



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**Efecto de la perturbación del hábitat en la
comunidad de murciélagos insectívoros de
selva baja caducifolia**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
**MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

CARMEN LORENA OROZCO LUGO

DIRECTOR DE TESIS: DR. HÉCTOR TAKECHI ARITA WATANABE

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 2007



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.

AGRADECIMIENTOS

Al CONACyT: por el apoyo otorgado para la realización de los estudios de Maestría, mediante la beca con No. de registro: 158263.

A la DEGEP de la UNAM: por el apoyo otorgado durante los estudios de Maestría mediante el apoyo de complemento de beca.

Al Dr. David Valenzuela, investigador responsable del proyecto de investigación J3490-V "Mastofauna de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos: Diversidad, Patrones Espacio-Temporales y Conservación", apoyado por CONACYT. Dentro del cual se obtuvo el financiamiento para la realización del trabajo de campo del presente documento.

A los doctores: Héctor T. Arita Watanabe, Antonio Guillen Servént y Rodolfo Dirzo Minjarez, por todo el apoyo y valiosa asesoría, en el desarrollo de este trabajo de tesis.

DEDICATORIA

A **Bruno**, mi vida e ilusión esta completa en tu mirada. A tus ojos-semillas, a tu voz tan clara, porque tu vida seguirá siendo la mía.

A **David** (mi Hombre -Dragón): “Todo lo que es esencial en la vida se hace en la intimidad, todo lo que es esencial a los seres humanos siempre está en una dimensión de la ternura, de la sensibilidad, del recogimiento” Jordi Savall

A **José Luis Lugo** (mi padre): de nuevo a ti, pues mi vida sigue siendo tu vida y mis pasos siguen la senda que trazaste con tu inmenso cariño.

A mi hermano **Ricardo**, gran compañero de animo inquebrantable, espero que siempre estés a mi lado, como yo estaré al tuyo.

A **Zotz**, por la obscuridad y las selvas, por tus hermosas voces nocturnas, por el caleidoscopio de tus rostros y la agilidad de tus vuelos, por seguir siendo un misterio y así dejarme creer en la magia.



AGRADECIMIENTOS

A Héctor Arita, por aceptar dirigir esta tesis, por toda la ayuda, el apoyo, por ser un gran maestro y de manera especial, gracias por la amistad.

A Toni, por enseñarme mucho de lo que se acerca de los murciélagos insectívoros, por toda la ayuda en el campo, por la ayuda en el laboratorio. Gracias por tu amistad, sin ti este trabajo no sería lo que hoy es. A Caro su por todo.

A David y Néstor, definitivamente ustedes fueron la clave para que terminara la tesis. Ché Néstor, tu ayuda con los análisis fue invaluable para mí. David este proyecto es una pieza de tu proyecto mas grande, gracias por confiar en que yo podía hacer esta parte, gracias por el trabajo de campo compartido y todos los buenos momentos de chamba interminable. Gracias a ambos, por ser dos de mis mejores amigos.

A los miembros del jurado, Julio Campo, y Víctor Sánchez- Cordero, por su tiempo y los invaluable comentarios para enriquecer y mejorar este trabajo.

Al personal administrativo y académico del CEAMISH, al SITAUAEM (por el apoyo para la impresión de las tesis).

A Fabricio, Jonathan, Edna, Melisa, Aldo, Edith, Karla, Sandra y demás ayudantes en el trabajo de campo y de laboratorio, gracias por su ayuda!!.

A Goyo Rendón, que para la chamba de campo vale por tres!!, muchas gracias por toda la ayuda y por dejarnos estar en tu casa en Quilamula cuando fue necesario.

A Marcela Osorio, Cristina Martínez y Raúl Alcála, por sus comentarios, por su alegría y apoyo para que terminara este trabajo y lo mas importante, gracias por lo que he aprendido junto a ustedes.

A Kathy Renton, Nacho Iñiguez, Ella Vázquez, Jorge Ortega y Cuahutemoc Chavéz por las platicas y comentarios acerca de este trabajo.

A Arturo Becerra y Pati Novoa (mi otra maravillosa amiga): por que siempre me han ofrecido su ayuda, porque definitivamente les di mucha lata cuando tomaba clases !!!!, pero sobre todo por la estupenda amistad que me ofrecen!!!

A Martín Cadena, Andrew Rhodes, Tamia Huc, Amantina Lavallo, Edith Rivas, por la compañía en el trabajo de campo, por toda la chamba que compartimos sobre sus tesis y por siempre preguntar : pa´cuando el examen?

A Luis Gerardo Avila y Alejandro Palacios por la invaluable ayuda en el trabajo de campo, por la amistad y el cariño compartido hacia los murciélagos.

A Gerardo Rodríguez, por la ayuda en el campo, por toda la lata que le di en algún momento con esta tesis!!!!

A Alejandra de León, por ser la mejor amiga y hermana que yo pudiera tener, gracias por estar cerca cuando lo he necesitado.

Ale, Martín, Caro, Andrew, Tamia, Manti, LB, Artur, Pati, Mariana : gracias por su confianza y por dejarnos (a Bruno, a mi y a David) estar presentes en sus vidas, es el mejor regalo que tenemos de Ustedes.

A mi hermano Ricón: gracias por que me ayudaste en el trabajo de campo de esta tesis. A mi Mama por su apoyo y entusiasmo con esta tesis.

A mis sobrinos Gustavo y Minerva por ser, además de Bruno los mejores regalos que me ha dado la vida. A Giselle y Gustavo gracias por estar ahí y cuidar de mis sobrinos (Gus y Mine).

A mi abuelita Carmen por su amor.

A Ariadna, gracias por tu cariño, gracias por tu presencia.

David , muchas cosas por decir en relación a esta tesis, pero creo que al agradecerte por ser mi compañero de vida las menciono todas de una vez.

Bruno (Batman Dark-Under), gracias por tu entusiasmo con los murciélagos y mi trabajo. Gracias por tu comprensión cuando compartí poco tiempo contigo, pues tenía que terminar esta tesis; espero alguna vez entender como funciona tu bella cabeza, tu hermoso mundo, soy inmensamente feliz de formar parte de el, quiero poder tomarte siempre de la mano y caminar a tu lado, como tu dices " juntos".



CONTENIDO

1.- Resumen	1
2.- Abstract	3
3. Introducción general	5
4. Capitulo 1. Descripción de los llamados de ecolocación de murciélagos insectívoros aéreos de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México	12
5.- Capitulo 2. Activity patterns of insectivorous bats at mexican tropical dry forest, Morelos, Mexico	38
6. Capitulo 3. Variación espacio-temporal en la actividad de murciélagos insectívoros en una selva seca del centro de México	76
7. Conclusiones generales	108
8.- Anexo. Revisión bibliográfica de los hábitos alimentarios de las especies de murciélagos insectívoros presentes en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla	112



RESUMEN

En este trabajo usé la detección de los llamados de ecolocación de los murciélagos insectívoros, como una herramienta para estudiar el uso del hábitat de este grupo de quirópteros en la selva seca del sur del estado de Morelos, México. Dividí este trabajo en tres partes, en la primera describo los llamados de ecolocación de algunos de los murciélagos insectívoros de la zona de estudio, procedimiento necesario cuando se emplean los llamados para la identificación sonora de especies. Identifiqué positivamente 5 especies y dos fonotipos.

Para las dos siguientes partes, establecí transectos de 2 km de longitud en dos microhábitats (laderas y cañadas) de sitios de selva seca perturbados (presencia de ganado, sotobosque escaso, abundancia de pastos, estructura arbórea homogénea y poco densa, cobertura escasa y tierras de cultivo) y no perturbados (con las características inversas a las descritas para sitios perturbados) en la zona central de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (REBIOSH). En dichos transectos llevé a cabo grabaciones de los ultrasonidos de los murciélagos por dos horas a partir de la puesta de sol, en varias ocasiones de muestreo, tanto en la época seca y como en la lluviosa.

A través de las grabaciones pudimos identificar 5 especies: *Balantiopteryx plicata*, *Pteronotus parnelli*, *P. davyi*, *P. personatus* y *Mormoops megalophylla*. El resto de los llamados de ecolocación que se grabaron en la zona, fueron asignados a dos grandes fonotipos, el de los Vespertilionidos o el de los Molosidos, esto con base en las características generales del arreglo de los componentes de frecuencia modulada o frecuencia constante, la duración, intervalo y frecuencia de los pulsos.

Analicé las grabaciones de los ultrasonidos con el programa Bat Sound, cuantificando la actividad de cada especie o fonotipo en periodos de un minuto de duración. Posteriormente analicé el patrón de actividad temporal para cada especie o fonotipo por medio de un procedimiento combinado de análisis, basado en la evaluación general y específica del solapamiento de nicho y en un modelo aditivo generalizado con estimación integrada de suavización, donde se compara la actividad relativa respecto al tiempo.

Para analizar si existía variación de la actividad de las especies entre sitios o temporadas, use un ANOVA protegido con efecto de bloque en el que microhábitat (ladera vs. cañada) se anidó a condición de perturbación (perturbado vs. no perturbado).

Mis resultados indican que las especies y fonotipos de la REBIOSH muestran diferentes patrones de actividad en el tiempo. Considero que en sitios de selva seca como el estudiado, la segregación de la actividad en el eje temporal, es una forma de partición de recursos entre las especies de murciélagos que contribuye de manera importante a la estructuración de las comunidades de murciélagos. Mis resultados indican que no existen diferencias significativas de la actividad general de los murciélagos entre los sitios perturbados y los no perturbados pero también que las cañadas son un ambiente importante para este grupo de quirópteros, pues en ellas concentran buena parte de su actividad. La perturbación de la vegetación, tiene o tendrá poco impacto sobre la comunidad de murciélagos insectívoros, en tanto no impacte de manera más intensa o destruya las

cañadas. Al comparar la actividad de los murciélagos entre temporadas, encontré que algunas especies aumentaron de manera significativa su actividad durante la temporada de lluvias y otras tuvieron mayor actividad en la temporada seca, esto probablemente debido a movimientos altitudinales de los individuos de las especies.

Adicionalmente, otro resultado relevante de mi trabajo fue el que la actividad del murciélago *Pteronotus parnellii*, parece no variar estacionalmente, ni diferir entre microhábitats y tampoco verse afectada por la perturbación, lo que contradice la consideración generalizada de que esta especie es un especialista que forrajea exclusivamente en ambientes estructuralmente cerrados o complejos.

Mi trabajo es el primer reporte detallado de los patrones de actividad temporal de las especies de murciélagos considerados. Para avanzar en el estudio de los murciélagos insectívoros en selvas secas como la estudiada y explorar a mayor profundidad las implicaciones de la segregación temporal en la estructuración de las comunidades de murciélagos neotropicales, es importante completar las bibliotecas con las firmas sonoras de las especies que se encuentran en estos ambientes.

ABSTRACT

In the present study I used the ultrasound detection of insectivorous bats as a tool to study their habitat use patterns in a tropical dry forest in the south of Morelos state, México. I divide this study in three parts; in the first I describe the echolocation calls of some of the insectivorous bats present in the study zone, a needed procedure when ultrasound calls are used to achieve a sonorous identification of species. I was able to identify 5 species and two phonotypes.

To do the rest of the study, described in the following two parts, I established transects of 2 km in length in two microhabitats (slopes and arroyo forest – strips of vegetation along main water drainages-) within sites disturbed (more cattle activity, higher abundance of grasses, a scarcer underforest vegetation, a more homogeneous tree structure, lower tree density, lower tree cover and more agricultural land) and undisturbed (with opposite characteristics than previously described) in the central area of the Sierra de Huautla Biosphere Reserve (SHBR). I walked the transects for two hours starting on sunset, recording ultrasounds of insectivorous bats, in several sampling occasions, during the dry and the rainy seasons.

Through these recordings I was able to identify 5 species: *Balantiopteryx plicata*, *Pteronotus parnelli*, *P. davyi*, *P. personatus* and *Mormoops megalophylla*. The rest of the ultrasounds recorded were assigned to two coarse phonotypes, based on general characteristics of calls: the arrangement of the components of frequency modulated or constant, the total duration, the interval and the pulse frequency.

I analyzed the ultrasound recordings with the software Bat Sound, calculating the activity of each species or phonotype in one minute periods. Then to determine the temporal distribution of the activity of bats, I followed a combined analysis protocol, based in a general and specific niche overlap analysis and a generalized additive model (GAM) with integrated smoothness estimation to explore differences in the activity patterns in time between species or phonotypes.

To determine if the activity patterns of species or phonotypes differed between sites or seasons, I used a ANOVA approach with block effect, where microhabitat (slope vs. cañada) was nested to site (disturbed or undisturbed).

My results indicate that the species and phonotypes of insectivorous bats at the SHBR present different patterns of activity in time. I consider that in sites of tropical dry forests, as those studied, the temporal segregation of activity in the time axis is a way of resource partition between bat species, that can have an important contribution to the structuration of bat communities. My results show that there are no differences in the activity of insectivorous bats between disturbed and undisturbed sites of tropical dry forests, but also show that the arroyo forest are a very important environment for this group of chiropterans, since on this micro habitat is concentrated a high proportion of their activity.

Therefore, the disturbance of the vegetation has or will have low impact on the insectivorous bat community as long as the arroyo forest are not more intensely affected or deforested. When comparing the activity of bats between seasons, I found that some species increased significantly their activity in the studied sites during the rainy season and that some

other species followed the opposite pattern. This can be related to altitudinal movements of the species tracking their needed resources.

Additionally, another relevant result of my study was to found that the activity of the bat *Pteronotus parnelli*, seems to not differ between seasons or to be affected by the disturbance of the vegetation, contradicting the general consideration that this species is a specialist adapted to forage exclusively on environments closed or complex structurally.

My study is the first detailed report of the activity patterns in time of the studied bat species. To increase the knowledge in the study of the insectivorous bats in tropical dry forests, like the one I studied, and to explore more profoundly the implications of the temporal segregation of activity in the structuration of Neotropical bat communities, it is important to complete the libraries of the sound signatures of the species found in this sort of environments.

INTRODUCCIÓN GENERAL

A partir del empleo de los detectores de ultrasonido (a finales de los años `70), el panorama sobre el estudio de los murciélagos insectívoros cambió de manera radical (Griffin 2001, Griffin 2002, Fenton 2002), ya que se empezaron a obtener datos ecológicos que antes eran inaccesibles con los métodos convencionales, como las redes de niebla.

El empleo de esta técnica ha sido amplio en Estados Unidos, algunos países Europeos y Australia, en parte, porque en estas regiones fue donde se desarrolló la tecnología de la detección ultrasónica, pero también porque su uso requiere del entrenamiento para la obtención, análisis e interpretación de los datos, además de ser un equipo costoso.

Aun cuando esta tecnología esta basada de supuestos que han sido reconocidos por muchos científicos especializados en el tema (Gannon y Sherwin 2002, Limpens y Mccracken 2002) su utilización se ha vuelto accesible y es vista como una técnica necesaria y complementaria en cualquier estudio ecológico que trate sobre todo, de los murciélagos insectívoros (Kunz y Brock 1975, Kalko y Handley 2001).

Para el neotrópico son escasos, en comparación con otras regiones, los trabajos que utilizan la detección ultrasónica para obtener información ecológica de los murciélagos. Hasta ahora para algunas especies se ha descrito la estructura de los llamados de ecolocación y las diferencias que permiten reconocerlos a nivel de especie, lo que facilita la identificación posterior por medio del llamado (Novick 1962, Novick 1963, O'Farrell y Miller 1997, Fenton *et al.* 1999a, Ibáñez *et al.* 1999, Kössl *et al.* 1999, O'Farrell y Miller 1999, Ibáñez *et al.* 2002, Rydell *et al.* 2002, , Macías *et al.* 2006). Otros trabajos relacionan la diversidad de los sonidos de ecolocación, con diferentes grados de complejidad estructural en la vegetación (Kalcounis-Rúppell *et al.* 2003), o utilizan la detección ultrasónica como una

metodología complementaria a las redes de niebla, para hacer inventarios de riqueza (Ochoa *et al.* 2000), estudiar el uso que algunas especies dan a determinados ambientes (como cuerpos de agua o luces urbanas), o medir la actividad en refugios (Bowles *et al.* 1990, Fenton *et al.* 2001). Fenton *et al.* (1999b) relacionan la dieta de murciélagos insectívoros, con el llamado de ecolocación y comportamiento de forrajeo, utilizando este método.

Para una gran cantidad de murciélagos neotrópicales la información disponible es escasa: para algunas especies solo se cuenta con la descripción de las mismas (e.g. para algunas especies del genero *Rhogeessa* sp.), de igual manera no contamos con suficientes estudios sobre los hábitos alimentarios de los murciélagos insectívoros que tiene distribución neotropical. En el otro extremo, la información de aspectos ecológicos como los patrones de actividad espacio-temporal y de uso de hábitat, así como los factores que los determinan o influyen, tienen grandes huecos de información.

Dado lo anterior, este trabajo empleó la detección de los llamados de ecolocación de los murciélagos insectívoros, como una herramienta para estudiar el uso del hábitat de este grupo de quirópteros en la selva seca del estado de Morelos, México. Este tipo de vegetación es representativa del neotrópico, tanto por su extensión (histórica) como por la gran cantidad de personas que la habitan y aprovechan sus recursos, además se ha identificado como prioritario en el estudio de los murciélagos (Mickleburgh *et al.* 2002) ya que se encuentra altamente amenazado y tiene índices tan altos de deforestación (1.4% anual en algunas regiones; Trejo y Dirzo 2000) como las selvas lluviosas.

Esta trabajo se dividió en tres capítulos y un anexo; cada capítulo tiene un formato independiente, ya que así está planeada su publicación, el anexo sirvió de apoyo en el desarrollo de los capítulos 2 y 3; en cada uno de ellos se retoman o incorporan partes de este anexo que resultaron relevantes para apoyar el tema específico que tratan.

En el primer capítulo se describen los llamados de ecolocación de algunos de los

murciélagos insectívoros de la zona de estudio, procedimiento necesario cuando se emplean los llamados para la identificación sonora de especies, así ese capítulo es la base operativa para el desarrollo de los dos capítulos siguientes.

En el segundo capítulo se estudian las diferencias de los patrones de actividad temporal entre las especies de murciélagos insectívoros de Sierra de Huatla, en el contexto de su posible relevancia en la estructuración ecológica de las comunidades de murciélagos neotropicales.

El tercer capítulo trata sobre los efectos que los cambios estacionales (muy marcados en las selvas secas), la perturbación de la vegetación y las diferentes condiciones micro ambientales entre laderas y cañadas, tienen sobre la variación de la actividad de las especies de murciélagos estudiadas.

Dado que cada capítulo está escrito de manera independiente se incluye una conclusión general donde se exponen los alcances del trabajo, así como las nuevas interrogantes que plantea y posibles formas de abordarlas.

Por último, se incluye un anexo donde se hace una revisión bibliográfica de los hábitos alimentarios de las especies que forman la comunidad de murciélagos insectívoros del área de estudio. La mayoría de los trabajos revisados son de poblaciones de murciélagos que habitan zonas templadas en nuestro continente, principalmente en Estado Unidos, ya que como se menciono anteriormente, este tipo de información para la mayoría de las especies que habitan nuestro país, sean migratorias o residentes es escasa.

LITERATURA CITADA

- Bowles J.B., P.D. Heideman y K. R. Erickson. 1990. Observation on six species of free-tailed bats (Molossidae) from Yucatan, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 35:151-157.
- Fenton M.B., J. Rydell, M.J. Vonhof, J. Eklöf y W.C. Lancaster. 1999 (a). Constant-frequency and frequency-modulate components in the echolocation calls of three species of small bats (Emballonuridae, Thyropteridae, and Vespertilionidae. *Canadian Journal of Zoology*, 77:1891-1900.
- Fenton M.B., J.O. Whitaker Jr., M. J. Vonhof, J.M. Waterman, W.A. Pedro, L.M.S. Aguiar, J. E. Baumgarten, S. Bouchard, D. M. Faria, C. V. Portfors, N.I.L. Rautenbach, W. Scully y M. Zortea. 1999 (b). The diet of bats from Southeastern Brazil: the relation to echolocation and foraging behaviour. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16: 1081-1085.
- Fenton M.B., E. Bernard, S. Bouchard, L. Hollis, D.S. Johnston, C.L. Lausen, J. M. Ratcliffe, D. K. Riskin, J.R. Taylor y Zigouris. 2001. The bat fauna of Lamanai, Belize: roosts and trophic roles. *Journal of Tropical Ecology*, 17:511-524.
- Fenton, M.B. 2002. Bay natural history and echolocation. En: *Bat echolocation research: tools, techniques and analysis*. (Ed.) Brigham, R.M.; E. K.V. Kalko; G. Jones; S. Parsons; H.J.G.A. Limpens. Bat Conservation International.
- Gannon, W.L. y R.E. Sherwin. 2002. Are acoustic detectors a 'silver bullet' for assessing habitat use by bats?. En: *Bat echolocation research: tools, techniques and analysis*. (Ed.) Brigham, R.M.; E. K.V. Kalko; G. Jones; S. Parsons; H.J.G.A. Limpens. Bat

Conservation International.

Griffin, D.R. 2001. Return to the magic well: echolocation behavior of bats and responses of insect prey. *BioScience*, 51:555-556.

Griffin, D.R. 2002. The past and future history of bat detectors. En: Bat echolocation research: tools, techniques and analysis. (Ed.) Brigham, R.M.; E. K.V. Kalko; G. Jones; S. Parsons; H.J.G.A. Limpens. Bat Conservation International.

Ibáñez C., A. Guillén, J. Juste B. y J. L. Pérez-Jordá. 1999 Echolocation calls of *Pteronotus davyi* (Chiroptera: Mormoopidae) from Panama. *Journal of Mammalogy*, 80:924-928.

Ibáñez C., J. Juste, R. López-Wilchis, L. Albuja V. y A. Núñez-Garduño. 2002. Echolocation of three species of sac-winged bats (*Balantiopteryx*). *Journal of Mammalogy*, 83: 1049-1057.

Kalcounis-Rüppell M.C., T.J. Brown, P.T. Handford y R.A. Ojeda. 2003. Preliminary notes on bat activity and echolocation in northwestern Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 10: 331-339.

Kalko, E.K.V. y C.O. Handley, Jr. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology*, 153:319-333.

Kössl M., E. Mora, F. Coro y M. Vater. 1999. Two-toned echolocation calls from *Molossus molossus* in Cuba. *Journal of Mammalogy*, 80:929-932.

Kunz, T.H. y C.E. Brock. 1975. A comparison of mist nets and ultrasonics detectors for

monitoring flight activity of bats. *Journal of Mammalogy*, 56:907-911.

Limpens, H.J.A. y G.F. Maccracken. 2002. Choosing a bat detector: theoretical and practical aspects. En: *Bat echolocation research: tools, techniques and analysis*. (Ed.) Brigham, R.M.; E. K.V. Kalko; G. Jones; S. Parsons; H.J.G.A. Limpens. Bat Conservation International.

Macias, S. E. C. Mora, y A. García. 2006. Acoustic identification of mormoopid bats a survey during the evening exodus. *Journal of Mammalogy*, 87:324-330.

Mickleburgh, S.P., A. M. Hutson y P. A. Racey. 2002. A review of the global conservation status of bats. *Oryx*, 36:18:34.

Novick A. 1962. Orientation in neotropical bats. I. Natalidae and Emballonuridae. *Journal of Mammalogy*, 43:449-455.

Novick, A. 1963. Orientation in neotropical bats. II Phyllostomatidae and desmodontidae. *Journal of Mammalogy*, 44: 44-56.

O'Farrell M.J., y B. W. Miller. 1997. A new examination of echolocation calls of some neotropical bats (Emballonuridae and Mormoopidae). *Journal of Mammalogy*, 78:954-963.

O'Farrell M.J. y B.W. Miller. 1999. Use of vocal signatures for the inventory of freee-flying neotropical bats. *Biotropica*, 31: 507-516.

Ochoa G. J., M. J. O'Farrell y B.W. Miller. 2000. Contribution of acoustic methods to the

study of insectivorous bat diversity in protected areas from northern Venezuela. *Acta Chiropterologica*, 2: 171-183.

Rydell J., H.T. Arita, M. Santos y J. Granados. 2002. Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatán, México. *Journal of Zoology*, 257:27-36.

Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94:133-142.

C A P I T U L O 1.- LLAMADOS DE ECOLOCACIÓN DE MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS AEREOS DE SIERRA DE HUAUTLA (MORELOS, MÉXICO)

INTRODUCCIÓN

La ecolocación junto con la capacidad de vuelo, es una de las características biológicas más sobresalientes de los murciélagos; ambas características evolucionaron conjuntamente y permitieron a este grupo de mamíferos explotar el ambiente nocturno, escapando a depredadores (aves rapaces), posibles competidores (aves insectívoras y frugívoras) y a la hipertermia (Speakman 1995). De manera concreta los llamados de ecolocación son utilizados por los murciélagos para orientarse en el vuelo, detectar y capturar presas, así como en vocalizaciones de carácter social; estos llamados son producto de adaptaciones a ambientes específicos, aportando valiosa información para el conocimiento de la biología y ecología de las especies (Arita y Fenton 1997, Neuweiler 2000).

Por lo anterior, las características de los pulsos de ecolocación de los murciélagos, pueden ser utilizados en la identificación de las especies, llegando a ser diagnósticos en buen número de taxa (Fenton *et al.* 1983, Ahlén 1990, O'Farrell *et al.* 1999, O'Farrell y Miller 1999, Parsons y Jones 2000). La detección acústica es una herramienta que ha sido empleada para realizar estudios de monitoreo, censos de actividad y estimaciones de abundancia relativa en murciélagos insectívoros aéreos, ya que el uso de redes de niebla, método tradicional para la captura y registro de este gremio, sub representa a este tipo de murciélagos (Kalko *et al.* 1996, O'Farrell y Gannon 1999).

Uno de los problemas que presenta este método, es la variación de las señales dentro de las poblaciones de una misma especie que se encuentran en distintas regiones geográficas, esta variación se correlaciona con el tamaño corporal y el tipo de hábitat así como las condiciones ambientales, el tipo de presa, la estrategia de forrajeo y la presencia de otros murciélagos (Heller y Helversen 1989, Barclay y Brigham 2004, Ratcliffe *et al.* 2004).

Por lo tanto, aun cuando para una gran cantidad de especies neotropicales ya se han realizado descripciones de los llamados de ecolocación (con diferente grado de detalle), es relevante y necesario, describir los llamados de las especies para la correcta identificación a partir de los sonidos; ya que algunos géneros o familias poseen llamados muy similares entre especies. Esta información representa la base para futuras investigaciones que busquen aumentar la información sobre la biología de las especies o responder a preguntas de carácter ecológico; además representa una valiosa herramienta, para la realización de censos y monitoreo de la actividad de las especies que componen la comunidad de cualquier zona de estudio.

En el presente trabajo se describen los llamados de ecolocación para algunas especies de murciélagos insectívoros aéreos de la Selva Baja Caducifolia de la Sierra de Huautla, Morelos. Estas descripciones tienen como objetivo la discriminación con base en los sonidos, de las diferentes especies presentes en el área, para su posterior utilización en el registro de la actividad de los mismos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Sitio de estudio

La Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (REBIOSH) (Fig. 1) se encuentra al sur del Estado de Morelos, cubre una superficie de 59,030 ha., y tiene un rango altitudinal que va de los 700 a los 2,200 m. La precipitación es del orden de 900 mm anuales y se manifiesta durante el verano, entre junio y principios de octubre, el resto de los meses son representados por la temporada seca del año. El tipo de vegetación que caracteriza a la REBIOSH, corresponde a Selva Baja Caducifolia (SBC), o Bosque Tropical Caducifolio. Sin embargo, también se encuentran algunas áreas con selva mediana subcaducifolia, encinos y una pequeña área de pinos (Dorado *et al.* 2005).

De las 40 especies de murciélagos que se han reportado para la zona, 26 se alimentan de insectos, y pertenecen a 6 familias (Sánchez y Romero 1995; Avila – TorresAgatón *et. al.* 2002, Rhowdes 2005). De estas 26 especies, 24 son forrajeadores aéreos (IA) y 2 son forrajeadores de sustrato (IS). En la Tabla 1 se presenta el listado de las especies.

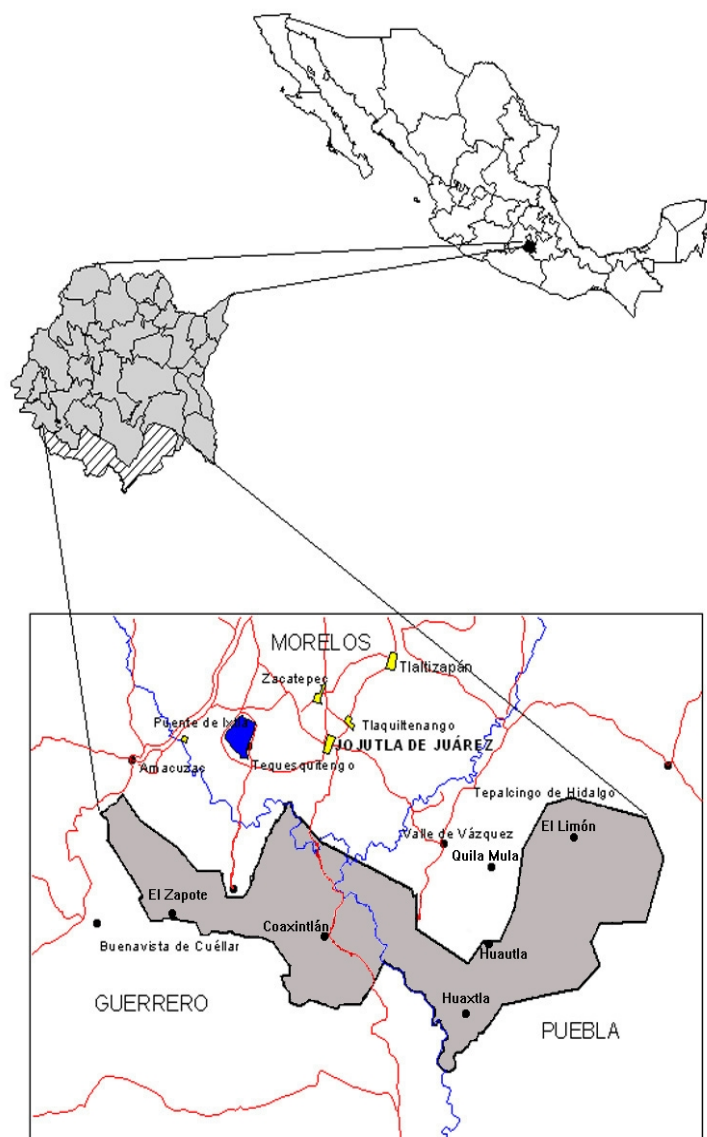


Fig. 1 . Ubicación de la REBIOSH

Tabla. 1. Especies de murciélagos reportadas para la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla *(IA= insectívoro aéreo, IS= insectívoro de sustrato).

Familia	Especie	Gremio*
Emballonuridae	<i>Balantiopteryx plicata</i> (Peters, 1867)	IA
Molossidae	<i>Eumops glaucinus</i> (Wagner, 1843)	IA
	<i>Eumops underwoodi</i> (Goodwin, 1940)	IA
	<i>Molossus sinaloe</i> (Allen, 1906)	IA
	<i>Nyctinomops Macrotis</i> (Gray, 1840)	IA
	<i>Nyctinomops femorosaccus</i> (Merriam, 1889)	IA
	<i>Tadarida brasiliensis</i> (Geoffroy, 1824)	IA
	<i>Mormoops megalophylla</i> (Peters, 1864)	IA
Mormoopidae	<i>Pteronotus davyi</i> (Gray, 1838)	IA
	<i>Pteronotus personatus</i> (Wagner, 1843)	IA
	<i>Pteronotus parnellii</i> (Gray, 1843)	IA
	<i>Natalus stramineus</i> (Gray, 1838)	IA
Natalidae	<i>Macrotus waterhousii</i> (Gray, 1843)	IS
	<i>Micronycteris microtis</i> (Miller, 1898)	IS
Phyllostomidae	<i>Eptesicus fuscus</i> (Beauvois, 1796)	IA
	<i>Lasiurus blossevilli</i> (Lesson y Garnot, 1826)	IA
	<i>Lasiurus cinereus</i> (Beauvois, 1796)	IA
	<i>Lasiurus intermedius</i> (Allen, 1862)	IA
	<i>Myotis californicus</i> (Audubon y Bachman, 1842)	IA
	<i>Myotis fortidens</i> (Miller y Allen, 1928)	IA
	<i>Myotis yumanensis</i> (Allen, 1864)	IA
	<i>Myotis velifera</i> (Allen, 1890)	IA
	<i>Pipistrellus hesperus</i> (Allen, 1864)	IA
	<i>Rhogeessa alleni</i> (Thomas, 1892)	IA
	<i>Rhogeessa gracilis</i> (Miller, 1897)	IA
	<i>Rhogeessa parvula</i> (Allen, 1866)	IA

Grabación y análisis de sonido

La grabación de los ultrasonidos se realizó en tiempo dividido y tiempo expandido (10x), con 2 detectores Pettersson Elektronik D980 y grabadoras análogas Sony Walkman Profesional WM-D6C, con cintas de metal Tipo II (Fig. 2). Las grabaciones fueron analizadas con el programa BatSound 1.10 (Pettersson Elektronik AB).



Fig.2. Detector Pettersson Elektronik D980 y grabadora Sony Walkman Profesional WM-D6C, con audifonos.

Las secuencias analizadas fueron grabadas en tres diferentes situaciones: a) Con murciélagos previamente capturados para este fin en redes de niebla en sitios dentro de la REBIOSH y liberados en cuartos o invernaderos de dimensiones suficientes que permitieran al murciélago emitir los sonidos de la manera más aproximada a las condiciones en las que lo haría en libertad, para asegurar la calidad de las grabaciones; (b) liberando al murciélago en áreas abiertas y horas donde no estuvieran forrajeando otros murciélagos, (c) se tomaron secuencias de grabaciones hechas en recorridos en sitios de SBC, para aquellas especies de las cuales se tienen buenas descripciones en la literatura previa, y en las que los llamados tienen características muy particulares, como es el caso de las especies de la familia Moormopidae (4 especies) y Emballonuridae (1 especie). En este caso solo se analizaron secuencias grabadas en diferentes fechas y recorridos, para tener la mayor certeza de que fueron emitidas por individuos diferentes. Para las situaciones (a) y (b), se identificaron los individuos a nivel de especie y se tomaron las medidas corporales estándar, sexo y estado reproductivo.

De las secuencias grabadas se eligieron para su análisis pulsos de la fase de búsqueda, midiendo las siguientes características: frecuencia de máxima amplitud - o máxima energía- (FMAXAM), frecuencia inicial (Fi), frecuencia final (Ff), duración del pulso (en ms), intervalo (tiempo entre un pulso y otro) y presencia y número de armónicos.

También se describió el arreglo de los componentes de frecuencia modulada (FM), frecuencia constante (FC) y frecuencia cuasi constante (FQC) (Fig. 3). En el caso de *Pteronotus davy* y *P. personatus*, se midieron las características antes mencionadas en los armónicos presentes en cada pulso (Ibañez *et al.* 1999).

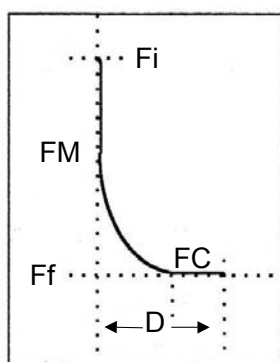


Fig. 3. Esquema básico de un pulso ideal

Fi= Frecuencia inicial
Ff= Frecuencia final
FM= Frecuencia modulada
FC= Frecuencia constante
D= Duración

Para cada característica se obtuvo el valor promedio de todos los pulsos observados por especie y la desviación estándar. En el caso del intervalo es pertinente considerar que los murciélagos emiten los pulsos de manera regular en la fase de búsqueda, pero en ocasiones pueden omitir algún pulso, lo que duplicaría la duración del intervalo, por esa razón para obtener una mejor representación de esta característica, en aquellas especies en las que contábamos con varias secuencias, establecimos clases de 10 ms. de duración, con esto se obtuvo la moda del intervalo (Ibañez *et al.* 1999, Ibañez *et al.* 2002).

P. parnellii, no fue considerada en los análisis ya que sus pulsos han sido sujeto de estudio en ocasiones anteriores (Herd 1983). Su arreglo de componentes, así como la frecuencia de emisión, son muy característicos y diagnósticos para la especie, además de ser la única especie neotropical con este tipo de llamados.

Por último como los llamados de ecolocación para algunas de las especies presentes en la zona de estudio ya se han descrito con anterioridad en otras áreas geográficas (Novick 1962, Novick 1963, Fenton y Bell 1981, Brigham *et al.* 1989, O'Farrell y

Miller 1997, Ibáñez *et al.* 1999, O'Farrell y Miller 1999, Ochoa *et al.* 2000, Ibáñez *et al.* 2002, Rydell *et al.* 2002), se incluyeron los datos de estas descripciones, para compararlos con nuestros resultados.

RESULTADOS

De las 23 especies de murciélagos insectívoros que se encuentran en Sierra de Huautla, tres (*Natalus stramineus*, *Macrotus waterhousii* y *Micronycteris microtis*) no pueden ser identificadas por sus sonidos de ecolocación ya que son muy débiles e indistinguibles (Schnitzeler y Kalko 2001, Rydell *et al.* 2002, Kalko 2004). Las especies de la familia Vespertilionidae (9 spp.) son difícilmente capturadas en redes de niebla, se obtuvieron grabaciones para tres de ellas. En el caso de las especies de la familia Molossidae contamos con grabaciones confiables para 3 especies ya que estos murciélagos vuelan a gran altitud, lo que resulta en pocas capturas.

Familia Vespertilionidae

Myotis yumanensis (Allen, 1864)

Este es un murciélago de tamaño pequeño (entre 4 y 5 g.), analizamos una secuencia de 12 pulsos que fue obtenida en un encierro. Los pulsos presentan una amplitud de banda ancha, con una FI promedio de 76.44 ± 0.169 kHz y una FF promedio de 42.92 ± 0.034 kHz (Tabla. 2). Básicamente están formados por un componente de FM con FQC hacia la parte final del pulso, donde se concentra la mayor energía ($F_{MAXAM} = 52.94 \pm 0.069$ kHz), para terminar en una parte de FM muy corta. No se observaron armónicos en la secuencia.

Myotis velifera (Allen, 1890)

Este es un vespertilionido de tamaño mediano (9 a 11 g). Para esta especie se analizaron 41 pulsos pertenecientes a 5 secuencias, tanto de individuos grabados en encierros como

de individuos liberados. Los pulsos de esta especie son parecidos a los de *M. yumanensis*, con una amplitud de banda ancha, con una FI promedio de 82.109 ± 0.404 kHz y una FF promedio de 39.494 ± 0.032 kHz), presentan un componente de FM, seguido de FQC donde se concentra la mayor energía (FMAXAM= 49.47 ± 0.176 kHz), para terminar en un parte de FM pequeña. En esta especie tanto la parte de FQC como la parte ultima de FM son más marcadas que en los pulsos de *M. yumanensis*. No se observaron armónicos (Fig. 4, Tabla. 2).

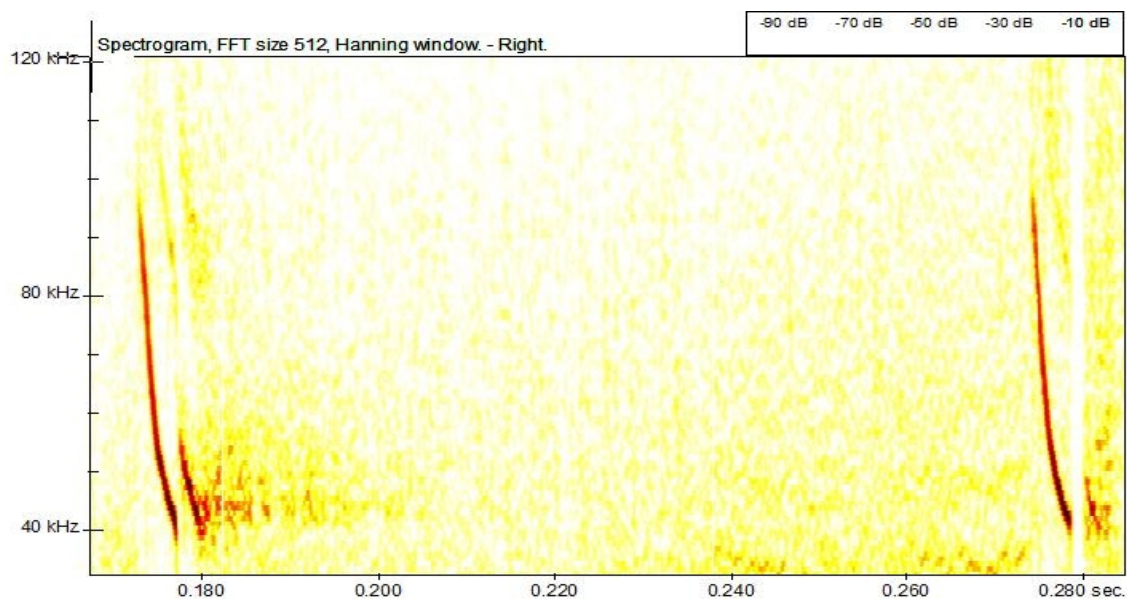


Fig.4. Pulsos de ecolocación de *M. velifera* grabados en encierro. x= kHz, y= tiempo

***Rogheessa parvula* (Allen, 1866)**

Este murciélago es de tamaño pequeño (alrededor de 4 g.). Se analizaron 12 pulsos de una sola secuencia. Los pulsos están formados por un componente de FM de amplitud de banda ancha, con FI promedio de 110.858 ± 0.093 kHz a 47.05 ± 0.035 kHz promedio en la FF. La FMAXAM= 54.1 ± 0.075 kHz, similar a la observada en *M. yumanensis*. En comparación con las dos especies de *Myotis*, los pulsos de *R. parvula* tienen una duración menor (2 ms.)

y la frecuencia inicial más elevada de las tres especies de esta familia. No se observaron armónicos (Tabla. 2).

Familia Molossidae

Tadarida brasiliensis (Geoffroy, 1824)

Esta especie es de tamaño medio (9 y 11.5 g.). Se analizaron 17 pulsos de dos secuencias. Estos pulsos son de FM, de amplitud de banda menor que en los vespertilionidos, presentan una FI promedio de 37.72 ± 0.011 kHz y una FF promedio de 24.38 ± 0.056 kHz, con una FMAXAM = 28.1 ± 0.009 kHz. En los llamados de esta especie se presentan pulsos bajos y pulsos altos que difieren en promedio 4.15 KHz entre ellos. Se distingue la presencia de 3 armónicos, de los cuales el primero es el fundamental (Fig. 5, Tabla. 2). Las descripciones previas de los llamados de ecolocación para *T. brasiliensis*, concuerdan en sus valores, para individuos grabados en la Ciudad de México (Ratcliffe *et al.* 2004), no así para los llamados de individuos de Arizona analizados por Fenton y Bell (1981), que presentan frecuencias mas altas (FF = 42 kHz, FI = 62 kHz, FMAXAM = 43kHz), mayor duración (15 ms), y no tiene armónicos evidentes.

Eumops underwoodi (Goodwin, 1940)

Esta es la especie de murciélago insectívoro más grande de la región (peso > 50 g.). Para esta especie se analizó una secuencia de 6 pulsos, los cuales están formados por un componente de FC, de larga duración (19.91 ms), y baja frecuencia (FMAXAM = 15.96 ± 0.044 kHz), por lo que son audibles para el humano. Estos llamados también presentan pulsos altos y bajos con una diferencia promedio de 2.4 kHz entre ellos, se distinguen tres armónicos, de los cuales el primero es el fundamental (Fig. 6, Tabla. 2).

Molossus sinaloae (Allen, 1906)

Este molosido es de tamaño mediano a grande (entre 27 y 30 g). Se analizaron 39 pulsos de 4 secuencias. En estos llamados los pulsos son de larga duración (12.10 ± 0.068 ms en promedio), con una $F_{MAXAM} = 30.77 \pm 0.053$ kHz. Al igual que los otros miembros de la familia presentan pulsos altos y bajos, que difieren en el arreglo de sus componentes, estos dos tipos de pulsos son de FM, los pulsos bajos presentan un componente de FM ascendente inicial. La diferencia entre ambos tipos de pulso (altos y bajos) es de 6.55 kHz. Estos llamados presentan 3 armónicos, de los cuales el primero es el fundamental (Fig. 7, Tabla. 2). Para *M. sinaloae* existen descripciones previas por O'Farrell y Miller (1999) que solo describe la forma y características cualitativas. Granados (2001), describe con mayor detalle los pulsos de esta especie para individuos de Yucatán, las características cualitativas y cuantitativas de los llamados de esta descripción previa, son las mismas que las observadas para los llamados de Sierra de Huautla.

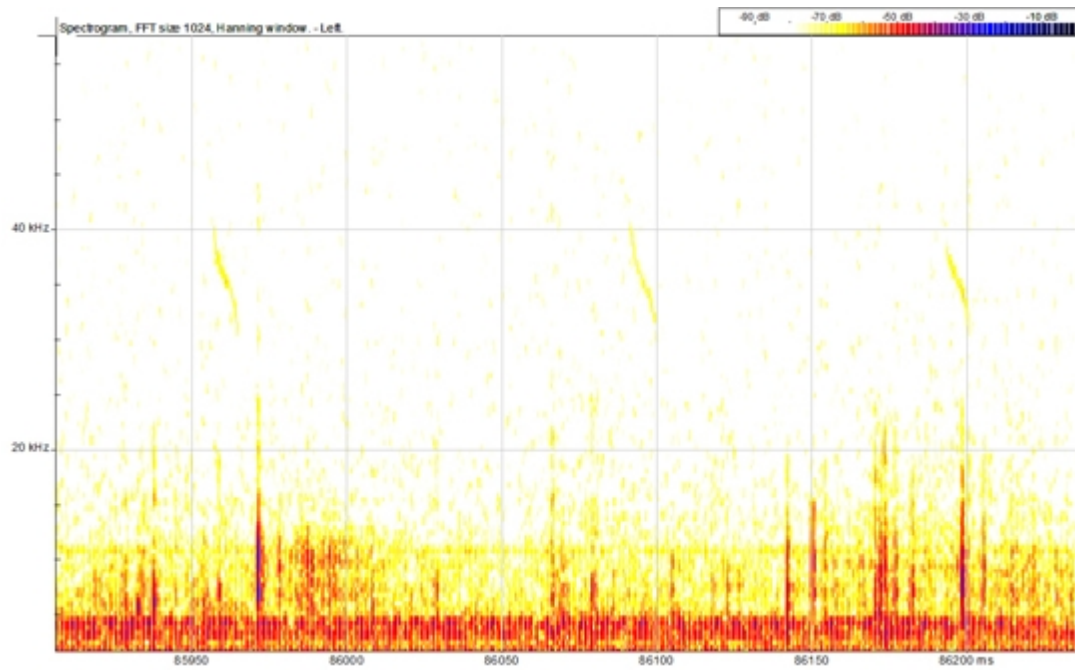


Fig. 5. Pulsos de ecolocación de *T. brasiliensis* grabados de individuos liberados. x= kHz, y= tiempo

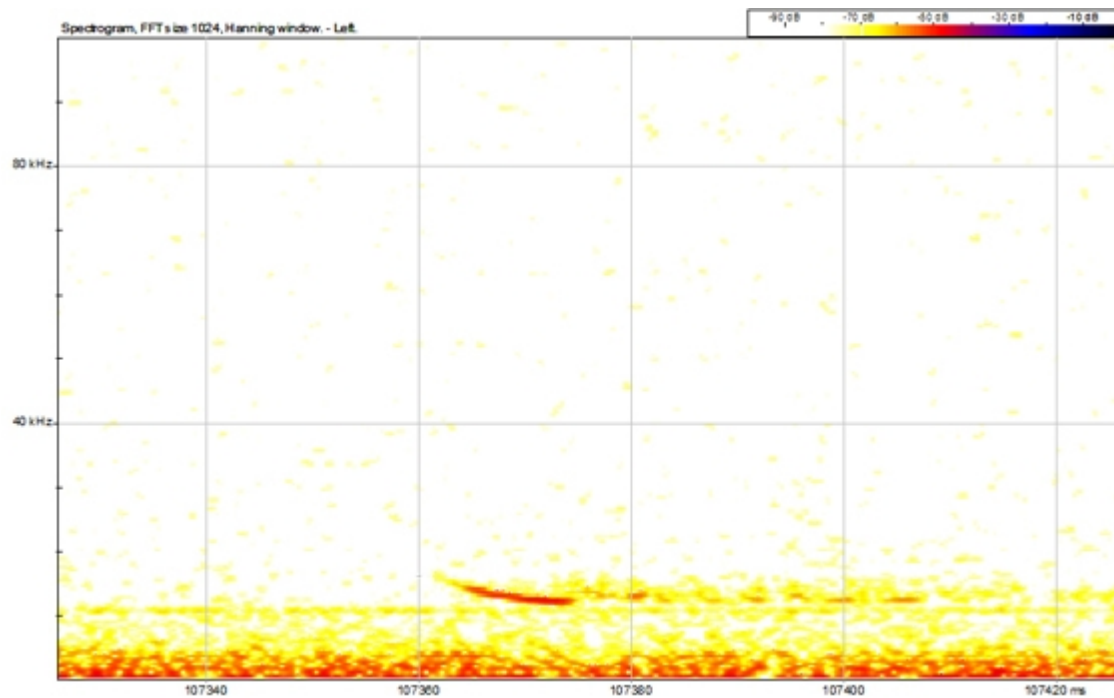


Fig. 6. Pulsos de ecolocación de *E. underwoodi* de individuos en vuelo libre. x= kHz, y= tiempo

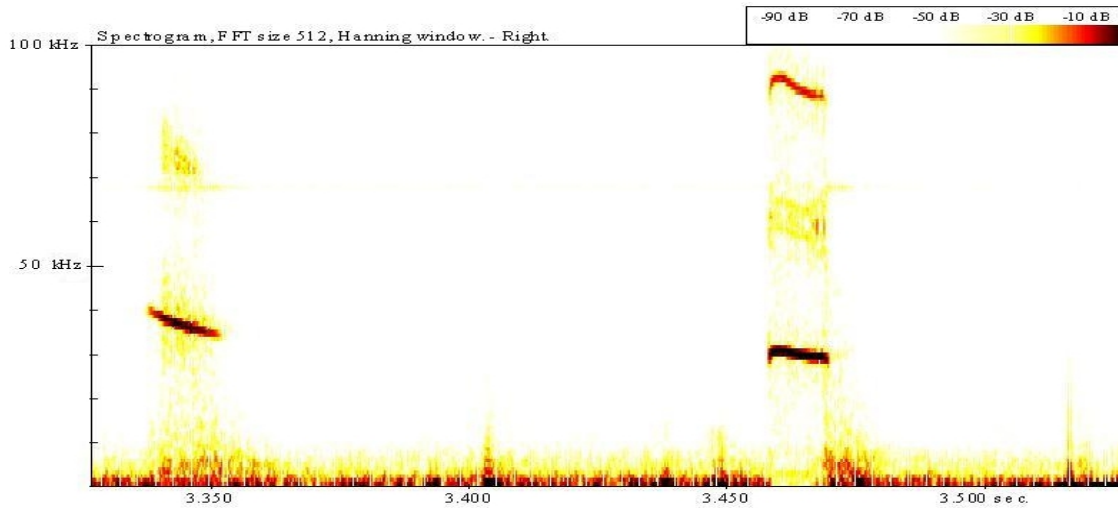


Fig.7. Pulsos de ecolocación de *M. sinaloae* grabados de individuos en vuelo libre. x= kHz, y= tiempo

Familia Emballonuridae

Balantiopterix plicata (Peters, 1867)

Esta especie es de tamaño pequeño (6 – 7 g.), presenta llamados de FC seguidos de FM descendente hacia el final del pulso, la duración de los pulsos es de 14.95 ms, algunos pulsos presentan una pequeña parte de FM ascendente inicial. Se pueden apreciar 3 armónicos, de los cuales el segundo, a 40 khz es el fundamental (Fig. 8, Tabla. 2). Las características de estos llamados corresponden con las reportadas por Ibáñez *et al.* (2002) para secuencias de individuos de Michoacán, México.

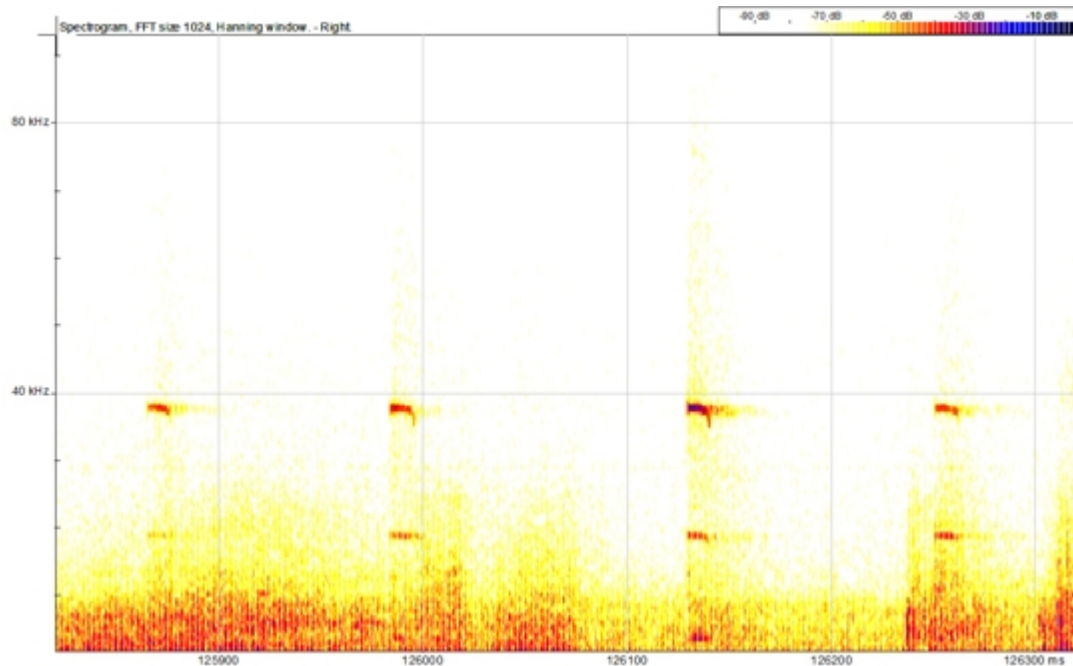


Fig.8. Pulsos de ecolocación de *B. plicata* grabados de individuos en vuelo libre. x= kHz, y= tiempo

Familia Mormoopidae

Mormoops megalophylla (Peters, 1864)

Este murciélago es de tamaño mediano (14 g.). Se analizaron 9 secuencias, con un total de 49 pulsos. Los sonidos de esta especie son muy característicos, están formados por un pequeño cuerno inicial de FM descendente (no siempre presente en el pulso), seguido por un componente de FC, con una $F_{MAXAM} = 52.30 \pm 0.086$ kHz, para terminar en un segmento corto de FM. Al igual que en otras especies se pueden apreciar 3 armónicos, de los cuales el segundo es el fundamental (Fig. 9, Tabla. 2). Los pulsos de *M. megalophylla* fueron descritos previamente por O'Farrell y Miller (1999) para individuos de Belice. Rydell *et al.* (2002) examinan los llamados de esta especie para individuos de Yucatán (Y), las características de forma y frecuencia son similares a las que presenta los llamados de Sierra de Huautla (SH), solo difieren en duración: 6.91 ms. SH vs. 4 ms Y.

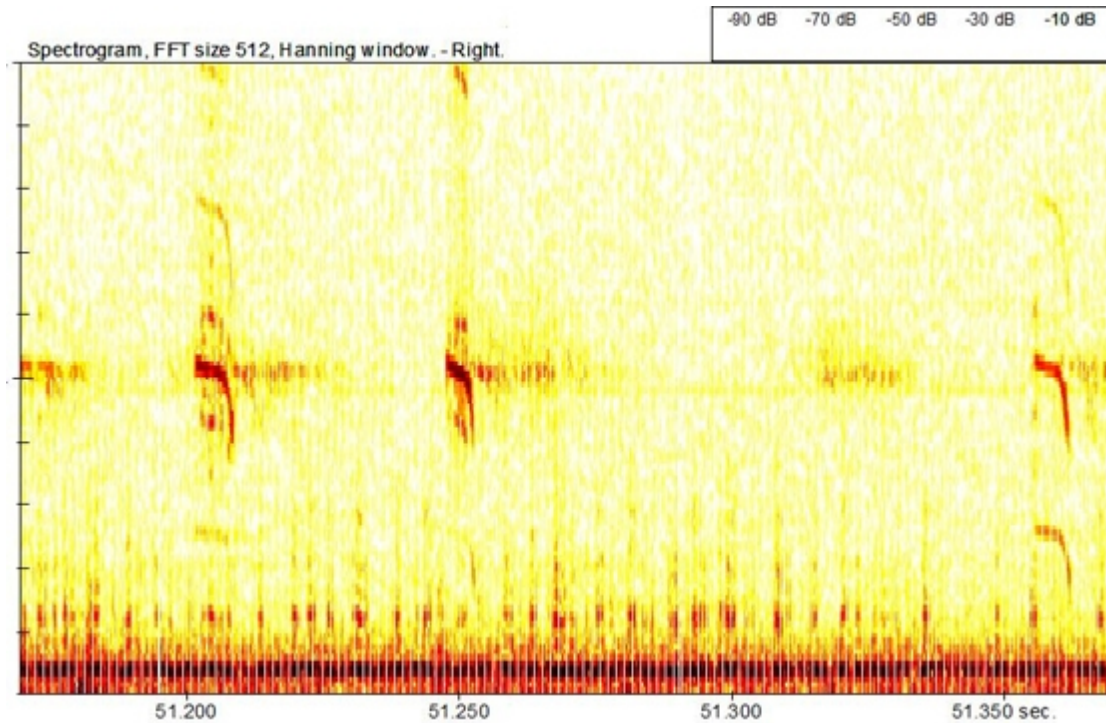


Fig.9. Pulsos de ecolocación de *M. megalophylla* grabados de individuos en vuelo libre. x= kHz, y= tiempo

***Pteronotus davyi* (Gray, 1838)**

Este es un murciélago pequeño (alrededor de 7 g.). Para esta especie se analizaron 63 pulsos de 8 secuencias. Estos pulsos tienen una forma de “Z” muy característica, con un arreglo de componentes básico de FC-FM-FQC. Tanto al inicio como al final de algunos pulso se pueden apreciar pequeños “cuernos” de FM ascendentes y descendentes respectivamente. Los pulsos presentan tres armónicos, de los cuales el segundo es el fundamental, con FC promedio de 73.33 ± 0.027 kHz y FQC promedio de 62.12 ± 0.019 kHz (Fig. 10, Tabla. 2). De los 63 pulsos, el 92 % presenta la mayor intensidad en la FQC del segundo armónico. Las características de *P. davyi* difieren de las reportadas por Ibáñez *et al.* (1999) para llamados de individuos de Panamá, siendo las frecuencias más altas, en los llamados de SH. Las secuencias de individuos de Yucatán analizados por Granados (2001),

presentan valores similares a los del presente trabajo y se menciona la alternancia de los pulsos.

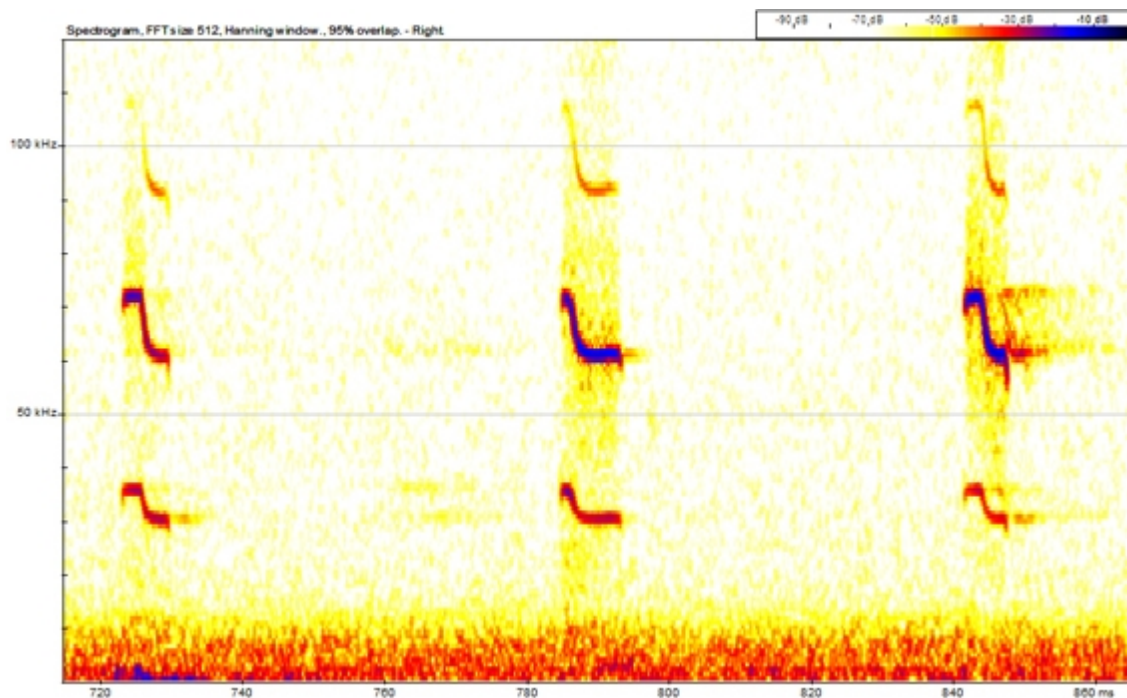


Fig.10. Pulsos de ecolocación de *P. davyi* grabados de individuos en vuelo libre. x= kHz, y= tiempo

***Pteronotus personatus* (Wagner, 1843)**

Este especie es de tamaño generalmente más pequeño que *P. davyi* (6 a 7 g.). Se analizaron 82 pulsos de 8 secuencias. Al igual que *P. davyi* los pulsos tienen forma de “Z”, y presentan un arreglo de componentes básico de FC-FM-FQC, sin los “cuernos” de FM ascendentes y descendentes, al final y principio del pulso. Se observaron tres armónicos, de los cuales el segundo es el fundamental, con una FC promedio de 81.45 ± 0.05 kHz y la FQC de 64.97 ± 0.166 kHz (Fig. 11, Tabla. 2). De los 82 pulsos analizados el 60% presentan la mayor energía en la FQC del segundo armónico, en el restante 40% de los pulsos el componente de FQC del primer armónico es el de mayor energía. Los pulsos de *P. personatus* fueron descritos por Ochoa *et al.* (2000), para individuos de Venezuela, la forma y frecuencias son similares a las registradas en este trabajo.

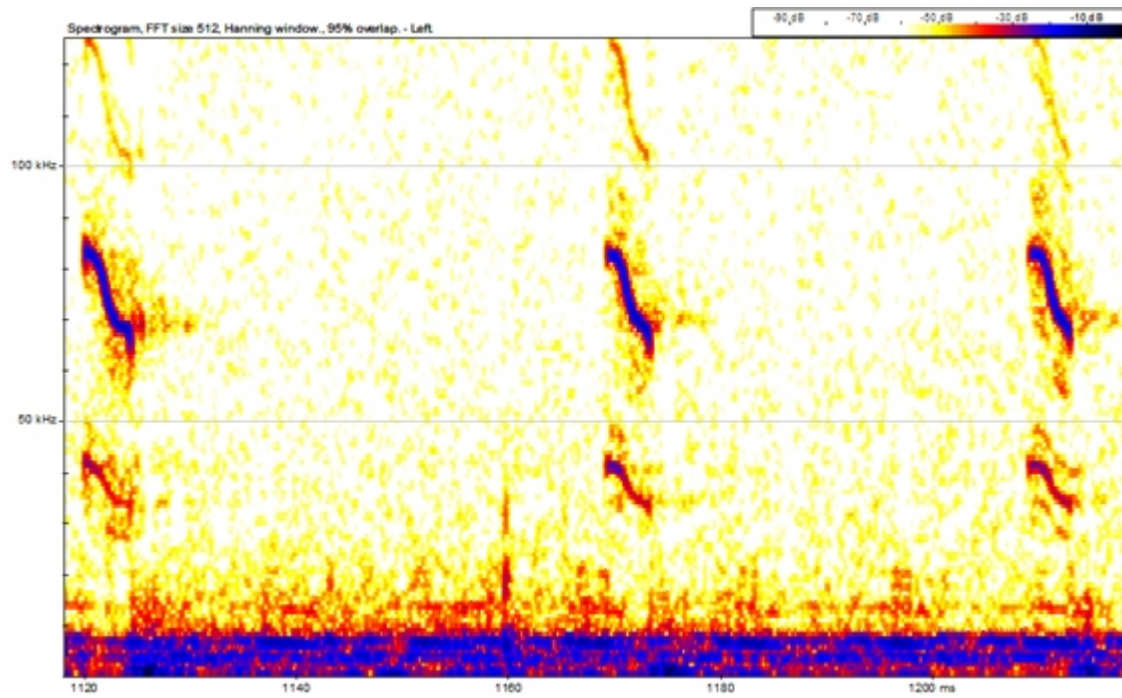


Fig.11. Pulsos de ecolocación de *P. personatus* grabados de individuos en vuelo libre. x= kHz, y= tiempo

Tabla. 2. Características cuantitativas promedio de los sonidos de ecolocación.

ESPECIE	INTERVALO (ms)	DURACIÓN (ms)	Frecuencia Inicial (kHz)	Frecuencia Final (kHz)	Frecuencia de Máxima amplitud (FMAXAM, kHz)	Frecuencia Cuasi Constante (kHz)	Diferencia en kHz con el pulso anterior	Diferencia entre pulsos altos vs. bajos (kHz)	Armónicos
<i>M. yumanensis</i>	74.65 ± 0.44	4.05 ± 0.013	76.44 ± 0.16	42.92 ± 0.034	52.94 ± 0.069	46.17 ± 0.026	-	-	NO
<i>M. velifera</i>	68	4.014 ± 0.017	82.109 ± 0.4	39.49 ± 0.032	49.47 ± 0.176	42.68 ± 0.029	-	-	NO
<i>R. parvula</i>	71.66 ± 0.45	2.94 ± 0.005	110.85 ± 0.09	47.05 ± 0.035	54.158 ± 0.075	-	-	-	NO
<i>B. plicata</i>	135.5	14.95 ± 0.265	39.84 ± 0.03	37.94 ± 0.013	40.07 ± 0.033	-	-	-	3
<i>T. brasiliensis</i>	109	8.35 ± 0.034	37.72 ± 0.011	24.38 ± 0.056	28.1 ± 0.009	-	1.85 ± 0.009	4.15	NO
<i>M. sinaloae</i>	103	12.10 ± 0.068	32.9 ± 0.09	28.3 ± 0.048	30.77 ± 0.055	-	4.17 ± 0.037	6.55	NO
<i>E. underwoodi</i>	405.48 ± 5.67	19.92	24.86 ± 0.054	14.73 ± 0.032	15.96 ± 0.044	-	1.38 ± 0.028	2.4	1 – 2
<i>M. megalophylla</i>	46.4	6.91 ± 0.065	54.74 ± 0.04	44.57 ± 0.061	52.3 ± 0.086	-	-	-	3
					*FMAXAM en la frecuencia constante del armónico 2	*FMAXAM en la frecuencia cuasi constante del armónico 2			
<i>P. davyi</i>	64.8	6.42 ± 0.019	71.47 ± 0.048	59.36 ± 0.032	73.33 ± 0.027	62.12 ± 0.019	-	-	3
<i>P. personatus</i>	55.1	5.70 ± 0.023	82.2 ± 0.054	67.61 ± 0.024	81.45 ± 0.05	64.97 ± 0.0166	-	-	3

* Estas características solo se midieron en los pulsos de *P. davyi* y *P. personatus*

Tabla.3. Armónicos visibles y armónicos con mayor intensidad en secuencias de *P. davyi* y *P. personatus*

Mayor intensidad (FQC) en el armónico:				
Armónicos visibles	1	2	3	Pulsos analizados
<i>P. davyi</i>				
1, 2 y 3	2	31	-	33
1 y 2	2	7	-	9
2 y 3	-	7	1	8
Solo 2	-	13	-	13
<i>P. personatus</i>				
1,2 y 3	3	14	-	17
1 y 2	29	35	-	64
1	1	-	-	1

DISCUSIÓN

Las especies de la familia Vespertilionidae (9 spp.) son difícilmente capturadas en redes de niebla, por esta razón solo se analizaron los llamados para 3 de ellas. Los resultados presentados en este trabajo no permiten juzgar la posibilidad de discriminación entre especies de esta familia, ya que sus sonidos de ecolocación son muy parecidos en el arreglo de sus componentes, todos son de FM con una parte final de FQC; esta FQC que se corresponde, por lo general, con la FF son el carácter diagnóstico principal en esta familia (O'Farrell y Miller, 1999), y aun cuando difieren en las tres especies de las que tenemos grabaciones, debemos tomar en cuenta la variación intraespecífica, el número de secuencias analizadas y el hecho de que no tenemos información sobre las 6 especies restantes.

Para la familia Vespertilionidae las características que la diferenciaron de las demás familias presentes en la zona, serán los sonidos de FM, con amplitud de banda ancha, corta

duración (2 - 4 ms.) e intervalos de duración media (68 - 74 ms). La frecuencia final sera mayor a los 40 kHz, con excepción de *M. velifera*, en cuyo caso el valor promedio para este especie es de 39 kHz. Otra característica común de estas especies es la ausencia de armónicos.

Los miembros de la familia Molossidae, se caracterizan por emitir pulsos de FM baja (Fenton y Bell 1981), para las especies que se analizan en este trabajo la Ff nunca es mayor a los 40 kHz, los pulsos son de larga duración (solo *T. brasiliensis* presenta pulsos de duración > 8 ms.), con intervalos > a 100 ms. Entre especies el reconocimiento será posible comparando las frecuencias de máxima energía y la duración de sus pulsos. Pero dada la gran variación que se ha observado en las características de los pulsos de *T. brasiliensis* (Ratcliffe *et al.* 2004), y a que miembros de la familia vespertilionidae como las especies del genero *Lasiurus* sp. podrían emitir sonidos muy parecidos en frecuencia, forma y duración (Fenton y Bell 1981), consideramos que la identificación a nivel específico requiere del análisis de un mayor numero de secuencias. De manera adicional podemos mencionar que tanto *M. sinaloae* como *T. brasiliensis*, emiten series de 2 ó 3 pulsos que difieren en su frecuencia por algunos kHz, esta diferencia es mayor entre los pulsos de *M. Sinaloae* (Tabla 2, Fig. 2)

De los miembros de la familia Mormoopidae, *P. parnellii* es la especie neotropical más ampliamente estudiada en relación a sus llamados de ecolocación (Herd 1983), por lo que su identificación es correcta utilizando las características cualitativas y cuantitativas descritas con anterioridad. Es el único murciélago neotropical que emite pulsos de FC, de larga duración (alrededor de 30 ms), a 64 khz, por lo que es fácilmente identificable.

La identificación de *P. davyi* y *P. personatus* es posible por el arreglo característico de componentes de FC – FM – FQC, estas dos especies difieren entre sí en su frecuencia.

Un rasgo interesante de los llamados en estas dos especies es que aún cuando el segundo armónico es el de mayor energía, pueden cambiar a utilizar alguno de los otros armónicos (o solo partes del pulso, ejem. el segmento de FQC) en pulsos de la misma secuencia. Estos cambios en el uso de los armónicos fueron descritos para *P. davyi* por Ibáñez *et al.* (1999), sugiriendo que estos cambios les ayudan a evitar la atenuación ambiental, el alto costo de emitir frecuencias altas y a la detección de presas en diferentes micro hábitats.

Para *P. personatus*, el uso del tercer armónico de manera “activa” o “funcional”, parece ser nula. En esta especie como ya se menciono el segundo armónico sigue siendo fundamental (60% del total de pulsos analizados), pero en comparación con *P. davyi*, tiende a utilizar más el componente de FCQ del primer armónico (40 % del total de pulsos analizados).

Con estos datos podemos concluir que para el contingente de especies de Sierra de Huautla, la identificación a nivel de especie es factible para 5 especies: *P. parnellii*, *P. davyi*, *P. personatus*, *M. megalophylla* y *B. Plicata*; el resto de las especies puede agruparse en dos grandes fonotipos: (a) aquellos llamados de FM con frecuencias ≥ 39 kHz que incluirían a los vespertilionidos; (b) que se caracterizara por llamados de FM menor a los 40 kHz, de larga duración, que incluiría a las especies de la familia Molossidae. Consideramos que esta clasificación puede ser útil en la evaluación de la actividad de los murciélagos insectívoros aéreos de Sierra de Huautla, en tanto no se complete la fonoteca y descripción de los llamados de las especies de este sitio.

LITERATURA CITADA

- Ahlén, I. 1990. Identification of bats in flight. Solletuna and Stockholm, Swedish Society for Conservation of Nature & The Swedish Youth Association for Environmental Studies and Conservation.
- Arita, H. T. y M. B. Fenton. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 12:53-58
- Avila-TorresAgatón, L. G., A. Guillén, A. Palacios–Franco, L. Orozco-Lugo y D. Valenzuela-Galván. 2002. Quiropteros de la Sierra de Huautla (Morelos, México). In: *Memorias del VI Congreso Nacional de Mastozoología*. Oaxaca, Oaxaca.
- Barclay, R.M.R. y R.M. Brigham. 2004. Geographic variation in the echolocation calls of bats: a complication for identifying species by their calls. Pp. 1441- 149. En: R.M. Brigham *et al.* (eds). *Bat echolocation research tools: techniques and analysis*. Bat Conservation International. Austin, Texas
- Brigham, R. M., J.E. Cebek y M.B. Hickey. 1989. Intraspecific variation in the echolocation calls of two species of insectivorous bats. *Journal of Mammalogy*, 70: 426-428
- Dorado O., Maldonado B., Arias D.M., Sorani V., Ramírez R., Leyva E. y D. Valenzuela. 2005. Programa de conservación y manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 210 pag.
- Fenton, M. B., et al. 1983. Bats of Kootenay, Glacier, and Mount Revelstoke national parks

in Canada: identification by echolocation calls, distribution, and biology. Canadian Journal of Zoology, 61: 2503-2508.

Fenton, M.B. y G.P. Bell. 1981. Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. Journal of Mammalogy, 62: 233-243

Granados-Herrera, J. 2001. Caracterización de los llamados de ecolocalización de los murciélagos insectívoros del estado de Yucatán, México. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. UNAM

Heller, K-G. y O. v. Helversen. 1989. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophoid bats. Oecologia. 80: 178-186

Herd, R.M. 1983. *Pteronotus parnellii*. Mammalian Species, 209, pp. 1-5.

Ibáñez C., A. Guillén, J. Juste B. y J. L. Pérez-Jordá. 1999. Echolocation calls of *Pteronotus davyi* (Chiroptera: Mormoopidae) from Panama. Journal of Mammalogy, 80:924-928

Ibáñez C., J. Juste, R. López-Wilchis, L. Albuja V. y A. Núñez-Garduño. 2002. Echolocation of three species of sac-winged bats (*Balantiopteryx*). Journal of Mammalogy, 83: 1049-1057

Kalko E. K.V. y H.U. Schitzler. 1993. Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitat use and prey detection. Behavior Ecology and Sociobiology, 33:415-428

- Kalko, E.K.V. 2004. Neotropical leaf-nosed bat (Phyllostomidae): "Whispering" bats as candidates for acoustic surveys?. P.p. 63-69. In: Bat echolocation research tools: techniques and analysis. R.M. Brigham *et al.* (eds). Bat Conservation International. Austin, Texas.
- Kalko, E.K.V., C.O. Handley Jr. y D. Handley. 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a neotropical bat community. In: Long-term studies of vertebrate communities. M. L. Cody y J. A. Smallwood (eds). Academic Press, Inc.
- Neuweiler, G. 2000. Cap. 6. Echolocation. P.p. 140-260. En: The Biology of bats. G. Neuweiler. Oxford University Press.
- Novick A. 1962. Orientation in neotropical bats. I. Natalidae and Emballonuridae. Journal of Mammalogy, 43:449-455
- Novick, A. 1963. Orientation in neotropical bats. II Phyllostomatidae and desmodontidae. Journal of Mammalogy, 44: 44-56
- O'Farrell M.J. y B.W. Miller. 1997. A new examination of echolocation calls of some neotropical bats (Emballonuridae and Mormoopidae). Journal of Mammalogy, 78(3):954-963
- O'Farrell M.J. y B.W. Miller. 1999. Use of vocal signatures for the inventory of free-flying neotropical bats. Biotropica, 31: 507-516

- O'Farrell M.J., B.W. Miller y W. L. Gannon. 1999. Qualitative identification of free-flying bats using the Anabat detector. *Journal of Mammalogy*, 80:11-23.
- O'Farrell M. J. y W.L. Gannon. 1999. A comparison of acoustic versus capture techniques for the inventory of bats. *Journal of Mammalogy*, 80:24-30
- Ochoa G. J., M. J. O'Farrell y B.W. Miller. 2000. Contribution of acoustic methods to the study of insectivorous bat diversity in protected areas from northern Venezuela. *Acta Chiropterologica*, 2: 171-183
- Parsons, S. y G. Jones. 2000. Acoustic identification of twelve species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks. *The Journal of Experimental Biology*, 203: 2641-2656.
- Ratcliffe, J.M., H.M. ter Hofstede, R. Avila-Flores, M. B. Fenton, G.F. McCracken, S. Biscardi, J. Blasko, E. Gillam, J. Orprecio y G. Spanjer. 2004. Conespecific influence call design in the Brazilian free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 966-971
- Rhodes, A.J. 2005. Estructura y diversidad espacio temporal de la comunidad de murciélagos con relación a gradientes ambientales en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ciencias, Universidad de Las Américas-Puebla. Puebla, México.
- Rydell J., H.T. Arita, M. Santos y J. Granados. 2002. Acoustic identification of insectivorous

bats (order Chiroptera) of Yucatán, México. *Journal of Zoology*, 257:27-36

Sánchez-Hernández, C. y M. L. Romero. 1995. Mastofauna silvestre del área de Reserva Sierra de Huautla (con énfasis en la región noreste). CIB. UAEM. 146 pp.

Schitzler H-U. y E. K.V.B. Kalko. 2001. Echolocation by insect-eating bats. *BioScience*, 51: 557-569

Speakman, J.R. 1995. Chiropteran nocturnality. In: *Ecology, Evolution and Behaviour of Bats*. Symp. Zool. Soc. Lond., 67:187-201

El capítulo 2, se presenta en formato para publicación.

Correspondence author: Lorena Orozco-Lugo. Departamento de Ecología y Conservación de los Recursos Naturales, CEAMISH – Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, C.P. 62209, Cuernavaca, Morelos. México. e-mail: zotz@buzon.uaem.mx

ACTIVITY PATTERNS OF INSECTIVOROUS BATS AT A TROPICAL DRY FOREST IN MORELOS, MEXICO

LORENA OROZCO-LUGO¹, DAVID VALENZUELA-GALVÁN¹, ANTONIO GUILLÉN-SERVENT², NÉSTOR A. MARIANO¹ AND HÉCTOR ARITA W. ³.

¹Departamento de Ecología y Conservación de los Recursos Naturales, CEAMISH-Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, C.P. 62209, Cuernavaca, Morelos. México. zotz@buzon.uaem.mx; ²Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal. Instituto de Ecología, A. C. Km 2.5 Antigua Carretera a Coatepec #351. Congregación El Haya, Xalapa 91070, Veracruz, México; ³ Laboratorio de Macroecología Departamento de Ecología de la Biodiversidad Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Circuito Exterior S/N anexo a Jardín Botánico Exterior C.P. 04510 Apartado Postal 70-275 México D. F.

ACTIVITY PATTERNS OF INSECTIVOROUS BATS AT A TROPICAL DRY FOREST IN MORELOS, MEXICO

LORENA OROZCO-LUGO¹, DAVID VALENZUELA-GALVÁN¹, ANTONIO GUILLÉN-SERVENT², NÉSTOR A. MARIANO¹ AND HÉCTOR ARITA W. ³.

¹Depto. de Ecología y Conservación de los Recursos Naturales. CEAMISH – UAEM. Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, C.P. 62209, Cuernavaca, Morelos. México. zotz@buzon.uaem.mx; ²Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal. Instituto de Ecología, A. C. Km 2.5 Antigua Carretera a Coatepec #351. Congregación El Haya, Xalapa 91070, Veracruz, México; ³ Laboratorio de Macroecología Departamento de Ecología de la Biodiversidad Instituto de Ecología, U.N.A.M. Ciudad Universitaria Circuito Exterior S/N anexo a Jardín Botánico Exterior C.P. 04510 Apartado Postal 70-275 México D. F.

ABSTRACT

The temporal partitioning of the niche as a mechanism of coexistence among bat competitors has been insufficiently explored, therefore, as a way to see its potential importance in our study area (tropical dry forests in the southern portion of Morelos State, México), we studied the general activity patterns of the insectivorous bats and if they differed between species. We worked at six sites, where we sampled bat activity by walking along 2 km transects during the two hours following the sunset, recording all insectivorous bats echolocating within the detection area of a Pettersson D980 ultrasound detector. We limited our analysis to 23 insectivorous bat species. Recordings were analyzed to determine an

activity index for each species or phenotype in different sampling intervals and then we used a combined analysis approach based in a general and specific niche overlap analysis and a generalized additive model (GAM) with integrated smoothness estimation to explore differences in the activity patterns in time between species or phenotypes. Insectivorous bat activity could be registered in 58% of the total minutes recorded (6,860). Overall our results showed statistical differences between bat species in the distribution in time in their activity patterns. We identified three groups of insectivores bats that at our study area clearly follows different general activity patterns: the sunset foragers, that are active even before sunset and clearly concentrate its activity in the first half hour after sunset (10 species); the early night foragers, that concentrate their activity in the second half hour after sunset (11 species) and; the late night foragers, that concentrate its activity during the second hour after sunset (two species). Overall our results shows that the insectivorous bat species present in our study area, actually having similar diet, and similar foraging and habitat use strategies, presented differences in the temporal distribution of their activity. This in turn, suggests that the temporal partitioning of the niche might be playing a bigger role in structuring the insectivorous bat community at tropical dry forests like the one where we did our study.

Keywords: Activity curves, insectivore bats, temporal partitioning of the niche, tropical dry forests, ultrasound detection, niche overlap analysis, generalized additive model.

INTRODUCTION

Commonly, diversity maintenance has been explained as based on the coexistence, in the same geographical region, of species with similar ecology. This means species belonging to the same trophic level and being members of the same guild, which implies that they have similar overlapping resource use (Chesson, 2000). Species coexistence needs differing in how they affect and are affected by resources and predators, in a way that competence between individuals of the same species becomes more intense than between individuals of different species (Amarasekare, 2003).

Coexistence it also means some form of niche partitioning among ecologically similar species (Chesson 2000), implying difference in trophic, spatial or temporal dimensions of the niches (Cameron *et al.* 1979; Chesson 2000). This is related to the morphological, physiological, behavioral and life history traits of species, which alters how they are affected by and can, modify their environment, which in turn is related to their fitness (Kearney 2006).

Particularly for bat communities, it has been argued that its extraordinary diversity must be maintained precisely by the coexistence of species through niche partitioning in its feeding or spatial dimensions, with species presenting different levels of specialization in this niche axes (Aguirre *et al.* 2002), basically through differences in skull and wing morphology and in echolocation strategies.

All these characteristics belong to the same set of adaptive traits (Arita and Fenton 1997; Arlettaz *et al.* 1997; Aguirre *et al.* 2002) determining in this way foraging and habitat selection strategies and also the type and size of preys and reducing inter-specific competition (Aldridge and Rautenbach 1987, Heller and Helversen 1989, Arlettaz 1999, Kingston *et al.* 2000, Fenton and Bogdanowicz 2002, Siemers and Schnitzler 2004).

However, still is not clear if this adaptations operates inside guilds of functional groups (Sleep and Brigham 2003), formed by wide species ensemble (*sensu* Patterson *et al.* 2003) as is the case of the insectivorous bats.

Heller and Volleth (1995) have found that some families that compound neotropical bats communities like Mormoopidae, Vespertilionidae and Emballonuridae (but not Molossidae), are packaged in the ecomorphological space, as is not the case with most of the paleotropical bat families.

Also, particularly for neotropical bat communities, it has been proposed that the vertical stratification it is more important than other factors in how the interactions are organized (Patterson *et al.* 2003), but this conclusions are based mostly on studies done in tropical wet forests (e.g. the Amazons; Handley 1967, in Patterson *et al.* 2003) where the vegetation clearly presents several vertical strata, as is not the case for tropical dry forests.

It also has been suggested for general bat communities (Bonaccorso 1979), or for insectivorous bat communities (Aldridge and Rautenbach 1987, Ascorra *et al.* 1996), that species with the same foraging, ecomorphology, and habitat use strategies and with similar diet composition can coexist by being active in different periods of time.

However, evidence for a temporal segregation of the niche is scarce and not conclusive. Some studies have not found differences in the temporal activity of insectivorous bats (Saunders and Barclay 1992, Meyer *et al.* 1994; Hickey *et al.* 1996), while others do report differences in the activity patterns of bat species (Jones 1965, Kunz 1973, Reith 1980, Adams and Thibault 2006). Few studies have deal with fine grain differences in the activity patterns of sympatric bat species and the available information do not show clearly if this sort of differences occurs frequently (Adams and Thibault 2006).

Therefore, in the present study, done at a neotropical dry forest where the vertical stratification is almost non and where most of the insectivorous bats are close in their ecomorphological characteristics, we explored if the general distribution activity patterns in time of the insectivorous bats, differ between species. Also we discuss if this could be a mechanism contributing to niche partitioning in this vegetation type.

MATERIAL AND METHODS

Study site.-We worked at sites in the central region of the Sierra de Huautla Biosphere Reserve (SHBR) and its area of influence (in an area with geographical coordinates between 18.53° – 18.41° N and 98.97 – 99.07° W), in the southern portion of Morelos State, México (Figure 1). Dominant vegetation is tropical deciduous forest or tropical dry forest (Dorado *et al.* 2005). The most important environmental factor in the area is the marked climatic seasonality that determines a rainy season between June and October and a prolonged dry season the rest of the year. Annual average rain is 900 mm (Dorado *et al.* 2005). Climatic seasonality it is related to important seasonal changes in plant phenology and in the availability of food resources (Bullock and Solís-Magallanes 1990; Valenzuela and Macdonald 2002; De León 2005, Huc 2005, Cárdenas and Campo 2007). In general, in Mexico, this type of forest faces a high level of transformation and anthropogenic disturbance (Trejo and Dirzo 2002). Locally it has been reported that disturbance in the vegetation cover in the SHBR, it is related mainly with logging for fuel or with the cattle and agricultural activities (Dorado *et al.* in press) and this produces a vegetation mosaic consisting mainly of areas with dry forest undisturbed and with different levels of transformation or disturbance (Dorado *et al.* 2005). Inside the SHBR there are several abandoned mines used as refuges by most of the bat species found in the area.

The insectivorous bat community.-Among the 40 bat species reported for the SHBR, 26, belonging to six families, are insectivorous (D. Valenzuela-Galván and A. Guillen-Servent, unpublished data, Dorado et al. 2005). We limited our study only to those insectivorous bat species with high intensity echolocation calls, because they can be detected and identified through the recording of their ultrasound calls. Therefore, from the 26 insectivorous bats, we discard *Natalus stramineus* (Gray, 1838), because it has low intensity echolocation calls that cause its detection inconsistent (Rydell et al. 2002) and the gleaners, *Macrotus waterhousii* (Gray, 1843) and *Micronycteris microtis* (Miller, 1898), with very similar echolocation calls and detectable only from very short distances (Schnitzeler and Kalko 2001, Kalko 2004).

Precise identification for the rest of the species depended mostly of the available information about particular features of their echolocation calls. Therefore, based on previous descriptions of echolocation calls (O'Farrell and Miller 1997, O'Farrell and Miller 1999, Ibáñez et al. 1999, Ibáñez et al. 2002, Adams 1989, Rydell et al. 2002, Novick 1962), and in information obtained from the analysis of recordings of ultrasound done at the study site, we analyzed activity patterns for five bat species: *Balantiopteryx plicata* (Peters, 1867) (BAL), *Pteronotus parnelli* (Gray, 1843) (PAR), *P. personatus* (Wagner, 1843) (PER), *P. davyi* (Gray, 1838) (DAV) and *Mormoops megalophylla* (Peters, 1864) (MOR). The rest of the bat species were grouped in phonotypes, a recommended procedure, when detailed information about echolocation calls for a species is not available (e.g. Hayes 1997, Hayes 2000). In our case, we used two phonotypes: in the phonotype of frequency modulated ≥ 39 kHz we grouped the following eleven vespertilionid (VESP) bats: *Myotis californicus* (Audubon y Bachman, 1842), *M. fortidens* (Miller y Allen, 1928), *M. yumanensis* (Allen, 1864), *M. velifera* (Allen, 1890), *Pipistrellus hesperus* (Allen, 1864), *Rhogeessa alleni* (Thomas, 1892), *R.*

gracilis (Miller, 1897), *R. parvula* (Allen, 1866), *Eptesicus fuscus* (Beauvois, 1796), *L. cinereus* (Beauvois, 1796), *L. intermedius* (Allen, 1862) and *Lasiurus blossevilli* (Lesson y Garnot, 1826). While in the phonotype Molossidae (MOL), we grouped the seven molossid bats present in the region: *Eumops underwoodi* (Goodwin, 1940), *E. glaucinus* (Wagner, 1843), *Molossus sinaloae* (Allen, 1906), *Nyctinomops femorosaccus* (Merriam, 1889), *N. macrotis* (Gray, 1840) and *Tadarida brasiliensis* (Geoffroy, 1824), although based in years of sampling in the region, most of the recorded calls must belong to *M. sinaloae* and *E. underwoodi*, because by far are much more abundant in the region, than the other molossid species.

Among the species included in the previous phonotypes are some that has been studied in detail previously in other regions (e.g. *Tadarida brasiliensis* or *Molossus sinaloae*) but considering that it has been observed a great variation in their echolocation calls at a regional level or even within a more restricted area (Ratcliffe *et al.* 2004), we decided not to treat them specifically in our analysis.

Sampling Activity.-During September and October of 2001 (rainy season) and April and May of 2002 (dry season), we sampled bat activity at three areas within the central region of the SHBR: Xantiopa (X), Ajuchitlán (A) and Cruz Pintada (Cp; Figure 1). For a later sampling event, in June and July 2002 (rainy season), it was impossible to sample site Cp and so we choose new localities near Quilamula town (Q; Figure 1). On every area (X, A, Cp y Q), two sampling sites of 2 x2 km² were selected, based in the vegetation map of the SHBR provided by the GIS lab of the CEAMISH and within the same micro region (e.g. same micro watershed).

Within each sampling site, we established two transects of 2 km in length, using existing paths and roads. One transect was established parallel to small non permanent rivers in the area or arroyos and the other in slopes , to represent the two most characteristic micro habitats in the TDF at the SHBR.

Each transect was sampled in two non consecutive nights (2 – 3 nights appart) during the two sampling periods and only one night in the last sampling period. Transect sampling consisted in walk each transect at normal speed (ca. 3 km / h) during the 2 - h after the sunset, recording all insectivorous bats echolocating within the detection area of the bat detectors. In this way we wanted to minimize the repeated detection of one or few bat individuals that can arise when the bat detector location is fixed for a particular sampling period (Miller 2001). We used Pettersson D980 (Pettersson Elektronik AB) ultrasound detectors and analog recorders Sony Walkman Professional WM-D6C with metal tapes type II. We kept the microphone always oriented forward, 1 - m above the ground while walking. We used two systems of ultrasound transformation while recording: frequency division in real time and time expansion (with a factor of 10), this aloud us the correct identification of echolocation calls characteristics and therefore its assignment to species (Parsons *et al.* 2000).

We analyze recordings using the Bat Sound software (Pettersson Elektronik AB) to determine activity or inactivity of each species (PAR, DAV, PER, MOR and BAL) or phonotype (MOL and VESP) in periods of 1 - min. A species or phonotype was considered to be active for a particular 1- min interval if two or more pulses of its echolocation calls was detected in that period. We decided not to use the total number of passes by minute as a measure of activity level because in many recordings there where periods with a high number of simultaneous passes of a single species or different species and therefore it was hard to

identify individual passes. We excluded from the analysis, the ultrasound passes that could not be assigned to a species or phonotype.

Data Analysis.-We divided each recorded tape in five minute intervals starting from the sunset time. For each period of 5 - min, we assign an activity index between 0 and 5 corresponding to the number of minutes in that particular interval when a species or phonotype was registered as active. Not all transects could be started precisely at sunset, therefore we estimate the average activity index (AI) for each species or phonotype for each particular 5 - min time interval using only the number of transects that actually recorded that time interval. Asides, for each species or phonotype, we calculated the average of AI values and its standard error and the peak of its activity (e.g. the 5 - min interval with highest AI).

In order to evaluate potential temporal niche differences, we calculated the relative proportion of average activity (RAI) by species or phonotype by interval considering for each species or phonotype only the AI values from sunset up to the 5 - min time interval when the number of recorded transects dropped below 25% of the total number of recorded transects. Therefore our study represents the general patterns insectivorous bat activity at SHBR during the first 145 minutes after sunset.

The RAI values were the basic data used for the niche analysis and for the curve analysis procedures described below.

We assessed the temporal niche potential differences between bat species and phonotype by performing a general and specific overlap analysis (Petratis, 1979). Data on arrival time were categorized into 10-min intervals to be able to compare our data with other published references. We used general overlap adjusted for sample size (GO_{adj}) and specific overlap (SO) statistics (Ludwig and Reynolds, 1988) as derived from χ^2 analysis (Petratis,

1979) to test for significant differences in curves of activity. Complete general overlap of activity curves among species and phonotype equals 1 and is computed as a weighted average of species and phonotype activity curves as follows: $GO = e^E$, where

$$E = \frac{\sum_i^s \sum_j^r [n_{ij} (\ln c_j - \ln p_{ij})]}{T}, \quad n_{ij} \text{ is the total number of cases (time intervals) used by each bat}$$

(i), p_{ij} is the proportion of cases in which each resource (time, j) was used by each species (i), c_j is the combined portion of cases in which both species used each resource class and

$$T = \sum_{j=1}^r t_j, \quad \text{where } t_j \text{ are the tallied totals of resource class, (Petraitis, 1979). The pairwise}$$

specific overlap test of bat phonotype i onto bat phonotype k is the probability that the use curve of bat phonotype i could have been drawn from bat phonotype k .

Complementarily, to analyze differences in temporal activity between species (i.e., niche segregation) we also conducted a generalized additive model (GAM) with integrated smoothness estimation (Wood 2006). The purpose of a GAM is to maximize the predictive quality of a response variable from various distributions, by estimating unspecific (non-parametric) functions of the predictor variables. The response variable was the relative average index of activity (RAI), regressed on both, time and dummy variables for species as factors. Smoothing estimation is a non-parametric regression analysis belonging to functional analysis. In contrast to parametric non-linear regression, it does not assume some predetermined parametric non-linear function model. We performed a penalized regression

with cubic spline as a smoothing method approach to GAMs using the mgcv library package of the R software (ver. 1.3-25, Wood 2007; R Development Core Team 2007).

After adjusting a model with all species included, we performed a preliminary species grouping of those species that have a high overlapping in temporal patterns of activity. This was accomplished by a graphical inspection of all the fitted curves (for all species) and their 95% confidence limits estimated by the fitted model. The preliminary grouping procedure avoids the performing of a nonsense pairwise comparison between all species considered in our study, knowing that it is pretty obvious that the non overlapping curves would be significantly different.

After grouping we conduct pairwise comparison within each group to analyze differences in activity. Additionally, we also compared if the activity patterns of the nearest pairs of bat species or phontypes, belonging to different groups of activity, differed statistically.

In all analysis differences were statistically evaluated by an analysis of deviance and F estimation. These values were calculated for each pairwise comparison considering changes in deviance, and in the degrees of freedom between the more complex model (e.g. the model including species and time as predictor variable) and the simpler model (e.g. with time as the only predictor variable).

RESULTS

We obtained a total of 56 2-h recordings for the same number of transects, for a total of 6,860 recorded minutes. Insectivorous bat activity could be registered in 3,984 of those minutes (58% of the total minutes recorded). Activity of a particular species or phonotype was

registered in no more than 20% of the total recorded minutes, as follows: BAL (19.6%), DAV (19.5%), PAR (18.6%), VESP(18.6%), MOR (10.6%), MOL (9.0%) and PER (3.9%).

Interspecific differences. – General overlap statistics reveal significant differences in the activity patterns in time among bat species at SHBR (Table 1, $G_{adj} = 0.845$). Pairwise species overlap statistics showed complete statistical overlap between the activity curve of *P. parnelli* and that of VESP ($SO_{PAR-VESP} = 0.958$, $SO_{VESP-PAR} = 0.957$, Table 1).

Also the analysis suggest that the activity curve of *P. personatus* matches almost entirely that of *P. davyi* ($SO_{PER-DAV} = 0.896$, Table 1). Interestingly, the significant difference showed by the reciprocal comparison, suggest that *P. davyi* has a wider temporal range of activity curve ($SO_{DAV-PER} = 0.558$, Table 1). However, all other species pairs exhibited significant differences in their activity curves, with the least overlap ifound between the pairs BAL-PER ($SO \approx 0$) and MOL–PER ($SO \approx 0$), that correspond to the two most early foragers vs the later one.

Curve analysis of activity patterns.- Graphical inspection of the fitted curves of all species and their 95% confidence limits, resulting from GAM analysis showed clearly three groups of bats differing in general activity patterns:

(1) The sunset foragers, included *B. plicata* and the phonotype MOL, that concentrated its activity between 0 and 45 minutes after sunset. Average AI values were 0.62 (± 0.09 standard error) and 0.28 (± 0.03), respectively. Maximum AI values were 1.73 and 0.62, respectively; (2) The early night foragers, included *P. parnelli*, *M. megalophylla* and phonotype VESP that concentrates their activity between 20 and 65 minutes after sunset. Average AI values were 0.5 (± 0.05), 0.29 (± 0.03) and 0.52 (± 0.04), respectively. Maximum AI values were 1.1, 0.76 and 1.02, respectively and; (3) The late night foragers, having their activity concentrated between minutes 75 and 135 after sunset, included only *P. davyi* and *P. personatus*. The former presented an average AI of 0.53 (± 0.06) and a peak of activity of 0.96. The later presented an average AI of 0.1 (± 0.01) and a peak of activity of 0.25.

Within the sunset foragers group, the activity curves differed significantly (Deviance = 37.85, d.f = 7.96, F = 6.52, p = < 0.0001, Deviance explained = 88.1 %; Figure 2). Among the early night foragers the activity pattern of MOR shows a highly significant difference with both PAR (Deviance = 26.30, d.f = 6.70, F = 4.68, p = 0.0005, Deviance explained = 81.4 %) and VESP (Deviance = 29.15, d.f = 6.85, F = 6.75, p < 0.0001, Deviance explained = 81.3 %; Figure 3).

In contrast the difference between PAR and VESP was less significant than the others two pairwise comparisons of this group (Deviance = 8.68, d.f = 5.88, F = 2.41, p = 0.0419, Deviance explained = 79.8 %; Figure 3). It is important to mention that if we applied Bonferroni correction to the three pairwise comparison in this group there is not statistical

differences between PAR and VESP. Finally in the third group, the late night foragers, no differences were detected among the activity curves for PER and DAV (Deviance = 7.16, d.f = 3.35, $F = 1.27$, $p = < 0.2937$, Deviance explained = 70.4 %; Figure 4), but *P. davyi* presented a higher average *AI* value for absolute activity than *P. personatus* (0.53 ± 0.06 vs. 0.1 ± 0.01).

Further comparison between species belonging from different groups but relatively closer in temporal activities, such as BAL from the first group vs all species of the second group, and VESP from the second group vs. DAV from the last group, shows as expected, highly statistical differences in activities patterns (Table 2).

DISCUSSION

Our approach to evaluate differences in the activity patterns, combined a well known analysis protocol to explore niche overlap, with a statistical procedure relatively recent and, still, scarcely used in animal ecology that permits to evaluate differences in the activity patterns of species, without assuming a priori any particular shape of the activity curves. With this approach we were able to not only evaluate the general differences in activity but also to evaluate differences in the shape of how is that activity distributed in time. Therefore our approach let us to maximize the use of the data we generated in the field.

Results from both analysis are coincident and clearly showed that the general distribution of activity patterns in time of the insectivorous bats, at SHBR, differ between species. We identified three different groups of species, that presented different general temporal patterns of activity: the sunset, the early and the late night foragers. But also, it was clear from our results. that even within the species of each group, the distribution in time of the activity of each species do differ.

According to Patterson *et al.* (2003) the structure of the bat communities at a gross scale is defined firstly by the morphological characteristics of the species and how this affects the use of different habitats, then by a vertical stratification and finally by a differential use of microhabitats. Also, it could be expected subtle differences in the size or type of preys selected, related to differences in morphological characteristics of the bats (e.g. body size, skull anatomy or wing morphology).

Among the bat species we studied at the SHBR, this first level of differentiation in the activity of the bats, related to the general foraging strategies seems to occur. On one side there are the species foraging in open aerial spaces (basically the Molossids species), and on the other side, there are the species foraging near or within the vegetation, in this case the rest of the species considered, including a *B. plicata*, that although it has been considered an aerial insectivore of open spaces (Schnitzler and Kalko, 2001), at the SHBR it can be seen commonly foraging at vegetation edges (pers. obs. A. Guillen).

Asides, this first separation in the activity of bat species at the SHBR, is coincident with the results reported by Heller and Volleth (1995), that showed that Molossidae is not included in the same ecomorphological space than the rest of the bat families found at tropical forests.

We are confident that we do record accurately the activity peak of this phenotype, but not the first part of the activity of Molossid species that seems to occur before sunset, neither the last part of their nocturnal activity, because being foragers of aerial open spaces (sometimes dozens of meters above the ground; Schnitzler and Kalko, 2001), after the emergence out from diurnal refuges and the peak of their activity, they disperse and are frequently out of the detection sphere of ultrasound detectors.

The rest of the species we studied forage near or within the vegetation and belongs to the families Mormoopidae, Emballonuridae and Vespertilionidae, considered by Heller and Volleth (1995) to be packaged in the same ecomorphological space. Therefore, following Patterson *et al.* (2003), we could expect that a second level of separation in the activity of the species could occur through vertical stratification, as is the case in tropical wet forests.

However, since in the tropical dry forests the vertical stratification in the vegetation is not as important as in the tropical wet forest, we do consider that at our study site, this second level of separation in the activity of bats occurs at the temporal axis of the niche and then within groups, there should be differences in morphology and prey preferences.

Within the early night and late night foragers species we could expect that besides of the differences found in their activity peaks, they should use, whether different foraging microhabitats or eat different sizes or types of preys, in accordance to their particular morphological characteristics. A compilation of this sort of information provides some evidence for this later supposition (Table 3).

In the early night foragers group, we found *P. parnelli*, *M. megalophylla* and the phenotype VESP. Among these species, *P. parnelli* and *M. megalophylla* presents its peak of activity 10 min before the later species. Both are very similar in size and both feeds principally on moths (Silva-Taboada 1979, Resutec and Cameron 1993, Ceballos and Galindo 1984), however they differ in their echolocation calls and in their foraging habitats. *P. parnelli* is considered to be restricted to forage inside the vegetation and *M. megalophylla* is an edge forager that also is able to forage above water bodies (Schnitzler and Kalko, 2001; Iñiguez-Dávalos 2005). However, at Sierra de Huautla we have noticed that *P. parnelli* is not restricted to forage inside the vegetation and therefore it may compete more than could be expected with *M. megalophylla*.

Within the species in the phonotype VESP, there are a wide range in body size (from 4 to 30 g; foraging microhabitats and type of preferred prey species (Table 3), and surely there should be differences in the size of preferred preys, although information about this is scarce. Among the sympatric species of the genera *Myotis*, that do present similarities in general morphology and size, Siemers and Schnitzler (2004) have found that presents small variations in the band width of the echolocation calls during the search phase which is related to differences in their ability to detect different types of preys. Something similar can be happening between the *Myotis* species in our study and the species of the genera *Rogheessa* and *Pipistrellus*, but further detailed research on this subject is needed in order to clarify this point.

In the late night foraging group we found only two congeneric species, *P. davyi* and *P. personatus*, that do have a similar size (6-8 g) and are edge foragers (Schnitzler and Kalko 2001) that also can forage above water bodies (Fenton and Bogdanowicz 2002, A. Guillén-Servent personal communication). Main food for *P. davyi* seems to be moths (Adams 1989) and there is no information about diet for *P. personatus*, but among them competition might be of some importance being phylogenetically closely related and having similar ecomorphological features and the same activity pattern (Table 2).

However, *P. personatus* seems to be much less abundant than *P. davyi*. In our recordings, *P. personatus* activity was recorded only in 3.9% of the total recorded time in comparison to for *P. davyi*. Besides, in a sampling effort of 13,561 net meters / hr and 96 hours of ultrasound recording in 12 different sites in the SHBR, only two individuals of *P. personatus* were captured and it was registered in only five sites (Rhodes 2005). This seems to be the case for other sites. For example at a site in Sinaloa, Mexico, Bateman and Vaughan (1974), reported that among the mormoopids, *P. personatus* presented the lowest

percentage value of relative abundance. So this might be a case of compensation through differences in density (Patterson et al. 2003).

Alternatively, the differences in time patterns of emergence and/or foraging of insectivorous bats have been explained as a way to avoid predation by diurnal birds of prey (Speakman 1991, 1995, Jones y Rydell 1994, Rydell *et al.* 1996 and Baxter *et al.* 2006), or to match emergence periods of preferred preys (Kunz 1973, Lee and MacCracken 2005, Lee and MacCracken 2004 and Fukui *et al.* 2006), or explained by physiological reasons related to hydric or energetic stress (Adams and Thibault 2006).

In the explanation related to the avoidance of predation it is argued that bat species of big sizes and faster flight high above the ground will start foraging activity earlier (even with some sun light) than bat species of smaller sizes and slower flight (and hence more prone to be predated by diurnal birds of prey; see for example Jones and Rydell, 1994).

This explanation seems to fit the first level of differentiation in the activity patterns of bats we have found, with species in the MOL phenotype, mostly of big size, being in the sunset foragers group. A similar activity pattern for Molossids also has been reported by Ascorra *et al.* (1996) for a site in the Peruvian Amazon. However, the foraging activity of *B. plicata*, do not seems to fit the predation avoidance explanation, since it is also in the sunset foragers group but it is a small sized bat that fly in open spaces away from the vegetation.

However, the foraging activity of *B. plicata*, do not seems to fit the predation avoidance explanation, since it is also in the sunset foragers group but it is a small sized bat that fly in open spaces away from the vegetation.

One problem regarding the avoidance of predation explanation for the activity patterns in bats, is that the evidence is not conclusive and mostly comes from studies done in temperate forests (Rydell *et al.* 1996, Duvergé *et al.* 2000 and Baxter *et al.* 2006).

And about the explanation of the bat activity patterns based in the prey emergence patterns, there is some evidence of a positive correlation between total abundance of insects and the general activity peaks of bats (Lee and MacCracken 2005, Fukui *et al.* 2006), as well as more detailed evidence of correlation between the activity periods of certain bat species and the activity periods of their preferred preys (Lee and MacCracken 2004).

At SHBR, we have limited evidence for this. Based on samplings done with light traps (L. Orozco-Lugo, unpublished data), small flying nocturnal insects (2-6 mm in size), mostly Homopterans and Dipterans, are the most abundant during the first half hour of the night, when *B. plicata* the only sunset forager of small size do have its activity peak. Then, during the second half hour of the night, moths and Coleopterans in the range of 4 to 10 mm in size, became the most abundant insects captured in the light traps, when the activity peaks of *P. parnelli* and *M. megalophylla* occurs, both being bigger sized bats that are reported as moth specialists. Moths of bigger sizes are captured only after one hour or more, after sunset.

Our results are in partial agreement with our initial predictions. Overall the insectivorous bat species present in the SHBR, actually having similar size, and similar foraging and habitat use strategies showed differences in the distribution in time of their activity. However, among groups with similar general activity pattern, the strategy it could be a fine grain niche partitioning based in slight differences in the use of space for feeding and also in the preferred preys. It seems that the strategies that have evolved to minimize competition in sympatric groups of insectivorous bats, rely in differences in the temporal as well as in the spatial niche axes (Kunz, 1973).

In order to shed light on this subject, both aspects needs to be studied in detail at SHBR, as it is needed to generate more information about spatiotemporal patterns of food resource availability (e.g. nocturnal insects). Of particular importance is to study in much

more detail the particular characteristics of the echolocation calls (e.g. their ultrasonic form) of the species within the bat families Vespertilionidae and Molossidae at the SHBR, information that surely will be critical to define more precisely their patterns of activity in time.

Asides the study of the activity patterns of insectivorous bats at the SHBR should be continued over more years and at more sampling sites in order to evaluate the persistence of the activity patterns we have found and how they can be affected by other factors like the disturbance in vegetation cover due to human activities or the scarcity or over abundance of food resources during years with more or less rain than the annual average.

We do consider that, in a tropical dry forest like the one where we did our study, where vertical stratification is almost non existent and the number of species coexisting is relatively high and compacted in the ecomorphological space, the temporal partitioning of the niche might be playing a bigger role in structuring the insectivorous bat communities. Our general results provides evidence supporting this since shows that the general activity patterns of the insectivorous bats at SHBR, differ between species.

LITERATURE CITED

- Arita, H.T. and M.B. Fenton. 1997. Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 53-58.
- Adams, J.K. 1989. *Pteronotus davyi*. *Mammalian Species*, 346:1-5
- Adams, R.A. and K.M. Thibault. 2006. Temporal resource partitioning by bats at water holes. *Journal of Zoology*, 270:466-472

- Aguirre, L.F., A. Herrel, R. van Damme and E. Matthysen. 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. *Proceedings of the Royal Society of London*, 269: 1271-1278.
- Aldridge, H.D.J. and I.L. Rautenbach. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology*, 56: 763-778.
- Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, 6: 1109-1122.
- Arlettaz, R. 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology*, 68: 460-471
- Arlettaz, R., Perrin, N. and Hausser, J. 1997 Trophic resource partitioning and competition between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology*, 66: 897-911.
- Arroyo-Cabrales, J. and J.K. Jones, Jr. 1988. *Balantiopteryx plicata*. *Mammalian Species*, 301: 1-4
- Arroyo – Cabrales, J. y R.J. Baker. 2005. *Rhogeessa alleni* (Thomas, 1892). En: Los mamíferos silvestres de México (Coord. G. Ceballos y G. Oliva). FCE. CONABIO
- Ascorra, C.F., S. Solari, and D.E. Wilson. 1996. Diversidad y ecología de los quiropteros en Pakitza. Pp. 593-612 in: *Manu: The Biodiversity of Southwestern Peru* (D.E. Wilson and A. Sandoval, eds.) Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Barclay, R.M.R. 1986. Foraging strategies of Silver haired (*Lasionycteris noctivagans*) and Hoary (*Lasiurus cinereus*) bats. *Myotis*, 23-24:161-166
- Bateman, G.C. and T.A. Vaughan. 1974. Nightly activities of mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*, 55: 45-65.

- Best, T.L., W.M. Kiser y J. C. Rainey. 1997. *Eumops glaucinus*. Mammalian Species. 551:1-6
- Black, H.L. 1974. A north temperate bat community: structure and prey populations. Journal of Mammalogy, 55:138-157.
- Bonaccorso, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a panamian bat community. Bull. Florida State Mus., Biol. Sci., 24:359-408
- Bullock, S.H. and J.A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica, 22: 22-35.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd Edition. Springer-Verlag, New York, New York, USA. 488 pp.
- Cameron, G.N., W.B. Kincaid and B.A. Carnes. 1979. Experimental species removal: temporal activity patterns of *Sigmodon hispidus* and *Reithrodontomys fulvescens*. Journal of Mammalogy, 60: 195-197.
- Cárdenas, I. and J. Campo. 2007. Foliar nitrogen and phosphorus resorption and decomposition in the nitrogen-fixing tree *Lysiloma microphyllum* in primary and secondary seasonally tropical dry forests in Mexico. Journal of Tropical Ecology, **23**: 107-113.
- Ceballos, G., y Galindo, C. 1984. Mamíferos silvestres de la cuenca de México. MAB. LIMUSA
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 31: 343–366.
- Dorado O., Maldonado B., Arias D.M., Sorani V., Ramírez R., Leyva E. and D. Valenzuela. 2005. Programa de conservación y manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 210 pag.

- Dorado, O., D. Valenzuela and R. Ramírez. In press. Ficha Técnica 29 Sierra de Huautla. in Diversidad, amenazas y regiones prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de Mexico (Ceballos, G., E. Espinoza, J. Bezaury and A. García, eds.). CONABIO, FCE.
- De León, A. 2005. Fenología y disponibilidad de fruta carnosas en la Sierra de Huautla, Morelos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos, México.
- Fenton, M. B. and W. Bogdanowicz. 2002. Relationships between external morphology and foraging behaviour: bats in the genus *Myotis*. Canadian Journal of Zoology, 80: 1004-1003
- Griffin, D.R. and D. Thompson. 1982. High altitude echolocation of insects by bats. Behavioral Ecology and Sociobiology, 10: 303-306.
- Hayes, J.P. 1997. Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. Journal of Mammalogy, 78: 514 – 524.
- Hayes, J.P. 2000. Assumptions and practical considerations in the design and interpretation of echolocation-monitoring studies. Acta Chiropterologica, 2: 225-36
- Heller, K.G. and O. V. Helversen. 1989. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophoid bats. Oecologia, 80: 178-186.
- Herd, R.M. 1983. *Pteronotus parnellii*. Mammalian Species, 209, pp. 1-5.
- Huc, T. 2005. Estudio de la diversidad de artrópodos del suelo y evaluación de su uso como bioindicadores en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ciencias, Universidad de Las Américas-Puebla. Puebla, México.

- Ibáñez C., A. Guillén-Servent, B.J. Juste and J. L. Pérez-Jordá. 1999. Echolocation calls of *Pteronotus davyi* (Chiroptera: Mormoopidae) from Panama. *Journal of Mammalogy*, 80: 924-928.
- Ibáñez C., B.J. Juste, R. López-Wilchis, L. Albuja V. and A. Núñez-Garduño. 2002. Echolocation of three species of sac-winged bats (*Balantiopteryx*). *Journal of Mammalogy*, 83: 1049-1057.
- Iñiguez-Dávalos, L.I. 2005. *Mormoops megalophylla* (Peters, 1864). Pp. 178-179 in Los mamíferos silvestres de México (G. Ceballos and G. Oliva, cords.). CONABIO, FCE.
- Jacobs, D.S. 1999. The diet of the insectivorous Hawaiian hoary bat (*Lasiurus cinereus semotus*) in an open and a cluttered habitat. *Canadian Journal of Zoology*, 77:1603-1608.
- Jones, C. 1965. Ecological distribution and activity periods of bats of the Mogollon mountains area of New Mexico and adjacent Arizona. *Tulane Studies in Zoology*, 12: 93-100.
- Kalko, E.K.V. 2004. Neotropical leaf-nosed bat (Phyllostomidae): “Whispering” bats as candidates for acoustic surveys?. Pp. 63-69 in *Bat echolocation research tools, techniques and analysis*. (R.M. Brigham, E.K.V. Kalko, G. Jones, S. Parsons and H.J.G.A. Limpens, eds.). Bat Conservation International. Austin, Texas..
- Kearney, M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling?. *Oikos*, 115: 186-191.
- Kiser, W.M. 1995. *Eumops underwoodi*. *Mammalian Species*, 516: 1–4.
- Kronfeld-Schor, N. and T. Dayan. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34: 153-181.

- Kronfeld-Schor, N., T. Dayan, R. Elvert, A. Haim, N. Zisapel and G. Heldmaier. 2001. On the use of the time axis for ecological separation: diel rhythms as an evolutionary constraint. *The American Naturalist*, 158: 451–457.
- Kunz, T.H. 1973. Resource utilization: temporal and spatial components of bat activity in central Iowa. *Journal of Mammalogy*, 54: 14-32.
- Kunz, T.H. 1974. Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). *Ecology*, 55:693-711
- López-Forment, C.W. 1979. Algunos aspectos ecológicos del murciélago *Balantiopteryx plicata* Peters, 1987 (Chiroptera: Emballonuridae) en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 50: 673-699.
- Meyer, C.F., C.J. Schwarz and J. Fahr. 2004. Activity patterns and habitat preferences of insectivorous bats in a West African forest-savanna mosaic. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 397-407.
- Miller, B.W. 2001. A method for determining activity of free flying bats using a new activity index for acoustic monitoring. *Acta Chiropterologica*, 3: 93-105.
- Neuweiler, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 160-166.
- Neuweiler, G. and M. Fenton. 1988. Behavior and foraging ecology of echolocating bats. Pp. 535-549 in *Animal sonar: processes and performance* (P.E. Nachtigall and P.W.B. Moore, eds.). Plenum Press, New York.
- Norberg, U.M. 1994. Wing design, flight performance, and habitat use in bats. Pp. 205-239 in *Ecological morphology: integrative organismal biology* (P.C. Wainwright and S.M. Reilly, eds.). Chicago University Press, Chicago and London.

- Norberg, U.M. and J. Rayner. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia;Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. Philosophical Transaction of the Royal Society of London.316: 335-427.
- O'Farrell, M.J., B.W. Miller and W.L. Gannon. 1999. Qualitative identification of free-flying bats using the Anabat detector. Journal of Mammalogy, 80: 11-23.
- O'Farrell M.J. and B.W. Miller. 1999. Use of vocal signatures for the inventory of free-flying neotropical bats. Biotropica, 31: 507-516.
- O'Farrell M.J. and B.W. Miller. 1999. A new examination of echolocation calls of some neotropical bats (Emballonuridae and Mormoopidae). Journal of Mammalogy, 78: 954-963.
- Patterson, B.D., M.R. Willing, and R.D. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In Bat ecology (T.H. Kunz and M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press.
- Petraitis, P.S. 1979. Likelihood measures of niche breadth and overlap. Ecology 60: 703–710.
- R Development Core Team (2007). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ratcliffe, J.M., H.M. ter Hofstede, R. Avila-Flores, M. B. Fenton, G.F. McCracken, S. Biscardi, J. Blasko, E. Gillam, J. Orprecio and G. Spanjer. 2004. Conespecific influence call design in the Brazilian free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*. Canadian Journal of Zoology, 82: 966-971
- Reith, C.J. 1980. Shifts in times of activity by *Lasionycteris noctivagans*. Journal of Mammalogy, 61: 104-108.

- Rezsutek, M. and G. N. Cameron. 1993. *Mormmops megalophylla*. Mammalian Species, 448:1-5
- Rhodes, A.J. 2005. Estructura y diversidad espacio temporal de la comunidad de murciélagos con relación a gradientes ambientales en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ciencias, Universidad de Las Américas-Puebla. Puebla, México.
- Rydell J., H.T. Arita, M. Santos and J. Granados. 2002. Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatán, México. Journal of Zoology, 257: 27-36.
- Saunders, M. B. and R.M.R. Barclay. 1992. Ecomorphology of insectivorous bats: a test of predictions using two morphologically similar species. Ecology, 73: 1335-1345.
- Schitzler H.U. and E.K.V.B. Kalko. 2001. Echolocation by insect-eating bats. BioScience, 51: 557-569.
- Shump Jr, K. A. y A. U. Shump. *Lasiurus cinereus*. Mammalian Species, 185:1-5
- Silva Taboada, G. 1979. Los murciélagos de Cuba. Editorial Academia. Havana, Cuba. 423 pp.
- Simpson, M.R. 1993. *Myotis californicus*. Mammalian Species, 428:1-4.
- Sleep, D.J.H. and R.M. Brigham. 2003. An experimental test of clutter tolerance in bats. Journal of Mammalogy, 84: 216-224.
- Trejo, I. and R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. Biological Conservation, 94: 133-142.
- Valenzuela, D. and D.W. Macdonald. 2002. Home range use by white-nosed coatis: limited water and a test of the Resource Dispersion Hypothesis. Journal of Zoology, 258: 247-256.
- Villa-R. B. 1966. Los murciélagos de México. UNAM. Instituto de Biología. 490 pp.

- Webster, W.D., J. K. Jones, Jr. y R.J. Baker. *Lasiurus intermedius*. Mammalian Species, 132:1-4.
- Whitaker, J. O., Jr. 2004. Prey selection in a temperate zone insectivorous bat community. Journal of Mammalogy, 85:460-469.
- Whitaker, Jr., J.O., C. Neefus y T. Kuns. 1996. Dietary variation in the Mexican Free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). Journal of Mammalogy, 77:716-724.
- Wilkins, K.T. 1989. *Tadarida brasiliensis*. Mammalian Species, 331:1-10
- Wood, S.N. 2006. Generalized Additive Models: An Introduction with R. Chapman and Hall/CRC.
- Wood, S. 2007. mgcv: GAMs with GCV smoothness estimation and GAMMs by REML/PQL. Ver. 1.3-25.

Figure 1. Location of the SHBR



Figure 2.- Patterns of relative activity for the bats at SHBR included in the sunset foragers group.

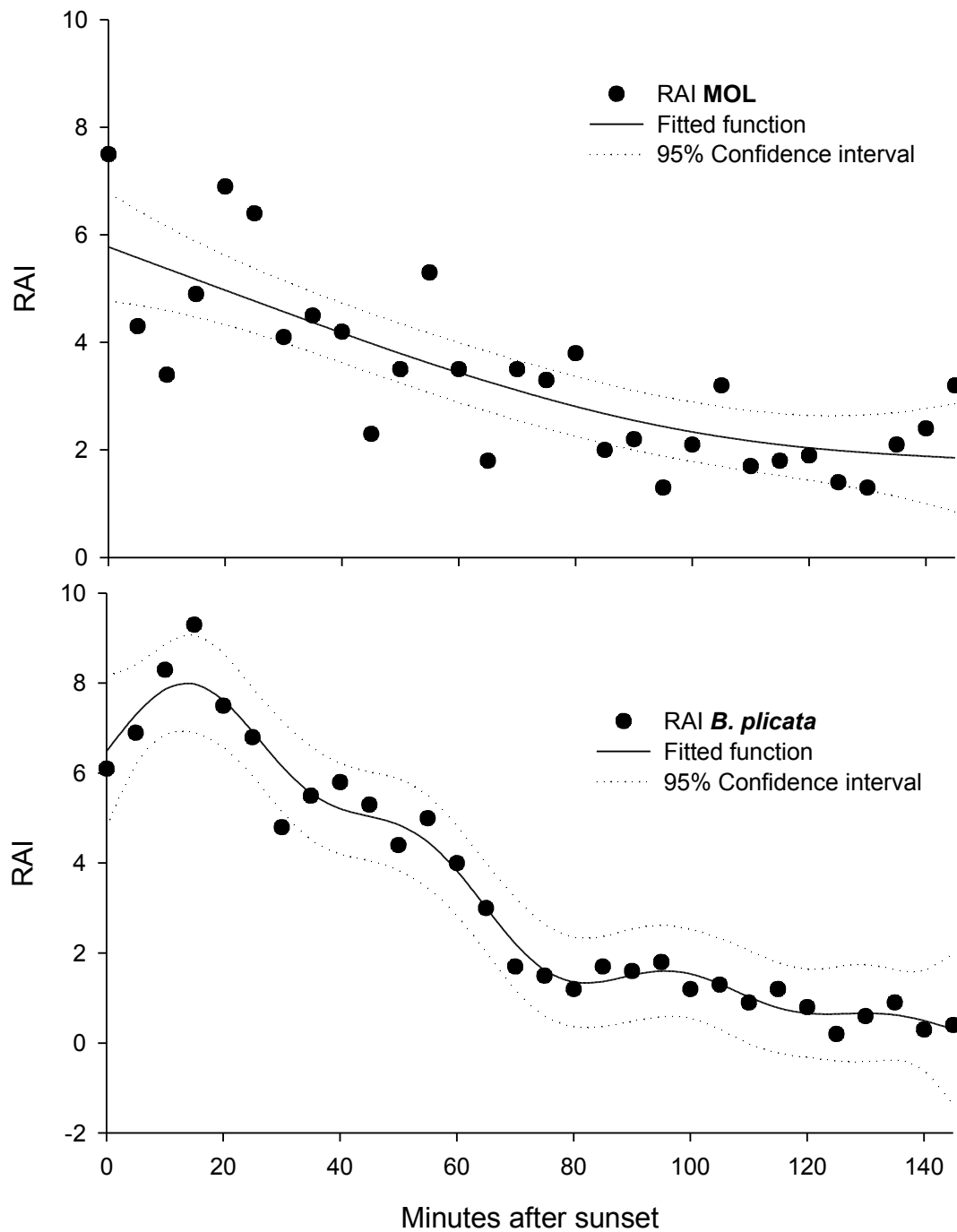


Figure 3. Patterns of relative activity for the bats at SHBR included in the early night foragers group.

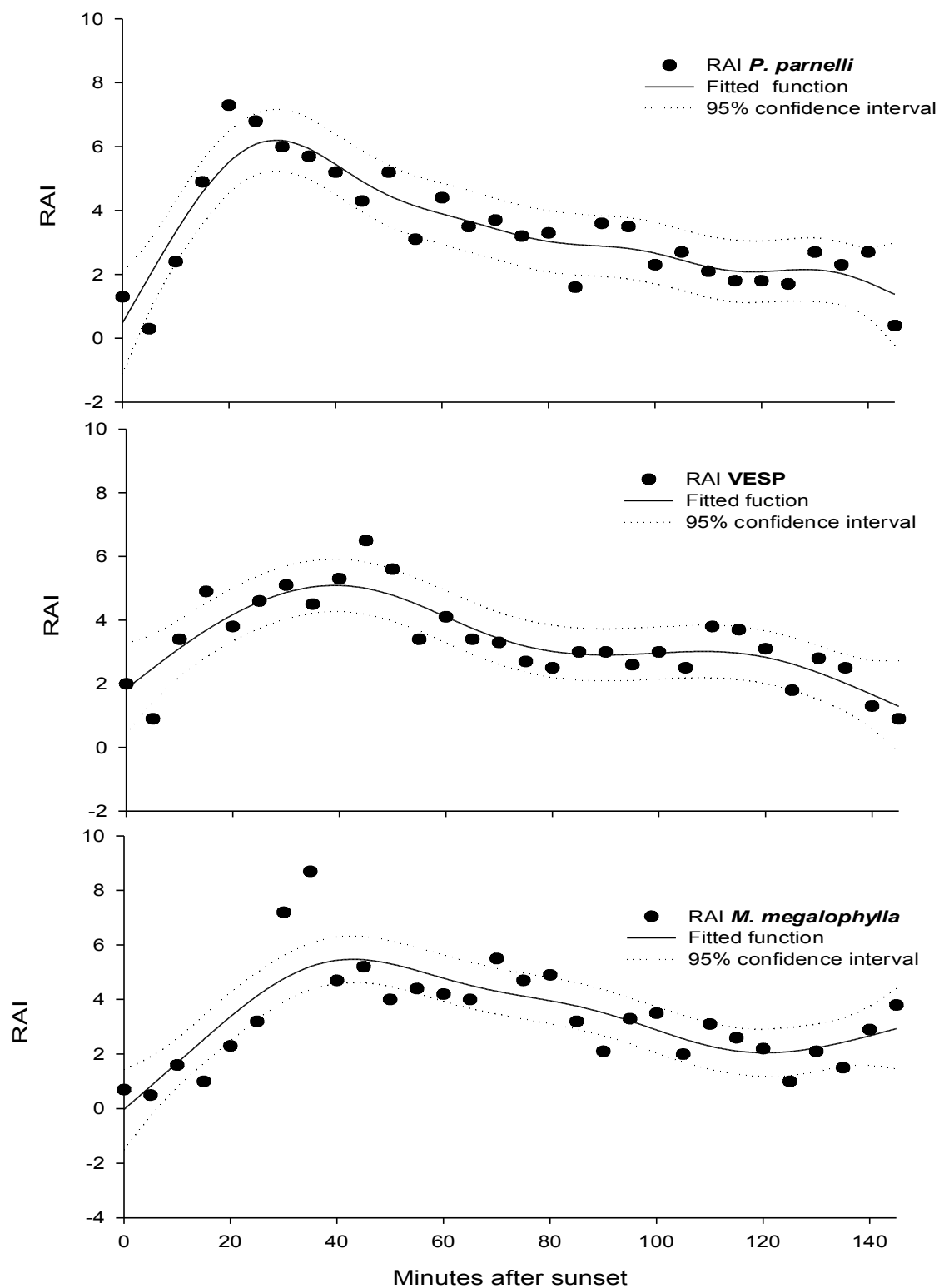


Figure 4. Patterns of relative activity for the bats at SHBR included in the late night foragers group.

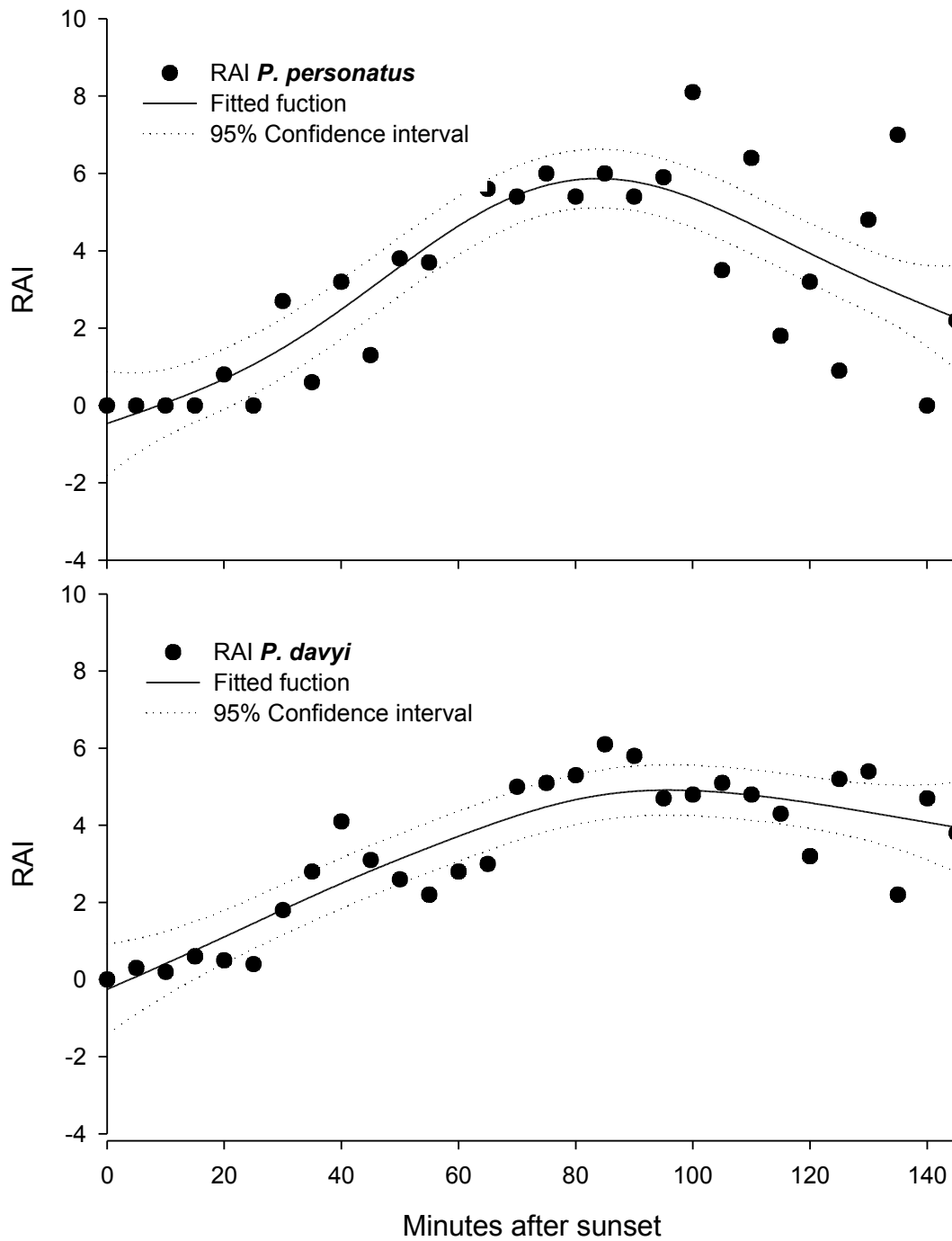


Table 1.-General overlap and phonotype overlap statistics for SHBR

General overlap statistics						
No. phonotypes	GO	G_{min}	G_{adj}	V	d.f.	P
7	0.870	0.158	0.845	380.4***	84	< 0.0001

Specific overlap statistics			
Ssp	Pair	SO	U
<i>B. plicata</i>	MOL	0.867	85.018 ***
MOL	<i>B. plicata</i>	0.832	49.341 ***
<i>B. plicata</i>	<i>P. parnelli</i>	0.74	179.203 ***
<i>P. parnelli</i>	<i>B. plicata</i>	0.783	117.527 ***
<i>B. plicata</i>	<i>M. megalophylla</i>	0.559	345.168 ***
<i>M. megalophylla</i>	<i>B. plicata</i>	0.62	133.76 ***
<i>B. plicata</i>	VESP	0.773	153.076 ***
VESP	<i>B. plicata</i>	0.77	130.49 ***
<i>B. plicata</i>	<i>P. davayi</i>	0.245	835.866 ***
<i>P. davayi</i>	<i>B. plicata</i>	0.363	513.613 ***
<i>B. plicata</i>	<i>P. personatus</i>	2.85E-07	8952.488 ***
<i>P. personatus</i>	<i>B. plicata</i>	0.37	98.203 ***
MOL	<i>P. parnelli</i>	0.839	46.987 ***
<i>P. parnelli</i>	MOL	0.893	54.314 ***
MOL	<i>M. megalophylla</i>	0.748	77.76 ***
<i>M. megalophylla</i>	MOL	0.824	54.273 ***
MOL	VESP	0.859	40.709 ***
VESP	MOL	0.882	62.698 ***
MOL	<i>P. davayi</i>	0.431	225.457 ***
<i>P. davayi</i>	MOL	0.632	232.926 ***
MOL	<i>P. personatus</i>	5.066E-05	2646.055 ***
<i>P. personatus</i>	MOL	0.562	56.816 ***
<i>P. parnelli</i>	<i>M. megalophylla</i>	0.891	55.098 ***
<i>M. megalophylla</i>	<i>P. parnelli</i>	0.905	27.995 *
<i>P. parnelli</i>	VESP	0.958	20.666 n.s.
VESP	<i>P. parnelli</i>	0.957	21.947 n.s.
<i>P. parnelli</i>	<i>P. davayi</i>	0.581	260.422 ***
<i>P. davayi</i>	<i>P. parnelli</i>	0.7	180.861 ***
<i>P. parnelli</i>	<i>P. personatus</i>	0.011	2182.023 ***
<i>P. personatus</i>	<i>P. parnelli</i>	0.667	39.997 ***
<i>M. megalophylla</i>	VESP	0.891	32.223 **
VESP	<i>M. megalophylla</i>	0.89	58.374 ***
<i>M. megalophylla</i>	<i>P. davayi</i>	0.773	71.919 ***
<i>P. davayi</i>	<i>M. megalophylla</i>	0.808	108.267 ***
<i>M. megalophylla</i>	<i>P. personatus</i>	0.125	582.655 ***
<i>P. personatus</i>	<i>M. megalophylla</i>	0.732	30.798 **
VESP	<i>P. davayi</i>	0.65	215.805 ***
<i>P. davayi</i>	VESP	0.732	157.927 ***
VESP	<i>P. personatus</i>	0.004	2742.95 ***
<i>P. personatus</i>	VESP	0.696	35.701 **
<i>P. davayi</i>	<i>P. personatus</i>	0.558	296.049 ***
<i>P. personatus</i>	<i>P. davayi</i>	0.896	10.84 n.s

GO, general overlap; G_{min} , minimum overlap; G_{adj} , sample-size adjusted overlap; V test statistics for GO; d.f, degrees of freedom; SO, specific overlap; U , test statistics for SO

*<0.05; **<0.01; ***<0.001

Table 2. Pairwise comparison between species belonging from different groups but closer in time activity. The values represent an extract of the output of GAM analysis showing changes in deviance and degree of freedom between two adjusted model, a more complex model with species included as predictor variable vs. a simpler model. P-values were adjusted by Bonferroni correction to minimize type I error.

Comparison	Deviance	df	F	P	% Dev. explained
<i>B. plicata</i> - <i>P. parnelli</i>	9.64	75.32	15.17	< 0.0001	92.6
<i>B. plicata</i> - MOL	9.01	84.00	26.23	< 0.0001	94.0
<i>B. plicata</i> - <i>M. megalophylla</i>	13.08	154.52	22.21	< 0.0001	92.9
VESP - <i>P. davyi</i>	6.02	81.87	21.76	< 0.0001	80.0

Table 3 . Weight, general and specific foraging strategies and preferred prey orders for some of the insectivores bat species present at SHBR

Species	Average body mass (g)	Foraging strategies (Schnitzeler and Kalko, 2001)	Foraging strategies at SHBR ¹	Preferred prey (literature reports)
<i>Pipistrellus hesperus</i>	3.54	AIE		Lepi, Homo, Hyme (3, 10)
<i>M. californicus</i>	4.3	AIE		Lepi, Col, Dip (20)
<i>R. parvula</i>	4.44		AIC*	*
<i>R. gracilis</i>	4.66		AIC*	*
<i>M. yumanensis</i>	4.67	AIE	AI over water bodies	Col, Lepi (3)
<i>M. fortidens</i>	5.28	AIE		Dip, Iso
<i>Natalus stramineus</i>	6		IAC, los datos no permiten saber si es forrajeador aereo o de sustrato	
<i>Balantiopteryx plicata</i>	6.6 (2)	AIO	AIO e AIE	Hyme, Col, Hemi (2)
<i>Pteronotus personatus</i>	6.8	AIE	AI over water bodies	*
<i>Rhogeessa alleni</i>	6.9 (15)		AI	*
<i>P. davyi</i>	7.4	AIE	AIE	Lepi, Dip, Col (1)
<i>M. velifera</i>	10.4	AIE	AIE, some observations of foraging events over the surface of water bodies	Lepi (4, 8)
<i>Tadarida brasiliensis</i>	10.53	AIO	AIO	Lepi, Col, Hyme (15, 18)
<i>P. parnellii</i>	14.52	AIC		Lepi, Col, Ortho (5, 12)
<i>Mormoops megalophylla</i>	14.85	AIE	AI; grazing flight over the vegetation or even water bodies	Lepi, Col (9, 16, 17)
<i>Eptesicus fuscus</i>	19.4	AIO		Col, Lepi, Dip (14, 3, 21, 22, 23, 12)
<i>Nyctinomops macrotis</i>	20 (5)	AIO		Lepi, Homo, Hemi
<i>N. femorosacus</i>	20	AIO		
<i>Lasiurus blossevilli</i>	20	AIO		
<i>L. cinereus</i>	20.1	AIO	AIE	Lepi, Col, Dip (3,11,10, 19, 6)
<i>L. intermedius</i>	27.25	AIO		Homo, Odo, Dip (16)
<i>Molossus sinaloae</i>	29.15	AIO	AIO	Col, Homo, Dip (16)
<i>Eumops glaucinus</i>	37.5 (6)	AIO		Lepi, Col (12,16)
<i>E. underwoodi</i>	54.72	AIO	AIO	Col, Ortho, Lepi (7)

AI= Aerial Insectivores; AIC= Aerial Insectivore in Closed spaces (inside the vegetation); AIO= Aerial Insectivores in Open spaces (away from the vegetation); AIE= Aerial Insectivores in the Edge of vegetation (near the vegetation or in gaps. Preferred prey orders (insects): Col= Coleoptera; Dip= Diptera; Hemi= Hemiptera; Homo= Homoptera; Hyme= Hymenoptera; Lepi= Lepidoptera; Odo= Odonata and Ortho= Orthoptera. *= No data available. 1 (A. Guillen, personal observation)

- | | | |
|------------------------------------|--|--------------------------------|
| (1) Adams 1989 | (11) Shump y Shump 1982 | (21) Agosta and Morton 2003 |
| (2) Arroyo-Cabrales and Jones 1988 | (12) Silva-Taboada 1979 | (22) Agosta <i>et al.</i> 2003 |
| (3) Best <i>et al.</i> 1997 | (13) Webster <i>et al.</i> 1980 | (23) Freeman 1981 |
| (4) Black 1974 | (14) Whitaker 2004 | |
| (5) Herd 1983 | (15) Wilkins 1989 | |
| (6) Jacobs 1999 | (16) Santos and Arita (Unpublished data) | |
| (7) Kiser 1995 | (17) Ceballos and Galindo 1984 | |
| (8) Kunz 1974 | (18) Whitaker, Jr. <i>et al.</i> 1996 | |
| (9) Rezsutek and Cameron 1993 | (19) Barclay 1986 | |
| (10) Ross 1967 in Black 1974 | (20) Simpson 1993 | |

CAPITULO 3.- VARIACIÓN ESPACIO TEMPORAL EN LA ACTIVIDAD DE MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS EN UNA SELVA SECA DEL CENTRO DE MÉXICO.

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales secos de América Latina están sujetos a una fuerte presión y pérdida de hábitat; para México Trejo y Dirzo (2000) estiman que solo el 27% de ellos, con relación a la distribución potencial o histórica, se encuentra intacto, 27 % más ha sido alterado y 46 % ha sido degradado o convertido. Mickleburgh *et al.* (2002), hacen énfasis en que este tipo de hábitat para el caso específico de los murciélagos, ha sido poco estudiado y es prioritario en este aspecto, debido a su elevada tasa de desaparición, estimada en 1.4% anual para algunas regiones del país (Trejo y Dirzo 2000).

En estos bosques el número de endemismos de vertebrados es alto; en lo que respecta a los quirópteros 7 especies son endémicas a este tipo de vegetación, 5 de ellas son insectívoras y 2 nectarívoras (Ceballos 1995), es decir, que el 46.7 % de las 15 especies endémicas del país (Mickleburgh *et al.* 2002), tienen distribución en este tipo de vegetación.

Para las comunidades de murciélagos insectívoros de zonas templadas en Norte América y Europa, se tiene información detallada (aunque no exhaustiva) sobre el efecto que el cambio en el uso del suelo, la perturbación y la fragmentación de hábitats, tienen en la actividad y diversidad de las especies de este grupo.

Para los murciélagos insectívoros neotropicales, la información ecológica es escasa, algunos trabajos se han enfocado a la descripción de los sonidos de ecolocación y a la factibilidad del reconocimiento a nivel específico (Novick 1962, Novick 1963, O'Farrell y Miller 1997, Fenton *et al.* 1999a, Ibáñez *et al.* 1999, Kössl *et al.* 1999, O'Farrell y Miller

1999, Ibáñez *et al.* 2002, Rydell *et al.* 2002, Macías *et al.* 2006), otros evalúan la actividad de los murciélagos en diferentes hábitats, o utilizan los llamados de ecolocación como metodología complementaria en inventarios de riqueza (Bowles *et al.* 1990, Fenton *et al.* 1999B, Ochoa *et al.* 2000, Fenton *et al.* 2001, Kalcounis-Rúppell *et al.* 2003).

En cuanto a la perturbación del hábitat, Brosset (1996) en la Guayana francesa, reporta que los vespertiliónidos y molósidos se mantienen en áreas deforestadas, en las cuales otras especies prácticamente desaparecen. Reis y Muller (1995, en Marinho-Philio y Sazima 1998), encuentran en el bosque amazónico que las capturas de murciélagos insectívoros con redes de niebla son mayores en los fragmentos de bosque más grandes (680 ha) y casi nulas en los fragmentos pequeños (≤ 60 ha). Ochoa (2000) encontró un incremento de Molósidos y disminución de insectívoros de follaje en bosques explotados. Medellín *et al.* (2000) proponen a los insectívoros de follaje de la subfamilia Phyllostominae, como posible grupo indicador de bajos niveles de perturbación. Por último Estrada *et al.* (2004), registran la actividad total de murciélagos insectívoros mediante ultrasonidos (sin tomar en cuenta especies o fonotipos), en fragmentos de selva perennifolia en la región de los Tuxtlas, Veracruz, encontrando diferencias en los niveles de actividad entre los distintos tipos de vegetación, siendo mayor la actividad en los fragmentos de selva y la vegetación riparia, y casi nula en los pastizales.

De acuerdo a los datos disponibles, el impacto de la perturbación del hábitat en la riqueza de especies de murciélagos insectívoros, así como en su abundancia y patrones de actividad no es claro (Fenton 1997). Al parecer la configuración de un paisaje formado por distintos tipos de vegetación, dentro de lo que se incluye la agricultura orgánica o no intensiva, así como cultivos de sombra en bosques en diferentes estados sucesionales, no tiene un efecto negativo sobre las poblaciones de quirópteros (Patriquin y Barclay 2003,

Wickramasinghe *et al.* 2003, Estrada *et al.* 2004, Pineda *et al.* 2005); es importante resaltar que fragmentos de bosque conservado, o de viejo crecimiento dentro de un mosaico de vegetación, proveen de microhábitats específicos de forrajeo y refugios para los murciélagos, por lo que contribuyen con el mantenimiento de la diversidad en los mosaicos de vegetación, ya que brindan microhábitats específicos (Zubaid 1993, Gorresen y Willing 2004).

La respuesta de las especies a la perturbación, al parecer, está directamente relacionada con el tamaño corporal de los murciélagos - las especies de mayor tamaño toleran mejor la perturbación - (Patriquin y Barclay 2003, Webala *et al.* 2004), la especialización en la dieta (Stoner *et al.* 2002) y las limitaciones y compromisos impuestos por las características del sistema de ecolocación y la morfología alar (Aldridge y Rautenbach 1987, Neuweiler 1989, Schnitzler y Kalko 1998, Glendell y Vaughan 2002, Patriquin y Barclay 2003).

Por otra parte varios estudios han sugerido que la distribución de murciélagos en diferentes hábitats, así como sus niveles de actividad, se pueden explicar en términos de la abundancia de insectos (Bell 1980, Brigham *et al.* 1992, Jong y Ahlén 1991, Jong 1994), la presencia de cuerpos de agua (ríos, arroyos y lagos) y la disponibilidad de refugios (Rautenbach *et al.* 1996, Seidman y Zabel 2001, Glendell y Vaughan 2002, Wickramasinghe *et al.* 2003, Korine y Pinshow 2004, Meyer *et al.* 2004).

Dada la escasa información de que disponemos sobre el efecto de la perturbación en el neotrópico, y siendo relevante el estudio de los murciélagos como piezas claves en los ecosistemas (Kunz y Fenton 2003), el objetivo de este trabajo fue explorar los posibles efectos de la perturbación de la vegetación, así como la estacionalidad (seca vs lluvias) y la influencia del microhábitat (laderas vs. cañadas) en la actividad de los murciélagos

insectívoros aéreos, en un ambiente altamente estacional como lo es la selva baja caducifolia; este ambiente nos permite poner a prueba la importancia del agua y de la vegetación asociada a ella (vegetación riparia), ya que como se menciona en párrafos anteriores, se ha reportado en la literatura como un hábitat altamente utilizado por los murciélagos.

Consideramos que aquellas especies de murciélagos que forrajean alejadas de la vegetación (por ejemplo molósidos, algunos vespertiliónidos y *Balantiopterix plicata*) no se verán afectadas por la perturbación del hábitat. Las especies que forrajean en el borde de la vegetación o huecos de la misma, por ejemplo miembros de la familia Vespertilionidae (*Myotis* spp.) y algunas especies de la familia Mormoopidae (*P. davyi*, *P. persontaus*, *M. megalophylla*) podrían aumentar su actividad en las zonas perturbadas o de ladera. Por último, *P. parnellii* murciélago especializado en el forrajeo de espacios con alta complejidad estructural de acuerdo a Schnitzeler y Kalko (2001), será más activo en sitios no perturbados. Esperamos que la actividad sea mayor durante la época de lluvias (debida quizá a la mayor abundancia de presas) que en la temporada seca y que las cañadas tengan significativamente más actividad que las laderas, por mantener la humedad por más tiempo en el año, siendo con esto ambientes más benignos.

MÉTODOS

Sitio de estudio

La Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (REBIOSH) se encuentra al sur del Estado de Morelos, México (Fig. 1). El tipo de vegetación predominante en la zona es la selva baja caducifolia, la precipitación anual promedio es de 900 mm., concentrada entre junio y octubre, con una larga temporada seca el resto del año. Las principales amenazas

Los murciélagos insectívoros

De las 40 especies de murciélagos que se han reportado para la zona, 26 se alimentan de insectos y pertenecen a 6 familias (Sánchez y Romero 1995; Avila – TorresAgatón *et. al.* 2002, Rhowdes 2005). De estas 26 especies, 24 son forrajadores aéreos (Tabla 1), y es factible su registro grabando los llamados de ecolocación con detectores de ultrasonido; para la zona *Natalus stramineus* Gray, 1838 sería la excepción ya que tiene llamados de ecolocación de baja intensidad (Rydell *et al.* 2002), por lo que seguramente no es detectado consistentemente en las grabaciones. *Macrotus waterhousii* Gray, 1843 y *Micronycteris microtis* Miller, 1898, son forrajadores de sustrato; sus llamados de ecolocación son muy similares entre sí (al igual que en los demás miembros de la familia Phyllostomidae) y solo pueden detectarse a distancias muy cortas del emisor (Schnitzeler y Kalko 2001, Kalko 2004), por lo que consideramos que estas dos especies tampoco estarán representadas en las grabaciones.

La identificación precisa del resto dependía sobre todo, de la información disponible sobre las características particulares de los llamados de ecolocación.

Descripciones previas para los llamados de 4 especies de mormoopidos y un emballonurido (Novick 1962, Adams 1989, O'Farrell y Miller 1997, Ibáñez *et al.* 1999, O'Farrell *et al.* 1999, Ibáñez *et al.* 2002, Rydell *et al.* 2002), junto con el análisis de grabaciones hechas en el sitio (Cap. 1 de este documento) nos permiten para el propósito de nuestros análisis, considerar la correcta identificación de cinco especies: *Balantiopteryx plicata* Peters, 1867 (BAL), *Pteronotus parnellii* Gray, 1843 (PAR) (Fig. 2), *P. personatus* Wagner, 1843 (PER), *P. davyi* Gray, 1838 (DAV) y *Mormoops megalophylla* Peters, 1864 (MOR).



Fig. 2. *Pteronotus parnellii*



Fig. 3 Vespertilionidos

El resto de las especies fueron agrupadas en dos grupos o fonotipos, procedimiento recomendable cuando no se conocen detalladamente los sonidos de ecolocación y que ha sido utilizado por otros autores (Hayes 1997, Hayes 2000).

En nuestro caso, estos fonotipos se caracterizaron por la inclusión de especies de murciélagos que emiten pulsos de ecolocación de frecuencia modulada (FM) en dos familias, la primera de ellas, Vespertilionidae (Fig. 3), que incluiría a las siguientes especies: *Myotis californicus* (Audubon y Bachman, 1842); *M. fortidens* (Miller y Allen, 1928); *M. yumanensis* (Allen, 1864); *M. velifera* (Allen, 1890); *Lasiurus blossevillei* (Lesson y Garnot, 1826); *L. cinereus* (Beauvois, 1796); *L. Intermedius* (Allen, 1862); *Pipistrellus hesperus* (Allen, 1864); *Rhogeessa alleni* (Thomas, 1892); *R. gracilis* (Miller, 1897) y *R. Parvula* (Allen, 1866); el segundo fonotipo es el de la familia Molossidae, con las siguientes especies: *Eumops underwoodi* (Goodwin, 1940); *E. Glaucinus* (Wagner, 1843); *Molossus*

sinaloae (Allen, 1906); *Nyctinomops femorosaccus* (Merriam, 1889); *N. Macrotis* (Gray, 1840) y *Tadarida brasiliensis* (Geoffroy, 1824).

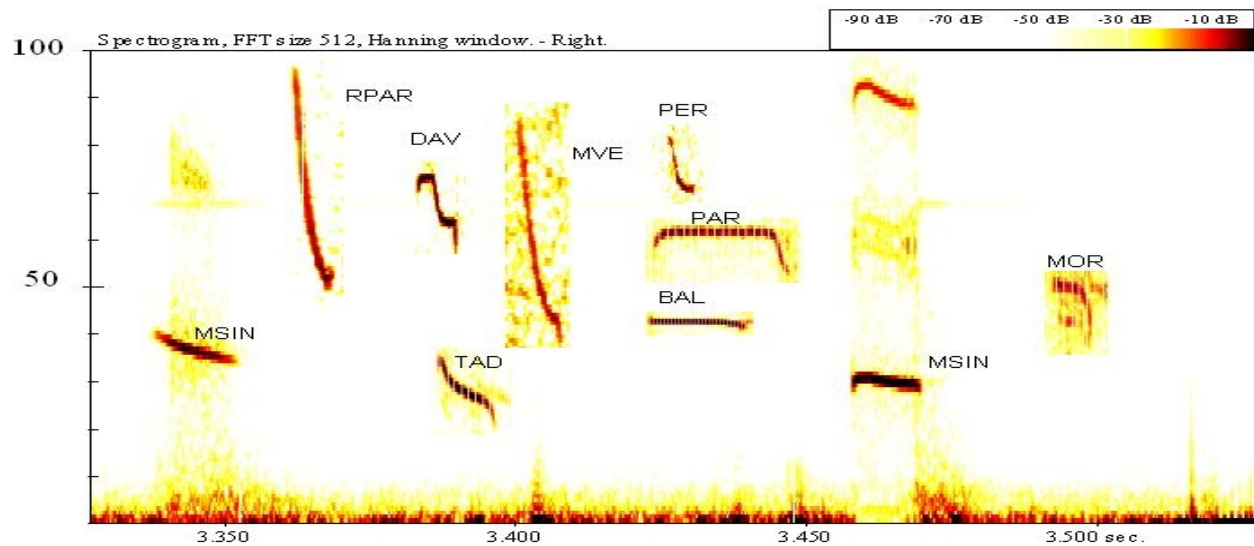


Fig. 4. Llamados de ecolocación para algunas especies de murciélagos insectívoros aéreos de la REBIOSH. El eje "x" corresponde a kHz y el "y" a milisegundos . MSIN (*M. sinaloae*), RPAR (*R. parvula*), DAV (*P. davyi*), TAD (*T. brasiliensis*), MVE (*M. velifera*), PER (*P. personatus*), PAR (*P. parnellii*), BAL (*B. plicata*), MOR (*M. megalophylla*)

Entre las especies incluidas en los fonotipos arriba mencionados, hay algunas cuyos llamados de ecolocación se han estudiado a detalle en otras regiones (e.g. *Tadarida brasiliensis* o *Molossus sinaloae*) pero dado que también se ha observado que existe gran variación en los llamados de los individuos (Ratcliffe 2004) aun dentro de una misma localidad, optamos por no tratarlas de manera específica en los análisis.

Las estrategias de forrajeo y el tipo de hábitat que corresponde a la ecomorfología de las especies, se detalla en la Tabla. 1:

Tabla. 1. Listado de especies y asignación de gremios, de murciélagos reportados para la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla

Familia	Especie	Gremio para familia o géneros Schnitzeler y Kalko (2001)	Gremio de acuerdo a Guillen (datos no publicados) para ind. de la zona de estudio
Emballonuridae	<i>Balantiopteryx plicata</i>	IAA	IAA e IAB
Molossidae	<i>Eumops underwoodi</i>	IAA	IAA
	<i>E. glaucinus</i>	IAA	
	<i>Molossus sinaloe</i>	IAA	IAA
	<i>Nyctinomops femorosaccus</i>	IAA	
	<i>N. Macrotis</i>	IAA	
	<i>Tadarida brasiliensis</i>	IAA	IAA
Mormoopidae	<i>Mormoops megalophylla</i>	IAB	IA de vuelo rasante sobre la vegetación y en ocasiones sobre el agua
	<i>Pteronotus parnellii</i>	IAC	IAC
	<i>P. davyi</i>	IAB	IAB
	<i>P. personatus</i>	IAB	IA de vuelo rasante sobre el agua
Natalidae	<i>Natalus stramineus</i>		IAC, no se sabe con certeza si es forrajeador aéreo o de sustrato
Phyllostomidae	<i>Macrotus waterhousii</i>	IS	IS
	<i>Micronycteris microtis</i>	IS	IS
Vespertilionidae	<i>Eptesicus fuscus</i>	IAB	IAB
	<i>Lasiurus blossevilli</i>	IAA	
	<i>L. cinereus</i>	IAA	IAB
	<i>L. intermedius</i>	IAA	
	<i>Myotis californicus</i>	IAB	
	<i>M. fortidens</i>	IAB	
	<i>M. yumanensis</i>	IAB	IA asociado a cuerpos de agua*
	<i>M. velifera</i>	IAB	IAB, se le ha observado forrajeando sobre agua
	<i>Pipistrellus hesperus</i>	IAB	
	<i>Rhogeessa alleni</i>		IA
	<i>R. gracilis</i>		IAC*
	<i>R. parvula</i>		IAC*

Abreviaturas. IA= Insectívoro aéreo, IAC= insectívoro aéreo de espacios cerrados (dentro de la vegetación), IAA= insectívoro aéreo de espacios abiertos (alejado de la vegetación), IAB= insectívoro aéreo de borde (cerca o en huecos en la vegetación), IS= insectívoro de sustrato, * No hay datos suficientes para definir un gremio de manera concluyente

Censos de actividad

Durante septiembre – octubre de 2001 y abril – mayo de 2002, se trabajó en tres áreas de la REBIOSH: Xantiopa (X), Ajuchitlán (A) y Cruz Pintada (Cp), para el muestreo de junio – julio de 2002, el sitio de Cruz Pintada no pudo seguir siendo utilizado y se escogió el área de Quilamula (Q) (Fig.5), para completar tres áreas de estudio en esta fecha.

Dentro de estas áreas generales se seleccionaron dos sitios contrastantes en su grado de perturbación, inferida por el uso agroforestal, la estructura y cobertura vegetal. Las características de los sitios perturbados (P) (Fig.6 y 8) fueron: ganado constante y abundante, sotobosque escaso, presencia de pastos, estructura arbórea homogénea y poco densa, cobertura escasa y presencia de tierras de cultivo. Los sitios perturbados presentan árboles aislados, o, árboles formando cercas vivas delimitando las tierras de cultivo. Los sitios conservados o No Perturbados (NP) (Fig.7 y 9) presentan: ganado poco abundante y no presente todo el tiempo, sotobosque abundante, pocos pastos o ausentes en el sitio, estructura arbórea heterogénea y densa, cobertura abundante o continua.

El valor promedio del índice de Simpson en cuanto a diversidad de árboles es de $D=25.36$ para los sitios conservados y $D=14.20$ en los sitios perturbados (Cadena 2003).

Estos sitios se ubicaron en la misma microregión (ejem. misma cuenca), para homogeneizar el efecto de factores no evaluados, como la historia de uso del suelo. En cada uno de estos sitios se establecieron 2 transectos de 2 km de longitud, uno en ladera (L) y otro en cañada (C).

En los transectos de A, Cp y X se efectuaron censos de murciélagos durante dos noches en el período de septiembre-octubre 2001, lo que corresponde al final de la época de lluvia (lluvias 1) y abril-mayo 2002, que corresponde a la época seca. Para el período de

junio-julio de 2002, solo se pudo realizar una noche de muestreo para cada transecto en los sitios A, X y Q, este periodo corresponde al principio de la época de lluvias (lluvias 2).

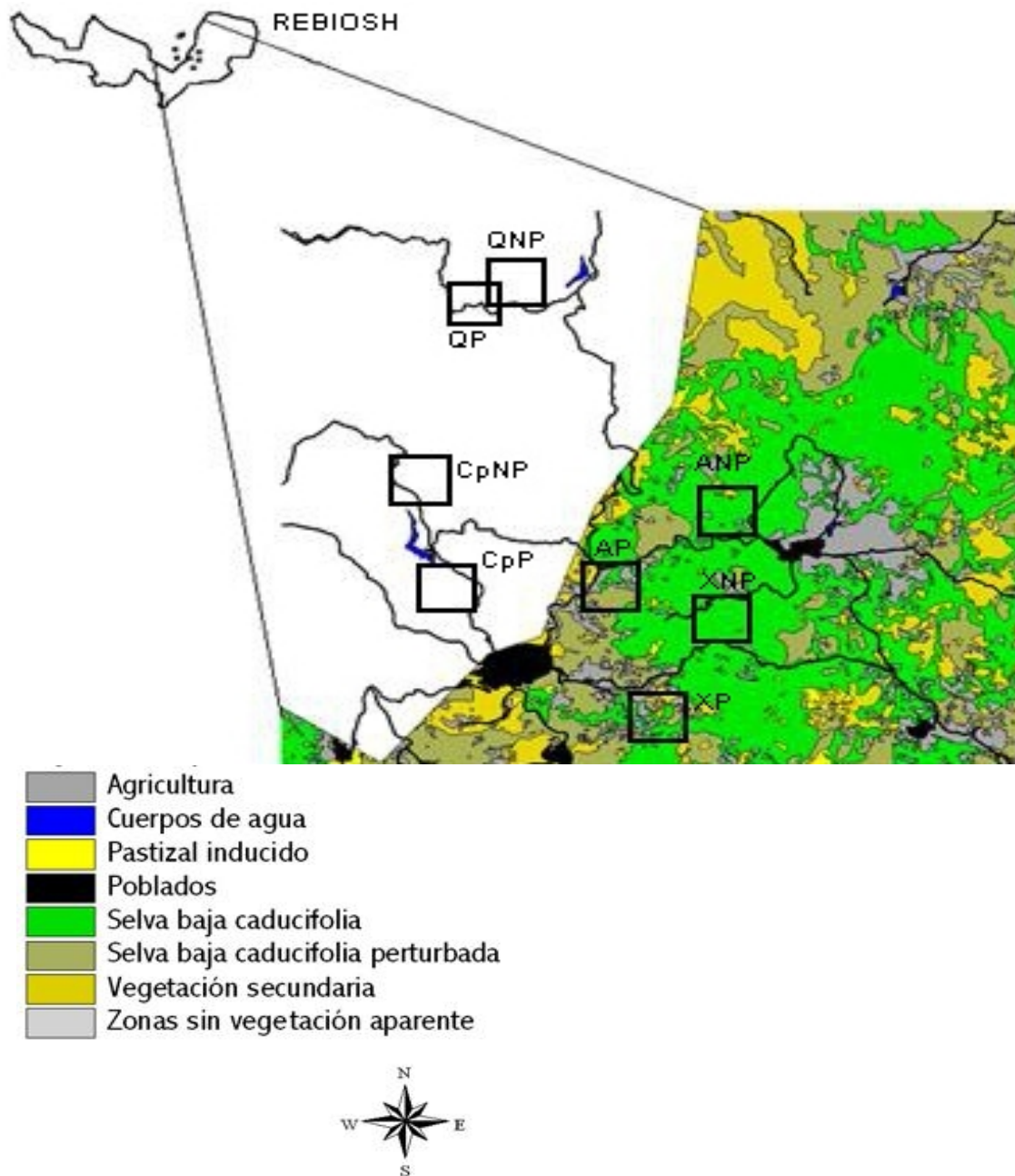


Fig. 5. Localización de los sitios de muestreo y tipo de vegetación. Para los sitios de Cp y Q no se tiene la interpretación del estado de conservación de la vegetación ya que se encuentran fuera de la REBIOSH



Fig. 6 Ladera perturbada



Fig. 7. Ladera conservada



Fig. 8 Arroyo perturbado

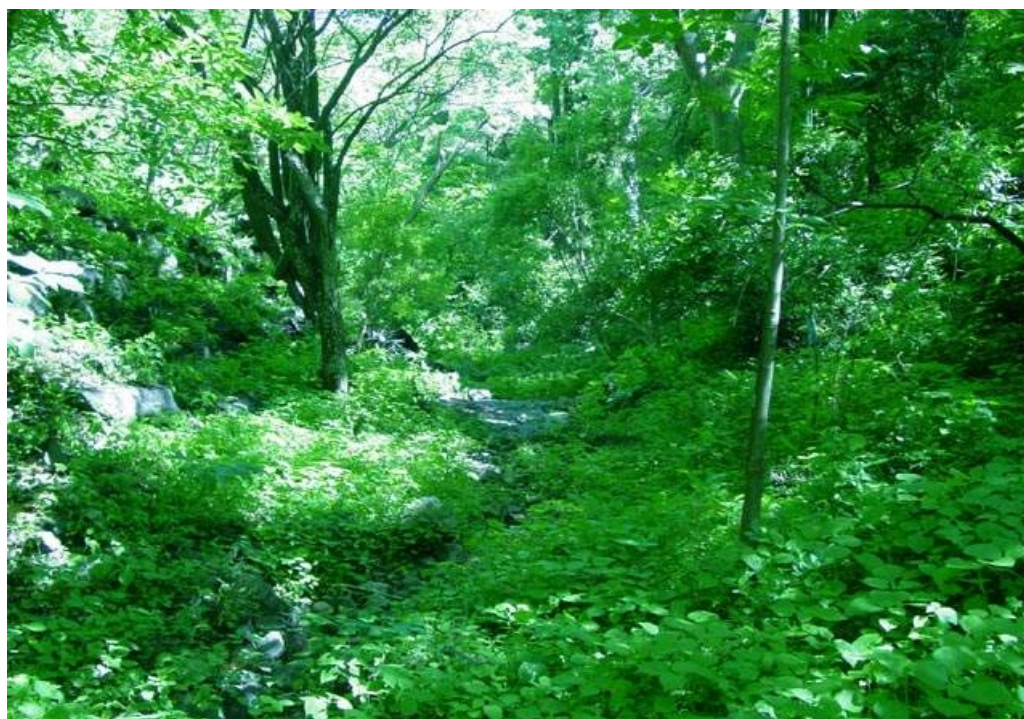


Fig. 9 Arroyo conservado

ANÁLISIS ESTADISTICO

Efecto de la perturbación, temporada y micro hábitat

Para evaluar el efecto de la perturbación (P, NP), temporada (secas, lluvias 1 y lluvias 2) y micro hábitat (L y C) sobre la actividad de los murciélagos insectívoros, se utilizó la suma de la presencia/ausencia de cada especie o fonotipo en períodos de 1 minuto (Miller 2001), en el intervalo de tiempo comprendido entre los 30 y 114 minutos de grabación para cada transecto (es decir en 85 minutos de grabación), esto debido a que la grabación de la actividad en algunos transectos inició después de la puesta astronómica del sol.

Como era necesario comparar la actividad de las distintas especies y fonotipos en el mismo intervalo de tiempo, solo se utilizaron 49 transectos (de 56 que se grabaron originalmente); los 7 transectos descartados comenzaron a grabarse con un retraso mayor a los 30 minutos a partir de la puesta del sol.

Esta información se analizó mediante un ANOVA protegido con efecto de bloque en el que microhábitat se anidó a condición de perturbación (NP y P). Cada sitio de muestreo fue considerado como una réplica para cada uno de los tratamientos: temporada, perturbación y microhábitat. Este procedimiento permitió desde el punto de vista biológico evaluar el efecto de los factores mencionados sobre la comunidad de murciélagos de la zona y desde el punto de vista estadístico evitamos el error de tipo I, ya que solo se analizaron por separado las especies de murciélagos después de haber verificado que el análisis general era significativo.

Para probar las diferencias entre los tres niveles del tratamiento temporada: lluvias tardías (septiembre 2001; lluvias 1), contra la temporada de lluvias tempranas (junio – julio

2002; lluvias 2) y la temporada seca (abril-mayo 2002; secas) se hicieron contrastes a priori comparando el promedio de la actividad de lluvias 1 y lluvias 2 vs. secas.

RESULTADOS

En relación a la temporada, para *B. plicata* se encontraron diferencias entre el promedio de lluvias vs. secas (2.3 ± 0.76 ; 18.68 ± 1.50 , respectivamente; $F_{1,42}=64.41$; $P<0.001$). En contraste no hubo diferencia entre la actividad de *B. plicata* entre lluvias 1 y lluvias 2 ($F_{1,42}= 1.74$; $P=0.394$; Tabla 2). Para las especies del fonotipo VESP, se encontraron diferencias entre el promedio de lluvias vs. secas (12.56 ± 2.22 ; 7.5 ± 2.057 , respectivamente; $F_{1,42} = 7.16$; $P= 0.01$). También encontramos diferencias de la actividad de los vespertilionidos, entre lluvias 1 y y 2 ($F_{1,42}= 33.6$; $P<0.001$; Tabla 2).

Para el resto de las especies no se observan diferencias significativas en la actividad, en relación a la temporada (Tabla 2).

M. megalophylla y el fonotipo VESP fueron significativamente más activos en los sitios perturbados, para el resto de las especies y el fonotipo MOL no se detectaron diferencias de actividad relacionadas a la perturbación. En el caso particular de *B. plicata* detectamos una diferencia marginal de la actividad en relación al estado de conservación, siendo esta mayor en los sitios perturbados (Tabla 2).

En relación al microhábitat, con excepción de *P. parnellii* y el fonotipo MOL, el resto de las especies fueron significativamente más activas en las cañadas vs. laderas (Tabla 2).

Tabla. 2. Promedio de la actividad (minutos x transecto) en que se detectaron activas a las especies en cada tratamiento.

ESPECIE	TEMPORADA			CONDICION		MICROHABITAT	
	Lluvias 1	Secas	Lluvias 2	No perturbado	Perturbado	Cañada	Laderas
<i>P. parnellii</i>	9.53 ± 1.341	7.41 ± 1.843	10.08 ± 2.539	8.67 ± 1.376	8.76 ± 1.094	8.82 ± 1.244	8.63 ± 1.222
<i>P. davyi</i>	13.47 ± 2.947	8 ± 1.208	9.83 ± 1.659	10.38 ± 1.783	9.88 ± 2.008	12.909 ± 2.269*	7.85 ± 1.456
<i>P. personatus</i>	1.93 ± 0.758	2.82 ± 0.876	2.91 ± 1.239	1.5 ± 0.366	3.6 ± 0.93	4.09 ± 0.937*	1.33 ± 0.462
<i>M. megalophylla</i>	7.47 ± 2.625	6.32 ± 1.294	6.08 ± 1.798	4.17 ± 1.122	8.96 ± 1.725*	10.273 ± 1.736*	3.63 ± 1.091
<i>B. plicata</i>	1.87 ± 1.116	18.68 ± 1.501*	2.83 ± 1.036	7.92 ± 2.482	11.32 ± 2.48**	14.591 ± 3.115*	5.63 ± 1.59
VESP	5 ± 1.576	7.5 ± 2.057	22 ± 2.761*	7.87 ± 2	12.6 ± 1.992*	13.545 ± 2.171*	7.63 ± 1.794
MOL	2.4 ± 0.903	3.863 ± 2.508	8.67 ± 3.489	4.7 ± 1.602	4.48 ± 1.365	4.273 ± 1.548	4.85 ± 1.423

*P< 0.05, **P=0.069

DISCUSIÓN

Los resultados concuerdan con algunas de las hipótesis que se plantearon inicialmente sobre el efecto de la temporada, perturbación del hábitat y microhábitat en relación a las características ecomorfológicas de los murciélagos insectívoros.

Temporada

La temporada (lluvias vs. secas) solo tuvo efecto significativo en la actividad de *B. plicata* y el fonotipo FM>40.

En el caso de *B. plicata*, que presenta mayor actividad en la temporada seca, se tienen reportados movimientos regionales de los machos en colonias de varias localidades de Morelos y Guerrero: la proporción de machos con relación a las hembras, es mayor al inicio del año (temporada seca) durante la época de apareamiento, esta proporción cambia al avanzar el año siendo baja hacia el final de la temporada de lluvias, lo cual significa una menor cantidad de individuos de esta especie en la zona (López-Formet 1979).

El patrón de actividad entre estaciones que observamos para esta especie en la REBIOSH, puede estar dado por los mismos movimientos estacionales que realizan los machos de esta especie reportados por López-Formet (1979).

Solo las especies del grupo de los vespertilionidos, siguen un patrón de actividad temporal como el que esperamos, con más actividad en la época de lluvias. Este resultado concuerda con una de nuestras predicciones y puede estar influido por el aumento en la cantidad de presas, o por movimientos migratorios o altitudinales de las especies; por ejemplo, para *M. velifera*, Villa y Cervantes (2003) reportan que individuos marcados en el Cerro del Ajusco, fueron recapturados en el Valle de Cuernavaca durante la primavera y el verano.

Para la Sierra de Huautla (A. Guillén- Servent y L. G. Ávila-Torres Agaton comunicación personal), se ha encontrado una mayor cantidad de individuos de esta especie en los refugios (minas) durante la época de lluvias, esto seguramente debido a movimientos altitudinales, como los registrados por Villa y Cervantes (2003).

Perturbación

La perturbación afecta la estructura y productividad de la vegetación (Saynes et al. 2005). Sin embargo, de manera general observamos que la perturbación, como se presenta en la REBIOSH y a la escala que se maneja en el estudio, no tiene un efecto significativo sobre la actividad de los murciélagos insectívoros aéreos, cuando se comparan sitios perturbados v.s sitios conservados.

En concordancia con la hipótesis planteada, registramos una mayor actividad de *M. megalophylla* y el fonotipo de los vespertilionidos en los sitios perturbados, ya que estas especies son forrajeadoras de borde, el cual seguramente se incrementa cuando se abren huecos en la vegetación por el aclareo y/o por la falta de sotobosque debida en parte al impacto de la ganadería y la saca de madera (Dorado *et al.*, en prensa).

Para *P. davyi* y *P. personatus*, también esperábamos un aumento de la actividad en sitios perturbados, lo cual no sucedió. Esto puede deberse a que probablemente para estas especies los sitios con agua, en este caso los causes de los arroyos (cañadas), serán más propicios para el forrajeo, esto por que A. Guillen (datos no publicados) ha observado a *P. personatus* forrajeando sobre agua en los mismos sitios donde se hicieron los transectos de actividad. *P. davyi* es una de las dos especies más activas en la REBIOSH (la otra es *B. plicata*, ver Cap. 2 de esta tesis), y no se registraron diferencias de actividad en relación a la

perturbación, por lo cual consideramos que es una de las especies menos afectadas por este tratamiento.

B. plicata resultó tener una actividad mayor (marginamente significativa, Tabla 2) en sitios perturbados. Esta especie forrajea alejada de la vegetación o en el borde de la misma, por lo cual este resultado concuerda con lo esperado, ya que al haber perturbación aumentan las superficies de forrajeo.

Microhábitat

Los resultados indican que las cañadas son los microhábitats más utilizados por los murciélagos insectívoros de la zona, con excepción de *P. parnellii* y las especies del fonotipo FM<40.

En las cañadas de la selva baja de la REBIOSH, algunos elementos florísticos que las componen son perennes (D. Valenzuela, comunicación personal), además estos microhábitats presentan pendientes pronunciadas lo que las hace poco aptas para la agricultura e inaccesibles al ganado, por lo tanto son sitios generalmente bien conservados (Trejo y Dirzo 2000), ofreciendo recursos como agua, una mayor cantidad de insectos presa, a la vez que sirven como corredores para los murciélagos.

Varios trabajos han demostrado la importancia de este tipo de microhábitats para los murciélagos insectívoros en muy diferentes tipos de vegetación (Fukui *et al.* 2006, Grindal *et al.* 1999, Rautenbach *et al.* 1996, Rogers *et al.* 2006, Seidman y Zabel 2001).

En el caso de las selvas bajas, las cañadas, así como la vegetación asociada a ellas a resultado jugar un papel crucial en las estrategias de supervivencia de la fauna que habita estos ambientes, por el tipo de recursos que aportan en la temporada seca como comida y

agua (Bullock y Solís-Magallanes 1990, De León 2005, Huc 2005, Valenzuela y Macdonald 2002).

Las especies que conforman el fonotipo de los molosidos, no se vieron afectadas por ninguno de los tratamientos. Estos murciélagos son grandes (con un rango de peso promedio que va desde los 20 a los 50 g), con poca maniobrabilidad, pero de vuelo rápido y llamados de ecolocación de baja intensidad y frecuencia constante, por lo que están adaptados al forrajeo en áreas abiertas. Varios autores mencionan que este tipo de murciélagos, específicamente la familia Molossidae y algunas especies de la familia Vespertilionidae son más activos en hábitats abiertos, como los terrenos cultivados o desmontados y son tolerantes a la perturbación, ya que permanecen en zonas que son deforestadas a diferencia de otras especies de murciélagos (Brosset 1996, Fenton *et al.* 1998, Ochoa 2000, Patriquin y Barclary 2003, Rogers *et al.* 2006). Nuestros resultados concuerdan con la hipótesis planteada, en relación a la ecomorfología de estos murciélagos.

Resulta interesante encontrar que la actividad de *P. parnellii* no se ve afectada por ninguno de los tratamientos, principalmente la perturbación, ya que esta especie ha sido catalogada como especialista de hábitats estructuralmente complejos de acuerdo a su llamado de ecolocación y morfología alar (Schnitzeler y Kalko 2001), por lo que inicialmente se consideró que su actividad estaría restringida a sitios en buen estado de conservación.

Una posible explicación a este resultado la encontramos en el trabajo de Pavey *et al.* (2001), que mencionan que el llamado de ecolocación de *Hipposideros speoris*, es muy similar al de *P. parnellii*, con señales de frecuencia constante con un componente final de frecuencia modulada de corta duración. *H. speoris* no compensa totalmente por el efecto Doppler, por lo cual no se ve restringida a forrajear dentro de la vegetación como las especies de la familia Rhinolophidae, esto la hace ser una de las especies más activas y

comunes en el mosaico de vegetación de Sigiriya Rock en Sri Lanka, debido a su capacidad de explotar varios microhábitats de forrajeo. Algo similar debe ocurrir con *P. parnellii*, en la REBIOSH, ya que de hecho es una de las especies de murciélagos insectívoros mas comunes y/o abundantes en las localidades donde se distribuye, de acuerdo a lo reportado por Bateman y Vaughan (1974), Ochoa (2000) y Estrada *et al.* (2004).

CONCLUSIONES

- El patrón de actividad estacional que se registró para *B. plicata* y quizá algunos de los vespertilionidos, parece estar influido por cambios estacionales de tipo reproductivo o movimientos altitudinales determinados por la abundancia de recursos.
- El tipo y grado de perturbación que se presenta en la REBIOSH a la escala de este trabajo, parece no afectar la actividad de los murciélagos insectívoros aéreos presentes en la zona, específicamente la familia Molossidae y a *P. parnellii*.
- Las cañadas son los hábitats que concentran la mayor actividad de murciélagos insectívoros aéreos, por lo tanto su conservación debería ser prioritaria en los planes de manejo de la REBIOSH.
- Los resultados de este trabajo apoyan la importancia de las cañadas para la generalidad de la fauna de las selvas bajas y de manera específica para los murciélagos insectívoros.
- Es necesario afinar las firmas auditivas de las especies de las familias Vespertilionidae y Molossidae, para tener un mejor panorama de los efectos que las variables ambientales que se utilizaron en este trabajo pueden tener en ellas.

-El poco efecto que tuvieron los tratamientos sobre la actividad de *P. parnellii*, sugiere que es una especie flexible, capaz de utilizar hábitats estructuralmente complejos, pero también sitios con ciertos niveles de perturbación, por lo cual parece ser una de las especies mas exitosas y tolerantes; esto se ve reflejado en su abundancia local y en su actividad medida con los detectores de ultrasonido.

LITERATURA CITADA

- Aldridge, H.D.J. y I.L. Rautenbach. 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology*, 56:763-778.
- Bateman, G.C. y T.A. Vaughan. 1974. Nightly activities of mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*, 55: 45-65.
- Bell, G. 1980. Habitat use and response to patches of prey by desert insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology*, 58: 1876-1883
- Bowles J.B., P.D. Heideman y K. R. Erickson. 1990. Observation on six species of free-tailed bats (Molossidae) from Yucatan, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 35:151-157
- Brigham, R., H. Aldridge, y R. Mackey. 1992. Variation in habitat use y prey selection by Yuma bats, *Myotis yumanensis*. *Journal of Mammalogy*, 73:640-645
- Brosset, A., P. Charles-Dominique, A. Cockle, J-F. Cosson, y D. Masson. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology*, 74:1974-1982.
- Bullock, S.H. y J.A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22: 22-35.
- Cadena, S.M. 2003. Efectos de la perturbación y estacionalidad en la comunidad de roedores en una selva baja caducifolia en morelos, México. Tesis de Licenciatura

en Biología. Escuela de Ciencias, Universidad de Las Américas-Puebla.

Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forest. P.p. 195-214. In: Seasonally dry tropical forest (Eds. S. H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina). Cambridge University Press.

De León, A. 2005. Fenología y disponibilidad de fruta carnosa en la Sierra de Huautla, Morelos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos, México.

Dorado O., Maldonado B., Arias D.M., Sorani V., Ramírez R., Leyva E. y D. Valenzuela. 2005. Programa de conservación y manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 210 pag.

Dorado, O., D. Valenzuela y R. Ramírez. En prensa. Ficha Técnica 29 Sierra de Huautla. In: Diversidad, amenazas y regiones prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de Mexico. (Eds. G. Ceballos, E. Espinoza, J. Bezaury y A. García). CONABIO y FCE.

Fenton, M.B. 1997. Science and the conservation of bats. Journal of Mammalogy, 78:1:14

Fenton, M.B., D.H.M. Cumming, I.L. Rautenbach, G.S. Cumming, M.S. Cumming, G.Ford, R. D. Taylo, J. Dunlop, M.D. Hovorka, D.S. Johnston, C. V. Portfors, M.C. Kalcounis, Z. Mahlanga. 1998. Bats and the loss tree canopy in african woodlands. Conservation Biology, 12: 399-407

- Fenton M.B., J. Rydell, M.J. Vonhof, J. Eklöf y W.C. Lancaster. 1999 (a). Constant-frequency and frequency-modulate components in the echolocation calls of three species of small bats (Emballonuridae, Thyropteridae, and Vespertilionidae. Canadian Journal of Zoology, 77:1891-1900
- Fenton M.B., J.O. Whitaker Jr., M. J. Vonhof, J.M. Waterman, W.A. Pedro, L.M.S. Aguiar, J. E. Baumgarten, S. Bouchard, D. M. Faria, C. V. Portfors, N.I.L. Rautenbach, W. Scully y M. Zortea. 1999 (b). The diet of bats from Southeastern Brazil: the relation to echolocation and foraging behaviour. Revista Brasileira de Zoologia, 16: 1081-1085
- Fenton M.B., E. Bernard, S. Bouchard, L. Hollis, D.S. Johnston, C.L. Lausen, J. M. Ratcliffe, D. K. Riskin, J.R. Taylor y Zigouris. 2001. The bat fauna of Lamanai, Belize: roosts and trophic roles. Journal of Tropical Ecology, 17:511-524.
- Fukui, D., M.Murakami, S.Nakako y T. Aoi. 2006. Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. Journal of Animal Ecology, 75:1252-1258.
- Glendell, M. y N. Vaughan. 2002. Foraging activity of bats in historic landscape parks in relation ti habitat composition and park management. Animal Conservation, 5:309-316.
- Gorresen, P. M. y M. R. Willing. 2004. Lanscape responses of bats to habitat fragmentation in atlantic forest of Paraguay. Journal of Mammalogy, 85:688-697.

- Grindal, S.D., J.L. Morrisette y R.M. Brigham. 1999. Concentration of bat activity in riparian habitats over an elevation gradient. *Canadian Journal of Zoology*, 77:972-977.
- Hayes, J. 1997. Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation-monitoring studies. *Journal of Mammalogy*, 78:514 – 524
- Hayes, J.P. 2000. Assumptions and practical considerations in the design and interpretation of echolocation-monitoring studies. *Acta Chiropterologica*, 2: 225-36
- Huc, T. 2005. Estudio de la diversidad de artrópodos del suelo y evaluación de su uso como bioindicadores en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ciencias, Universidad de Las Américas-Puebla. Puebla, México.
- Ibáñez C., A. Guillén, J. Juste B. , y J. L. Pérez-Jordá.1999 Echolocation calls of *Pteronotus davyi* (Chiroptera: Mormoopidae) from Panama. *Journal of Mammalogy*, 80:924-928
- Ibáñez C., J. Juste, R. López-Wilchis, L. Albuja V. y A. Núñez-Garduño. 2002. Echolocation of three species of sac-winged bats (*Balantiopteryx*). *Journal of Mammalogy*, 83: 1049-1057
- Jong, J. 1994. Choice of foraging sites in a bat community. En: Distribution patterns and habitat use by bats in relation to landscape heterogeneity, and consequences for

conservation. Tesis doctoral. Department of Wildlife Ecology. Swedish University of Agricultural Sciences

Jong, J. y I. Ahlén. 1991. Factors affecting the distribution patterns of bats in Uppland central Sweden. *Holarctic Ecology*, 14:92-96

Kalcounis-Rüppell M.C., T.J. Brown, P.T. Handford y R.A. Ojeda. 2003. Preliminary notes on bat activity and echolocation in northwestern Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 10: 331-339

Kalko, E.K.V. 2004. Neotropical leaf-nosed bat (Phyllostomidae): "Whispering" bats as candidates for acoustic surveys?. In: Bat echolocation research tools, techniques and analysis. Ed. R.M. Brigham, E.K.V. Kalko, G. Jones, S. Parsons, H.J.G.A. Limpens. Bat Conservation International. Austi, Texas. P.p. 63-69.

Korine, C. y B. Pinshow. 2004. Guild structure, foraging space use, and distribution in a community of insectivorous bats in the Negev Desert. *Journal of Zoology*, 262: 187-196.

Kössl M., E. Mora, F. Coro y M. Vater. 1999 Two-toned echolocation calls from *Molossus molossus* in Cuba. *Journal of Mammalogy*, 80:929-932.

Kunz, T.H. y M. B. Fenton (ed.). 2003. Bat ecology. The University of Chicago Press.

López-Forment, C.W. 1979. Algunos aspectos ecológicos del murciélago *Balantiopteryx plicata* Peters, 1887 (Chiroptera: Emballonuridae) en México. *Inst. Biol. Univ. Nal.*

Autón. México 50, Ser. Zoología, 1:673-699.

- Macias, S. E. C. Mora, y A. García. 2006. Acoustic identification of mormoopid bats a survey during the evening exodus. *Journal of Mammalogy*, 87:324-330.
- Marinho-Filho, J. y I. Sazima. 1998. Brazilian bats and consevation biology a firts survey. In Kunz, T. H. y Racey, P. A. (eds.), *Bat Biology and Conservation*, pp. 183-196. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Medellín, R. A., M. Equihua y M.A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conservation Biology*, 14:1666-1675.
- Meyer, C. F., C.J. Schwarz y J. Fahr. 2004. Activity patterns and habitat preferences of insectivorous bats in a West African forest-savanna mosaic. *Journal of Tropical Ecology*, 20:397-407.
- Mickleburgh, S.P., A. M. Hutson y P. A. Racey. 2002. A review of the global conservation status of bats. *Oryx*, 36:18:34.
- Miller, B.W. 2001. A method for determining activity of free flying bats using a new activity index for acoustic monitoring. *Acta Chiropterologica*, 3:1. pp. 93-105
- Neuweiler, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 4:160-166.
- Novick A. 1962. Orientation in neotropical bats. I. Natalidae and Emballonuridae. *Journal*

of Mammalogy, 43:449-455.

Novick, A. 1963. Orientation in neotropical bats. II Phyllostomatidae and desmodontidae.

Journal of Mammalogy, 44: 44-56.

O'Farrell M.J., B.W. Miller. 1999. Use of vocal signatures for the inventory of free-flying

neotropical bats. Biotropica, 31: 507-516.

O'Farrell M.J., y B. W. Miller. 1997 A new examination of echolocation calls of some

neotropical bats (Emballonuridae and Mormoopidae). Journal of Mammalogy,

78:954-963.

O'Farrell, M., B.W. Miller, y W. L. Gannon. 1999. Qualitative identification of free-flying

bats using the Anabat detector. Journal of Mammalogy, 80:11-23.

Ochoa G. J., M. J. O'Farrell y B.W. Miller. 2000. Contribution of acoustic methods to the

study of insectivorous bat diversity in protected areas from northern Venezuela.

Acta Chiropterologica, 2: 171-183.

Ochoa, J. 2000. Efectos de la extracción de maderas sobre la diversidad de mamíferos

pequeños en bosque de tierras bajas de la Guayana Venezolana. Biotropica,

32:146-164.

Parsons, S., A. M. Boonman y M. K. Obrist 2000. Advantadges and disadvantadges of

techniques for transforming and analyzing chiropteran echolocation calls. Journal of

Mammalogy, 81: 927-938.

- Patriquin, K. J. y R. M. R. Barclay. 2003. Foraging by bats in cleared, Thinned and unharvested boreal forest. *Journal of Applied Ecology*, 40:646-657.
- Pavey, C.R., J-E. Grunwald y G. Neuweiler. 2001. Foraging habitat and echolocation behaviour of Schneider's leafnosed bat, *Hipposideros speoris*, in a vegetation mosaic in Sri Lanka. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50:209-218.
- Pineda, E., C. Moreno, F. Escobar, y G. Halffter. 2005. Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, México. *Conservation Biology*, 19:400-410.
- Ratcliffe, J.M., H.M. ter Hofstede, R. Avila-Flores, M. B. Fenton, G.F. McCracken, S. Biscardi, J. Blasko, E. Gillam, J. Orprecio y G. Spanjer. 2004. Conespecific influence call design in the Brazilian free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 966-971.
- Rautenbach, I.L., M.B. Fenton y M.J. Whiting. 1996. Bats in riverine forests and woodlands: a latitudinal transect in southern Africa. *Canadian Journal of Zoology*, 74:312-322.
- Rogers, D.S., M.C. Belk.M.W.González y B.L. Coleman. 2006. Patterns of habitat use by bats along a riparian corridor in northern Utah. *The Southwestern Naturalist*, 51:52-58.
- Rydell J., H.T. Arita, M. Santos y J. Granados. 2002. Acoustic identification of

insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatán, México. *Journal of Zoology*, 257:27-36.

Saynes V., Hidalgo C., Etchevers J.D., Campo J.E. 2005. Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology*, 29:282-9.

Schitzler H.U. y E.K.V.B. Kalko. 2001. Echolocation by insect-eating bats. *BioScience*, 51(7): 557-569.

Schnitzler, H.-U. y E. Kalko. 1998. How echolocating bats search and find food. In Kunz, T. H. y Racey, P. A. (eds.), *Bat Biology and Conservation*, pp. 183-196. Smithsonian Institution Press, Washington and London.

Seidman. V. M. y C. J. Zabel. 2001. Bat activity intermittent streams in northwestern California. *Journal of Mammalogy*, 82: 738-744.

Stoner, K. E., M. Quesada, V. Rosas-Guerrero y J. A. Lobo. 2002. Effects of forest fragmentation on the Colima Long-nosed bat (*Musonycteris harrisoni*) foraging in tropical dry forest of Jalisco, Mexico. *Biotropica*, 34:462-467.

Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94:133-142.

Valenzuela, D. y D.W. Macdonald. 2002. Home range use by white-nosed coatis: limited water and a test of the Resource Dispersion Hypothesis. *Journal of Zoology*, 258:

247-256.

Villa R., B. y F. A. Cervantes. 2003. Los mamíferos de México. Instituto de Biología UNAM. Grupo editorial Iberoamerica.

Webala, P.w., N. O. Ogue y A. Bekele. 2004 Bat species diversity and distribution in the three vegetation communities of Meru National Park, Kenia. African Journal of Ecology, 42:171-179.

Wickramasinghe, L. P., S.Harris, G. Jones y N. Vaughan. 2003. Bat activity and species richness an organic and conventional farms: impact of agricultural intensification. Journal of Applied Ecology, 40:984-993.

Zubaid, A. 1993. A comparison of the bat fauna between a primary and fragmented secondary forest in Peninsular Malaysia. Mammalia, 57. 2: 201-206.

CONCLUSIÓN GENERAL

Con la realización de mi trabajo se destaca la relevancia del empleo de técnicas de detección acústica para los estudios ecológicos sobre murciélagos insectívoros, ya que es posible obtener información con características que permiten generar inferencias sobre aspectos que no se pueden estudiar tan fácilmente con otras técnicas, cómo por ejemplo, con el uso de redes de niebla.

Aun así es necesario complementar futuros estudios que traten con los murciélagos insectívoros aéreos, utilizando diferentes métodos, ya que se obtienen diferentes conjuntos de datos: el uso de redes de niebla o la búsqueda y revisión de refugios pueden proveer datos detallados sobre aspectos poblacionales, reproductivos, o permitir la toma de muestras (e.g. de tejido, excretas, parásitos, etc.) y el empleo de los detectores ultrasónicos permite, entre otros aspectos, el estudio más detallado de los patrones de actividad de este grupo de murciélagos, así como un acercamiento general (en el caso de este trabajo) a como usan los hábitats disponibles.

En mi trabajo, con esta última técnica, logré en primera instancia describir las características de los llamados de ecolocación de algunas especies de murciélagos insectívoros presentes en la Sierra de Huautla y con ello, hacer notar que estas cualidades difieren en mayor o menor medida de las descritas previamente para los llamados de las mismas especies en otras partes de su distribución (ver Capítulo I).

Esto enfatiza la necesidad de generar inventarios sonoros para distintas localidades de estudio y dilucidar las causas de esta variación en los llamados, para avanzar en el estudio de la ecología de los murciélagos insectívoros. Mientras más completas sean las bibliotecas de llamados de ecolocación, el empleo de la técnica será más amplio (en número de estudios y localidades) y sencillo en su utilización para futuros trabajos.

Por otra parte, con mi trabajo también logré describir por primera vez los patrones de actividad temporal de las especies de murciélagos insectívoros de la Sierra de Huautla, empleando una alternativa de análisis que no se había utilizado para el estudio de comunidades de murciélagos insectívoros en selvas secas de México. Esta aproximación, permitió describir los patrones de actividad de estos animales, con mayor grado de detalle que previamente para algunas de las especies estudiadas (ver Capítulo II).

Mis resultados demuestran que los murciélagos insectívoros presentes en Sierra de Huautla presentan diferentes patrones de actividad temporal, sugiriendo con esto que la partición del nicho en este eje puede tener un papel más importante del que hasta ahora se ha supuesto, en la estructuración de las comunidades de murciélagos, al menos en ambientes tan particulares como las selvas secas.

Sin embargo, con los datos que obtuve, no es posible concluir si esta separación temporal es una estrategia que minimiza la competencia entre especies simpátricas, o si se debe a que, en un ambiente relativamente poco diferenciado estructuralmente como es el caso de las selvas secas, en donde la estratificación vertical es reducida, hay pocas oportunidades para los murciélagos en coexistencia, de separar su actividad en el eje espacial del nicho.

Alternativamente, también es posible que las diferencias en los patrones de actividad que registré, sean el resultado de que diferentes especies, con diferentes características ecomorfológicas, ajustan su actividad en respuesta al riesgo de depredación o, a la actividad de sus presas.

Aun así, el hecho de encontrar estas diferencias en el uso del tiempo, nos dice por una parte que: (a) es necesario emplear la técnica de detección acústica para tener acceso a este tipo de datos y así poder hacer comparaciones entre hábitats y ensamblajes

particulares de especies de murciélagos y; (b) aun nos queda mucho por estudiar en lo que respecta a la separación de nicho en los murciélagos neotropicales.

Finalmente, con mi trabajo, también encuentro que no existe un efecto significativo de la perturbación de la vegetación sobre la comunidad de murciélagos insectívoros pero también que las cañadas son un ambiente de suma importancia para este grupo de quiropteros, pues en ellas concentran buena parte de su actividad (Capítulo III).

De esta manera y considerando que en las selvas secas, las cañadas representan un porcentaje relativamente bajo del hábitat disponible, puedo concluir que la perturbación de la vegetación, tiene o tendrá poco impacto sobre la comunidad de murciélagos insectívoros, en tanto no impacte de manera más intensa o destruya los ambientes de cañada.

Así, mis resultados concuerdan con otros estudios, en destacar la relevancia de las cañadas como ambientes claves para mantener la diversidad biológica de las selvas secas y por ello, que estos ambientes deben ser una prioridad en el manejo y conservación de las mismas.

Adicionalmente, otro resultado relevante de mi trabajo es el hecho de que la actividad del murciélago *Pteronotus parnellii*, al menos evaluada de esta manera, parece no variar estacionalmente, ni diferir entre microhábitats y tampoco verse afectada por la alteración en las características de la vegetación, lo que resulta muy interesante y contradice la consideración generalizada de que esta especie es un especialista que forrajea exclusivamente en ambientes estructuralmente cerrados o complejos.

Estos resultados sugieren, que entre los murciélagos insectívoros de Sierra de Huautla, es una de las especies con mayor flexibilidad en términos ecológicos y por lo tanto una de las más exitosas. Entender su papel en la comunidad de murciélagos insectívoros

en nuestro sitio de estudio y en general en las selvas secas, merece estudios a mayor profundidad.

Finalmente, dado que en mi estudio se consideró cierto grado de perturbación en la vegetación, a que se trabajó en una escala de tiempo muy corta (en tiempos ecológicos) y en un ambiente con un largo historial de ocupación humana, es necesario generar estudios más detallados y a diferentes escalas espaciales y temporales, sobre el efecto que la alteración de la vegetación en diferentes intensidades pudiera tener sobre las comunidades de murciélagos insectívoros en las selvas secas.

ANEXO 1. Peso, medidas de antebrazo, maxila, mandibula, principales presas consumidas y tamaño de presa para algunas de las especies de murciélagos insectívoros presentes en la REBIOSH.

Entre () se indica el número de la referencia de donde se obtuvo el dato, el listado de referencias se presenta al final del anexo. SD= si datos. ** Datos tomados en de Sierra de Huautla con excepción de aquellos con referencias

Especie	Peso g ♀ / ♂**	Antebrazo mm ♀ / ♂**	Maxila mm	Mandibula mm	Presas	Tamaño de presas
<i>Pteronotus parvelli</i>	14.26-14.79	56.98-56.72	9.92 / 10.03 (35)	7.3 - 9.9(6)	Coleoptera, Lepidoptera (7) 90% Lepidoptera, 10% Coleoptera (19) 93% Lepidoptera, 35.7% Orthoptera, 21.4 % Diptera, 14.3% Coleoptera, 14.3% Odonata, / 1% Hymenoptera (14) *%CE	
<i>P. davyi</i>	7.14 - 7.67	43.78 - 44.01	7.20 / 6.90 (35)	6.0 - 6.9(6)	Lepidoptera, Diptera, Forficulidae(1) 52% Lepidoptera, 28% Homoptera, 12% Coleoptera, 8% Hemiptera (19)	
<i>megaphylla</i>	14.92 - 14.78	55.92 - 55.45	8.04 / 8.28 (35)	7.5 - 8.3(6)	Lepidopteros(11) 98% Lepidoptera, 2% Coleoptera (19) Microlepidopteros, coleoptera, diptera (20)	Grandes(11) 5-6 mm de longitud (20)
<i>Eumops glaucinus</i>	30 a 45 (42)	57 a 64 (42)	9.1 (8.7-9.5) (35)	8.8 - 10.5 (6)	Coleoptera, Lepidoptera y orthoptera (14) * CE 70% Lepidoptera, 20% Coleoptera, 5% Homoptera, 5% Diptera (19) 55% Coleoptera, 15% Diptera; 10% Hemiptera (Belwood 1981 en ref.3) Coleoptera, Orthoptera, Lepidoptera (14)	
<i>E. underwoodi</i>	SD / - 54.725	SD / - 67.675	11.1 - 12.3(6)		47 % Scarabaeidae 31% Acrididae 12 % Cicadellidae 10 % Lepidoptera (9)	6-10 mm 40 - 60 mm 6 mm (9)
<i>Molossus sinaloae</i>	27.35 - 30.95	49.39 - 49.50	8 (7.7-8.3) (35)	7.1 - 7.9(6)	68% Coleoptera, 15% Homoptera, 10% Diptera, 7% Lepidoptera (19)	
<i>Tadarida brasiliensis</i>	11.42-9.64	42.98- 42.82	5.0 -6.6(6)		90 % Lepidopteros (18) Carabidae (coleoptera), Lygaeidae (Hemiptera), Lepidoptera y Scarabaeidae (Coleoptera) (21) Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera, Homoptera, Coleoptera (33)	5 y 9 mm (18)
<i>Balantiopteryx plicata</i>	6.1 - 7.1(2)		5-5.6(6)		Hymenoptera, Coleoptera, Hemiptera (2) Lepidopteros(4)	Tamaño general de la presa entre 8 y 9 mm(2)
<i>Lasiurus cinereus</i>	SD / - 20.10	SD / - 52.68	5.9 (35)	5.3 - 6.5(6)	Lepidoptera (preferiblemente), Coleoptera, Diptera, Odonata, Orthoptera, Isoptera, Hymenoptera (13) Lepidopteros(12) Lepidoptera, Odonata, Coleoptera (22) > 60 % Lepidoptera 100 % Lepidoptera, 25% Coleoptera, 17% Diptera, 17% Neuroptera, 17 % Hymenoptera, 17 % Homoptera, 8% no identificado (23) *%MF Lepidoptera, Coleoptera, Diptera (en periodos de abundancia de mosquitos) (33)	6 -30 mm, media de 20 mm(12) Presas grandes (22) Entre 16 y 25 mm de long. Relativamente grandes (33)
				<i>L. cinereus semotus</i>	Lepidopteros(8)	Long. promedio de 14 mm (8)
<i>M. velifera</i>	11.27 - 9.54	45.15 - 44.25	6.0 - 7.0(6) - 6.28 (35)		Lepidopteros(5)	Pequeños (5) Tamaño general de las presas variable, desde 4 hasta 10 - 20 mm. El promedio es 12 mm (10)

ANEXO 1. Peso, medidas de antebrazo, maxila, mandibula, principales presas consumidas y tamaño de presa para algunas de las especies de murciélagos insectívoros presentes en la REBIO SH. Continúa

Entre () se indica el numero de la referencia de donde se obtuvo el dato, el listado de referencias se presenta al final del anexo. SD= si datos. ** Datos tomados en de Sierra de Huautla con excepción de aquellos con referencia

Especie	Peso g ♀ / ♂**	Antebrazo mm ♀ / ♂**	Maxila mm	Mandibula mm	Presas	Tamaño de presas
<i>M. fortidens</i>	5.275 - /	35.9 - /	5.4 - 5.8(6)-5.27 (35)		Diptera, Isoptera (40)	Pequeños (40)
<i>M. californica</i>	4.2 - 4.4	34.6 - 33.4	4.8-5.4 (35)		Lepidoptera, Diptera, Coleoptera, hemiptera (Whitaker et al. 1981 en 29) Trichoptera, Coleoptera (Wolldsworth 1981 en 29)	
<i>M. yumanensis</i>	5.2 - 4.08	34.2 -33.23	4.9 (35)	4.6 - 5.2(6)	Coleopteros, Lepidopteros(4)	
<i>Eptesicus fuscus</i>	19.4/	51.35/	7(6.6-7.2)(35)	7.1 - 9.8(6)		Tamaño general de las presas entre los 6-12 mm (12)
					84.2% Coleoptera, 7.1% Hemiptera, 2.1% Homoptera, 1.7% Lepidoptera (17)	
					Coleoptera y Lepidoptera (4)	
					57.7 a 82.4 % Coleoptera, 5.6 a 19.4% Hemiptera, 2.1 a 7.3% Hymenoptera, 3.2 a 6.1% Diptera, 0.5 a 1% Neuroptera, 0.4 a 1.8% Lepidoptera, hasta 17.1 % Orthoptera (30)	
					Coleoptera (31)	Entre 6.1 y 27 mm de longitud. La media es de 12 mm (31)
					100% Lepidoptera, 89% Coleoptera, 33% Diptera, 17% Neuroptera, 17% Hymenoptera, 17% Hemiptera, 28% Homoptera, 6% Acaros, 6% no identificados (23) *%MF	
					Coleopteros (32)	Pequeños (32)
					72% Coleoptera, 12% Lepidoptera, 12% Diptera, 8% Hymenoptera, 8% Dyctioptera, 4% Neuroptera (14) *%CE	
					+ frecuente Coleoptera: Carabidae, Scarabaeidae, Chrysomelidae. - frecuente Hymenoptera, Hemiptera: Pentatomidae, Trichoptera y Homoptera (33)	
					Scarabaeidae, Carabidae, Pentatomidae (Phillips 1966 en 34)	
					Scarabaeidae, Carabidae, Pentatomidae, Formicidae, Ichneumonidae y Lepidoptera (Whitaker 1972 en 34)	
					29.1 % Carabidae, 18.2 % insectos no identificables, 12.2 % Lepidoptera, 7.3 % Coleoptera, 7.3 % Pentatomidae, 1.8% Diptera (34) *%CE	
					Coleoptera 57.7% (principalmente Scarabaeidae con 36.9% y Carabidae 12.1%), Hymenoptera 10.7 % (principalmente Formicidae con 10%), Diptera 10.5 % (principalmente Chironomidae con 7%), Homoptera 8.8% (principalmente Cixiidae 6.4 %), Hemiptera 5 %, Lepidoptera, Trichoptera, Orthoptera, Plecoptera, Neuroptera, Ephemera y Mecoptera < 3%. (37) *%VO	
<i>Rhogeessa alleni</i>	5.8 a 8.0 (41)	32.4 a 34.2 (41)	5.5 (15)	5.3 (15)	No se encontraron estudios en esta especie	
<i>R. parvula</i>	4.66 - 4.22	30.5 - 29.97	4.3-5.8(15), 4-4.7(35)		No se encontraron estudios en esta especie	

ANEXO 1. Peso, medidas de antebrazo, maxila, mandibula, principales presas consumidas y tamaño de presa para algunas de las especies de murciélagos insectívoros presentes en la REBIOSH. Continúa
Entre () se indica el número de la referencia de donde se obtuvo el dato, el listado de referencias se presenta al final del anexo. SD= si datos. ** Datos tomados en de Sierra de Huautla con excepción de aquellos con referencia

Especie	Peso g ♀ / ♂**	Antebrazo mm ♀ / ♂**	Maxila mm	Mandibula mm	Presas	Tamaño de presas
<i>Pipistrellus hesperus</i>	4.03 - 3.05	30.25 - 27	3.9 (3.7-4.49) (35)		Lepidopteros (4) Homoptera Lepidoptera Hymenoptera (hormigas voladoras)(12)	4 - 10 mm 2 - 10 mm (12)
<i>Natalus stramineus</i>	3 a 6 (43)	35 a 46 (43)			70% Coleoptera, 20% Lepidoptera, 10% Homoptera (19)	
<i>Nyctinomops macrotis</i>	17 a 24 (44)	54 a 63 (44)			Lepidoptera 17.2 %VO y 82.1 %MF, Homoptera 27.6 %VO y 62.5 %MF, Hemiptera 11.7%VO y 37.5 %MF, Hymenoptera 19.5 %VO y 37.5 %MF, Diptera 10.6 %VO y 50 %MF, Coleoptera 4.9 %VO y 26.8% MF, Trichoptera 5.1%VO y 10.7%MF, Neuroptera 2.2% VO y 17.9 %MF, no identificado 1.2%VO y 7.1 %MF. (38)	

Referencias:

- | | | |
|----------------------------------|---|-----------------------------------|
| (1) Adams 1989 | (15) Villa y Cervantes 2003 | (35) Villa 1966 |
| (2) Arroyo-Cabrales y Jones 1988 | (16) Webster et al. 1980 | (36) Bast, et al. 2005 |
| (3) Best et al. 1997 | (17) Whitaker 2004 | (37) Whitaker, Jr. y Barnard 2005 |
| (4) Black 1974 | (18) Wilkins 1989 | (38) Sparks y Valdez 2003 |
| (5) Fitch et al. 1981 | (19) Santos y Arita (Datos no publicados) | (39) Lee y McCracken 2005 |
| (6) Hall 1981 | (20) Ceballos y Galindo 1984 | (40) López-Forment et al. 1997 |
| (7) Herd 1983 | (21) Whitaker, Jr. et al. 1996 | (41) Arroyo-Cabrales y Baker 2005 |
| (8) Jacobs 1999 | (22) Barclay 1986 | (42) Ortega-R. 2005 |
| (9) Kiser 1995 | (29) Simpson 1993 | (43) Téllez-Girón y Ceballos 2005 |
| (10) Kunz 1974 | (30) Agosta y Morton 2003 | (44) Arita 2005 |
| (11) Resutek y Cameron 1993 | (31) Agosta et al. 2003 | |
| (12) Ross 1967 en Black 1974 | (32) Freeman 1981 | |
| (13) Shump y Shump 1982 | (33) Tuttle 2001. | |
| (14) Silva-Taboada 1979 | (34) Swier 2003 | |

**MF= % de ocurrencia del orden en muestras fecales

**CE = % de ocurrencia del orden en contenido estomacal

*CE= Contenido estomacal

*a= las proporciones corresponden al consumo en diferentes clases de edad (adultos y juveniles) y condición reproductiva

*MF= datos obtenidos de muestras fecales

**Cme= % de consumo en un periodo de 5 meses

**VO= % del volumen /100 que representa el orden en el total de muestras fecales

Literatura revisada para el Anexo. 1

Adams, J.K. 1989. *Pteronotus davyi*. Mammalian Species, 346:1-5.

Adams, R.A. 1997. Onset of volancy and foraging patterns of juvenile Little Brown bat, *Myotis lucifugus*. Journal of Mammalogy, 78:239-246.

Agosta, S. J. y D. Morton. 2003. Diet of the Big Brown bat, *Eptesicus fuscus*, from Pennsylvania and western Maryland. Northeastern Naturalist, 10:89-104.

Agosta, S.J., D. Morton y K. M. Kuhn. 2003. Feeding ecology of the bat *Eptesicus fuscus*: 'preferred' prey abundance as one factor influencing prey selection and diet breadth. Journal of Zoology., London, 260:169-177.

Arita, T.H. 2005. *Nyctinomops macrotis* (Gray, 1840). En: Los mamíferos silvestres de México (Coord. G. Ceballos y G. Oliva). FCE. CONABIO.

Arroyo – Cabrales, J. y R.J. Baker. 2005. *Rhogeessa alleni* (Thomas, 1892). En: Los mamíferos silvestres de México (Coord. G. Ceballos y G. Oliva). FCE. CONABIO.

Arroyo-Cabrales y J.K. Jones, Jr. 1988. *Balantiopteryx plicata*. Mammalian Species, 301:1-4.

Barclay, R.M.R. 1986. Foraging strategies of Silver haired (*Lasionycteris noctivagans*) and Hoary (*Lasiurus cinereus*) bats. Myotis, 23-24:161-166.

Bast, M.D, M. S. Burt, y W. Sparks. 2005. Prey selection within a southeastern Missouri bat community. En: 85th Annual ASM meeting Southwest Missouri State University. 15-19 June 2005. American Society of Mammalogist.

Best, T.L., W.M. Kiser y J. C. Rainey. 1997. *Eumops glaucinus*. Mammalian Species, 551:1-6.

- Black, H.L. 1974. A north temperate bat community: structure and prey populations. *Journal of Mammalogy*, 55:138-157.
- Brigham, R., H. Aldridge, y R. Mackey. 1992. Variation in habitat use y prey selection by Yuma bats, *Myotis yumanensis*. *Journal of Mammalogy*, 73:640-645.
- Buchler, E. R. 1976. Prey selection by *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *The American Naturalist*, 110 :619-628.
- Ceballos, G., y Galindo, C. 1984. Mamíferos silvestres de la cuenca de México. MAB. LIMUSA.
- Fitch, J.,K.A. Shump,Jr., y A. U. Shump. *Myotis velifer*. *Mammalian Species*, 149:1-5.
- Freeman, P. W. 1981. Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *Journal of Mammalogy*, 62:166-173.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. Volume I: 1-600 + 90 pp. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Herd, R.M. 1983. *Pteronotus parnellii*. *Mammalian Species*, 209:1-5.
- Jacobs, D.S. 1999. The diet of the insectivorous Hawaiian hoary bat (*Lasiurus cinereus semotus*) in an open and a cluttered habitat. *Canadian Journal of Zoology*, 77:1603-1608.
- Kiser, W.M. 1995. *Eumops underwoodi*. *Mammalian Species*, 516: 1–4.
- Kunz, T.H. 1974. Feeding ecology of a temperate insectivorous bat (*Myotis velifer*). *Ecology*, 55:693-711.
- Lee, Y. y G.F. McCracken. 2005. Dietary variation of Brazilian free-tailed bats links to migratory populations of pest insects. *Journal of Mammalogy*, 86:67-76.

- Ortega – R., J. 2005. *Eumops glaucinus* (Wagner, 1843). En: Los mamíferos silvestres de México (Coord. G. Ceballos y G. Oliva). FCE. CONABIO.
- Rezsutek, M. and G. N. Cameron. 1993. *Mormmops megalophylla*. Mammalian Species, 448:1-5.
- Shump Jr, K. A. y A. U. Shump. *Lasiurus cinereus*. Mammalian Species, 185:1-5.
- Silva Taboada, G. 1979. Los murciélagos de Cuba. Editorial Academia. Havana, Cuba. 423 pp.
- Simpson, M.R. 1993. *Myotis californicus*. Mammalian Species, 428:1-4.
- Sparks, D. W., and E. W. Valdez. 2003. Food habits of *Nyctinomops macrotis* at a maternity roost in New Mexico, as indicated by analysis of guano. Southwestern Naturalist, 48:132-135.
- Swier, V. J. 2003. Distribution, Roost Site Selection and Food Habits of Bats in Eastern South Dakota. Tesis: Master of Science. Major in Biological Sciences. South Dakota State University.
- Tellez – Girón, G. y G. Ceballos. 2005. *Natalus stramineus* (Gray, 1838). En: Los mamíferos silvestres de México (Coord. G. Ceballos y G. Oliva). FCE. CONABIO.
- Tuttle, M.D. 2001. Bats in eastern woodlands. Bat Conservation International.
- Villa R., B. y F. A. Cervantes. 2003. Los mamíferos de México. Instituto de Biología UNAM. Grupo editorial Iberoamerica.
- Villa-R. B. 1966. Los murciélagos de México. UNAM. Instituto de Biología. 490 pp.

Webster, W.D., J. K. Jones, Jr. y R.J. Baker. *Lasiurus intermedius*. Mammalian Species, 132:1-4.

Whitaker, J. O., Jr. 2004. Prey selection in a temperate zone insectivorous bat community. Journal of Mammalogy, 85:460-469.

Whitaker, Jr. J.O. y S. M. Barnard. 2005. Food of Big brown bats (*Eptesicus fuscus*) from a Colony at Morrow, Georgia. Southeastern Naturalist, 4: 111-118.

Whitaker, Jr., J.O., C. Neefus y T. Kuns. 1996. Dietary variation in the Mexican Free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). Journal of Mammalogy, 77:716-724.

Wilkins, K.T. 1989. *Tadarida brasiliensis*. Mammalian Species, 331:1-10.