de Mamíferos del Instituto de Ecología, por hacer del trabajo (cuando lo hacíamos) algo agradable, por esas largas sobremesas, por su albureabilidad, por las "chelas" que no me tomé, por esas fiestas que nunca fueron fiestas, por su compañía y experiencias en el campo, etc., etc., etc. Pero sobre todo, gracias por su amistad, su compañerismo y sus consejos. Sin intención de olvidar a alguien (mil disculpas si ello ocurre), quiero mencionar a Saúl Aguilar, Miguel Amin, Dalia Amor, Gerardo Carreón, Iván Castro, Federico Chinchilla, Gerardo Ceballos, Cuauhtémoc Chávez, Fernando Colchero, Raúl Cueva, Yolanda Domínguez, José J. Flores, Claudia Galicia, Blanca Gamboa, Osiris Gaona, Héctor Gómez, Beatriz Hernández, Raquel Hernández, Edmundo Huerta, Concepción López, Xavier López, César Loza, Erika Marcé, Rodrigo Medellín, Angeles Mendoza, Patricia Mora, Lorena Morales, Georgina O'Farrill, Gisselle Oliva, Jorge Ortega, Jesús Pacheco, Jesús Ramírez, Ada Ruiz, Georgina Santos, Mery Santos, Ana Soler, Leonor Solís, Gerardo Suzán, Guadalupe Tellez, Guillermo Tellez, Emilio Tobón, Jorge Unbe, David Valenzuela, David Vázquez, Luis B. Vázquez, Enriqueta Velarde y Heliot Zarza. Al Memo, al Jorgito O. y al Suzán, gracias por las cosas compartidas a lo largo de estos años, dentro y fuera de la academia, pero sobre todo gracias por su confianza.

A todos mis profesores, por haberme brindado las herramientas necesarias para enfrentar los problemas teóricos y aplicados de la Biología. En particular quiero agradecer a Catalina Chávez, Angel Durán,

Francisco López, Ignacio Peñalosa, Oscar Sánchez-H. y Roberto Velasco

Un agradecimiento muy especial para Jesús Ramírez, por brindarme su confianza y su amistad, y porque me hizo ver que la Biología puede ser mucho más que "contar patas".

A todos mis compañeros y amigos de Iztacala. En especial a ese grupo de estudiantes (mejor conocidos como los "nerds") que me hizo sentir que la amistad, la diversión y el estudio no tienen por qué estar peleados: Patricia Aguilera, Ale Blanco, Miriam Ferrer, Alberto (Bongo) Gómez-Tagle, Natalia Manzano, Gaby Mendoza, Artemio Mendoza, Isabel Mercado, Cynthia Ordaz, Rebeca Parra, Yuri Peña, César Rodríguez, Tere Sandoval, Carmen Urzúa, Alonso Vilches y Heliot Zarza. A los nerds por adopción: Miriam Aldasoro, Rocío Burgoa, Ale de Villa, Daniel García y Arturo Morales. Un agradecimiento MUY especial para Ale, Artemio, César, Dano, Heliot, Isa, Natalia y Rocío .. ellos saben por qué

A Araceli Calderón, Salomón Díaz, Nayelli González, Tere González, Miguel Gutiérrez, José Luis Ibarra y Judith Zamudio, por su amistad y por haberme hecho pasar momentos muy agradables durante mi estancia en el Instituto de Ecología.

A mis amigos y colegas mastozoólogos fuera del Instituto de Ecología, especialmente a Joaquín Arroyo, Alondra Castro, Matías Martínez, Jorge Vargas y Benjamin Vieyra, por su permanente disposición para ayudar a la gente. A toda la "banda" de la colección mastozoológica del Instituto de Biología de la UNAM, por su apoyo en diversas ocasiones y por haberme hecho sentir prácticamente como de casa. Especialmente quiero agradecer a Ale de Villa, Pepe García, Miguel Linaje, Mayra Mancera, Paloma Mendoza, Juan Pablo Ramírez y Antonio Santos. Con muchísimo cariño, gracias también a Socorro Lara y Cristina McSwiney, por brindarme su confianza y por mantener ese lazo a pesar de la distancia.

Con mucho aprecio, quiero agradecer a las familias León y Mendoza Mendoza (del D F e Hidalgo) toda su hospitalidad

Al Programa para la Conservación de los Murciélagos Migratorios (PCMM) y al Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, por haber financiado todo el trabajo de campo y parte de mi beca. A Fundación UNAM, que proporcionó la otra parte.

A la UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, con muchísimo cariño, orgullo y respeto. Gracias por permitirme sentir eso que llaman ser "universitario".

A los que por error me faltó mencionar.

INDICE

RESUMEN	1
1 INTRODUCCIÓN	2
2. ANTECEDENTES	4
2.1. Importancia de las cuevas como sitios de refugio	4
2.2. Factores que determinan la selección del refugio	5
2.3. Algunos patrones de uso de refugios en quirópteros	6
2.4. Factores intrínsecos que limitan el uso de refugios	8
2.5. El caso de los murciélagos cavernícolas del centro de México	18
3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	20
4 DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO	23
4 1. Cuevas de la región del Valle de Tehuacán-Cuicatlán	23
4 2. Cuevas de la región de la Cuenca del Balsas	30
4.3 Cuevas de la región del Eje Volcánico Transversal	33
4.4. Cuevas de la región de la Sierra Norte de Puebla	35
4 5 Cuevas de la región de la Llanura Costera del Golfo	38
5 MÉTODOS	40
5 1. Caracterización del refugio	41
5 2. Información Biológica	42
5.3. Ordenamiento, manejo y análisis de los datos	46
6. RESULTADOS	49
6.1. Temperatura del refugio	55
6.2. Humedad del refugio	59
7. DISCUSIÓN	73
7 1 Especificidad en los requerimientos de refugio de las especies	73
7.2. Restricciones en el uso de refugios: influencia del tamaño corporal, tipo de alimentación, afinidad taxonómica y patrón de termorregulación	79
7.3. Relación de los patrones de uso de refugios con la distribución geográfica de las especies	92
7.4. Importancia para la conservación	95
8. CONCLUSIONES	98
9 LITERATURA CITADA	100
10. GLOSARIO	110
APÉNDICE I	113
APÉNDICE II	116

RESUMEN

En este trabajo se propone que la plasticidad mostrada por los murciélagos en el uso de refugios es en gran parte una función de su capacidad fisiológica de regulación térmica e hídrica. Para probar esta hipótesis, se exploró la relación que existe entre cuatro atributos de las especies relacionados con esta capacidad (*tamaño corporal*, *tipo de alimentación*, *afinidad taxonómica* y *patrón de termorregulación*) y el microclima de los refugios que utilizan. Se seleccionó un conjunto de 18 cuevas de los estados de Puebla y México localizadas en diferentes ecosistemas: bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de coníferas y matorral xerófilo. Cada cueva fue visitada durante dos días en cada estación del año. En cada día de trabajo, los datos de temperatura y humedad fueron tomados en los lugares ocupados por una o más colonias de murciélagos a las 0400, 1000, 1600 y 2200 hrs. En total fueron observadas 23 especies pertenecientes a nueve diferentes taxa (familias y en el caso de Phyllostomidae subfamilias). Se encontró muy poca evidencia de especificidad en el uso de refugios en las especies estudiadas, y los casos que pudieran sugerirla están acoplados con uno de los períodos más críticos para las especies: la reproducción. El patrón de uso de cuevas más evidente fue obtenido cuando las especies fueron agrupadas por el tipo de termorregulación, aunque las diferencias estadísticas más significativas se produjeron al agrupar a las especies por su afinidad taxonómica. Las especies heterotermas (Vespertilionidae) fueron observadas en las temperaturas más bajas y en los más amplios intervalos entre todas las especies, desde 1.6 hasta 29.8°C. Los homeotermos (Emballonuridae, Mormoopidae, Phyllostomidae y Natalidae) ocuparon sitios que variaron entre 14.5 y 37.5°C, y dentro de ellos las especies de mayor capacidad termorregulatoria fueron observadas en temperaturas un poco más bajas (estadísticamente significativas) en relación con aquellas de capacidad más limitada. El tamaño corporal por sí solo no determinó patrones claros de ocupación de refugios, aunque entre los homeotermos las especies más pequeñas (< 10 g), casi todas insectívoras, ocuparon de manera consistente refugios con temperaturas arriba de 20°C (principalmente arriba de 25°C). Entre los insectívoros homeotermos, sólo los más grandes fueron observados en temperaturas cercanas a los 15°C. Los demás homeotermos (frugívoros, nectarívoros y hematófagos) fueron observados en un intervalo amplio (14.5-37°C), frecuentemente debajo de los 20°C. Se registraron humedades del refugio sumamente variables, por lo que no se detectó ninguna tendencia clara respecto a este factor. Los resultados sugieren que el tamaño corporal, el tipo de alimento, el grupo taxonómico y el tipo de termorregulación imponen límites a las especies en cuanto al tipo de refugios que cada una puede ocupar. La información obtenida apoya la idea de que la temperatura es el elemento físico más importante en la selección del refugio.

1. INTRODUCCIÓN

El refugio es un elemento fundamental dentro del hábitat de los murciélagos, ya que éstos pasan más de la mitad de su ciclo diario y de su tiempo de vida sujetos a las presiones selectivas del ambiente de refugio (Kunz 1982, Trune y Slobodchikoff 1976, Vaughan y O'Shea 1976). Entre otros beneficios, los refugios proveen sitios adecuados para el descanso, el apareamiento, el cuidado y desarrollo de las crías, el mantenimiento de interacciones sociales y la digestión del alimento, además de que ofrecen protección contra depredadores y condiciones ambientales adversas (Kunz 1982, Stebbings 1995, Villa-R. 1966).

Las características particulares del refugio son seleccionadas en función de los requerimientos de cada especie y de cada individuo, y estos, al parecer, están fuertemente asociados con la optimización de varios procesos fisiológicos (Tuttle y Stevenson 1981). En este sentido, se ha planteado que la temperatura, la humedad y la velocidad del viento son los factores más importantes en la selección del refugio (Hill y Smith 1984, Tuttle y Stevenson 1981).

Se ha sugerido que algunas especies tienen requerimientos de refugio altamente específicos (McCracken 1989, McNab 1974), que incluso pueden llegar a ser obligatorios para especies fuertemente adaptadas al refugio (Humphrey 1975). Sin embargo, los resultados de muchos estudios han demostrado que existe una gran cantidad de especies que pueden ocupar una gran diversidad de refugios y tolerar un amplio intervalo de condiciones (temperatura, humedad, luz, tipo de roca o material, tamaño del refugio, etc.), lo cual sugiere que la mayor parte de los murciélagos en realidad tiene hábitos de refugio

más bien oportunistas (Fenton 1992, Kunz 1982).

En el presente trabajo se plantea que el grado de plasticidad presentado por cada especie en sus hábitos de refugio está fuertemente relacionado con su capacidad para enfrentar el ambiente físico, y particularmente con su capacidad de regulación térmica e hídrica. Para probar esta hipótesis, se evaluó la relación existente entre algunos atributos relacionados con la capacidad de regulación térmica e hídrica de las especies (tamaño corporal, tipo general de alimentación, afinidad taxonómica y patrón de termorregulación) y el microclima de sus refugios (temperatura y humedad). Para cumplir con los objetivos de este trabajo, se estudió a un grupo de 23 especies ecológica, morfológica, fisiológica y taxonómicamente diversas, que fueron encontradas en 18 cuevas con diferentes características estructurales y microclimáticas, distribuidas en cinco tipos de vegetación en el centro de México.

2. ANTECEDENTES

2.1. IMPORTANCIA DE LAS CUEVAS COMO SITIOS DE REFUGIO

En relación con otros refugios, las cuevas destacan por su uso ampliamente extendido entre los murciélagos. Basta mencionar que la mayoría de las familias y géneros de quirópteros incluyen especies que regular u ocasionalmente se refugian en cuevas (Kunz 1982), que la mayor parte de las especies del mundo pueden ser consideradas como cavernícolas (Hill y Smith 1984) y que, probablemente, las cuevas albergan a más individuos que la mayoría de los otros tipos de refugio combinados (Hill y Smith 1984). En algunos casos, una sola cueva es capaz de albergar a miles o millones de individuos de una o varias especies (Kunz 1982). En México, donde aproximadamente el 45% de las especies emplea estos sitios como refugios primarios o alternativos (Arita 1993), se han encontrado cuevas que albergan a cientos de miles de individuos pertenecientes a varias especies (e.g. Bateman y Vaughan 1974). En uno de los casos más impresionantes, se llegó a observar en una cueva de Nuevo León a una colonia con casi cinco millones de individuos de una sola especie, *Tadarida brasiliensis*, la cual decreció dramáticamente hasta alcanzar los 100,000 individuos (Moreno 1996). Actualmente, el tamaño de esta colonia se estima en alrededor de 1,200,000 individuos (R. Medellín y S. Aguilar com pers.).

Desde una perspectiva evolutiva, se puede decir muy poco acerca de las condiciones que pudieron haber conducido al uso de cuevas como sitios primarios de refugio (Kunz 1982). Jepsen (1970) sugiere que los ancestros de los murciélagos pudieron haber adquirido hábitos cavernícolas desde etapas tempranas de su desarrollo evolutivo; propone que para lograrlo pudieron haber tomado ventaja de su capacidad para ecolocalizar, hallando en las cuevas un refugio satisfactorio, amplio y permanente, que les

permitía escapar de los depredadores y favorecía la conservación de agua y energía entre periodos de alta actividad. Además, las cuevas proporcionan beneficios que otros refugios no pueden proveer, lo que probablemente contribuyó a que estos sitios hayan sido explotados cada vez con mayor frecuencia como refugios. Por ejemplo, las grandes dimensiones y la compleja topografía de una sola cueva ofrecen varios sitios de percha para individuos solitarios y para diferentes colonias de una o varias especies (Hill y Smith 1984, Kunz 1982, Medellín y López-Forment 1985). Además, tales dimensiones favorecen la formación de colonias numerosas que producen grandes cantidades de calor, lo cual redundaría en beneficios energéticos para los individuos y permite la explotación de cuevas que de otra manera serían inaccesibles (McNab 1982). Los huecos y hendiduras de los techos y paredes proveen sitios de albergue para varias especies de murciélagos, favorecen la estructuración de grupos sociales, facilitan la defensa de refugios o hembras contra la incursión de intrusos y sirven como “trampas de calor” que incrementan el ahorro de energía metabólica (Kunz 1982). Un aspecto que puede contribuir a la marcada selección de cuevas es el largo tiempo de permanencia que generalmente tienen estos lugares (Kunz 1982, Lewis 1995), muchos de los cuales llegan a convertirse en refugios tradicionales para poblaciones residentes (Hill y Smith 1984, Kunz 1982, McCracken 1989). Algunos autores sugieren que la estabilidad microclimática de las cuevas es un factor determinante para que muchas especies seleccionen primariamente este tipo de refugios (Gaur 1980, Jepsen 1970, Medellín y López-Forment 1985). Tuttle y Stevenson (1981), a partir de sus observaciones realizadas en una gran cantidad de cuevas de Estados Unidos, plantean que la cueva ideal para los murciélagos (neárticos) sería aquella que presentara la mayor variedad de condiciones microclimáticas, particularmente de temperatura, de modo que la misma cueva les serviría como refugio de invierno y de verano sin tener que migrar.

2.2. FACTORES QUE DETERMINAN LA SELECCIÓN DEL REFUGIO

La selección de un sitio de refugio en particular depende de la interacción de varios

factores. Entre las características físicas que limitan el uso de refugios se encuentran la temperatura, la humedad, las corrientes de aire, la intensidad de luz, la seguridad que ofrece contra los depredadores, la proximidad al área de forrajeo, la facilidad que presenta para el rápido levantamiento del vuelo, etc. (Gaur 1980, Hill y Smith 1984, Kunz 1982, McCracken 1989, Morrison 1980, Tuttle y Stevenson 1981). Estas características son seleccionadas en función de los requerimientos de cada especie e incluso de cada individuo, y estos, al parecer, están ligados con la optimización de varios procesos fisiológicos que requieren gasto energético. La ocupación de un lugar de refugio con microclima adecuado puede minimizar los costos energéticos relacionados con la regulación de la temperatura corporal, la digestión y asimilación del alimento, el mantenimiento de un estado de alerta constante que les permita evitar la depredación y mantener interacciones sociales entre los individuos, la gestación, el desarrollo de las crías, el cuidado parental, la lactancia, la espermatogénesis, etc. (Bonaccorso *et al.* 1992, Hamilton y Barclay 1994, Hill y Smith 1984, Humphrey 1975, Kunz 1973, McNab 1982, Tuttle y Stevenson 1981, Twente 1955). Así, los requerimientos de refugio de cada individuo varían de acuerdo a la especie, la estación del año, el sexo, el estado reproductivo y la edad (Humphrey 1975, Stebbings 1995).

2.3. ALGUNOS PATRONES DE USO DE REFUGIOS EN QUIRÓPTEROS

Se han realizado varios estudios que intentan encontrar patrones de uso de refugios en murciélagos, principalmente relacionando algunas características estructurales del refugio con la presencia de las especies. Por ejemplo, a partir del análisis de datos colectados en varios cientos de cuevas del este de Estados Unidos a lo largo de 15 años, Tuttle y Stevenson (1981) encontraron que la topografía de las cuevas determina de manera indirecta la presencia de las especies y el tipo de uso que les dan (refugios de maternidad o de verano y de hibernación o de invierno); sin embargo, indican que estas variables estructurales son importantes sólo en la medida en que determinan la temperatura del aire. En otro estudio, mediante un análisis realizado en 36 cuevas del estado de Yucatán,

se encontró que la mayor parte de las especies observadas tiende a ocupar cuevas con características similares, es decir, aquellas cuya estructura topográfica produce altas temperaturas y elevadas humedades relativas (Arita 1996, Arita y Vargas 1995). Algunos autores han relacionado el grado de fidelidad de los murciélagos a su refugio (Lewis 1995) y la cantidad de especies albergadas (Graham 1988) con los tipos de refugio utilizados según categorías relativas de abundancia, permanencia y protección ofrecida.

En otros casos se ha intentado identificar asociaciones interespecíficas recurrentes entre ciertas especies. En uno de los estudios antes citados, los autores encuentran una asociación positiva entre las especies respecto a la ocupación de cuevas, aunque proponen que estas asociaciones son el resultado de una coincidencia de requerimientos y no de una verdadera interacción interespecífica (Arita 1996, Arita y Vargas 1995). En estudios similares de asociación entre especies, Graham (1988) y Rodríguez-Durán (1998) sugieren que al menos algunas de las asociaciones estadísticas positivas que encontraron en murciélagos de Perú y de Puerto Rico pueden reflejar verdaderas relaciones de asociación biológica. En una de las revisiones más completas acerca de la ecología del refugio en quirópteros, Kunz (1982) propone que la mayor parte de las asociaciones interespecíficas encontradas en diversos estudios parecen ser casuales, debido probablemente a la limitada cantidad de refugios adecuados o a una convergencia en requerimientos de temperatura, humedad e intensidad de luz. Sin embargo, el mismo autor no descarta la posibilidad de que algunas asociaciones sean obligatorias y produzcan beneficios recíprocos para ciertas especies.

Con un enfoque distinto a los estudios anteriores, y con el fin de encontrar criterios para la selección de cuevas que deben ser sujetas a protección (tomando como parámetro a los murciélagos), se compararon los datos de 215 cuevas de México, encontrando que no existe una clara correlación entre la diversidad de especies albergadas, la abundancia de individuos y la presencia de especies de importancia para la conservación (Arita 1993). Finalmente, existe una gran cantidad de trabajos relacionados con la ecología del refugio de varias decenas de especies, en algunos de los cuales se ha

intentado encontrar patrones intraespecíficos de uso de refugios. En la mayoría de estos trabajos, el objetivo ha sido relacionar las variables físicas de los refugios (localización, topografía, tamaño, microclima, número de entradas, dimensiones, etc.) con aspectos biológicos de las especies, como son el tipo de uso, el tamaño de las colonias, el grado de agrupamiento, la proporción de sexos, la fidelidad, etc. (e.g. Barclay *et al.* 1988, Betts 1997, Brigham 1991, Brigham *et al.* 1997, Callahan *et al.* 1997, Campbell *et al.* 1996, Fleming *et al.* 1998, Gellman y Zielinski 1996, Hamilton y Barclay 1994, Kalcounis y Brigham 1998, Kurta *et al.* 1993, Lewis 1996, Ormsbee y McComb 1998, Rabe *et al.* 1998, Vonhof y Barclay 1996, entre otros). Gran parte de estos estudios han sido realizados con especies de zonas templadas y frías, mientras que para las especies tropicales existen muy pocos trabajos y la mayor parte de la información referente al uso de refugios, particularmente de cuevas, proviene más bien de referencias anecdóticas (Arita y Vargas 1995).

Una somera revisión de la información disponible acerca de la ecología del refugio de quirópteros hace evidente que existe una gran diversidad de hábitos y requerimientos entre las especies. Aunque los estudios arriba citados han tratado de encontrar patrones en el uso de refugios, muy pocos de ellos han explorado las restricciones impuestas por los propios atributos de las especies para el uso de distintos ambientes de refugio.

2.4. FACTORES INTRÍNSECOS QUE LIMITAN EL USO DE REFUGIOS

El refugio es un elemento del ambiente que ejerce una fuerte presión selectiva sobre los individuos (Jepsen 1970, Kunz 1982). Se ha planteado que ciertas características morfológicas de algunas especies son en realidad adaptaciones para el uso de sus refugios. Por ejemplo, algunos molósidos y vespertiliónidos presentan un marcado aplanamiento dorsoventral del cráneo que les permite ocupar pequeñas grietas (Kunz 1982, Vaughan 1959). Algunas especies de zonas templadas que ocupan refugios externos, como los vespertiliónidos *lasiurinos*, presentan gruesos pelajes que les

proporcionan un mayor aislamiento y coloraciones crípticas que disminuyen el riesgo de depredación (Kunz 1982, Shump y Shump 1980). Otras, como *Thyroptera tricolor*, presentan cojinetes adhesivos en las extremidades que les permiten sujetarse de las hojas lisas de ciertas especies vegetales (Findley y Wilson 1974). Para estas especies, la posesión de los rasgos adaptativos facilita la ocupación de cierto tipo de refugios. Sin embargo, estos caracteres imponen a la vez una restricción en cuanto a la variedad de refugios que sus portadores pueden ocupar (Findley y Wilson 1974, Kunz 1982).

Existen otros caracteres que aparentemente no evolucionaron por presiones selectivas del ambiente de refugio, pero que actualmente imponen restricciones para la explotación de estos sitios. Así, los cambios morfológicos asociados con la evolución del vuelo han tenido un profundo efecto en los hábitos de refugio y locomoción de los murciélagos (Kunz 1982, Vaughan 1970). Los molósididos, por ejemplo, poseen alas angostas que les permiten alcanzar grandes velocidades en espacios abiertos y optimizar el forrajeo, pero que al mismo tiempo dificultan el levantamiento del vuelo en espacios estrechos. Como consecuencia, estas especies requieren refugios elevados que les permitan mantener caídas verticales libres antes de poder levantar el vuelo (Kunz 1982, Vaughan 1959).

No se ha explorado con detalle la manera en que otros atributos y propiedades intrínsecas de las especies imponen restricciones a los individuos para la explotación de distintos ambientes de refugio. En este contexto, la capacidad para establecer un balance térmico e hídrico con su ambiente físico, así como los atributos relacionados con esta capacidad, podrían ser algunos de los rasgos más limitantes para un murciélago.

2.4.1. Capacidad de regulación térmica e hídrica. Uno de los principales medios por los que el ambiente afecta a un animal es a través del intercambio de energía. Si el animal capta más energía de la que pierde se calentará, y si pierde más energía de la que obtiene se enfriará; llevados al extremo, ambos casos conducirán a la muerte (Porter y Gates 1969). Un individuo puede calentarse o enfriarse durante lapsos breves, pero

cuando se trata de largos periodos de tiempo el animal debe mantenerse en un balance energético con su ambiente, esto es, debe mantener un equilibrio entre las entradas y las salidas de energía (Degen 1997, Porter y Gates 1969). Las entradas de calor se derivan de fenómenos ambientales, en particular de la radiación solar e infrarroja, así como de los procesos metabólicos del animal. Las pérdidas son determinadas por radiación infrarroja y por evapotranspiración respiratoria y cutánea. Adicionalmente, el calor entra y sale del cuerpo por fenómenos de conducción y convección (Degen 1997).

En el caso de los mamíferos y las aves existe un factor determinante que los acopla energéticamente con su ambiente: el costo que deben pagar por la endotermia (McNab 1982). Generalmente se acepta que la endotermia es costosa en términos de la cantidad de energía que debe ser gastada para mantener la temperatura corporal constante independientemente de la temperatura ambiental, y que este costo es mucho mayor para las especies pequeñas (McNab 1982). La temperatura corporal de un endotermo es determinada por la tasa de producción de calor metabólico (PC), el diferencial de temperatura entre el cuerpo del animal (T_c) y el aire (T_a), así como por la conductancia térmica total del tegumento (C). La relación entre estas variables puede ser expresada con la ecuación: $PC = C(T_c - T_a)$, lo cual significa que el esfuerzo termorregulatorio del animal (medido por la producción de calor metabólico) depende en gran medida de la temperatura ambiental (Degen 1997).

Los costos y estrategias para el mantenimiento de una temperatura corporal estable son distintos en ambientes "fríos" y en ambientes "calientes", entendiendo por estos términos a aquellos ambientes que están por debajo o por encima, respectivamente, de la zona termoneutral de una especie. En los ambientes fríos el costo es mayor en términos de energía, debido a la cantidad de calor metabólico que debe ser generado para compensar las pérdidas (Degen 1997). En los ambientes calientes, en cambio, el costo es pagado en buena medida por el balance de la cantidad de agua en el cuerpo, debido a que el exceso de calor es eliminado por evapotranspiración (Degen 1997, Studier *et al.* 1970). La humedad ambiental, además de afectar el balance interno de

agua, también influye en el proceso de termorregulación de los organismos cuando se combina con temperaturas elevadas. Esto se debe a que una humedad alta (cerca de la saturación) reduce la cantidad de vapor de agua adicional que puede ser suspendida en el aire, lo que a su vez disminuye la tasa de evaporación y por lo tanto la eficiencia del enfriamiento evaporativo (Henshaw 1970, Studier *et al.* 1970).

Para minimizar los costos energéticos e hídricos relacionados con la endotermia y la homeotermia, los organismos deben ocupar los ambientes más favorables. En otros términos, la ocupación de distintos ambientes se ve limitada por la propia capacidad de regulación hídrica y térmica de los organismos. En el caso particular de los murciélagos, una de las partes más críticas del ambiente que debe ser enfrentada es el refugio, ya que los individuos pasan en este sitio la mayor parte de su ciclo diario, y prácticamente sólo salen de él para realizar actividades de forrajeo (Silva 1979). Considerando los factores involucrados en el intercambio de calor entre un animal y su ambiente, no resulta sorprendente que la temperatura del aire, la humedad relativa y la velocidad del viento sean los factores más importantes para los murciélagos en la selección del refugio (Hill y Smith 1984, Tuttle y Stevenson 1978).

Por lo anterior, se puede esperar que la variedad de condiciones microclimáticas que una especie de quiróptero puede tolerar en sus refugios es limitada por su propia capacidad de regulación térmica e hídrica. Silva (1979), por ejemplo, sugiere que "la diversidad de patrones de utilización del refugio diurno que exhiben los murciélagos debe ser (en buena medida) expresión de diferentes respuestas fisiológicas a las condiciones microambientales". De ser esto cierto, también se puede esperar que exista una relación entre las características de las especies que determinan estas capacidades fisiológicas y la variedad de ambientes de refugio ocupados por ellas.

2.4.2. Caracteres que determinan la capacidad de regulación térmica e hídrica en mamíferos con énfasis en murciélagos. En términos generales, la capacidad para mantener una temperatura corporal elevada y constante en organismos endotermos

depende de la relación entre la cantidad de calor endógeno que se genera y la facilidad con que éste se pierde del cuerpo, es decir, de la relación entre la tasa basal de metabolismo y la conductancia térmica del tegumento (Mb/C; McNab 1969). Como ocurre con otros atributos morfológicos, fisiológicos y ecológicos de los mamíferos (e.g. Clutton-Brock y Harvey 1983), se ha observado que esta proporción guarda una relación alométrica con la masa corporal (Degen 1997, McNab 1969).

La influencia de la masa corporal en la capacidad de termorregulación de endotermos es determinada en gran medida por su estrecha relación con las tasas de pérdida y generación de calor. En general, un aumento en la masa corporal produce un incremento en la tasa metabólica total (McNab 1988). Sin embargo, la relación entre la masa corporal y la tasa metabólica por unidad de masa tiene un comportamiento inverso, ya que un incremento en tamaño provoca una disminución de la tasa metabólica por unidad de masa. Esta relación, conocida como la función de Kleiber (por ser este autor quien la describió por primera vez), ha sido estudiada ampliamente para mamíferos (e.g. Elgar y Harvey 1987, Hayssen y Lacy 1985, McNab 1983, 1986, 1988, 1992, 1997) y en particular para murciélagos (McNab 1969, 1982). La explicación más generalizada de este comportamiento se fundamenta en el hecho de que los animales pequeños tienen una mayor área superficial en relación con su volumen corporal y por lo tanto mayores tasas de pérdida de calor, lo que conduce a que sus necesidades de generación de calor metabólico sean también más altas (McManus 1977, McNab 1986). De manera similar, se ha observado que la conductancia térmica del tegumento también se relaciona linealmente con el tamaño corporal. En términos generales, el tegumento de las especies más pequeñas presenta conductancias térmicas más elevadas, o lo que es lo mismo, su grado de aislamiento es menor (Degen 1997). Considerando que sus mecanismos de aislamiento térmico son mucho más limitados, las especies pequeñas son más sensibles a los cambios en la relación superficie/volumen (Stuedel *et al.* 1994) y por lo tanto dependen más de los cambios en la tasa metabólica para mantener estable su temperatura corporal (Phillips y Heath 1995, en Degen 1997). De esta manera, los factores primarios que determinan el nivel en el cual un endotermo controla su

temperatura corporal son: el **tamaño corporal**, la **tasa basal de metabolismo** y la **conductancia térmica del tegumento** (Lyman 1970, McNab 1969, 1982, Studier y Wilson 1970).

Aunque el tamaño corporal determina en gran medida la tasa metabólica de los endotermos, se ha observado que existe una gran variación residual en esta relación. La tasa metabólica es una medida del gasto de energía de un animal (generalmente medida como consumo de oxígeno), por lo que en realidad refleja todo un conjunto de procesos biológicos que requieren de energía y no sólo es el resultado de la necesidad de producir calor. Así, se ha encontrado que la variación residual en la tasa de metabolismo de los mamíferos es determinada por factores relacionados con la entrada y salida de energía del organismo, tales como los hábitos alimentarios, el clima, el grado de sedentarismo, el tipo de locomoción, la capacidad de entrar en torpor y la reproducción, más la probable influencia de un componente taxonómico (Elgar y Harvey 1987, Hayssen y Lacy 1985, McNab 1983, 1986, 1988, 1992).

El factor que mejor explica la variación residual de la tasa metabólica con respecto a la función de Kleiber es el **tipo de alimentación** de las especies, tanto en los mamíferos en general (McNab 1986, 1989, 1992) como en los murciélagos en particular (Lyman 1970, McNab 1969, 1982, 1992). La relación de la tasa de metabolismo con los hábitos de alimentación se debe a que varias características de los alimentos pueden limitar la tasa a la cual la energía es adquirida por un mamífero y por lo tanto la tasa a la cual éste puede gastarla (McNab 1986). En consecuencia, los hábitos alimentarios afectan también la capacidad de termorregulación de los organismos (McNab 1969, 1982). Se ha sugerido que la estabilidad espacial y temporal del alimento es la causa principal de las diferencias termorregulatorias observadas entre los distintos gremios tróficos (McNab 1986), así como entre especies de afinidad tropical y especies templadas de tamaño similar (McManus 1977, McNab 1982). McNab (1969, 1971b) menciona que la influencia directa del "tamaño de partícula" del alimento sobre el tamaño de la especie puede explicar en gran parte la variación observada en la regulación de la temperatura según el tipo de alimento

consumido. En términos generales, las presas grandes son consumidas por depredadores proporcionalmente grandes, mientras que las presas pequeñas son consumidas por depredadores pequeños (McNab 1971b). Esto se vería reflejado en la capacidad de las especies para controlar su temperatura al afectar directamente la relación superficie/volumen. Una explicación alternativa justifica estas diferencias termorregulatorias con base en los diferentes contenidos calóricos de cada tipo de alimento, aunque este factor no explicaría las diferencias observadas entre carnívoros e insectívoros debido a que tanto insectos como vertebrados tienen similares contenidos energéticos (McNab 1969). Se ha sugerido que el porcentaje del alimento que es efectivamente aprovechable (*grado de digestibilidad*), así como su contenido de metabolitos secundarios contra depredadores (principalmente taninos), afectan la tasa de captación de energía de sus consumidores y en consecuencia pueden tener alguna influencia sobre su tasa metabólica (McNab 1986). En el caso de los taninos, además de reducir el consumo del alimento por su toxicidad, pueden reducir el grado de digestibilidad del alimento al formar complejos moleculares con proteínas, aminoácidos y carbohidratos que resultan indigeribles (Degen 1997).

Es probable que la causa de las diferencias en la tasa metabólica (y en consecuencia en la capacidad termorregulatoria) entre distintos gremios tróficos sea una combinación de varias de las alternativas mencionadas (McNab 1986); tampoco se ha descartado la influencia de un componente filogenético, pero es difícil evaluar su efecto debido a que las especies pertenecientes al mismo grupo taxonómico generalmente presentan hábitos alimentarios muy similares (McNab 1982, 1992, 1997). Así, en el caso de los murciélagos, se ha observado que las especies que se alimentan de néctar-polen, frutos o carne (que son presas abundantes a lo largo del año, grandes, muy energéticas y/o fácilmente digeribles) presentan una tasa metabólica igual o más elevada de la que se esperaría por su tamaño según la función de Kleiber, mientras que las especies que se alimentan de sangre o insectos (presas comparativamente menos abundantes en condiciones naturales, de menor tamaño, poco energéticas y/o menos digeribles) presentan, en general, tasas metabólicas más bajas de las esperadas (McManus 1977,

McNab 1969, 1974, 1982, 1989). El estado nutrimental y el peso corporal pueden explicar gran parte de las diferencias termorregulatorias observadas entre individuos de la misma especie (McNab 1982). El bajo peso corporal ocasionado por una disminución en el consumo de alimento provoca una reducción en la tasa metabólica y puede conducir a una temperatura corporal anormal y a una eventual hipotermia, incluso en homeotermos (Stones y Wiebers 1966, Studier y Wilson 1979).

A pesar de que estas tendencias se cumplen para muchas de las especies que han sido estudiadas, la interacción entre tasa basal de metabolismo, tamaño corporal y tipo de alimento parece ser demasiado compleja, pues incluso esta relación presenta tendencias diferentes en mamíferos pequeños (< 100g) y grandes (McNab 1983, 1989, 1992). En el caso de los murciélagos, por ejemplo, se han descrito tasas metabólicas cercanas a las esperadas en especies insectívoras pequeñas neotropicales, tales como *Saccopteryx bilineata* (Genoud y Bonaccorso 1986), *Peropteryx macrotis* (Genoud *et al.* 1990) y algunos mormópidos (Bonaccorso *et al.* 1992). Esto pone de manifiesto que un tamaño pequeño combinado con hábitos insectívoros no necesariamente produce bajas tasas metabólicas e ineficiente homeotermia (Bonaccorso *et al.* 1992). De la misma manera, una dieta basada principalmente en néctar-polen no garantiza una elevada tasa metabólica en murciélagos de gran tamaño, lo que ha sido atribuido a la dificultad que estas especies tienen para obtener grandes cantidades de alimento (Bonaccorso y McNab 1997, McNab 1986, 1989).

Por otra parte, el balance hídrico de los organismos depende del ajuste que éste logre mantener entre las entradas y las salidas de agua (Degen 1997). El problema de la regulación hídrica se hace más complejo debido a que se encuentra estrechamente ligado con los sistemas de osmorregulación y excreción, por medio de los cuales son reguladas las concentraciones de los solutos extracelulares y son eliminadas las moléculas de desecho (Eckert *et al.* 1989). Los intercambios de agua pueden ser de tipo obligatorio, cuando ocurren en respuesta a factores físicos sobre los que el animal tiene poco o nulo control, o bien intercambios regulados, que son controlados fisiológicamente para

compensar el intercambio obligatorio (Eckert *et al.* 1989). El agua es perdida del cuerpo principalmente por la evaporación que ocurre en las superficies respiratorias y en el tegumento, así como por salivación, heces y orina. Las ganancias son debidas a la ingestión directa de agua, a la ingestión indirecta por medio del alimento, o a la producción interna de agua metabólica a partir de carbohidratos y grasas (Degen 1997).

Todos los factores que afecten la entrada o la salida de agua afectarán la capacidad de regulación hídrica de los organismos. El **tamaño corporal** tiene una marcada influencia sobre la tasa de flujo de agua entre el ambiente y los organismos y por lo tanto sobre el balance de agua en el cuerpo (Degen 1997, Eckert *et al.* 1989). Debido al mismo principio de la relación superficie/volumen mencionado en párrafos anteriores, el flujo de agua por unidad de masa aumenta conforme disminuye el tamaño, por lo que un animal pequeño se hidratará o deshidratará más rápidamente que un animal grande con la misma forma (Degen 1997, Eckert *et al.* 1989, Studier 1970). Sin embargo, existen otros atributos que también guardan una relación alométrica con el tamaño corporal y que cumplen la función de contrarrestar las desventajas de las especies más pequeñas. En el caso de los mamíferos, la tasa de filtración glomerular se reduce y el grosor relativo de la médula del riñón aumenta conforme el tamaño corporal disminuye. Ambos atributos conducen a que las pérdidas de agua en el riñón sean menores para las especies pequeñas, por lo que éstas pueden producir orinas más concentradas (Degen 1997). Un factor que afecta de manera importante la entrada de agua al organismo es el **tipo de alimentación**, ya que todos los alimentos contienen agua en mayor o menor proporción (Eckert *et al.* 1989). Por ejemplo, los roedores de ambientes desérticos obtienen sus requerimientos de agua a partir del alimento que consumen y no necesitan beberla directamente. Entre los roedores, se ha observado que las especies que consumen dietas pobres en agua (e.g. granívoros) han optimizado sus mecanismos de conservación de líquidos, ya que producen orinas más concentradas y heces más secas, reducen sus tasas de evapotranspiración y presentan mayor producción de agua metabólica. En contraste, las especies con dietas más ricas en agua (e.g. herbívoros, insectívoros y carnívoros) pueden tolerar mayores pérdidas de agua y poseen mecanismos menos

eficientes para conservarla (Degen 1997).

2.4.3. La capacidad de regulación térmica e hídrica y la plasticidad en el uso de refugios. Muy pocos estudios han explorado la manera en que la capacidad de regulación térmica e/o hídrica de las especies se relaciona con la variedad de refugios que éstas utilizan. En una de las primeras aproximaciones a este tipo de estudios, Dwyer (1971) propone que las especies de murciélagos pueden clasificarse según su patrón de termorregulación en tres tipos: heterotermos obligados, heterotermos facultativos y homeotermos. Utilizando esta clasificación como base, el autor realiza una serie de predicciones generales referentes a las condiciones de temperatura y localización latitudinal de las cuevas en las que se esperaría encontrar a cada uno de los tres tipos fisiológicos de murciélagos. Silva (1979), por su parte, clasifica a los murciélagos cubanos en tres tipos fisiológicos fundamentales: aquellos con capacidad de "homeotermia constante", aquellos que pueden entrar en "letargia profunda" y los que pueden presentar "letargia somera". En el mismo trabajo, el autor relaciona a cada tipo de murciélago con la diversidad y tipos de refugio que utilizan (cueva con una entrada, cueva con más de una entrada, estructuras arquitectónicas, entre el follaje y dentro de huecos de árbol), así como con el grado de agrupamiento de los individuos; este autor acentúa el papel del microclima del refugio como un factor determinante de los patrones observados. En un estudio realizado en nueve cuevas de Tamaulipas a lo largo de un gradiente altitudinal, Vargas (1998) encontró que 1) los ambientes de refugio cálidos-húmedos son ocupados por especies no hibernantes (definidas por el propio autor como aquellas especies que no pueden entrar en torpor), 2) los fríos-húmedos son utilizados por especies hibernantes, 3) los refugios fríos-secos son explotados tanto por especies hibernantes como no hibernantes, y 4) los ambientes cálidos secos son poco hospitalarios para ambos tipos de especies.

Se ha mencionado que el tamaño corporal, el tipo de alimentación y probablemente la afinidad taxonómica, son las principales características que determinan la capacidad termorregulatoria de los murciélagos. De estas características, sólo se ha explorado o

sugerido alguna relación del tamaño corporal, y en menor medida del tipo de alimento, con el uso de determinados microambientes de refugio. Analizando los datos de algunas cuevas de Norteamérica y Europa, McNab (1974) encontró que las diferentes especies de murciélagos en hibernación tienden a elegir temperaturas que guardan una relación inversa con su masa corporal, esto es, que las especies más grandes tienden a ocupar los sitios más fríos mientras que los murciélagos pequeños ocupan lugares generalmente más cálidos. Este autor obtiene una ecuación que relaciona el logaritmo de la masa corporal con la temperatura del refugio, a partir de la cual establece una línea hipotética que determina la temperatura máxima que una especie de tamaño X puede ocupar para seguir manteniéndose en torpor. Por otra parte, se ha sugerido que el tipo de alimento y la capacidad estomacal de *Desmodus rotundus* pueden actuar como factores que imponen límites a los individuos de esta especie para la explotación de refugios fríos (McNab 1973). Finalmente, no existen trabajos en los que se haya relacionado el tamaño corporal, el tipo de alimento o algún otro atributo con la humedad de los refugios.

2.5. EL CASO DE LOS MURCIÉLAGOS CAVERNÍCOLAS DEL CENTRO DE MÉXICO

Como una primera aproximación para el esclarecimiento de estos patrones, en este trabajo se obtuvo información de las condiciones de refugio de colonias de distintas especies que ocupan cuevas con características contrastantes en el centro de México, principalmente dentro del estado de Puebla. Esta región presenta una alta complejidad topográfica y se ubica por completo dentro de los límites de la zona de transición de las regiones Neártica y Neotropical (Ortega y Arita 1998). Como consecuencia, en ella están representados los biomas más grandes del país: bosque templado, bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña y matorral xerófilo (Rzedowski 1978). Estas condiciones permitieron estudiar en un área relativamente pequeña a colonias de especies pertenecientes a familias tanto de afinidad tropical como templada, las cuales ocupan distintos hábitats y presentan diferentes hábitos de refugio, de alimentación, de forrajeo, etc. Además, según la información aportada por la literatura y

por ejemplares de museo, de las 61 especies reportadas hasta ahora para el estado de Puebla (59 reportadas por Vargas 1999, más *Pteronotus personatus* reportado por Galindo-Galindo *et al.* 1996 y *Nycticeius humeralis* reportado por Rojas-Martínez y Valiente-Banuet 1996), 36 (equivalentes al 59%) utilizan las cuevas regularmente (Arita 1993) y al menos 25 (41%) han sido colectadas en alguna cueva dentro del mismo estado (revisión personal). Según la clasificación de especies cavernícolas mexicanas de Arita (1993), 21 de estas 36 especies utilizan cuevas como refugios primarios, mientras que 15 las usan como refugios alternativos.

3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

OBJETIVO GENERAL

Explorar la relación existente entre algunos atributos relacionados con la capacidad de regulación térmica e hídrica de las especies (tamaño corporal, tipo de alimentación, grupo taxonómico y patrón de termorregulación) y el microclima (temperatura y humedad) de los refugios que utilizan.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar los refugios de cada especie de acuerdo a sus condiciones de temperatura y humedad; secundariamente, describir otros rasgos estructurales y morfológicos de los refugios.
- Identificar si existe algún tipo de especificidad en el uso de refugios en las especies estudiadas.
- Caracterizar a cada especie de acuerdo con sus hábitos generales de alimentación, tamaño corporal, afinidad taxonómica y tipo de termorregulación.
- Determinar si los anteriores atributos de las especies guardan alguna relación con el microclima de sus refugios.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

1) **Ho:** Si la capacidad de termorregulación de las especies (valorada por su patrón de termorregulación) no se relaciona con las condiciones de temperatura que éstas pueden ocupar en sus refugios, entonces:

- No existirán diferencias significativas en las condiciones de temperatura de los refugios ocupados por miembros de diferentes categorías de termorregulación.

Ha: Si la capacidad de termorregulación de las especies (valorada por su patrón de termorregulación) se relaciona con las condiciones de temperatura que éstas pueden ocupar en sus refugios, entonces:

- Las especies de categoría 0 (heterotermos con capacidad de entrar en torpor) ocuparán las condiciones más variables de temperatura en sus refugios, desde cuevas muy frías hasta cuevas calientes.
- Las demás categorías guardarán una relación directa con la temperatura según su grado de homeotermia: las especies de termorregulación precisa (categoría 3) ocuparán desde cuevas relativamente frías hasta cuevas calientes, y las especies de capacidad muy limitada (categoría 1) sólo ocuparán cuevas calientes; las especies de categoría 2 presentarán un comportamiento intermedio.

2) **Ho:** Si las especies más pequeñas no son menos tolerantes que las especies grandes a las bajas temperaturas y humedades del refugio, ni más sensibles a las temperaturas muy elevadas combinadas con humedades extremas, entonces:

- Las especies de las cinco categorías de tamaño ocuparán cuevas con similares condiciones de temperatura y humedad.

Ha: Si los murciélagos más pequeños son menos tolerantes a las bajas temperaturas y humedades del refugio, así como a las temperaturas muy elevadas combinadas con humedades extremas, entonces:

- Las especies más pequeñas (categorías de tamaño 1 y 2) estarán restringidas a las cuevas (o secciones de ellas) más calientes y su intervalo de condiciones de

temperatura será más estrecho.

- Las especies más pequeñas estarán restringidas a sitios húmedos, excepto cuando la temperatura del refugio sea extremadamente alta.
- Las especies grandes (categorías 4 y 5) ocuparán las condiciones más variables de temperatura y humedad en sus refugios.

3) Ho: Si los alimentos más abundantes, más estables (espacial y temporalmente), más grandes, más digeribles y/o más energéticos no determinan una mayor tolerancia de sus consumidores a las bajas temperaturas del refugio, entonces:

- Entre los homeotermos, los insectívoros, frugívoros, nectarívoros, carnívoros y hematófagos ocuparán sitios de refugio con características similares.

Ha: Si los alimentos más abundantes, más estables (espacial y temporalmente), más grandes, más digeribles y/o más energéticos determinan una mayor tolerancia de sus consumidores a las bajas temperaturas del refugio, entonces:

- Entre los homeotermos, las especies que consumen insectos ocuparán los sitios más calientes y menos variables.
- Las especies frugívoras, nectarívoras y carnívoras tolerarán un intervalo más amplio de condiciones microclimáticas en el refugio, y podrán ocupar los sitios más fríos.
- Los hematófagos serán observados en condiciones intermedias.

4) Ho: Si la tolerancia a diferentes condiciones de temperatura del refugio no es afectada por un componente filogenético, entonces:

- No existirán diferencias significativas en las condiciones de temperatura del refugio entre especies pertenecientes a diferentes taxa, y en caso de existir pueden ser explicadas por los atributos morfológicos, fisiológicos o ecológicos de las especies.

Ha: Si la tolerancia a diferentes condiciones de temperatura del refugio es afectada por un componente filogenético, entonces:

- Los miembros de taxa distintos presentarán hábitos de refugio diferentes *independientemente* de sus atributos morfológicos, fisiológicos o ecológicos.

4. DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO

Las 18 cuevas de estudio están ubicadas en cinco diferentes regiones fisiográficas del centro de México, entre las coordenadas 18°00' y 20°10' de latitud N, y entre los 97°00' y 99°30' de longitud W (Figura 1). Debido a que las localidades de cada región presentan similitudes en cuanto a vegetación y clima, se hará una breve descripción de cada región y después se anotarán las características más relevantes de cada sitio y cada cueva. La información de cada región será aplicable a cada uno de sus sitios, a menos que se indique otra cosa. Las características generales de cada cueva, incluyendo los datos de temperatura y humedad recabados en este trabajo, se resumen en el Apéndice I. Los mapas topográficos de cada cueva son anexados en el Apéndice II.

4.1. CUEVAS DE LA REGIÓN DEL VALLE DE TEHUACÁN-CUICATLÁN

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán, perteneciente a la provincia florística del mismo nombre, es una región localizada en el sureste del Estado de Puebla y en las partes colindantes de Oaxaca, así como en un área muy reducida de Veracruz. Fisiográficamente, está comprendida entre el Eje Volcánico Transversal, la Sierra Mazateca y la Cuenca del Balsas. Esta región, aislada de las zonas áridas del Altiplano, presenta en una de sus porciones centrales (la ciudad de Tehuacán) un promedio anual de precipitación de 480 mm y una temperatura media anual de 18.6°C (García 1987). Al sureste del Valle, en la zona de Zapotitlán Salinas, la precipitación media anual es de 450 mm y la temperatura media anual es de 21.2°C, mientras que en la zona de Coxcatlán, al sur, los valores son de 440.6 mm y 23.8°C (García 1987). Como rasgo característico, presenta una

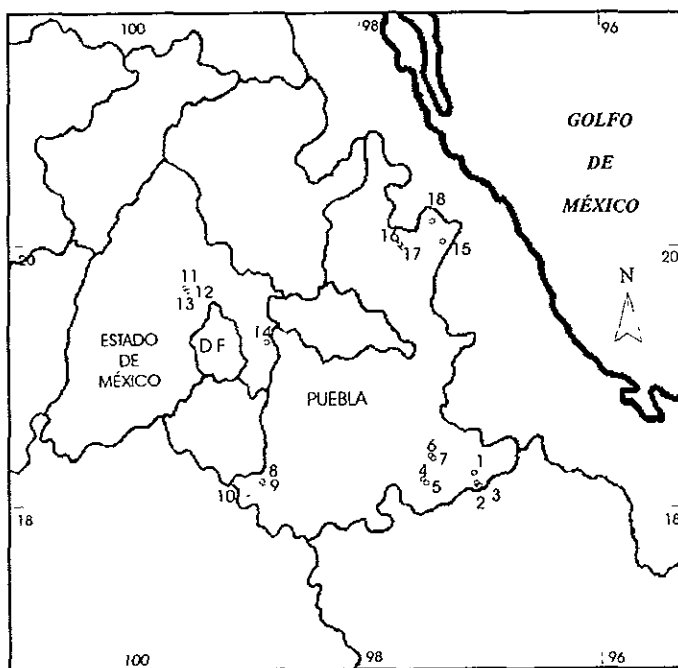
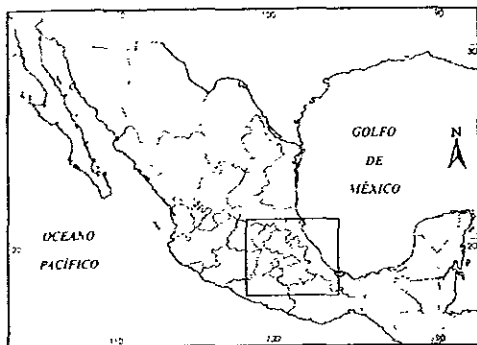


FIG. 1 Ubicación geográfica de las cuevas estudiadas. 1, La Ahorcada; 2, Lencho Diego I, 3, Lencho Diego II, 4, San Gabriel; 5, La Organera, 6, San Lorenzo I, 7, San Lorenzo II; 8, El Jardín; 9, Piedra Encampanada, 10, Tzinacanostoc, 11, Caidení I; 12, Caidení II; 13, Caidení III; 14, Hulluapan; 15, La Garita, 16, C. del Charro; 17, Karmida; 18, Las Vegas.

predominancia de matorrales xerófilos en su porción norte, mientras que en la parte más sureña de Puebla y en el norte de Oaxaca son comunes las comunidades dominadas por bosques espinosos y bosques tropicales caducifolios. Está conformado por un gran mosaico de comunidades xerófilas, cada una compuesta en diferentes proporciones por cardones, tatechos, nopales, agaves, izotes, arbustos espinosos, etc., complementadas en algunas regiones con la presencia de elementos arbóreos subtropicales. Sin embargo, en todas las variantes de vegetación, las cactáceas columnares constituyen elementos dominantes de gran importancia (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet 1996, Rzedowski 1978)

4.1.1. Cantera de la Organera. 4 km SE Zapotitlán Salinas, Mpio. Zapotitlán Salinas, PUEBLA (18°18'45" N, 97°25'58" W, 1400 m).

Esta cantera, actualmente abandonada, es un conjunto de pequeñas cavidades artificiales formadas para la extracción de ónix. Están excavadas sobre una matriz rocosa formada por sedimentos calcáreos clásticos (principalmente limos), la cual ha sufrido metamorfosis en algunas capas poco profundas. La vegetación circundante corresponde a una "tetechera", una comunidad dominada por la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo*. Existe además un importante estrato de arbustos y cactus pequeños donde se encuentran especies como *Acacia constricta*, *A. coulteri*, *Ceiba parvifolia*, *Prosopis laevigata* (mezquite), *Cercidium praecox* (palo verde), *Mimosa luisana* (uña de gato), *Agave marmorata*, *A. karwinski*, *Mammillaria collina* (biznagueta), *Cordia cylindrostachya*, *C. curassavica*, *Caesalpinia melanadenia*, *Eisenhardtia polystachya* (palo dulce) y *Aeschynomene americana* (Rojas-Martínez 1996). La cavidad principal (donde se encontraban generalmente los murciélagos y donde se tomaron casi todas las mediciones de temperatura y humedad) es prácticamente una grieta horizontal de aproximadamente 15 m de profundidad por 20 m de ancho, con una altura de entre 0.6 y 1.0 m; esta cavidad presenta una inclinación negativa de entre 15° y 30°. La entrada es muy angosta (2.2 X 0.8 m), por lo cual gran parte de la cavidad presenta una iluminación intermedia, excepto los rincones más extremos donde la obscuridad es total. El afloramiento rocoso del techo posee varios huecos pequeños y presenta alternadamente porciones de arenisca y de

roca metamórfica. El segundo hueco, cuya entrada se localiza a 20 m del anterior, es un túnel pequeño (aproximadamente 20 m de longitud, con una altura de entre 1.5 y 2.5 m, y entre 2 y 4 m de ancho) excavado en una matriz del mismo tipo de roca; casi toda la cavidad presenta algún grado de iluminación o penumbra. Al parecer ambos huecos han tenido muy poca perturbación desde que fueron abandonados.

4.1.2. Cueva de la Ahorcada. 1.5 km (por terracería) E Coxcatlán, Mpio. Coxcatlán, PUEBLA (18°16'29" N, 97°08'35" W, 1400 m).

Al parecer esta cueva fue originada por el derrumbe natural de la matriz de arenisca, la cual presenta cierto grado de metamorfismo. Se localiza en una zona de matorral xerófilo dominada por *Pachycereus weberi* (candelabro), *Escontria chiotilla* (quiotilla), *Ipomoea arborescens* (palo blanco), *Acacia* spp. (acacias), *Opuntia* spp. (nopales) y *Prosopis* sp. (mezquite). La cueva es un túnel recto de 25 m de profundidad, angosto (1.3-2 m de ancho), bajo (1.3-2.7 m de altura) y con una entrada pequeña (1.3 X 1.15 m). Toda la cueva presenta algún grado de iluminación, con una zona de penumbra en la entrada y una zona de iluminación intermedia en los dos tercios del fondo. Al parecer en épocas pasadas se desarrolló algún tipo de actividad extractiva, ya que en un segmento del piso de la cueva existe una pequeña excavación y algunas paredes parecen haber sido excavadas; tal vez por esta razón la superficie de las paredes es muy rugosa. Actualmente, y a pesar de que la cueva se encuentra muy cerca de Coxcatlán y a unos cuantos metros del camino, los rastros humanos hacen suponer que muy poca gente penetra en ella.

4.1.3. Cueva de Lencho Diego I. 2.5 km NW San José Tilapa, Mpio. Coxcatlán, PUEBLA (18°10'49" N, 97°07'10" W, 1200 m).

Se encuentra sobre la base de la ladera de un pequeño cerro cercano a la carretera. La apariencia de esta pequeña cavidad sugiere que su origen fue una falla natural que posteriormente fue excavada por el hombre. La influencia humana es denotada por la lisura de algunas paredes, por los pequeños montículos de roca sobre el piso y por un par de excavaciones junto a la entrada de la cueva. La matriz rocosa está conformada por

capas alternadas de mica y arenisca. Tiene una profundidad de 14 m, una altura promedio de 2.5 m, y una anchura que va de 1.5 a 2.5 m en su parte excavada y de 0.3 a 0.5 m entre las grietas. La entrada es relativamente amplia (2 X 2 m), por lo que gran parte de la cueva está bastante bien iluminada. Los murciélagos ocupan principalmente las grietas de la cueva, donde la iluminación es intermedia y la superficie de las paredes es muy rugosa. La vegetación que rodea a la cueva posee tanto elementos xerófilos (principalmente arbustos espinosos) como elementos propios de una selva baja. Entre las especies dominantes en los valles se encuentran *Verbesina* sp., *Cercidium praecox* (palo verde), *Pachycereus weberi*, *P. hollianus* (candelabros), *Escontria chiotilla* (quiottilla), *Prosopis laevigata* (mezquite), *Bursera morelensis*, *B. fagaroides*, *B. arida*, *B. aptera* (cuajotes), *Mimosa luisana* (uña de gato), *Opuntia* spp. (nopales), *Ceiba parvifolia* (ceiba), entre otras (Rojas-Martínez 1996). En las laderas predominan *Cephalocereus columna-trajani* (viejitos), *Bursera* spp. (cuajotes), *Agave macroacanta* (agave), así como individuos de los géneros *Hechtia*, *Mimosa* y *Cercidium*.

4.1.4. Cueva de Lencho Diego II. 2.7 km NW San José Tilapa, Mpio. Coxcatlán, PUEBLA (18°10'42" N, 97°07'04" W, 1250 m).

Aproximadamente a 200 m de la cueva anterior, y sobre una parte más elevada de la ladera, se encuentra una cavidad de mayor tamaño originada por una fractura del terreno. Es una grieta angosta (0.5-1.2 m), de 35 m de profundidad y alrededor de 5 m de altura en su porción más elevada. Está formada sobre un sustrato de mica-arenisca y presenta varios pequeños derrumbes en su interior, de manera que su topografía es bastante compleja y sus paredes presentan una apariencia irregular y rugosa. La entrada es relativamente pequeña (0.95 X 1.2 m), por lo que la luz penetra bien sólo en los primeros 8 m; el resto de la cueva presenta iluminación intermedia u oscuridad total. Ambas cuevas de Lencho Diego presentan poca evidencia de que la presencia humana sea frecuente. La vegetación que rodea a esta cueva ya ha sido descrita para la anterior.

4.1.5. Cueva de San Lorenzo I. 1.5 WNW San Lorenzo (5 km WNW Tehuacán), Mpio. Tehuacán, PUEBLA (18°27'51" N, 97°26'52" W, 1740 m).

Sobre una pequeña meseta conocida localmente como la Mesa de San Lorenzo, muy cerca la autopista México-Oaxaca, se encuentra una gran cavidad formada por derrumbe natural de las capas de roca calcárea. El diámetro del hueco circular formado horizontalmente sobre el sustrato es de 30 m. El depósito irregular de las rocas resultante de los múltiples derrumbes ha formado al menos dos diferentes grietas, sin comunicación aparente entre sí y con características microclimáticas distintas; estas dos cavidades fueron tratadas en este trabajo como cuevas diferentes (San Lorenzo I y II). La gran cavidad circular conduce a una cámara amplia (30 X 30 m, y 6 m de altura) y bien iluminada que se continúa en una de sus esquinas hacia abajo a través de una grieta (el conjunto de la cámara amplia y la grieta fueron consideradas como la cueva número I). Esta grieta conduce a una serie de huecos y cámaras ocasionados por los derrumbes, que suman al menos 150 m de profundidad; esta sección es totalmente oscura y es la más utilizada por los murciélagos. Aunque la cueva es frecuentemente visitada por la gente, no existen serios problemas de perturbación (prueba de ello es la presencia de murciélagos durante todo el año en sitios accesibles). Alrededor de la cueva existe un tipo de matorral xerófilo dominado fisionómicamente por *Opuntia* spp. (nopales), *Agave* spp. (agaves) y *Yucca* sp. (izote), aunque existe un estrato muy conspicuo de arbustos espinosos.

4.1.6. Cueva de San Lorenzo II. 1.5 WNW San Lorenzo (5 km WNW Tehuacán), Mpio. Tehuacán, PUEBLA (18°27'51" N, 97°26'52" W, 1740 m).

Muy cerca de la amplia entrada circular de la cavidad principal se encuentra la entrada de la segunda grieta (ver Apéndice 1), denominada en este trabajo San Lorenzo II y considerada como una cavidad independiente de la anterior por estar físicamente desconectada de ella y por presentar características diferentes (es un poco más pequeña y cálida que San Lorenzo I). El origen de la cavidad y el tipo de roca son los mismos que para la cueva anterior. La pequeña entrada (2 m de ancho por 0.5 m de alto) puede pasar inadvertida para el visitante, ya que a simple vista parece un simple hueco horizontal

sobre la pared. Este hueco, sin embargo, baja y se conecta con una cámara amplia (20 X 15 m, y 3-4 m de alto) y completamente oscura que se continúa hacia el fondo en forma de grietas y cámaras angostas que bajan varios metros casi de manera vertical. Lo poco conspicuo de la entrada de esta cueva y la dificultad que implica introducirse en ella han favorecido que esta cavidad esté muy poco perturbada por el hombre. La vegetación que rodea a esta cavidad es la misma que aquella de la cueva anterior.

4.1.7. Cueva de las Salinas de San Gabriel. 4.5 km ESE Zapotitlán Salinas, Mpio. Zapotitlán Salinas, PUEBLA (18°19'31" N, 97°25'02" W, 1400 m).

Esta pequeña cueva está situada en uno de los bordes de la cañada del Río Zapotitlán, a menos de 100 m de una de las numerosas salinas de la zona (Salinas de San Gabriel). Debido a su cercanía con el río, el área inmediatamente aledaña a la cueva es algo más húmeda que el promedio en la zona. Por esta misma razón la vegetación presenta algunas diferencias: mientras en toda la región de Zapotitlán la vegetación dominante corresponde a una "tetechera" (con las especies arbustivas mencionadas en la sección 4.1.1.), en la ladera de la cañada aparecen incluso elementos arbóreos como *Bursera* sp. (cuajote), así como una mayor cobertura de *Euphorbia antisyphilitica* (candelilla) y *Agave lechuguilla* (lechuguilla). El sustrato está conformado por varias capas de roca sedimentaria clástica, lo que ha favorecido que a lo largo de la cañada se hayan formado por derrumbe varias cavidades pequeñas. Una de estas cavidades es la cueva de San Gabriel, la única en la zona en la que se encontró evidencia de que es utilizada frecuentemente por murciélagos (el depósito de guano es notable, además de que se encontraron individuos durante todo el año). Al parecer esta cueva ha sido formada por derrumbe natural de la capa superficial de conglomerado, pero también es posible que la gente haya contribuido a excavarla para extraer guano. Su entrada es relativamente amplia (5 m de ancho por 3.6 m de altura) si se compara con el resto de sus dimensiones (9.5 m de profundidad, 2.5 m de ancho y 2 m de alto); casi toda la cavidad se desarrolla como una zona de penumbra, y sólo los últimos 2.0 m presentan iluminación intermedia. No hay evidencia de que esta cueva sea actualmente frecuentada por la gente, y esto puede deberse a su lejanía desde el pueblo y a que su entrada está oculta por la

vegetación de la cañada.

4.2. CUEVAS DE LA REGIÓN DE LA CUENCA DEL BALSAS

La Cuenca del Balsas es la región comprendida entre el Eje Volcánico Transversal, la Sierra Madre del Sur y las montañas de la Mixteca: la Sierra de Tlaxiaco y la Sierra de Tamazulapan. Incluye partes de los estados de Jalisco, Michoacán, México, Guerrero, Morelos, Puebla y Oaxaca. La cuenca es una depresión topográfica (sus partes más bajas están situadas entre los 300 y los 500 m de altitud) situada entre las serranías antes mencionadas y que desemboca finalmente en el Río Balsas. Este río tiene su origen en el Valle de Puebla con el Río Atoyac o Poblano, el cual al unirse al Mixteco forma el Río Mezcala que corre de este a oeste y al que se unen después numerosos afluentes que bajan tanto del Eje Volcánico como de la Sierra Madre del Sur. Al unirse con el Río Cocula cambia su nombre por el de Río Balsas y finalmente desemboca en el Océano Pacífico con el nombre de Río Zacatula (García y Falcón 1993). Los climas predominantes son de tipo cálido subhúmedo e incluso semiseco (Rzedowski 1978). La temperatura media anual en la zona estudiada es de 25.6°C para el área de Jolalpan, y de 24.2°C cerca de Huehuetlán El Chico (*Chiautla*); la precipitación media anual para estas zonas es de 849.2 y 839.2 mm, respectivamente (García 1987). La flora de la región pertenece a la Provincia Florística de la Depresión del Balsas (Rzedowski 1978). En esta provincia, que presenta un porcentaje considerable de especies endémicas, el tipo de vegetación más extendido es el bosque tropical caducifolio. Aquí el género *Bursera* ha encontrado un importante centro de diversificación, y ésto es evidenciado por el hecho de que los miembros de este taxón forman una parte notable de la vegetación, relegando en segundo término a las leguminosas. En la porción oriental de la cuenca, las cactáceas columnares o candelabrifórmes pueden influir notablemente en la fisionomía del bosque (Rzedowski 1978). En las zonas de la cuenca caracterizadas por climas más áridos aumenta el porcentaje de componentes xerofíticos, como son los géneros *Castela*, *Cercidium*, *Fouquieria* y *Gochnatia* (Rzedowski 1978).

4.2.1. Cueva de la Piedra Encampanada. Rcho. El Terrero, 4.5 km NW Huehuetlán El Chico, Mpio. Hehuettlán El Chico, PUEBLA (18°23'31"N, 98°43'38" W, 850 m).

Esta cueva es en realidad uno de los varios huecos formados al borde del río Nexapa por desgajamiento de las capas de conglomerado. Está situada en una de las paredes de la cañada a unos 20 m de altura sobre el lecho del río. La pequeña entrada (1.5 X 0.55 m) conduce a un túnel de 5 m de longitud y 1.2 m de ancho que se eleva y se ramifica hacia el fondo en otra cámara pequeña de 3 X 1 m; su altura oscila entre 0.6 y 1 m. A pesar de sus reducidas dimensiones, este hueco presenta una alta estabilidad microclimática (en buena parte debido a su topografía, la cual favorece el entrapamiento de calor) y una iluminación que varía de intermedia a total, razón por la cual fue considerado en este trabajo como una cueva. Además, fue de las pocas cavidades de la zona en la cual encontramos un buen número de murciélagos durante todo el año. Es relativamente inaccesible y muy poco conspicua, por lo cual la perturbación sobre los murciélagos ha sido mínima. La vegetación aledaña a la cueva es dominada por árboles bajos del género *Bursera*, y en su fisionomía destaca la presencia de cactáceas del género *Pachycereus* (candelabros). Una buena proporción del terreno está destinada al cultivo de diferentes especies vegetales, principalmente de maíz y cacahuate.

4.2.2. Cueva del Jardín. Rcho. El Jardín, 4 km NW Huehuetlán El Chico, Mpio. Huehuetlán El Chico, PUEBLA (18°23'52"N, 98°43'10" W, 850 m).

Muy cerca de la cueva anterior, en uno de los bordes de la cañada del Río Nexapa, se encuentra la cueva conocida localmente como Cueva del Jardín. La pequeña entrada (2.2 X 1.25 m) conduce a una cavidad sencilla, sin pendiente, formada por desgajamiento y derrumbe de una de las capas de conglomerado. Tiene una profundidad de 14 m y su anchura oscila entre 0.5 y 3 m; la parte más elevada del techo alcanza los 2.3 m. Prácticamente la mitad de la cavidad corresponde a la zona de penumbra y la otra mitad a la zona de iluminación intermedia. Esta cueva es ocasionalmente visitada por la gente para extraer el guano, razón por la cual ha sido de alguna manera "protegida" junto con los murciélagos que alberga. La vegetación es similar a la de la cueva anterior.

4.2.3. Cueva Tzinacanostoc. 1 km NW Jolalpan, Mpio. Jolalpan, PUEBLA (18°19'57"N, 98°53'17" W, 1037 m).

Esta cueva es localmente muy conocida, debido a que algunas personas penetran en ella con el único fin de extraer un poco del abundante guano que ahí se deposita; por esta razón también es conocida como la Cueva del Guano. Debido a su peculiar topografía, esta cueva se distingue por presentar escasa circulación de aire y temperaturas muy elevadas (alrededor de 35°C) durante todo el año. Tomando en cuenta estas características puede ser considerada como una "cueva de calor" (Aguilar y Ruiz 1995, Silva 1977). Está formada por derrumbe y disolución de la matriz de roca sedimentaria; las observaciones realizadas y los comentarios de la gente del lugar indican que los derrumbes internos continúan siendo algo común en la cueva. La entrada principal, localizada sobre la ladera de un cerro, es un gran hueco horizontal de 30 m de diámetro que desciende por una pendiente hasta lo que es propiamente la entrada de la cueva. Esta segunda entrada vertical, de 25 m de ancho por 21 m de alto, se continúa 85 m en línea recta hacia abajo (-30° de pendiente) a lo largo de un túnel simple (zona de penumbra), hasta llegar a una zona plana que avanza otros 25 m (zona intermedia); en todo este segmento del túnel la anchura es de entre 15 y 20 m. A partir del último punto el túnel comienza a elevarse (pendientes de entre 20 y 35 m) y a ampliarse para terminar en una gran cámara totalmente oscura de 75 m de diámetro y hasta 35 m de alto. La profundidad total de la cueva es de 220 m. Esta peculiar disposición provoca que la cámara del fondo funcione como una auténtica trampa de calor, y si a eso se le añade una colonia de murciélagos cercana a los 100,000 individuos y un enorme depósito de guano, resulta razonable que la temperatura se mantenga elevada y constante. La cueva está rodeada por una zona bastante perturbada en la que predominan los cultivos de maíz. Sin embargo, la región presenta extensas áreas de vegetación natural que puede ser caracterizada como un bosque tropical caducifolio. En estos bosques los elementos dominantes son aquellos pertenecientes al género *Bursera*, aunque por su aspecto destacan también las cactáceas candelabriformes (*Pachycereus* sp.) que son mucho más evidentes durante la época de secas.

4.3. CUEVAS DE LA REGIÓN DEL EJE VOLCÁNICO TRANSVERSAL

El Eje Volcánico Transversal es la región montañosa que separa el Altiplano Mexicano de la Cuenca del Balsas. Es un conjunto de serranías que corren desde Jalisco y Colima hasta Veracruz, en las cuales los materiales ígneos separaron numerosas cuencas, algunas de ellas cerradas, como son el Valle de México, la Cuenca de Pátzcuaro, Cuitzeo, los Llanos de Apan, los Llanos de San Juan, etc. (García y Falcón 1993). Pertenece a la Provincia Florística de las Serranías Meridionales, en la cual los bosques de pino (*Pinus* spp.) y encino (*Quercus* spp.) son los que predominan (Rzedowski 1978). El Eje Volcánico, que se levanta aproximadamente entre los 2000 y 5650 m de altitud, incluye a las montañas más altas de México. El clima que predomina en la región es de tipo templado con lluvias en verano. Cerca de los sitios de estudio la temperatura media anual es de 10.4°C para la zona de la Sierra Nevada (Río Frío) y de 13.4°C para la zona de la Sierra de Monte Bajo (Temoaya). La precipitación media anual para estas áreas es de 1074.3 y 952 mm respectivamente (García 1987).

4.3.1. Cueva Caidení I. 1 km NE Presa de Iturbide (5 km SW Tlazala de Fabela), Mpio. Isidro Fabela, EDO. MÉXICO (19°33'02"N, 99°28'11" W, 3480 m).

El conjunto de cuevas conocidas localmente como Caidení (I, II y III) está enclavado en la parte alta de los cerros que rodean a la Presa de Iturbide, los cuales forman parte de la Sierra de Monte Bajo. En esta área los bosques de oyamel (*Abies religiosa*) constituyen el tipo de vegetación dominante; muy cerca de ahí, en las partes más bajas (cerca de la presa), la vegetación es dominada por pinos (*Pinus* spp.). Existen algunas áreas más o menos extensas que han sido deforestadas para uso agrícola. Varias de las cuevas que existen en el área fueron excavadas sobre la roca sedimentaria para la extracción de minerales y "tesoros"; actualmente las cuevas estudiadas están por completo abandonadas. La cueva Caidení I, al parecer formada en sus inicios de manera natural por derrumbe y disolución, presenta evidencias de haber sido excavada en algunas porciones. Es un túnel angosto (1.1-2.1 m de ancho; 1.2-3.1 m de alto) que alcanza los 41 m de profundidad, cuya máxima complejidad topográfica consiste en un par de pequeñas

bifurcaciones hacia el fondo; prácticamente toda la cueva se encuentra en obscuridad total. Debido al tipo de roca y a la elevada humedad de la zona, la cueva presenta escurrimientos y filtraciones durante todo el año. En las tres cuevas son escasos los rastros recientes de actividad humana.

4.3.2. Cueva Caidení II. 1 km NE Presa de Iturbide (5 km SW Tlazala de Fabela), Mpio. Isidro Fabela, EDO. MÉXICO (19°33'02"N, 99°28'11" W, 3480 m).

Esta cavidad está situada a 100 m de la cueva anterior, en una parte más baja de la misma ladera. Su apariencia hace suponer que fue formada de manera natural como una gran grieta en el terreno. La primera sección de la cueva consiste de un túnel sin ramificaciones en forma de "s" (20 m de longitud, 1.25-1.4 m de ancho y 1.8-4 m de alto), la cual se une al fondo con la parte más profunda de la grieta (20 m de alto, 5 m de longitud y 1.5-3 m de ancho); en esta última sección la luz llega a penetrar de manera notable debido a que se comunica al exterior a través de una chimenea situada en el techo. Solo una parte intermedia de la cueva se encuentra en obscuridad total. Esta particular topografía provoca además que dentro de la cueva se presenten importantes corrientes de aire.

4.3.3. Cueva Caidení III. 1 km NE Presa de Iturbide (5 km SW Tlazala de Fabela), Mpio. Isidro Fabela, EDO. MÉXICO (19°33'02"N, 99°28'11" W, 3480 m).

A escasos 50 m de la grieta anterior se encuentra la cueva Caidení III. Su pequeña entrada (1.15 m de ancho y 0.7 m de alto) conduce a un túnel sencillo de 17 m de longitud por 1.2-1.45 m de anchura, y con una altura de 1.6 a 1.8 m. A 7 m de la entrada la cueva se bifurca perpendicularmente hacia un pequeño túnel de 13 m. Las paredes cinceladas, las vigas que sostienen parte del techo y la forma tan regular del túnel hacen evidente que esta cavidad es en realidad una mina abandonada. La entrada tan pequeña provoca que prácticamente toda la cueva se encuentre en obscuridad total o con una iluminación intermedia. Los escurrimientos fueron evidentes durante las cuatro visitas, e incluso durante el otoño las lluvias inundaron prácticamente todo el túnel.

4.3.4. Cueva Huiluapan. 7 km W Río Frío, Mpio. Ixtapaluca, EDO. MÉXICO (19°21'35"N, 98°44'36" W, 3385 m).

Esta cueva está localizada dentro de los límites del Parque Nacional Zoquiapan, muy cerca de la ladera norte del Volcán Iztaccihuatl, en la región conocida como Sierra Nevada. La vegetación con mayor cobertura corresponde a los bosques de coníferas (*Pinus* spp. y *Abies religiosa* principalmente) y en algunas laderas de menor altitud predominan los bosques de encino (*Quercus* spp.). En el área que rodea inmediatamente a la cueva existen manchones importantes de bosques de oyamel (*A. religiosa*), los cuales a muy pocos metros se intercalan con bosques de pino (*Pinus hartwegii* y *P. montezumae*); en esta parte de la sierra, los pinares están asociados a un importante estrato de zacatón, formado por gramíneas de varias especies (Blanco *et al.* 1981). La cueva es en realidad un túnel que fue cavado sobre la base de una ladera de roca sedimentaria, exactamente debajo de uno de los caminos de terracería que conducen al sitio denominado Huiluapan. Es un túnel angosto (0.9 a 2.3 m de ancho; 1.6 a 2.1 m de alto), sin ramificaciones y de forma irregular (presenta varios recodos), que alcanza una profundidad de 76 m. Presenta en sus primeros 20 metros (zona de iluminación intermedia) un cuerpo de agua somero que se mantiene durante todo el año; pasando esta sección el piso es seco y la obscuridad es total. A lo largo de toda la cueva, debajo del piso, corre un pequeño canal que conduce hacia el exterior hasta alcanzar una pequeña pileta, a partir de la cual sale una tubería. Es muy probable que desde su origen este túnel haya sido formado para facilitar la extracción de agua. Al parecer, la perturbación actual dentro de la cueva y sobre los murciélagos es poco frecuente.

4.4. CUEVAS DE LA REGIÓN DE LA SIERRA NORTE DE PUEBLA

La Sierra Norte de Puebla es la región montañosa que atraviesa más o menos de manera transversal gran parte del norte del estado de Puebla. Forma parte de la Sierra Madre Oriental, la cual establece el límite entre la Altiplanicie Mexicana y la Llanura Costera del Golfo. La flora corresponde a la Provincia de la Sierra Madre Oriental, en la cual

predominan ampliamente los bosques de encinos y en menor medida los bosques de pinos (Rzedowski 1978). En las zonas de altitud intermedia de la vertiente del Golfo de México, entre los bosques templados (encino, pino, oyamel, etc.) y los bosques tropicales perennifolios, se encuentra una estrecha franja de bosques mesófilos de montaña (Rzedowski 1978). Las tres cuevas estudiadas dentro de esta provincia se localizan precisamente dentro de esta franja intermedia, alrededor de los 700 m de altitud. El clima que corresponde a esta zona es de tipo húmedo de altura, donde la precipitación media anual comúnmente sobrepasa los 1500 m. En la mayor parte de estos sitios son frecuentes las neblinas y las elevadas humedades atmosféricas (Rzedowski 1978). En Zapotitlán de Méndez el clima corresponde a un tipo semicálido con lluvias principalmente en verano; en esta área la temperatura media anual es de 21.3°C y la precipitación media anual de 2126.1 mm (García 1987).

4.4.1. Cueva de La Garita. Rcho. La Garita, 5 km (por terracería) NW Hueytamalco, Mpio. Hueytamalco, PUEBLA (19°57'58" N, 97°19'01" W, 700 m).

Es la cavidad más grande y topográficamente más compleja de todas las estudiadas en este trabajo. Está formada sobre una matriz de lutita y roca caliza que, al parecer, ha sido excavada por procesos de disolución; diversos derrumbes han contribuido con su conformación. Consta de varios túneles y cámaras que se conectan y ramifican en varios puntos; tan sólo la parte muestreada y topografiada para este trabajo alcanza los 500 m de longitud. La amplitud y altura de los túneles es muy variable, pudiendo alcanzar los 17 y los 10 m, respectivamente. La elevada humedad atmosférica en la zona se refleja dentro de la cueva en la forma de múltiples escurrimientos durante todo el año, razón por la cual es posible encontrar algunos cuerpos de agua y pequeñas corrientes subterráneas; en algunas secciones también es posible observar estalactitas y estalagmitas. Al parecer posee sólo dos entradas pequeñas muy cercanas entre sí (a diez metros una de la otra), una en forma de chimenea y la otra situada en el afloramiento rocoso de una ladera. La dificultad para penetrar a la cueva ha provocado que la perturbación dentro de ella sea prácticamente nula. La vegetación de la zona ha sido fuertemente alterada, de manera que la vegetación natural se reduce a pequeños manchones situados principalmente en

las porciones más elevadas de los cerros. Entre los elementos naturales más conspicuos se encuentran *Cecropia obtusifolia* (hormiguillo), *Quercus* spp. (encinos), *Bursera* spp. (cuajotes), así como individuos de la familia Cyatheaceae (helechos arborescentes). Un gran porcentaje del área está destinado al cultivo de diversas especies vegetales, como naranja y maíz, aunque predominan los cultivos mixtos de café y plátano. Además, algunas de las áreas más abiertas y planas son utilizadas para la cría de ganado vacuno.

4.4.2. Cueva del Charro. 0.2 km E Zapotitlán de Méndez, Mpio. Zapotitlán de Méndez, PUEBLA (20°00'00" N, 97°42'26" W, 670 m).

En las afueras del poblado de Zapotitlán de Méndez, a 20 m de la carretera y sobre la base de un cerro, se encuentra esta pequeña cavidad formada por disolución y derrumbe de la roca caliza. La entrada (10.7 m de ancho y 4.7 de alto) conduce directamente a una cámara amplia, bien iluminada (zona de penumbra), de 17 m de profundidad, 15 m de ancho y 3.6 m de altura; esta cámara conduce a una pequeño túnel de iluminación intermedia de 8.5 m de longitud, 2.7 m de ancho y 3 m de alto. Los escurrimientos dentro de la cueva han sido aprovechados por la gente para la extracción de agua. Las plantaciones de café son bastante comunes en la zona, y aunque la vegetación natural ha sido muy perturbada, el clima semicálido y húmedo hace suponer que ahí se desarrollaron bosques mesófilos de montaña. En la parte alta de los cerros (a muy pocos metros de distancia), los bosques de pino constituyen el tipo de vegetación dominante.

4.4.3. Cueva Karmida. 0.3 km N Zapotitlán de Méndez, Mpio. Zapotitlán de Méndez, PUEBLA (20°00'19" N, 97°42'53", 670 m).

La cueva está situada al fondo de una pequeña cañada, sobre la base de un cerro, muy cerca de las Grutas Karmidas (enorme cueva de uso turístico) y del Río Zempoala. Esta cavidad fue formada por derrumbe natural de las capas de arenisca, lodolita y roca caliza, y posteriormente fue excavada por la gente con el fin de formar otra entrada hacia la parte turística de las grutas. Su entrada, de aproximadamente dos metros de diámetro, conduce a una cámara amplia de 32 m de longitud por 5-7.5 m de ancho (altura máxima de 3 m). Esta se comunica con otra cámara de 16 X 8 m inclinada casi 45° hacia arriba; existen

además otros dos túneles angostos de no más de 7 m de longitud. La humedad es elevada (Apéndice I) y los escurrimientos constantes a lo largo del año, lo que provoca que en la cámara más amplia se forme una charca permanente habitada por algunos crustáceos. Aproximadamente toda la primera cámara presenta una iluminación intermedia, mientras que el resto se mantiene en oscuridad total. La vegetación que la rodea presenta características similares a las de la cueva anterior.

4.5. CUEVAS DE LA REGIÓN DE LA LLANURA COSTERA DEL GOLFO

La Llanura Costera del Golfo es la extensa región de tierras bajas que corre desde Tamaulipas hasta el Istmo de Tehuantepec, al borde del Golfo de México. Está constituida por materiales de acarreo (García y Falcón 1993), e incluye casi por completo las Provincias Florísticas de la Planicie Costera del Noreste y la del Golfo de México. El área donde se localiza la única cueva de esta región está comprendida dentro de la Provincia del Golfo de México, que se caracteriza por presentar un clima cálido húmedo y en el que los bosques tropicales perennifolios constituyen el tipo de vegetación dominante (Rzedowski 1978). En la ciudad de Papantla, Veracruz (muy cercana a Tenampulco, donde se sitúa la cueva), la temperatura media anual es de 23.9°C y la precipitación media anual de 1133.3 mm (García 1987).

4.5.1. Cueva de Las Vegas. 2.5 km S Tenampulco, Mpio. Tenampulco, PUEBLA (20°08'54" N, 97°24'39" W, 183 m).

La región de Tenampulco se encuentra prácticamente en uno de los bordes de la Planicie Costera del Golfo, pues a muy pocos kilómetros de ahí, hacia el sur, comienza a elevarse la Sierra Norte de Puebla. El área que rodea a la cueva y al pueblo de Tenampulco presenta muy pocos remanentes de la vegetación original, pues en el paisaje predominan extensas zonas de pastizales que son utilizadas intensamente para la cría de ganado vacuno; en mucho menor proporción pueden observarse algunos cultivos de árboles frutales. La vegetación natural corresponde al bosque tropical perennifolio de Rzedowski

(1978), y por el tamaño de las especies arbóreas ha sido caracterizado como una selva mediana perennifolia (Medellín y López-Forment 1986). Entre las especies dominantes se encuentran *Brosimum alicastrum*, *Scheelea liebmanni*, *Ficus* sp., *Castilla elastica*, *Bursera simaruba*, *Masticodendron tempisque* y *Cecropia obtusifolia* (Medellín y López-Forment 1985). En algunas de las partes más húmedas de la zona, principalmente en las orillas de los arroyos, se desarrollan como elemento dominante los bambúes (*Bambusa* sp.). La cueva de Las Vegas ha sido excavada sobre la arenisca por un pequeño arroyo que la recorre por completo, y su conformación ha sido complementada por disolución y por continuos desgajamientos de la roca. Es un túnel de forma irregular, sin ramificaciones y con un par de entradas (una en cada extremo); su longitud aproximada es de 260 m, con una anchura que oscila entre 1.5 y 15 m, y una altura que va de 1.5 a 9 m. El túnel presenta varias cámaras de tamaño variable, algunas de las cuales son usadas de manera exclusiva por especies particulares; lo mismo ocurre con los pequeños huecos formados por disolución sobre el techo de diferentes cámaras. A pesar de ser una cueva relativamente conocida en la zona, el vandalismo y la perturbación directa sobre los murciélagos son mínimos; la mayor influencia del hombre ha consistido en favorecer el desgajamiento de algunas paredes.

5. MÉTODOS

Se elaboró una base de datos con información referente a las cuevas de los Estados de México y Puebla en las que se han reportado murciélagos. La información fue obtenida de diversas publicaciones y de las colecciones de mamíferos del Instituto de Biología de la UNAM, de la FES-Zaragoza, de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN y de la UAM-Iztapaáapa.

Entre septiembre y noviembre de 1997 se realizaron visitas preliminares a la mayor parte de las localidades incluidas en la base de datos, principalmente dentro del Estado de Puebla. En cada sitio, con ayuda de habitantes locales, se realizó una búsqueda intensiva de las cuevas referidas así como de otras no reportadas en la literatura. Se capturaron e identificaron ejemplares en cada cueva con el fin de conocer la composición de especies.

La selección final de las cuevas de estudio se realizó procurando maximizar tanto la heterogeneidad de las cuevas como el número de especies de murciélagos incluidas. En esta selección también se tomaron en cuenta factores logísticos, como son la facilidad de acceso y la presencia de varias cuevas dentro de una misma región, con el fin de muestrear más de una cueva en una sola visita. Así, se seleccionaron finalmente 18 cuevas de tamaño variable y topografías diversas, localizadas en cinco principales tipos de vegetación (entre paréntesis se indica el número de cuevas): matorral xerófilo (7), bosque tropical caducifolio (3), bosque tropical perennifolio (1), bosque mesófilo de montaña (3) y bosque de coníferas (4).

Entre diciembre de 1997 y septiembre de 1998 se realizaron cuatro visitas de trabajo (una por cada estación de año) a cada una de las 18 cuevas seleccionadas. Cada visita tuvo una duración de dos días, de manera que los datos fueron obtenidos en un total de ocho días por cueva. En cada visita se tomaron mediciones de temperatura y humedad de los sitios de percha y se registró la presencia o ausencia de las especies. Se obtuvo de la literatura la información referente a la alimentación, el tamaño, la posición taxonómica y la fisiología termorregulatoria de cada especie. Además, y únicamente con fines descriptivos, se obtuvo la información necesaria para caracterizar a cada refugio. A continuación se describe con detalle cada uno de los puntos anteriores.

5.1. CARACTERIZACIÓN DEL REFUGIO

5.1.1. Caracterización general de la vegetación circundante. Se determinó el tipo de vegetación que rodea a la cueva con base en la identificación de las formas de vida presentes en la comunidad vegetal; cuando fue posible, se identificó en el campo o en el laboratorio a las especies más conspicuas o dominantes. Los tipos de vegetación manejados son aquellos propuestos por Rzedowski (1978).

5.1.2. Topografía de la cueva. Se elaboró un mapa topográfico de cada cueva siguiendo el método utilizado por Nuñez-Jiménez *et al.* (1988). Para la realización de estos mapas los instrumentos utilizados fueron: brújula (para medir la orientación de los túneles), clinómetro (para medir su inclinación o pendiente) y flexómetro de 50 m (para medir las distancias entre distintos puntos, así como la altura de los túneles). Estos mapas sólo fueron utilizados para ilustrar la posición de las colonias en cada cueva, los sitios de medición y para describir el refugio.

5.1.3. Tipo de roca que conforma las paredes. El tipo de roca se determinó en campo por observación directa de las paredes de las cuevas, complementando esta determinación con otras observaciones tales como la forma de la entrada, los patrones de

plegamiento y fallas aparentes en la zona, tipo de sedimentos dentro de la cueva, etc.; cuando fue necesario se colectaron muestras de roca para identificación en el laboratorio. Este parámetro fue determinado sólo con fines descriptivos.

5.1.4. Microclima. Las estaciones de medición de temperatura y humedad fueron establecidas durante cada visita, únicamente en sitios ocupados por murciélagos. La primera actividad realizada al penetrar en cada cueva consistió en la identificación de los sitios de percha de cada especie, en la mayor parte de los casos por medio de observaciones directas. La identificación de los sitios fue complementada con la captura de ejemplares dentro de la cueva (descrita más abajo), con la cuidadosa observación del guano, así como con la colecta y posterior identificación de los restos óseos ahí depositados. Se estableció una estación de medición en al menos un sitio de percha por especie, en la cual se tomaron mediciones de temperatura y humedad del aire utilizando un termohigrómetro digital portátil de la marca Hanna (Mod. HI-93640, precisión de $\pm 2\%$ de H R. y $\pm 0.4^\circ\text{C}$). Este aparato fue colocado al menos durante un minuto en cada sitio, lo más cerca posible de la colonia. Cuando la colonia estaba situada a más de dos metros de altura y hasta un máximo de seis metros, se colocó el termohigrómetro en el extremo de un tubo de 1.50 m (el cual se puede hacer extensible al unir varios tubos más de la misma medida) que era elevado hasta el sitio de percha, casi pegado al techo. Cuando la colonia fue observada a una altura mayor (cuevas Tzinacanostoc y La Garita), el aparato fue colocado a una altura de seis metros. Con el fin de tener una estimación de la variación microclimática a lo largo del día, las mediciones fueron obtenidas en cada sitio (colonia) preestablecido a las 1000, 1600, 2200 y 0400 hrs. durante dos días continuos (en total ocho mediciones por visita). El número de sitios de medición por cueva (por visita) varió entre dos y trece.

5.2. INFORMACIÓN BIOLÓGICA

5.2.1. Captura de ejemplares y toma de datos merísticos. En cada visita se capturaron

ejemplares para su identificación, sexado y medición. Para ello se utilizaron redes de nylon de 6, 9 y 12 m, que fueron colocadas durante el día y/o la noche en diferentes cámaras interiores y/o en la(s) entrada(s) de la cueva; se utilizaron también redes de golpeo, y en ocasiones fue posible capturarlos directamente con la mano. A partir de los ejemplares capturados se determinó la composición de sexos y edades en cada cueva, así como el tipo de uso (colonia de machos, de hembras, mixta, de hibernación, de maternidad, etc.). Cuando fue posible se retuvieron al menos cinco de los ejemplares capturados para la obtención de las medidas somáticas convencionales, con ayuda de un calibrador (vernier, precisión de ± 0.05 mm) y una pesola de 100 g (precisión de ± 0.2 g). Las medidas tomadas fueron: longitud del antebrazo, longitud de cabeza y cuerpo, longitud de la cola y peso. La identificación de los ejemplares y la nomenclatura taxonómica se basaron en la clave de campo de Medellín *et al.* (1997).

El tamaño corporal fue estimado a partir de la masa corporal. Para pequeños mamíferos, se considera que la masa corporal es una medida razonable del tamaño, ya que se ha observado una alta correlación entre ésta y algunas de las medidas longitudinales de tamaño más utilizadas (Iskjaer *et al.* 1989). Además, se sabe que el volumen y la masa corporal guardan una estrecha relación en los vertebrados, ya que la densidad de los tejidos es prácticamente una constante en el grupo (Schmidt-Nielsen 1984). La masa corporal fue a su vez medida con el peso corporal. Para realizar las pruebas estadísticas correspondientes se utilizaron todos los datos de peso de los animales capturados en las cuevas tanto de día como de noche. La mayor parte de los ejemplares fue capturada en el día o durante las primeras horas de la noche, por lo cual casi todos tenían el estómago vacío. Sólo se eliminaron aquellos datos correspondientes a hembras preñadas, a juveniles y a individuos recién alimentados con el vientre exageradamente expandido.

5.2.2. Recopilación de información de cada especie. Se realizó una revisión bibliográfica general de cada una de las especies encontradas para conocer aspectos generales de su historia natural, ecología y fisiología. La información más relevante de

cada especie fue aquella referente a sus hábitos alimentarios, así como su tolerancia y respuesta termorregulatoria frente a variaciones en la temperatura ambiental (tanto en vida libre como en el laboratorio). Cuando la captura de ejemplares de una especie fue menor a 10 individuos a lo largo de todo el estudio, se recurrió a la literatura y a especímenes de museo (Colección Mastozoológica, Instituto de Biología, UNAM) para complementar los datos de medidas somáticas; en casi todos los casos, sólo se tomaron en cuenta a ejemplares colectados en localidades cercanas a las de este trabajo. Las características de mayor interés (tamaño corporal, hábitos alimentarios, grupo taxonómico y patrón termorregulatorio) fueron separadas por categorías.

Debido a que las especies pequeñas son más sensibles a los cambios en la relación superficie/volumen (Steudel *et al.* 1994), se establecieron categorías de tamaño que otorgaran mayor importancia a las ligeras variaciones de tamaño entre las especies más pequeñas. Para ello, cada intervalo mantiene una relación aproximada de 2.0 con respecto al intervalo que le antecede. Esta categorización también es útil para diversos estudios a nivel comunidad, ya que se ha encontrado que un factor de 2.0 (1.26^3) es la diferencia mínima en peso que debe existir entre dos especies congénicas para que puedan coexistir (McNab 1971a). Las categorías manejadas fueron (tomadas de McNab 1971a, y ajustadas para incluir las décimas de punto): 1 (0-4.9 g), 2 (5.0-9.9 g), 3 (10.0-19.9 g), 4 (20.0-39.9 g) y 5 (40.0-79.9 g). Para fines prácticos, en algunas secciones del texto se hace referencia a especies pequeñas (categorías 1 y 2), medianas (categoría 3) y grandes (categorías 4 y 5). Las categorías de tipo general de alimentación fueron: *insectívoros*, *nectarívoros-polinívoros*, *frugívoros* y *hematófagos*. Las categorías de grupo taxonómico fueron las familias en el caso de *Emballonuridae*, *Mormoopidae*, *Natalidae* y *Vespertilionidae*, y subfamilias en el caso de los filostómidos (*Phyllostominae*, *Glossophaginae*, *Carollinae*, *Stenodermatinae* y *Desmodontinae*). Finalmente, el tipo o patrón de termorregulación fue clasificado de la siguiente manera (modificado de Dwyer 1971 y McNab 1982): *tipo 0* para especies cuya temperatura corporal (T_c) se mantiene tan sólo unos pocos grados por encima de la temperatura ambiental (T_a) ($\Delta T [= T_c - T_a] \approx 0-4^\circ\text{C}$), capaces de entrar en torpor profundo y de despertar de él aún a bajas temperaturas

ambientales, y con una tasa metabólica basal (M_b) menor a la esperada según la función de Kleiber; *tipo 1* para especies con comportamiento similar ($\Delta T \approx 0-4^\circ\text{C}$; M_b menor a la esperada) pero que no pueden entrar en torpor ni despertar de él (a bajas temperaturas entran en un estado de hipotermia); *tipo 2* para homeotermos de capacidad limitada ($T_c \leq 33^\circ\text{C}$ en $T_a \approx 10-20^\circ\text{C}$; M_b menor o igual a la esperada) y *tipo 3* para homeotermos precisos ($\Delta T \geq 15^\circ\text{C}$ en $T_a \leq 20^\circ\text{C}$; $T_c > 33^\circ\text{C}$ cuando $T_a = 10^\circ\text{C}$; M_b igual o mayor a la esperada; algunas especies de este grupo pueden presentar un relajamiento de su T_c a T_a 's intermedias, aproximadamente entre 20 y 25°C).

En un principio *Natalus stramineus* había sido asignado a la categoría de termorregulación 1. El único estudio referente a la capacidad de termorregulación de esta especie fue realizado por McNab (1969), quien sometió a varias T_a experimentales a algunos individuos recién colectados de su refugio natural ($27-28^\circ\text{C}$) y observó que su T_c variaba proporcionalmente con la T_a . No existe información referente a su tasa metabólica, así es que con base en los datos anteriores el mismo autor ubica a los natálidos en la categoría de termorregulación 1 (McNab 1982). Nowak (1999) reporta que en una ocasión fueron observados algunos individuos solitarios de esta especie en un estado letárgico dentro de una cueva ubicada en un bosque de encino en Tamaulipas. Sin embargo, también menciona que esto ocurrió en circunstancias muy particulares, pues la temperatura de la zona se mantuvo baja durante tres días continuos, al parecer de manera inusual. Si las especies de la categoría 1 se comportan prácticamente como heterotermos pero no pueden disminuir demasiado su T_c porque pueden caer en un estado de hipotermia, se puede esperar que éstas ocupen únicamente refugios cálidos. En el presente trabajo los individuos de *N. stramineus* fueron observados consistentemente alrededor de los 22°C (en una ocasión se registró una temperatura de 17°C), siempre en estado de alerta y fácilmente irritables al menor intento de ser alumbrados; nunca fueron vistos formando grupos compactos o en un estado que pudiera sugerir torpor o hipotermia. Estas observaciones hacen suponer que *N. stramineus* en vida libre no se comporta como heterotermo (al menos bajo circunstancias "normales") y que, por lo tanto, la asignación de esta especie a la categoría 1 es errónea. Por estas

razones *N. stramineus* fue asignada a la categoría 2, quedandó la categoría 1 sin representantes. En algunos análisis y en diversas partes del texto se hace una distinción entre especies "heterotermas", que incluye a las especies de la categoría de termorregulación 0, y "homeotermas", que incluye a aquellas de las categorías 2 y 3.

5.3. ORDENAMIENTO, MANEJO Y ANÁLISIS DE LOS DATOS

Se elaboró una base de datos que incluyó todas las mediciones individuales de temperatura y humedad (diurnas y nocturnas) realizadas en todos los refugios durante las cuatro visitas. Las mediciones fueron agrupadas por especie, y éstas a su vez fueron etiquetadas con su respectiva categoría de tamaño, tipo de alimentación, grupo taxonómico y patrón de termorregulación. Sólo se tomaron en cuenta aquellas mediciones realizadas cuando al menos algunos individuos de la colonia estaban presentes, sin hacer distinción alguna entre mediciones de día y de noche. A partir de esta base de datos se realizaron todas las pruebas estadísticas que a continuación se describen.

Todos los análisis fueron realizados con el fin de conocer si alguno(s) de los atributos intrínsecos de las especies impone límites en cuanto al tipo de refugios que éstas pueden utilizar. Como una aproximación a este enfoque se relacionó de diversas maneras a cuatro variables biológicas (tamaño, tipo de alimentación, afinidad taxonómica y tipo de termorregulación de las especies) con dos parámetros microambientales (temperatura y humedad de sus refugios).

El primer tipo de análisis fue realizado sin la formación *a priori* de los grupos (es decir, sin agrupar a las especies en las categorías de interés), con el fin de que únicamente los datos de temperatura y humedad del refugio conformaran grupos de especies cuyos refugios tuvieran condiciones similares. Debido a que las predicciones de este trabajo se refieren tanto al *nivel* como al *intervalo* de temperatura y de humedad del refugio en que se espera encontrar a cada tipo de especie, los atributos comparados entre

especies fueron: 1) temperatura promedio, 2) rango de temperatura (diferencia entre la temperatura máxima y la mínima registradas a lo largo de todo el estudio), 3) humedad relativa promedio y 4) rango de humedad (diferencia entre la humedad máxima y la mínima). Para ello se realizaron análisis de agrupamiento (*cluster analysis*) utilizando el método jerárquico de Ward, el cual mide la distancia entre los grupos (en este caso especies y grupos de especies) con base en la comparación de sus atributos. La distancia entre dos grupos es en realidad la suma de cuadrados entre ambos adicionada para todas las variables evaluadas (SAS Institute 1995); en otras palabras, este método suma la varianza que existe entre todos los atributos de cada par de grupos, de manera que a menor varianza entre los caracteres de las especies mayor similitud entre ellas. El agrupamiento jerárquico es un proceso que inicia considerando a cada especie como un grupo; en cada paso, los dos agrupamientos que son más similares son combinados en un mismo grupo. Este proceso se repite paso a paso hasta que se forma un solo grupo conteniendo a todas las especies. La ventaja del método de Ward es que tiende a formar grupos a partir de un pequeño número de observaciones y está fuertemente sesgado para producir agrupamientos con similar número de elementos (SAS Institute 1995). Con estos valores de distancia entre grupos se obtuvieron los dendrogramas correspondientes, uno para observar la similitud de las especies en cuanto a la temperatura de sus refugios y otro para la humedad. Para representar de una manera más ilustrativa la distancia relativa entre las especies y los grupos de especies formados en los dendrogramas, se realizaron gráficas de dispersión de tipo X-Y confrontando los datos de temperatura y humedad relativa promedio de cada especie con su respectivo rango.

Entre los atributos biológicos evaluados, sólo el tamaño corporal pudo ser manejado como una variable de tipo numérico y continuo. En primer lugar se realizaron gráficas de dispersión de tipo X-Y confrontando el peso promedio de cada especie (eje X) con diversas medidas de la temperatura del refugio (media, desviación estándar y/o rango). Se realizaron análisis de correlación entre el peso promedio y la temperatura del refugio, utilizando para ésta última variable todo el conjunto de mediciones realizadas en los refugios de cada especie. Tanto los análisis gráficos como las pruebas de correlación

fueron realizados también con los datos de humedad relativa.

Un tercer tipo de análisis fue realizado comparando los valores de temperatura del refugio entre los grupos preestablecidos; es decir, se evaluaron las diferencias entre los distintos grupos de tamaño, gremios tróficos, grupos taxonómicos y grupos con diferente patrón de termorregulación. En cada grupo se incluyeron todos los datos de temperatura de todas las especies de esa categoría, los cuales fueron entonces comparados con los datos de los otros grupos. La gran variación en la temperatura de los refugios ocupados por cada especie provocó que estos datos no se distribuyeran de manera normal ni presentaran homogeneidad de varianzas, por lo cual los análisis realizados fueron de tipo no paramétrico. Las diferencias entre grupos fueron evaluadas mediante la prueba de Kruskal-Wallis. Posteriormente se utilizaron procedimientos de comparación múltiple (Método de Dunn, SAS Institute 1995) con el fin de conocer exactamente cuáles pares de categorías presentaron diferencias significativas. En el caso de la humedad del refugio, sólo se realizó este tipo de análisis en función de las categorías de tamaño corporal. Los paquetes estadísticos utilizados fueron JMP y Sigma-Stat.

6. RESULTADOS

Durante los muestreos realizados en las 18 cuevas de estudio se detectó la presencia de 23 especies incluidas en cinco familias: Emballonuridae (1), Mormoopidae (4), Phyllostomidae (11), Natalidae (1) y Vespertilionidae (6). Entre los filostómidos se encontraron especies pertenecientes a cinco subfamilias: Phyllostominae (2), Glossophaginae (4), Carollinae (2), Stenodermatinae (1) y Desmodontinae (2). Durante una visita realizada en junio de 1999 a la Cueva de San Lorenzo I se detectó la presencia de tres especies que no se habían observado durante los muestreos regulares, dos de las cuales son especies adicionales para este trabajo: *Idionycteris phyllotis* y *Myotis thysanodes* (Vespertilionidae). Si además se toman en cuenta los registros de Medellín y López-Forment (1985) para la Cueva de Las Vegas, entre los cuales aparecen dos especies que no pudieron ser capturadas en este trabajo (*Artibeus intermedius*: Stenodermatinae, y *Myotis nigricans*: Vespertilionidae), entonces el número total de especies que hacen uso de las cuevas de estudio se incrementa a 27. Asimismo, en este trabajo se reporta por primera vez la presencia de *Corynorhinus townsendii* en el estado de Puebla (ejemplares 40438, 40439 y 40440, depositados en la Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología, UNAM) y de *Myotis thysanodes* en el Valle de Tehuacán (ejemplar vivo identificado en el laboratorio y posteriormente liberado). En las Tablas 1 a 4 se presentan las especies estudiadas y se resume la información recabada en campo y en literatura acerca de cada una de ellas; se incluyen los datos más relevantes en cuanto al tipo de alimentación, tamaño, afinidad taxonómica y termorregulación, así como la información referente a las características morfológicas y microclimáticas de sus refugios. En las Figuras 2 y 3 se presentan los intervalos de temperatura y humedad del refugio observados durante todo el año para cada especie.

TABLA 1 Características más relevantes de las especies estudiadas en relación a su afinidad taxonómica, tipo general de alimentación, tamaño y regulación de la temperatura corporal. L=Leptodermata, M=Mammalia, P=Phyllostominae, G=Glossophaginae, C=Carolinae, S=Stenodermatinae, D=Desmodontinae, N=Natalidae y V=Vespertilionidae. I=Insectívoros. H=Heteromysomys, F=Frugívoros y H=Hematófagos. Categorías de tamaño: 1, 0-4 g; 2, 5.0-9 g; 3, 10.0-19 g; 4, 20.0-39 g; 5, 40.0-79 g. Patrón de termorregulación: 0, especies que pueden entrar en torpor; 1, con comportamiento poikilotérmico pero no entran en torpor; 2, homeotermos de capacidad limitada; 3, homeotermos precisos. T_c es la temperatura corporal y T_a la temperatura ambiental. \bar{x} = media, s = desviación estándar, n = número de mediciones diurnas y/o nocturnas. Los números entre paréntesis se refieren a la fuente de donde se obtuvo la información: 1 Carpenter y Granam (1967); 2 McNab (1969); 3 Riedsel y Williams (1976); 4 Hareid y Schmidt-Nielsen (1968); 5 Arends et al. (1995); 6 Bonaccorso et al. (1992); 7 M-Macius (1977); 8 McNab (1969); 9 Genoud y Bonaccorso (1986); 10 Bell et al. (1986); 11 Studer y Wilson (1970); 12 O'Farrell y Studer (1970); 13 Studer y O'Farrell (1972).

ESPECIE	Grupo taxonómico	P e s o (g)		Categoría de tamaño	Alimento principal	Tasa metabólica basal promedio (mlO ₂ /g/hr)	T_c (°C) en termoneutralidad (reposa)	T_c (°C) en T_a de aprox 10°C durante 1.5-10 hr	Patrón de termorregulación	
		\bar{x}	s							n
1 <i>Balanopteryx plicata</i>	E	5.31	0.96	68	2	I	1.86-2.65 ¹ (9)		2	
2 <i>Mormoops megalophylla</i>	M	15.1	1.65	13	3	I	1.48 (6)	38.9 (6)	37.0 (6)	3
3 <i>Pteronotus davyi</i>	M	7.25	1.07	23	2	I	1.63 (6)	38.8 (6)	33.0 (6)	2
4 <i>Pteronotus pamaali</i>	M	16.0	2.05	42	3	I	1.60 (6)	38.4 (6)	34.5-35.3 (6)	3
5 <i>Pteronotus personatus</i>	M	5.51	1.0	16	2	I	1.64 (6)	37.5 (6)	32.5 (6)	2
6 <i>Macrotus waterhousei</i>	P	15.1	1.63	30	3	I	1.25 ² (10)	33.5-37.5 (2)	32.0 (2)	2
7 <i>Microonyctes megalotis</i>	P	6.7	1.0	16	2	I		38.6 (11)	17.5 (7.11)	2
8 <i>Choeronyctes mexicana</i>	G	15.2	1.13	19	3	N				3
9 <i>Glossophaga sonnina</i>	G	9.75	1.92	30	2	N	2.25 (2,8)	35.5 (2)	11.5-36.5 (2.7.11)	3
10 <i>Leptonyctes curasoae</i>	G	22.5	2.98	71	4	N	1.66 (1); 1.42 (5); 2.0 (2,8)	35.3-35.7 (2.5)	35.0-37.0 (1.5)	3
11 <i>Leptonyctes nivalis</i>	G	30.2	3.74	45	4	N				3
12 <i>Carollia brevicauda</i>	C	15.9	2.8	11	3	F				3
13 <i>Carollia perspicillata</i>	C	18.3	1.58	35	3	F	2.11 (2,8)	36.4 (2)	12.0-37.0 (2.7,11)	3
14 <i>Artibeus jamaicensis</i>	S	41.5	7.03	11	5	F	1.25 (2,8)	36.4 (2)	14.0-38.0 (2.7.11)	3
15 <i>Desmodus rotundus</i>	D	34.9	9.07	30	4	H	0.91 (2,8)	35.0 (2,7)	32.0-36.0 (2,7)	2
16 <i>Diphylla ecaudata</i>	D	31.1	1.92	31	4	H	1.22 (2,8)	32.4 (2,7)	31.0-32.5 (2,7)	2
17 <i>Natalus stramineus</i>	N	5.9	0.71	10	2 ^d	I				2
18 <i>Corynorhinus mexicanus</i>	V	7.17	0.63	31	2	I				0
19 <i>Corynorhinus townsendii</i>	V	8.75	1.25	20	2	I				0
20 <i>Eptesicus fuscus</i>	V	16.2	2.94	13	3	I	0.8-1.2 (4)			0
21 <i>Myotis kayasi</i>	V	3.75	0.48	55	1	I	1.3 ³ (8)			0
22 <i>Myotis velifer</i>	V	9.71	1.76	24	2	I	0.65-1.55 (3)	36.0-36.2 (3)	11.8-12.1 (3)	0
23 <i>Myotis volans</i>	V	5.79	1.07	15	2	I				0
24 <i>Artibeus intermedius</i>	S	43-59 ⁴			5	F				3
25 <i>Idonyctes phyllotis</i>	V	10-13 ⁵			3	I				0
26 <i>Myotis nigricans</i>	V	30-5.5 ⁶			1	I	1.3 (8)	30.0-37.0 (8,11)	10.0-12.0 (11)	0
27 <i>Myotis thysanodes</i>	V	6.2 ⁷			2	I	1.74 (12)	aprox. 34.0 (13)		0

¹ Especies observadas en la Cueva de San Lorenzo I durante 1999 (fuera de los muestros regulares)

² Especies que fueron reportadas por Medellín y López-Forment (1986) para la Cueva de las Vegas pero que no pudieron ser observadas en este trabajo

³ Calculado para otros emballonidos (*Saccopteryx leptura*, *S. bilineata* y *Peropteryx macrotis*)

⁴ Calculado para *Macrotus californicus*

⁵ Calculado para *Myotis nigricans*

⁶ Aunque no existen estudios específicos del metabolismo de esta especie, McNab (1982) coloca a los natúidos en la categoría de termorregulación 1

⁷ Fuente Davis 1984

⁸ Fuente Cebalós y Galindo 1984

⁹ Fuente Wilson y LaVal 1974

¹⁰ Fuente Silva y Downing 1995

TABLA 2.- Características de los sitios de refugio para cada una de las especies estudiadas. Sólo se incluye la información obtenida en las 18 cuevas de este trabajo incluyendo los datos de Medellín y López-Foerster (1989) para *Arctopus intermedius* y *Myotis torquatus*. Zonas de iluminación: P = penumbra, I = intermedia, O = obscuridad. Tipos de vegetación: MX = bosque tropical caducifolio, BTP = bosque tropical perennifolio, BMM = bosque mesófilo de montaña, BC = bosque de coníferas. Tamaño de las cuevas: 1 = 20-30 m, 2 = 40-70 m, 3 = 80-150 m, 4 = 160-310 m, 5 = 320-640 m, 6 = media, 7 = desviación estándar, n = número de mediciones diurnas y/o nocturnas. Huecos se refiere a cualquier cavidad con un diámetro ≥ 1 m, incluyendo "col de vaca", "grietas" y "hendiduras".

ESPECIE	Temperatura (°C)			Humedad relativa (%)			Tipos de roca			Zonas de iluminación			Sitio de percha			Tamaño		Tipos de vegetación	
	x	s	n	x	s	n	Clasico	Chisoso	O	P	I	O	Dentro de huecos	Fuera de huecos	huecos	cuavas	No de cuavas		
	Min.	Max.	Rango	Min.	Max.	Rango										cuavas	No de cuavas		
1 <i>Balanites plicata</i>	26.7	3.08	319	18.6	37.5	18.9	50.2	20.2	27.3	10.0	100	90.0	X	X	X	X	X	6	MX, MX-BTC, BTC
2 <i>Mormoops megalophylla</i>	32.9	4.16	91	16.2	37.0	20.8	64.2	13.6	7.5	46.6	100	53.4	X	X	X	X	X	4	MX, BTC, BTP, BMM
3 <i>Pteronotus daui</i>	34.7	0.66	56	33.4	36.1	2.7	85.4	8.63	4.8	51.5	91.0	39.5	X	X	X	X	X	1	BTC
4 <i>Pteronotus parnellii</i>	26.1	7.31	178	16.0	37.0	21.0	82.9	19.6	15.9	46.6	100	53.4	X	X	X	X	X	4	BTC, BTP, BMM
5 <i>Pteronotus personatus</i>	34.7	0.65	58	33.4	36.1	2.7	85.9	8.74	5.0	51.5	91.0	39.5	X	X	X	X	X	1	BTC
6 <i>Macrotus waterhousii</i>	30.2	2.83	174	24.5	37.0	12.5	52.9	13.6	15.1	25.4	89.0	73.9	X	X	X	X	X	2	MX-BTC, BTC
7 <i>Microonyctus megalotis</i>	28.0	2.78	60	22.0	32.2	10.2	92.2	18.6	4.9	20.5	100	79.5	X	X	X	X	X	1	BTC
8 <i>Chiroonyctus mexicanus</i>	22.0	2.85	74	15.0	26.5	14.5	59.6	13.0	8.4	33.0	91.8	58.8	X	X	X	X	X	2	MX, MX-BTC
9 <i>Glossophaga sonchae</i>	20.6	2.05	237	16.8	27.2	10.4	96.9	2.91	20.1	66.5	100	13.5	X	X	X	X	X	2	BTP, BMM
10 <i>Leptonyctus curasoae</i>	28.5	4.92	91	21.1	37.0	15.9	70.0	19.1	8.1	44.3	100	55.7	X	X	X	X	X	5	MX, MX-BTC, BTC, BTP, BMM
11 <i>Leptonyctus nivalis</i>	17.0	1.84	5	14.5	18.6	4.1	82.4	11.1	5	71.0	100	20.0	X	X	X	X	X	4	MX
12 <i>Carollia brevicauda</i>	19.2	1.59	124	15.0	21.5	6.5	97.8	3.88	11.1	84.4	100	15.6	X	X	X	X	X	2	BMM
13 <i>Carollia perspicillata</i>	21.6	2.74	108	15.2	28.5	13.3	97.9	3.37	9.3	86.5	100	13.5	X	X	X	X	X	2	BMM
14 <i>Arbebus jamaicensis</i>	21.8	2.57	139	15.7	27.2	11.5	98.0	4.46	11.8	69.9	100	30.1	X	X	X	X	X	5	BTP, BMM
15 <i>Desmodus rotundus</i>	21.7	3.1	327	15.6	33.2	17.3	88.9	18.6	27.7	20.5	100	79.5	X	X	X	X	X	5	MX, BTC, BTP, BMM
16 <i>Diphyllis ecaudata</i>	20.6	1.64	100	16.8	25.0	8.2	98.1	3.7	15.1	81.8	100	18.2	X	X	X	X	X	4	BTP, BMM
17 <i>Natalus stramineus</i>	22.4	2.09	61	17.0	25.4	8.4	98.6	2.98	5.0	86.3	100	11.7	X	X	X	X	X	2	BTP, BMM
18 <i>Corynorhinus mexicanus</i>	7.5	1.84	148	1.0	11.8	10.0	83.0	13.5	13.8	45.4	100	54.6	X	X	X	X	X	4	BC
19 <i>Corynorhinus townsendii</i>	14.3	3.25	82	4.9	20.0	15.1	60.8	10.5	7.9	55.4	100	44.0	X	X	X	X	X	2	MX
20 <i>Eptesicus fuscus</i>	12.6	4.14	5	7.8	16.2	8.4	84.8	10.8	5	75.0	100	25.0	X	X	X	X	X	2	BC, MX
21 <i>Myotis keaysi</i>	20.8	3.46	147	12.5	29.6	17.3	96.6	7.35	13.3	63.3	100	36.7	X	X	X	X	X	3	BTP, BMM
22 <i>Myotis velifer</i>	11.8	6.58	236	1.8	27.2	25.6	86.8	14.3	21.5	45.4	100	54.6	X	X	X	X	X	8	BC, MX, BTP, BMM
23 <i>Myotis volans</i>	8.0	1.27	33	5.3	10.7	5.4	92.3	7.56	2.7	75.9	100	24.4	X	X	X	X	X	1	BC
24 <i>Arctopus intermedius</i> *	21.9	2.57	139	15.7	27.2	11.5	98.0	4.48	11.8	69.9	100	30.1	X	X	X	X	X	5	BTP
25 <i>Idionyctus phyllotis</i>	16.2	1	1				100	1	1				X	X	X	X	X	1	MX
26 <i>Myotis nigricans</i> *	21.5	2.9	52	15.7	27.2	11.5	97.0	5.61	4.4	77.0	100	23.0	X	X	X	X	X	1	MX
27 <i>Myotis thysanodes</i>	16.2	1	1				100	1	1				X	X	X	X	X	1	MX

*Especies observadas en la Cueva de San Lorenzo durante 1989 (fuera de los muestreos regulares).
 **Especies que fueron reportadas por Medellín y López-Foerster (1989) para la Cueva de las Vegas pero que no pudieron ser observadas en este trabajo.
 * Los datos de microclima fueron tomados en los sitios de percha de A. jamaicensis en la Cueva de las Vegas, pues se ha observado que ambas especies comparten el refugio en esta cueva (Medellín y López-Foerster 1986).
 * Los datos de microclima fueron tomados en los sitios de percha de M. keaysi en la Cueva de las Vegas, pues se ha observado que ambas especies comparten el refugio en esta cueva (Medellín y López-Foerster 1989).

TABLA 3. Rangos de temperatura y humedad de los sitios de refugio de cada especie por estación del año y por tipo de uso. En el tipo de uso general los individuos que ocupan el refugio se encuentran en un estado fisiológico "normal" (machos y/o hembras reproductivamente inactivos y en estado de alerta). Reproducción incluye la presencia de hembras preñadas y/o de hembras lactando. T_{max} = temperatura máxima, T_{min} = temperatura mínima, HR_{max} = humedad máxima, HR_{min} = humedad mínima. *Datos obtenidos en un muestreo posterior (julio de 1999).

ESPECIE	USO DEL REFUGIO										No. de Cuevas	
	General				Reproducción				Torpor			
	T_{min}	$T_{máx}$	HR_{min}	$HR_{máx}$	T_{min}	$T_{máx}$	HR_{min}	$HR_{máx}$	T_{min}	$T_{máx}$		HR_{min}
<i>Balantiopteryx plicata</i>												
Invierno	18.6	31.2	30.0	87.6								
Primavera	23.4	37.5	10.0	96.5								
Verano	23.0	32.5	28.3	77.5	23.0	32.5	28.3	77.5				
Otoño	23.2	29.3	64.0	100								
<i>Mormoops megalophylla</i>												
Invierno	30.0	37.0	46.6	62.0								
Primavera	33.6	35.4	56.5	66.5								
Verano	16.2*	35.0	51.5	100*								
Otoño	21.4	35.5	52.0	100	33.4	35.5	74.5	91.0				
<i>Pteronotus davyi</i>												
Invierno	34.3	36.1	56.2	62.0								
Primavera	33.6	35.4	56.5	66.5								
Verano	33.5	35.0	51.5	83.0								
Otoño	33.4	35.5	74.5	91.0								
<i>Pteronotus pumelli</i>												
Invierno	16.0	37.0	46.6	100								
Primavera	18.4	35.4	56.5	100								
Verano	21.7	22.3	92.2	98.0	33.5	35.0	51.5	83.0				
Otoño	19.0	35.5	52.0	100								
<i>Pteronotus personatus</i>												
Invierno	34.3	36.1	56.2	62.0								
Primavera	33.6	35.4	56.5	66.5								
Verano	33.5	35.0	51.5	83.0								
Otoño	33.4	35.5	74.5	91.0								
<i>Macrotus waterhousii</i>												
Invierno	24.5	37.0	34.2	86.5								
Primavera	26.7	35.4	25.4	66.5	26.7	35.4	25.4	66.5				
Verano	26.5	34.7	44.0	69.1								
Otoño	27.5	34.9	52.0	99.0								
<i>Micronycterus megalotis</i>												
Invierno	22.0	30.6	44.0	80.2								
Primavera	24.4	31.5	20.5	62.5								
Verano	27.8	32.2	30.0	75.5								
Otoño	25.2	31.0	88.9	100								
<i>Choeronycteris mexicana</i>												
Invierno	15.0	23.1	52.1	72.8								
Primavera	19.2	25.2	33.0	66.0								
Verano	21.5	29.5	43.0	73.0								
Otoño	21.0	23.5	70.5	91.8								
<i>Glossophaga soricina</i>												
Invierno	16.8	21.0	86.5	100								
Primavera	18.4	23.2	92.5	100	18.4	23.2	92.5	100				
Verano	20.0	27.2	94.0	100	23.5	27.2	94.0	100				
Otoño	19.0	20.5	100	100	22.3	23.9	100	100				
<i>Leptonycteris curasoae</i>												
Invierno					34.5	37.0	46.6	58.4				
Primavera	21.1	35.4	44.3	100								
Verano	21.7	32.2	52.5	100								
Otoño	22.3	34.9	62.0	100	22.3	23.6	100	100	24.2	26.2	57.0	84.0
<i>Leptonycteris nivalis</i>												
Invierno												
Primavera												
Verano	14.5	18.6	71.0	100					18.0*			
Otoño												

TABLA 3. Continuación .

ESPECIE	USO DEL REFUGIO												No. de Cuevas	
	General				Reproducción				Torpor					
	T _{entr}	T _{salir}	HR _{entr}	HR _{salir}	T _{entr}	T _{salir}	HR _{entr}	HR _{salir}	T _{entr}	T _{salir}	HR _{entr}	HR _{salir}		
<i>Carollia brevicauda</i>														
Invierno	15.0	21.5	84.4	100									2	
Primavera	18.4	20.4	92.5	100									1	
Verano	20.0	21.5	100	100									1	
Otoño	20.0	20.1	100	100									1	
<i>Carollia perspicillata</i>														
Invierno	15.2	21.0	86.5	100									2	
Primavera	21.1	23.8	100	100									1	
Verano	23.5	28.5	95.6	100									1	
Otoño	21.4	23.9	100	100	21.4	23.9	100	100					1	
<i>Artibeus jamaicensis</i>														
Invierno	15.7	22.2	69.9	100									1	
Primavera	17.5	23.8	87.5	100	17.5	23.8	87.5	100					1	
Verano	21.0	27.2	88.3	100									1	
Otoño	19.2	24.8	100	100	21.4	24.8	100	100					1	
<i>Desmodus rotundus</i>														
Invierno	15.9	28.3	44.0	100									5	
Primavera	17.5	30.5	20.5	100									5	
Verano	20.0	28.0	49.0	100	24.3	33.2	30.0	100					5	
Otoño	18.8	28.0	68.0	100	23.5	27.2	68.0	100					5	
<i>Diphylla ecaudata</i>														
Invierno	16.8	23.1	86.5	100	16.8	19.2	96.5	100					3	
Primavera	19.2	24.2	81.8	100									2	
Verano	20.0	25.0	90.0	100									3	
Otoño	19.0	22.4	100	100									3	
<i>Natalus stramineus</i>														
Invierno	17.0	19.9	95.0	100									2	
Primavera	20.2	23.3	88.3	100									2	
Verano	21.0	25.4	88.3	100									1	
Otoño	19.2	24.2	100	100									2	
<i>Corynorhinus mexicanus</i>														
Invierno									1.6	10.6	51.0	100		4
Primavera	4.6	11.6	45.4	97.7					4.6	11.6	45.4	97.7		4
Verano									6.2	11.3	75.7	100		3
Otoño									7.1	8.9	94.5	100		1
<i>Corynorhinus townsendii</i>														
Invierno									4.9	13.5	65.3	87.7		1
Primavera	10.9	19.3	55.4	100					10.9	19.3	55.4	100		1
Verano									13.5	20.0	60.5	84.5		2
Otoño									15.2	19.7	90.0	98.5		2
<i>Eptesicus fuscus</i>														
Invierno														0
Primavera														0
Verano	7.8	16.2*	75.0	100*										3
Otoño														0
<i>Myotis keaysi</i>														
Invierno	12.5	19.4	63.3	100									2	
Primavera	17.5	23.8	77.0	100	17.5	25.0	61.0	100					3	
Verano	24.2	29.8	97.0	100									2	
Otoño	19.2	24.2	100	100									2	
<i>Myotis velifer</i>														
Invierno	16.8	21.0	81.5	100					1.6	10.6	51.0	100		5
Primavera	4.6	21.6	45.4	100	19.0	25.7	82.1	100	4.6	11.0	45.4	97.7		6
Verano	15.1	27.2	75.0	77.0					8.0	9.0	80.0	100		4
Otoño									7.0	17.4	86.5	100		5
<i>Myotis volans</i>														
Invierno									5.3	7.7	89.3	100		1
Primavera									7.1	10.7	75.6	99.8		1
Verano									7.3	10.0	80.0	100		1
Otoño									7.4	8.2	86.5	100		1

TABLA 4. Tipos de refugio que han sido reportados para las especies estudiadas. Las letras entre paréntesis señalan a los refugios poco utilizados (refugios ocasionales) *D* se refiere a los refugios diurnos y *N* a los nocturnos. En letras negritas se indica la información obtenida durante los muestreos de este trabajo y que no ha sido reportada en la literatura. Construcciones humanas incluye casas abandonadas, puentes, ruinas, alcantarillas, áticos, etc. Árboles incluye huecos en los troncos, entre el follaje, debajo de la corteza, etc.

ESPECIE	Construcciones				Referencia
	Cuevas	Minas	humanas	Árboles	
1 <i>Balantiopteryx plicata</i>	D,N	D	D	D	Arroyo-Cabrates y Jones 1988
2 <i>Mormoops megalophylla</i>	D,N	D	(D)		Reid 1997, Rezsutek y Cameron 1993
3 <i>Pteronotus davyi</i>	D,N	D,N			Adams 1969, Bateman y Vaughan 1974
4 <i>Pteronotus parvelli</i>	D,N	D		(D)	Herd 1983, Reid 1997
5 <i>Pteronotus personatus</i>	D,N	D,N			Bateman y Vaughan 1974, Reid 1997
6 <i>Macrolus waterhousii</i>	D,N	D,N	(D),N		Anderson 1969, Barbour y Davis 1969, Reid 1997
7 <i>Micronycteris megalotis</i>	D	D	D	D	Alonso-Mejía y Medellín 1991
8 <i>Choeronycteris mexicana</i>	D	D,N	(D),N	(D)	Arroyo-Cabrates et al 1987, Davis y Russell 1952
9 <i>Glossophaga soricina</i>	D,N	D	D	D	Alvarez et al. 1991
10 <i>Leptonycteris curasoae</i>	D,N	D	N		Reid 1997, Cockrum 1991
11 <i>Leptonycteris nivalis</i>	D,N	D	D	D	Pfimmer-Hensley y Wilkins 1988
12 <i>Carollia brevicauda</i>	D,N	D	D	D	Linares 1987, Reid 1997
13 <i>Carollia perspicillata</i>	D,N	D	D	D,N	Cloutier y Thomas 1992
14 <i>Artibeus jamaicensis</i>	D,N		D,N	D	Reid 1997
15 <i>Desmodus rotundus</i>	D,N	D	D,N	D,N	Greenhall et al 1983, Reid 1997
16 <i>Diphylla ecaudata</i>	D,N	D	(D)	(D)	Greenhall 1984, Reid 1997, Villa 1966
17 <i>Natalus stramineus</i>	D,N	D	D		Moreno 1996
18 <i>Corynorhinus mexicanus</i>	D	D,N			Tumison 1992
19 <i>Corynorhinus townsendii</i>	D,N	D	D,N		Barbour y Davis 1969, Kunz y Martin 1982
20 <i>Eptesicus fuscus</i>	D,N	D,N	D,N	D	Barbour y Davis 1969, Kurta y Baker 1990, Reid 1997
21 <i>Myotis keaysi</i>	D,N		(D)	(D)	Reid 1997
22 <i>Myotis velifer</i>	D,N	D,N	D,N		Barbour y Davis 1969, Reid 1997
23 <i>Myotis volans</i>	D	D,N	D	D	Warner y Czaplewski 1984
24 ** <i>Artibeus intermedius</i>	D			D	Reid 1997
25 * <i>Idionycteris phyllotis</i>	D,N	D	D		Czaplewski 1983, Villa 1966
26 ** <i>Myotis nigricans</i>	D		D	D	Linares 1987, Reid 1997
27 * <i>Myotis thysanodes</i>	D,N	D,N	D,N		Barbour y Davis 1969, O'Farrell y Studier 1980

* Especies observadas en la Cueva de San Lorenzo I durante 1999 (fuera de los muestreos regulares).

** Especies que fueron reportadas por Medellín y Lopez-Forment (1986) para la Cueva de las Vegas pero que no pudieron ser observadas en este trabajo

A partir de los análisis de agrupamiento se obtuvieron los dendrogramas que se muestran en las Figuras 4 y 6. La Figura 5 ilustra de mejor manera las características de cada uno de los grupos presentados en la Figura 4 y la distancia relativa entre sus elementos. En la Figura 7 se relaciona el peso promedio de las especies con la temperatura y humedad de sus refugios. La Figura 8 ilustra las diferencias en temperatura y humedad del refugio entre las categorías de tamaño, mientras que las Figuras 9, 10 y 11 sólo ilustran las diferencias en temperatura entre tipos de alimentación, grupos taxonómicos y patrones de termorregulación, respectivamente. Es importante mencionar que las cuatro especies adicionales (las que no fueron registradas en los muestreos regulares) no fueron incluidas en los análisis estadísticos. La Figura 12 resume de una manera muy esquemática la relación del microclima de los refugios con el tamaño corporal, el tipo de alimentación y la capacidad de las especies para entrar en torpor.

6.1. TEMPERATURA DEL REFUGIO. El análisis de agrupamiento basado en la temperatura del refugio (Figura 4) dió como resultado la formación de dos grupos principales: en la parte superior del dendrograma (desde *B. plicata* hasta *M. velifer*) se agrupan las especies que fueron observadas en un amplio intervalo de temperatura (rango > 10°C), mientras que la parte inferior incluye a las especies con intervalos más estrechos (rango < 10°C). Dentro del primer grupo, a su vez, pueden observarse varios agrupamientos:

- Los insectívoros homeotermos, pequeños y medianos, ocupando las más altas temperaturas (promedios de entre 26 y 32°C); en este grupo quedó incluido el nectarívoro *L. curasoeae*, cuyo promedio de temperatura resultó notablemente elevado respecto a los otros nectarívoros. Los insectívoros de mayor tamaño (*M. megalophylla* y *P. pamelli*) formaron parte de un subgrupo caracterizado por ocupar los más amplios intervalos de temperatura (rangos de alrededor de 20°C).
- Un segundo subgrupo está integrado por especies que ocuparon refugios con temperaturas promedio más bajas (menores a 22°C). Por un lado puede observarse un agrupamiento de especies nectarívoras y frugívoras en temperaturas promedio de

21°C y rangos de 10-15°C. Otro agrupamiento, formado por un hematófago de gran tamaño (*D. rotundus*) y un pequeño insectívoro heterotermo neotropical (*M. keaysi*), presentó promedios similares pero rangos ligeramente mayores (> 17°C). Un poco más separado se puede observar a un pequeño insectívoro heterotermo neártico (*C. townsendii*) en cuevas moderadamente frías (14.3°C) y en un rango de 15.1°C.

- De manera muy particular destaca el caso de *Myotis velifer*, un insectívoro heterotermo de afinidad neártica, que fue observado en el más amplio rango de temperatura (25.6°C), desde 1.6 hasta 27.2°C (en promedio 11.6°C).

Dentro del grupo de especies que fueron observadas en intervalos de temperatura más estrechos (< 10°C), pueden observarse tres subgrupos:

- El primero conformado por dos de los más pequeños insectívoros homeotermos (*P. davyi* y *P. personatus*) que fueron observados en los sitios más calientes (34.7°C en promedio).
- Un subgrupo formado por un hematófago (*D. ecaudata*), un frugívoro (*C. brevicauda*) y un nectarívoro (*L. nivalis*), todos de tamaño mediano o grande, observados en temperaturas moderadas (promedios de 17 a 22°C). Separado de los demás insectívoros homeotermos, destaca la presencia en este subgrupo de la pequeña especie *N. stramineus*, que fue observada en refugios con temperaturas promedio de 22.4°C.
- Finalmente, los insectívoros heterotermos de afinidad templada fueron encontrados en las más bajas temperaturas (promedios entre 7 y 13°C).

En las Figuras 5 y 12 se pueden observar las tendencias generales que presentan las especies en cuanto a la temperatura de sus refugios: los pequeños insectívoros heterotermos aparecen en las temperaturas (en promedio) más bajas, los insectívoros homeotermos en las más altas, y los nectarívoros, frugívoros y hematófagos en las temperaturas moderadas. Aunque los intervalos de temperatura son muy variables dentro de cada uno de estos grupos, destaca el hecho de que los insectívoros hayan presentado

los rangos más amplios entre todas las especies (los casos ya mencionados del heterotermo *M. velifer* y de los insectívoros homeotermos más grandes, *M. megalophylla* y *P. pamellii*), y que entre los homeotermos hayan sido los frugívoros y nectarívoros los que ocuparon las temperaturas más bajas.

El tamaño corporal fue la única variable independiente que permitió realizar pruebas de correlación. Cuando todos los datos de temperatura de las 23 especies son relacionados con su peso promedio (Figura 7), el coeficiente de correlación y la pendiente resultantes son muy bajos ($R = 0.0398$, $m = 0.0592$). Aún cuando son separados homeotermos de heterotermos, el coeficiente de correlación mantiene valores muy bajos ($R = -0.3513$, $m = -0.7379$ para homeotermos, y $R = -0.4203$, $m = -0.1553$ para heterotermos). Esto indica que el peso promedio *per se* no se relaciona de manera clara con la temperatura de los refugios utilizados.

En las Figuras 8, 9, 10 y 11 se pueden observar las tendencias que presenta cada grupo de especies en relación con la temperatura de sus refugios. Las pruebas de Kruskal-Wallis realizadas para cada uno de los cuatro atributos biológicos produjeron en todos los casos diferencias significativas entre sus categorías. Las pruebas de comparación múltiple entre los pares de categorías produjeron diferencias significativas en la mayor parte de los casos. En la Tabla 5 se indican los pares que no resultaron ser significativamente diferentes, así como el valor del estadístico H de Kruskal-Wallis, los grados de libertad y la probabilidad. A continuación se mencionan las principales tendencias determinadas por cada variable.

TABLA 5 Parámetros estadísticos obtenidos al comparar la temperatura y humedad del refugio entre grupos de tamaño, gremios tróficos, grupos taxonómicos y tipos de termorregulación. Las diferencias entre grupos fueron evaluados mediante técnicas no paramétricas. El significado de los números y letras de la columna de la derecha se presentan en la Tabla 1

Temperatura del refugio				
	H	g.l.	P	Sin diferencias significativas ($P < 0.05$)
Categorías de tamaño	161.2	4	< 0.001	1-5; 4-5
Tipos de alimentación	64.4	3	< 0.0001	I-N; H-F
Grupos taxonómicos	1,616.8	8	< 0.001	P-M; M-E, N-D, D-C
Tipos de termorregulación	1,037.6	2	< 0.001	
Humedad del refugio				
Categorías de tamaño	303.7	4	< 0.001	3-2; 5-1

6.1.1. Relación con el tamaño corporal. Resulta evidente que el tamaño corporal por sí solo no determina patrones claros de uso de refugios. Si son consideradas en conjunto, las especies más pequeñas (categorías 1 y 2) pueden encontrarse a lo largo de todo el rango de temperatura estudiado, desde cerca de los cero grados hasta cerca de 40°C (Figura 8). Esta categoría incluye a 10 de las 14 especies insectívoras que, como ya se describió, fueron observadas tanto en los refugios más calientes como en los más fríos. Los demás grupos, en general, ocuparon refugios con temperaturas superiores a los 14°C. Los puntos aislados de la categoría 3 situados en temperaturas bajas corresponden a una especie que puede entrar en torpor (*Eptesicus fuscus*). Asimismo, algunas especies homeotermas de la categoría 3 ocuparon consistentemente refugios calientes (alrededor de los 35°C). Las especies más grandes (categorías 4 y 5) ocuparon sitios con temperaturas moderadas (entre 15 y 30°C principalmente).

6.1.2. Relación con el tipo de alimentación. En la Figura 9 puede observarse que los insectívoros presentan un comportamiento similar al descrito para las especies de la categoría de tamaño 2, siendo el único grupo que ocupó el rango completo de condiciones de temperatura. Hematófagos, frugívoros y nectarívoros ocuparon refugios principalmente templados (entre 15 y 30°C); de éstos tres grupos, sólo los dos últimos fueron observados por debajo de los 15°C. Los registros superiores a los 35°C en las colonias de maternidad de *L. curasoae* contribuyeron para que el intervalo de temperatura de los nectarívoros se incrementara notablemente.

6.1.3. Relación con la afinidad taxonómica. Entre los homeotermos, y en concordancia con lo esperado, las subfamilias Stenodermatinae, Carollinae y Glossophaginae (todos frugívoros o nectarívoros de tamaño mediano o grande) fueron observadas frecuentemente por debajo de los 20°C (Figura 10); las dos especies de la subfamilia Desmodontinae (hematófagos de gran tamaño) presentaron una tendencia similar. Los miembros de los grupos Emballonuridae, Mormoopidae y Phyllostominae, todos insectívoros pequeños o medianos, fueron observados consistentemente arriba de los 20°C; sólo los dos mormópidos más grandes fueron observados frecuentemente

debajo de esta temperatura (Figuras 2 y 10). De acuerdo con lo esperado, la familia Vespertilionidae (insectívoros pequeños, heterotermos) ocupó el más amplio intervalo de temperatura, siendo la única que fue observada por debajo de los 10°C. Un caso fuera de lo esperado fue el de *N. stramineus* (Natalidae), un insectívoro homeotermo muy pequeño que fue observado en varias ocasiones debajo de los 20°C.

6.1.4. Relación con el patrón de termorregulación. A juzgar por los resultados obtenidos, esta variable parece ser un buen indicador del tipo de refugios que una especie puede ocupar. Como se esperaba, las diferencias más evidentes y estadísticamente más significativas se produjeron al comparar las temperaturas del refugio entre homeotermos y heterotermos (Prueba de Mann-Whitney, $T = 366490.5$, $P < 0.001$) Cuando se compararon las tres categorías termorregulatorias manejadas (0, 2 y 3), se presentó de manera aproximada el patrón esperado (Figura 11). Las especies heterotermas (grupo 0) fueron detectadas desde muy cerca de los cero hasta cerca de los 30°C. Entre los homeotermos, los miembros del grupo 3 (homeotermos precisos) ocuparon de manera consistente los refugios de temperatura moderada (alrededor de los 20°C, y en ocasiones hasta por debajo de los 15°C), aunque también fueron observados en los refugios más calientes (alrededor de 35°C). Las especies del grupo 2 (homeotermos de capacidad limitada) fueron observadas principalmente entre los 20 y los 35°C, pero nunca debajo de los 15°C.

6.2. HUMEDAD DEL REFUGIO. En términos generales, la humedad del refugio presentó patrones mucho menos evidentes entre las especies, al menos en relación con su tamaño corporal. Al agrupar a las especies por el grado de similitud en la humedad de sus refugios (Figura 6), pueden apreciarse dos grandes grupos: las especies observadas en amplios rangos (40-90%) y con bajos a altos promedios de humedad (50-90%), y las especies con rangos más estrechos (<40%) y altos o muy altos promedios (>80%, pero principalmente arriba de 90%). En el primer grupo se pueden distinguir tres principales agrupamientos:

- Un grupo de insectívoros homeotermos en los más amplios rangos (~70-90%) y con bajos promedios de humedad (~50-60%).
- Un grupo de insectívoros y nectarívoros ocupando amplios rangos de humedad (~40-60%) y con promedios moderadamente bajos (~60-70%).
- Un grupo de insectívoros con amplios rangos (~45-55%) y altos promedios (~80-90%); unido a este grupo se encuentra un hematófago, *D. rotundus*, que presentó uno de los más amplios rangos de humedad de sus refugios (79.5%), aunque fue observado principalmente en ambientes húmedos (promedio de 88.9%).

Dentro del grupo de especies que fueron encontradas en las cuevas más húmedas y en los rangos más estrechos, pueden observarse dos principales agrupamientos:

- Por un lado se encuentran las especies que fueron observadas en los refugios más húmedos (promedios entre 90 y 99%); dentro de este grupo, conformado por especies muy diferentes en cuanto a sus hábitos alimentarios, tamaños, afinidades taxonómicas, etc., se pueden apreciar dos subgrupos: las especies observadas en rangos de entre 10 y 20%, y las especies con rangos de entre 24 y 37%.
- Un segundo grupo está conformado por dos especies con diferentes atributos (un nectarívoro grande y un insectívoro heterotermo mediano) que ocuparon refugios un poco menos húmedos (promedios de 82.4 y 84.8%; rangos de 25 y 29%, respectivamente).

La prueba de Kruskal-Wallis produjo diferencias significativas entre al menos un par de las categorías de tamaño; las pruebas de comparación múltiple indicaron qué pares fueron significativamente diferentes. En la Tabla 5 se indican los parámetros obtenidos a partir de estos análisis. A pesar de la existencia de estas diferencias, es evidente que el tamaño corporal no se relaciona de manera clara con la humedad de los refugios (Figuras 7 y 8). La línea de ajuste entre ambas variables (Figura 7) hace

suponer que, en caso de existir, esta relación no es sencilla ni mucho menos lineal ($R = 0.2849$, $m = 0.1449$). Respecto a las demás variables (tipo de alimentación, grupo taxonómico y tipo de termorregulación), para las cuales no se plantearon hipótesis y predicciones específicas en relación con la humedad, sólo se puede observar que los insectívoros homeotermos, junto con el vampiro *D. rotundus*, ocuparon los refugios más secos entre todas las especies (promedios de ~50-65%), a diferencia de los insectívoros heterotermos que ocuparon sitios húmedos (~80-100%).

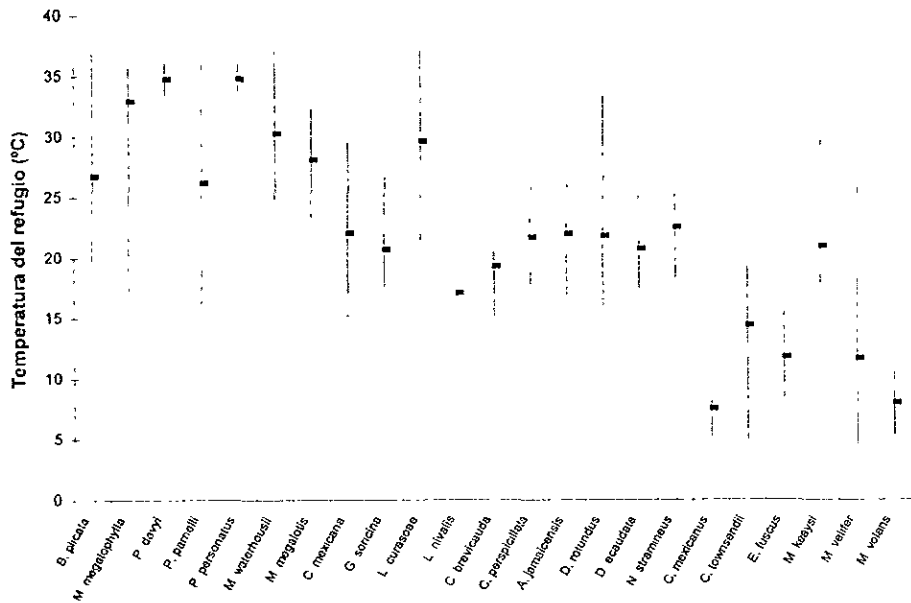


FIG. 2. Temperatura de los sitios utilizados como refugio por 23 especies de murciélagos cavernícolas del centro de México. Para 18 de estas especies los datos fueron obtenidos en un mínimo de dos cuevas. Las marcas que aparecen sobre las líneas representan el promedio de las mediciones realizadas.

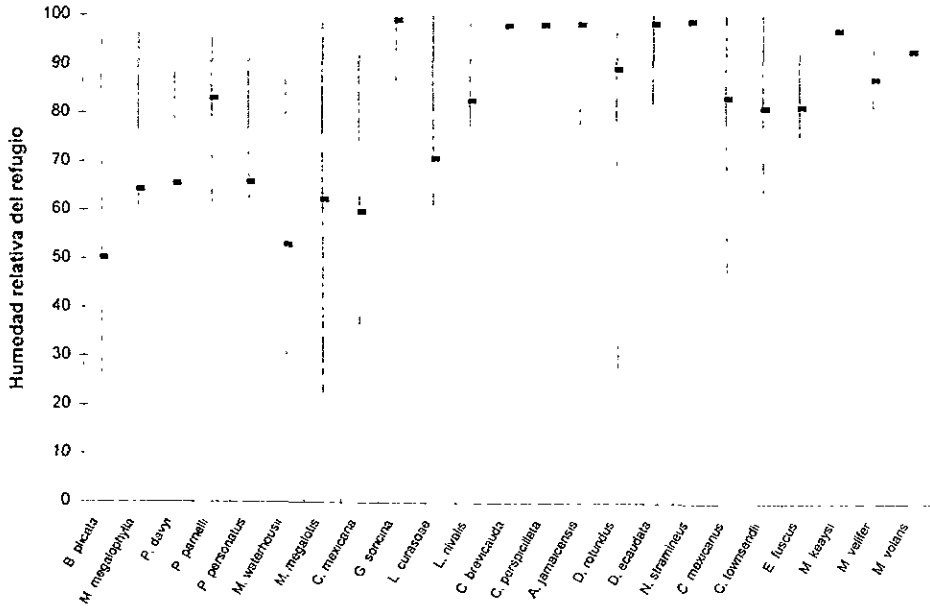
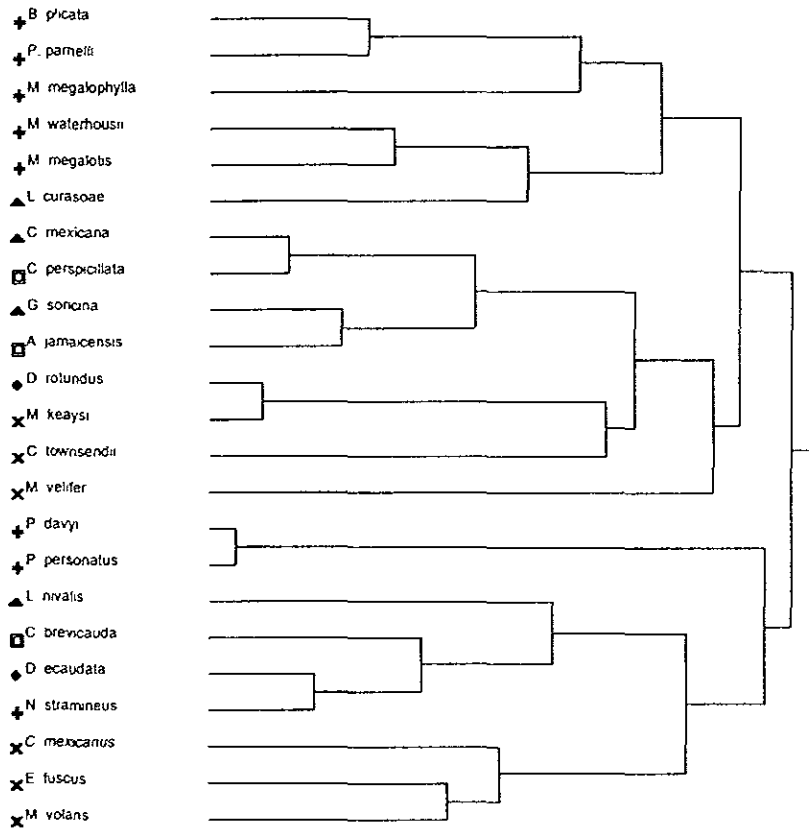


FIG. 3. Humedad relativa de los sitios utilizados como refugio por 23 especies de murciélagos cavernícolas del centro de México. Para 18 de estas especies los datos fueron obtenidos en un mínimo de dos cuevas. Las marcas que aparecen sobre las líneas representan el promedio de las mediciones realizadas.



+ Insectívoros Homeotermos x Insectívoros Heterotermos ◻ Frugívoros ▲ Nectarívoros-polinívoros ◆ Hematófagos

FIG. 4. Similitud en la temperatura de los refugios de 23 especies de murciélagos cavernícolas del Centro de México. Los parámetros que se comparan son el promedio y el rango de temperatura de los sitios de refugio de cada especie.

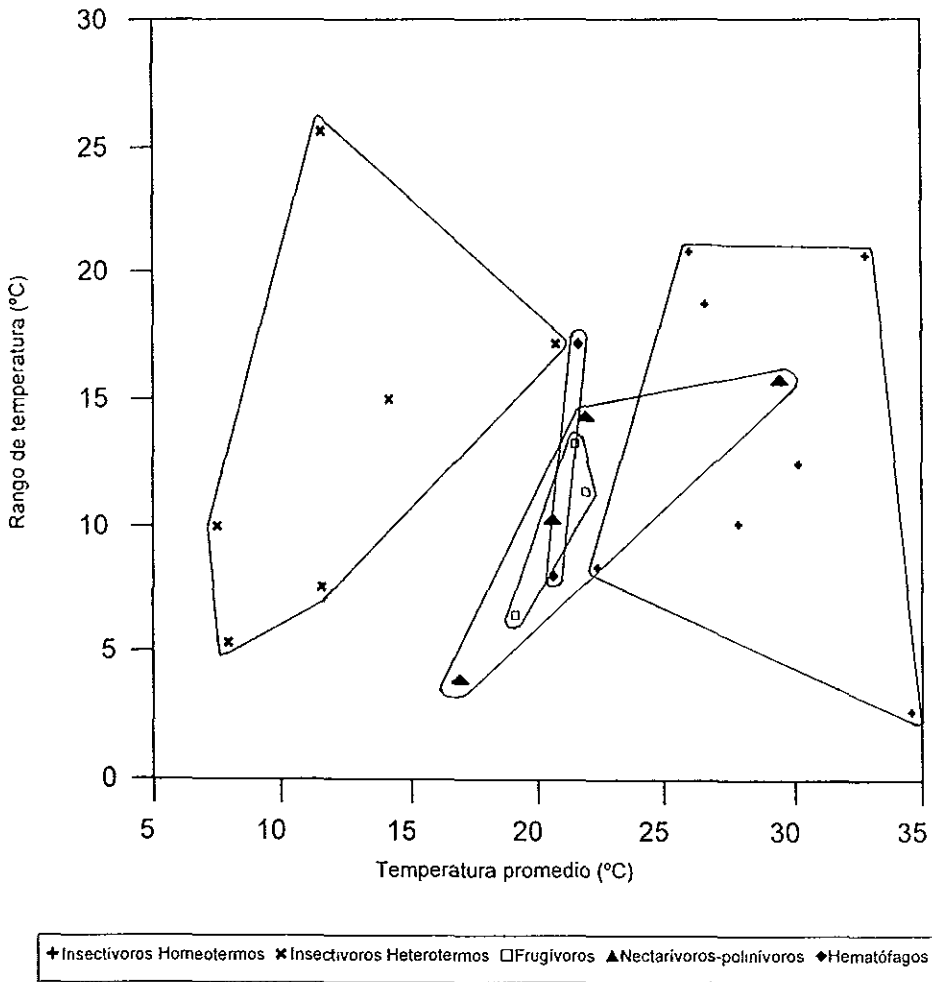


FIG. 5. Tendencias generales que presentan las especies en cuanto a las condiciones de temperatura de sus refugios, según su tipo de alimentación. Los parámetros que se comparan son el promedio y el rango de temperatura de los sitios de refugio de cada especie.

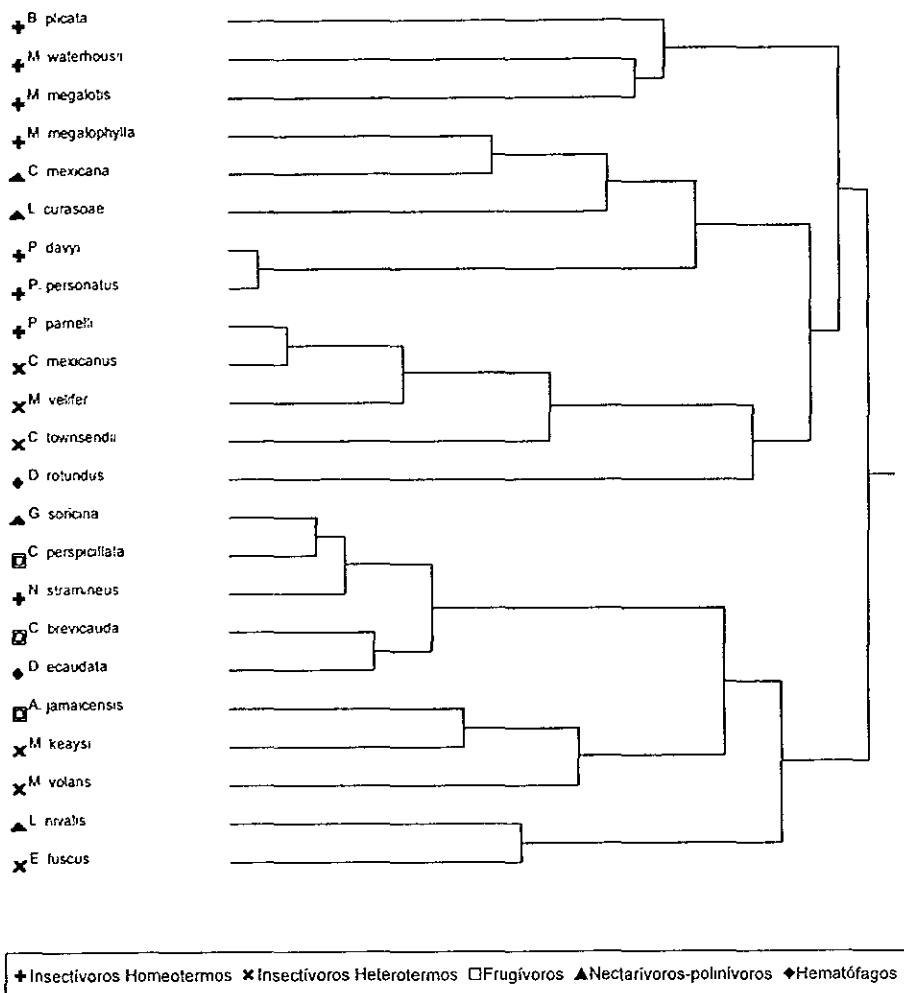


FIG. 6. Similitud en la humedad relativa de los refugios de 23 especies de murciélagos cavernícolas del Centro de México. Los parámetros que se comparan son el promedio y el rango de humedad de los sitios de refugio de cada especie.

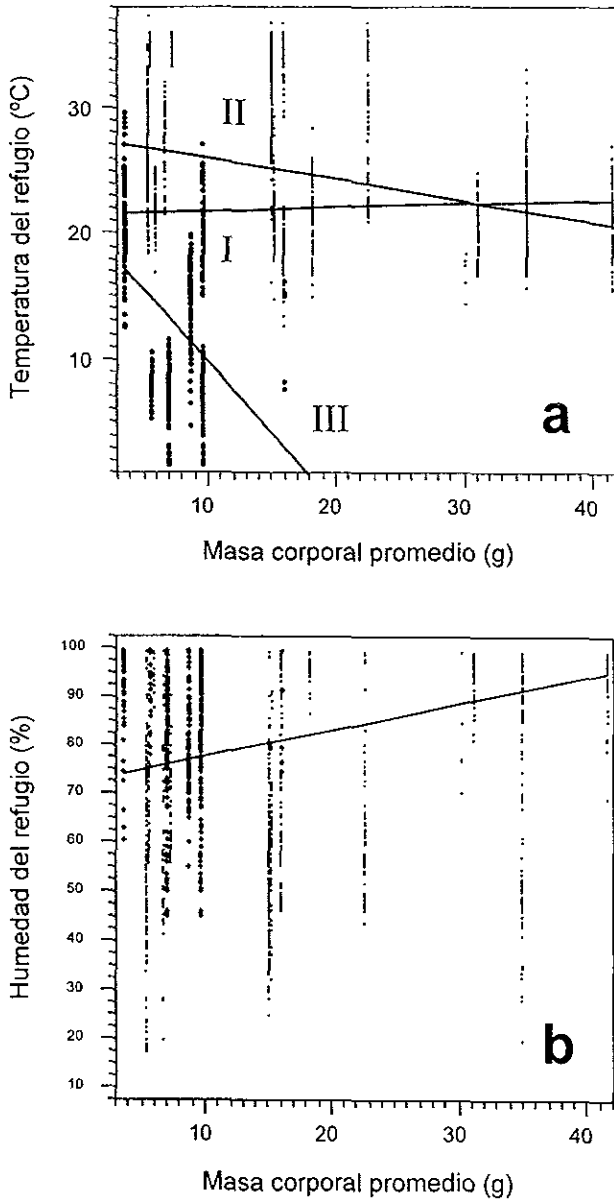


Fig. 7 Relación del tamaño corporal (promedio) de 23 especies de murciélagos con la temperatura (a) y humedad (b) de sus refugios. Para obtener las líneas de ajuste se consideraron todas las mediciones puntuales obtenidas a lo largo del año en los sitios donde fue observada alguna colonia. Para la temperatura del refugio se obtuvieron tres líneas de ajuste: una para las 23 especies (I), una para las especies homeotermas (II) y otra para las especies que pueden entrar en torpor o heterotermas (III). Símbolos (•) Heterotermos, (◐) Homeotermos

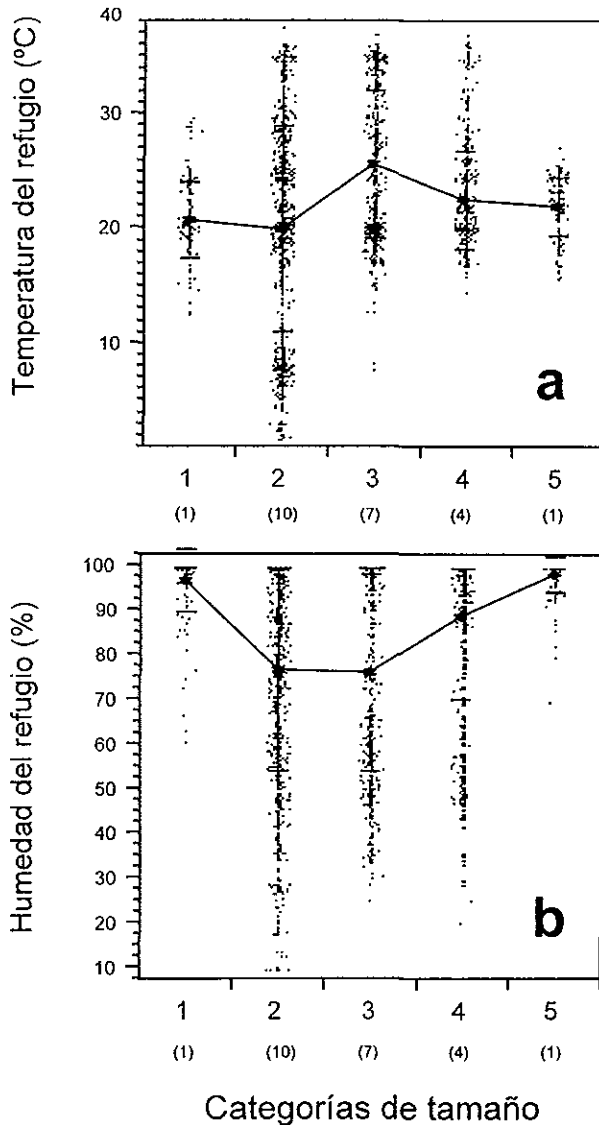


FIG. 8. Gráfica de puntos dispersos que muestra la temperatura (a) y la humedad relativa (b) de los refugios de 23 especies de murciélagos cavernícolas agrupadas por categorías de tamaño. Cada punto representa una medición particular (diurna o nocturna) cuando la colonia de alguna especie de esa categoría estuvo presente. Con el fin de hacer evidente su ubicación, la media de cada categoría está unida con las medias de los grupos adyacentes. Las pequeñas líneas horizontales dentro de cada grupo representan la desviación estándar. Debajo de la etiqueta de cada categoría (entre paréntesis) aparece el número de especies que ésta incluye 1, 0-4 9 g, 2, 5.0-9.9 g, 3, 10 0-19.9 g, 4, 20 0-39.9 g; 5, 40.0-79.9 g.

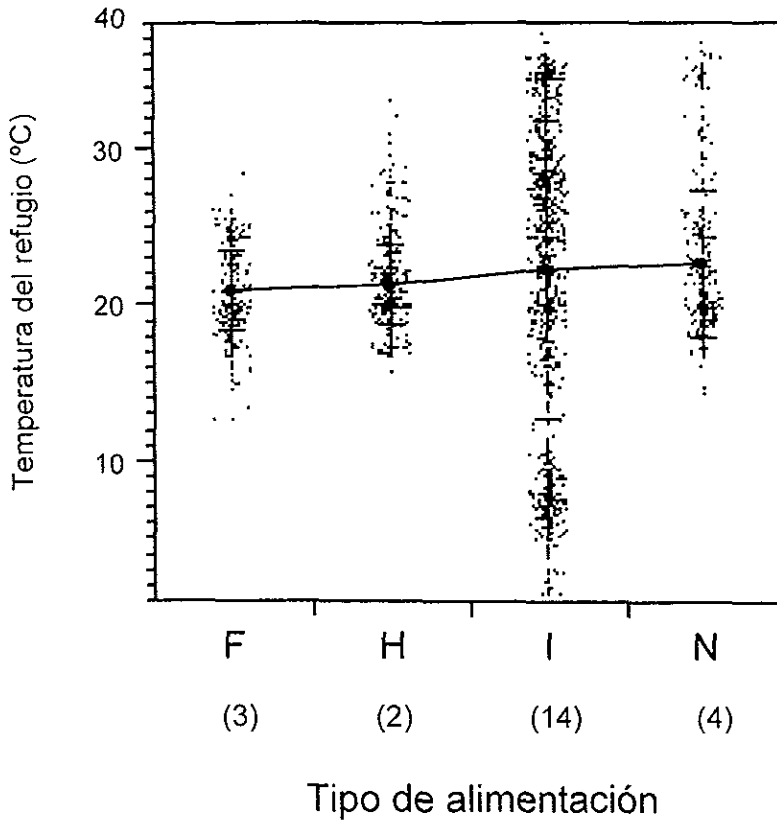


FIG. 9. Gráfica de puntos dispersos que muestra la temperatura de los refugios de 23 especies de murciélagos cavernícolas agrupadas según su tipo general de alimentación. Cada punto representa una medición particular (diurna o nocturna) cuando la colonia de alguna especie de esa categoría estuvo presente. Con el fin de hacer evidente su ubicación, la media de cada categoría está unida con las medias de los grupos adyacentes. Las pequeñas líneas horizontales dentro de cada grupo representan la desviación estándar. Debajo de la etiqueta de cada grupo (entre paréntesis) aparece el número de especies que éste incluye. F = frugívoros, H = hematófagos, I = insectívoros, N = nectarívoros.

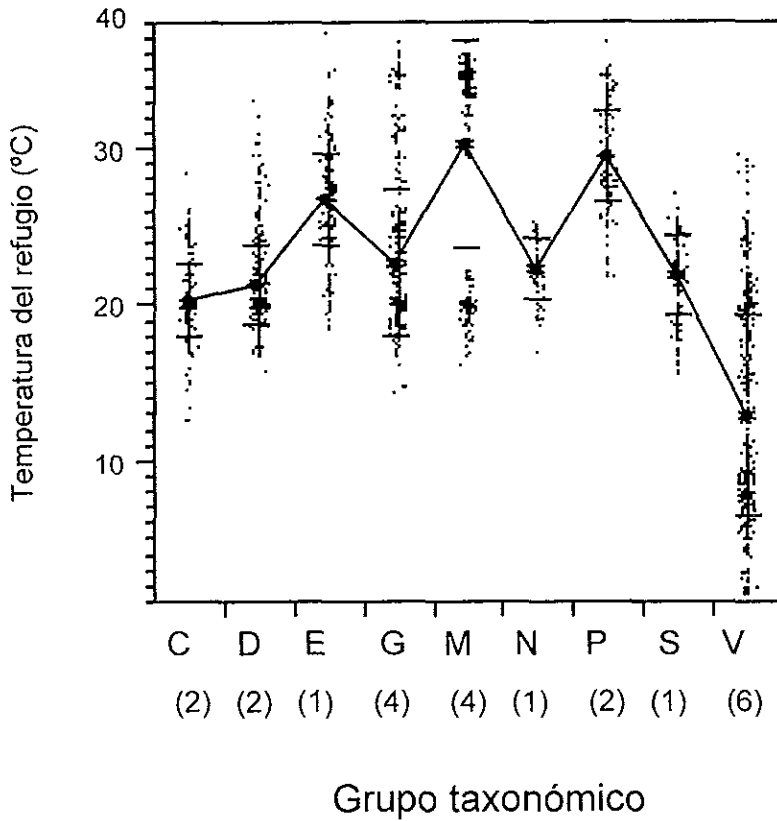


FIG. 10. Gráfica de puntos dispersos que muestra la temperatura de los refugios de 23 especies de murciélagos cavernícolas agrupadas según su afinidad taxonómica (familias o subfamilias). Cada punto representa una medición particular (diurna o nocturna) cuando la colonia de alguna especie de esa categoría estuvo presente. Con el fin de hacer evidente su ubicación, la media de cada categoría está unida con las medias de los grupos adyacentes. Las pequeñas líneas horizontales dentro de cada grupo representan la desviación estándar. Debajo de cada categoría (entre paréntesis) aparece el número de especies que ésta incluye. E = Emballonuridae, M = Mormoopidae, P = Phyllostominae, G = Glossophaginae, C = Carolininae, S = Stenodermatinae, D = Desmodontinae, N = Natalidae, V = Vespertilionidae.

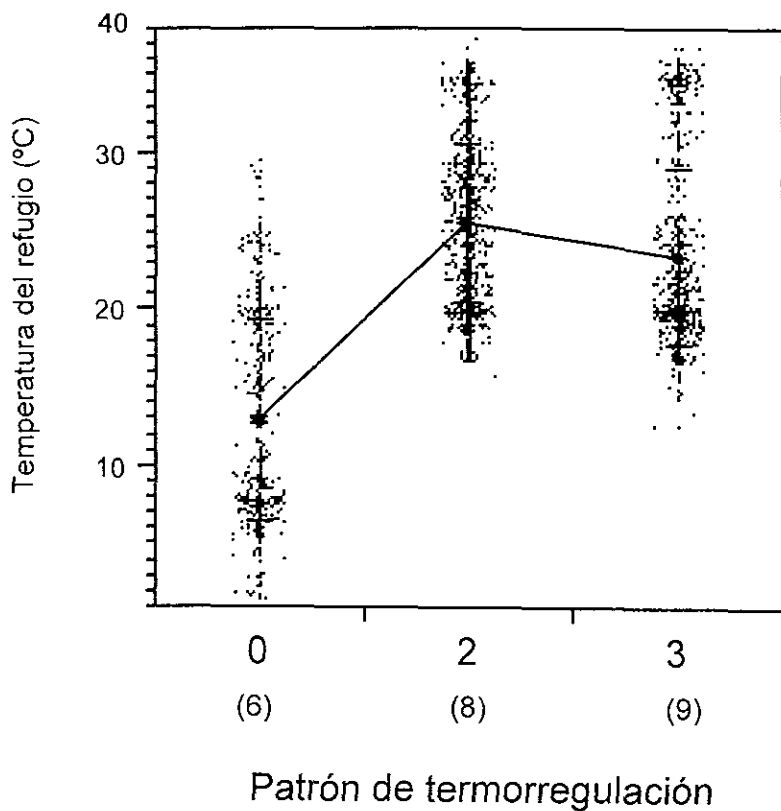
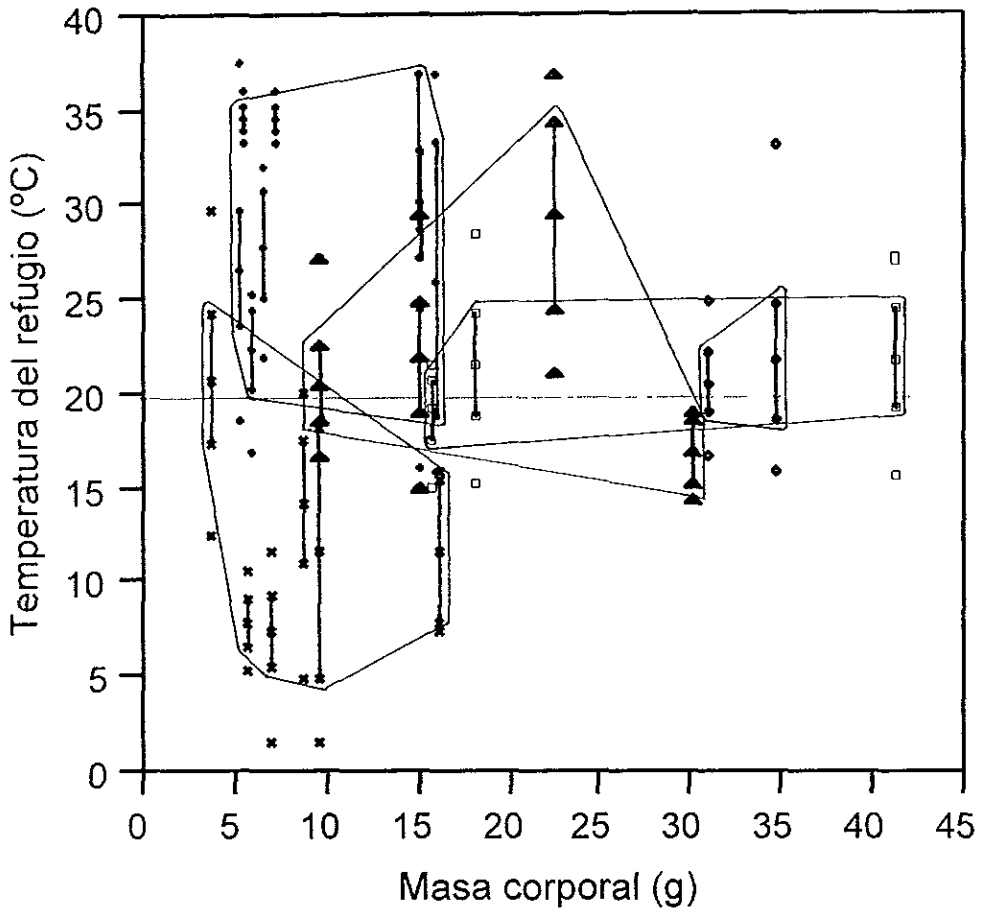


FIG. 11. Gráfica de puntos dispersos que muestra la temperatura de los refugios de 23 especies de murciélagos cavernícolas agrupadas según su patrón de termorregulación. Cada punto representa una medición particular (diurna o nocturna) cuando la colonia de alguna especie de esa categoría estuvo presente. Con el fin de hacer evidente su ubicación, la media de cada categoría está unida con las medias de los grupos adyacentes. Las pequeñas líneas horizontales dentro de cada grupo representan la desviación estándar. Debajo de cada categoría (entre paréntesis) aparece el número de especies que ésta incluye. 0 = heterotermos con capacidad de entrar en torpor, 2 = homeotermos de capacidad limitada, 3 = homeotermos precisos.



▲ Insectívoros Homeotermos ✖ Insectívoros Heterotermos □ Frugívoros ▲ Neclarívoros-polinívoros ◆ Hematófagos

FIG. 12 Esquema que sintetiza la manera en la que el tamaño corporal, el tipo de alimentación y la capacidad de entrar en torpor de 23 especies de murciélagos se relaciona con la temperatura de sus refugios. Los promedios de temperatura \pm 1 desviación estándar de las especies del mismo grupo trófico-fisiológico están encerrados en polígonos irregulares. Los puntos aislados representan las temperaturas máximas y mínimas registradas para cada especie

7. DISCUSIÓN

7.1. Especificidad en los requerimientos de refugio de las especies. Los primeros estudios realizados acerca de los hábitos de refugio de los quirópteros fueron dirigidos principalmente hacia la identificación de las condiciones de temperatura preferidas por algunas especies holárticas (Daan y Wichers 1968, Gaisler 1970, Harmata 1969, 1973, Herreid 1967, McNab 1974, Twente 1955). Algunos estudios posteriores describieron requerimientos de refugio (no sólo microclimáticos) muy particulares para otras especies, tales como *Thyroptera tricolor* (Findley y Wilson 1974), *Ectophylla alba* (Timm y Mortimer 1976) y *Phyllonycteris poeyi* (Silva 1977), entre otras. Tomando en cuenta estas observaciones, algunos autores han considerado a los murciélagos como organismos con requerimientos de refugio muy específicos (Humphrey 1975, McCracken 1989), y aunque esto puede resultar cierto para algunas especies, la información actualmente disponible sugiere que la alta especificidad en los requerimientos de refugio es más bien un atributo raro entre los murciélagos. El hecho de que muchas especies utilicen más de un tipo de refugio, incluyendo una gran variedad de construcciones humanas, sugiere que la mayor parte de los murciélagos son muy adaptables y oportunistas en la selección de sus refugios (Kunz 1982, Fenton 1992).

La información obtenida en este trabajo apoya la idea de que la mayor parte de las especies presentan poca especificidad en sus requerimientos de refugio. De las 23 especies estudiadas, sólo ocho ocuparon refugios que presentaron variaciones de temperatura menores a los 10°C y sólo cinco fueron observadas en intervalos de humedad relativa menores a 20%. Los estrechos intervalos de temperatura y humedad

referidos corresponden a especies observadas sólo en una o dos cuevas (con excepción de *Diphylla ecaudata*). Dos de estas especies, *Leptonycteris nivalis* y *Eptesicus fuscus*, fueron observadas sólo en dos y tres ocasiones, respectivamente, y en el caso de la segunda sólo durante muestreos nocturnos. De esta manera, los estrechos intervalos de microclima que se registraron para algunas especies son más el reflejo de la cantidad de datos obtenidos que el producto de una verdadera especificidad.

Sólo los casos de *Pteronotus davayi*, *P. personatus* y *D. ecaudata* podrían sugerir algún grado de especificidad si se comparan con otros trabajos y con observaciones no publicadas realizadas en otras cuevas de México. Para las primeras dos especies, el intervalo de temperatura registrado a lo largo de las cuatro temporadas de muestreo osciló entre 33.4 y 36.1°C. Esto concuerda con los datos obtenidos para las mismas especies por Bonaccorso *et al.* (1992) en una cueva de Venezuela, donde registraron temperaturas de entre 33.0 y 36.0°C, y de manera aproximada con los datos de Aguilar y Ruiz (1995), que reportan en una cueva de Veracruz temperaturas de entre 31.0 y 33.5°C. Para una especie emparentada y de tamaño similar, *P. quadridens*, Rodríguez-Durán (1995) reporta como típica una temperatura del refugio de 34.0°C. McNab (1969) proporciona para *P. personatus* temperaturas del refugio un poco más bajas (27.0-28.0°C) para una cueva de Tequesquitengo, en Morelos, mientras que Arita y Vargas (1995) reportan para refugios de *P. davayi* en Yucatán temperaturas de entre 27.0 y 30.0°C. Para *D. ecaudata*, McNab (1969) reporta temperaturas del refugio (en Brasil) de 19.0 a 25.0°C y humedades relativas de entre 80 y 98%, mientras que en el presente trabajo (en cuatro diferentes cuevas) se registraron temperaturas de entre 16.8 y 25.0°C, y humedades de entre 81.8 y 100%. En concordancia con estas observaciones, Hoyt y Altenbach (1981) tuvieron éxito al mantener en cautiverio a individuos de esta especie en temperaturas de 23.0 a 24.0°C.

Existe un tipo de especificidad microclimática que se presenta en algunas especies sólo durante ciertas épocas del año y en respuesta a condiciones fisiológicas

particulares. Por ejemplo, es bien conocido que algunas especies utilizan como sitios de crianza refugios con condiciones microclimáticas particulares (Kunz 1982). En este trabajo, algunas colonias de maternidad fueron observadas en microclimas que coinciden con los descritos para otras colonias de la misma especie en circunstancias similares. *Pteronotus parnelli*, *Mormoops megalophylla* y *Leptonycteris curasoae*, que fueron observadas en cuatro o cinco cuevas cada una y ocupando amplios intervalos de temperatura (rangos > 15°C) y de humedad (rangos > 50%), sólo utilizaron la cueva más caliente (Tzinacanostoc) como refugio de maternidad. En los tres casos, la temperatura de los sitios de crianza quedó comprendida en el intervalo de los 33.5 a los 37.0°C, y la humedad osciló entre 45 y 90%. Las dos primeras especies fueron observadas en una situación similar por Bonaccorso *et al.* (1992) en Venezuela: las colonias de machos ocuparon los refugios menos calientes (26.0-32.1°C), mientras que las colonias de maternidad (en el caso de *M. megalophylla*) ocuparon refugios con las temperaturas más elevadas (33.0-36.0°C). Aguilar y Ruiz (1995) encontraron grupos de maternidad de ambas especies en una cueva de Veracruz con temperaturas de 31.0 a 33.5°C. *L. curasoae*, por otro lado, selecciona de manera consistente refugios de maternidad que facilitan el entrapamiento del calor metabólico, de manera que la temperatura de estos sitios se mantiene dentro de la zona termoneutral de la especie (Fleming *et al.* 1998). Para colonias de maternidad de *L. curasoae* se han reportado temperaturas de 32.5 a 34.5°C en Chiapas (Riechers *et al.* 1998), de 32.0 a 35.0°C en Arizona (Fleming *et al.* 1998) y de 33.0 a 34.2°C en Venezuela (Arends *et al.* 1995); dentro de estos intervalos se han observado varias colonias más en Jalisco (C. Chávez y G. Ceballos com. pers), Guerrero, Morelos y Sinaloa (datos no publicados del Programa para la Conservación de los Murciélagos Migratorios de México y E.U.). Durante el período de gestación de *L. curasoae*, sin embargo, la temperatura del refugio parece no ser un rasgo tan importante, pues en una cueva mucho menos caliente (Las Vegas, 22.3-23.6°C) fueron capturadas varias hembras preñadas durante el otoño; los datos de Medellín y López-Forment (1985) confirman estas observaciones.

La forma mejor conocida y más estudiada de especificidad temporal en el uso de

refugios se ha reportado para muchas especies de distribución holártica, principalmente vespertilionidos. Estas especies presentan un comportamiento típico con dos fases muy bien definidas: 1) la fase invernal, en la cual machos y hembras se refugian en sitios fríos para hibernar, y 2) la fase de verano o reproductiva, en la cual las hembras se agrupan en refugios cálidos en los que la gestación, el parto, la lactancia y el desarrollo de las crías tienen lugar; durante esta fase la mayor parte de los machos se refugia en sitios preferentemente fríos (Bradbury 1977, Kunz 1982). En este trabajo sólo *Myotis velifer* pudo ser observada utilizando de manera diferencial ambos tipos de refugio. En invierno fueron observados alrededor de 200 individuos (machos y hembras) hibernando en cuatro cuevas cuya temperatura osciló entre 1.6 y 10.6°C (H. R. 51.0-100%), todas ubicadas en bosques de coníferas y en altitudes superiores a los 3,000 m. En primavera, verano y otoño, cuando la temperatura osciló entre 4.6 y 17.4°C en estas cuevas, fueron observados en torpor diario sólo de 2 a 15 individuos, casi todos machos. Durante la primavera, en una cueva más caliente que las anteriores situada en un bosque mesófilo (Cueva del Charro), fue detectada una colonia de maternidad de unos 8,000 individuos ocupando una pequeña cámara cuya temperatura osciló entre los 19.0 y los 25.7°C. Esta especie ha sido observada en condiciones de refugio similares en otras regiones: en sitios de hibernación fríos (~1.5-10.0°C) y relativamente húmedos (~50-100%) (Twente 1955, Fitch *et al.* 1981), así como en refugios de maternidad moderadamente cálidos a muy cálidos (~20-35°C; Kunz 1973). De cualquier manera, esta tendencia a utilizar refugios distintos en cada temporada del año no constituye una regla en esta especie, pues algunas poblaciones pueden utilizar las mismas cuevas de hibernación como refugios de maternidad (Fitch *et al.* 1981). En este trabajo, incluso, fue observada una colonia no hibernante, probablemente residente (no fue observada en otoño), en una cueva de temperatura moderada situada en un bosque tropical perennifolio (Cueva de Las Vegas) que en primavera fue utilizada también como refugio de maternidad.

Aunque no fueron evaluados de manera profunda otros parámetros que pudieran afectar la selección de refugios, la limitada información que se obtuvo al respecto

sugiere que factores tales como el tipo de roca, la morfología de las superficies de percha, el tamaño de la cueva y el grado de iluminación tienen un efecto mínimo en esta selección. Entre las 18 especies que fueron observadas en al menos dos cuevas, diez fueron encontradas tanto en cuevas de roca caliza como en cuevas formadas por sedimentos clásticos, mientras que nueve fueron vistas perchando tanto en superficies lisas como dentro de huecos o grietas (es probable que este número sea mayor, ya que para algunas especies fue imposible describir la morfología de las superficies de percha debido a la altura de estos sitios). Excepto *Balantiopteryx plicata* y *E. fuscus* (esta última observada sólo durante la noche), todas las especies ocuparon cuando menos un sitio localizado en zonas de obscuridad total, mientras que al menos 11 toleraron algún grado de iluminación. El tamaño de las cuevas ocupadas también es muy variable para cada especie (Tabla 2).

Esta falta de especificidad en cuanto a la forma, tamaño y tipo de material de los refugios se confirma con la información obtenida de la literatura para las especies que se refugian en las cuevas estudiadas. Las 27 especies han sido observadas utilizando cuevas naturales como sitios de refugio; de ellas, 23 se han detectado además en minas, 22 en construcciones humanas diversas, y 16 han sido encontradas refugiándose también en árboles, ya sea entre el follaje, debajo de la corteza o en huecos (Tabla 4).

Sólo algunas colonias fueron encontradas en condiciones de refugio similares a las reportadas como típicas para la especie, lo que a primera vista podría sugerir algún grado de especificidad. Por ejemplo, cuando *B. plicata* se refugia en cuevas prefiere perchar en sitios bien iluminados muy cerca de las entradas (Arroyo-Cabrales y Jones 1988), mientras que *Choeronycteris mexicana* y *Macrotus waterhousii* suelen ocupar sitios poco profundos de cuevas y minas pequeñas que no requieren de una obscuridad total (Anderson 1969, Arroyo-Cabrales *et al.* 1987). No son claros los factores que determinan tales tendencias, pero el hecho de que estas especies alguna vez hayan sido observadas en otras condiciones de refugio (Tablas 2 y 4) deja en claro que tales

tendencias no constituyen un tipo de alta especificidad en los requerimientos de refugio.

Las observaciones discutidas arriba y la información existente en la literatura para otras especies hacen evidente que la mayor parte de los casos de especificidad en el uso de refugios se relaciona con la optimización de procesos fisiológicos y el ahorro de energía metabólica, para lo cual el microclima del refugio (particularmente la temperatura) juega un papel fundamental. Los dos periodos más críticos parecen ser las últimas fases del ciclo reproductivo y la hibernación. Esto resulta lógico si se considera que la gestación y la lactancia (sobre todo esta última) son procesos que demandan de la madre una inversión extra de energía que debe ser transferida a la cría (Gittleman 1988, Kurta *et al.* 1990, Speakman y Racey 1987, Studier *et al.* 1973). Además, se ha observado que las tasas de crecimiento y desarrollo pre y postnatal guardan una relación directa con la temperatura (Kunz 1973, Tuttle 1975). Tomando en cuenta ambos factores, la ocupación de refugios cálidos durante el periodo de reproducción favorece doblemente a las hembras: reduce los costos energéticos destinados a la termorregulación (energía que puede ser transferida directamente a la progenie) y acelera el desarrollo de las crías (Fleming *et al.* 1998, Speakman y Racey 1987). En los ambientes templados o fríos, por otro lado, el invierno constituye el periodo más crítico que enfrentan los animales endotermos, ya que en él se combinan los niveles de temperatura ambiental y disponibilidad de alimento más bajos de todo el año. Durante este difícil periodo de alta demanda y poca oferta de energía, los animales tienen pocas opciones para sobrevivir: o cambian a una fuente de alimento disponible y suficiente, o emigran a lugares más favorables, o disminuyen drásticamente sus demandas de energía entrando en un profundo torpor invernal; en el caso de los murciélagos, la última opción es la más utilizada (Dwyer 1971, McNab 1982). Así pues, resulta lógica la existencia de una mayor especificidad temporal (no necesariamente "alta especificidad") en las especies templadas durante los periodos más críticos del año. En este sentido, varios autores han considerado al microclima, y en especial a la temperatura, como el elemento del refugio más importante para muchas especies holárticas (e.g. Betts 1997, Burnett y August 1981, Callahan *et al.* 1997, Hamilton y Barclay 1994, Kalcounis y

Brigham 1998, Kunz 1973, McNab 1974, Ormsbee y McComb 1998, Rabe *et al.* 1998, Richter *et al.* 1993, Rydell 1990, Tuttle 1975, Twente 1955, Vaughan y O'Shea 1976, Vonhof y Barclay 1996), y en algunos casos para especies tropicales (Arita y Vargas 1995, Bonaccorso *et al.* 1992, Fleming *et al.* 1998, McCracken y Gustin 1991, Rodríguez-Durán 1995). Como se ha observado en algunas especies hibernantes, las corrientes de aire son un elemento adicional que puede afectar la ocupación refugios, ya que afectan el intercambio de calor por fenómenos de convección (McNab 1974, Twente 1955, Tuttle y Stevenson 1981). No resulta raro, por tanto, que en varios de estos trabajos la presencia de las especies haya estado asociada también a algunas características morfológicas y estructurales de los refugios que favorecen las temperaturas preferidas.

7.2. Restricciones en el uso de refugios: influencia del tamaño corporal, tipo de alimentación, afinidad taxonómica y patrón de termorregulación. Como se ha demostrado, la alta especificidad en el uso de refugios es algo bastante raro entre los murciélagos. Cuando mucho, algunas especies presentan cierta especificidad temporal, sobre todo en relación con la temperatura. Sin tomar en cuenta la época del año ni el tipo de uso, los intervalos de temperatura y humedad que las especies ocupan y toleran en sus refugios son generalmente amplios. Sin embargo, así como existen ciertas condiciones preferidas por los murciélagos (las condiciones "óptimas"), también debe existir algún límite en las condiciones microclimáticas que una especie puede ocupar. Pero, ¿qué factores determinan los límites de temperatura y humedad que una especie puede tolerar en sus refugios naturales? El objetivo principal de este trabajo fue *precisamente explorar estos límites y la manera en que son determinados por los propios caracteres de las especies*. Se encontró que el tamaño corporal, el tipo de alimento y la afinidad taxonómica, todas ellas características que determinan la capacidad de regulación de temperatura en los murciélagos, así como el propio patrón de termorregulación desplegado por cada especie, presentaron alguna relación con la temperatura de los refugios utilizados. Con algunas excepciones que más abajo se

discuten, las relaciones observadas apoyaron las predicciones establecidas al inicio de este trabajo.

La relación de la temperatura del refugio con las cuatro características específicas evaluadas resultó ser bastante compleja. Aunque en todos los casos hubo significancia estadística, ninguna de estas características determinó por sí sola y de manera contundente el intervalo de temperatura que una especie puede ocupar en el refugio. para explicar los patrones observados es necesario recurrir a la combinación de características de cada especie. Probablemente esto es un reflejo del hecho de que estas características no son totalmente independientes entre sí, ni teórica ni estadísticamente (McNab 1992) pues, como ya se ha mencionado, tres de ellas (tamaño, tipo de alimentación y grupo taxonómico) interactúan para determinar la capacidad de termorregulación de las especies (Elgar y Harvey 1987, Hayssen y Lacy 1985, McNab 1969, 1982, 1992, 1997), mientras que la otra (tipo de termorregulación) es sólo una manera de clasificar esta capacidad.

La diferencia en la temperatura de los refugios utilizados fue estadísticamente más grande cuando las especies fueron agrupadas por grupos taxonómicos y por tipos de termorregulación. A pesar de que la primera característica produce el valor estadístico más alto, la segunda parece ser la que produce los patrones más claros y la que requiere explicaciones más sencillas. *Esto resulta lógico si se considera que ésta es la característica más inclusiva, ya que es el producto de la interacción de tamaño, tipo de alimentación y afinidad taxonómica de las especies.*

Como era de esperarse, las especies que tienen la capacidad de entrar en torpor (patrón de termorregulación tipo 0) ocuparon en su conjunto el intervalo de temperaturas más amplio y las temperaturas más bajas, desde cerca de los cero hasta casi 30°C. Si se añadieran los datos de otros trabajos referentes a especies de esta categoría (e.g. para temperaturas extremas: Gaisler 1970, Harmata 1973, Henshaw y Folk 1966, Licht y Leitner 1967, Vaughan y O'Shea 1976), el intervalo referido se incrementaría unos 20°C

(más de 5°C hacia abajo y al menos 15°C hacia arriba), abarcando prácticamente todas las temperaturas de refugio observadas para los quirópteros en su conjunto: desde casi cinco grados bajo cero hasta más de 45°C.

Entre las especies homeotermas, y en concordancia con las predicciones iniciales, las especies de mayor capacidad termorregulatoria (patrón de termorregulación tipo 3) fueron observadas en las temperaturas más bajas y en los intervalos más amplios, desde 14.5 hasta 37°C. El grupo de especies homeotermas de capacidad termorregulatoria más limitada (patrón tipo 2) ocupó un intervalo muy parecido, aunque un poco más estrecho (15.9-37.5°C). La diferencia entre ambos grupos fue estadísticamente significativa debido a que las especies de la categoría 3 fueron observadas más frecuentemente en temperaturas por debajo de los 20°C, mientras que aquellas de la categoría 2 ocuparon más o menos de manera homogénea todo el intervalo. Si los desmodontinos fueran excluidos del grupo 2, la diferencia entre éste y el grupo 3 sería mucho más marcada, como puede observarse si se comparan las figuras 10 y 11. Como resultado, el valor de H se incrementaría de 1037.6 a 1397.5 ($P < 0.001$). Sin embargo, por las razones que enseguida se exponen, los desmodontinos fueron retenidos dentro del grupo 2.

La capacidad de *Desmodus rotundus* (al parecer el más eficiente termorregulador entre los tres desmodontinos; Hill y Smith 1981, McNab 1969) para ocupar refugios con temperaturas de hasta 13°C ya había sido reportada por McNab (1969) y Villa (1966), e incluso se han observado colonias de esta especie en una cueva que alcanza temperaturas invernales de hasta 12°C (Cueva del Diablo, Tepoztlán, Morelos; obs pers.). McNab (1969) realiza una serie de experimentos en cautiverio con *D. rotundus* y *D. ecaudata* en los que observa que la mayor parte de los individuos son capaces de mantenerse en homeotermia cuando son sometidos durante dos horas a temperaturas de 10°C o menos, reconociendo que los murciélagos vampiros no son termorreguladores "pobres" como originalmente se pensaba (McNab 1969, 1973). A pesar de estas observaciones, el mismo autor coloca a este grupo en la categoría de

termorregulación 2 (McNab 1982), sobre todo considerando que sus miembros presentan tasas metabólicas más bajas que las esperadas por su tamaño corporal según la función de Kleiber (McNab 1969). En un trabajo posterior, McNab (1989) corrige datos publicados que él mismo había obtenido y reporta para los desmodontinos tasas metabólicas aún más bajas (82% del valor predicho por su tamaño para *D. ecaudata*, 62% para *D. rotundus* y 67% para *Diaemus youngi*). El comportamiento de ambas especies observado en el presente trabajo y algunos datos de McNab (1969, 1973) confirman que esta especie puede mantener grandes diferenciales de temperatura en T_a 's relativamente bajas, lo cual dificulta la asignación de esta especie a alguna de las dos categorías (2 o 3). Sin embargo, tomando en cuenta las bajísimas tasas metabólicas que presentan estas especies, y considerando que a T_a de 10°C algunos individuos mantienen una T_c menor a 33°C, se prefirió retener a *D. rotundus* y a *D. ecaudata* en la categoría 2.

Si los casos de *D. rotundus* y *D. ecaudata* fueran reconsiderados, el patrón desplegado por cada grupo de especies en función de su tipo de termorregulación sería mucho más claro. En términos gruesos, los miembros del grupo 0 ocuparían los refugios más diversos, desde temperaturas extremas cercanas a cero hasta alrededor de 40°C; los del grupo 1 (para los cuales no se obtuvieron datos) únicamente sitios cálidos (tal vez entre los 30 y los 40 °C, debido a que dentro de este intervalo se ubican las zonas termoneutrales de muchas especies); los del grupo 2 sitios entre 20 y 40°C; y los del grupo 3 refugios con temperaturas extremas entre 10 y 40°C. El valor de 10°C como límite inferior de tolerancia para especies homeotermas es sugerido por los múltiples estudios en cautiverio y por los escasos datos de organismos en vida libre. A pesar de que el tipo de termorregulación así caracterizado refleja muy bien algunos patrones de uso de refugios, su utilización como rasgo predictivo resulta impráctica debido a que para colocar a cada especie en una categoría determinada sería necesario contar de antemano con información referente a su capacidad de termorregulación. Esta información es escasa para muchas especies (sobre todo para las poco abundantes) y confusa e inconsistente para otras (e.g. *Artibeus jamaicensis* en McNab 1969 y en

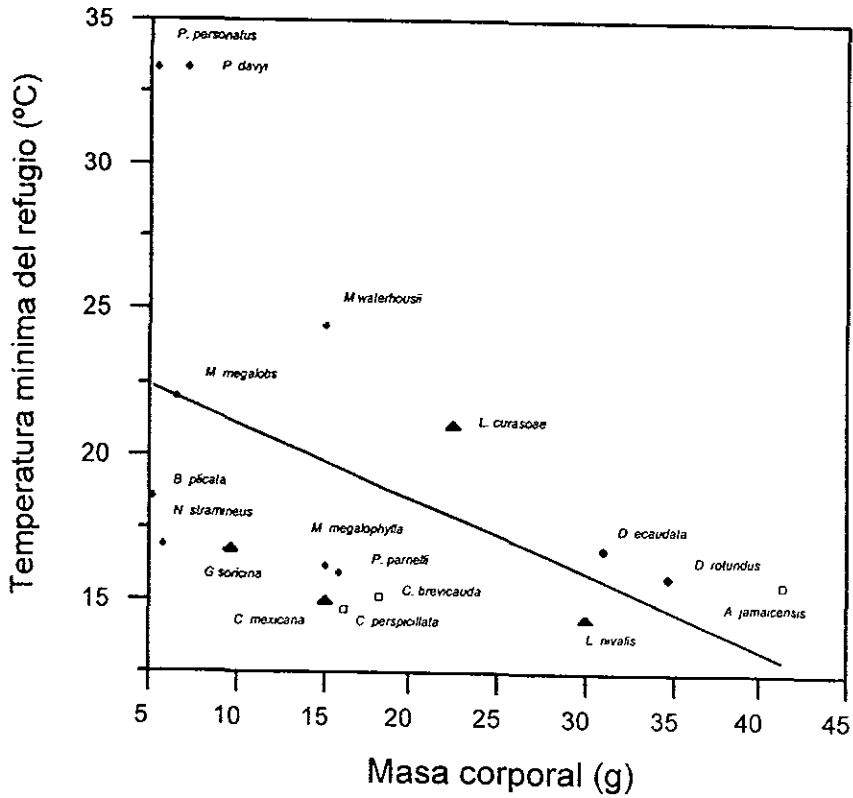
Studier y Wilson 1978). Además, como lo ejemplifica el caso de los desmodontinos, la asignación de algunas especies a una u otra categoría resulta en ocasiones muy difícil.

Existe una cuestión fundamental que dificulta la utilización de los patrones de *termorregulación para caracterizar a las especies*: el establecimiento y definición de los mismos. Esta tarea resulta sumamente difícil debido a que los murciélagos presentan toda una gama de respuestas termorregulatorias (Dwyer 1971), siendo quizás el grupo de mamíferos que presenta las variaciones más grandes en cuanto al control de su temperatura corporal (Lyman 1970). *Este problema puede ser ejemplificado por las diferentes clasificaciones que se han propuesto para definir los patrones de termorregulación, entre las cuales se incluyen las de Henshaw (1970; tres categorías principales: homeotermia de rango estrecho, homeotermia de rango amplio y heterotermia), Dwyer (1971; tres categorías: torpor profundo obligatorio, torpor facultativo y homeotermia), Silva (1979; tres categorías: capacidad de homeotermia constante, capacidad de entrar en letargia profunda y capacidad de letargia somera) y McNab (1982; categorías manejadas en el presente trabajo, con ligeras diferencias). Considerando que el tipo de termorregulación es el producto de la interrelación de características tales como el tamaño, el tipo de alimentación y la afinidad taxonómica (las cuales son conocidas o pueden ser inferidas para casi todas las especies), en la práctica la combinación de ellas podría tener un valor más predictivo.*

El tamaño corporal, el tipo de alimento y el grupo taxonómico produjeron patrones de uso de cuevas más difusos y complicados cuando son tratados por separado. Debido a la compleja relación existente entre los tres caracteres, éstos se irán discutiendo conjuntamente. El tamaño corporal, que es el factor primario que determina la tasa metabólica y la capacidad de termorregulación de las especies, pierde sentido al relacionarlo con la temperatura de los refugios si no se toman en cuenta el tipo de alimentación y la afinidad taxonómica. La línea de ajuste que describe la relación entre peso promedio y temperatura del refugio (Figura 7) prácticamente carece de significado, como lo denota el valor de la pendiente muy cercano a cero. Aún cuando fueron

tratados por separado homeotermos y heterotermos, los valores del coeficiente de correlación resultaron ser bastante bajos ($R = -0.351$ y $R = -0.420$, respectivamente). La poca relación del tamaño corporal con la temperatura del refugio se ve incrementada por la gran dispersión de los puntos producto de la amplia gama de condiciones en que fueron observadas las especies. Asumiendo que la temperatura máxima promedio que una especie puede ocupar es similar para todas las especies (un poco arriba de la zona termoneutral, generalmente alrededor de los 40°C), tendría mucho más sentido trazar una línea de ajuste utilizando sólo las temperaturas mínimas en que fueron observadas las especies. Evidentemente esto sería de utilidad sólo para las especies homeotermas, ya que las heterotermas en teoría pueden ocupar temperaturas inferiores muy similares independientemente de su tamaño (McNab [1974] hace un análisis preliminar de la relación entre el tamaño y la temperatura del refugio para especies en hibernación). La pendiente de esta línea se podría aproximar a aquella que marca el límite inferior de temperatura que los murciélagos homeotermos pueden ocupar en función de su tamaño, y como ocurre con la tasa metabólica (McNab 1969, 1982), la variación residual podría ser explicada principalmente por el tipo de alimentación y el grupo taxonómico. En la Figura 13 puede observarse que las especies que se encuentran por debajo de esta línea de ajuste son dos de los insectívoros más grandes, tres nectarívoros y dos frugívoros. Los casos que llaman más la atención son los de los pequeños insectívoros *N. stramineus* y *B. plicata* que llegaron a ser observados en temperaturas moderadamente bajas (17.0 y 18.6°C , respectivamente). Estos casos, si bien fueron registrados en muy pocas ocasiones (sobre todo durante las mediciones nocturnas), debilitan en alguna medida las predicciones establecidas en este trabajo. Sin duda, la incorporación futura de los datos de otras especies a este análisis producirá una recta mucho más predictiva y cercana a la realidad.

La relación del tipo de alimento *per se* con la temperatura de los refugios deja en claro que tanto frugívoros como nectarívoros y hematófagos pueden ocupar con cierta frecuencia temperaturas mínimas cercanas a los 15°C . En este trabajo, la temperatura más baja registrada para el refugio de algún frugívoro fue de 15.0°C (*C. brevicauda*, el



◆ Insectívoros Homeotermos ✱ Insectívoros Heterotermos □ Frugívoros ▲ Nectarívoros-polinívoros ◆ Hematófagos

Fig. 13. Relación del tamaño corporal de las especies con la temperatura mínima en que fueron observadas dentro de sus refugios. Sólo se incluyen los datos de las especies homeotermas.

más pequeño entre los tres estudiados), para los nectarívoros de 14.5°C (*L. nivalis*, el más grande de los cuatro estudiados) y para los hematófagos de 15.9°C (*D. rotundus*, un poco más grande que *D. ecaudata*). Llama la atención los registros de los insectívoros de talla mediana *P. pamelli* y *M. megalophylla*, los cuales fueron observados en varias ocasiones en temperaturas menores a los 20°C (mínimas de 16.0 y 16.2°C, respectivamente); en la literatura consultada se reportan temperaturas del refugio generalmente arriba de los 25°C para estos y otros mormópidos (Arita y Vargas 1995, Bonaccorso *et al.* 1992, Rodríguez-Durán 1995), aunque Vargas (1998) reporta una mínima de aproximadamente 22°C para *P. pamelli* en Tamaulipas. Bonaccorso *et al.* (1992) realizan experimentos en cautiverio con cuatro mormópidos, incluyendo *P. pamelli* y *M. megalophylla*, y encuentran que estas especies son capaces de mantenerse en homeotermia hasta por 3 hrs. a 15°C. Es importante mencionar que ambas especies son, junto con *M. waterhousii*, los insectívoros homeotermos más grandes que fueron observados en este trabajo.

Los datos provenientes de otras fuentes para especies neotropicales homeotermas acentúan estos patrones. McNab (1969) reporta temperaturas de refugios naturales > 27°C para los insectívoros que estudió (5 especies), > 19°C para los frugívoros (2), > 19°C para los nectarívoros (2) y > 13°C para los hematófagos (3). Es interesante su reporte de una temperatura mínima de 14°C para un refugio del gran carnívoro *Chrotopterus auritus*, lo cual colocaría a los miembros de este gremio trófico en el grupo de especies homeotermas que pueden ocupar los sitios más fríos, en completa concordancia con las predicciones de este trabajo; asimismo reporta mínimas de 20°C para refugios de otros tres carnívoros. Arita y Vargas (1995) reportan temperaturas mínimas de 24°C para los insectívoros que encontraron en varias cuevas de Yucatán (5 especies). Vargas (1998) reporta mínimas de 18.5°C en los refugios de insectívoros (3 especies) en Tamaulipas, de 11.5°C entre los frugívoros (4 especies, siendo el valor más bajo para la especie más pequeña, *Dermanura azteca*), de 15°C entre los nectarívoros (2) y de 16.5°C entre los hematófagos (2). Finalmente, López-Wilchis (1999) reporta una temperatura mínima de 11.6°C (temperatura del sustrato)

para una colonia de *D. azteca* en estado letárgico, la cual ocupa una cueva en Tlaxcala que también es utilizada por *Corynorhinus mexicanus* como refugio de hibernación.

Varias observaciones personales y datos no publicados contribuyen a reafirmar estas tendencias. Por ejemplo, en algunas cuevas frías (lamentablemente no en todos los casos se proporciona la temperatura precisa) ubicadas en bosques de coníferas y otros ambientes templados se han observado colonias del nectarívoro de talla media *Anoura geoffroyi* en el Estado de México (Galindo-Galindo *et al.* 1996 y obs. pers.) y el Distrito Federal (O. Sánchez-H. com. pers.), así como a colonias del gran nectarívoro *L. nivalis* en los estados de México y Morelos (obs. pers.; en el último caso, observadas en sitios que presentan temperaturas de 12°C o menos durante el invierno). Así pues, fruta, néctar, vertebrados y (tal vez en menor medida) sangre permiten a sus consumidores ocupar refugios cuya temperatura puede descender al menos durante breves períodos del ciclo diario hasta cerca de los 10°C, y al parecer esta tendencia no en todos los casos se relaciona con los tamaños corporales más grandes.

Respecto a los insectívoros homeotermos, los datos de temperatura reportados en el presente trabajo para *B. plicata*, *M. megalophylla*, *P. pamelli* y *N. stramineus* son los más bajos en relación con la información disponible. En ambientes estables, una dieta basada en insectos probablemente permite sólo a las especies más grandes (como *M. megalophylla* y *P. pamelli*) explotar refugios cuya temperatura desciende ocasionalmente hasta los 15.0°C. Para las especies más pequeñas (categoría 1, menores a 10 g), es probable que la insectivoría permita explotar refugios con temperaturas mínimas de alrededor de 20°C (en pocas ocasiones se registraron temperaturas menores a esta temperatura para *B. plicata* y *N. stramineus*), aunque la mayoría ocupa preferentemente temperaturas por encima de los 25°C (como ocurrió en este trabajo con *B. plicata*, *M. waterhousii*, *M. megalotis*, *P. personatus* y *P. davyi*). Los casos más extremos de esta tendencia son representados por los pequeños mormópidos *P. davyi* y *P. personatus*, que al parecer están restringidos a ocupar sólo refugios cálidos. Si las pequeñas especies insectívoras homeotermas son las más

deficientes termorreguladoras, se puede esperar que, como medida compensatoria, éstas especies seleccionen más activamente refugios que presenten (o faciliten) temperaturas situadas dentro de su zona termoneutral (~30-40°C). Así, es probable que los casos de mayor especialización microclimática que se pueden encontrar entre los murciélagos homeotermos (referidos en la sección anterior) correspondan precisamente a las especies insectívoras más pequeñas.

La relación observada entre el tipo de alimentación y la temperatura de los refugios puede ser explicada por las mismas causas que determinan la relación del tipo de alimento con la tasa basal de metabolismo y la capacidad de termorregulación de las especies (McManus 1977, McNab 1969, 1982, 1983, 1986). En términos generales, las especies que pueden adquirir cantidades abundantes de energía mediante la alimentación pueden emplear una buena parte de ésta para confrontar una gran variedad de ambientes, incluyendo aquellos cuya ocupación es energéticamente costosa (en este caso, refugios situados muy por debajo de su zona termoneutral). La utilización de frutos, flores (néctar-polen) y vertebrados, que son alimentos disponibles en cantidades suficientes a lo largo de todo el año en las regiones tropicales, permite a sus consumidores un suministro constante y abundante de energía (McManus 1977, McNab 1969). El alto valor calórico de los frutos (Dinerstein 1986) y el néctar (Howell 1974) puede facilitar la adquisición de un excedente de energía. En consecuencia, estas especies presentan altas tasas de producción de calor metabólico y pueden emplear una mayor cantidad de energía para ocupar los refugios menos favorables (por ejemplo, se estima que *A. jamaicensis* adquiere de sus frutos 40% más de la energía mínima que requiere para realizar sus actividades diarias, incluyendo actividades de forrajeo, conductas sociales y mantenimiento de la temperatura corporal durante las horas de reposo; Morrison 1978). Los grandes tamaños corporales asociados generalmente a la carnivoría y frugivoría podrían incrementar la eficiencia termorreguladora (McNab 1969) y la tolerancia a temperaturas del refugio relativamente bajas.

Una situación diferente se presenta para las especies insectívoras y

probablemente para las hematófagas. Los insectívoros se enfrentan al menos a dos grandes problemas: 1) su tamaño generalmente pequeño los hace más vulnerables a las temperaturas bajas, y 2) su fuente de alimento presenta una estacionalidad muy marcada, aún en ambientes tropicales, lo cual reduce notablemente la adquisición de energía (McManus 1977, McNab 1969). La capacidad de entrar en torpor marca una gran diferencia dentro de los insectívoros: aquellos que la poseen pueden explotar los refugios más fríos entre todos los murciélagos, mientras que los que no presentan torpor tienen que conformarse con ocupar refugios cálidos. Para los hematófagos, la relación observada con la temperatura del refugio es más complicada de explicar. Su alimento puede ser localmente abundante, pero su hábito de realizar un sólo vuelo de forrajeo durante la noche (Wimsatt 1969) sólo le permite captar una cantidad máxima de alimento equivalente a su capacidad estomacal (McNab 1973); aunado a esto, el valor calórico de su alimento es relativamente bajo (Wimsatt 1969). Estos dos factores explicarían muy bien las bajas tasas metabólicas observadas en los hematófagos (McNab 1969, 1989), pero no explicarían su tolerancia a las temperaturas cercanas a 10°C observadas en cautiverio (McNab 1969) y en refugios naturales. Por lo pronto, la respuesta a esta aparente contradicción queda a la espera de información más precisa.

En el caso de las especies estudiadas, todos los miembros de un mismo grupo taxonómico presentaron el mismo patrón de termorregulación y el mismo tipo general de alimentación, siendo la única excepción los mormópidos en relación con la primera característica. Así pues, se omitirá hacer una discusión detallada sobre la relación de la temperatura con los grupos taxonómicos pues resultaría redundante con los párrafos anteriores. Sólo se hará notar el papel que en algunos casos puede jugar el tamaño corporal (la única característica que presentó variación notable dentro de algunos taxa) para definir patrones de uso de cuevas en miembros del mismo grupo taxonómico. Por ejemplo, cuando se comparan los datos de *P. parnelli*, *M. megalophylla*, *L. nivalis* y *D. rotundus* con los de especies del mismo taxón y de hábitos similares, puede apreciarse que las primeras ocupan las temperaturas más bajas. Esto sugiere que un tamaño corporal mayor confiere a las especies una ventaja para la explotación de cuevas u

otros refugios que de otra manera resultarían inaccesibles. La información recabada sugiere que el único patrón claramente determinado por inercia filogenética es aquel desplegado por los vespertiliónidos. Aunque en el continente americano existen muchas especies que presentan tamaños pequeños y hábitos insectívoros, los vespertiliónidos son los únicos que tienen la capacidad de entrar en torpor profundo (Hill y Smith 1984, McNab 1982), incluyendo tal vez a aquellos de distribución tropical (Studier y Wilson 1970). Esto fue sugerido también por observaciones propias; en dos ocasiones, cuando los especímenes de *Myotis keaysi* (un vespertiliónido neotropical) fueron traídos directamente del campo al laboratorio, siempre sobrevivieron en perfectas condiciones después de ser guardados en refrigerador a 3°C durante dos o tres días. Indiscutiblemente los vespertiliónidos, por el patrón de termorregulación que presentan e independientemente de sus afinidades biogeográficas, son las especies más exitosas en la explotación de diversas condiciones de refugio.

Aunque no fueron evaluados en este trabajo, es importante mencionar que existen mecanismos y atributos muy particulares que algunas especies utilizan para contrarrestar los límites impuestos por el tamaño, el tipo de alimento o la inercia filogenética para la explotación de refugios. La cantidad de calor que produce un grupo numeroso de murciélagos, aunado a aquel producido por la descomposición de sus depósitos de guano, puede elevar en varios grados centígrados la temperatura del refugio si éste cuenta con la topografía adecuada. Por ejemplo, se ha estimado que una colonia de maternidad de *Myotis velifer* puede incrementar la temperatura de su refugio en 4-12°C (Kunz 1973), mientras que la presencia de unos 3,000 *Miniopterus schreibersii* puede incrementarla en al menos 8°C (McNab 1982). Existen otras especies que al parecer se ven beneficiadas por una conducta gregaria en ambientes desfavorables, como *Tadarida brasiliensis* (McCracken y Gustin 1991) y las colonias de maternidad de muchos vespertiliónidos y rinolófidos (McNab 1982); es probable que las numerosas concentraciones de mormópidos también utilicen este mecanismo (Bonaccorso *et al.* 1992, Rodríguez-Durán 1995, Silva 1977). Adicionalmente, el estrecho contacto entre los individuos puede ayudar a reducir las pérdidas de calor y por

lo tanto permite el ahorro energía (Trune y Slobodchikoff 1976). Probablemente esta es la razón por la que *Dermanura azteca*, un frugívoro pequeño, puede ocupar refugios fríos (e.g. López-Wilchis 1999). Una manera de contrarrestar las limitaciones metabólicas de las especies solitarias es el incremento en el aislamiento térmico producido por un pelaje largo (Shump y Shump 1980), mecanismo que probablemente facilita que algunas especies homeotermas ocupen sitios fríos (e.g. *Chrotopterus aunitus*; R. Medellín com. pers.).

La humedad relativa del refugio no presentó algún patrón que pudiera apoyar las predicciones de este trabajo. Se sabe que las tasas de pérdida de agua del animal al ambiente son inversamente proporcionales con su tamaño (Degen 1997, Studier 1970). Por esta razón se esperaba encontrar una relación mucho más clara entre el tamaño corporal y la humedad relativa de los refugios (la línea de ajuste de la Figura 7 casi no presenta pendiente, lo que presenta una relación prácticamente nula). El hecho de que algunas especies más pequeñas (categoría de tamaño 1) hayan sido observadas en las más bajas condiciones de humedad (10%) y en los más amplios intervalos de hecho contradice por completo una de las predicciones de este trabajo. Pero, ¿es tan importante la humedad de los refugios como para limitar la presencia de las especies? La única tendencia general observada refleja la aridez del ambiente externo: las especies que fueron observadas en zonas de matorral xerófilo y/o selvas bajas son las que ocuparon los sitios de refugio en más secos y los más amplios intervalos de humedad, mientras que aquellas que presentaron promedios más elevados son habitantes de bosques tropicales perennifolios, mesófilos y/o de coníferas. Las bajas humedades registradas podrían ser de hecho una consecuencia de las elevadas temperaturas dentro del refugio. Sin embargo, la tolerancia de refugios que ocasionalmente pueden calentarse demasiado es más efectiva si es acompañada de humedades relativas moderadas, ya que un ambiente saturado reduce las posibilidades de un ajuste efectivo de la temperatura corporal por enfriamiento evaporativo (Henshaw 1970, Studier *et al.* 1970). Bonaccorso *et al.* (1992) proponen que esta puede ser la razón por la cual los cálidos refugios de mormópodos presentan generalmente

humedades moderadas. En este trabajo fue observada una situación similar; en las Figuras 3 y 6 se puede observar que los insectívoros homeotermos (que requieren refugios cálidos) ocupan los refugios más secos entre todas las especies (promedios de ~50-65%). Los bajísimos valores de humedad registrados para los refugios de los pequeños *B. plicata* y *M. megalotis* son muy difíciles de explicar y probablemente involucran mecanismos fisiológicos específicos para la retención de agua.

A diferencia de los insectívoros homeotermos, los insectívoros heterotermos ocuparon en promedio sitios húmedos (~80-100%). De estas especies, cuatro fueron observadas en hibernación. Algunos autores han sugerido que la humedad del refugio juega un papel muy importante para los animales hibernantes: entre más saturado de vapor de agua esté el ambiente menos pérdidas de agua tendrá el animal, de manera que despertará con menos frecuencia del torpor y por lo tanto sus posibilidades de sobrevivencia serán mayores (Thomas y Cloutier 1992, Thomas y Geiser 1997). Es probable que los elevados promedios de humedad observados en este trabajo para los vespertiliónidos sean sólo un reflejo de su necesidad de conservar agua durante la hibernación. Sin embargo, el hecho de que algunos murciélagos puedan hibernar en refugios con humedades tan bajas como 50% (quizás menos) sugiere que la humedad no es un factor crucial para la hibernación (Twente 1955). Nuevamente, la temperatura sería el factor de selección más importante para estas especies (Hill y Smith 1984, McNab 1974, Richter *et al.* 1993, Twente 1955).

7.3. Relación de los patrones de uso de refugios con la distribución geográfica de las especies. McNab (1982) enfatiza la importancia de las condiciones físicas del ambiente (clima), los hábitos alimentarios y la competencia como factores que limitan la distribución geográfica de los animales. En relación con el primer factor, es probable que el microambiente del refugio sea más representativo del ambiente físico de un murciélago que el macroclima general de la zona. Esto se puede sugerir si se consideran el tiempo y el porcentaje del presupuesto diario de energía que los

individuos de diferentes especies gastan dentro de los refugios diurno y nocturno (en particular aquel destinado sólo a la termorregulación) (Tabla 6). Es probable que el clima externo no sea un problema tan grave para los murciélagos, pues cuando están expuestos directamente a éstas condiciones generalmente están activos, de manera que el calor que producen durante el vuelo es suficiente para mantener elevadas temperaturas corporales (Thomas 1980). Las observaciones de *Pipistrellus hesperus* volando a -5°C (Thomas 1980), y sobre todo aquellas de *D. rotundus* volando en temperaturas bajo cero (Villa 1966), apoyan esta idea.

TABLA 6 Cantidad de tiempo y energía empleada por varias especies de murciélagos para su mantenimiento dentro y fuera del refugio. Se indica la importancia relativa de la termorregulación en el refugio. PDE = presupuesto diario de energía

	Horas ocupando refugios diurnos y nocturnos	% del tiempo de refugio empleado en reposo	% del PDE gastado en el refugio	% del PDE gastado en termorregulación dentro del refugio	% del PDE gastado en el vuelo	Referencia
<i>Pipistrellus subterranus</i>	16	77				Winchell y Kunz 1996
<i>Myotis thysanodes</i>	16 + 6		29.7 + 21.4 (20°C)		49	Studer y O'Farrell 1980
<i>Myotis lucifugus</i>	15 + 5	79.2	12-24 (30°C) 13-15 (20°C)		63-73	Burnet y August 1981
<i>Carollia perspicillata</i>	22.5-23	71.1	46.8-64.3	27.4-43.1	35.7-53.2	Fleming 1988
<i>Artibeus jamaicensis</i>	23			84	16-26.7	Morrison 1978
<i>Desmodus rotundus</i>	22		68.3 (20°C)	66	4.2	McNab 1973

La información anterior refuerza la idea de que el microclima del refugio, y en particular la temperatura, constituyen el elemento físico del hábitat más importante para los murciélagos. Si el clima es uno de los principales factores que limitan la distribución de los animales (McNab 1982), se puede esperar que para los murciélagos este papel sea representado por el microclima del refugio. McNab (1982) acentúa la importancia de la disponibilidad de alimento para determinar los límites latitudinales y altitudinales de las especies frugívoras y nectarívoras neotropicales. Sólo en el caso de los hematófagos propone que su incapacidad de mantener elevadas temperaturas corporales limita la explotación de cuevas frías (McNab 1982) así como su expansión geográfica más allá de la línea isotérmica mínima de 10°C (McNab 1973). Excepto en este último caso, poco se ha hablado del refugio como un factor que potencialmente puede contribuir a limitar la distribución geográfica de las especies. Algunas de las

excepciones son proporcionadas por los trabajos de Humphrey (1975), que relaciona la distribución geográfica de los murciélagos de Norteamérica con la distribución de los refugios; Kurta *et al.* (1993), que sugieren un límite norteño de *Myotis sodalis* en verano determinado por la falta de refugios adecuados; Lord (1998), que plantea que la tendencia que muestran los brotes de rabia de seguir los cursos de los ríos se puede explicar por la gran cantidad de refugios disponibles para los murciélagos en estos sitios; McNab (1974), que detecta la existencia de límites invernales en algunos vespertiliónidos impuestos por la temperatura de las cuevas; Silva (1979), que propone que la distribución tan homogénea de las especies en Cuba es en buena medida un reflejo de la homogénea distribución de refugios en la isla; y Tuttle y Stevenson (1981), que justifican la limitada distribución de *Myotis grisescens* con base en la escasez de refugios.

Debido a que tanto el *microclima del refugio* como la *disponibilidad de alimento* son dependientes del clima de una región (McManus 1977, McNab 1969, Tuttle y Stevenson 1981), la asignación de un valor de importancia relativa a cada uno de estos elementos del hábitat resulta bastante complicada. Evidentemente, la falta de cualquiera de estos elementos en el ambiente se verá reflejada en la ausencia de los murciélagos que hacen uso de ellos (Stebbins 1995): es tan prohibitivo para una especie un ambiente sin recursos alimentarios que uno con suficiente alimento pero con refugios inadecuados.

Según los resultados obtenidos en este trabajo, se esperaría que: 1) las especies heterotermas en su conjunto, al poder explotar todo tipo de cuevas, presentarían la distribución geográfica más amplia entre todos los murciélagos; 2) que las especies insectívoras homeotermas estuvieran restringidas a las zonas con refugios cálidos, y 3) que las especies frugívoras, nectarívoras y hematófagas (sobre todo las de mayor talla) pudieran ocupar las áreas más norteñas y/o más elevadas en comparación con el anterior grupo. Entre las observaciones que apoyan las predicciones anteriores se encuentran: la distribución cosmopolita de los vespertiliónidos (Hill y Smith 1981, McNab 1982); la

ausencia total de pequeños insectívoros homeotermos al norte de México; los registros ocasionales de especies tales como *Leptonycteris nivalis*, *Anoura geoffroyi*, *Chrotopterus auritus*, *Dermanura azteca* o *Desmodus rotundus* en sitios templados de gran altitud; o la distribución de especies como *Choeronycteris mexicana*, *L. curasoae*, *L. nivalis*, *Pteronotus parvelli*, *Mormoops megalophylla* o *Diphylla ecaudata*, que alcanzan los límites más norteños que se conocen para las especies homeotermas americanas (sin contar a *Tadarida brasiliensis*, una especie migratoria que presenta hábitos sumamente gregarios y es capaz de entrar en torpor ligero; Herreid 1963, Pagels 1975). Bonaccorso y McNab (1997) presentan un ejemplo de la manera en que la plasticidad termorregulatoria de tres nectarívoros del sureste asiático afecta su distribución geográfica.

Los resultados de este trabajo sugieren que es posible predecir el tipo de especies que se espera encontrar en una cueva (o algún otro refugio) con determinadas características microclimáticas. Evidentemente, la abundancia de las especies que ocupan una cueva, así como la composición y estructura de la comunidad cavernícola, dependen de la interacción de múltiples factores, tales como la competencia, la disponibilidad de alimento y agua, las barreras biogeográficas, etc.

7.4. Importancia para la conservación. Varios autores han destacado la importancia del mantenimiento de áreas de forrajeo y refugios como parte fundamental de las estrategias de conservación de murciélagos (Arita 1993, Fenton 1997, McCracken 1989, Stebbings 1995). La información básica acerca de los requerimientos de refugio de las especies es parte fundamental de estas estrategias de conservación (Stebbing 1995). El presente trabajo aporta elementos que permiten predecir los requerimientos de refugio de diferentes especies, la cual potencialmente puede ser utilizada (junto con información referente a hábitos alimentarios y uso de hábitat; Fenton 1997) con estos fines. Por ejemplo, al conocer la relación existente entre los atributos intrínsecos de las especies y las características de sus refugios, se puede predecir el tipo de refugios que ocupan especies poco conocidas, incluyendo aquellas que revisten algún interés para la

conservación (e.g. especies ecológica o económicamente claves, en alguna categoría de riesgo, endémicas, etc.). Con estas bases, los responsables del manejo y conservación de la biodiversidad habrán de poner mayor atención en la protección de cuevas (u otros refugios, incluso artificiales) localizadas dentro del área de distribución de tales especies y que cumplan con los requerimientos microambientales esperados. La utilización y protección de refugios artificiales y antropogénicos (cajas de refugio fabricadas, minas, túneles, casas abandonadas, ruinas, puentes, etc.) resulta aún más importante si tomamos en cuenta que muchos de los refugios naturales están siendo destruidos, a veces con el fin de eliminar directamente a los murciélagos, a veces por vandalismo, y otras por la destrucción y explotación del hábitat (Kunz 1982). En estos casos, la información de este y otros estudios permitirá establecer las características de los refugios artificiales para la(s) especie(s) de interés.

Este trabajo forma parte del Programa para la Conservación de los Murciélagos Migratorios de México y Estados Unidos (PCMM, actualmente ampliado en un sentido y restringido en otro como Programa para la Conservación de los Murciélagos Mexicanos), y como tal pretende aportar elementos que coadyuven con este fin. En las cuevas estudiadas se encontraron dos de las tres especies migratorias de interés para el PCMM: *Leptonycteris curasoae* y *L. nivalis* (la otra es *Tadarida brasiliensis*). Durante el trabajo de campo se obtuvieron las muestras y datos de rutina para este programa, los cuales aportarán información básica sobre la alimentación, reproducción, distribución, hábitat y movimientos migratorios de estas especies. Sin embargo, la aportación principal de este trabajo es aquella referente al uso de refugios por parte de estas y otras especies, considerando que éste es uno de los aspectos fundamentales para el estudio, conservación y manejo de los quirópteros (Fenton 1997, Stebbings 1995). Los datos más interesantes son aquellos obtenidos para *L. curasoae*, ya que esta especie fue observada en cinco cuevas ubicadas en cuatro diferentes tipos de vegetación, formando colonias que variaron tanto en composición como en número de individuos. Se observó que los sitios donde se refugian los machos, las hembras inactivas y/o los subadultos presentan temperaturas que oscilan a lo largo del año entre los 21.1 y los 35.4°C. Durante el

invierno, una colonia de maternidad estuvo restringida a una cueva que presenta temperaturas muy elevadas y relativamente constantes (34.5-37.0°C). La gestación de esta especie, en cambio, parece no requerir temperaturas del refugio tan elevadas, ya que durante el otoño se observó una colonia con hembras preñadas en sitios cuya temperatura varió entre los 22.3 y los 23.6°C. *L. nivalis* es una especie que, debido quizás a su mayor tamaño corporal, puede ocupar refugios un poco más fríos que aquellos de *L. curasoae* y, por lo tanto, puede explotar otro tipo de ambientes (e.g. bosques de coníferas). *L. nivalis* sólo fue observada durante dos veranos consecutivos (1998 y 1999) en una cueva situada en un matorral xerófilo. Este refugio, explotado casi exclusivamente por vespertiliónidos, alcanzó en esas ocasiones temperaturas de entre 14.5 y 18.6°C. Las implicaciones de la ubicación geográfica y uso estacional de estas cuevas para el esclarecimiento de los patrones de migración de ambas especies serán discutidos en alguna otra publicación del PCMM. Algo muy interesante fue el hecho de haber observado a ambas especies en estado de torpor o hipotermia en temperaturas intermedias (*L. curasoae* en 24.2-26.2°C y *L. nivalis* en 18°C de temperatura del refugio). Sin duda el conocimiento de estos patrones de uso del refugio, junto con los datos obtenidos por los otros equipos de trabajo del PCMM, permitirán una planeación adecuada de los futuros programas de conservación de estas especies.

8. CONCLUSIONES

- La información obtenida en este trabajo apoya la idea de que la mayor parte de las especies de murciélagos presenta poca especificidad en sus requerimientos de refugio.
- Los casos de mayor especificidad son de carácter temporal y ocurren en poblaciones sujetas a condiciones fisiológicas muy particulares, como la hibernación y la reproducción.
- El tamaño corporal, el tipo de alimentación, la afinidad taxonómica y el tipo de termorregulación de las especies guardan una relación significativa (diferente en cada caso) con las condiciones de temperatura del refugio que éstas ocupan.
- En la medida en que se relaciona con la capacidad de termorregulación de las especies, la interacción de estos factores determina los límites inferiores de temperatura del refugio que las especies pueden ocupar.
- Aunque el patrón de uso de cuevas más evidente fue determinado por el tipo de termorregulación de las especies, la combinación de tamaño corporal y tipo de alimentación puede resultar en la práctica más útil para predecir los requerimientos de temperatura mínimos para una especie determinada.
- Los heterotermos fueron observados en las temperaturas más bajas y en los más amplios intervalos (1.6-29.8°C).
- Dentro de los homeotermos, las especies más pequeñas, casi todas insectívoras, ocuparon de manera consistente temperaturas arriba de 20°C. Sólo los insectívoros más grandes fueron observados cerca de los 15°C. Los frugívoros, nectarívoros y hematófagos (casi todos de tamaño mediano o grande) fueron observados en un intervalo amplio (14.5-37°C), frecuentemente debajo de los 20°C.

- La humedad del refugio no presentó ninguna tendencia clara entre las especies; contrario a lo que se esperaba, el tamaño corporal no se relacionó con esta característica ambiental.
- Así, los datos obtenidos apoyan la idea de que la temperatura es el elemento físico *más importante* para la selección del refugio en los murciélagos.

9. LITERATURA CITADA

- Adams, J. K. 1989. *Pteronotus davyi*. Mammalian Species, 346:1-5.
- Aguilar, S. y A. Ruiz. 1995. Una comunidad de murciélagos en una "cueva de calor" como factor determinante del sostenimiento de la diversidad animal cavernícola. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 72 pp.
- Alonso-Mejía, A. y R. A. Medellín. 1991. *Micronycteris megalotis*. Mammalian Species, 376:1-6.
- Alvarez, J., M. R. Willig, J. K. Jones, Jr. y W. D. Webster. 1991. *Glossophaga soricina*. Mammalian Species, 379:1-7.
- Anderson, S. 1969. *Macrofusus waterhousii*. Mammalian Species, 1:1-4.
- Arends, A., F. J. Bonaccorso y M. Genoud. 1995. Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from a semiarid thorn forest in Venezuela. *Journal of Mammalogy*, 76:947-956.
- Anta, H. T. 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. *Journal of Mammalogy*, 74:693-702.
- Anta, H. T. 1996. The conservation of cave-roosting bats in Yucatan, Mexico. *Biological Conservation*, 76:177-185.
- Anta, H. T. y J. A. Vargas. 1995. Natural history, interspecific association, and incidence of the cave bats of Yucatan, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 40:29-37.
- Arroyo-Cabral, J., R. H. Hollander y J. K. Jones, Jr. 1987. *Choeronycteris mexicana*. Mammalian Species, 291:1-5.
- Arroyo-Cabral, J. y J. K. Jones, Jr. 1988. *Balantiopteryx plicata*. Mammalian Species, 301:1-4.
- Barbour, R. W. y W. H. Davis. 1969. *Bats of America*. The University Press of Kentucky, Lexington, 286 pp.
- Barclay, R. M. R., P. A. Faure y D. R. Farr. 1988. Roosting behaviour and roost selection by migrating silver-haired bats (*Lasiurus noctivagus*). *Journal of Mammalogy*, 69:821-825.
- Bateman, G. C. y T. A. Vaughan. 1974. Nightly activities of mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*, 55:45-65.
- Bell, G. P., G. A. Bartholomew y K. A. Nagy. 1986. The roles of energetics, water economy, foraging behavior, and geothermal refugia in the distribution of the bat, *Macrofusus californicus*. *Journal of Comparative Physiology*, 156B:441-450.
- Betts, B. J. 1997. Microclimate in Hell's Canyon mines used by maternity colonies of *Myotis yumanensis*. *Journal of Mammalogy*, 78:1240-1250.
- Blanco, S., G. Ceballos., C. Galindo, J. M. Mass, R. Patrón, A. Pescador y A. I. Suárez. 1981. *Ecología de la*

- estación experimental Zoquiapan. Colección Cuadernos Universitarios, Universidad Autónoma de Chapingo, Ciudad de México, 114 pp.
- Bonaccorso, F. J., A. Arends, M. Genoud, D. Cantoni y T. Morton. 1992. Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. *Journal of Mammalogy*, 73:365-378.
- Bonaccorso, F. J. y B. K. McNab. 1997. Plasticity of energetics in blossom bats (Pteropodidae): impact on distribution. *Journal of Mammalogy*, 78:1073-1088.
- Bradbury, J. W. 1977. Social organization and communication. Pp. 2-72, in *Biology of bats* (W. A. Wimsatt, ed.). Academic Press, Nueva York, 651 pp.
- Brigham, R. M. 1991. Flexibility in foraging and roosting behaviour by the big brown bat (*Eptesicus fuscus*). *Canadian Journal of Zoology*, 69:117-121
- Brigham, R. M., M. J. Vonhof, R. M. Barclay y J. C. Gwilliam. 1997. Roosting behaviour and roost-site preferences of forest-dwelling California bats (*Myotis californicus*). *Journal of Mammalogy*, 78:1231-1239
- Burnett, C. D. y P. V. August. 1981. Time and energy budgets for day roosting in a maternity colony of *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy*, 62:758-766.
- Callahan, E. V., R. D. Drobney y R. L. Clawson. 1997. Selection of summer roosting sites by Indiana bats (*Myotis sodalis*) in Missouri. *Journal of Mammalogy*, 78:818-825.
- Campbell, L. A., J. G. Hallett y M. A. O'Connell. 1996. Conservation of bats in managed forests. use of roosts by *Lasionycteris noctivagans*. *Journal of Mammalogy*, 77:976-984
- Carpenter, R. E. y J. B. Graham. 1967. Physiological responses to temperature in the long-nosed bat, *Leptonycteris sanborni*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 22:709-722
- Ceballos, G. y C. Galindo. 1984. Mamíferos silvestres de la Cuenca de México. Limusa, Ciudad de México, 299 pp.
- Cloutier, D. y D. W. Thomas. 1992. *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species*, 417:1-9.
- Clutton-Brock, T. H. y P. H. Harvey. 1983. The functional significance of variation in body size among mammals. Pp. 632-663, in *Advances in the study of mammalian behavior* (J. F. Eisenberg y D. G. Kleiman, eds.). Special Publications of the American Society of Mammalogists, 7.XVI+753 pp
- Cockrum, E. L. 1991. Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bats, *Leptonycteris sanborni* family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 181-202.
- Czaplewski, N. J. 1983. *Idionycteris phyllotis*. *Mammalian Species*, 208:1-4
- Daan, S. y H. J. Wichers. 1968. Habitat selection of bats hibernating in a limestone cave. *Zeitschr. Säugetierk.*, 33:262-287.
- Davis, W. B. 1984. Review of the large fruit-eating bats of the *Artibeus "lituratus"* complex (Chiroptera Phyllostomidae) in Middle America. *Occasional Papers of The Museum, Texas Tech University*, 93:1-

- Davis, W B y R J Russell, Jr. 1952 Bats of the Mexican State of Morelos. *Journal of Mammalogy*, 33:234-239.
- Degen, A. A. 1997. *Ecophysiology of small desert mammals*. Springer, Berlin, 296 pp.
- Dinerstein, E. 1986. *Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest*. *Biotropica*: 18:307-318
- Dwyer, P. D. 1971. Temperature regulation and cave-dwelling in bats: an evolutionary perspective *Mammalia*, 35:424-455.
- Eckert, R., D. Randall y G. Augustine. 1989 *Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones*. 3ª ed Interamericana•McGraw-Hill, Madrid, 683 pp.
- Elgar, M. A y P. H. Harvey. 1987. Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology. *Functional Ecology*, 1:25-36.
- Fenton, M B. 1992. *Bats. Facts on File*, Nueva York, 207 pp
- Fenton, M B. 1997. Science and the conservation of bats *Journal of Mammalogy*, 78:1-14.
- Findley, J. S y D E Wilson 1974. Observations on the Neotropical disk-winged bat, *Thyroptera tricolor* Spix *Journal of Mammalogy*, 55:562-571.0
- Fitch, J. H., K. A. Shump, Jr. y A. U. Shump. 1981. *Myotis velifer*. *Mammalian Species*, 149:1-5
- Fleming, T. H. 1988. *The short tailed fruit bat A study in plant-animal interactions*. The University of Chicago Press, Chicago, 365 pp.
- Fleming, T H., A. A. Nelson y V M Dalton 1998. Roosting behavior of the lesser long-nosed bat, *Leptonyctens curasoae*. *Journal of Mammalogy*, 79:147-155.
- Gaisler, J. 1970. Remarks on the thermopreferendum of palearctic bats in their natural habitats *Bijdragen Tot De Dierkunde*, 40:33-35.
- Galindo-Galindo, C., A. Sánchez-Quiroz, A. Castro-Campillo y J. Ramírez-Pulido. 1996. Distribución espacial de tres especies de murciélagos en la cueva "La Mina", Estado de México. *Memorias del III Congreso Nacional de Mastozoología, Asociación Mexicana de Mastozoología, Cuernavaca, Marzo 13-15*.
- García, E. 1987. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. 4ª ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 217 pp.
- García, E y Z. Falcón. 1993. *Nuevo Atlas Porrúa de la República Mexicana* 9ª ed. Editorial Porrúa, Ciudad de México, 219 pp.
- Gaur, B. S. 1980. Roosting ecology of the Indian desert rat-tailed bat, *Rhinopoma kinneari* Wroughton Pp 125-128, *in Proceedings of the Fifth International Bat Research Conference* (D E Wilson y A L Gardner, eds.). Texas Tech Press, Lubbock, 434 pp.
- Geiser, F. y T. Ruf 1995. Hibernation versus daily torpor in mammals and birds. physiological variables and

- clasification of torpor patterns *Physiological Zoology*, 66:935-966.
- Gellman, S T y W. J. Zielinski. 1996. Use by bats of old-growth redwood hollows on the north coast of California. *Journal of Mammalogy*, 77:255-265
- Genoud, M. y F. J. Bonaccorso. 1986. Temperature regulation, rate of metabolism, and roost temperature in the greater white-lined bat, *Saccopteryx bilineata* (Emballonuridae). *Physiological Zoology*, 59:49-64
- Genoud, M., F. J. Bonaccorso y A. Arends. 1990. Rate of metabolism and temperature regulation in two small tropical insectivorous bats (*Peropteryx macrotis* and *Natalus tumidorostis*) *Comparative Biochemistry and Physiology*, 97A:229-234.
- Gittleman, J. L. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist*, 28:863-875.
- Graham, G L. 1988. Interspecific associations among Peruvian bats at diurnal roosts and roost sites *Journal of Mammalogy*, 69:711-720.
- Greenhall, A. M., G. Joermann y U. Schmidt. 1983. *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*, 202:1-6.
- Greenhall, A. M., U. Schmidt y G. Joermann. 1984. *Diphylla ecaudata*. *Mammalian Species*, 227:1-3
- Hamilton, I. M. y R. M. R. Barclay. 1994. Patterns of daily torpor and day-roost selection by male and female big brown bats (*Eptesicus fuscus*) *Canadian Journal of Zoology*, 72:744-749.
- Harmata, W. 1969. The thermopreferendum of some species of bats (Chiroptera) *Acta Theriologica*, 14:49-62
- Harmata, W. 1973. The thermopreferendum of some species of bats (Chiroptera) in natural conditions. *Zeszyty Naukowe Uniwersytetu Jagiellonskiego, Prace Zoologiczne*, 127-141.
- Hayssen, V y R. C. Lacy. 1985. Basal metabolic rates in mammals: taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 81A:741-754.
- Henshaw, R. E. 1970. Thermoregulation in bats. Pp. 188-232, *in* About bats (B. H. Slaughter y D. W. Walton, eds.). Southern Methodist University Press, Dallas, 339 pp.
- Henshaw, R. E. y G. E. Folk, Jr. 1966. Relation of thermoregulation to seasonally changing microclimate in two species of bats (*Myotis lucifugus* and *M. sodalis*) *Physiological Zoology*, 39:223-236.
- Herd, R. M. 1983. *Pteronotus parnelli*. *Mammalian Species*, 209:1-5.
- Herreid, C. F., II. 1963. Temperature regulation and metabolism in Mexican free-tailed bats. *Science*, 142:1573-1574.
- Herreid, C. F., II. 1967. Temperature regulation, temperature preference and tolerance, and metabolism of young and adult free-tailed bats. *Physiological Zoology*, 40:1-22
- Herreid, C. F., II y K. Schmidt-Nielsen. 1966. Oxygen consumption, temperature, and water loss in bats from different environments. *American Journal of Physiology*, 211:1108-1112
- Hill, J. E. y J. D. Smith. 1984. *Bats: a natural history*. University of Texas Press, Austin, 243 pp.
- Hoyt, R. A. y J. S. Altenbach. 1981. Observations on *Diphylla ecaudata* in captivity. *Journal of Mammalogy*, 62:215-216.
- Howell, D. J. 1974. Bats and pollen. physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative*

- Humphrey, S. H. 1975. Nursery roosts and community diversity of Nearctic bats. *Journal of Mammalogy*, 56:321-346.
- Iskjaer, C., N. A. Slade, J. E. Childs, G. E. Glass y G. W. Korch. 1989. Body mass as a measure of body size in small mammals. *Journal of Mammalogy*, 70:662-667.
- Jepsen, G. L. 1970. Bat origins and evolution. Pp. 1-64, in *Biology of bats*. Vol. I (W. A. Wimsatt, ed.) Academic Press, Nueva York, 406 pp.
- Kalcounis, M. C. y R. M. Brigham. 1998. Secondary use of aspen cavities by tree-roosting big brown bats. *Journal of Wildlife Management*, 62:603-611.
- Kunz, T. H. 1973. Population studies of the cave bat (*Myotis velifer*). reproduction, growth, and development. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, 15:1-43.
- Kunz, T. H. 1982. Roosting ecology of bats. Pp. 1-55, in *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, Nueva York, 425 pp.
- Kunz, T. H. y R. A. Martin. 1982. *Plecotus townsendii*. *Mammalian Species*, 175:1-6.
- Kurta, A. y R. H. Baker. 1990. *Eptesicus fuscus*. *Mammalian Species*, 356:1-10.
- Kurta, A., J. Kath, E. L. Smith, R. Foster, M. W. Orick y R. Ross. 1993. A maternity roost of the endangered Indiana bat (*Myotis sodalis*) in an unshaded, hollow, sycamore tree (*Platanus occidentalis*). *American Midland Naturalist*, 130:405-407.
- Kurta, A., D. King, J. A. Teramino, J. M. Stribley y K. J. Williams. 1993. Summer roosts of the endangered Indiana bat (*Myotis sodalis*) on the northern edge of its range. *American Midland Naturalist*, 129:132-138.
- Kurta, A., T. H. Kunz y K. A. Nagy. 1990. Energetics and water flux of free-ranging big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during pregnancy and lactation. *Journal of Mammalogy*, 71:59-65.
- Lewis, S. E. 1995. Roost fidelity of bats: a review. *Journal of Mammalogy*, 76:481-496.
- Lewis, S. E. 1996. Low roost-site fidelity in pallid bats: associated factors and effect on group stability. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39:335-344.
- Licht, P. y P. Leitner. 1967. Behavioral responses to high temperatures in three species of California bats. *Journal of Mammalogy*, 48:52-61.
- Linares, O. J. 1987. Murciélagos de Venezuela. *Cuadernos Lagoven, Caracas*, 119 pp.
- López-Wilchis, R. 1999. Murciélagos asociados a una colonia de *Corynorhinus mexicanus* G. M. Allen, 1916 (Chiroptera: Vespertilionidae). *Vertebrata Mexicana*, 5:9-16.
- Lord, R. D. 1998. Manual de campo para el control de murciélagos vampiros y la rabia. *Bat Conservation International, Austin*, 39 pp.
- Lyman, C. P. 1970. Thermoregulation and metabolism in bats. Pp. 301-330, in *Biology of bats*. Vol. I (W. A. Wimsatt, ed.). Academic Press, Nueva York, 406 pp.

- Lyman, C. P., J. S. Willis, A. Malan y L. C. H. Wang. 1982. Hibernation and torpor in mammals and birds. Academic Press, Nueva York, 317 pp
- McCracken, G. F. 1989. Cave conservation. special problems of bats. *The NSS Bulletin*, 51:49-51.
- McCracken, G. F. y M. K. Gustin. 1991. Nursing behavior in Mexican free-tailed bat maternity colonies. *Ethology*, 89:305-321.
- McManus, J. J. 1977. Thermoregulation. Pp. 281-292, *in* *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part II* (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter, eds.). Special Publications of The Museum, Texas Tech University, No. 13:1-364.
- McNab, B. K. 1969. The economics of temperature regulation in Neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 31:227-268.
- McNab, B. K. 1971a. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*, 52:352-358.
- McNab, B. K. 1971b. On the ecological significance of Bergmann's Rule. *Ecology*, 52:845-854
- McNab, B. K. 1973. Energetics and the distribution of vampires. *Journal of Mammalogy*, 54:131-144.
- McNab, B. K. 1974. The behavior of temperate cave bats in a subtropical environment. *Ecology*, 55:943-958.
- McNab, B. K. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. Pp. 151-200, *in* *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Press, Nueva York, 425 pp.
- McNab, B. K. 1983. Energetics, body size, and the limits to endothermy. *Journal of Zoology*, London, 199:1-29.
- McNab, B. K. 1986. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecological Monographs*, 56:1-19.
- McNab, B. K. 1988. Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 63:25-54.
- McNab, B. K. 1989. Temperature regulation and rate of metabolism in three Bornean bats. *Journal of Mammalogy*, 70:153-161
- McNab, B. K. 1992. A statistical analysis of mammalian rates of metabolism. *Functional Ecology*, 6:672-679
- McNab, B. K. 1997. On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. *Physiological Zoology*, 70:718-720.
- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. Sánchez-H. 1997. Identificación de los murciélagos de México. *Clave de campo. Asociación Mexicana de Mastozoología, Publicaciones Especiales No. 2*:1-83.
- Medellín, R. A. y W. López-Forment. 1985. Las cuevas: un recurso compartido. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 56:1027-1034.
- Moreno, A. 1996. *Murciélagos de Nuevo León*. Impresora Monterrey, Monterrey, 95 pp.
- Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59:716-723.
- Morrison, D. W. 1980. Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *Journal of*

Mammalogy, 61:20-29

- Nowak, R. M. 1999. Walker's mammals of the world. Vol II. 6^a ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, LXX+836 pp.
- Nuñez-Jiménez, A., N. Viña, M. Acevedo, J. Mateo, M. Iturralde y A. Graña. 1988. Cuevas y Cirsos. Editorial Científico-Técnica, La Habana, 431 pp.
- O'Farrell, M. J. y E. H. Studier. 1970. Fall metabolism in relation to ambient temperatures in three species of *Myotis*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 35:697-703.
- O'Farrell, M. J. y E. H. Studier. 1980. *Myotis thysanodes*. *Mammalian Species*, 137:1-5
- Ormsbee, P. C. y W. C. McComb. 1998. Selection of day roosts by female long-legged myotis in the central Oregon Cascade Range. *Journal of Wildlife Management*, 62:596-603
- Ortega, J. y H. T. Arita. 1998. Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distribution of bats. *Journal of Mammalogy*, 79:772-783.
- Pagels, J. F. 1975. Temperature regulation, body weight and changes in total body fat of the free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis cynocephala* (Le Conte). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 50A:237-246.
- Pfritimmer-Hensley, A. y K. T. Wilkins. 1988. *Leptonycteris nivalis*. *Mammalian Species*, 307:1-4.
- Porter, W. P. y D. M. Gates. 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecological Monographs*, 39:227-244.
- Rabe, M. J., T. E. Morrell, H. Green, J. C. deVos, Jr. y C. R. Miller. 1998. Characteristics of ponderosa pine snag roosts used by reproductive bats in northern Arizona. *Journal of Wildlife Management*, 62:612-621.
- Reid, F. A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico. Oxford University Press, Nueva York, 334 pp.
- Rezsutek, M. y G. N. Cameron. 1993. *Mormoops megalophylla*. *Mammalian Species*, 448:1-5
- Richter, A. R., S. R. Humphrey, J. B. Cope y V. Brack, Jr. 1993. Modified cave entrances: thermal effect on body mass and resulting decline of endangered Indiana bats (*Myotis sodalis*). *Conservation Biology*, 7:407-415.
- Riechers, A., M. Martínez-Coronel y S. Gaona. 1998. Hábitos alimentarios de una colonia de maternidad de *Leptonyctens curacaoe* de la Cueva "Los Laguitos", Chiapas. *Memorias del IV Congreso Nacional de Mastozoología, Asociación Mexicana de Mastozoología, Xalapa, Noviembre 23-27.*
- Riedsel, M. L. y B. A. Williams. 1976. Continuous 24-hour oxygen consumption studies of *Myotis velifer*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 54-A, 95-99.
- Rodríguez-Durán, A. 1995. Metabolic rates and thermal conductance in four species of Neotropical bats roosting in hot caves. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 110A:347-355
- Rodríguez-Durán, A. 1998. Nonrandom aggregations and distribution of cave-dwelling bats in Puerto Rico.

Journal of Mammalogy, 79:141-146.

- Rojas-Martínez, A. E. 1996. Estudio poblacional de tres especies de murciélagos nectarívoros considerados como migratorios y su relación con la presencia estacional de los recursos florales, en el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Balsas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 88 pp.
- Rojas-Martínez, A. E. y A. Valiente-Banuet 1996. Análisis comparativo de la quiroptero fauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. Acta Zoologica Mexicana, Nueva Serie, 67:1-23
- Rydell, J. 1990. Ecology of the northern bat *Eptesicus nilsoni* during pregnancy and lactation. Tesis Doctoral, Department of Ecology, Lund University, Lund, 103 pp.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, Ciudad de México, 432 pp.
- SAS Institute. 1995. JMP Statistics and graphics guide. Version 3.1 of JMP. SAS Institute Inc., Cary, 593 pp
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. Scaling: Why is animal size so important? Cambridge University Press, Cambridge, 241 pp
- Shump, K. A., Jr. y A. U. Shump. 1980. Comparative insulation in Vespertilionid bats. Comparative Biochemistry and Physiology, 66A:351-354.
- Silva, G. 1977. Algunos aspectos de la selección de hábitat en el murciélago *Phyllonycteris poeyi* Gundlach in Peters 1861 (Mammalia: Chiroptera) Poeyana, Instituto de Zoología, Academia de Ciencias de Cuba, 168:1-10
- Silva, G. 1979. Los murciélagos de Cuba. Editorial Academia, La Habana, 423 pp
- Silva, M. y J. A. Downing. 1995. Mammalian Body Masses. CRC Press, Boca Ratón, 359 pp.
- Speakman, J. R. y P. A. Racey. 1987. The energetics of pregnancy and lactation in the brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. Pp. 367-393, in Recent advances on the study of bats (M. B. Fenton, P. A. Racey y J. M. V. Rayner, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, 470 pp
- Stebbing, R. E. 1995. Why should bats be protected? A challenge for conservation. Biological Journal of the Linnean Society, 56:103-118
- Studel, K., W. P. Porter y D. Sher. 1994. The biophysics of Bergmann's rule: a comparison of the effects of pelage and body size variation on metabolic rate. Canadian Journal of Zoology, 72:70-77
- Stones, R. C. y J. E. Wiebers. 1966. Body weight and temperature regulation of *Myotis lucifugus* at a low temperature of 10°C. Journal of Mammalogy, 47:520-521.
- Studier, E. H. 1970. Evaporative water loss in bats. Comparative Biochemistry and Physiology, 35:935-943
- Studier, E. H., V. L. Lysengen y M. J. O'Farrell. 1973. Biology of *Myotis thysanodes* and *M. lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae)-II. Bioenergetics of pregnancy and lactation. Comparative Biochemistry and Physiology, 44A:467-471.
- Studier, E. H. y M. J. O'Farrell. 1972. Biology of *Myotis thysanodes* and *M. lucifugus* (Chiroptera Vespertilionidae)-I. Thermoregulation. Comparative Biochemistry and Physiology, 41A:567-595.

- Studier, E. H. y M. J. O'Farrell. 1980. Physiological ecology of *Myotis*. Pp. 415-424, in Proceedings of the Fifth International Bat Research Conference (D. E. Wilson y A. L. Gardner, eds.). Texas Tech Press, Lubbock, 434 pp.
- Studier, E. H., J. W. Procter y D. J. Howell. 1970. Diurnal body weight loss and tolerance of weight loss in five species of *Myotis*. *Journal of Mammalogy*, 51:302-309.
- Studier, E. H. y D. E. Wilson. 1970. Thermoregulation in some Neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 34:251-262.
- Studier, E. H. y D. E. Wilson. 1979. Effects of captivity on thermoregulation and metabolism in *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 62A:347-350.
- Thomas, D. W. y D. Cloutier. 1992. Evaporative water loss by hibernating little brown bats, *Myotis lucifugus*. *Physiological Zoology*, 65:443-456.
- Thomas, D. W. y F. Geiser. 1997. Periodic arousals in hibernating mammals: is evaporative water loss involved? *Functional Ecology*, 11:585-591.
- Thomas, S. P. 1980. The physiology and energetics of bat flight. Pp. 393-402, in Proceedings of the Fifth International Bat Research Conference (D. E. Wilson y A. L. Gardner, eds.) Texas Tech Press, Lubbock, 434 pp.
- Timm, R. M. y J. Mortimer. 1976. Selection of roost sites by Honduran white bats, *Ectophylla alba* (Chiroptera. Phyllostomatidae). *Ecology*, 57:385-389.
- Trune, D. R. y C. N. Slobodchikoff. 1976. Social effects of roosting on the metabolism of the pallid bat (*Antrozous pallidus*). *Journal of Mammalogy*, 57:656-663.
- Tumison, R. 1992. *Plecotus mexicanus*. *Mammalian Species*, 401:1-3.
- Tuttle, M. D. 1975. Population ecology of the gray bat (*Myotis grisescens*): factors influencing early growth and development. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, 36:1-24.
- Tuttle, M. D. y D. E. Stevenson. 1981. *Variation in the cave environment and its biological implications*. Pp. 46-59, in *Cave Gating, a Handbook*, 2ª ed (R. Stitt, ed.). National Speleological Society, Huntsville, E U A.
- Twente, J. W., Jr. 1955. *Some aspects of habitat selection and other behavior of cavern-dwelling bats*. *Ecology*, 36:706-732.
- Vargas, B. 1999. Los murciélagos de Puebla, México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 84 pp.
- Vargas, J. A. 1998. Factores microclimáticos y selección del refugio diurno por murciélagos cavernícolas en Gómez Farías, Tamaulipas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 110 pp.
- Vaughan, T. A. 1959. Functional morphology of three bats. *Eumops, Myotis, Macrotus*. Publications of the

Museum of Natural History, University of Kansas, 12:1-153.

- Vaughan, T. A. 1970. The skeletal system. Pp. 98-138, in *Biology of bats* Vol. I (W. A. Wimsatt, ed.) Academic Press, Nueva York, 406 pp.
- Vaughan, T. A. y T. J. O'Shea 1976. Roosting ecology of the pallid bat, *Antrozous pallidus*. *Journal of Mammalogy*, 57:19-42
- Villa-R, B. 1966. Los murciélagos de Mexico Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 491 pp.
- Vonhof, M. J. y R. M. R. Barclay. 1996. Roost-site selection and roosting ecology of forest-dwelling bats in southern British Columbia *Canadian Journal of Zoology*, 74:1797-1805.
- Warner, R. M. y N. J. Czaplewski. 1984. *Myotis volans*. *Mammalian Species*, 224:1-4
- Whitaker, J. O., Jr. 1998. Life history and roost switching in six summer colonies of eastern pipistrelles in buildings. *Journal of Mammalogy*, 79:651-659
- Wilson, D. E. y R. K. LaVal. 1974. *Myotis nigricans*. *Mammalian Species*, 39:1-3
- Wimsatt, W. A. 1969. Transient behavior, nocturnal activity patterns, and feeding efficiency of vampire bats (*Desmodus rotundus*) under nocturnal conditions. *Journal of Mammalogy*, 50:233-245.
- Winchell, J. M. y T. H. Kunz. 1996. Day-roosting activity budgets of the eastern pipistrelle bat, *Pipistrellus subflavus* (Chiroptera Vespertilionidae). *Canadian Journal of Zoology*, 74:431-441.

10. GLOSARIO

A continuación se definen algunos de los términos más utilizados en este trabajo, con las descripciones que mejor se ajustan a sus fines (cuando la definición fue tomada literalmente de algún autor, se anota la cita entre paréntesis)

Conductancia térmica Parámetro que describe la facilidad que ofrece un material para permitir el flujo de calor a través de él por fenómenos de conducción, bajo un gradiente de temperatura. En los animales este parámetro generalmente es estimado para el tegumento, con el fin de valorar el grado de aislamiento del medio interno con respecto al ambiente.

Cueva Cavidad formada en el substrato rocoso por procesos naturales o antropogénicos, cuyos rasgos más característicos son su estabilidad estructural y microclimática. En este trabajo, y exclusivamente con fines prácticos, el límite inferior de profundidad fue establecido arbitrariamente en ocho metros. Túneles, grietas, minas, canteras abandonadas, grutas y "cuevitas" son agrupados bajo el mismo término.

Endotermia. Condición que presentan los animales cuya temperatura corporal es determinada principalmente por fuentes endógenas de calor (metabolismo). En situaciones de endotermia el animal puede mantener su temperatura corporal elevada y constante independientemente de la temperatura ambiental. Un animal que posee esta capacidad (endotermo) puede mantener toda su vida esta condición (homeotermo) o relajarla bajo ciertas circunstancias (estado de torpor).

Heterotermia. Condición que presentan los animales cuya temperatura corporal es muy variable a lo largo de su ciclo diario o anual. Están incluidos en esta categoría tanto endotermos que entran en torpor o hibernación como los verdaderos poiquilotermos.

Hibernación. Es un estado de torpor profundo que se prolonga por varios días o incluso meses durante el periodo del año más frío y con menor disponibilidad de alimento.

Hipotermia Situación en la que un homeotermo presenta una drástica caída en su temperatura corporal que no ocurre bajo condiciones normales (generalmente se presenta cuando la temperatura ambiental disminuye repentinamente) De manera típica, el animal hace lo posible por mantener su temperatura corporal elevada y constante, hasta que finalmente su capacidad llega al límite y la temperatura corporal cae; el animal no puede recalentarse a menos que el calor provenga de una fuente externa (Lyman *et al* 1982)

Homeotermia Condición que presentan los animales que consiguen mantener su temperatura corporal

término *torpor* es utilizado en un sentido amplio, de manera que la hibernación es considerada una extensión del estado de torpor (e.g. Geiser y Ruf 1995). Bajo este concepto, el torpor puede ocurrir durante algunas horas, días o meses en cualquier época del año. Se hablará de torpor profundo cuando la temperatura corporal supere por 1-3°C a la temperatura ambiental (p. ej. *vespertilionidos*), y de torpor ligero cuando el diferencial de temperatura sea de 10°C o más (p. ej. algunos *molósid*os).

Zona de oscuridad Dentro de una cueva, es la zona más profunda en la cual la penetración de luz es nula

Zona de penumbra. Es la parte más cercana a la entrada de una cueva, en la cual la luz exterior permite observar en intensidades variables el piso, paredes y techo.

Zona intermedia. Es la parte de la cueva localizada entre las zonas de penumbra y de oscuridad. En la práctica, esta zona fue distinguida por la penetración parcial de una luz tenue en piso y paredes, pero no en el techo. En esta zona, los murciélagos perchando en el techo se encontraban virtualmente en la oscuridad

Zona termoneutra. Es el intervalo de temperaturas ambientales dentro del cual un endotermo es capaz de mantenerse en normotermia con el nivel más bajo de metabolismo, es decir, gastando el mínimo de energía.

APÉNDICE I

Características generales de las 18 cuevas estudiadas. Los números de las especies y los tipos de vegetación corresponden a las etiquetas que aparecen en los cuadros 1 a 4 del texto.

Nombre de la cueva	Tipo de vegetación	Tipo de roca	Longitud total (m)	Temperatura promedio (°C)	Humedad prom. (%)	No de especies	Especies que la utilizan como refugio
La Ahorcada	MX	arenisca	25	26.4	48.1	2	1, 15
Lencho Diego I	MX-BTC	arenisca-mica	14	26.3	48.0	3	1, 8, 10
Lencho Diego II	MX-BTC	arenisca-mica	35	27.9	47.5	2	1, 6, 10
San Gabriel	MX	conglomerado	9.5	25.8	47.0	2	1, 10
La Organera	MX	arenisca-metamórfica	15	21.5	59.6	1	8
San Lorenzo I	MX	arenisca	150	13.2	79.7	4(*)	11, 19, 20, 22, *(2, 25, 27)
San Lorenzo II	MX	arenisca	100	17.6	86.0	1	19
El Jardín	BTC	conglomerado	14	26.4	56.1	3	1, 7, 15
Piedra Encapnada	BTC	conglomerado	8	29.9	69.4	2	1, 7
Tzinacanoctoc	BTC	arenisca	220	33.2	60.3	6	2, 3, 4, 5, 6, 10
Caidenti I	BC	arenisca	41	8.3	87.2	2	18, 22
Caidenti II	BC	arenisca	44	5.9	65.6	2	18, 22
Caidenti III	BC	arenisca	30	8.0	86.6	2	18, 22
Huiliupan	BC	arenisca	76	7.7	91.5	4	18, 20, 22, 23
La Garita	BMM	arenisca-caliza	500	19.8	98.7	8	4, 9, 12, 13, 15, 16, 21, 22
C. del Charro	BMM	caliza	30	21.0	93.8	4	12, 16, 21, 22
Karmida	BMM	lodolita	67	21.9	95.3	6	2, 4, 10, 15, 16, 17
Las Vegas	BTP	arenisca	254	21.6	98.5	11(**13)	2, 4, 9, 10, 13, 14, 15, 16, 17, 21, 22, ***(24, 26)

* Especies observadas en la Cueva de San Lorenzo I durante 1999 (fuera de los muestros regulares).

** Especies que fueron reportadas por Medellín y López-Forment (1986) para la Cueva de las Vegas pero que no pudieron ser observadas en este trabajo.

Registros máximos, mínimos y promedios de temperatura (°C) de las 18 cuevas estudiadas. Se presentan los datos anuales y por estación del año (las mediciones fueron tomadas exclusivamente en los sitios ocupados por los murciélagos; se incluyen mediciones diurnas y nocturnas).

Nombre de la cueva	Primavera			Verano			Otoño			Invierno			Anual		
	Min.	Máx.	Prom.	Min.	Máx.	Prom.	Min.	Máx.	Prom.	Min.	Máx.	Prom.	Min.	Máx.	Prom.
La Ahorcada	24.5	35.0	28.1	26.0	28.0	27.2	24.3	27.2	25.3	20.9	28.8	25.7	20.9	35.0	26.4
Lencho Diego I	23.4	30.5	26.9	23.0	28.7	26.9	23.2	27.8	26.0	20.8	30.2	25.2	20.8	30.5	26.3
Lencho Diego II	25.2	37.5	28.6	26.5	30.0	28.2	25.8	28.7	27.7	23.4	31.2	27.3	23.4	37.5	27.9
San Gabriel	24.5	35.2	27.9	27.5	32.0	29.2	24.4	27.5	25.7	18.6	26.0	21.5	18.6	35.2	25.8
La Organera	19.2	25.2	22.1	21.5	26.5	23.7	21.0	23.5	21.8	15.0	23.1	19.4	15.0	26.5	21.5
San Lorenzo I	10.9	17.1	13.4	13.5	18.0	15.3	15.2	17.4	16.4	4.9	15.5	11.2	4.9	18.0	13.2
San Lorenzo II	15.2	19.3	16.8	18.2	20.0	19.2	18.8	19.7	19.3	***	***	***	***	15.2	20.0
El Jardín	24.2	31.6	26.6	27.8	33.2	29.7	25.2	28.0	26.5	20.4	26.5	22.8	20.4	33.2	26.4
Piedra Encampanada	27.5	33.5	30.3	29.8	32.5	31.0	28.2	31.0	29.6	26.7	30.9	28.5	26.7	33.5	29.9
Tzinacanoctoc	27.4	35.4	33.1	30.0	35.0	33.2	29.2	35.5	33.0	26.3	37.0	33.4	26.3	37.0	33.2
Caideni I	6.5	11.0	8.7	6.9	9.2	7.5	7.1	9.4	8.0	6.3	10.6	8.1	6.3	11.0	8.3
Caideni II	4.6	7.3	6.1	6.2	11.3	8.5	7.0	9.7	8.3	1.6	7.4	4.0	1.6	11.3	5.9
Caideni III	7.2	9.5	8.0	6.2	8.7	7.4	7.8	9.3	8.6	6.3	10.6	8.3	6.2	10.6	8.0
Huitlapan	6.2	11.6	8.7	7.3	10.0	8.3	7.1	9.3	8.0	2.5	8.1	5.8	2.5	11.6	7.7
La Garita	18.4	20.4	19.7	20.0	21.5	20.3	18.8	21.1	20.1	16.9	21.5	18.8	16.9	21.5	19.8
C. del Charro	18.8	25.7	23.2	21.0	29.8	25.2	20.0	23.3	21.6	12.5	18.0	15.2	12.5	29.8	21.0
Karmida	20.2	24.9	23.0	21.5	23.5	22.2	20.5	22.9	21.7	17.0	23.6	21.1	17.0	24.9	21.9
Las Vegas	17.5	23.8	21.5	21.0	28.5	24.8	19.2	24.8	22.9	15.7	22.2	18.7	15.7	28.5	21.6

Registros máximos, mínimos y promedios de humedad relativa de las 18 cuevas estudiadas. Se presentan los datos anuales y por estación del año (las mediciones fueron tomadas exclusivamente en los sitios ocupados por los murciélagos; se incluyen mediciones diurnas y nocturnas).

Nombre de la cueva	Primavera			Verano			Otoño			Invierno			Anual		
	Min.	Máx.	Prom.	Min.	Máx.	Prom.	Min.	Máx.	Prom.	Min.	Máx.	Prom.	Min.	Máx.	Prom.
La Ahorcada	10.0	51.0	31.6	34.5	60.7	52.9	64.0	78.5	70.5	27.3	62.0	49.5	10.0	78.5	48.1
Lencho Diego I	10.0	50.1	31.1	42.0	68.5	56.6	69.5	84.0	76.2	25.8	68.2	47.9	10.0	84.0	48.0
Lencho Diego II	10.0	52.3	33.2	39.0	67.5	51.4	62.0	84.5	70.1	30.2	65.0	48.4	10.0	84.5	47.5
San Gabriel	10.0	62.0	25.1	44.5	75.0	55.0	72.5	85.0	77.2	35.8	58.0	49.7	10.0	85.0	47.0
La Organera	33.0	66.0	48.3	43.0	73.0	58.0	70.5	91.8	84.1	52.1	72.8	59.9	33.0	91.8	59.6
San Lorenzo I	55.4	100	79.1	65.5	85.5	75.0	90.0	98.5	95.9	65.3	93.7	79.7	55.4	100	79.7
San Lorenzo II	80.4	94.5	87.7	60.5	84.5	74.4	93.5	97.5	95.5	****	***	***	60.5	97.5	86.0
El Jardín	18.0	51.5	38.8	25.5	75.5	54.2	85.8	98.5	90.6	31.7	85.4	62.4	18.0	98.5	56.1
Piedra Encampanada	32.5	96.5	59.2	47.5	77.5	59.9	88.9	100	96.6	57.0	87.6	71.5	32.5	100	69.4
Tzinacanostoc	31.5	66.5	52.2	51.0	83.0	64.0	52.0	99.0	73.1	46.6	86.5	59.9	31.5	99.0	60.3
Caideni I	72.7	97.7	84.8	84.5	100	89.8	94.5	100	98.0	70.8	95.4	84.8	70.8	100	87.2
Caideni II	45.4	72.5	58.1	77.1	90.3	83.3	95.5	100	97.6	51.0	71.5	60.8	45.4	100	65.6
Caideni III	75.4	94.4	85.2	75.7	90.2	85.3	97.0	100	98.3	71.1	95.4	85.1	71.1	100	86.6
Huitlapan	67.7	99.8	85.2	80.0	100	93.0	86.5	100	95.3	82.9	100	96.6	67.7	100	91.5
La Garita	92.5	100	99.4	99.6	100	99.9	100	100	100	86.5	100	95.2	86.5	100	98.7
C. del Charro	61.0	100	84.4	96.1	100	98.8	100	100	100	63.3	100	92.6	61.0	100	93.8
Karmida	81.8	100	91.8	90.0	100	96.6	100	100	100	70.5	100	95.0	70.5	100	95.3
Las Vegas	77.0	100	99.3	88.3	100	98.7	100	100	100	69.9	100	97.2	69.9	100	98.5

APÉNDICE II

Mapas topográficos (en planta) de las 18 cuevas estudiadas. En cada mapa se indica la dirección del norte y la escala.

SÍMBOLOS



Entrada



Túnel no explorado



Pendiente



Pendiente abrupta



Chimenea



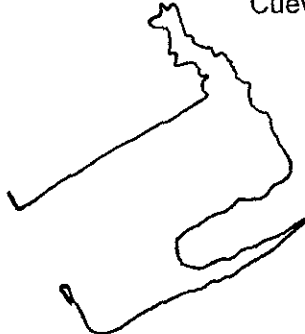
Túneles sobrepuestos



Lencho Diego II



Cueva de la Ahorcada

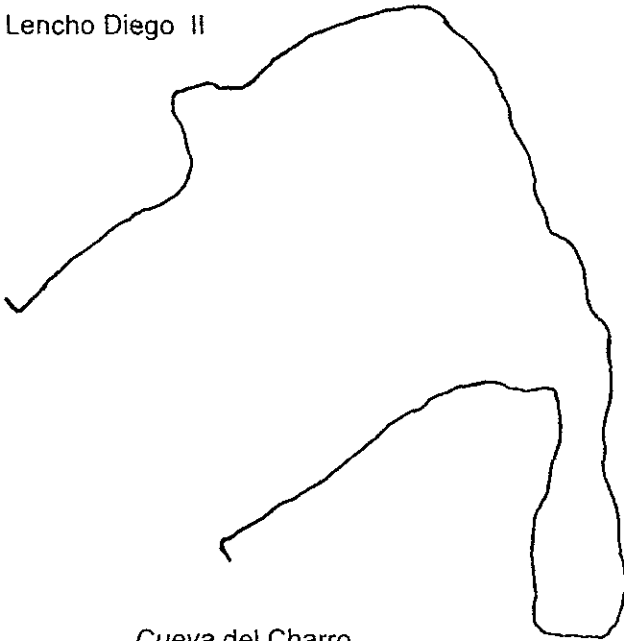


Lencho Diego I

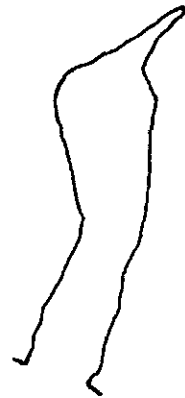


Piedra Encampanada

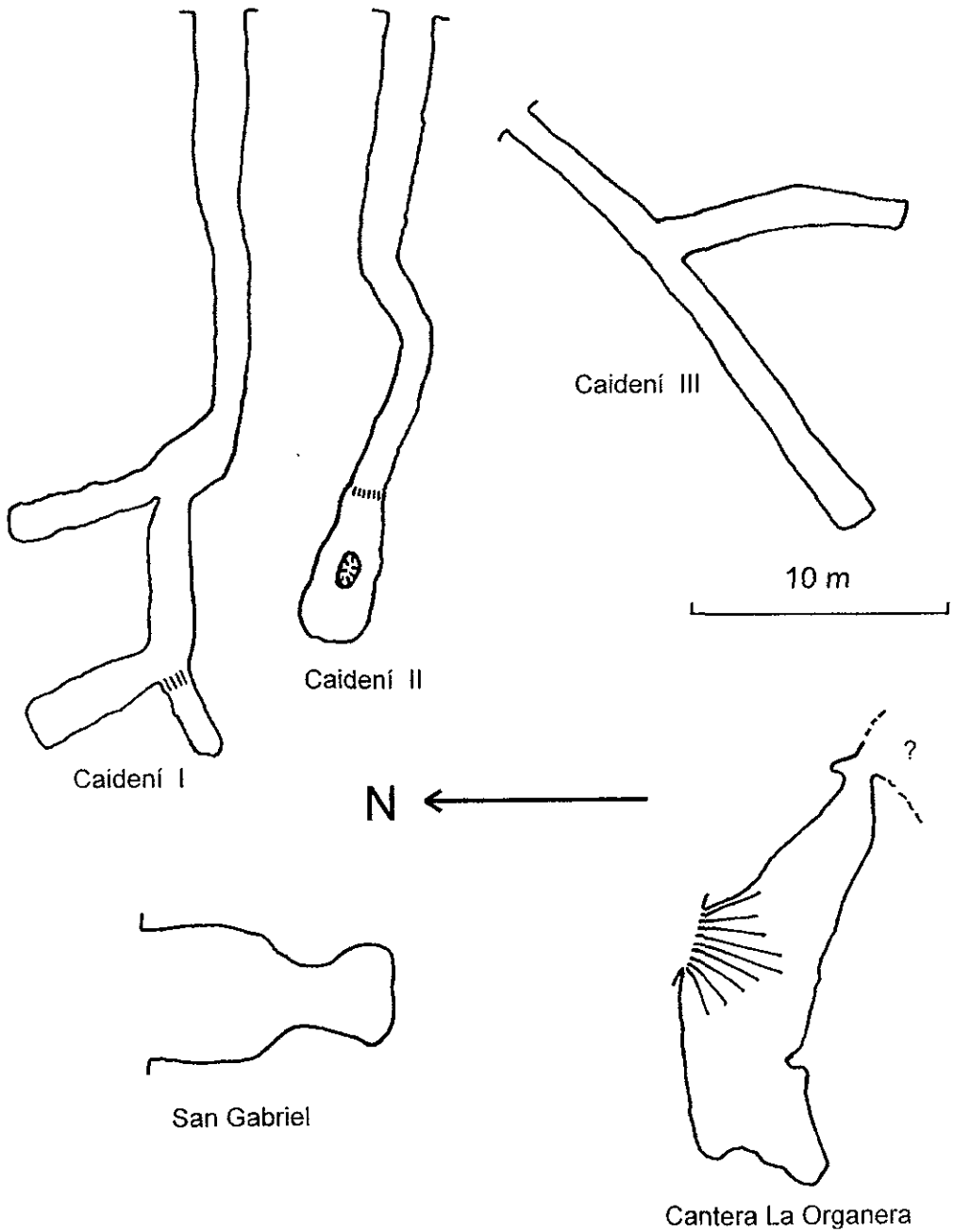
10 m

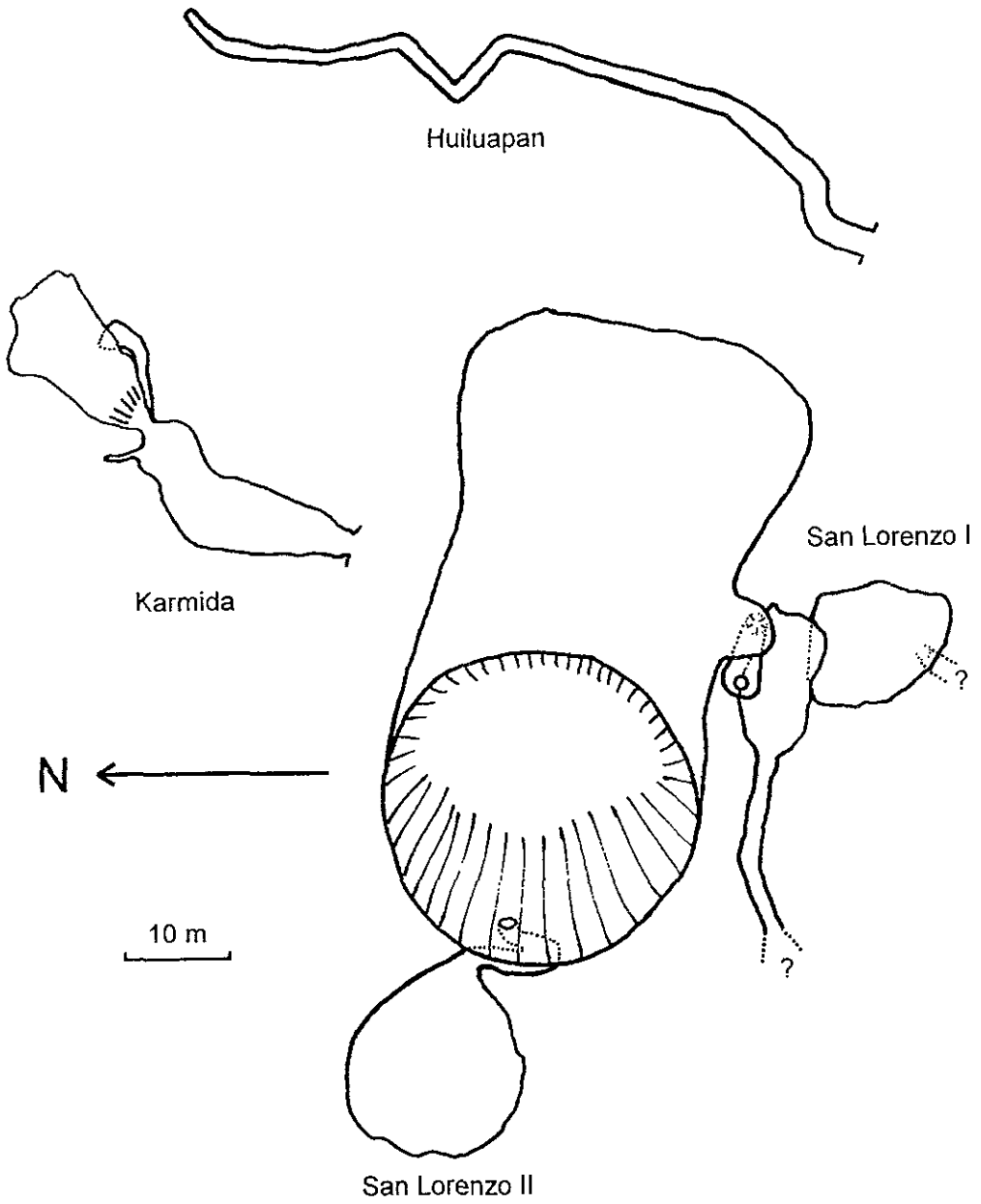


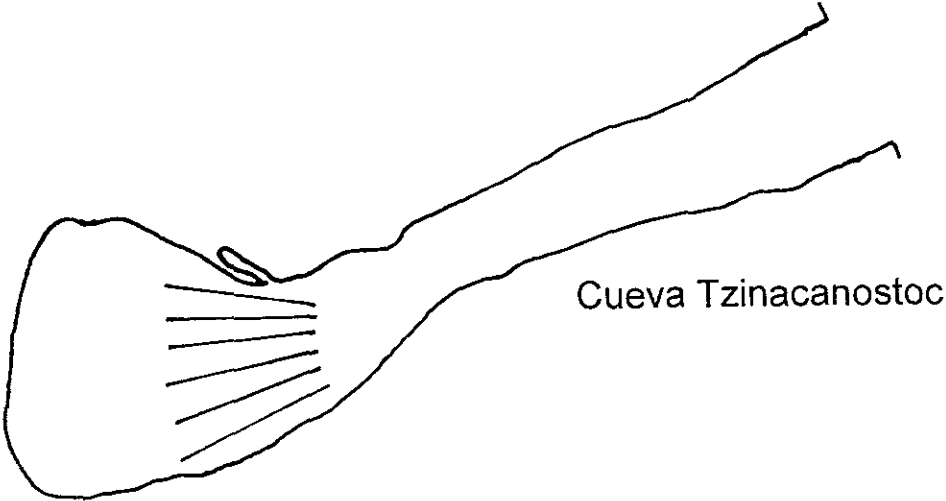
Cueva del Charro



Cueva del Jardín







10 m

