



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
ZARAGOZA

Datos Poblacionales y Reproductivos de *Pteronotus  
parnellii mexicanus*, en una Selva Baja Caducifolia, en la  
Región Suroeste del Estado de Puebla.

## TESIS

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
BIÓLOGO

P R E S E N T A :

ZAMORA SERRANO ISMAEL  
LOZANO CUENCA DANIEL

DIRECTOR DE TESIS:

BIÓL. CRISTÓBAL GALINDO GALINDO



2015

México, D. F.



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**

A mis padres Santa Serrano y José Zamora, no hay palabras para darles mi eterna gratitud, gracias por sus palabras de aliento, ánimo y paciencia ya que ellos son los principales motores de este logro académico y personal.

A mi esposa Lupita por todo su amor, cariño, apoyo y por todos los instantes que hemos disfrutado y por los que no también.

A mi hermana Maribel y mi sobrina traviesa Tania Belem que las quiero mucho.

A todos mis amigos de campo y laboratorio por todos aquellos momentos de aprendizaje y relajación que vivimos juntos. En especial a Juan Carlos Gutiérrez (Santy), Jacobo Pérez (Nana), Carlos Javier (Vaquero) y Daniel Lozano (Ocelote) por todo su apoyo y gran cariño hacia mi persona.

A mi profesor, tutor y amigo Biól. Cristóbal Galindo Galindo por darme la oportunidad de colaborar en su laboratorio.

Y principalmente a Dios por darme la bendición de poder estar junto a mi familia.

A cada uno de los sinodales que con sus comentarios enriquecieron este trabajo.

Dr. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ.

Dr. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA.

Dr. MANUEL FERIA ORTIZ.

M. en C. NICTÉ RAMÍREZ PRIEGO.

Ismael Zamora Serrano

## **Agradecimientos**

### **A Dios.**

Por haberme permitido llegar hasta este punto y haberme dado salud para lograr mis objetivos, además de su infinita bondad y amor.

### **A mis padres.**

Por haberme apoyado en todo momento, por sus consejos, sus valores, por la motivación constante que me ha permitido ser una persona de bien, pero más que nada, por su amor.

### **A mis familiares.**

A mis hermanas Coral y Nancy por ser el ejemplo de hermanas, del cual aprendí aciertos y de momentos difíciles; y a todos aquellos que participaron directa o indirectamente en la elaboración de esta tesis. ¡Gracias a ustedes!

### **A mi esposa e hijo.**

Por su paciencia y comprensión, además de anteponer su tiempo para que yo pudiera cumplir con el mío. Por su bondad y sacrificio que me ha inspirado a ser mejor, ahora puedo decir que esta tesis lleva mucho de ustedes, gracias por estar siempre a mi lado, Alma y Loan.

### **A mis amigos.**

Que nos apoyamos mutuamente en nuestra formación profesional y que hasta ahora, seguimos siendo amigos: José Luis García y sobre todo a Ismael Zamora por haberme ayudado a realizar este trabajo.

### **A mis maestros.**

Por su gran apoyo y motivación para la culminación de nuestros estudios profesionales y para la elaboración de esta tesis; al Biól. Cristóbal Galindo Galindo por su apoyo ofrecido en este trabajo y por impulsar el desarrollo de nuestra formación profesional.

Finalmente a los maestros, aquellos que marcaron cada etapa de nuestro camino universitario, y que me ayudaron en asesorías y dudas presentadas en la elaboración de la tesis.

Daniel Lozano Cuenca

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	- 3 -
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	- 5 -
Aspectos generales sobre la especie de estudio <i>Pteronotus parnellii mexicanus</i> .....	- 10 -
Taxonomía.....	- 10 -
Ecología .....	- 11 -
Distribución.....	- 12 -
<b>JUSTIFICACIÓN</b> .....	- 13 -
<b>HIPÓTESIS</b> .....	- 14 -
<b>OBJETIVOS</b> .....	- 15 -
OBJETIVO GENERAL.....	- 15 -
OBJETIVOS PARTICULARES.....	- 15 -
<b>MATERIAL Y MÉTODO</b> .....	- 16 -
ÁREA DE ESTUDIO .....	- 16 -
TRABAJO DE CAMPO .....	- 17 -
ESTRUCTURA DEL REFUGIO .....	- 18 -
TEMPERATURA Y HUMEDAD RELATIVA .....	- 19 -
TAMAÑO POBLACIONAL .....	- 20 -
PROPORCIÓN SEXUAL Y ESTRUCTURA DE EDADES .....	- 20 -
PATRÓN REPRODUCTIVO .....	- 20 -
ANÁLISIS ESTADÍSTICO .....	- 21 -
<b>RESULTADOS</b> .....	- 22 -
ESTRUCTURA DEL REFUGIO .....	- 22 -
Características de las Cámaras .....	- 22 -
TEMPERATURA.....	- 24 -
HUMEDAD RELATIVA .....	- 26 -
ESFUERZO DE CAPTURA .....	- 28 -

TAMAÑO POBLACIONAL .....	- 29 -
ORGANIZACIÓN SOCIAL .....	- 30 -
Estructura de Edades <i>P. p. mexicanus</i> .....	- 30 -
Proporción Sexual <i>P. p. mexicanus</i> .....	- 31 -
PATRÓN REPRODUCTIVO .....	- 32 -
<b>DISCUSIÓN DE RESULTADOS .....</b>	<b>- 34 -</b>
ESTRUCTURA DEL REFUGIO Y CONDICIONES AMBIENTALES .....	- 34 -
Características de las Cámaras .....	- 34 -
TEMPERATURA Y HUMEDAD RELATIVA .....	- 35 -
TAMAÑO POBLACIONAL .....	- 38 -
ORGANIZACIÓN SOCIAL .....	- 40 -
Estructura de Edades <i>P. p. mexicanus</i> .....	- 40 -
Proporción Sexual <i>P. p. mexicanus</i> .....	- 41 -
PATRÓN REPRODUCTIVO .....	- 42 -
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>- 44 -</b>
<b>LITERATURA CITADA .....</b>	<b>- 45 -</b>

## RESUMEN

El trabajo se condujo durante un ciclo anual (enero-diciembre de 2011) durante el cual se registraron las características estructurales y ambientales de la cueva "Tzinacanostoc", que utiliza como descanso diurno *Pteronotus parnellii mexicanus*. Estos registros fueron relacionados con la dinámica poblacional (abundancia, proporción de sexos y de edades) y el periodo reproductivo de éste murciélago insectívoro. La cueva "Tzinacanostoc" se sitúa a 4.77 km. dirección noreste del poblado de Jolalpan, Puebla, (18° 19' 55"N y 98° 53' 16"W, 985 msnm). La vegetación que circunda la cueva corresponde a fragmentos de Selva Baja Caducifolia donde dominan elementos de la familia Leguminosae, Burseraceae, Convolvulaceae, Compositae y Bombacaceae en las partes más secas la presencia de Cactáceas y Agaváceas. La cueva posee una entrada grande (21 metros de alto y 29 metros de ancho) con profundidad de 230 m, en donde se aprecian tres cámaras diferenciadas que albergan las poblaciones de murciélagos con diferentes estructuras y condiciones físicas de temperatura y humedad. Las dimensiones de cada una son: cámara "I" profundidad de 125 m, 30 m de altura y un ancho de 25 m; la cámara "II" 70 m, 35 m y 46 m y la cámara "III" 35 m, 35 m y 23 m, respectivamente. El promedio de temperatura y humedad relativa son: 26.8°C y 90.5% para la cámara "I", 32°C y 94.2% para la cámara "II" y 34.2°C y 97.95% para la cámara "III". Los parámetros ambientales de temperatura mostraron diferencias significativas entre las cámaras (ANOVA,  $F=0.05$ , 2, 33;  $p= 0.0000$ ). Para ratificar éstas diferencias, utilizamos la prueba de comparación múltiple de Tukey (HSD) que mostró diferencias significativas entre las cámaras I-II, I-III, II-III ( $\omega=0.9403$ ). Las mismas pruebas se hicieron para la humedad relativa. Éstas exhibieron diferencias significativas entre las cámaras (ANOVA,  $F=0.05$ , 2, 33;  $p= 0.0000$ ), y Tukey (HSD) ( $\omega=0.9403$ ) entre las cámaras I-II, I-III, II-III. La colonia de *P. p. mexicanus* percha en la segunda cámara y la comparte con otros Mormoopidos (*Mormoops megalophylla*, *Pteronotus personatus* y *Pteronotus davyi*) y con el filostómido *Macrotus waterhousii*, sin embargo cada colonia ocupa sitios del techo diferentes y nunca se les vio mezclarse. En todo el estudio se capturaron



a 331 organismos, 176 individuos (diciembre-junio) fueron catalogados todos como adultos. Se revisaron 155 especímenes (julio-noviembre) y el 84% fueron adultos y el restante 16.1% fueron juveniles, por lo que la mayor parte del año la colonia se integra por adultos. La máxima abundancia se registró durante la época de lluvias (agosto-septiembre). En gran parte del año la proporción sexual de la colonia se mantiene 1:1. Sin embargo, durante la parte final de la gestación y toda la lactancia, ésta favoreció ligeramente a las hembras.

*P. p. mexicanus* mostró un patrón reproductivo monoéstrico estacional monotoco, donde las cópulas probablemente ocurren entre enero-marzo, la gestación se cubre en 75 días (finales de marzo a principios de junio) y la lactancia se inicia con los primeros nacimientos (finales de mayo) y termina a principios de agosto, por lo que al parecer dura tres meses. La relación sexual, estructura de edades y abundancia no dependen de las características ambientales y estructurales del refugio, sino que están en estrecha relación con los diferentes eventos reproductivos que se dan dentro del seno de la población.

## INTRODUCCIÓN

México es uno de los países más interesantes del mundo desde el punto de vista espeleológico, ya que alrededor del 20% del territorio nacional es propicio para la formación de cuevas (Espinasa y Diamant, 1994). En casi todos los estados de la república existen cuevas diferentes en cuanto al tamaño, origen y constitución. Se calcula que existen más de siete mil cuevas o cavernas en el país (Lazcano-Araujo, 1983). Existe un gran número de cuevas y minas, muchas de las cuales sirven como refugio principal o alternativo para casi la mitad de las especies de murciélagos que se encuentran en nuestro país (Arita, 1993).

Dentro de las cuevas, por lo general existen tres zonas: **Zona 1.**- De penumbra, los primeros metros con respecto a la entrada; **Zona 2.**- Con obscuridad media a completa y de temperatura variable y **Zona 3.**- En completa obscuridad, de temperatura constante y es la parte más profunda de la cueva (Hoffman *et al.*, 1986; Arita, 1994). En cada zona existen condiciones microambientales que reflejan los requerimientos fisiológicos, reproductivos y sociales de las especies animales y vegetales que las habitan (Hoffman *et al.*, 1986).

En estos sitios relativamente amplios y estructuralmente complejos como lo son las cuevas, pueden hallarse diferentes especies de murciélagos cohabitando ya sea de manera temporal o permanente, formando a menudo colonias muy numerosas en su interior sobre todo en zonas tropicales (Arita, 1993; Graham, 1988; Rodríguez-Durán, 1998). Las cuevas sirven como sitios de percha para murciélagos solitarios y en grupo, muchas familias y géneros de murciélagos incluyen especies que regularmente u ocasionalmente buscan refugio en cuevas (Bateman y Vaughan, 1974).

Las condiciones y eventos asociados con la selección de refugios diurnos por parte de los murciélagos son elementos importantes en su ecología y evolución (Kunz, 1982). Los refugios diurnos proveen a los murciélagos sitios para su reproducción, hibernación y crianza, donde forman colonias de maternidad y son espacios tranquilos para la ingesta y digestión del alimento. De igual

manera estos lugares brindan protección contra depredadores, promueven las relaciones entre los miembros de la población y proporcionan un ambiente térmicamente estable, minimizando las fluctuaciones en los parámetros ambientales (Morrison, 1979; Fenton, 1983; Kurta, 1985).

Las cuevas llegan a albergar grandes colonias de murciélagos de varios miles a millones de individuos. En México se tienen registros de cuevas que albergan colonias de hasta 800,000 organismos y que pueden alojar poblaciones combinadas de hasta cuatro especies de murciélagos mormoópidos (Bateman y Vaughan, 1974).

En muchos de estos lugares aún no se ha registrado la quiropterofauna que albergan. Se desconoce si algunas especies son endémicas, así como su estatus de protección, sus variaciones poblacionales o de los factores microambientales necesarios para su permanencia dentro de estos refugios.

Los sitios de hibernación son lugares con condiciones microclimáticas particulares y estables, para proteger a los murciélagos durante el invierno (Linares, 1987), y los de maternidad son lugares que eligen determinadas especies para parir, amamantar y cuidar a sus crías hasta que éstas son capaces de sobrevivir por sí mismas (Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz, 1995).

A pesar de que se conoce la dependencia de muchas especies de murciélagos a sus refugios, los estudios que describen su diseño estructural y las condiciones microclimáticas internas adecuadas que permiten la presencia y establecimiento de colonias, son aún pocos (Torres-Flores *et al.*, 2012).

Las cuevas ofrecen un amplio **rango térmico**, combinado con estructuras y elevaciones complejas que proveen gran diversidad de cámaras para los sitios de percha y para las grandes agregaciones (Tuttle y Stevenson, 1978). La presencia de grietas, cavidades en el techo y los muros de las cuevas puede tener una importante influencia en el hábitat y en el comportamiento social de los murciélagos. En las regiones tropicales los ambientes dentro de las cuevas son típicamente más estables y éstas son más uniformemente inhabitadas, que en las regiones templadas (Brosset, 1966).

La diferencia de temperaturas que se presenta entre el medio ambiente de sus refugios y los murciélagos se mantiene a causa del torpor de los organismos, entre el orden de unas décimas de grado Celsius, el tamaño de estas varía estacionalmente (Henshaw y Folk, 1966). Las diferencias son pequeñas durante hibernaciones profundas y algunas grandes durante hibernaciones tempranas y tardías, oscilando en algunos casos entre 1-2°C (Kunz, 1982). Las condiciones medioambientales extremas se presentan durante las épocas invernales (Kunz, 1982).

La temperatura puede variar diariamente y estacionalmente, de acuerdo con el número de organismos presentes, nivel de actividad, tamaño y configuración del sitio de percha y a las propiedades físicas del sustrato de percheo (conductividad y radiactividad). La mayoría de las especies sólo ocupan sitios con características muy especiales de temperatura y humedad (Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz, 1995; Moreno, 1996), que reflejan en gran medida sus necesidades fisiológicas, reproductivas, estructura social, estructura poblacional, proporción sexual y estructura de edades (Villa, 1967; Pénicaud, 1996), siendo estos factores importantes para conocer cambios en la ecología de los murciélagos tales como sitios de percha, hibernación y maternidad con respecto al tiempo.

**La estructura poblacional y organización social** se define como el estudio de la categoría de edad y la proporción de sexos de una población y junto con el tamaño de la población (organismos de la misma especie que comparten propiedades biológicas ocasionando una alta interacción reproductiva y ecológica) permiten entender la dinámica demográfica (movimientos intrínsecos y extrínsecos de la población) (Begon *et al.*, 1996; Krebs, 1999; Neal, 2004).

**La estructura de edades** se refiere a la cantidad (en número o peso) de individuos de cada edad o intervalo de edad. Esta información permite evaluar el efecto del disturbio y pérdida de sitios de percha además de las matanzas intencionales y de la mortalidad debido a contaminantes en las comunidades de murciélagos (Kunz y Lumsden, 2003; O'Shea *et al.*, 2004). La estructura y composición de algunos grupos de quirópteros (para fines reproductivos) durante los cambios estacionales han sido estudiados en algunas especies

como *Anoura geofroyi*, *Leptonycteris curasoae*, *Pteronotus personatus* (Galindo, 1995; Ceballos *et al.*, 1997; García, 2001).

Los murciélagos presentan una gran variedad de **sistemas de apareamiento** que van desde la monogamia en especies carnívoras que se caracteriza por una relación prolongada entre un macho y una hembra (Vehrencamp *et al.*, 1977) hasta la poliginia en especies frugívoras (McCracken y Bradbury, 1977; Kunz *et al.*, 1983), en donde el control por las hembras es muy variado (Bradbury, 1977; Kunz *et al.*, 1983). En un sistema de apareamiento poligínico típico, los machos dominantes monopolizan a las hembras durante una temporada reproductiva (Ortega y Arita, 2000; Kerth, 2008).

**Los patrones de reproducción** en murciélagos están en función de los cambios ambientales. Se ha documentado que en organismos herbívoros éstos son claramente estacionales, sobre todo en el bosque tropical; de modo que los picos en la abundancia de frutos generalmente coinciden o son influenciados por el incremento en las lluvias (Frankie *et al.*, 1974; Hilty, 1980). Este patrón estacional de floración y fructificación incide en la diversidad y abundancia de insectos que está correlacionado con los eventos de reproducción en murciélagos insectívoros, los cuales manifiestan una marcada estacionalidad (August y Baker, 1982), coincidiendo con la época de floración y fructificación que se da en la época húmeda.

La biología reproductora de los quirópteros se encuentra todavía en fase de estudio para un gran número de especies, existiendo aún grandes lagunas que es necesario superar para comprender la variabilidad y especialización en toda su amplitud. No cabe duda que a medida que avancen los conocimientos de este grupo, continuarán surgiendo sorpresas y novedades que nos ofrecerán nuevas facetas, quizás desconocidas ahora mismo, de la interesante biología de estos mamíferos voladores.

El estudio de los patrones reproductivos de los murciélagos, nos permite avanzar en nuestro entendimiento sobre las estrategias que estos mamíferos han desarrollado para sobrevivir en ambientes que están siendo continuamente

afectados por perturbaciones naturales o humanas (Racey, 1982; Fleming, 1988; Heideman, 1989).

## **Aspectos generales sobre la especie de estudio *Pteronotus parnellii mexicanus***

Dentro de las familias más importantes como reguladores de insectos, destacan la familia Mormoopidae, cuyas especies llegan a formar agregaciones de cientos a miles de organismos. En esta familia se incluyen dos géneros *Mormoops* y *Pteronotus*, en donde se integran ocho especies distribuidas en el mundo (Smith, 1972). En México convergen cinco de ellas (Boada *et al.*, 2003). Los miembros de esta familia son de tamaño pequeño a medio cuya longitud del antebrazo oscila entre 35 a 66 mm (Koopman, 1984; 1994), su régimen alimentario es estrictamente insectívoro (Bateman y Vaughan, 1974; Howell y Burch, 1974; Silva-Taboada, 1979; Whitaker y Findley, 1980).

Los murciélagos de esta familia se caracterizan morfológicamente por presentar labios expandidos en placas ensanchadas, y el labio superior de la boca está bordeado por un amplio bigote, así como verrugas debajo del labio inferior de la boca y orejas en forma de embudo, carecen de ornamentación en la cara y son voladores rápidos con alas largas y delgadas (Alcérreca *et al.*, 2009).

### **Taxonomía**

- *P. p. mexicanus* se distingue de las otras especies congéneres por las siguientes características. Es de tamaño medio (**medidas corporales promedio: Longitud total (LT) = 70.4 a 71.7 mm, Cola vertebral (CV) = 19 a 26 mm, Pata (P) = 14.62 a 14.68 mm, Oreja (O) = 14 a 28 mm, Antebrazo (AN) = 59.3 a 59.83 mm, Peso = 19.6 a 24.2 gr**, aunque es la especie más grande dentro de su género (Herd, 1983; Eisenberg, 1989). El labio inferior está provisto de una serie de papilas o verrugas pequeñas en el borde inferior y de pelos táctiles a los lados. Los nostrilios están fusionados y expandidos sobre el labio superior formando una protuberancia a la base de la nariz (Herd, 1983). Presentan glándulas sebáceas pequeñas en la base del párpado (Dalquest y Werner, 1954). Las orejas son grandes y lanceoladas. Un tercio de la cola está incluida en el uropatagio, el cual es amplio y carece

de pelo. Tiene dos fases de coloración: gris claro y pardo. El pelo es generalmente blanco en la base y con color en la punta (Smith, 1972; Herd, 1983). Carecen de procesos postorbitales y crestas sagitales.

## **Ecología**

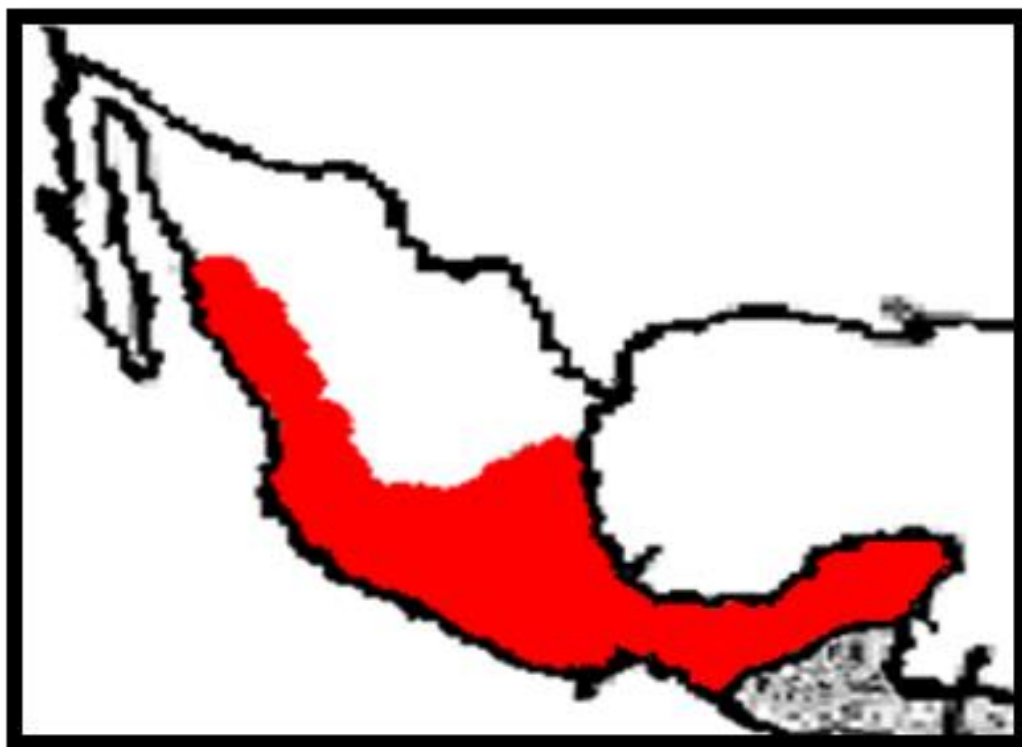
Hasta el momento el conocimiento generado sobre la especie se puede resumir en los siguientes párrafos:

*P. p. mexicanus* es una especie insectívora, alimentándose principalmente de coleópteros y lepidópteros (Novick y Valsnys, 1964; Fleming *et al.*, 1972), se ha reportado que una colonia de 600 000 individuos pueden llegar a consumir de 1900 a 3000 kg de insectos por noche. La distancia promedio de viaje de forrajeo es de 3.5 km con respecto al sitio de percha, iniciando su actividad con la puesta de sol, regresando a la cueva aproximadamente seis horas después (Dalquest y Werner, 1954; Bateman y Vaughan, 1974). Prefirieron las cuevas con mayor humedad, temperatura y con cámaras amplias (Álvarez, 1963). Puede formar grandes colonias de hasta 800 000 individuos, en ocasiones percha con otras especies dentro de la misma cueva (Medellín y López-Forment, 1986). En ambientes tropicales se sabe que los apareamientos ocurren en diciembre naciendo una sola cría entre los meses de junio y julio, aunque se han capturado hembras preñadas en marzo y abril (Cockrum, 1955; Alvares-Castañeda y Álvarez, 1991). Presenta un patrón reproductivo de tipo monoéstrico estacional (Fleming *et al.*, 1972; La Val y Fitch, 1977). El periodo de lactación puede durar hasta finales de julio, los recién nacidos presentan la condición altricia ya que presentan los ojos cerrados y la piel desnuda (Herd, 1983).



## Distribución

Específicamente *P. p. mexicanus*, se distribuye a lo largo de la vertiente del Pacífico desde Sonora hasta Chiapas y en la vertiente del Golfo de México desde Tamaulipas y tierras bajas tropicales del sureste. Asimismo se han descrito poblaciones en las regiones tropicales, áridas y semiáridas del centro de nuestro país (Figura 1). La cota altitudinal de estos murciélagos se encuentra por debajo de los 3000 m (Smith, 1972).



**Figura 1.** Distribución geográfica del *Pteronotus parnellii mexicanus* en la República Mexicana (Herd, 1983).

## JUSTIFICACIÓN

Los quirópteros pasan más de la mitad de su vida dependiendo de los refugios, por lo tanto las condiciones microclimáticas y sucesos relacionados con éstos tienen un papel predominante en la ecología y evolución de las poblaciones. Estos lugares de reposo proporcionan sitios idóneos para la hibernación, apareamiento y desarrollo de las crías, facilitando las relaciones sociales ofreciendo protección necesaria frente a condiciones climáticas adversas y contra depredadores (De Paz y Benzal, 1990).

Conocer el tamaño poblacional es de suma importancia para determinar el impacto de las especies en su ambiente (Mandujó y Hernández, 1990). Los cambios en la estructura de edades y la proporción sexual dentro de una población permiten predecir el futuro de una especie en condiciones naturales y ante la transformación de su hábitat (Mandujó y Hernández, 1990).

Además, este tipo de estudios permitirá reconocer la importancia y el papel de una especie dentro de las comunidades, así como establecer estrategias encaminadas a su protección y a largo plazo su posible preservación, ya que son muy pocos los estudios que han determinado asociaciones entre la estructura y composición de éstas comunidades con las características ecológicas de los ambientes donde viven (Alfonso y Cadena, 1994; Muñoz *et al.*, 1997).

Por lo anterior, el empleo de estudios autoecológicos en donde se aborden aspectos poblacionales básicos permitirá comprender la manera de cómo las diferentes especies se reparten los recursos disponibles en una comunidad y facilitarán el entender la coexistencia local de las especies dentro de la comunidad (Willig *et al.*, 1993; Lim y Engstrong, 2001).

## **HIPÓTESIS**

Los parámetros poblacionales como estructura social, abundancia poblacional y reproducción, pudieran estar en función de las características ambientales internas del refugio.

## OBJETIVOS

### OBJETIVO GENERAL

- Evaluar la importancia de la conformación estructural de la cueva “Tzinacanostoc” y sus características físicas (temperatura y humedad relativa) en la dinámica poblacional y patrón reproductivo de *Pteronotus parnellii mexicanus*.

### OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir la conformación estructural del refugio y sus características físicas (temperatura y humedad relativa).
- Estimar la proporción sexual y estructura de edades en la colonia de *P. p. mexicanus*.
- Determinar el patrón reproductivo en la especie a lo largo de un ciclo anual.
- Determinar el tamaño poblacional de *P. p. mexicanus*. dentro del refugio.

## MATERIAL Y MÉTODO

### ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se realizó durante el periodo de enero a diciembre de 2011, en una cueva conocida como “Tzinacanostoc”, durante éste tiempo efectuamos visitas mensuales con tres días de duración obteniendo un total de 36 días de trabajo efectivo.

La cueva “Tzinacanostoc” se ubica en la región suroeste del Estado de Puebla, específicamente a 4.7 km, en línea recta hacia el oeste del Municipio de Jolalpan ( $18^{\circ} 19' 55,3''$  N y  $98^{\circ} 53' 16,5''$  W) con una elevación de 950 msnm (GPS GARMIN, Mod. eTrex 30) (Figura 2).



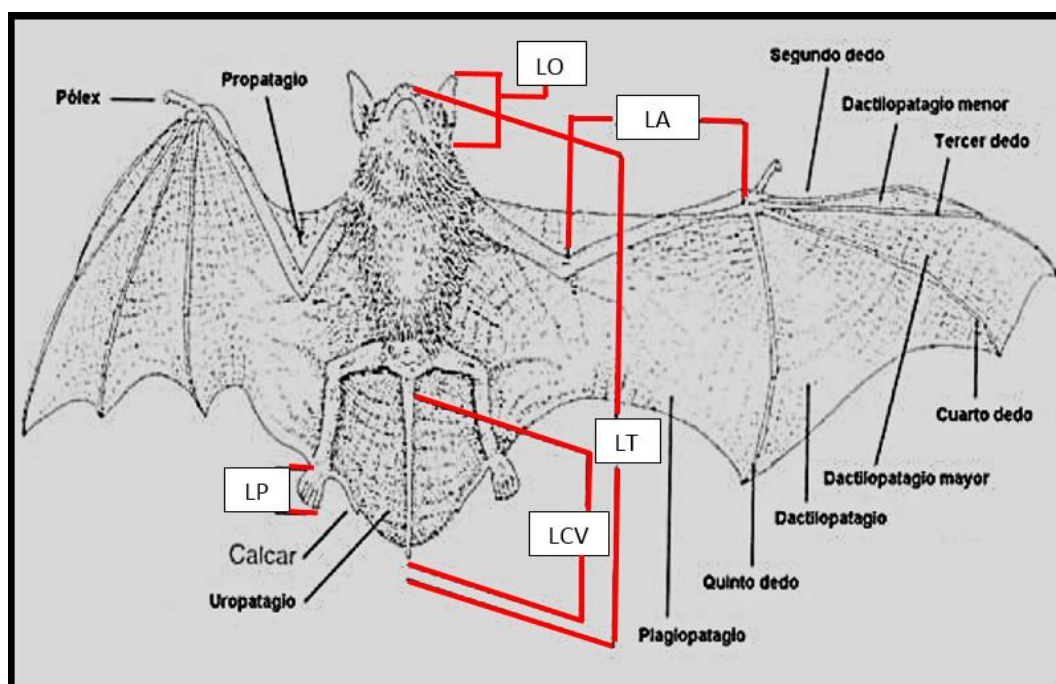
**Figura 2.** Área de estudio en donde se muestra la cueva en el municipio de Jolalpan, Puebla  
(<http://maps.google.com.mx/maps?q=Jolalpan,+Puebla>)

La unidad fisiográfica corresponde a la Región del Alto Balsas. El clima es cálido subhúmedo Aw. En esta región se presentan dos estaciones muy marcadas, la de secas (diciembre a mayo) y la estación de lluvias (junio a noviembre), con una precipitación media anual de aproximadamente 600 mm (INEGI, 2009).

La vegetación del sitio de estudio se clasifica como una comunidad de Bosque Tropical Caducifolio, en donde los elementos ecológicos dominantes están representados por las familias: Leguminosa, Burseraceae, Convolvulaceae, Compositae y Bombacaceae, en las partes más secas, la presencia de Cactaceas y Agavaceas es frecuente (Rzedowski, 1988). La vegetación se encuentra con un alto grado de fragmentación a causa de introducción de pastizales con fines ganaderos, de cultivo y la tala de árboles para la producción de leña. Específicamente, el área que rodea a la cueva “Tzinacanostoc” es utilizada para cultivos de temporal tales como maíz, chile y cacahuete.

## **TRABAJO DE CAMPO**

El trabajo de campo consistió en 12 salidas de campo (enero a diciembre 2011) con tres días de duración, con un total de 36 días de trabajo efectivo. La captura de murciélagos se llevó a cabo en el exterior del refugio mediante la utilización de una red ornitológica de 12 x 3 m. Ésta se extendió una hora antes del ocaso y los organismos capturados se recuperaron en intervalos de media hora, la red se desactivó siempre a las 22:00 pm. A los organismos capturados se les realizó la toma de medidas convencionales: Longitud del cuerpo, L. cola vertebral, L. pata, L. oreja y L. antebrazo (Álvarez *et al.*, 1984) (Figura 3), y se determinaron con la guía de campo Medellín *et al.*, (2008). El sitio de percheo de la colonia se reconoció por observación directa, capturas internas con una red de golpeo y recolecta de cráneos en el piso de la cámara.



**Figura 3.** Diagrama de medidas convencionales utilizadas para identificación de murciélagos: **LT:** Longitud Total; **LA:** Longitud de Antebrazo; **LP:** Longitud de Pata; **LCV:** Longitud de Cola Vertebral y **LO:** Longitud de Oreja. Modificado de Barquez *et al.*, 1999.

## ESTRUCTURA DEL REFUGIO

Existen diferentes criterios para caracterizar y estructurar una cueva, por ejemplo Hoffmann *et al.*, (1986), señala que las diferencias de luz que exhiben en su interior permiten su regionalización en tres zonas claramente distinguibles: de luz, penumbra y oscuridad. Sin embargo, es claro que la delimitación de cada zona depende de la capacidad visual del escrutador. Tuttle y Stevenson (1982), señalan que en el interior de las cuevas se suelen presentar diferencias ambientales que permiten separar dos zonas: inestable y estable, representadas por la entrada y la parte más profunda respectivamente. Es cierto que en la entrada se dan los valores más bajos de temperatura y humedad relativa, sin embargo no implica necesariamente que exista una alta inestabilidad ambiental, ahora bien, no se precisa hasta qué profundidad de la cueva se considera como la entrada.

Por lo anterior, y con base en inspecciones previas de la cueva, su regionalización se basó en tres criterios: diferencias en su conformación

estructural, las variaciones de temperatura y por el tipo de especies (colonias) de murciélagos que se albergan en cada región o “cámara”.

Con el propósito de ubicar el sitio de percha de *P. p. mexicanus* y establecer las zonas en donde se ubicarían las estaciones microclimáticas para obtener los registros de temperatura y humedad mensuales, la cueva fue zonificada. Para esto medimos la altura y el ancho de la entrada e internamente se registró su profundidad total, ancho y altura en promedio. Las cámaras se reconocieron por su conformación, colonias de murciélagos que habitan y por cambios en temperatura y humedad. Para cada cámara registramos su profundidad, altura y ancho con una cinta métrica de 50 metros Truper. Con los datos recabados se construyó un esquema de la estructura de la cueva y se eligieron los sitios para ubicar las estaciones microclimáticas.

## **TEMPERATURA Y HUMEDAD RELATIVA**

Los registros de las variables ambientales de temperatura y humedad relativa se realizaron mensualmente en cada cámara reconocida del refugio, en donde se ubicó una estación microclimática en cada una de las cámaras. En cada estación colocamos el higrotermómetro (marca Fisher Scientific Jumbo de -5 a 50°C y 25 a 98%) y transcurridas 24 horas se tomó el dato. Con los datos obtenidos se realizó la prueba estadística ANOVA para documentar si existían diferencias significativas entre la temperatura y humedad de cada cámara.



## **TAMAÑO POBLACIONAL**

La variación mensual en el tamaño poblacional se obtuvo por medio de capturas mensuales de organismos con una red de niebla (12 x 3 m) colocada en la entrada de la cueva hacia su parte derecha. La red se colocó siempre una hora antes del ocaso y permaneció activa aproximadamente de tres a cuatro horas quitándola siempre a las 22:00 hrs.

## **PROPORCIÓN SEXUAL Y ESTRUCTURA DE EDADES**

A través de las capturas mensuales se estableció la proporción de sexos, para esto se examinó la región genital de cada uno de los murciélagos.

En cuanto a la estructura de edades, a cada murciélago se le determinó sus medidas corporales convencionales con un calibrador Vernier marca Helios. El peso se determinó con una balanza Ohaus modelo ct-1200 con un rango de precisión de 0.01 gr. y criterios de osificación de falanges del tercer dedo de los organismos. Kunz y Anthony (1982), señalan que los animales juveniles pueden ser reconocidos cuando se observa a contra luz el grado de osificación de las falanges que en éste intervalo de edad es aparente. Los datos nos permitieron clasificar a los organismos en dos grupos, adultos y juveniles.

## **PATRÓN REPRODUCTIVO**

El estadio biológico reproductivo en las hembras se estableció bajo dos criterios, inactivas y activas, las hembras se consideraron activas cuando están receptivas (vagina abierta o enrojecida). La preñez se determinó por palpación externa a nivel del bajo vientre y por observación directa del aumento en su volumen a causa del desarrollo del producto. En las primeras semanas éste hecho no es evidente por lo que se corroboró disectando algunas de ellas (3 a 5). En el caso de obtener productos se midieron en su longitud antero-posterior

dentro del saco amniótico y quedaron conservados en alcohol al 70% junto con su madre. La lactancia se identificó por el aumento en el tamaño de las glándulas mamarias, con alopecia o sin ella alrededor del pezón y lo más indicativo fue que hay secreción de leche al presionar suavemente la glándula. Las hembras se consideraron postlactantes cuando no hubo secreción de leche ya que muchas de ellas pueden exhibir glándulas desarrolladas. Las hembras inactivas fueron las que no exhibían ninguna de las características señaladas (Kunz y Kurta, 1988; Romero-Almaraz *et al.*, 2006). Los estadios de preñez se clasificaron con base al crecimiento de la región del bajo vientre para lo cual se utilizaron los criterios de preñez evidente y avanzada (Stern y Kunz, 1998; Kunz y Anthony, 1982).

**Machos:** Se realizaron observaciones y palpaciones en el bajo vientre para determinar si los testículos se encontraban escrotados, en algunos casos se agregaron unas gotas de alcohol sobre la piel que cubren los testículos para facilitar la emergencia de estos.

## **ANÁLISIS ESTADÍSTICO**

El análisis estadístico se realizó con la ayuda del Software Statgraphics, versión 15, realizando un análisis de varianza (ANOVA), adecuado para determinar las diferentes variables dentro de la población en estudio.

## RESULTADOS

### ESTRUCTURA DEL REFUGIO

El refugio es una formación natural que recorre el cerro internamente a 230 metros de forma horizontal, lo que da origen a la cueva conocida por los pobladores de mayor edad como “Tzinacanostoc”. Ésta presentó una entrada de 21 m de alto y un ancho de 29 m., para accederla es necesario recorrer una senda de 25 m de largo. La vegetación que se encuentra a lo largo de este sendero abunda en especies del género *Bursera* spp., *Acacia* spp., *Ipomoea* spp. y *Cercidium* spp., las que no impiden la entrada de los rayos solares, así como los movimientos de los murciélagos en sus periodos de actividad.

Los rayos solares penetran los primeros 40 metros del refugio, no se presentan escurrimientos o goteos durante la mayor parte del año excepto en los meses de máxima precipitación (junio-octubre), apreciándose goteos del techo y escurrimiento en las paredes en los primeros 20 m de la entrada. Los desprendimientos de roca del techo y paredes impiden el libre acceso al interior de la cueva con depresiones en la parte central del piso entre 2 y 4 m de profundidad, sin embargo, el paso hacia las cámaras fue posible a través de pequeños senderos.

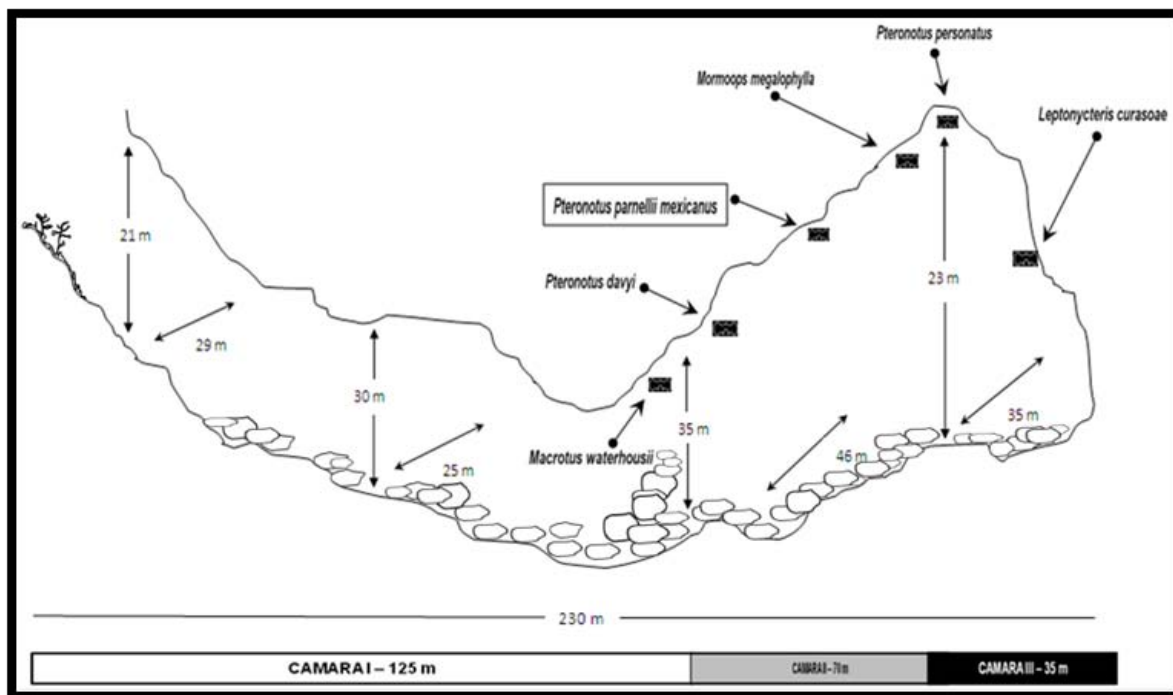
La zonificación de la cueva dio como resultado tres cámaras caracterizadas por su conformación estructural, la presencia de poblaciones de murciélagos y por diferencias en temperatura y humedad relativa (Figura 4).

### Características de las Cámaras

La entrada de la cámara “I” tiene una altura de 30 m, un ancho de 25 m y una longitud de 125 m. Se caracterizó por la ausencia de poblaciones de murciélagos en sus primeros 20 m, los escurrimientos y goteos son frecuentes durante la época de lluvia y presenta los valores más bajos de temperatura y humedad relativa (Figura 4).

La cámara “II” tiene una extensión de 70 m, su entrada se ubicó a los 125 m con respecto a la entrada y termina a los 195 m, su altura es de 35 m y 46 m de ancho en promedio. Se caracterizó por la acumulación de lajas en el piso, lo que provoca que su entrada tenga una baja altura (menor de 10 metros) y sea relativamente estrecha. Este bloqueo parcial de la entrada funciona como una barrera natural que impide la mezcla de aire frío procedente de la primera cámara con el aire caliente de esta segunda cámara. Este bloqueo influye para que la humedad y temperatura de la cámara muestren un incremento notable en sus valores. Es conveniente señalar que el bloqueo de lajas no impide y no altera los periodos de actividad de los murciélagos. En esta galería se localizaron los sitios de percha de las cuatro colonias de mormoópidos. La población de *P. p. mexicanus* se ubicó en la parte norte, y las otras especies (*P. davyi*, *P. personatus* y *Mormoops megalophylla*) ocuparon áreas diferentes. En los meses de abril-julio en oquedades cercanas a la entrada de esta cámara se observó la presencia de una colonia de maternidad del filostómido *Macrotus waterhousii* (Figura 4).

En la parte final se encuentra la cámara “III”, inicia a los 195 m y finaliza a los 230 m, siendo ésta la de menor longitud, con 35 m., y con un ancho y una altura de 35 y 23 m respectivamente. Se caracteriza por tener los valores más altos de temperatura y humedad relativa, además de encontrarse habitada por una colonia permanente de *Leptonycteris yerbabuena*. La presencia de guano en estas dos últimas cámaras es muy notoria (Figura 4).



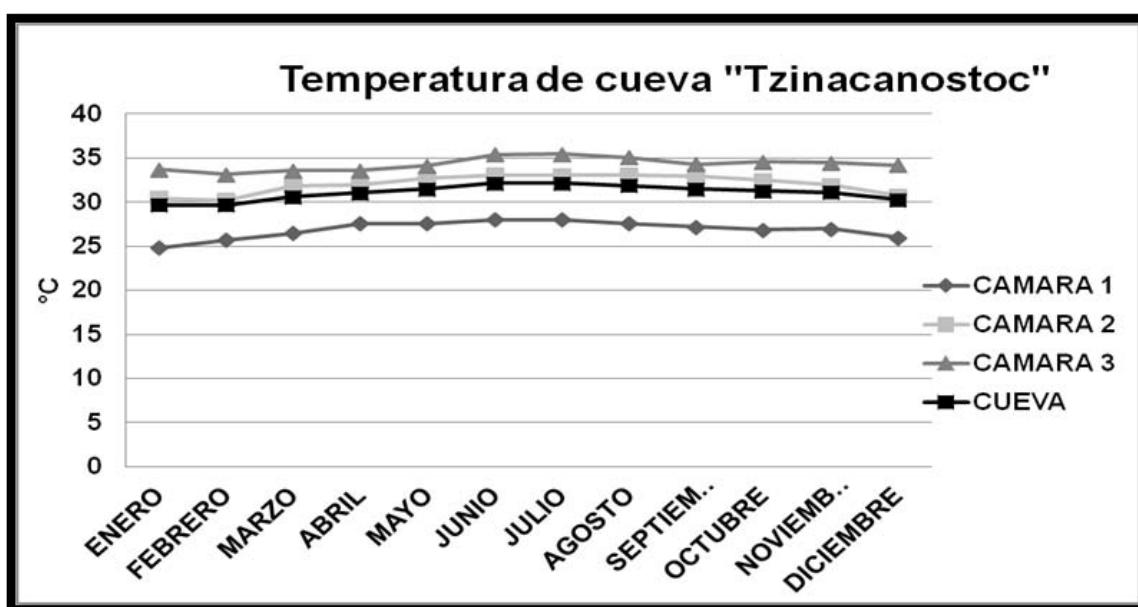
**Figura 4.** Diagrama esquemático de la conformación estructural de la cueva "Tzinacanostoc" en donde se muestra la ubicación de la colonia de *P. p. mexicanus*. Municipio de Jolalpan, Puebla.

## TEMPERATURA

En la cámara "I", el promedio anual de la temperatura fue de 26.8°C, los valores de temperatura más altos se presentaron en los meses de junio a julio con una media de 28°C, el mes de enero mostró los valores más bajos con una media de 24.8°C, con una diferencia entre estos meses de 3.2°C. En general tanto los promedios mensuales como el anual de la temperatura de esta cámara resultaron los más bajos del refugio (Gráfica 1).

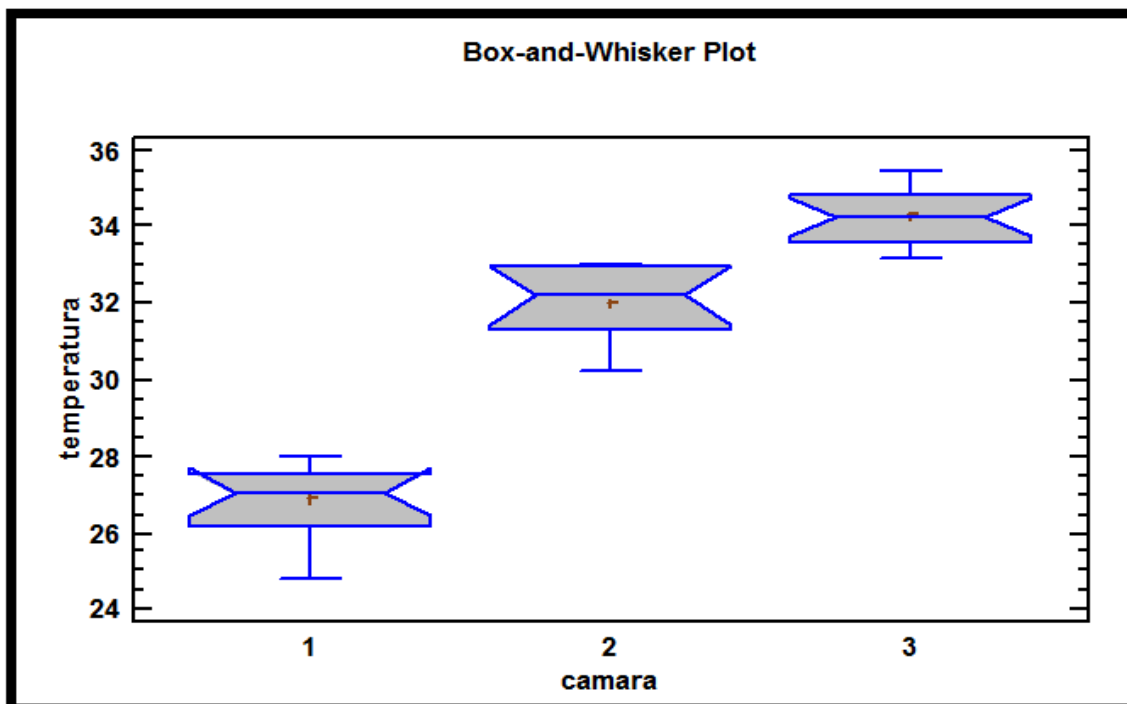
La población de *P. p. mexicanus*, se ubicó en la cámara "II", la colonia se encuentra en la pared norte de la cámara a una altura aproximada de 15 metros con respecto al piso. La temperatura media anual fue de 32°C, en el mes de julio la temperatura expresó su máximo valor con 33.05°C el mes más frío fue enero con una media de 30.2°C, siendo las diferencias entre estos dos valores de 2.8°C (Gráfica 1).

Las temperaturas promedio más altas mensuales y la anual se registraron en la cámara "III". La media anual fue de 34.2°C, y la temperatura más alta ocurrió en julio con 35.4°C, y el mes más frío fue enero con 33.1°C, la diferencia entre estos valores fue 2.3°C (Gráfica 1).



Gráfica 1. Temperatura promedio mensual para cada una de las cámaras y el promedio anual para la cueva "Tzinacanostoc" Jolalpan, Puebla (Enero-Diciembre 2011).

El análisis comparativo de las diferencias en el comportamiento de la temperatura entre las cámaras se determinó con la construcción de un diagrama de caja (Diagrama 1). En esta gráfica se observa que las medias de la temperatura entre las tres cámaras presentan diferencias evidentes.



**Diagrama 1.** Diagrama de caja múltiple para la variable temperatura de las tres cámaras de la cueva “Tzinacanostoc”, Jolalpan, Puebla.

Lo anterior se corroboró con la prueba estadística (ANOVA,  $F=0.05, 2, 33$ ;  $p=0.0000$ ), que manifiesta que existen diferencias significativas entre cada una de las tres cámaras. Al hacer la comparación múltiple de Tukey (HSD), este mostró diferencias significativas ( $\omega=0.9403$ ) entre las cámaras I-II; I-III y II-III.

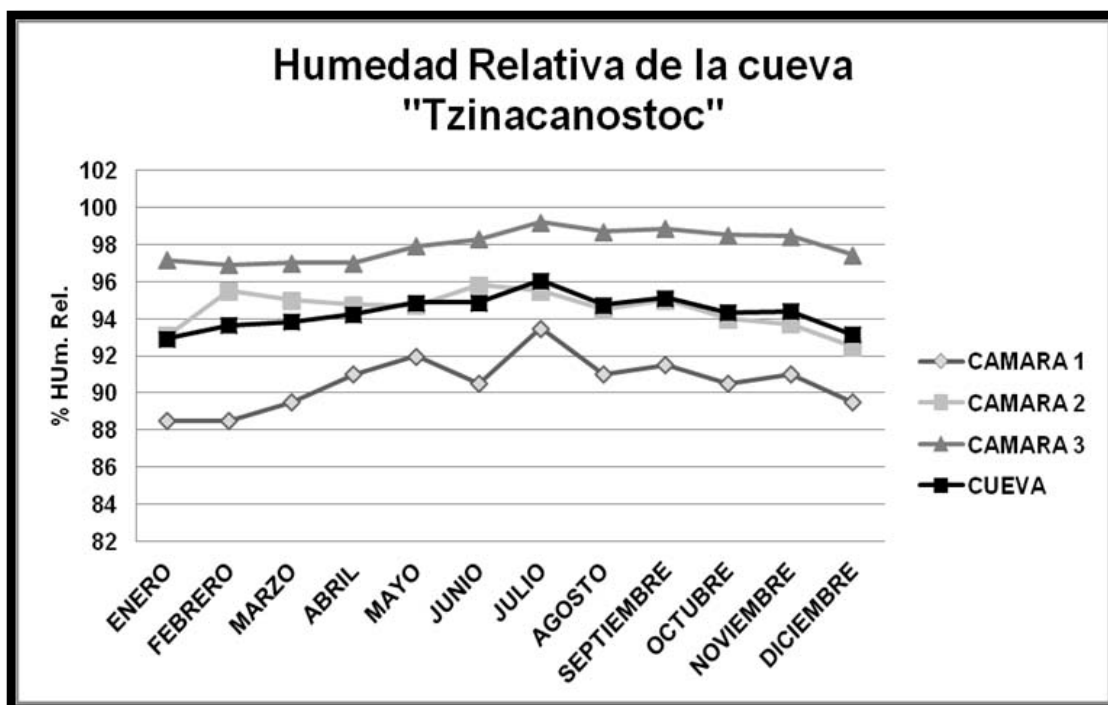
## HUMEDAD RELATIVA

Los resultados de humedad relativa manifiestan un patrón semejante a los observados con la temperatura. En la Gráfica 2 se muestran los valores promedio para el refugio, observándose que durante el mes de enero se presenta el registro más bajo (92.9%), con un incremento progresivo hasta alcanzar un máximo (96%) en el mes de julio, durante los siguientes meses agosto-diciembre se demuestra un descenso en los valores hasta alcanzar 93.1% en diciembre.

La cámara "I", mostró una humedad relativa promedio de 90.5% durante el periodo de estudio. En los meses de diciembre-febrero se registró la humedad más baja con 86.8%, y en julio se obtuvieron los valores más altos (93.5%), por lo que la diferencia entre estos meses fue de 6.7% en humedad relativa (Gráfica 2).

La cámara ocupada por la colonia de estudio ("II") obtuvo un promedio anual de humedad de 94.2%, las medias de humedad con valores más bajos correspondieron al periodo de diciembre-febrero con 92.7% y durante los meses lluviosos de junio y julio se documentaron los valores más altos con una media de 95.65%. Por lo tanto las diferencias entre estos meses fue de 2.95% (Gráfica 2).

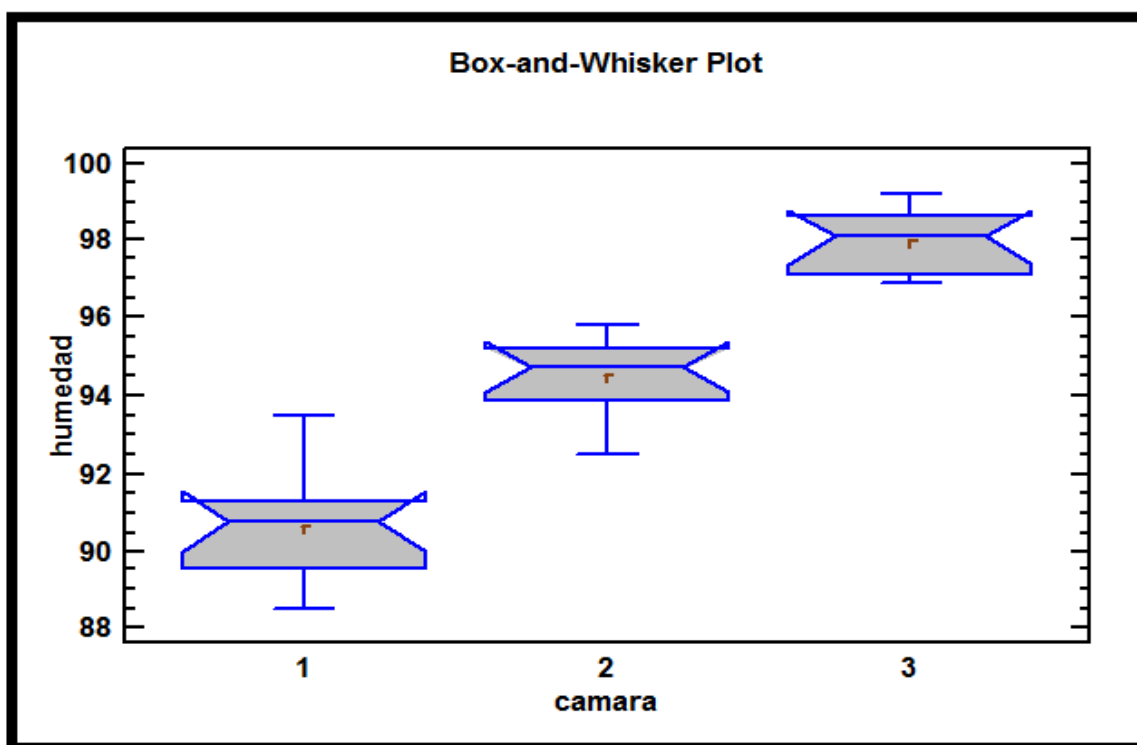
La cámara "III", presentó los valores de humedad relativa más altos con una media de 97.95%, durante septiembre-febrero se obtuvieron los valores más bajos con un promedio de 97.1%, mientras que en junio y julio se registraron los valores más elevados con un promedio de 98.7%, dando una diferencia de 1.6% (Gráfica 2).



Gráfica 2. Porcentaje de Humedad Relativa para cada una de las cámaras y el promedio para la cueva "Tzinacanostoc" Jolalpan, Puebla (Enero- Diciembre 2011).



En el diagrama 2, se documentan los valores de humedad relativa y se aprecia que la humedad expresa diferencias claras entre las cámaras.



**Diagrama 2.** Diagrama de caja y bigote para los datos de humedad relativa de las tres cámaras documentadas en la cueva "Tzinacanostoc" Jolalpan, Puebla, durante un ciclo anual.

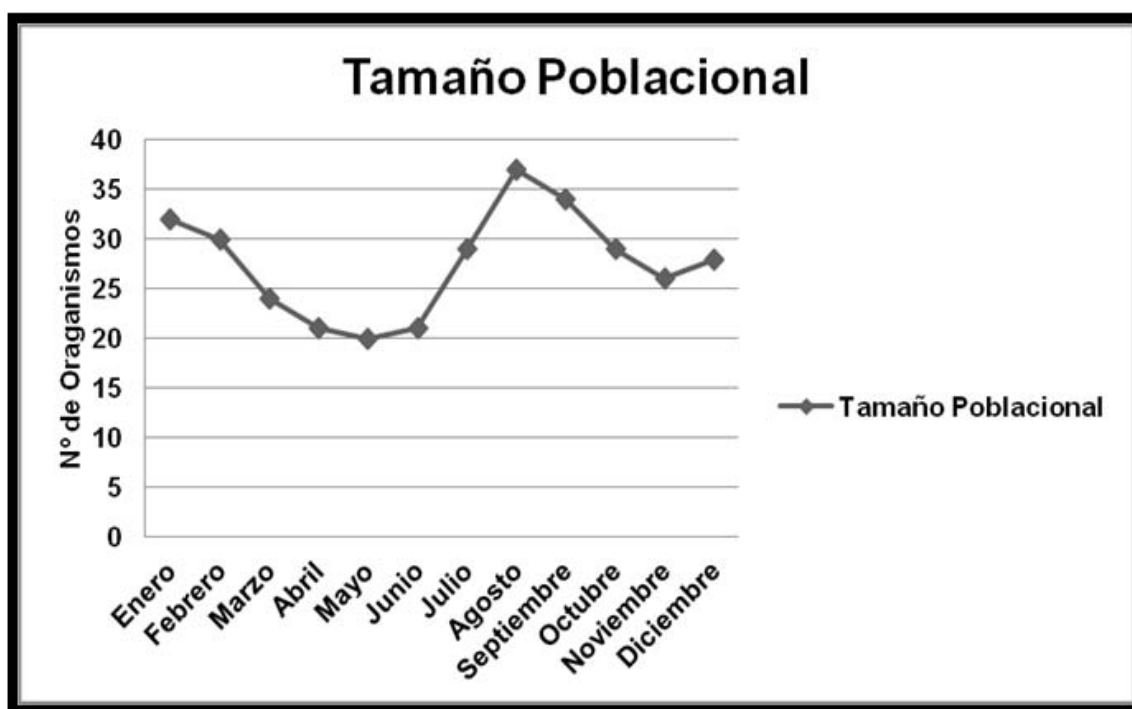
Las pruebas estadísticas realizadas manifestaron que existen diferencias significativas entre medias de humedad relativa entre las cámaras (ANOVA,  $F=0.05, 2, 33; p= 0.0000$ ). Asimismo, la comparación múltiple de Tukey (HSD) muestra diferencias significativas ( $\omega=0.9403$ ) entre las cámaras I- II; I- III y II- III.

## ESFUERZO DE CAPTURA

A lo largo del año, (36 días, 50 horas y 576 metros/red noche) se capturaron a 331 murciélagos. El número de organismos registrados en la época húmeda fue mayor con 170 y en seca de 161.

## TAMAÑO POBLACIONAL

La Gráfica 3 muestra los cambios en la abundancia de la población durante el año de estudio, el mes de agosto presenta la mayor abundancia con 37 organismos capturados, siendo este el periodo donde se registró el mayor número de organismos; mientras que en septiembre la población comienza a descender hasta que en el mes de febrero se obtienen los registros más bajos, con 16 organismos capturados. Finalmente de marzo a julio la población aumenta constantemente hasta alcanzar su nivel más alto. El sitio de percha se conoció durante los primeros meses mediante observaciones indirectas (15 cadáveres, 27 osamentas), por captura y observación directas (actividad) de la especie en estudio.



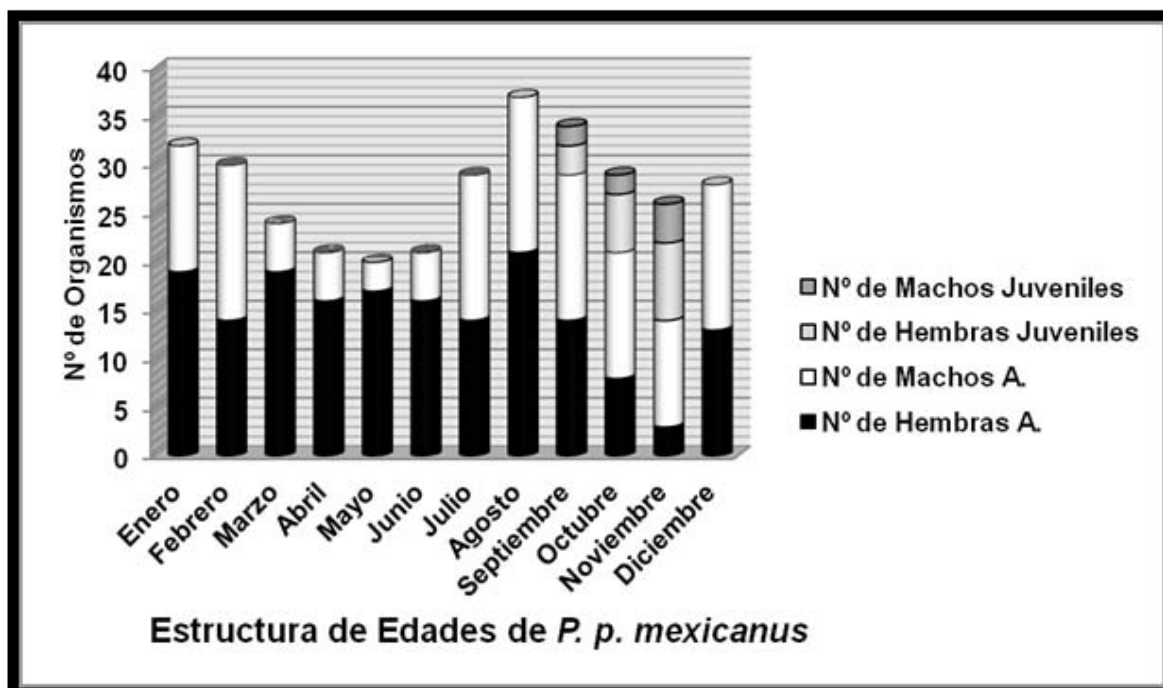
**Gráfica 3.** Cambio estacional en la población de *P. p. mexicanus* en la cueva "Tzinacanostoc", Jolalpan, Puebla (enero-diciembre 2011).

## ORGANIZACIÓN SOCIAL

### Estructura de Edades *P. p. mexicanus*

Durante el año de estudio (enero-diciembre de 2011) se capturaron un total de 331 organismos, repartidos de la siguiente manera. En el periodo de diciembre-junio se capturaron a 176 individuos, todos manifestaban las características que distinguen a los adultos. El 64.8% fueron hembras y el restante 35.2% machos.

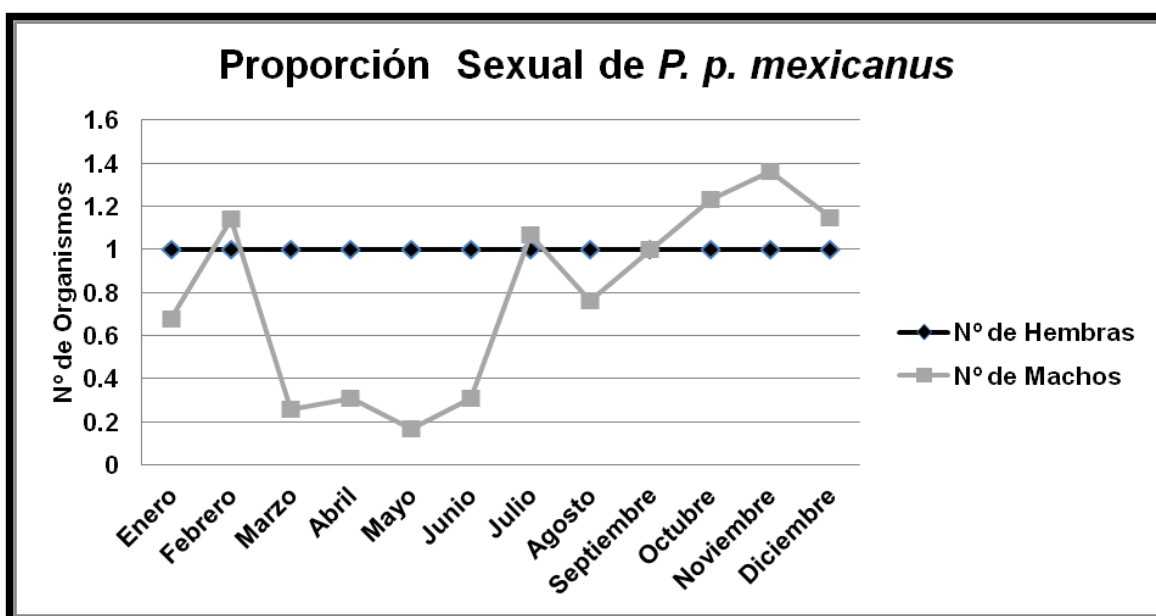
Para el intervalo de julio-noviembre se revisaron a 155 organismos, el 83.9% fueron adultos y el restante 16.1% fueron juveniles. La presencia de juveniles (Gráfica 4) se restringió de finales de septiembre (5 organismos), octubre (8) y noviembre (12). Para este periodo los machos adultos representaron el 39.1% y el 60.9% las hembras. Los juveniles estuvieron representados por 68% de hembras y 32% machos.



Gráfica 4. Estructura de edades de la colonia *P. p. mexicanus* en la cueva "Tzinacanostoc", Jolalpan, Puebla, durante Enero-Diciembre 2011.

### Proporción Sexual *P. p. mexicanus*

La gráfica 5 muestra que durante la segunda mitad del año (julio-noviembre) la proporción sexual mantiene un promedio de 1:1. Mientras que de diciembre a febrero la proporción va en aumento en beneficio de las hembras, hasta alcanzar un máximo de 1:0.25 durante el mes de marzo con un ligero descenso en abril para mantener una proporción de 1:0.33 hasta el mes de junio y finalmente descender en el mes de julio. El predominio manifiesto de las hembras ocurre durante el periodo de secas (marzo-junio) hecho que coincide con los eventos de gestación y lactancia.



Gráfica 5. Proporción sexual de la colonia *P. p. mexicanus* en la cueva "Tzinacanostoc", Jolalpan, Puebla, durante Enero-Diciembre 2011.

## PATRÓN REPRODUCTIVO

Las evidencias de reproducción que mostraron las hembras de la especie de trabajo se muestran en la Figura 5. Durante todo el ciclo anual de estudio se capturaron a 331 organismos. Las 59 hembras capturadas de agosto a diciembre no mostraban evidencias reproductivas y se catalogaron como inactivas. Para finales de enero se examinaron a 19 hembras, en 17 (89.5%) no mostraron indicios de actividad copulatoria, mientras que en las otras dos (10.5%) la tumefacción, enrojecimiento y fluidos en la vagina indican una alta probabilidad de inicio copulatorio. La actividad receptiva se incrementa en febrero en donde 12 (85.7%) de 14 hembras revisadas exhibían las características mencionadas, las dos restantes (14.3%) no mostraban evidencias.

De acuerdo a las evidencias de copulación expuestas por las hembras en febrero es probable suponer que la gestación se inicie en éste mes, sin embargo, en tres hembras disectadas no localizamos embriones. Es probable que si lo estaban, el embrión es muy pequeño de tamaño, lo que dificultó detectar su presencia. La preñez fue observada en marzo, en este mes se examinaron a 19 hembras y se disectaron a cinco, en tres se registraron embriones cuya longitud quedó comprendida de 0.9 a 10 mm. En abril se revisaron 16 hembras y todas manifestaban un leve incremento en el volumen del vientre. Se sacrificaron y disectaron al azar a cinco hembras, todas preñadas con embriones de 12 a 22 mm de longitud, con un promedio de 18.5 mm. A finales de mayo se capturaron a 17 hembras y 13 de ellas (76.5%) tenían las glándulas mamarias prominentes con secreción de leche. En las restantes 4 hembras (23.5%) el abultamiento exagerado del vientre indicaba que estaban próximas a parir. Estos datos demuestran que el pico de nacimientos y por consecuencia el inicio de lactancia se da a finales de mayo. En junio todas las hembras (16 capturadas) han parido y muestran glándulas mamarias prominentes, indicando este el mes más representativo del periodo lactante. La actividad de lactancia decae en julio ya que solamente tres de 14 hembras colectadas continuaban secretando leche, las restantes 11 tenían

glándulas mamarias grandes, pero al oprimirlas ya no expulsaban leche, indicando que la mayoría habían entrado en fase de post lactancia. Las evidencias permiten inferir que el periodo de reproducción de *P. p. mexicanus* es el que se muestra en la Figura 5.

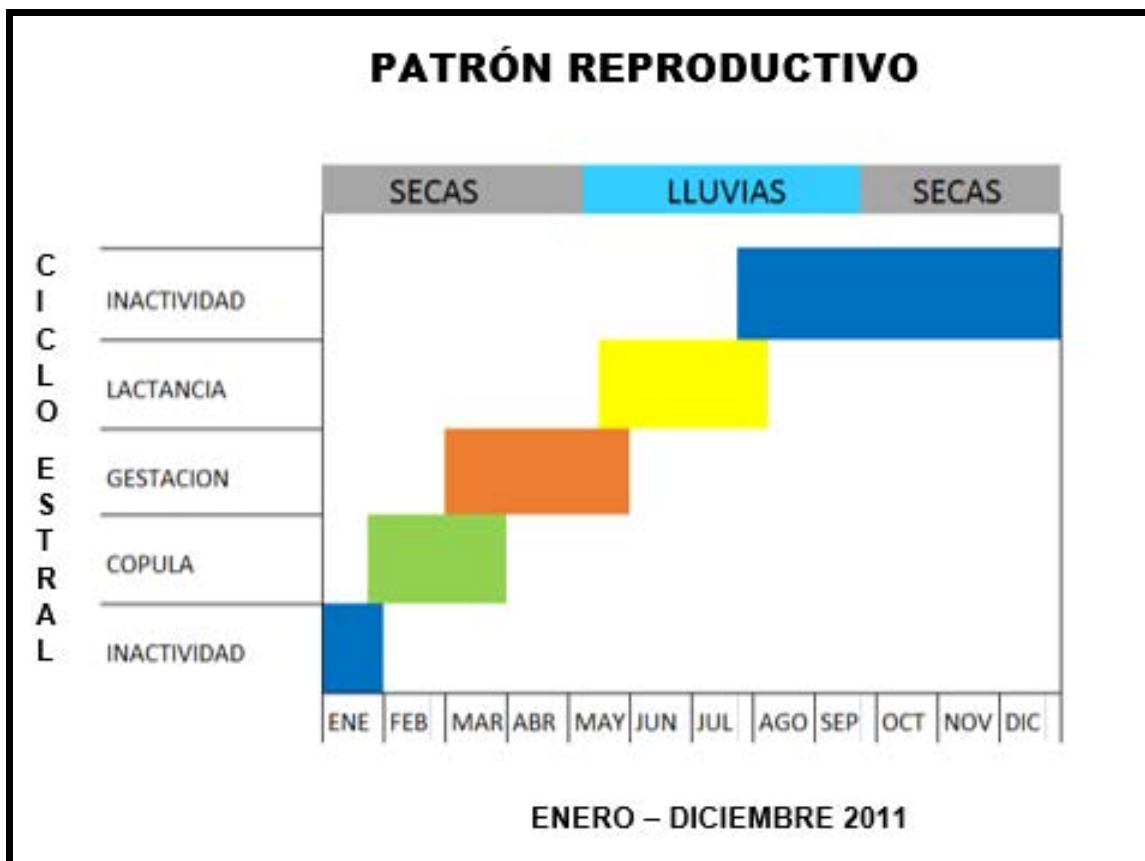


Figura 5. Patrón reproductivo en hembras de *P. p. mexicanus* en la cueva "Tzinacanostoc", Jolalpan, Puebla, durante el periodo de Enero-Diciembre 2011.

## DISCUSIÓN DE RESULTADOS

### ESTRUCTURA DEL REFUGIO Y CONDICIONES AMBIENTALES

#### Características de las Cámaras

En México las cuevas son de gran importancia en la supervivencia de los quirópteros ya que dentro ellas encuentran refugio contra depredadores, cambios climáticos y más aún dentro de ellas, llevan a cabo gran parte de sus necesidades biológicas. Debido a la estructura y a las características microclimáticas presentes dentro de las cuevas, éstas han llegado a ser los sitios de percha con mayor preferencia para la mayoría de las especies de murciélagos reportadas en nuestro país. Siendo así, *P. p. mexicanus* es una subespecie que realiza una selección muy precisa sobre los sitios de percha. Y muestra una clara afinidad hacia las cámaras de gran tamaño y con alto contenido de humedad (Smith, 1972).

De esta forma la conformación estructural de la cueva “Tzinacanostoc” la hace un refugio idóneo, debido a que la entrada de la cámara II se ubica a 125 metros con respecto de la entrada principal, además la barrera natural de rocas que se acumulan en su entrada impide que el aire frío procedente de la primer cámara penetre en su interior.

Por otra parte, la presencia de otras colonias de mormoópidos (*P. davyi*, *P. personatus* y *M. megalophylla*) genera grandes cantidades de calor y humedad por la descomposición de sus desechos metabólicos (orina y heces fecales), procesos catabólicos (respiración) y descomposición de animales muertos. Por lo anterior las condiciones de humedad del aire y temperatura mantienen una alta estabilidad ambiental en el interior de la cámara y lo hace un sitio óptimo para el establecimiento de las colonias de mormoópidos, en especial para nuestra especie de estudio. Con base en estas características y considerando los valores promedio de temperatura 32°C y humedad 94.2%, podemos considerar que el microclima de la cámara es de tipo cálido-húmedo.

## TEMPERATURA Y HUMEDAD RELATIVA

La selección del refugio está en función de varios factores (bióticos y abióticos), sin embargo tal y como ha sido señalado por Hill y Smith (1984), los más importantes podrían ser la temperatura y la humedad relativa. Asimismo Racey (1982) y Humphrey y Bonaccorso (1979) señalan a la temperatura como una de las variables ambientales más relevantes en la selección del refugio. La humedad relativa por sí misma no juega un papel relevante en la selección microclimática del refugio, sin embargo, al combinarse con el aire funciona como un tampón, impidiendo oscilaciones drásticas de la temperatura y ayudando a mantener un ambiente estable (López-Wilchis, 1989).

Poco es lo que se ha documentado acerca de las características microclimáticas de los refugios para quirópteros. El conocimiento que se tiene al respecto de ésta especie se puede resumir en lo siguiente. Bonaccorso *et al.* (1992), en Venezuela señala valores de temperatura y características de cuevas localizadas en regiones semiáridas y secas ocupadas por *P. parnellii*, destaca que ocupa refugios en donde la temperatura del aire es de 27°C. Señala que esta diferencia puede ser debida a varios factores, tales como las altitudes en las que se encuentran los refugios, así como la presencia de un mayor número de entradas, lo cual favorece una mayor circulación de aire proveniente del exterior en la cueva que ocupa esta especie. Además indica que la temperatura más alta registrada en la cueva que ocupa *M. megalophylla* se debe a la presencia de otras especies de murciélagos en el interior del refugio. Garrido *et al.* (1984), señalan que en el Túnel del Arco (Morelos), la temperatura mínima registrada en una colonia de *P. parnellii* es de 20°C y la máxima no mayor de 28°C. Por otra parte Sánchez (2000) y García (2001) manifiestan que la temperatura en donde cohabitan ambas especies se encuentra por arriba de los 30°C. Así mismo Marinkelle (1982), señala que la temperatura ambiente de los refugios de mormoópidos podría llegar a ser hasta de 45°C, probablemente para facilitar una mayor interacción social, evitar depredación, desarrollo embrionario y cuidado postnatales. En general, la temperatura de los refugios en donde se ha reconocido la presencia de



especies de mormoópidos puede fluctuar desde los 28 hasta los 36°C (Bonaccorso *et al.*, 1992; Galindo, 1995; Sánchez, 2000; Quijano, 2004).

Con lo que respecta a la humedad del ambiente de los refugios, Herd (1983), Adams (1989) y McNab (1989) comentan que son altas, sin indicar valores. Sánchez (2000) y García (2001) indican que las cuevas en donde habitan estas especies, la humedad relativa es mayor al 85%, sin embargo, Garrido *et al.* (1984), encontraron que la humedad relativa en el Túnel del Arco en donde habita *P. parnellii*, tiene un rango amplio que va del 35 al 80% a lo largo del año. Especies congéneres como *P. personatus* y *P. davyi* se han encontrado en hibernáculos cuyo porcentaje de humedad ambiental es del 90% (Sánchez, 2000 y García, 2001).

Por esta razón, las asociaciones de especies son frecuentes ya que las cuevas que reúnen las condiciones ambientales adecuadas son limitadas (Tuttle y Stevenson, 1981; Avila y Medellín, 2004). Lo anterior explica la reunión frecuente de mormoópidos que va de dos hasta cuatro especies en una misma cueva (Bonaccorso *et al.*, 1992; Sánchez, 2000; García, 2001). Por otra parte los valores de humedad en el aire de sus refugios son considerados como altos, generalmente mayores al 80% (Bonaccorso *et al.*, 1992; Sánchez, 2000; Quijano, 2004). Bonaccorso *et al.*, (1992) señalan la presencia de *P. davyi* y *P. personatus* en hibernáculos cuyo porcentaje de humedad ambiental es del 90% y especies congéneres como *P. quadridens* se reporta en refugios con humedades del 85 hasta el 99% (Silva-Taboada, 1979).

En la cueva “Tzinacanostoc” los valores de temperatura (entre 30.2-33.5°C) y humedad relativa (entre 92.7-95.65%) son elevados en la cámara “II”, la diferencia entre valores es baja lo que permite concluir una elevada estabilidad y homogeneidad ambiental en el refugio. Lo anterior permite sugerir que el ambiente de la cámara “II” es adecuado para estas poblaciones ya que las hembras de *P. p. mexicanus* cubren todas las etapas de su ciclo reproductivo, lo que incrementa la probabilidad de supervivencia.

Las humedades relativas en donde se ha encontrado a la especie de estudio fluctúan en promedio de 65% hasta las que sobrepasan el 90% (Garrido *et al.*,

1984; García, 2001; Quijano, 2004). La humedad promedio de la cueva “Tzinacanostoc” es mayor (94.5%) a la señalada por los autores mencionados, sin embargo hay coincidencia en mencionar que habita permanentemente cuevas con humedades ambientales altas (Garrido *et al.*, 1984; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010).

Con base en lo anterior, el cambio en los valores de temperatura y humedad relativa del refugio probablemente estén influenciados por el tamaño de las poblaciones, ya que éstas experimentaron su mayor valor en la época de destete (junio-septiembre), que coincide con el retorno de los machos al refugio, lo que implicó un incremento en la humedad, provocado por procesos respiratorios y desechos de orina en el ambiente. La constancia en los valores de humedad no dependen de factores ambientales externos, sino que son reflejo de la ubicación del sitio de percha, además de la obstrucción parcial observada al inicio de la cámara “II” que impide que las corrientes de aire frías penetren hacia el interior del refugio, La temperatura y humedad registradas en este estudio dentro de la cámara “II” son favorables para *P. p. mexicanus*, lo cual se pone de manifiesto porque cubre todas las etapas de su ciclo reproductivo, además los valores de abundancia de la población corroboran lo anterior.

Por otra parte el análisis estadístico muestra de una manera más clara las diferencias significativas entre las cámaras, donde se puede observar que la cámara “II” presenta valores más estables y constantes haciéndola un sitio de percha adecuado para la permanencia de la especie, por lo que *P. p. mexicanus* mantiene preferencia hacia esta cámara.

## TAMAÑO POBLACIONAL

Las causas o factores que alteran el tamaño y composición de la población dentro de los refugios han sido enfocados desde diferentes puntos de vista. Algunos autores mencionan que estas variaciones de población son influenciadas por cuestiones reproductivas (López-Wilchis, 1989; Davis y Hitchcock, 1965; Sánchez, 2000; Garcia 2001; Galindo, 1995 y Garrido *et al.*, 1984). También se ha sugerido que variaciones extremas en las condiciones ambientales del refugio (temperatura y humedad relativa) modifican el tamaño y composición de los grupos (Harmata, 1969; Martin y Hawks, 1972; Garrido *et al.*, 1984; Bonaccorso *et al.*, 1992; Vargas-Contreras, 1998). La disponibilidad diferencial de recursos alimentarios y la escases de refugios apropiados han sido sugeridos como factores importantes (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996). El abandono parcial o total del refugio ha sido documentado para colonias de *P. parnellii* y *M. megalophylla*, los cuales se pueden explicar por alguno de los argumentos citados anteriormente. En el caso de *P. parnellii* Bateman y Vaughan (1974), señalan el establecimiento de colonias de maternidad como responsables de esta variación poblacional, sin embargo, estas colonias nunca fueron observadas. Garrido *et al.*, (1984), mencionan que hembras gestantes abandonan masivamente el refugio en la primera semana de junio, lo que supondría la formación de una colonia maternal en refugios alternos desconocido, sin embargo unos cuantos días después lo hacen los machos, lo cual rompe con la suposición anterior. Concluyen que la explicación más probable estriba en las condiciones de temperatura y humedad relativa internas y externas se igualan en dicho mes, sugiriendo que esto permite la dispersión de la colonia. Un dato que corrobora lo anterior es lo señalado por Novick (1963), el cual dice que *P. parnellii* no soporta temperaturas inferiores a los 26.6°C y el abandono del refugio se da cuando la temperatura interna fluctúa entre los 22 y 25°C. La colonia se rehace en su refugio en el mes de julio cuando su interior volvió a ser más cálido y húmedo.

Al comparar nuestros resultados con los datos mencionados, podemos señalar que las fluctuaciones de densidad observadas en la colonia de estudio, no se

pueden explicar totalmente por los argumentos señalados. Por ejemplo, los valores de densidad más bajos coinciden con los eventos de gestación y lactancia (primavera y parte del verano). La presencia de un mayor número de hembras dentro del refugio sugeriría la formación de colonias de maternidad, sin embargo, los machos siempre están presentes, su persistencia (aunque en menor número) desecha la suposición anterior. Por otra parte la temperatura y la humedad relativa no experimentan cambios drásticos en el tiempo, por lo que la alta estabilidad ambiental de la cueva tampoco explica estas variaciones de población.

Bateman y Vaughan (1974), señalan que las poblaciones de mormoópidos se dispersan por el agotamiento local del alimento. A pesar de que no contar con datos de abundancia y disponibilidad de alimento, esta podría ser la explicación más factible. De acuerdo con las observaciones realizadas en este trabajo, en nuestra población no se puede hablar de una disgregación como tal, a pesar del evidente abandono temporal de los machos durante el periodo de sequía (finales de enero-junio), cuando los recursos alimentarios son escasos. Este hecho coincide con los eventos de gestación e inicios de lactancia, lo que sugiere que la salida de los machos de la cueva sea con la finalidad de evitar competencia intraespecífica por este recurso. El incremento de densidad que se observa en la población durante las estaciones de verano-otoño, se deben al retorno de los machos y al reclutamiento de organismos jóvenes, hecho que coincide con la época de lluvias y probablemente con un aumento en la abundancia de alimento. Lo señalado anteriormente resulta una buena sugerencia para explicar las variaciones poblacionales observadas en la población.

Sin embargo el no contar con datos de abundancia y disponibilidad de alimento que permitan ratificar o rectificar esta aseveración, nos lleva a plantear las siguientes interrogantes: ¿Las hembras se tornan agresivas hacia los machos o viceversa durante los eventos de gestación y lactancia? ¿El espacio que ocupan las hembras durante la reproducción es mayor, induciendo a los machos a abandonar el refugio? En otras especies de mamíferos se ha documentado la agresividad de los machos hacia las crías recién nacidas,

llegando incluso a matarlas. Poco o nada se sabe de la conducta que al respecto exhiben los murciélagos, estudios posteriores podrían dar respuesta a éstas interrogantes.

## **ORGANIZACIÓN SOCIAL**

### **Estructura de Edades *P. p. mexicanus***

Patiño (2007), observó un patrón de distribución de sexos que se correlaciona de manera inversa donde las hembras son más abundantes en épocas de lluvia que los machos y éstos a su vez son más abundantes en épocas secas. Silva-Taboada (1979) menciona que la composición sexual de una población de murciélagos en una cueva puede cambiar durante la estación de crianza, hecho que también ha sido documentado por otros autores (Garrido *et al.*, 1984; Lopez-Wilches, 1989; Bonaccorso *et al.*, 1992; Galindo, 1995; Sánchez, 2000; García, 2001 y Stoner *et al.*, 2003).

Al comparar los resultados anteriores con los obtenidos en este trabajo, es claro que la especie tiene una coincidencia con lo expresado por Patiño (2007); Silva-Taboada, (1979); Sanchez, (2000); Lopez-Wilches, (1989); Galindo, (1995) y García, (2001). De esta manera, la especie tiene una predominancia de hembras durante los eventos de gestación y lactancia, en el caso de *P. p. mexicanus* sucede de marzo-agosto. Esto indica que la mayor parte del tiempo la población estuvo dominada por hembras adultas seguida por machos adultos y sólo durante los meses de septiembre-noviembre se detecta la presencia de organismos juveniles en su mayoría hembras. El mayor número de capturas de adultos se debe a que son más susceptibles a ser capturados ya que realizan actividades de forrajeo.

## Proporción Sexual *P. p. mexicanus*

Variaciones en la proporción sexual de la especie de estudio han sido señaladas por algunos autores, en el caso de *P. parnellii*. Goodwin (1970); Villa (1967) y Garrido *et al.*, (1984), señalan que la mayor parte del año la proporción sexual de las poblaciones es de 1:1 y no indican si esta relación se mantiene durante los eventos reproductivos de gestación y lactancia. En el estudio realizado se encontró que durante el periodo de gestación y lactancia la población de machos disminuye a una proporción sexual de 1:0.33. Ello se debe probablemente a que en esta época los machos abandonan el refugio con la finalidad de facilitar a las hembras el periodo de gestación, además de evitar la competencia por el alimento, como lo menciona Racey (1982). Durante los eventos reproductivos es necesario tener la mayor disponibilidad de alimento para cubrir el gasto energético necesario durante estos procesos. Por otra parte Bateman y Vaughan (1974), sugieren que la relación llega a ser de 64:1 a favor de las hembras y al igual que en los casos anteriores, no se da una explicación al respecto.

También se puede inferir que una vez que se han dado estos eventos reproductivos, la proporción sexual se mantiene con valores cercanos a una relación de 1:1, hecho que coincide parcialmente con lo manifestado por Villa (1967); Goodwin (1970) y Garrido *et al.*, (1984). Ello sugiere que la especie forma grupos monógamos, ya que de acuerdo a Patiño (2007), proporciones diferentes a 1:1 en especies frugívoras e insectívoras aluden a la formación de grupos poligínicos o poliándricos, indicando que un mayor número de hembras estuvieron presentes en el sitio de estudio durante las épocas secas y un mayor número de machos al inicio de las épocas lluviosas.

Goodwin (1970) y Garrido *et al.*, (1984), señalan algunas variaciones en la proporción sexual de *P. p. mexicanus*, no obstante la mayor parte del año se mantiene 1:1, lo que concuerda con los registros de la especie en estudio. Sin embargo esto autores no mencionan si esta relación se mantiene durante los eventos reproductivos de gestación y lactancia.

## PATRÓN REPRODUCTIVO

La combinación de factores climáticos como la temperatura ambiental y la precipitación pluvial, influyen directamente en la disponibilidad del alimento, el cual a su vez influye en los ciclos reproductivos. No obstante, la precipitación parece ser la variable climática más importante que afecta los ciclos reproductivos de las especies tropicales, actuando directamente o indirectamente en el inicio de la actividad reproductiva, debido al efecto que tiene en la fenología de las plantas, principalmente en floración y posterior fructificación (Humphrey y Bonaccorso, 1979), así como abundancia y disponibilidad de insectos (Janzen y Schoener, 1968). Este hecho ha sido demostrado en las especies tropicales de murciélagos insectívoros (Racey, 1982; Racey y Entwistle, 2000). Cuatro especies de la familia Mormoopidae incluyendo a *P. davyi* manifiestan éste comportamiento. Las especies estuvieron gestantes en la época seca, pariendo en la antesala de la época de lluvias, por lo que la lactancia confluye en la temporada de lluvias (Torres-Flores, 2005). El mismo autor señala que las cuatro especies presentaron un patrón monoéstrico estacional. Este hecho también ha sido documentado por Bateman y Vaughan (1974), quienes señalan que en los mormoópidos el tiempo en que ocurren los nacimientos está en sincronía con la temporada de lluvias, en la cual comienza a incrementarse el número y la disponibilidad de insectos que sirven de alimento, primero a las hembras lactantes y más tarde a los jóvenes en desarrollo. Asimismo Garrido *et al.*, (1984), Adams (1989), García (2001), Sánchez-Hernández *et al.*, (2002), Quijano (2004), Juárez y Ramírez-Escoto (2010), señalan que especies de mormoópidos (*M. megalophylla*, *P. personatus*, *P. parnellii*) exhiben un patrón reproductivo similar en Selva Baja Caducifolia. El que las hembras den a luz en el inicio del periodo de lluvias está en función del comienzo y término del periodo de lactancia ya que es esta época en donde hay más gasto energético para la madre (Racey, 1982) y las especies insectívoras (en particular las hembras lactantes), consumen grandes cantidades de presas (Altringham y Fenton, 2001). De esta manera los nacimientos deben coincidir con el periodo de máxima abundancia de alimento, para que las madres puedan forrajear y alimentarse más

intensamente durante la lactancia y así satisfacer su demanda energética (Racey, 1982). Ésta abundancia de insectos también se refleja en el éxito de los jóvenes, los cuales tienen acceso a abundantes recursos, por lo que su aprendizaje de forrajeo se ve favorecido y su potencial de supervivencia se incrementa, éste hecho también ha sido documentado por Torres-Flores (2005), en donde señala que los mayores registros de juveniles de mormoópidos y de las especies insectívoras en general coinciden con la temporada de lluvias.

La estrategia exhibida en nuestro estudio es similar a lo reportado anteriormente, las hembras de *P. p. mexicanus* exhibieron un patrón reproductivo monoéstrico estacional en donde la copulación y gestación transcurren en la época poco favorable de secas (enero-principios de mayo) y en mayo se presenta el pico de nacimientos que coincide con el inicio de la época de lluvias, de ésta manera las hembras cubren la lactancia de mayo a julio, periodo de bonanza alimentaria y las crías se destetan durante julio-octubre encontrando todavía amplia disponibilidad de recursos insectiles. Concluyendo, el patrón monoéstrico estacional exhibido por *P. p. mexicanus* representa así una estrategia en la que han ajustado el tiempo de los nacimientos para que sucedan en la época de mayor disponibilidad del alimento, la cual ocurre durante los meses de mayor precipitación, con el fin de satisfacer la demanda energética de la lactación y del desarrollo de los juveniles.



## CONCLUSIONES

- Este estudio reveló que la temperatura y humedad relativa no mostraron diferencias significativas en la cámara “II” que ocupó permanentemente la colonia, por lo que estas variables no tuvieron injerencia en la dinámica poblacional de *P. p. mexicanus*.
- La estructura de la cueva y en especial la cámara “II” presentó condiciones ambientales con ligeras variaciones, independientes de factores físicos externos.
- Los pocos cambios observados en la abundancia, proporción de sexos durante el estudio se deben a eventos de gestación y lactancia.
- Las condiciones climáticas de temperatura y humedad relativa elevadas, constantes y con poca ventilación que se presentan en la cueva “Tzinacanostoc” favorecen la residencia de la colonia de *P. p. mexicanus*. Hecho que se corrobora porque la especie lleva a cabo todos sus procesos biológicos dentro de esta cámara del refugio.
- En la mayoría de los meses muestreados predominaron los adultos, los organismos juveniles sólo se observan durante tres meses (septiembre-noviembre).
- La proporción de sexos durante la mayor parte del año se mantiene en un rango de 1:1 y únicamente durante los meses de gestación y lactancia ésta favorece a las hembras.
- La presencia de algunos machos durante la gestación y lactancia indicaría que las hembras no establecen colonias maternas.
- La población de hembras exhibe un patrón monoéstrico estacional y es una especie monotoca (una sola cría).
- La gestación se da en época desfavorable (marzo-mayo) que corresponde a la época seca y la lactancia durante el periodo húmedo (mayo-agosto) que coincide con el boom poblacional de insectos de los cuales se alimenta *P. p. mexicanus*.

## LITERATURA CITADA

- Adams, J. K. 1989. *Pteronotus davyi*. Mammalian Species. 1-5.
- Alcérreca, A. C., Robles de B. R., Pereira L. L. y Antochew A. D. 2009. Mamíferos de la Península de Yucatán. Ed. Dante. 2ª. Ed. p. 246.
- Alfonso, A. y Cadena, A. 1994. Composición y Estructura Trófica de la Comunidad de Murciélagos del Parque Regional Natural Ucumari. In: Rangel-Ch, O. (Ed.). Ucumarí un caso Típico de la Diversidad Biótica Andina. 1a. Edición. CARDER - Universidad Nacional. Pereira. p. 361-373.
- Altringham, D. J. y Fenton M. B. 2001. Sensory Ecology and Communication in the Chiroptera. Chapter 2. Bat Ecology (Kunz H. T. y Fenton B.).
- Álvarez T., Domínguez P. y Arrollo C. J. 1984. Mamíferos de la Angostura, Región Central de Chiapas. Cuadernos de Trabajo. Instituto Nacional de Antropología e Historia. 24: 1-87.
- Alvarez, T. 1963. The Recent Mammals of Tamaulipas, México. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 14: 363-473.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y Álvarez T. 1991. Los Murciélagos de Chiapas. Instituto Politécnico Nacional. Primera Edición. p. 212.
- Arita, H. T. 1994. La Vida Bajo la Tierra. Ciencias. 36: 50-58.
- Arita H. T. 1993. Rarity in Neotropical Bats: Correlations with Phylogeny, Diet and Body Mass. Ecol. Aplic. 3: 506-517.
- August, P. V. y Baker R. J. 1982. Observation of the Reproductive Ecology of Some Neotropical Bats. Mammalia. 46: 177-181.
- Avila, F. R. y Medellín A. R. 2004. Ecological, Taxonomic, and Physiological Correlates of Cave use by Mexican Bats. Journal of Mammalogy. 85(4): 675-687.
- Barquez, R. M., Braun J. K., Mares M. A., Jayat J. P. y Flores D. A. 1999a. First Record for Argentina for a Bat in the Genus *Micronycteris*. Mamm. 63:368-372.

- Barquez, R. M., Mares M. A. y Braun J. K. 1999b. The Bats of Argentina. Spec. Publ. Texas Tech Univ. and Oklahoma Mus. Nat. Hist. USA. pp 275.
- Bateman, G. C. y Vaughan T. A. 1974. Nightly Activities of Mormoopid Bats. J. Mammal. 55: 45-65.
- Baudinette, R. V., Churchill, S. K., Christian, K. A., Nelson, J. E., y Hudson, P. J. (2000). Energy, Water Balance and the Roost Microenvironment in three Australian cave-dwelling Bats (Microchiroptera). Journal of Comparative Physiology B. 170(5-6): 439-446.
- Begon, M., Mortimer M., y Thompson D. J. 1996. Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants. Blackwell Science. p. 247.
- Boada, C., Bruneo S., de Vries T. y Tirira S. D. 2003. Notas Ecológicas y Reproductivas del Murciélago Rostro de fantasma *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en San Antonio de Pichincha, Pichincha, Ecuador. Mastozoología Nacional/Neotrop. Mammal. 10(1): 21-26.
- Bonaccorso, F. J., Arends A., Genoud M., Cantoni D. y Morton T. 1992. Thermal Ecology of Moustached and Ghost-Faced Bats (Mormoopidae) in Venezuela. Journal of Mammalogy. pp. 365-378.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and Reproductive Ecology in a Panamanian Bat Community. Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences. 24: 359–408.
- Bradbury, J. W. 1977. Social Organization and Communication. In: Wimsatt W. A. (ed.). Biology of Bats. Academic, Nueva York, EEUU. p. 1-72.
- Brosset, A. 1966. La Biologie des Chiropteres. Masson and Company. Paris. France. p. 240.
- Ceballos, G. T., Fleming H., Chávez C. y Nassar J. 1997. "Population Dynamics of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Jalisco, México". Journal of Mammalogy. 78:1220-1230.
- Cockrum, E. L. 1955. Reproduction in North American Bats. Transaction Kansas Academic Science. 58:487-511.

- Cockrum, E. L. 1991. Seasonal Distribution of Northwestern Populations of the Nosed-Bats, Family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoología*. 62:181-202.
- Cruz, R. J. L. 2001. Dinámica Poblacional de una Colonia de *Leptonycteris curasoae*, en una Cueva Situada en la Zona Tropical Semiárida del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Dalquest, W. W. y Werner H. J. 1954. Histological Aspects of the Faces of North American Bats. *Journal of Mammalogy*. 35: 147-160.
- Davis, W. H. y Hitchcock H. B. 1965. Biology and Migration of the Bat *Myotis lucifugus* in New England. *Journal of Mammalogy*. 46: 296-313.
- De Paz, O. y Benzal J. 1990. Clave para la Identificación de los Murciélagos de la Península Ibérica (Mammalia, Chiroptera). *Misc. Zool.* 13: 153-176.
- Eisenberg, J. y Redford K. 1999. *Mammals of the Neotropics: The Central Neotropics*. Ecuador, Peru, Bolivia. The University of Chicago Press, EEUU. 3:609.
- Eisenberg, J. F. 1989. *Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics*. Panama, Colombia, Venezuela, Suriname, French Guiana. The University of Chicago Press, Chicago Illinois. Vol. 1.
- Enciclopedia de los Municipios y Delegaciones de México, estado de San Luis Potosí. <http://www.elocal.gob.mx/work/templates/enciclo/EMM24sanluispotosi/municipios/24012a.html>.
- Espinasa, P. R. y Diamant R. 1994. Origen y Distribución de las Cavernas de México. *Instituto de Geografía, UNAM*. 36: 45-49.
- Fenton, M. B. 1983. Roosts Used by the African Bat *Scotophilus leucogaster* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Biotropica*. 15:129–132.
- Findley, J. S. 1993. *Bats: A Community Perspective*. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press. New York, USA.
- Fleming T. H. 1988. "The Short-Tailed Fruit Bat"; University of Chicago Press, Chicago Ill. p. 365.

- Fleming, T. H. 1982. Foraging Strategies of Plant-Visiting Bats. Ecology of Bats (Kunz, T. H., ed.). Plenum Press, New York. p. 425.
- Fleming, T. H., Hooper E. T. y Wilson D. E. 1972. Three Central American Bat Communities: Structure, Reproductive Cycles, and Movement Patterns. Ecology. 53(4): 555-569.
- Frankie, G. W., Baker H. G. y Opler P. A. 1974. Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical wet and dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. J. Trop. Ecol. 62: 881–919.
- Galindo, G. C. 1995. Algunos Aspectos Biológicos del Murciélago *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en el Estado de México. Univ. Nac. Autón. México. Tesis de Licenciatura. FES-Zaragoza, México. p. 56.
- García, H. C. 2001. Patrón Reproductivo del Murciélago *Pteronotus personatus* (Chiroptera: Mormoopidae) en un Ambiente de Selva Baja Caducifolia en el Estado de Puebla. Tesis de Licenciatura de Biología. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. p. 56.
- García-Morales R. y Gordillo-Chávez E. 2011. Murciélagos del Estado de San Luis Potosí, México. Revisión de su Conocimiento Actual. Revista Therya. 2(2): 183-192.
- Garrido, R. D., Fuentes P. S., Gasea M. B. y Juárez S. V. 1984. Patrón de Reproducción del Murciélago Insectívoro *Pteronotus parnellii mexicanus*. Miller, 1902 (Chiroptera: Mormoopidae). Instituto de Biología, UNAM, México. p. 10.
- Goodwin, P. E. 1970. The Ecology of Jamaican Bats. J. Mamm. 51: 571-579.
- Graham, G. L. 1988. Interspecific Associations Among Peruvian Bats at Diurnal Roost and Roost Sites. Journal of Mammalogy. 69(4): 711-720.
- Grier, J. W., Burk T. y Bradley B. 1992. Biology of Animal Behavior. St. Louis: Mosby-Year Book. 2da. Ed. p. 360-378.
- Happold, D. C. D. y Happold M. 1990. Reproductive Strategies of Bats from Africa. Journal of Zoology. 222: 557-583.
- Harmata, W. 1969. The Thermopreferendum of Some Species of Bats (Chiroptera). Acta Theriologica. 14(5): 49-62.

- Heideman, P. D. 1989. Delayed Development in Fischer's Pygmy Fruit Bat, *Haplonycteris fischeri*, in the Philippines. *Journal of Reproduction and Fertility*. 85(2): 363-382.
- Heithaus, E. R., Fleming T. H. y Opler P. A. 1975. Foraging Patterns and Resource Utilization in Seven Species of Bats in a Seasonal Tropical Forest. *Ecology*. 4: 841-854.
- Henshaw, R. E. y Folk, G. E. 1966. Relation of Thermoregulation to Seasonally Changing Microclimate in two Species of Bats (*Myotis lucifugus* and *M. sodalis*). *Physiological Zoology*. p. 223-236.
- Herd, R. M. 1983. *Pteronotus parnellii*. *Mammalian Species*. Published 15 December by the American Society of Mammalogists. 209: 1-5.
- Hill, J. E. y Smith J. D. 1984. *Bats: A Natural History*. Cambridge University Press.
- Hilty, S. L. 1980. Flowering and Fruiting Periodicity in a Premontane Rain Forest in Pacific Columbia. *Biotropica*. 12: 292-306.
- Hoffman, A., Palacios-Vargas J. G. y Morales-Malacara J. B. 1986. "Manual de Bioespeleología (con nuevas aportaciones de Morelos y Guerrero, México)". UNAM, México. p. 274.
- Howell, D. J. y Burch D. 1974. Food Habits of Some Costa Rican Bats. *Rev. Biol. Trop.* 21: 281-294.
- <http://maps.google.com.mx/maps?q=Jolalpan,+Puebla>
- Humphrey, S. R. 1975. Nursery Roosts and Community Diversity of Nearctic Bats. *Journal of Mammalogy*. 56: 321-346.
- Humphrey, S. R. y Bonaccorso, F. J. 1979. Population and Community Ecology. *Biology of the Bats of the New World Family Phyllostomatidae*. 107-156.
- INEGI. 2009. *Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos*. Jolalpan, Puebla. En Línea: [www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicoscifras/datos-geografico/21/21087.pdf](http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicoscifras/datos-geografico/21/21087.pdf).
- Janzen, D. H. y Schoener T. W. 1968. Differences in Insect Abundance and Diversity Between Wetter and Drier Sites During a Tropical dry Season. *Ecology*. 49: 98-110.

- Jefferson, G. T. 1976. Cave Faunas. The Science of Speleology, Ford T. D. y Cullingford C. H. D. (eds.). Academic, London.
- Jerret, D. P. 1979. Female Reproductive Patterns in Nonhibernating Bats. Journal of Reproduction and Fertility. 56: 369-378.
- Juárez, L.A.C. y Ramírez-Escoto M. 2010. Patrón Reproductivo del Murciélago *Pteronotus parnellii*. Correlación con Aspectos Histológicos del ovario. In: Cervantes F.A, Hortelano-Moncada Y. y Vargas- Cuenca J. (eds.). 60 Años de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM. Aportaciones al Conocimiento y Conservación de los Mamíferos Mexicanos. Instituto de Biología, UNAM, México D.F., México. p. 139-144.
- Kalko, E. K. V., Handley Jr. C. O. y Handley D. 1996. Organization, Diversity, and Long-Term Dynamics of a Neotropical Bat Community. p. 503-553, In: Long-Term Studies of Vertebrate Communities (Cody M. L. y Smallwood J. A., eds). Academic Press. p. 597.
- Kerth, G. 2008. Causes and Consequences of Sociability on Bats. Bioscience. 58: 737-746.
- Kerth, G., Wagner M. y König, B. 2001. Roosting Together, Foraging Apart: Information Transfer About Food is Unlikely to Explain Sociality in Female Bechstein's Bats (*Myotis bechsteinii*). Behavioral Ecology and Sociobiology. 50(3): 283-291.
- Klett, M, Odell M, Kennedy T, Ophus J, Willis M y Larsen J. 2007. Comparación de Ambientes Superficiales y Subterráneos. The Globe Program. p. 10.
- Koopman, K. F. 1994. Chiroptera: Systematics. Handbook of Zoology. Berlin: de Gruyter. VIII: 1-217.
- Koopman, K. F. 1984. Bats. In: Anderson, S. y Jones J. K. (Eds.). Orders and Families of Recent Mammals of the World: New York. Wiley. 145-186.
- Krebs, C. J. 1999. Ecological Methodology. Addison Wesley Longman, USA. p. 620.
- Kunz, T. H. y Lumsden L. F. 2003. Ecology of Cavity and Foliage Roosting Bats. p. 3-89, In: Bat ecology (Kunz T. H. y Fenton M. B., eds.).

- University of Chicago Press, Chicago. p. 779.
- Kunz, T. H., y Kurta A. 1988. Capture Methods and Holding Devices. pp. 1-29. In; Ecological and behavioral methods for the study of bats (T. H. Kunz., ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. pp. 533.
  - Kunz, T. H., August P. V. y Burnett C. D. 1983. Harem Social Organization in Cave Roosting *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidea). *Biotropica*. 15: 133-138.
  - Kunz T. H. y Anthony E. L. P. 1982. "Age Estimation and Post-natal Growth in the Bat *Myotis lucifugus*". *Journal of Mammalogy*. 63: 23-32.
  - Kunz TH. 1982. Roosting Ecology of Bats. In: Ecology of Bats (Kunz T.H., ed.). Plenum Press. New York. p. 1-55.
  - Kurta, A. 1985. External Insulation Available to a Non-Nesting Mammal, the Little Brown Bat (*Myotis lucifugus*). *Comparative Biochemistry and Physiology*. 82:413-420.
  - La Val, R. K. y Rodríguez B. H. 2002. Murciélagos de Costa Rica. Bats. Costa Rica, Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). p. 320.
  - La Val, R. K. y Fitch H. S. 1977. Structure, Movements and Reproduction in Three Costa Rican Bat Communities. *Occas. Papers Museum History. Univ. Kansas*. 69:1-28.
  - Lazcano-Araujo, A. 1983. El Origen de la Vida. Editorial Trillas, México.
  - Lewis, S. E. 1995. Roost Fidelity of Bats: A Review. *Journal of Mammalogy*. 76: 481-496.
  - Lim, B. K. y Engstrong M. D. 2001. Bat Community Structure at Ywokrama Forest, Guyana. *Journal of Tropical Ecology*. 17(05): 647-665.
  - Linares, O. 1987. Murciélagos de Venezuela. Colección Cuadernos Lagoven. Refolit, C. A. Venezuela. p. 119.
  - López-Wilchis R. 1989. Biología de *Plecotus mexicanus* (Chiroptera: Vespertilionidae) en el Estado de Tlaxcala, México. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
  - MacNaughton, S. y Wolf L. 1973. General Ecology. 2nd Edition. Holt, Rinehart and Winston. USA. p. 702.



- Mandujo, S. y Hernández G. 1990. Análisis de los Factores Ambientales que Influyen Sobre el Nivel Poblacional del Venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), en el parque “Desierto de los Leones”. In: Cararillo J. L. y Rivera F. (eds.). Áreas Naturales Protegidas en México y Especies en Peligro de Extinción. Serie Ecológica, ENEP-1. UNAM, México. p. 351-364.
- Marinkelle C. J. 1982. “Prevalence of *Trypanosoma cruzi* Like Infection of Colombian Bats”. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*. 76:125-134.
- Martin, R. A. y Hawks B. G. 1972. Hibernating Bats in the Black Hills of South Dakota. I. Distribution and Habitat Selection. *Bulletin of the New Jersey Academy of Science*. 17: 24–30.
- Mayle, B. A. 1990. A Biological Basis for Bat Conservation in British Woodlands. *Mammal Review*. 20:159-195.
- McCracken, G. F. y Bradbury J. W. 1977. Paternity and Genetic Heterogeneity in the Polygynous Bat, *Phyllostomus bastatus*. *Science*. 198: 303-306.
- McNab B. K. 1989. Temperature Regulation and Rate of Metabolism in Three Bornean Bats. *Journal of Mammalogy*. 70:153-161.
- Mecklenburg, C. W., Mecklenburg T. A. y Thorsteinson L. K. 2002. *Fishes of Alaska*. American Fisheries Society, Bethesda, MD.
- Medellín R. A., Arita H. T. y Sánchez H. O. 2008. Identificación de los Murciélagos de México. Clave de Campo. Instituto de Ecología. UNAM. Segunda Edición. p. 79.
- Medellín, R. A. 1993. Estructura y Diversidad de una Comunidad de Murciélagos en el Trópico Húmedo Mexicano. In: Avances en el Estudio de Mamíferos de México. Medellín R. A. y Ceballos G. (eds). Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. México. p. 333-350.
- Medellín, R. A. y López-Forment, C. C. W. 1986. Las Cuevas: Un Recurso Compartido. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología*. 56: 1027-1034.
- Moreno, A. 1996. Murciélagos de Nuevo León. Impresora Monterrey, Monterrey, México.

- Moreno, D. M. y Moreno A. 2005. Murciélagos Cavernícolas del Norte de México su Importancia y Problemas de Conservación. Bat Conservation International. Austin, Texas. 512: 327-9721.
- Morrison, D. W. 1979. Apparent Male Defense of Tree Hollows in the Fruit Bat *Artibeus jamaicensis*. Journal of Mammalogy. 60: 11-15.
- Morrison, D. W. 1978. Foraging Ecology and Energetic of the Frugivorous Bat *Artibeus jamaicensis*. Ecology. 59: 716-723.
- Muñoz S., Cadena A. y Rangel-CH. J. O. 1997. Ecología de Murciélagos Antófilos del Sector La Curía, Serranía La Macarena, Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 21(81): 473-486.
- Neal, D. 2004. Introduction to Population Biology. Cambridge University Press. p. 293.
- Novick, A. 1963. Orientación in Neotropical Bats II. Phyllostomatidae and Desmodontidae. J Mamm. 44: 44-56.
- Novick, P. y Valsnys J. R. 1964. Echolocation on Flying Insects by the Bat *Chilonecyeris parnellii*. Biological. Bulletin. 127: 478-488.
- O'Shea, T. J., Ellison L. y Thomas R. 2004. Survival Stimulation in Bats: Historical Overview, Critical Appraisal, and Suggestions for New Approaches. Island Press. Washington, Covelo, London. p. 430.
- O'donnell, C. F. J. y Sedgely J. A. 1999. Use of Roosts by the Long-Tiled Bat, *Chalinobus tuberculatus*. In: Temperate Rainforest in New Zeland. Journal of Mammalogy. 80: 913-923.
- Ochoa, J. y Soriano P. J. 2001. The Consequences of Timber Exploitation for Bat Communities in Tropical America. The Cutting Edge: Conserving Wildlife. In: Logged Tropical Forests. Columbia University Press, New York, NY. 153-166.
- Ortega, J., y Arita H. T. 2000. Defence of Females by Dominant Males of *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). Ethology. 106(5): 395-407.
- Ospina A. O. y Gómez L. G. 1999. Riqueza, Abundancia Relativa y Patrones de Actividad Temporal de la Comunidad de los Murciélagos Quirópteros de la Reserva Natural La Planada, Nariño, Colombia. Rev.

- Acad. Colomb. Cienc., 23 (Suplemento especial): 659-669, 1999. ISSN 0370-3908.
- Patiño, R. J. J. 2007. Patrones Reproductivos y Estructura Sexual de una Comunidad de Quirópteros en el Municipio de Zipacón (Cundinamarca, Colombia). Universidad Militar Nueva Granada Facultad de Ciencias Programa de Biología Aplicada Bogotá. p. 80.
  - Pénicaud, P. 1996. Protéger les Chauves-Souris en Milieu Naturel ou Bâti. Groupe Mammalogique Breton, Sizun. p. 33.
  - Quijano, P. R. H. 2004. Aspectos Poblacionales de *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en un Ambiente de Selva Baja Caducifolia en el Estado de Puebla. Tesis de Licenciatura, UNAM, México.
  - Quintana N. H. y Pacheco T. V. 2007. Identificación y Distribución de los Murciélagos Vampiros del Perú. Rev. Perú Med. Exp. Salud Pública. 24(1): 81-88.
  - Racey, P. A. y Entwistle A. C. 2000. Life-History and Reproductive Strategies of Bats. p. 363-414, In: Reproductive Biology of Bats (Crichton, E. G. y Kruntzsch P. H., eds.). Academic Press, London. p. 510.
  - Racey, P.A. 1982. Ecology of Bat Reproduction. p. 57-104. In: Ecology of Bats (Kunz, T.H., ed.). Plenum Press, New York. p. 425.
  - Reagan P. D. y Waide B. R. 1996. The Food Web of a Tropical Rain Forest. The University of Chicago Press, USA.
  - Redell, J. R. 1981. A Review of the Cavernicola Fauna of Mexico, Guatemala y Belize. Texas Memorial Museum. The University of Texas at Austin, Bulletin. 27: 1-327.
  - Rhodes, M. 2007. Roost Fidelity and Fission-Fusion Dynamics of White-Striped Free-Tiled Bats (*Tadarida australis*). Journal of Mammalogy. 88: 1252-1260.
  - Rodríguez-Durán, A. y Soto-Centeno J. A. 2003. Temperature Selection by Tropical Bats Roosting in Caves. Journal of Thermal Biology. 28:465-468.

- Rodríguez-Durán, A. 1998. Nonrandom Aggregations and Distribution of Cave-Dwelling Bats in Puerto Rico. *Journal of Mammalogy*. 79(1): 141-146.
- Rojas Martínez A. E. y Valiente-Banuet A. 1996. "Análisis Comparativo de la Quiroptero fauna del Valle de Tehuacan-Cuicatlan, Puebla-Oaxaca"; Centro de Ecología. UNAM. *Acta Zool. Méx.* 67: 1-23.
- Romero-Almaraz, M. L., Aguilar-Setién A. y Sánchez-Hernández C. 2006. Murciélagos benéficos y vampiros: características, importancia, rabia, control y conservación. AGT Editor, S. A. México, D. F. pp. 213.
- Ruczynski, I. y Bogdanowicz W. 2008. Summer Roost Selection by Tree-Dwelling Bats *Nyctalus noctula* and *N. leisleri*: A Multiscale Analysis. *Journal of Mammalogy*. 89: 942-951.
- Rzedowski J. 1988. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. p. 432.
- Sampedro, J. A., Torres O. y de la Osa V. A. 1977. Observaciones Ecológicas y Etológicas en dos Especies de Murciélagos Dominantes en las Cuevas Calientes de Cuba. *Poeyana Inst. Zool. Acad. Cienc. Cuba*, 160: 1-18.
- Sánchez, Q. A. 2000. "Características del Ambiente y Patrón Reproductivo de una Colonia de *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) en el Estado de Puebla, México". Univ. Nac. Autón. México. Tesis de licenciatura, FES-Zaragoza, México. p. 56.
- Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz M. L. y Gurrola-Hidalgo M. A. 2002. *Natalus stramineus saturatus* (Dalquest y Hall, 1949). In: Noguera F. A., Vega Rivera J. H., A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avendaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, D.F., México. p. 403-405.
- Sánchez-Hernández, C. y Romero-Almaraz, M. L. 1995. Murciélagos de Tabasco y Campeche una Propuesta para su Conservación. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- Silva-Taboada, G. 1979. Los Murciélagos de Cuba. Editorial Academia. Habana, Cuba. p. 423.

- Smith, J. D. 1972. Systematics of the Chiropteran Family Mormoopidae. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas. 56: 1-132.
- Soriano, P. J., Ruíz A. y Arends A. 2002. Physiological Responses to Ambient Temperature Manipulation by Three Species of Bats from Andean Cloud Forests. Journal of Mammalogy. 83: 445-457.
- Soriano, P. J. y Sosa M. 1993. Solapamiento de Dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. Rev. Biol. Trop. 41(3): 529-532.
- Speakman, J. R. y Thomas D. W. 2003. Physiological Ecology and Energetics of Bats. In: Kunz T. H. y Fenton M. B. (Eds.). Bat Ecology. University of Chicago, Chicago, EEUU. p. 430-492.
- Stern, A. A. y Kunz T. H. 1998. Intraspecific Variation in Postnatal Growth in the Greater Spear-Nosed Bat. Journal of Mammalogy. 79(3): 755-763.
- Stoner, K. E., Salazar K. A. O., Fernández R. C. R., y Quesada M. 2003. Population Dynamics, Reproduction, and Diet of the Lesser Long-Nosed Bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: Implications for Conservation. Biodiv. Conserv. 12: 357-373.
- Torres-Flores, J. W., López-Wilchis R, y Soto-Castruita A. 2012. Dinámica Poblacional, Selección de Sitios de Percha y Patrones Reproductivos de Algunos Murciélagos Cavernícolas en el Oeste de México. Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744). 60(3): 1369-1389.
- Torres-Flores, J. W. y López-Wilchis, R. 2010. Condiciones Microclimáticas, Hábitos de Percha y Especies Asociadas a los Refugios de *Natalus stramineus* en México. Acta Zoológica Mexicana. 26(1): 191-213.
- Torres-Flores, J. W. 2005. Estructura de una Comunidad Tropical de Murciélagos Presente en la Cueva "El Salitre", Colima, México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, D. F.

- Trajano, E. y Gimenez E. A. 1988. Bat Community in a Cave from Eastern Brazil, Including a New Record of *Lionycteris* (Phyllostomidae, Glossophaginae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 33: 69-75.
- Tuttle, M. D. y Moreno A. 2005. Murciélagos Cavernícolas del Norte de México su Importancia y Problemas de Conservación. *Bat Conservation International*. Austin, Texas. 512: 327-9721.
- Tuttle, M. D. y Stevenson D. 1982. Growth and Survival of Bats. p. 105-150, In: *Ecology of Bats* (Kunz TH, ed.). Plenum Publishing Corporation, New York. p. 425.
- Tuttle, M. D. y Stevenson D. E. 1981. Variation in the Cave Environment and its Biological Implications. In: Stitt R. (ed.). *Cave Gating: a Handbook*. National Speleological Society, Albuquerque, Nuevo Mexico, EEUU. p. 46-59.
- Tuttle, M. D. y Stevenson D. E. 1978. Variation in the Cave Environment and its Biological Implications. In: Zuber, R., Chester J., Gilbert S., and Rhodes D., editors. *National Cave Management Symposium. Proceedings*. Speleobooks, Albuquerque, New Mexico, USA. p.108-120.
- Twente Jr., W. J. 1995. Some Aspects of Habitat Selection and Other Behavior of Cavern Dwelling Bats. Department of Zoology, University of Michigan. Ann Arbor, Michigan.
- Vargas-Contreras, J. A. 1998. Factores Microclimáticos y Selección del Refugio Diurno por Murciélagos Cavernícolas en Gómez Farías, México. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología Animal) de la Facultad de Ciencias. UNAM. pp. 110.
- Vehrencamp, S. L., Stiles F. G. y Bradbury J. W. 1977. Observations on the Foraging and Avian Prey of the Neotropical Carnivorous Bat *Vampyrum spectrum*. *Journal of Mammalogy*. 58: 469-478.
- Villa, R. B. 1967. Los Murciélagos de México: Su Importancia en la Economía y la Salubridad. Su Clasificación Sistemática. *Inst. Biol. UNAM*. XVI. p. 491.
- Whitaker, J. O. y Findley, J. S. 1980. Foods and eaten by some bats from Costa Rica and Panama. *J. Mamm.* 61: 540-543.

- Willig, M. R. y Gannon M. R. 1996. Mammals. The Food Web of a Tropical Rainforest (Reagan, D. P. y Waide R. B., eds.). University of Chicago Press, Chicago. p. 399-431.
- Willig, M. R., Camilo G. R. y Noble S. J. 1993. Dietary Overlap in Frugivorous and Insectivorous Bats from Edaphic Cerrado Habitat of Brazil. *Journal of Mammalogy*. 74: 117-128.
- Wilson, D. E. 1979. Reproductive Patterns. p. 317-378. In: *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae*, part III (Baker R. J., Jones Jr. J. K. y Carter D. C., eds.). Special Publications, The Museum Texas Tech University, Lubbock. p. 16:1-44.
- Wilson, D. E. 1973. Reproduction in Neotropical Bats. *Period. Biol.* 75: 215-217.
- Wilson, D. E. 1971. Ecology of *Myotis nigricans* (Mammalia: Chiroptera) on Barro Colorado Island, Panamá, Canal Zone. *Journal of Zoology*. 163:1-1.