



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACION PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL UNIDAD OAXACA**

**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y
APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES
LINEA PATRONES Y PROCESOS PARA LA BIODIVERSIDAD DEL NEOTRÓPICO**

**Dinámica de ocupación de refugios por murciélagos en
Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco, Oaxaca.**

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

Presenta:

Bióloga DULCE ITANDEHUI HERNÁNDEZ AGUILAR

Director de tesis:

DR. JOSÉ ANTONIO SANTOS MORENO

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México.

Diciembre 2017



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 12:00 horas del día 28 del mes de noviembre del 2017 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA para examinar la tesis titulada:
"Dinámica de ocupación de refugios por murciélagos en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco, Oaxaca"

Presentada por el alumno:

Hernández Aguilar
Apellido paterno Apellido materno
Nombre(s) Dulce Itandehui

Con registro:

A	1	6	0	1	3	2
---	---	---	---	---	---	---

aspirante de:

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

Director(a) de tesis

Dr. José Antonio Santos Moreno

Dr. Gabriel Ramos Fernández

Dr. Marcelo Ulises García Guerrero

Dr. Matthias Rös

Dr. John Newhall Williams

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de México, D.F. el día 5 del mes de diciembre del año 2017, el (la) que suscribe HERNÁNDEZ AGUILAR DULCE ITANDEHUI alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES, con número de registro A160132, adscrito(a) al **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca**, manifiesto(a) que es el (la) autor(a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del (de la, de los) **Dr. José Antonio Santos Moreno** y cede los derechos del trabajo titulado **“Dinámica de ocupación de refugios por murciélagos en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco, Oaxaca”**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del (de la) autor(a) y/o director(es) del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a las siguientes direcciones posgradoox@hotmail.com ó dulcehdzag@hotmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

HERNÁNDEZ AGUILAR DULCE ITANDEHUI
Nombre y firma del alumno(a)



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.

AGRADECIMIENTOS

Al instituto Politécnico Nacional y su unidad CIIDIR-Oaxaca por permitirme realizar mis estudios de posgrado. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico para la realización de este proyecto. Al apoyo financiero otorgado a través de los proyectos SIP-20161645 y SIP-20171154 dirigidos por el Dr. José Antonio Santos Moreno, además de otorgarme las becas de Estimulo Institucional de Formación de Investigadores (BEIFI).

Al Dr. José Antonio Santos Moreno por su amistad, por dirigir esta tesis y por haberme brindado todas las facilidades para lograr esta meta, gracias por los conocimientos, los consejos, las pláticas, las risas, pero sobre todo gracias por permitirme conocer a la maravillosa persona que es, con ese enorme corazón que nos alienta a ser mejores cada día. Gracias infinitas Dr.

A los miembros de mi Comité Tutorial y Revisor de Tesis por sus acertadas observaciones, sugerencias y comentarios para mejorar el escrito de la tesis: Dr. José Antonio Santos Moreno, Dr. John Newhall Williams, Dr. Matthias Rös, Dr. Marcelo Ulises García Guerrero y Dr. Gabriel Ramos Fernández.

A los municipios de Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco, a los señores Armando Ramírez de la finca cafetalera El Apanguito, a Don Carlos en la Finca San Francisco y a don Ruti por haberme brindado todas las facilidades para realizar el trabajo de campo.

A todos los compañeros que hicieron el gran esfuerzo por haberme acompañado a cada uno de los muestreos, es especial a Miguel y Marina que fueron mis compañeritos de caminata, cansancio y trabajo en más de dos ocasiones. Gracias también a Jesica, Elder, Romeo, Pacheco, Daniel, Anahí, Majo, Eber, Judith, Lisbeth y Everardo, a todos ustedes, espero haberles contagiado, aunque sea un poquito de mi pasión por los murciélagos y la Biología.

RESUMEN

Los refugios juegan un papel importante en la ecología y evolución de las poblaciones de los murciélagos, los cuales, les ofrecen protección y permiten que realicen sus principales actividades, por lo que estos organismos pasan más de la mitad de su vida en sus refugios. Entre la gran variedad de sitios que utilizan los murciélagos, las cuevas destacan como sitios clave ya que gracias a sus características físicas permiten albergar colonias de miles de individuos de diferentes especies, y las minas, al compartir las características de las cuevas, representan un refugio potencial y alternativo ante la pérdida de hábitat natural, motivo por el cual, poder entender la dinámica de su uso de ellos en el tiempo ayudaría a generar información para tomar las medidas necesarias que aseguren la permanencia de los refugios y con ello de los murciélagos. Con el objetivo de describir y analizar la dinámica de ocupación de tres refugios por murciélagos, en el presente trabajo se presentan los resultados de riqueza, abundancia, dominancia, diversidad, actividad reproductiva, gremios tróficos, dinámica de uso y estimación de tamaño poblacional en una mina y dos cuevas (El Apanguito y Cerro Huatulco) ubicadas en los municipios de Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco respectivamente, en el estado de Oaxaca, México. El trabajo de campo fue realizado con una trampa de arpa de julio 2016 a junio 2017 cubriendo una temporada de sequía y una de lluvia. Se capturaron, marcaron y liberaron 5,836 individuos correspondientes a 14 especies, 10 géneros y cinco familias. La mayor diversidad de orden cero se encuentra en la cueva Cerro Huatulco (12 especies) y la diversidad más alta de ordenes uno y dos se presenta en la mina. Las especies más abundantes fueron *Pteronotus davyi* (40.59%), *P. parnellii* (32.01%) y *Mormoops megalophylla* (14.48%). La mayor similitud en composición de especies se encontró entre la mina y la cueva Cerro Huatulco (0.50). El 84.42% fueron individuos inactivos (4927) y el 15.58% presentaron alguna evidencia de actividad reproductiva. El 50.00% de las especies y el 90.78% de los individuos que habitan estos sitios son insectívoras gregarias, que representan un importante controlador de las poblaciones de insectos y que, sin este control, podrían convertirse en plagas con importantes daños a la economía de la región. Se obtuvo un porcentaje de recaptura de 7.11% y la especie con mayor número de recapturas fue *P. parnellii* (29.94%). El 17.15% de las recapturas fueron movimientos

entre distintos refugios (59) en cuatro especies insectívoras teniendo a *P. davyi* como la especie con el mayor número de movimientos (57.62%). La probabilidad más alta de supervivencia y captura se presenta en la cueva El Apanguito para los mormópidos y natalidos. Las probabilidades de movimiento más altas se dan entre las cuevas de Cerro Huatulco y El Apanguito para los mormópidos, mientras que para *Natalus mexicanus* es de la mina hacia El Apanguito. El valor más alto de individuos estimados es para la cueva Cerro Huatulco con casi 55,000 individuos. Los resultados muestran que los tres refugios evaluados mantienen una alta diversidad tanto de especies como de abundancia de individuos, destacando la cueva Cerro Huatulco y la cueva El Apanguito debido a los procesos que en ellas ocurren favoreciendo la presencia de colonias de miles de individuos de murciélagos, razones por la cual, ambos sitios representan refugios de importancia para la conservación de los murciélagos del estado de Oaxaca.

Palabras clave: Murciélagos, diversidad, captura-recaptura, modelos multi-estado, tamaño poblacional.

ABSTRACT

The shelters play an important role in the ecology and evolution of bat populations, which offer protection and allow them to carry out their main activities, so that these organisms spend more than half of their lives in their shelters. Among the great variety of sites used by bats, the caves stand out as key sites because, thanks to their physical characteristics, they allow colonies of thousands of individuals of different species to inhabit, and the mines, by sharing the characteristics of the caves, represent a refuge potential and alternate before the loss of natural habitat, reason for which, being able to understand the dynamics of their use of them over time would help to generate information to take the necessary measures to ensure the permanence of the shelters and thus of the bats. With the objective of describing and analyzing the occupation dynamics of three shelters by bats, this paper presents the results of species richness, abundance, dominance, diversity, reproductive activity, trophic guilds, dynamics of use and estimation of population size in a mine and two caves (El Apanguito and Cerro Huatulco) located in the municipalities of Pluma Hidalgo and Santa María Huatulco respectively, in the state of Oaxaca, Mexico. The field work was done with a harp trap from July 2016 to June 2017 covering one dry and one rainy season. 5,836 individuals corresponding to 14 species, 10 genera and five families were trapped, tagged and released. In terms of true diversity, the greatest diversity of order zero was found in the Cerro Huatulco cave (12 species) and the highest diversity of orders one and two occurs in the mine. The most abundant species were *Pteronotus davyi* (40.59%), *P. parnellii* (32.01%) and *Mormoops megalophylla* (14.48%). The greatest similarity in species composition was found between the mine and the Cerro Huatulco cave (0.50). 84.42% were inactive individuals (4927) and 15.58% had some evidence of reproductive activity. 50.00% of the species and 90.78% of the individuals that inhabit these sites are gregarious insectivores, which represent an important controller of the populations of insects and that, without this control, could become pests with important damages to the economy of the region. A recapture percentage of 7.1% was obtained and the species with the highest number of recaptures was *P. parnellii* (29.94%). The 17.15% of the recaptures were movements between different refuges (59) in four insectivorous species having *P. davyi* as the species with the highest number of movements (57.62%). The highest probability of survival and capture was presented in the El Apanguito cave

for mormópids. The highest movement probabilities occur between the Huatulco and El Apanguito caves for mormópids and natalids, while for *Natalus mexicanus* was from the mine towards El Apanguito. The highest value of estimated individuals was for Cerro Huatulco cave, with almost 55,000 individuals. The results show that the three refuges evaluated maintain a high diversity of species and abundance of individuals, distinguir the Cerro Huatulco cave and the El Apanguito cave due to the processes that occur in them favoring the presence of colonies of thousands of bat individuals, reasons why both sites represent important refuges for the conservation of bats in the state of Oaxaca.

Key words: Bats, diversity, capture-recapture, multistate models, population size.

Página

Índice de figuras.....	xii
Índice de cuadros	xiv
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
3. OBJETIVOS	12
3.1. Objetivo general	12
3.2. Objetivos específicos	12
4. ÁREA DE ESTUDIO	13
4.1. Selección de los sitios de muestreo.....	13
4.2. Pluma Hidalgo.....	16
4.2.1. Refugios de Pluma Hidalgo.....	16
4.3. Santa María Huatulco.....	16
4.3.1. Refugios de Santa María Huatulco.....	17
4.3.1.1. Cueva El Apanguito	17
4.3.1.2. Cueva Cerro Huatulco	17
4.4. La selva mediana subperennifolia	18
5. MÉTODOS	20
5.1. Trabajo de campo	20
5.1.1. Captura de ejemplares	20
5.1.2. Toma de datos.....	20
5.1.3. Marcaje y liberación	21
5.2. Análisis de datos	22
5.2.1. Estructura de comunidades.....	22
5.2.1.1. Riqueza de especies	22
5.2.1.1.1. Esfuerzo de muestreo	22
5.2.1.1.2. Curvas y modelos de acumulación de especies	23
5.2.1.2. Abundancia relativa.....	24
5.2.1.3. Diversidad alfa.....	24
5.2.1.3.1 Inequidad	25
5.2.1.4. Diversidad beta	25
5.2.1.5. Actividad reproductiva	26

5.2.1.6. Gremios tróficos	26
5.2.2. Dinámica de ocupación de refugios: probabilidad de supervivencia, recaptura y movimiento.	27
5.2.3. Estimación de tamaño poblacional.	28
5.2.3.1. Especies que realizaron movimientos.	28
5.2.3.2. Estimación de tamaño poblacional por refugio.	28
6. RESULTADOS	29
6.1. Estructura de comunidades	29
6.1.1. Riqueza de especies	29
6.1.1.1. Esfuerzo de muestreo	29
6.1.1.2. Composición de especies.....	30
6.1.1.3. Curvas y modelos de acumulación	30
6.1.2. Abundancia.....	33
6.1.3. Diversidad alfa.....	35
6.1.3.1 Inequidad	35
6.1.4. Diversidad beta.....	35
6.1.5. Actividad reproductiva	38
6.1.5.1. Uso y actividad reproductiva en la mina	38
6.1.5.2. Actividad reproductiva en la cueva El Apanguito.....	41
6.1.5.3. Actividad reproductiva en la cueva Cerro Huatulco.	43
6.1.6. Gremios tróficos	45
6.2. Captura y recaptura.	48
6.3. Dinámica de ocupación de refugios.	51
6.3.1. Probabilidad de supervivencia, recaptura y movimiento.....	51
6.3.1.1. <i>Pteronotus davyi</i>	52
6.3.1.2. <i>Pteronotus parnellii</i>	53
6.3.1.3. <i>Mormoops megalophylla</i>	55
6.3.1.4. <i>Natalus mexicanus</i>	56
6.3.2. Estimación de tamaño poblacional.	57
7. DISCUSIÓN	59
7.1. Esfuerzo de muestreo y número de especies	59
7.2. Diversidad alfa	60
7.3. Diversidad beta.....	66

7.4. Actividad reproductiva.....	70
7.5. Gremios tróficos.....	73
7.6. Recaptura.....	74
7.7. Dinámica de ocupación de refugios.....	75
7.8. Estimación de tamaño poblacional.....	78
8. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	80
9. LITERATURA CITADA	82
10. ANEXOS	99

Índice de figuras

Figura 1. Esquema general de los modelos multi-estado (MSMR).....	10
Figura 2. Identificación de refugios potenciales en cuatro localidades de la costa de Oaxaca.	14
Figura 3. Ubicación geográfica de los municipios de Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco, Oaxaca.....	15
Figura 4. Detalles de la mina en la finca San Francisco, Pluma Hidalgo	18
Figura 5. Detalles de la cueva El Apanguito en Santa María Huatulco.....	19
Figura 6. Detalles de la cueva Cerro Huatulco en Santa María Huatulco.	19
Figura 7. Fase de campo.	22
Figura 8. Curvas de acumulación de especies de acuerdo con el estimador no paramétrico Jackknife de primer orden en la mina.....	32
Figura 9. Curvas de acumulación de especies de acuerdo con el estimador no paramétrico Jackknife de primer orden en la cueva El Apanguito.	32
Figura 10. Curvas de acumulación de especies de acuerdo con el estimador no paramétrico Jackknife de primer orden en la cueva Cerro Huatulco.....	33
Figura 11. Curvas de rango-abundancia de las especies de murciélagos presentes en tres refugios en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco.	34
Figura 12. Perfiles de diversidad alfa para tres refugios en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco.....	36
Figura 13. Dendrograma con método UPGMA a través del índice de similitud de Jaccard (IJ) para las especies presentes en los tres refugios del presente estudio.	37
Figura 14. Dendrograma con método UPGMA a través del índice de Morisita-Horn para las especies presentes en los tres refugios del presente estudio.....	37
Figura 15. Actividad reproductiva de las especies presentes en la mina a lo largo del periodo de muestreo.....	39
Figura 16. Actividad reproductiva de las especies presentes en la cueva El Apanguito a lo largo del periodo de muestreo.....	42
Figura 17. Actividad reproductiva de las especies presentes en la cueva Cerro Huatulco a lo largo del periodo de muestreo	44

Figura 18. Porcentaje de cada uno de los gremios tróficos presentes en los tres refugios.	46
Figura 19. Abundancias mensuales de los gremios tróficos presentes en los tres refugios.	46
Figura 20. Número de individuos recapturados de nueve especies de murciélagos a lo largo del periodo de muestreo.....	50
Figura 21. Número de movimientos realizados por cuatro especies de murciélagos a lo largo del periodo de muestreo.....	51

Índice de cuadros

Cuadro 1. Refugios potenciales para murciélagos ubicados en cuatro municipios de la costa de Oaxaca.	14
Cuadro 2. Esfuerzo de muestreo para los tres refugios muestreados en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco	29
Cuadro 3. Listado taxonómico y abundancias de cada una de las especies presentes en los tres refugios de Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco	31
Cuadro 4. Valores de diversidad de orden cero, uno y dos, e índice de inequidad en tres refugios de Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco	36
Cuadro 5. Actividad reproductiva de machos y hembras presentes en la mina durante la temporada de lluvia y sequía	40
Cuadro 6. Presencia de las especies de murciélagos y uso de los tres refugios. TM: Túnel de mina.....	40
Cuadro 7. Actividad reproductiva de machos y hembras presentes en la cueva El Apanguito durante la temporada de lluvia y sequía.....	42
Cuadro 8. Actividad reproductiva de machos y hembras presentes en la cueva Cerro Huatulco durante la temporada de lluvia y sequía.....	44
Cuadro 9. Porcentaje de biomasa representada en cada gremio trófico de las especies registradas en tres refugios en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco.	47
Cuadro 10. Matriz de gremios tróficos y masa corporal de las especies registradas en este estudio.....	47
Cuadro 11. Numero de capturas y recapturas de las especies que no realizaron movimientos entre refugios.	50
Cuadro 12. Estimación de los parámetros de supervivencia (S), probabilidad de captura (p) y probabilidad de movimiento entre refugios (Ψ) del mejor modelo (SA(.)SB(.)SC(.)pA(t)pB(.)pC(.) Ψ A-B(t) Ψ A-C(.) Ψ B-A(.) Ψ B-C(.) Ψ CA(.) Ψ C-B(.)) para <i>Pteronotus davyi</i>	53
Cuadro 13. Estimación de los parámetros de supervivencia (S), probabilidad de captura (p) y probabilidad de movimiento entre refugios (Ψ) del mejor modelo	

	(SA(t)SB(t)SC(t)pA(.)pB(.)pC.)ΨA-B(.)ΨA-C(.)ΨB-A(.)ΨB-C(.)ΨCA(.) ΨC-B(.)) para <i>Pteronotus parnellii</i>	54
Cuadro 14.	Estimación de los parámetros de supervivencia (S), probabilidad de captura (p) y probabilidad de movimiento (Ψ) entre refugios del mejor modelo (SA(.)SB(.)pA(t)pB(.)ΨA-B(.)ΨB-A(.)) para <i>Mormoops megalophylla</i>	55
Cuadro 15.	Estimación de los parámetros de supervivencia (S), probabilidad de captura (p) y probabilidad de movimiento (Ψ) entre refugios del mejor modelo (SA(.)SB(.)SC(.)pA(t)pB(.)pC.)ΨA-B(.)ΨA-C(.)ΨB-A(t)ΨB-C(.)ΨCA(t)ΨC-B(t)) para <i>Natalus mexicanus</i>	57
Cuadro 16.	Estimación de tamaño poblacional de las especies de murciélagos que realizaron movimientos entre refugios.	58

1. INTRODUCCIÓN

Los murciélagos constituyen uno de los grupos más importantes e indispensables en los ecosistemas tropicales (Arita, 1993; Sánchez-Cordero, 2001). Debido a la amplia variedad de gremios tróficos en que participan, desempeñan funciones específicas en los ecosistemas y funcionan como dispersores de semillas, lo que ayuda en la restauración de zonas perturbadas, sucesión secundaria y restablecimiento de bosques primarios; las especies insectívoras son de vital importancia al ser agentes naturales que regulan las poblaciones de insectos y las especies nectarívoras participan en la polinización de las especies vegetales (Meyer *et al.*, 2008; Patterson *et al.*, 2003; Cox *et al.*, 1992; Petit, 1997; Mickleburgh *et al.*, 2002).

Un aspecto importante en la ecología y evolución de las poblaciones de murciélagos son los refugios ya que estos organismos pasan más de la mitad de su vida en ellos (Kunz, 1982; De Paz *et al.*, 1990), además de que brindan protección contra condiciones ambientales adversas y depredadores, facilitan la transferencia de información sobre los sitios de forrajeo, pueden aumentar las probabilidades de apareamiento y con ello favorecen el cuidado maternal (Kunz, 1982; Hill y Smith, 1984; Altringham, 1996; Glover y Altringham, 2008). Los murciélagos utilizan una gran variedad de refugios naturales como cuevas, grietas de rocas, tallos, raíces, oquedades de trocos y follaje de árboles con las que forman tiendas (Aguirre *et al.*, 2003; Kunz y Lumsden, 2003), o estructuras artificiales como minas abandonadas, debajo de los puentes, en el interior de tejas y alcantarillas, casas abandonadas o construcciones antiguas (Kunz, 1982; Nowak, 1999; O'Donnell y Sedgeley, 1999; Ávila-Flores y Medellín, 2004; Rhodes, 2007).

De los refugios antes mencionados, las cuevas son de las más importantes para los murciélagos ya que gracias a sus características (escasa luminosidad, humedad y temperaturas relativamente constantes, flujo de aire relativamente estable, compleja variación estructural, amplitud de micrositos y abundancia de perchas) ofrecen ventajas a los murciélagos, sobre todo en la etapa reproductiva por lo que pueden llegar a albergar una diversidad de especies de murciélagos que llegan a formar colonias de miles de



individuos (Arita, 1993; Watson *et al.*, 1997; Trajano y Giménez, 1998; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010). La importancia de las cuevas se pone de relieve cuando alrededor del 50% (65) de las especies que se distribuyen en México utiliza cuevas como refugio principal o alternativo (Arita, 1993; Medellín *et al.*, 2007). Las minas inactivas, al compartir las características de las cuevas pueden llegar a ser ocupadas y ante la pérdida de hábitat natural representan un refugio potencial y alternativo para muchas especies de murciélagos (Altenbach, 1998; López-González y Torres-Morales, 2004; López-González, 2005). Sin embargo, poco se ha estudiado la manera en cómo los murciélagos utilizan las minas y no se cuenta con inventarios de las especies que las ocupan ni se han documentado de manera sistemática las características que estos organismos prefieren (Name, 2004).

La composición del conjunto de especies de murciélagos en cada refugio no es fija y aspectos como el tamaño de las colonias, la composición de especies, la proporción de sexos, la condición reproductiva, la estructura de edades y los sitios de percha pueden variar con el tiempo (Lewis, 1995; Trajano, 1996; Rodríguez-Durán, 1998; Raghuram *et al.*, 2006; Glover y Altringham, 2008; Burns y Broders, 2010; Humphrey y Oli, 2015). Por lo tanto, hay organismos que permanecerán en un único refugio por un largo tiempo (alta fidelidad) y, otros más que realizarán movimientos entre distintos sitios (baja fidelidad) (Lewis, 1995; Kunz y Lumsden, 2003). Aunque el movimiento entre refugios alternos parece ser común en varias especies de murciélagos este comportamiento ha sido realmente poco estudiado y en México no se cuenta con estudios de este tipo a pesar de la importancia que representa el tema para abordar cuestiones ecológicas y de conservación.

México al ser uno de los países con mayor biodiversidad de murciélagos (136 especies) (Ceballos y Arroyo-Cabrales, 2012) y Oaxaca, uno de sus estados con la mayor riqueza de especies de mamíferos (Galindo-Leal, 2004; Ceballos y Oliva, 2005), entre ellos los murciélagos (93 especies) (Santos-Moreno, 2014), representan el escenario ideal para poder evaluar el comportamiento antes mencionado, por lo que en el presente estudio se presentan los resultados de riqueza, abundancia, diversidad, dominancia, actividad reproductiva, gremios tróficos, dinámica de uso de refugios y estimación de tamaño



poblacional en una mina ubicada en Pluma Hidalgo y dos cuevas (El Apanguito y Cerro Huatulco) localizadas en el municipio de Santa María Huatulco, con el fin de presentar una descripción detallada con datos que pueda servir como pauta o punto de referencia contra lo cual se podría comparar o contrastar estudios futuros en otros lugares y que ayudaría a un mejor entendimiento del uso y la importancia de refugios para los murciélagos en México y globalmente.



2. ANTECEDENTES

De los órdenes que conforman a los mamíferos y debido a la amplia variedad trófica que presentan, los murciélagos son un buen grupo parámetro para poder estudiar los cambios que suceden en el hábitat sobre las comunidades animales. En este sentido, el concepto de comunidad ha tenido diversas concepciones desde tiempo atrás, pero la idea general se basa en un conjunto de poblaciones de diversas especies que comparten un espacio en un tiempo en particular (Pielou, 1975; Ricklefs, 1988; Morin, 1999; Ricklefs y Miller, 2000; Campbell y Reece, 2007). De acuerdo con Krebs (1989), los atributos que describen la estructura de comunidades son la riqueza de especies, la abundancia relativa, dominancia, diversidad y estructura trófica.

La riqueza de especies es el número de especies que conforman una comunidad en un tiempo y espacio determinado. La abundancia relativa se refiere a la abundancia de una especie con respecto a las demás o como la proporción relativa de las diferentes especies que conforman la comunidad. Poder medir este atributo permite identificar a aquellas especies que presentan una representatividad baja y que podrían ser las más sensibles a alguna perturbación (Marrugan, 1988). La dominancia es una medida del grado en que la especie con mayor abundancia controla una parte importante del flujo de energía de la comunidad. La diversidad, basada en la riqueza y abundancias relativas, puede ser estudiada en tres niveles principalmente: la diversidad alfa, beta y gama. La diversidad alfa es la riqueza de especies de una comunidad particular a la que se considera homogénea, la diversidad beta es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje, y la diversidad gamma es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje. Los gremios tróficos son conjuntos de especies que comparten un recurso y lo utilizan de manera semejante (McNab, 1971, Kalko, 1998).

En el estado de Oaxaca se han realizado avances importantes enfocados en algunos aspectos de la estructura de comunidades, en su mayoría de abundancia y diversidad (Sánchez-Cordero, 2001; Briones-Salas *et al.*, 2004; Lira-Torres *et al.*, 2008; López *et al.*,



2009; Barragán *et al.*, 2010; Santos-Moreno *et al.*, 2010; Buenrostro-Silva *et al.*, 2013; Calderón-Patrón *et al.*, 2013; Kraker-Castañeda *et al.*, 2013; García-García y Santos-Moreno, 2014a, 2014b). A pesar de la gran riqueza de fauna presente en Oaxaca y de los avances, aún existen amplias zonas que se deben estudiar para poder tener una distribución completa de las especies de murciélagos del estado (García-García *et al.*, 2006). Para los municipios de Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco, la zona de estudio, se han realizado solamente dos estudios que incluyen a los murciélagos (García-Grajales y Buenrostro-Silva, 2012). El primero referente a un inventario de mamíferos de la bahía y microcuenca del río Cacaluta, municipio de Santa María Huatulco (Lira-Torres *et al.*, 2008), donde se registran 24 especies de murciélagos. El segundo estudio corresponde a un inventario de mamíferos en sistemas cafetaleros de sombra asociados a la cuenca del río Copalita, en donde Palacios-Romo *et al.* (2012) reportan 45 especies de mamíferos para el municipio de Pluma Hidalgo y 21 para Santa María Huatulco. En ambos estudios se resalta la alta riqueza del orden Chiroptera para la zona y en especial para la familia Phyllostomidae.

Otro aspecto importante en la ecología de comunidades son los refugios, y los murciélagos llegan a utilizar sitios naturales o estructuras artificiales donde pueden vivir solitariamente, agruparse en grupos pequeños o formar grandes colonias de miles de individuos (Kunz, 1982; Nowak, 1999; O'Donnell y Sedgely, 1999; Ávila-Flores y Medellín, 2004; Rhodes, 2007). Además, se ha documentado que estos sitios son refugio de muchas otras especies de vertebrados e invertebrados, incluso se conocen algunos casos en donde la presencia de otros organismos es originada por la presencia de los murciélagos (Howarth, 1980; Kunz, 1982; Jones *et al.*, 1997).

Los murciélagos pueden hacer uso de un refugio para realizar diversas actividades como la hibernación, el apareamiento, cuidados de las crías, interacciones sociales y en algunos casos para alimentarse (Aguirre *et al.*, 2003; Patterson *et al.*, 2007). El uso puede estar influenciado por factores intrínsecos como necesidades metabólicas, preferencia por sitios descubiertos o cerrados, economía energética con relación al tamaño corporal, organización social, selección sexual y por factores extrínsecos tales como la forma del



refugio, el riesgo de depredación, la distribución, abundancia de recursos alimenticios y condiciones físicas del ambiente (Kunz, 1982; Brigham *et al.*, 1997; Kerth, 2008).

La selección de refugios depende de muchos factores, como la abundancia y la disponibilidad de sitios, temperatura, humedad, flujo de aire, intensidad de luz, seguridad ante depredadores y proximidad a áreas de forrajeo (Morrison, 1980; Kunz, 1982; O'Donnell y Sedgeley, 1999). Se ha sugerido que la temperatura, la humedad y el flujo del aire, podrían ser los factores físicos más importantes que influyen en la selección del refugio (Briggler y Prather, 2003; Ávila-Flores y Medellín, 2004; Glover y Altringham, 2008). Glover y Altringham (2008) encontraron una correlación positiva entre la abundancia y la distancia a la entrada de una cueva hacia un punto de la cámara y una correlación negativa con la cantidad de agua que se encontraba en el pasaje de la cueva. En hembras de *Myotis thysanodes*, factores como la temperatura, humedad del aire, bajo riesgo de depredación y escasa perturbación humana parecen determinar el uso en una caverna para parir y criar (Geluso y Best, 2017).

En el interior de las cuevas se encuentra una amplia variedad de formas y estructuras (estalactitas, cavidades, pasajes, fisuras, etc.) y variación en el número y tamaño de las entradas, lo que origina que haya diferencias microclimáticas más estables y que le permite a los murciélagos seleccionar el microclima más favorable sin tener que desplazarse entre sitios y que puede promover la coexistencia de varias especies en un momento o estación determinada (Tuttle y Stevenson, 1982; Hill y Smith, 1984; Glover y Altringham, 2008).

El grado de fidelidad hacia un refugio se verá reflejado en la permanencia de las especies o en los movimientos que estos realicen hacia otros lugares. Se sabe que la fidelidad puede presentar cambios estacionales y puede verse afectada principalmente por cuatro factores: la condición reproductiva, el sexo, la edad y la organización social (Kunz y Lumsden 2003). En los estudios realizados por Storz *et al.* (2000) y Reckardt y Kerth (2006) se observó que son los machos los que muestran una mayor fidelidad hacia el refugio. El movimiento entre un sitio y otro representan para los individuos el aumento de tiempo y



la energía requerida para localizar los lugares potenciales, la exposición a los depredadores durante la búsqueda, el costo adicional de llevar a jóvenes dependientes de las hembras lactantes, la exposición a agentes patógenos o parásitos y también puede aumentar los costos para encontrarse y comunicarse con otros miembros del grupo (Alcock, 1989; Kelly *et al.*, 2010; Lewis, 1995; Williams *et al.*, 2002).

Por el otro lado, el cambio de un refugio a otro puede ayudar a reducir las cargas de parásitos en los individuos, también previene la detección de sitios de reposo como fuentes confiables de presas para los depredadores y a estar familiarizados con los sitios alternos en caso de que el refugio principal llegue a ser destruido por alguna catástrofe natural o por algún tipo de perturbación (Lewis, 1995; Winkelmann *et al.*, 2000; Reckardt y Kerth, 2006). Además, disminuye el gasto energético para el cambio de un sitio de alimentación a otro (Fleming 1988; Kunz, 1982; Wilkinson, 1985). Estos movimientos llegan a ser importantes para las poblaciones en riesgo (Keller y Waller, 2002; Pryde *et al.*, 2005; Willi *et al.*, 2006), ya que estarían ayudando a mantener la conectividad genética y social de las poblaciones (Brown y Kodric-Brown, 1977; Trakhtenbrot *et al.*, 2005).

Entre los factores ecológicos que influyen en el cambio de refugios se encuentran la abundancia relativa y la permanencia de los refugios, cambios en las condiciones físicas o ambientales dentro de dichos sitios, la proximidad y estabilidad de los recursos alimenticios (abundancia de frutos, flores, insectos, etc.), la respuesta a la presión de los depredadores y la perturbación humana (Kunz, 1982; Lewis, 1995; Trajano, 1996; Raghuram *et al.*, 2006; Glover y Altringham, 2008; Burns y Broders, 2010; Humphrey y Oli, 2015). Los murciélagos que tienden a refugiarse en sitios que son abundantes en el espacio pero menos permanentes, tales como el follaje o las cavidades de los árboles, son más propensos a cambiar de refugio con mayor frecuencia que las especies que utilizan recursos escasos y permanentes debido a la longevidad del refugio, como cuevas o grietas, por lo que los murciélagos pueden permanecer fieles a sus refugios durante largos periodos de tiempo (McCracken y Bradbury, 1981; Lewis, 1995; Vonhof y Barclay, 1996; Chaverri y Kunz, 2006).



Son escasos los estudios en que se aborde el tema de movimientos y donde los sitios de refugios sean cuevas o minas, incluso no existen hasta el momento estudios de murciélagos en cavernas para la zona de estudio. Aunado a esto, no se cuenta con iniciativas de conservación para la gran mayoría de las especies a través de las cuales se garantice la protección de los refugios que los murciélagos requieren ya que los sitios de refugio siguen recibiendo perturbaciones que provocan la fragmentación del hábitat, eventos naturales como huracanes y tormentas, presiones humanas de diversas índoles como visitas no reguladas, realización de rituales, extracción de guano y modificaciones ambientales injustificadas (Arita, 1993; Racey y Entwistle, 2003; Meyer y Kalko, 2008; Torres-Flores *et al.*, 2012; Vargas-Contreras, 2012).

Los avances el tema de movimientos en murciélagos comienzan con Humphrey (1975) donde se planteó la hipótesis de que los murciélagos que tienden a formar colonias grandes tienen elevadas adaptaciones asociadas con el uso de refugios maternales permanentes, como cuevas y construcciones, lo que resulta en altas tasas de supervivencia, bajas tasas de natalidad y bajas tasas de dispersión de hembras adultas establecidas. A principios de la década de 1980, Kunz (1982) realiza una revisión y confirma que muchas de las especies de murciélagos que se suele encontrar de forma agregada tienen una fuerte fidelidad hacia su sitio de refugio y que este se presenta en mayor grado en las hembras durante el período de maternidad de verano. Para la década de 1990, Lewis (1995) realiza otra revisión, pero restringida a estudios de radio telemetría y concluyó que la fidelidad al sitio estaba directamente relacionada con la permanencia del refugio e inversamente con la disponibilidad de refugios en los alrededores. Los resultados de algunas especies, principalmente insectívoros, en las que se evaluó la fidelidad, el porcentaje de recaptura ha sido del 14% (Norquay *et al.*, 2013) a 29% (Papadatou *et al.*, 2009) y de estos, entre el 0.83% (Glover y Altringham, 2008) y 61% han sido movimientos (Papadatou *et al.*, 2009). La distancia mínima de movimiento registrada es de un kilómetro en *Myotis capaccinii* (Papadatou *et al.*, 2009) y la máxima de 647 kilómetros en *M. lucifugus* (Norquay *et al.*, 2013). Además, algunos autores sugieren que la mayoría de los movimientos suceden en la época de verano e hibernación (Papadatou *et al.*, 2009; Norquay *et al.*, 2013; Humphrey y Oli, 2015).



Se sabe poco sobre los movimientos que ciertas especies realizan entre distintos refugios y los escasos estudios que se han realizado han sido en especies insectívoras en su mayoría. En México, los esfuerzos realizados en temas relacionados con las cuevas son mínimos y en ninguno de ellos se han abordado los movimientos entre distintos refugios. Se puede mencionar solamente el estudio realizado por Torres-Flores *et al.* (2012) en la cueva El Salitre en el estado de Colima, donde marcaron 374 individuos con el objetivo de determinar la permanencia y fidelidad en un refugio por parte de ocho especies. Se obtuvieron recapturas menores al 5% y concluyen que *M. megalophylla*, *Pteronotus personatus*, *P. davyi*, *P. parnellii* y *Glossophaga soricina* tienen fidelidad hacia la cueva; no así *Macrotus waterhousii*, *G. morenoi* y *Natalus mexicanus* y que la fidelidad puede estar afectada por factores como la disponibilidad de otros refugios en los alrededores.

Para poder entender la dinámica demográfica, en este caso los movimientos entre distintos refugios a través del tiempo, los métodos de captura-recaptura representan una herramienta clave para estimar el tamaño de la población, la probabilidad de captura, recaptura y supervivencia, reclutamiento y dispersión. Estos métodos consisten en la captura, marcaje y liberación de individuos de una población en una primera ocasión y que posteriormente son remuestreados, y en esta nueva muestra al menos una fracción vuelva a ser recapturada (Nichols y Pollock, 1993; Pradel, 2005).

Los desarrollos recientes en la metodología de captura-recaptura y un creciente énfasis en los aspectos espaciales de la dinámica de la población y la variación entre individuos dan un papel central a los modelos de captura-recaptura multi-estado (MSMR) (Lebreton y Pradel, 2002). Los MSMR aparecieron por primera vez en la década de 1970 con Arnason (1972,1973) y fueron desarrollados para tratar explícitamente la variación en aspectos biológicos, tales como la dispersión, donde los estados pueden ser definidos como sitios de ubicación (Hestbeck *et al.*, 1991), fisiología, estado reproductivo (Nichols *et al.*, 1994), comportamiento, recapturas vivas y las recuperaciones de individuos muertos (Lebreton *et al.*, 1999), etc. Estos modelos están basados en el modelo Cormack-Jolly-Seber que estiman la supervivencia (ϕ o S), la probabilidad de recaptura (p) y probabilidad de movimiento (ψ) (Figura 1), motivo por el cual fueron elegidos para analizar los datos



obtenidos en este estudio y que permiten cumplir el objetivo general de este trabajo. Los MSMR consisten en que los individuos son muestreados en ocasiones discretas en las cuales pueden ser capturados o no, y pueden morir o moverse dentro de un conjunto finito de estados entre ocasiones (periodos de captura-recaptura). Por lo tanto, un individuo puede moverse entre estados con probabilidad $\psi_{k,j}$ (movimiento de estado k a j) y donde cada estado presenta diferente probabilidad de recaptura (p) (Lebreton *et al.*, 1999).

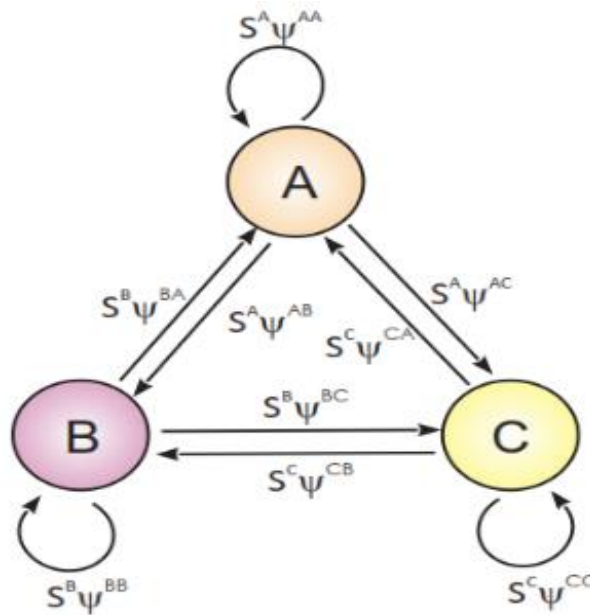


Figura 1. Esquema general de los modelos multi-estado (MSMR). A, B, C: Estados o sitios de ubicación de los individuos. S: Probabilidad de Supervivencia. Ψ : Probabilidad de movimiento. Fuente: White y Burnham (1999).

Los supuestos para estos modelos son:

- a) Las marcas no se pierden y todas las marcas y estados están bien identificados;
- b) El proceso de marcaje no afecta las probabilidades de captura, supervivencia o movimiento de los individuos.
- c) Cada individuo presente en el estado k en la población en un momento t está sujeto a la misma probabilidad de captura p_{kt} , la misma probabilidad de supervivencia $\varphi_{k,t}$ y la misma probabilidad de movimiento $\psi_{k,j,t}$.
- d) El destino de cada individuo es independiente del destino de otros.



Para los modelos multi-estado, en lugar de “1” para indicar un encuentro, se utilizan variables (letras o números) que reflejan el estado particular en el que se encontró el individuo, y se usa '0' para indicar que no fue encontrado en ninguno de los estados en una ocasión particular. Por ejemplo, la historia de captura AABOCC indica que un individuo fue marcado en el sitio A en la ocasión uno, recapturado en el mismo sitio en la ocasión dos, visto en el sitio B en la ocasión tres, no fue recapturado en ningún sitio en la ocasión cuatro y recapturado en el sitio C en las ocasiones cinco y seis.

Estos modelos han demostrado ser una herramienta útil para estimar los parámetros demográficos, aunque no se utilizan con mucha frecuencia. En el campo de la biología se han aplicado principalmente en especies de aves como *Branta canadensis* (Hestbeck *et al.*, 1991), *Sterna hirundo* (Nisbet y Cam, 2002), *Larus audouinii* (Cam, 2004), *Petrochelidon pyrrhonota* (Brown y Brown, 2009), *Phalacrocorax carbo sinensis* (McCrea y Morgan, 2010), *Tyrannus tyrannus* (Redmond y Murphy, 2011) y *Setophaga caerulescens* (Zipkin *et al.*, 2014). Se han aplicado también en el manatí *Trichechus manatus latirostris* (Kendall *et al.*, 2003), en anfibios como *Rana clamitans* (MacKenzie *et al.*, 2009) y *Ambystoma jeffersonianum* (DeLisle y Grayson, 2011), en la liebre europea *Lepus europaeus* (Devillard y Bray, 2009), con el oso grizzly *Ursus arctos horribilis* (Boullanger, 2013) y más recientemente con el ciervo de cola negra *Odocoileus hemionus columbianus* (Marescot *et al.*, 2015). Estos modelos no se han aplicado hasta el momento para especies de murciélagos.

Pradel (2009) señaló que en los años 2003-2006, solo poco más del 5% de los trabajos relacionados con captura-recaptura utilizan modelos multi-estado. Las dos razones principales son que no hay síntesis disponibles y que han sido considerados como modelos que requieren gran cantidad de datos (Seber y Schwarz, 2002), sin embargo, ahora están en una etapa de refinamiento y sofisticación donde pueden ser fácilmente utilizados en una amplia gama de temas importantes en ecología.



3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

- Describir y analizar la dinámica de ocupación de tres refugios por murciélagos en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco, Oaxaca.

3.2. Objetivos específicos

- Determinar la riqueza, abundancia y diversidad de las especies de murciélagos presentes en cada uno de los refugios y sus variaciones temporales en un ciclo anual.
- Describir los gremios tróficos de las especies de murciélagos y sus variaciones a lo largo de un ciclo anual para describir el uso en tres refugios.
- Estimar la supervivencia, probabilidad de captura, probabilidad de transición y tamaño poblacional entre tres refugios para conocer la dinámica de ocupación de algunas especies de murciélagos.



4. ÁREA DE ESTUDIO

4.1. Selección de los sitios de muestreo.

Se realizaron 50 entrevistas abiertas a pobladores de Pluma Hidalgo, San Mateo Piñas, Santa María Huatulco y San Pedro Cafetitlán (San Pedro Pochutla) para identificar los refugios con presencia de murciélagos como cuevas, minas o casas abandonadas. Una vez identificados se visitaron y georreferenciaron cada uno de ellos para corroborar la presencia de poblaciones de murciélagos que estuvieran utilizando el refugio en ese momento o mediante el avistamiento de la acumulación de guano fresco, como evidencia de que el refugio estaba siendo o había sido habitado recientemente. Para cada refugio se realizó una inspección rápida y un conteo visual para determinar si la población era aproximadamente igual o mayor a 100 individuos.

Se identificaron 13 refugios potenciales para los sitios de estudio (Figura 2 y Cuadro 1). El 69.23% de ellos fueron ubicados en el municipio de Pluma Hidalgo, el 15.38% en Santa María Huatulco y el resto en San Pedro Cafetitlán y San Mateo Piñas con un refugio potencial cada uno (Cuadro 1). Del total de los refugios el 46.15% fueron casas abandonadas ubicadas en el primer municipio mencionado, el 30.76% a cuevas (dos en Pluma Hidalgo, una en San Mateo Piñas y una en Santa María Huatulco), el 15.38% fueron grietas y el restante fue un túnel de una mina inactiva ubicada en Pluma Hidalgo (Cuadro 1). En el 92.30% de los sitios hubo presencia de murciélagos y solo en una casa abandonada el indicio fue la presencia de guano fresco, pero sin presencia de murciélagos.

Una vez que se tuvo el conjunto de sitios potenciales se hizo la elección de los refugios definitivos tomando en cuenta dos criterios:

1. Que la distancia entre los refugios no fuera mayor a 39 kilómetros, ya que los movimientos registrados en algunas especies han sido en sitios con distancias entre 1-39 kilómetros (Trajano, 1996; Glover y Altringham, 2008; Papadatou *et al.*, 2009; Norquay, 2013).





Figura 2. Identificación de refugios potenciales en cuatro localidades de la costa de Oaxaca.

Cuadro 1. Refugios potenciales para murciélagos ubicados en cuatro municipios de la costa de Oaxaca.

Municipio	Tipo de refugio	Cantidad	Presencia de murciélagos
Pluma Hidalgo	Grietas	2	Si
	Casa abandonada	5	Si
	Cueva	1	Si
	Túnel de mina	1	Si
Santa María Huatulco	Cueva	2	Si
San Mateo Piñas	Cueva	1	Si
San Pedro Pochutla	Casa abandonada	1	Si
Total		13	



2. Refugios en donde la población fuera mayor a 100 individuos, para aumentar la probabilidad de recapturas, que permitiera medir el intercambio de individuos entre los sitios.

El conjunto de refugios quedó conformado por una mina y dos cuevas que se encuentran ubicados en los municipios de Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco (Figura 3). La distancia entre los refugios va de dos hasta 11 kilómetros. La distancia más corta se encuentra entre la cueva El Apanguito y la cueva Cerro Huatulco, del túnel de la mina hacia la cueva El Apanguito hay 10 kilómetros y la cueva Cerro Huatulco y el túnel de la mina están separados por 11 kilómetros.

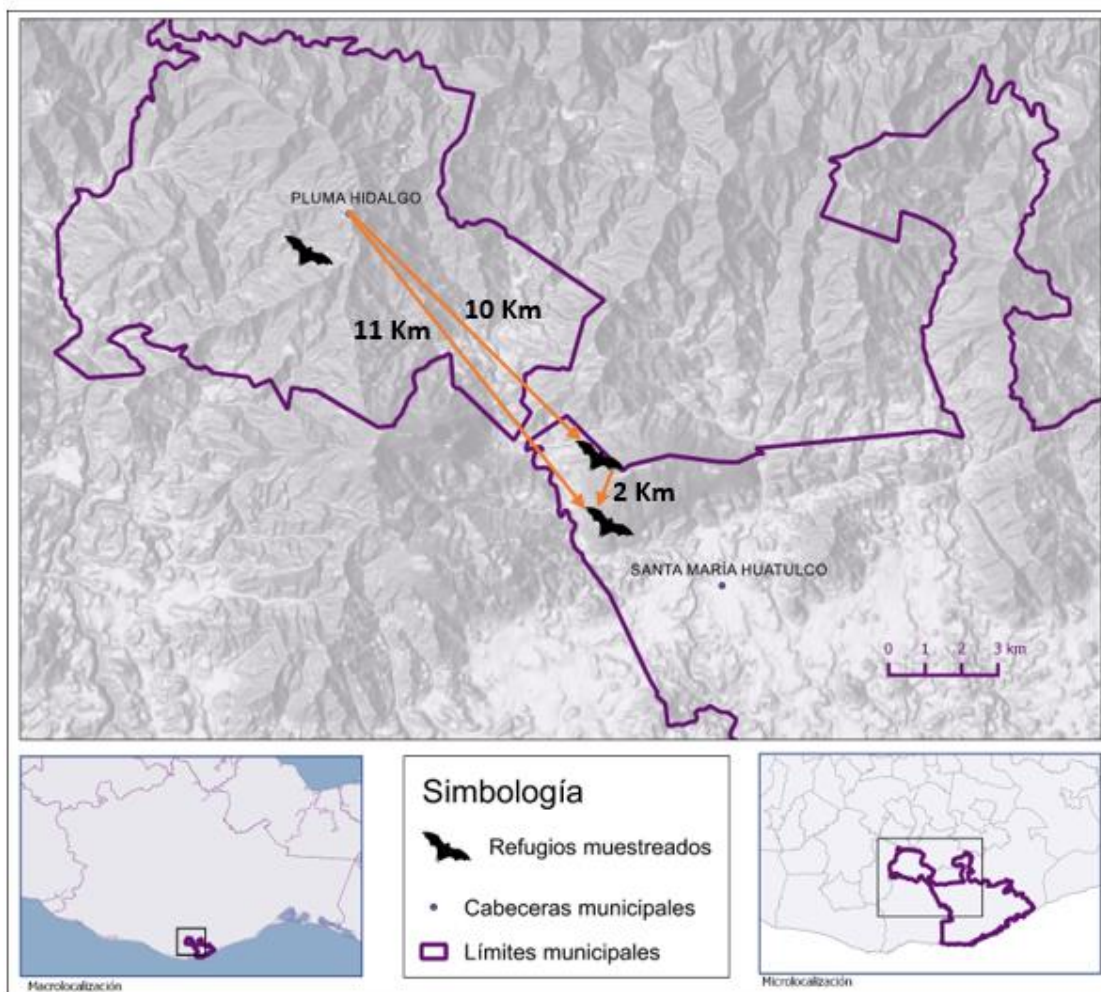


Figura 3. Ubicación geográfica de los municipios de Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco, Oaxaca.



4.2. Pluma Hidalgo

El municipio de Pluma Hidalgo se ubica en la región de la costa en las coordenadas 96°25' longitud oeste, 15°55' latitud norte, colinda con los municipios de San Pedro Pochutla, San Pedro el Alto, San Mateo Piñas y Candelaria Loxicha. La altitud oscila entre los 500 y 1,400

metros sobre el nivel del mar, cuenta con una extensión territorial de 179.9 km² de los cuales 8,864 hectáreas se destinan al cultivo de café y el resto son asentamientos humanos. El clima que predomina es semi-cálido húmedo con abundantes lluvias en verano, la temperatura promedio es de 20°C y precipitación pluvial es de 2,692.3 mm. Los tipos de suelo son: regosol eútrico, litosol, cambisol eútrico, feozen háplico, entre otros (Trejo, 2004; PDMS, 2008-2010).

4.2.1. Refugios de Pluma Hidalgo

El refugio en el que se trabajó corresponde a una mina de titanio, la cual dejó de estar activa en el año 1992 y se localiza en la finca cafetalera San Francisco. Actualmente se comenzaron a realizar perforaciones para la toma de muestras de roca y representaría una fuerte amenaza para los murciélagos si se reactivara por la perturbación que se ocasionaría a los organismos. Su localización geográfica es 15°54'52'' latitud norte y 96°24'59'' longitud oeste. La altura de la entrada al túnel es de 3 metros aproximadamente. Este refugio se encuentra inundado la mayor parte del año, lo que hace que una cantidad considerable de macroinvertebrados acuáticos se encuentren presentes en el sitio. La vegetación circundante es selva mediana subperennifolia con cafetales (Figura 4).

4.3. Santa María Huatulco

Santa María Huatulco se ubica en la región de la costa en las coordenadas 15°50' latitud norte y 96°19' longitud oeste y se encuentra a 220 metros sobre el nivel del mar. Colinda al sur con el Océano Pacífico, al norte con San Mateo Piñas, al sureste con San Miguel del Puerto y al oeste con San Pedro Pochutla y Pluma Hidalgo. El clima que predomina es cálido sub-húmedo con lluvias en verano mayor al 90%, la temperatura media anual



que se reporta es de 28°C. Los suelos que ahí se encuentran son de tipo regosol y litosol (Trejo, 2004; PMD, 2014-2016)

4.3.1. Refugios de Santa María Huatulco

4.3.1.1. Cueva El Apanguito

Esta cueva se encuentra en la finca cafetalera del mismo nombre. Su localización geográfica es 15°51'58'' latitud norte y 96°21'13.2'' longitud oeste. La entrada es pequeña, mide 1.20 m de alto por 1.15 m de ancho. Para llegar a la cámara principal se debe seguir un túnel de aproximadamente tres metros de largo que se va constriñendo poco a poco, por lo que hay que desplazarse a nivel de suelo. La cámara principal mide aproximadamente 5x8x6 metros. El túnel no es utilizado para percha por los murciélagos. El suelo de la cámara se encuentra cubierto por una capa de guano de profundidad variable y muy resbalosa debido a la humedad interna de la cueva. El interior del refugio es totalmente oscuro. La vegetación de alrededor es selva mediana subperennifolia con cafetales, pero difiere en la composición de especies presentes en la mina (Figura 5) y es visitada para la extracción de guano.

4.3.1.2. Cueva Cerro Huatulco

Esta cueva se encuentra ubicada en el cerro del mismo nombre y su localización geográfica es 15°50'59'' latitud norte y 96°21'04.3'' longitud oeste. La entrada es de forma ovalada de diez metros de altura y 15 de ancho aproximadamente. La superficie de todas las cámaras se encuentra cubierta por una capa de guano de profundidad variable. Esta cueva consta de 4 cámaras, todas son de fácil acceso y por las mismas razones son vulnerables para vandalismo, se han encontrado rastros de rituales, llantas quemadas, basura, plásticos, etc. Además, en esta cueva se extrae gran cantidad de guano, reportándose hasta de una tonelada al año que se utiliza como fertilizante para cultivos tanto de plantas introducidas como cultivadas en el mismo municipio (obs. pers.) (Figura 6).



4.4. La selva mediana subperennifolia

De acuerdo con la clasificación de Torres-Colín (2004), el tipo de vegetación en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco es selva mediana subperennifolia. Esta vegetación forma tres estratos arbóreos, el mayor conformado por árboles de 20 a 30 metros de altura como *Manilkara chicle* y *Brosium alicastrum*, el estrato medio con árboles de 10 a 15 metros con especies como *Cupania dentata*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Pseudobombax ellipticum*, *Cordia allidora* y el estrato menor de cuatro a ocho metros con presencia de *Crataeva tapia*, *Exostema mexicanum*, *Louteridium donnell-smithii*, *Pouteria durlandii* y *Ficus máxima*, además de una notable presencia de bejucos y plantas epifitas (Rzedowski, 1994; Torres-Colín, 2004). Los climas que predominan son los semicálidos húmedos con lluvias en verano.



Figura 4. Detalles de la mina en la finca San Francisco, Pluma Hidalgo. a y c) Vista del túnel desde el exterior; b) Fauna presente en el túnel; d) Vegetación que rodea a la mina.





Figura 5. Detalles de la cueva El Apanguito en Santa María Huatulco. a y b) Vista de la cueva desde el exterior; c) Uso de trampa de arpa en la cueva; d) Vegetación de los alrededores.



Figura 6. Detalles de la cueva Cerro Huatulco en Santa María Huatulco. a y b) Configuración estructural de la cueva; c) Detalle de cavidades acampanadas utilizadas como sitios de percha; d) Vegetación que rodea a la cueva.



5. MÉTODOS

5.1. Trabajo de campo

5.1.1. Captura de ejemplares

Se realizaron muestreos mensuales con duración de seis noches, dos en cada refugio. El periodo de muestreo fue de julio 2016 a junio 2017 incluyendo una temporada de sequía (octubre-abril) y una de lluvia (mayo-septiembre), por tanto, se tuvieron 12 meses de muestreo. En tres noches (una en la cueva Cerro Huatulco y dos en la mina) no fue posible realizar el muestreo debido a la presencia de lluvia y derrumbes que imposibilitaron el acceso a los sitios. Se empleó el método de captura directa por medio de una trampa de arpa de dimensiones de 1.5 m de ancho por dos metros de alto, la cual se ubicó en la entrada de los refugios antes de la salida de los organismos para procurar una mayor cantidad de captura (Figura 7a). La trampa fue revisada constantemente cada 20 min durante un periodo aproximado de seis horas por noche (18:00 pm-00:00 am).

5.1.2. Toma de datos

Los organismos capturados fueron guardados de forma individual en bolsas de manta de 15X25 cm para que posteriormente se le tomaran datos (Figura 7b). Cada individuo fue identificado a nivel de especie con ayuda de las claves de Medellín *et al.* (1997), Medellín *et al.* (2007) y Álvarez-Castañeda *et al.* (2015). Se determinó el sexo y la categoría de edad (joven o adulto), la cual se determina por el grado de osificación de las falanges observadas a contra luz. En los jóvenes la epífisis de los dedos no se encuentra osificada y es translúcida, además estos individuos son de menor tamaño, los testículos son pequeños y presentan un color claro y están cubiertos de pelaje en los machos. En las hembras los pezones son pequeños, claros, peludos y sin rastro de actividad reproductiva. Los adultos en cambio presentan ya la epífisis osificada, testículos de mayor tamaño de color oscuro y en su mayoría sin pelaje en los machos, mientras que en las hembras los pezones son de mayor tamaño, oscuros, sin pelo y con rastros de actividad reproductiva.



El estado reproductivo en las hembras se clasificó como inactiva cuando presentó pelo en los pezones, gestantes mediante la palpación del embrión en el abdomen, lactante determinada por la presencia de leche en los pezones y desprovistos de pelo. Los machos se clasificaron como inactivos o activos dependiendo de si presentaban los testículos inguinales o escrotados respectivamente (Handley *et al.*, 1991; Kunz, 1996). En los periodos que existieron colonias de maternidad, la captura y procesamiento de los individuos fueron minimizados para así evitar abortos o mortalidad por estrés en ese momento.

Además del sitio de muestreo, fecha, hora de apertura y cierre de la trampa, se tomaron datos de las condiciones ambientales como presencia de precipitación (fuerte, moderado, ligero, goteo), fase lunar (nueva, creciente, llena, menguante), temperatura, nubosidad (claro, parcialmente nublado, nublado) y humedad relativa (Figura 7c). Para la realización de este estudio se contó con la licencia de colecta científica con propósitos de enseñanza en materia de vida silvestre, modalidad B (Por proyecto) otorgado por la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales con número de bitácora 20/ks-0112/10/16.

5.1.3. Marcaje y liberación

Cada organismo capturado se marcó con un anillo o pulsera de aluminio identificado con un serial de numeración continúa (MX.SM A0001) los cuales se colocan en el antebrazo con la ayuda de un aplicador, en el lado izquierdo para las hembras y derecho para los machos. Los anillos correspondientes a la categoría A (2.9 mm) fueron colocados a especies de tamaño pequeño como *Myotis*, *Pteronotus davyi*, *Natalus mexicanus*, etc., de la categoría B (4 mm) a organismos de tamaño intermedio como *Glossophaga*, *Carollia*, *P. parnellii*, *Mormoops megalophylla*, etc. y categoría C (4.4 mm) a murciélagos de tamaño grande tales como *Desmodus rotundus* (Figura 7d).



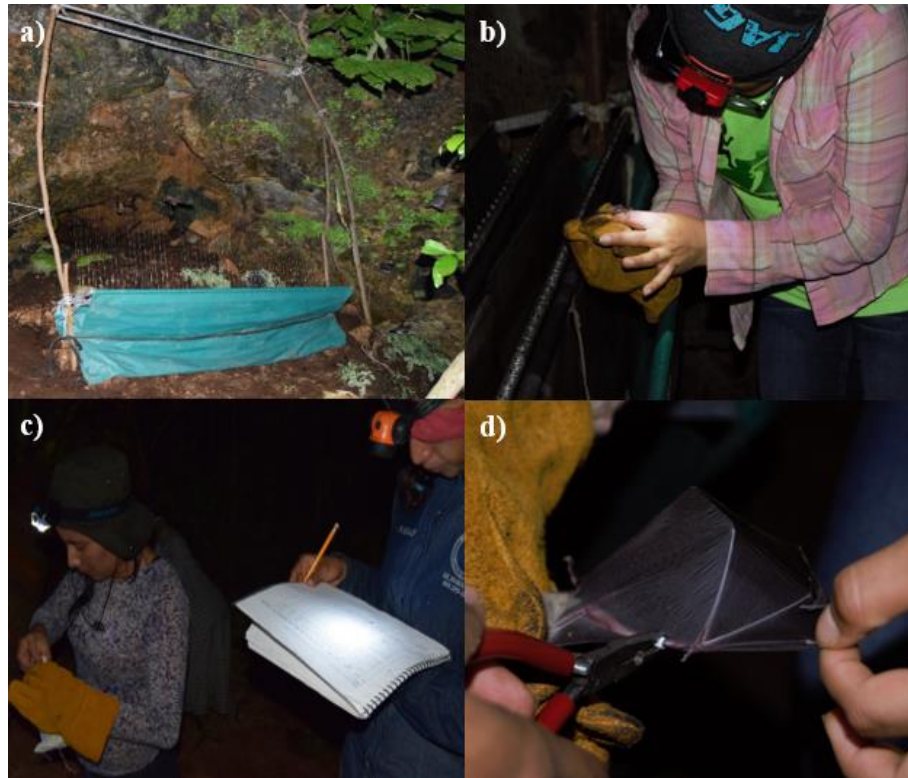


Figura 7. Fase de campo. a) Método de captura con trampa de arpa; b) Captura de murciélagos; c) Toma de datos; d) Marcaje de murciélagos.

5.2. Análisis de datos

5.2.1. Estructura de comunidades

Los aspectos que se abordan son la riqueza de especies, diversidad, patrones reproductivos y gremios tróficos.

5.2.1.1. Riqueza de especies

5.2.1.1.1. Esfuerzo de muestreo

Para calcular el esfuerzo de muestreo se tomó en cuenta las dimensiones de la trampa (producto del largo por el ancho), por el número de noches por el número de horas por noche que estuvo abierta, el resultado se expresará en $m^2 \text{red} \cdot \text{hora}$ con base en el método propuesto por Medellín (1993) y modificado por López *et al.* (2009).



$$t = (L)(A)(h)(N)(T)$$

Donde:

t= Esfuerzo de muestreo

L= Largo de la trampa de arpa

A= Ancho de la trampa de arpa

h= Número de horas activas de la trampa de arpa

N= Numero de noches activas

T= Numero de trampas empleadas

5.2.1.1.2. Curvas y modelos de acumulación de especies

Para saber si el esfuerzo de muestreo ha sido el suficiente para registrar la riqueza de especies que existen en cada uno de los refugios se realizaron curvas de acumulación de especies. Dado que la forma de la interpretación depende del tamaño y del orden en que se ingresan los datos, estos fueron aleatorizados 1000 veces con el programa EstimateS Versión 9.1.0 (Colwell, 2013) para eliminar el efecto del orden. Para modelar la relación entre el esfuerzo de muestreo y las especies registradas se utilizó el estimador no paramétrico de Jackknife de primer orden el cual tiene un buen desempeño de precisión, exactitud y es recomendado para taxones móviles (Brose *et al.*, 2003). La ecuación es:

$$Jack_{-1} = S + L m^{-1}/m$$

Donde:

L= Número de especies que ocurren en una sola muestra

m= Número de muestras

Cuando el número observado de especies fue inferior al 95% del valor asintótico estimado por el modelo se estimó el esfuerzo de muestreo que faltante con la siguiente ecuación:



$$n_q = 0.95 / ((b) (1 - 0.95))$$

Donde:

n_q = Esfuerzo de muestreo requerido para registrar el 95% de la quiropteroфаuna

b = Pendiente de la curva

0.95 = 95% del valor de la asíntota predicha por el modelo

5.2.1.2. Abundancia relativa

Se elaboraron curvas de rango-abundancia para comparar los patrones de riqueza y las abundancias relativas de las especies entre refugios. Los datos son ordenados en orden de mayor a menor abundancia y se calcula el logaritmo de la abundancia de cada especie.

$$\text{Log } (n_i/N)$$

Donde:

n_i = Número de individuos de la especie i

N = Número total de individuos

5.2.1.3. Diversidad alfa

La diversidad alfa fue medida en términos del número efectivo de especies, es decir, la diversidad que tendría una comunidad con un número de especies con abundancias iguales (Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011). La diversidad verdadera tiene como bondades ser más fácil de entender porque sus unidades son especies efectivas y las magnitudes de diversidad entre comunidades sí pueden ser comparadas directamente (Jost, 2006).

Se calculó la diversidad para cada uno de los refugios teniendo en cuenta la propuesta de Jost (2006), donde la diversidad se expresa como qD y q puede tomar los valores de 0, 1 y 2. Cuando q es igual a 0 es la diversidad expresada como la riqueza observada, cuando es igual a 1 (1D) es la diversidad expresada como exponencial del índice clásico de Shannon y donde las especies se valoran de acuerdo a su abundancia mientras que si q es



igual a 2 (2D) se da más peso a las especies más abundantes por lo que se relaciona con la dominancia. Los datos fueron analizados en el programa PAST versión 3.16 (Hammer *et al.*, 2001). El número de especies efectivas se obtiene con la fórmula:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Donde:

qD = diversidad verdadera

p_i = abundancia relativa de la i ésima especie,

S = número de especies

q = orden de la diversidad

5.2.1.3.1 Inequidad

El índice de inequidad muestra cómo son las abundancias de las especies dentro de las comunidades y si existe dominancia. El valor puede ir de 1 hasta el número de especies total, cuando el valor es 1 indica que la comunidad es menos dominada y si es mayor a uno o cercano al número total de especies corresponde a comunidades con alta dominancia. La fórmula es:

$$H = {}^0D / {}^2D$$

Donde:

0D = diversidad verdadera de orden cero

2D = diversidad verdadera de orden dos

5.2.1.4. Diversidad beta

Para caracterizar la semejanza en la composición de especies de murciélagos entre los tres refugios se calculó el índice de similitud de Jaccard y el índice de Morisita-Horn. Para el



índice de similitud de Jaccard el intervalo de valores que toma va de 0 cuando no hay especies que se comparten entre ambos sitios y 1 cuando dos refugios tienen la misma composición de especies (Moreno, 2001).

Posterior a la obtención de las matrices de similitud de Jaccard y Morisita-Horn se realizó el Análisis de Conglomerados en el que se construyó un dendrograma utilizando el método de ligamento promedio con medias aritméticas no ponderadas (UPGMA) en el programa Past versión 3.16 (Hammer *et al.*, 2001).

5.2.1.5. Actividad reproductiva

La actividad reproductiva de los individuos se evaluó comparando el número de hembras activas con el de inactivas mediante una prueba de t para evaluar la diferencia en medias del número de individuos de los dos grupos y entre hembras gestantes y lactantes. Se aplicó la misma prueba para los machos activos e inactivos.

5.2.1.6. Gremios tróficos

La agrupación de gremios tróficos se realizó de acuerdo con McNab (1971) pero dividiendo a los murciélagos frugívoros como especialistas en *Piper* y frugívoros especialistas en *Ficus*. Se realizó una matriz de dos dimensiones, donde se consideraron los gremios tróficos y la masa corporal promedio (gramos) de los individuos con los intervalos propuestos por McNab (1971). Los datos de masa corporal fueron obtenidos de algunos machos y hembras adultos colectados en campo y de literatura (Ceballos y Oliva, 2005). Se realizó una prueba de Chi-cuadrada para probar si la masa corporal y el gremio trófico son independientes entre sí o si hay influencia entre estas variables. La biomasa total fue calculada a partir del peso promedio para cada especie multiplicada por el número de individuos de la especie a lo largo del periodo de muestreo y se expresa en gramos mientras que la representatividad de biomasa para cada gremio se expresó en porcentaje.



5.2.2. Dinámica de ocupación de refugios: probabilidad de supervivencia, recaptura y movimiento.

Para calcular la probabilidad de supervivencia, recaptura y movimiento se utilizaron modelos multi-estado en el programa Mark versión 8.2. (White y Burnham, 1999). Se creó una base de datos con las historias de captura-recaptura mensuales de cada uno de los murciélagos en tres periodos, el primero corresponde a la temporada de lluvia (julio, agosto y septiembre), el segundo a la temporada de sequía (octubre-abril) y el tercero a los meses de lluvia de mayo y junio. Cada refugio se codifica con letras (A para la cueva El Apanguito, B para la cueva Cerro Huatulco y C para la mina). El cálculo solo se realizó para las especies que presentaron transiciones entre refugios. Los movimientos que fueron realizados en el mismo mes no fueron considerados para este cálculo porque no era posible incluir dos capturas en un mismo mes en la historia de captura.

Del conjunto de modelos candidatos que, varió en número para cada especie, se seleccionó el mejor mediante el criterio AIC (Akaike's Information Criterion) corregido para muestras pequeñas (AIC_C), el cual es una herramienta estadística basado en el criterio de Kullback-Leiber que permite un balance entre precisión y ajuste (Burnham y Anderson, 2002). Los modelos se organizaron de acuerdo con su AIC_C , ΔAIC_C (diferencias entre los modelos respectivos y el más parsimonioso) y el peso del AICC (peso normalizado de AIC_C). Burnham y Anderson (2002) proponen que los modelos con $\Delta AIC_C \leq 2$ son los que tienen un alto soporte para explicar los datos, los modelos con ΔAIC_C entre 4-7 tienen soporte bajo, y los modelos ≥ 10 no tienen ninguno. Para los datos de este estudio, se consideraron modelos con $\Delta AIC_C < 2$. El peso de AIC_C se interpreta como la probabilidad de que el modelo i sea el mejor para los datos observados respecto al conjunto de modelos candidatos. Se le considera como el mejor modelo candidato a aquel que presenta el valor más pequeño de AIC_C .

La obtención de los valores finales de parámetros (supervivencia, S , probabilidad de captura, p y probabilidad de transición o movimiento, Ψ) se basa en un procedimiento de promediación, que implica el cálculo del peso promedio AIC_C de los diferentes modelos



candidatos y la estimación de los coeficientes de regresión basados en el conjunto de confianza (Burnham y Anderson, 2002), esto es, el conjunto de $\Delta AICc \leq 2$.

5.2.3. Estimación de tamaño poblacional.

5.2.3.1. Especies que realizaron movimientos.

La estimación del tamaño poblacional se realizó a través de la obtención de los valores de los parámetros de la probabilidad de captura obtenidos en los modelos multi-estado, por lo que se calculó un valor para cada especie con movimientos. La fórmula es:

$$\text{Tamaño poblacional} = N / p$$

Donde:

N = Número total de individuos de la especie i durante todo el periodo de muestreo

p = Probabilidad de captura de la especie i en el refugio obtenido como el mejor modelo candidato.

5.2.3.2. Estimación de tamaño poblacional por refugio.

La estimación del tamaño poblacional para cada refugio se realizó a través de la sumatoria de los tamaños estimados para las especies que realizaron movimientos más las abundancias de las especies que no presentaron movimientos.



6. RESULTADOS

6.1. Estructura de comunidades

6.1.1. Riqueza de especies

6.1.1.1. Esfuerzo de muestreo

Se realizaron 12 periodos de muestreo, de julio del 2016 a junio del 2017, lo que representa 69 noches efectivas de muestreo, con una duración de seis horas efectivas por noche. Con esto se obtiene un esfuerzo de muestreo total de 1,242 m²red*hora. Para la mina se realizó un esfuerzo de muestreo de 396 m²red*hora, para las cuevas El Apanguito y Cerro Huatulco 432 y 414 m²red*hora respectivamente (Cuadro 2). Durante la época de lluvias el esfuerzo de muestreo fue de 504 m²red*hora y en la temporada de sequía fue de 738 m²red*hora.

Cuadro 2. Esfuerzo de muestreo para los tres refugios muestreados en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco. L: Largo. A: Ancho. m: metros.

Municipio	Pluma Hidalgo	Santa María Huatulco	
Refugio	Mina	Cueva El Apanguito	Cueva Cerro Huatulco
Metros red (L)(A)	3	3	3
Horas (h)	6	6	6
Noches (N)	22	24	23
Nº de trampas (T)	1	1	1
m ² red*hora	396	432	414



6.1.1.2. Composición de especies

Se capturaron, marcaron y liberaron 5,836 murciélagos correspondientes a 14 especies, 10 géneros y cinco familias (Cuadro 3). El 50.00% de las especies pertenecen a la familia Phyllostomidae (*Desmodus rotundus*, *Glossophaga soricina*, *Carollia perspicillata*, *Artibeus jamaicensis*, *A. toltecus*, *A. watsoni* y *Sturnira hondurensis*), seguida de la familia Mormopidae (*Mormoops megalophylla*, *Pteronotus davyi*, *P. parnelii* y *P. personatus*) con cuatro (28.57%) y las familias Natalidae, Emballonuridae y Vespertilionidae con una especie cada una (7.14%).

En la mina, se encuentran presentes cuatro familias de murciélagos, el 55.55% son filostómidos, el 22.22% son mormópidos y el resto pertenecen a las familias Natalidae y Vespertilionidae. En la cueva El Apanguito tres especies son mormópidos y uno Natálido mientras que en la cueva Cerro Huatulco el 50.00% son filostómidos, el 33.33% mormópidos y el resto son especies de la familia Emballonuridae y Natalidae.

6.1.1.3. Curvas y modelos de acumulación

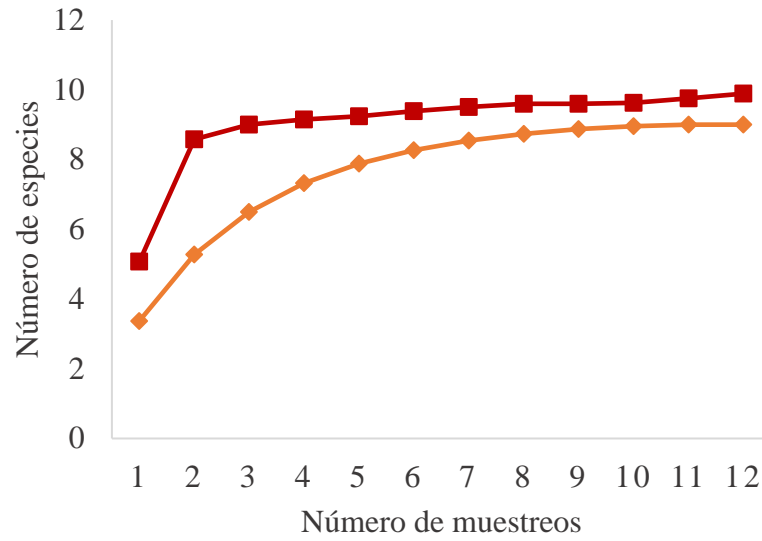
Para la mina, el número de especies observadas fue nueve, valor muy cercano a lo estimado pues representa el 90.00% del estimador no paramétrico Jackknife de primer orden (Figura 8). Para la cueva El Apanguito se alcanzó la asíntota con el esfuerzo de muestreo realizado al predecir el modelo 4.4 especies (Figura 9). En la cueva Cerro Huatulco se registraron 12 especies, por lo que se tuvo una representatividad del 70.58%. Para tener el 95% de las especies predichas de murciélagos (14 especies) en la cueva Cerro Huatulco se proyecta la realización de 63.18 muestreos adicionales (Figura 10).



Cuadro 3. Listado taxonómico y abundancias de cada una de las especies presentes en los tres refugios de Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco. Nab: Nombre abreviado de la especie. TM: Túnel de mina. CA: Cueva El Apanguito. CCH: Cueva Cerro Huatulco.

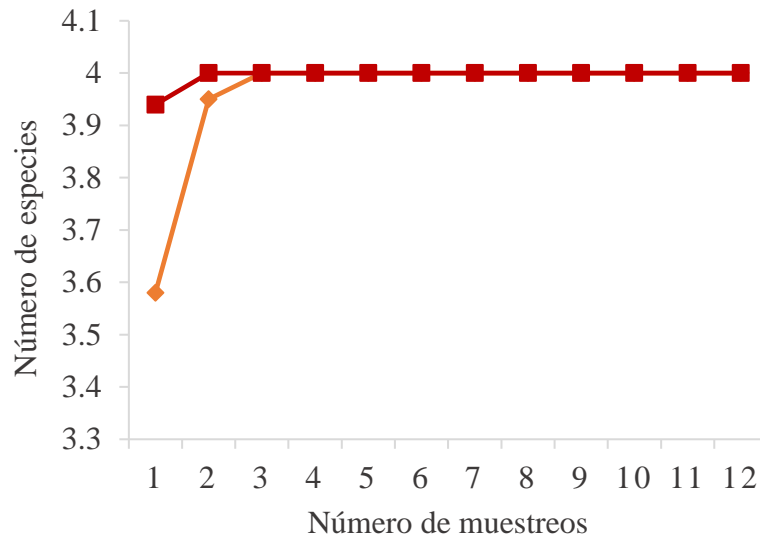
Orden Chiroptera	NAb	TM	CA	CCH
Familia Emballonuridae				
<i>Balantiopterix plicata</i> (Peters, 1867)	<i>Bp</i>	0	0	1
Familia Mormoopidae				
<i>Mormoops megalophylla</i> (Peters, 1864)	<i>Mm</i>	0	816	29
<i>Pteronotus davyi</i> (Gray, 1838)	<i>Pd</i>	2	1,609	758
<i>Pteronotus parnellii</i> (Gray, 1843)	<i>Pp</i>	112	1,682	74
<i>Pteronotus personatus</i> (Wagner, 1843)	<i>Pe</i>	0	0	2
Familia Phyllostomidae				
Subfamilia Desmodontinae				
<i>Desmodus rotundus</i> (Geofroy St-Hilaire, 1810)	<i>Dr</i>	0	0	19
Subfamilia Glossophaginae				
<i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766)	<i>Gs</i>	130	0	52
Subfamilia Carollinae				
<i>Carollia perspicillata</i> (L., 1758)	<i>Cp</i>	227	0	1
Subfamilia Sternodermatinae				
<i>Artibeus jamaicensis</i> (Leach, 1821)	<i>Aj</i>	0	0	17
<i>Artibeus toltecus</i> (Saussure, 1860)	<i>At</i>	75	0	1
<i>Artibeus watsoni</i> (Thomas, 1901)	<i>Aw</i>	7	0	0
<i>Sturnira hondurensis</i> (Godwin, 1924)	<i>Sh</i>	7	0	1
Familia Natalidae				
<i>Natalus mexicanus</i> (Miller, 1902)	<i>Nm</i>	4	199	5
Familia Vespertilionidae				
<i>Myotis keaysi</i> (Allen, 1914)	<i>Mk</i>	6	0	0
Total de especies		9	4	12
Total de individuos		570	4,306	960





—◆— Especies observadas aleatorizadas promedio —■— Especies esperadas

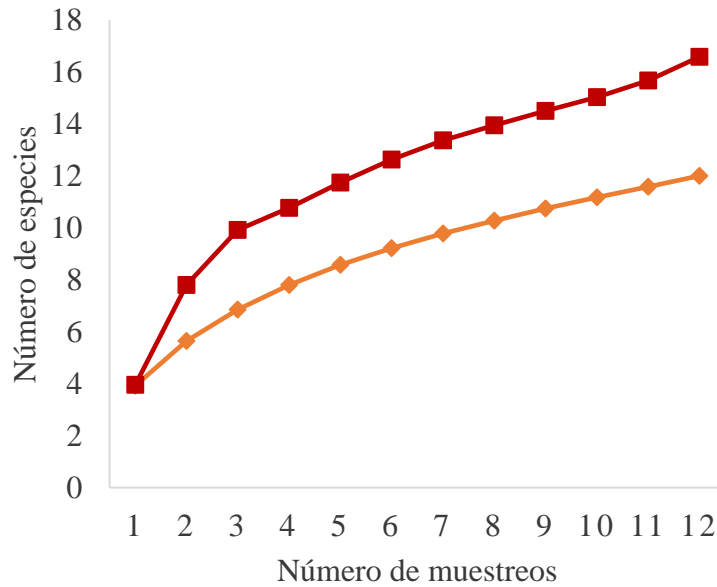
Figura 8. Curvas de acumulación de especies de acuerdo con el estimador no paramétrico Jackknife de primer orden en la mina.



—◆— Especies observadas aleatorizadas promedio —■— Especies esperadas

Figura 9. Curvas de acumulación de especies de acuerdo con el estimador no paramétrico Jackknife de primer orden en la cueva El Apanguito.





—◆— Especies observadas aleatorizadas promedio —■— Especies esperadas

Figura 10. Curvas de acumulación de especies de acuerdo con el estimador no paramétrico Jackknife de primer orden en la cueva Cerro Huatulco.

6.1.2. Abundancia

De los 5,836 murciélagos capturados, marcados y liberados en los tres refugios, el 73.78% (4,306 individuos) fue en la cueva El Apanguito, el 16.45% (960) en la cueva Cerro Huatulco y el 9.77% (570) en el túnel de la mina. De las 14 especies registradas en total, *P. davyi* es la especie más abundante (40.59%), seguida por *P. parnellii* (32.01%) y *M. megalophylla* con el 14.48%, mientras que *P. personatus* y *Balantiopterix plicata* son las menos abundantes con el 0.03% y 0.02% respectivamente (Cuadro 3).

Las curvas de rango-abundancia mostraron a *C. perspicillata* (227) como la especie más abundante en la mina, *A. toltecus* y *A. watsoni* se encuentran en la parte media y *N. mexicanus* y *P. davyi* presentaron las abundancias más bajas. En la cueva El Apanguito *P. parnellii* (1,682 individuos) es la especie más abundante, en la parte media se encuentra *M. megalophylla* y *N. mexicanus* es la especie menos representada. Para la cueva Cerro Huatulco la especie con mayor abundancia es *P. davyi* (758) mientras que *A. toltecus*, *B. plicata*, *C. perspicillata* y *S. hondurensis* se presentan como especies raras. *P. parnellii* se



mantiene como una de las tres especies más abundantes en los tres refugios mientras que *N. mexicanus* es de las especies con menor abundancia en ellos. *P. davyi* es la especie más abundante en Cerro Huatulco, la segunda más abundante en El Apanguito, pero en la mina su presencia es rara. *C. perspicillata* es la especie más abundante en la mina, pero de las menos abundantes en Cerro Huatulco. *G. soricina* está dentro de las tres especies con mayor abundancia en la mina y Cerro Huatulco y *A. toltecus* es la cuarta especie más abundante en la mina, pero la cuarta menos abundante en Cerro Huatulco (Figura 11).

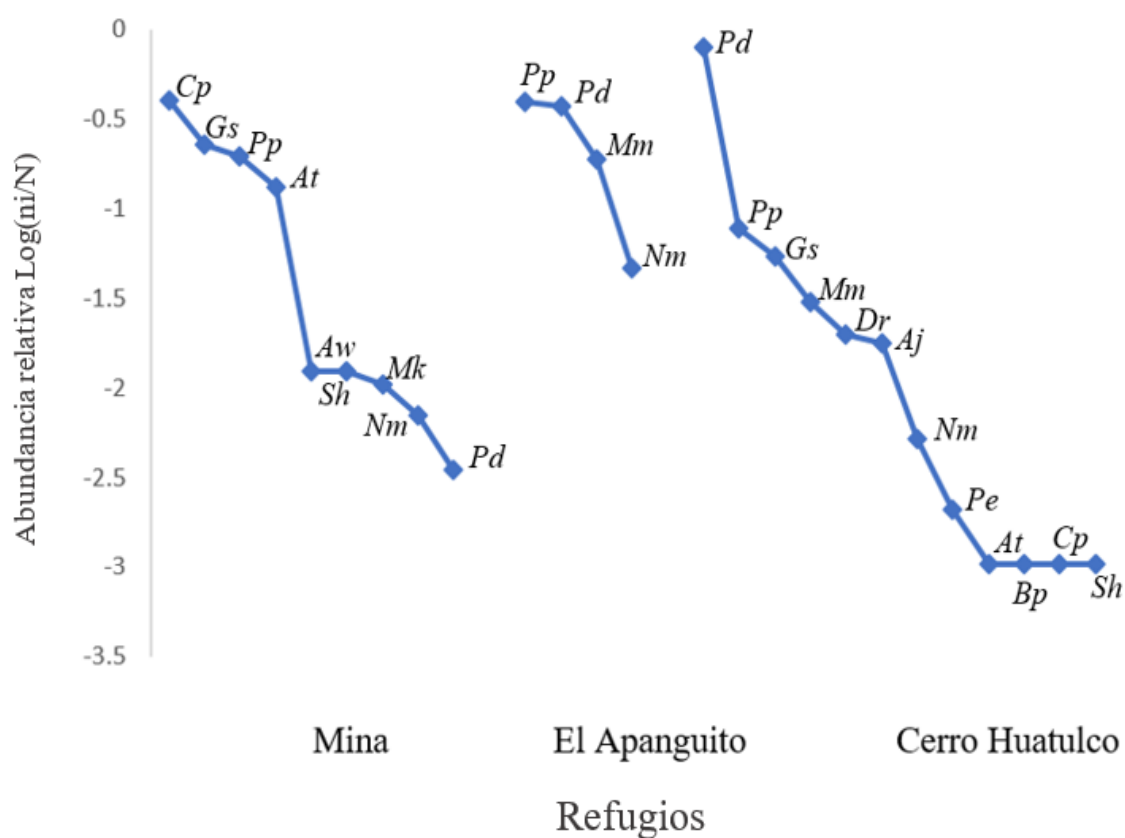


Figura 11. Curvas de rango-abundancia de las especies de murciélagos presentes en tres refugios en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco. Las letras corresponden a la letra inicial del nombre de cada una de las especies enlistadas en el Cuadro 3.



6.1.3. Diversidad alfa

La diversidad de orden cero muestra que la mayor riqueza de especies se encuentra en la cueva Cerro Huatulco (12), siguiéndole la mina con nueve especies y El Apanguito presentó la menor riqueza con cuatro especies. Al incluir todas las especies con sus abundancias (1D), la diversidad más alta se obtuvo en la mina (4.48) por lo que fue 1.88 veces más diversa que Cerro Huatulco (2.37) y 1.36 veces más diversa que El Apanguito (3.29). La diversidad de orden dos más alta se encontró en la mina (3.74), siguiéndole El Apanguito (3.02) y el valor más bajo fue en Cerro Huatulco (1.57) (Figura 12).

6.1.3.1 Inequidad

El valor más alto de inequidad correspondió a la cueva Cerro Huatulco (7.61) por lo que es el refugio con mayor dominancia y tiene a *P. davyi* como la especie con mayor abundancia (78.95% de los individuos capturados), siguiéndole la mina (2.40) donde la especie más abundante es *C. perspicillata* (39.82% de las capturas) y el refugio con el valor más bajo es la cueva El Apanguito (1.32) donde la especie más abundante es *P. parnellii* con el 38.97% de los individuos capturados (Cuadro 4).

6.1.4. Diversidad beta

El índice de similitud de Jaccard mostró que la mina y la cueva Cerro Huatulco presentan la mayor similitud (0.50) en la composición de especies, siguiéndole la cueva Cerro Huatulco y El Apanguito (0.33), mientras que el valor más bajo se encuentra entre la mina y la cueva El Apanguito (0.30) (Figura 13). Por otro lado, en el índice de Morisita-Horn, el valor más alto de similitud se encontró entre las cuevas El Apanguito y Cerro Huatulco (0.68), siguiéndole la mina y la cueva El Apanguito (0.26), mientras que la menor similitud se encuentra entre la mina y la cueva Cerro Huatulco (0.06) (Figura 14).

De las 14 especies que se registraron en los tres refugios, tres (21.42%) se encuentran compartidas (*P. parnellii*, *P. davyi* y *N. mexicanus*). El refugio que mayor número de especies exclusivas presenta es la cueva Cerro Huatulco (28.57%) con *A. jamaicensis*, *D.*



rotundus, *P. personatus* y *B. plicata*, mientras que *A. watsoni* y *M. keaysi* se encuentran solamente en la mina (14.28% de las especies) y la cueva El Apanguito no presenta especies exclusivas y comparte el 100.00% de las especies con la cueva Cerro Huatulco.

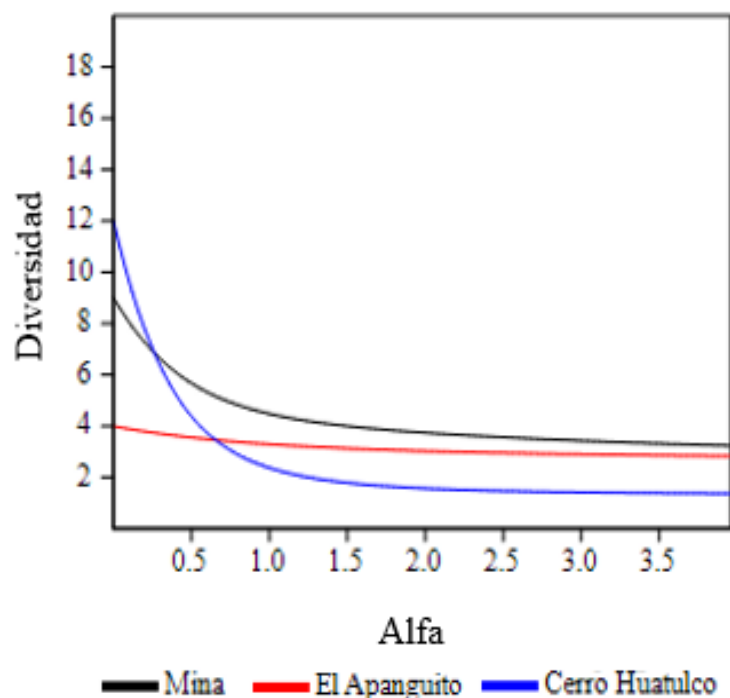


Figura 12. Perfiles de diversidad alfa para tres refugios en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco.

Cuadro 4. Valores de diversidad de orden cero, uno y dos, e índice de inequidad en tres refugios de Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco. 0D: Diversidad alfa de orden 0. 1D: Diversidad alfa de orden 1. 2D: Diversidad alfa de orden 2.

	Refugios		
	Mina	El Apanguito	Cerro Huatulco
⁰ D	9	4	12
¹ D	4.48	3.29	2.37
² D	3.74	3.02	1.57
Índice de Inequidad	2.40	1.32	7.61



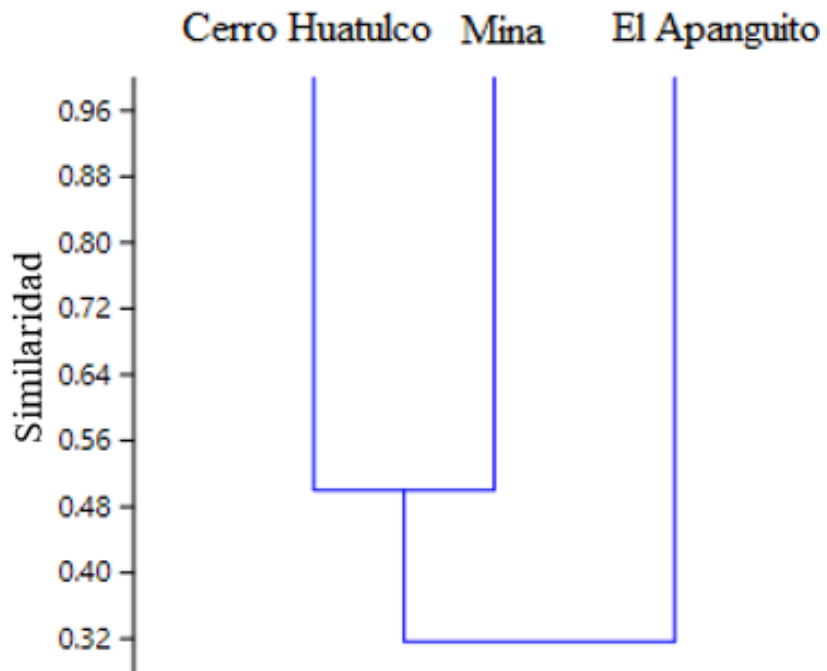


Figura 13. Dendrograma con método UPGMA a través del índice de similitud de Jaccard (IJ) para las especies presentes en los tres refugios del presente estudio.

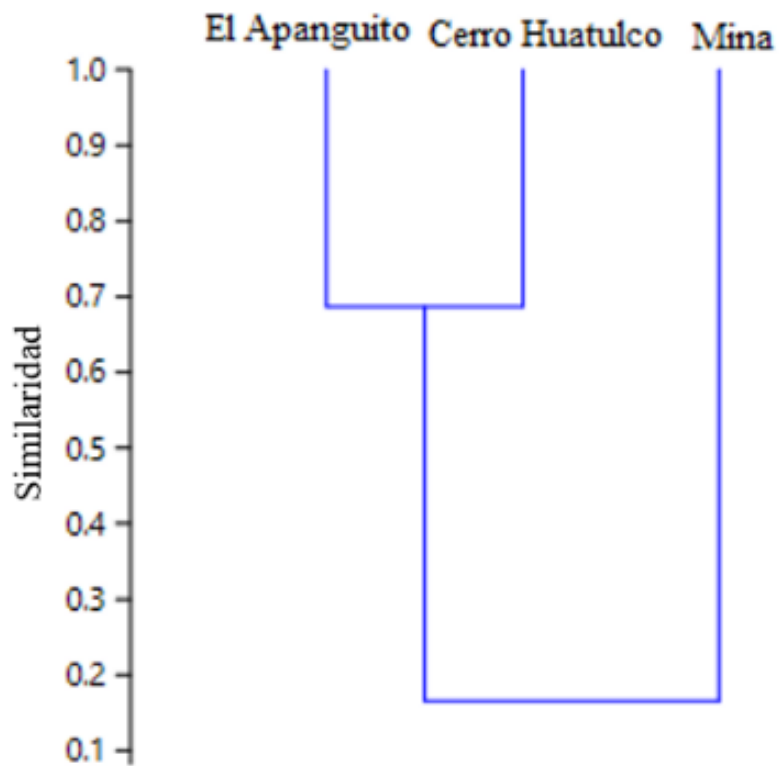


Figura 14. Dendrograma con método UPGMA a través del índice de Morisita-Horn para las especies presentes en los tres refugios del presente estudio.



6.1.5. Actividad reproductiva

Del total de individuos capturados, el 84.42% fueron reproductivamente inactivos (4927) y el 15.58% presentaron alguna evidencia de actividad reproductiva por lo que se encontraron diferencias significativas entre individuos activos e inactivos ($t=4.64$, g.l.=11, $P=0.0007$). No se encontraron diferencias significativas entre las medias del número de individuos activos e inactivos para la temporada de lluvia ($t=2.58$, g.l.=4, $P=0.0612$), sin embargo, si las hubo para la temporada de sequía ($t=4.47$, g.l.=6, $P=0.0042$) ya que el 91.54% de los individuos capturados en esta temporada fueron individuos inactivos.

6.1.5.1. Uso y actividad reproductiva en la mina

En la mina se registraron 94 individuos con actividad reproductiva por lo que hubo una diferencia significativa entre individuos activos (94) e inactivos (476) ($t= 3.6$, g.l.=11, $P=0.0036$). De los individuos inactivos el 55.25% fueron hembras y el 44.75% machos. De los activos 52 fueron hembras y 42 machos. De las 52 hembras activas la mayoría fueron gestantes (45) y el resto lactantes (7). El mayor número de hembras reproductivas se capturaron en la temporada de sequía en los meses de febrero y marzo siendo *C. perspicillata* (11) y *G. soricina* (8) las más abundantes (Figura 15, Cuadro 5).

Se presentaron diferencias significativas entre los grupos de machos activos e inactivos ($t=3.81$, g.l.=11, $P=.0028$). Los 42 machos con testículos escrotados pertenecen a cuatro especies, el 35.71% de individuos correspondió a *C. perspicillata* (15), el 26.19% a *G. soricina* (11), el 21.42% a *P. parnellii* (9) y el resto a *A. toltecus* (7). La mayor abundancia de individuos de este grupo se presentó en noviembre (Figura 15).

De las nueve especies que utilizan la mina, siete mostraron evidencias de actividad reproductiva durante el periodo de muestreo. *C. perspicillata* utiliza la mina de manera permanente. *G. soricina* la utilizó a finales de la temporada de lluvia y durante toda la temporada de sequía. Utiliza el refugio para la reproducción en dos periodos, el primero ocurre a finales de la temporada de lluvia (septiembre) e inicios de la temporada de sequía (noviembre). El segundo periodo es a finales de la sequía, de febrero a abril, con algunos



nacimientos. *P. parnellii* estuvo presente en la mina en nueve de 11 meses de muestreo por lo que su presencia en el refugio se puede considerar permanente (Cuadro 6). Algunos individuos con actividad reproductiva se presentaron en la temporada de lluvia en los meses de agosto y septiembre y el refugio no es utilizado para la maternidad por esta especie. *A. toltecus* ocupa la mina de manera permanente y presentó actividad reproductiva en dos periodos, el primero de julio a noviembre y el segundo de enero hasta abril y no utiliza el refugio como de sitio de maternidad. *A. watsoni* y *S. hondurensis* utilizan la mina de manera temporal y *M. keaysi* de manera ocasional (Figura 15, Cuadro 5 y 6).

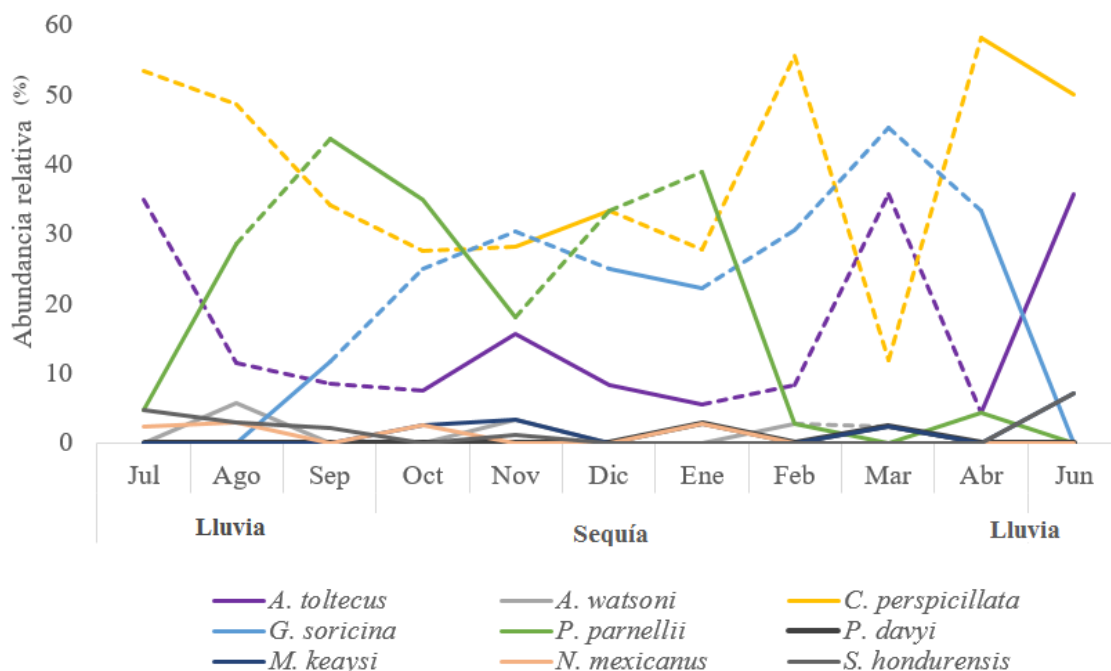


Figura 15. Actividad reproductiva de las especies presentes en la mina a lo largo del periodo de muestreo. Los segmentos de líneas punteadas corresponden a los meses con actividad reproductiva.



Cuadro 5. Actividad reproductiva de machos y hembras presentes en la mina durante la temporada de lluvia y sequía. Gest: Gestante. Lact: Lactante. TE: Testículos escrotados. Inac: Inactivo(a).

		Temporada												Total
		Lluvia						Sequía						
Meses		J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	
Hembras	Gest	3	1	6	4	1	0	4	13	10	3	0	0	45
	Lact	0	0	0	0	0	0	0	1	0	4	0	2	7
	Inac	12	21	58	15	46	9	18	11	12	58	0	3	263
Machos	TE	2	2	5	5	15	3	5	1	3	1	0	0	42
	Inac	26	11	25	16	27	12	9	10	17	51	0	9	213
Total		43	35	94	40	89	24	36	36	42	117	0	14	570

Cuadro 6. Presencia de las especies de murciélagos y uso de los tres refugios. TM: Túnel de mina. CA: Cueva El Apanguito. CCH: Cueva Cerro Huatulco. Pe: Permanente. Te: Temporal. Oc: Ocasional. A: Sitio de apareamiento. G: Gestación. L: Lactancia.

Especies	Presencia en el refugio			Uso del refugio		
	TM	CA	CCH	TM	CA	CCH
<i>A. jamaicensis</i>	-	-	Oc	-	-	A, G
<i>A. toltecus</i>	Pe	-	Oc	A, G	-	S/A
<i>A. watsoni</i>	Oc	-	-	G, L	-	-
<i>C. perspicillata</i>	Pe	-	Oc	A, G, L	-	S/A
<i>D. rotundus</i>	-	-	Oc	-	-	A, G
<i>G. soricina</i>	Pe	-	Te	A, G, L	-	A, G
<i>S. hondurensis</i>	Te	-	Oc	G, L	-	-
<i>P. parnellii</i>	Pe	Pe	Pe	A, G, L	A, G, L	G, L
<i>P. davyi</i>	Oc	Pe	Pe	S/A	A, G, L	A, G
<i>P. personatus</i>	-	-	Oc	-	-	S/A
<i>M. megalophylla</i>	-	Pe	Oc	-	A, G	S/A
<i>N. mexicanus</i>	Oc	Pe	Te	S/A	G, L	S/A
<i>M. keaysi</i>	Oc	-	-	L	-	-
<i>B. plicata</i>	-	-	Oc	-	-	S/A



6.1.5.2. Actividad reproductiva en la cueva El Apanguito

De los 4,306 individuos capturados en la cueva El Apanguito, 720 mostraron actividad reproductiva en el periodo de muestreo, por lo que la diferencia entre estos dos grupos fue significativa ($t=3.86$, $g.l.=11$, $P=0.0026$). De los individuos inactivos, el 54.46% fueron machos (1,953) y el 46.09% hembras (1,653). De las hembras activas el 54.04% fueron hembras gestantes (274) y el 45.95% hembras lactantes (233). De las hembras gestantes la mayor abundancia se presentó a finales de la temporada de sequía, en marzo (27.37%) y abril (61.31%). El 67.88% de hembras gestantes correspondió a *P. parnellii* (186), el 16.78% a *M. megalophylla* (46), el 12.04% a *P. davyi* (33) y el 3.28% a *N. mexicanus* (9). La mayor abundancia de hembras lactantes fue a inicios de lluvias, en mayo (56.65%) y junio (40.34%) y el 97.44% de esas capturas pertenecieron a *P. parnellii*, el resto fueron de *P. davyi* y *N. mexicanus* (Cuadro 7).

De los 2,416 machos el 91.18% fueron individuos inactivos (2,203) y el resto activos (213) por lo que las diferencias entre las abundancias de estos dos grupos son significativas ($t=4.18$, $g.l.=11$, $P=0.0015$). La actividad reproductiva de machos se presentó en la temporada de sequía, de noviembre a marzo. El 35.21% pertenecen a *P. parnellii*, el 33.33% a *M. megalophylla* y el 22.06% a *P. davyi* (Figura 16).

Las cuatro especies que se encuentran en la cueva El Apanguito utilizan el refugio casi todo el año y se registró actividad reproductiva para todas las especies (Cuadro 6). *P. parnellii* utiliza la cueva de manera permanente y presentó actividad reproductiva en julio y de noviembre a junio, con apareamientos de noviembre a enero. *P. davyi* utilizó la cueva de septiembre a junio para apareamiento y gestación principalmente. *M. megalophylla* utilizó la cueva a finales de lluvia y durante toda la temporada de sequía con un periodo de reproducción de noviembre a abril, con un máximo en marzo (24.55%). La cueva es utilizada para apareamiento y gestación. *N. mexicanus* utilizó la cueva de manera permanente de agosto a junio y el periodo de reproducción comienza en marzo, con la presencia de algunas hembras gestantes y máximo en abril con el 77.77% (Figura 16, Cuadro 5 y 6).



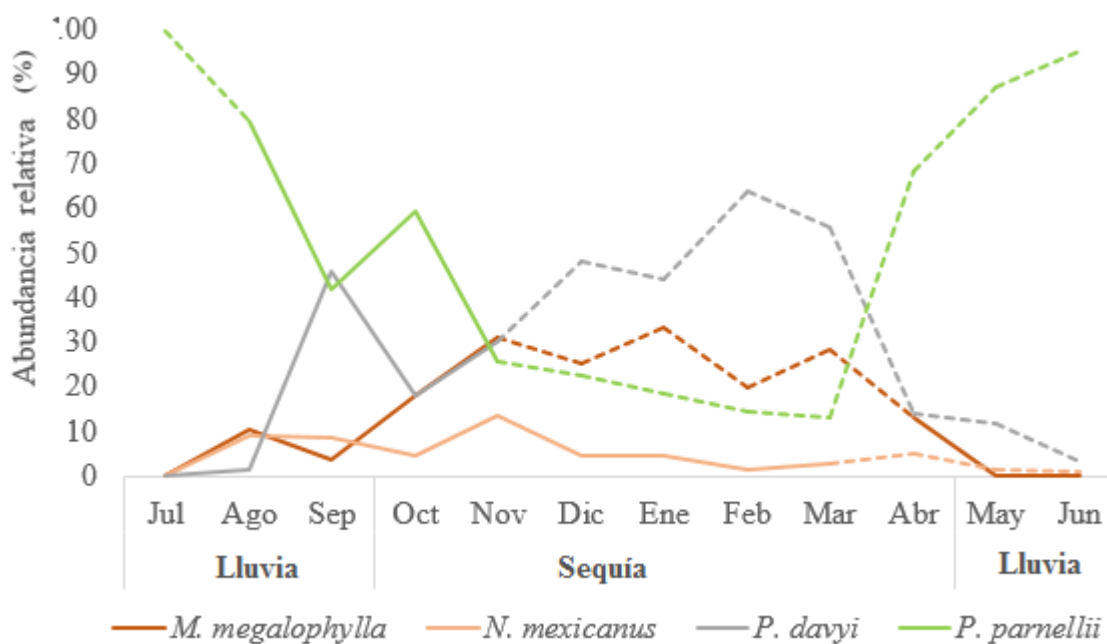


Figura 16. Actividad reproductiva de las especies presentes en la cueva El Apanguito a lo largo del periodo de muestreo. Las líneas punteadas corresponden a meses con actividad reproductiva.

Cuadro 7. Actividad reproductiva de machos y hembras presentes en la cueva El Apanguito durante la temporada de lluvia y sequía. Gest: Gestante. Lact: Lactante. Inac: Inactivo(a). TE: Testículos escrotados.

Meses		Temporada												Total
		Lluvia			Sequía						Lluvia			
		J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	
Hembras	Gest	0	0	0	0	1	0	8	22	75	168	0	0	274
	Lact	2	0	0	0	0	0	0	0	0	5	132	94	233
	Inac	47	75	203	167	168	152	163	305	175	25	69	104	1,653
Machos	TE	0	0	0	0	66	55	76	15	1	0	0	0	213
	Inac	9	61	124	197	224	187	155	437	308	74	31	126	1,933
Total		58	136	327	364	459	394	402	779	559	272	232	324	4,306



6.1.5.3. Actividad reproductiva en la cueva Cerro Huatulco.

De 960 individuos que se registraron en este refugio, el 90.10% fueron inactivos y 95 presentaron actividad reproductiva. La diferencia entre estos grupos fue significativa ($t=4.14$, $g.l.=11$, $P=0.0016$). Se registraron 51 hembras con actividad reproductiva (44 gestantes y siete lactantes). La mayor actividad reproductiva se presentó a finales de la temporada de sequía y durante lluvia. De las hembras gestantes la mayor abundancia se presentó en abril. El 79.54% fueron de *P. davyi* (35) y el resto pertenecieron a *G. soricina*, *D. rotundus*, *A. jamaicensis* y *P. parnellii*. La mayor abundancia de hembras lactantes fue en lluvias, en junio (85.71%) y pertenecieron a *P. parnellii* (Figura 17, Cuadro 8). De los 368 machos capturados, el 88.04% fueron individuos inactivos (324) y el resto activos (44) por lo que las abundancias de estos dos grupos fueron significativamente diferentes ($t=4.86$, $g.l.=11$, $P=0.0004$). La actividad reproductiva de machos se presentó a mediados de la temporada de sequía (diciembre y enero). El 56.81% de estos machos fueron de *P. davyi* y el resto de *G. soricina*, *D. rotundus*, *A. jamaicensis* y *M. megalophylla*.

De las 12 especies que se registraron en la cueva, el 50.00% presentaron actividad reproductiva (*A. jamaicensis*, *D. rotundus*, *G. soricina*, *M. megalophylla*, *P. parnellii* y *P. davyi*). *P. davyi* utilizó la cueva de manera permanente y la mayor actividad reproductiva se presentó en abril (58.33%). Utilizó la cueva para el apareamiento y la gestación. *P. parnellii* estuvo presente en la cueva en todos los meses de muestreo excepto enero. Los registros de actividad reproductiva se presentaron solo en la temporada de lluvia. No se registraron machos con testículos escrotados por lo que la cueva podría no ser utilizada para el apareamiento, pero si para la gestación (julio) y la lactancia. Para *G. soricina* el 26.92% (14) presentaron actividad reproductiva, nueve de ellos fueron machos con testículos escrotados. Se registraron hembras gestantes en agosto, octubre y noviembre y no utiliza la cueva para la maternidad. *D. rotundus* se capturó en la cueva de manera ocasional en los meses de julio, noviembre y abril. En noviembre hubo presencia de machos activos y en mayo se presentaron algunas hembras gestantes. Para *A. jamaicensis* se registró una hembra gestante y un macho con testículos escrotados en julio. Para *M. megalophylla* se registraron solo dos machos con testículos escrotados en enero y mayo (Figura 17, Cuadro 6 y 8).



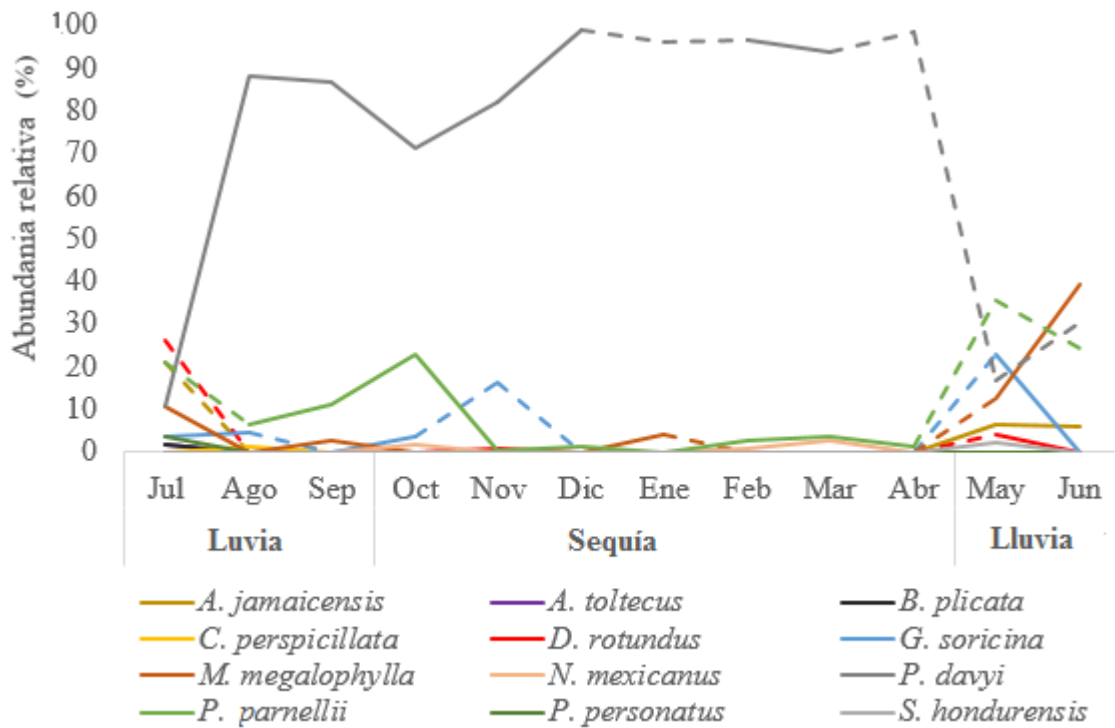


Figura 17. Actividad reproductiva de las especies presentes en la cueva Cerro Huatulco a lo largo del periodo de muestreo. Las líneas punteadas corresponden a meses con actividad reproductiva.

Cuadro 8. Actividad reproductiva de machos y hembras presentes en la cueva Cerro Huatulco durante la temporada de lluvia y sequía. Gest: Gestante. Lact: Lactante. Inac: Inactivo(a). TE: Testículos escrotados.

		Temporada												Total
		Lluvia			Sequía						Lluvia			
Meses		J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	
Hembras	Gest	2	2	0	2	1	0	0	0	0	35	2	0	44
	Lact	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	7
	Inac	19	35	39	23	90	32	4	26	38	3	12	3	324
Machos	TE	7	0	0	0	9	12	11	0	0	0	3	2	44
	Inac	29	55	42	27	104	35	9	88	69	0	30	22	541
Total		57	92	81	52	204	79	24	114	107	69	48	33	960



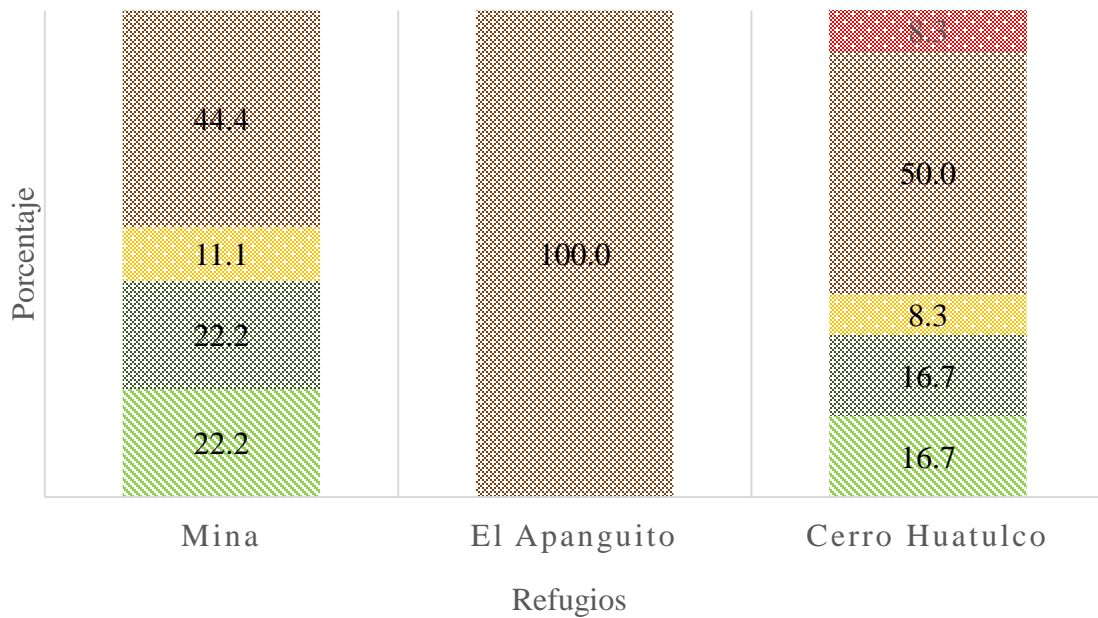
6.1.6. Gremios tróficos

Las 14 especies de murciélagos se encuentran agrupadas en cinco gremios tróficos, siendo los murciélagos insectívoros los mejor representados (50.00%) con siete especies, siguiéndole los frugívoros especialistas en *Ficus* (21.42%) y frugívoros especialistas en *Piper* (14.28%). Solo se registró una especie hematófaga y una nectarívora (Cuadro 9). En la mina, de las nueve especies que la ocupan, el 44.44% son especies insectívoras, 22.22% son frugívoros especialistas en *Piper* y 22.22% especialistas en *Ficus*, *G. soricina* se encuentra como única especie nectarívora. La cueva El Apanguito es utilizada exclusivamente por especies insectívoras y en la cueva Cerro Huatulco el 50.00% son especies insectívoras, 33.33% representan a los frugívoros especialistas en *Ficus* y en *Piper*, el resto corresponde a la especie hematófaga y nectarívora con una especie cada una (Figura 18).

Los murciélagos insectívoros destacan por su alta abundancia en los refugios (90.78%) mientras que los hematófagos son los de menor presencia (0.32%). La mayor abundancia de especies insectívoras se presentó en febrero, de los frugívoros especialistas en *Ficus* y en *Piper* en julio y abril respectivamente, de los hematófagos en julio y de los nectarívoros en noviembre (Figura 19). En cuanto a la biomasa, el 89.07% corresponde al gremio trófico de los insectívoros teniendo a *P. parnellii* como la especie que representó la mayor biomasa (48.21%, 40,554.28 g) de este gremio, le siguieron los frugívoros especialistas de *Piper* con el 4.94% de la biomasa total y el gremio que representó la menor cantidad de biomasa fue el gremio hematófago con el 0.77% (Cuadro 9).

En cuanto a la masa corporal, la mayor cantidad de especies corresponde a los insectívoros de seis a 10 gramos con cuatro especies, siguiéndole los frugívoros especialistas en *Ficus* y en *Piper* de 11-20 gramos con dos especies y en el resto de los intervalos se encuentra solo una especie. La mayor cantidad de especies presentan masas corporales que oscilan entre 11-20 gramos (50.00%). Los resultados de la prueba Chi-cuadrada indican que no hay dependencia ($\chi^2=19.11$, $P=0.262$) entre la masa corporal de los murciélagos y los alimentos que consumen (Cuadro 10).





■ *Frugívoro de Ficus*
■ *Frugívoro de Piper*
■ *Nectarívoro*
■ *Insectívoro*
■ *Hematófago*

Figura 18. Porcentaje de cada uno de los gremios tróficos presentes en los tres refugios.

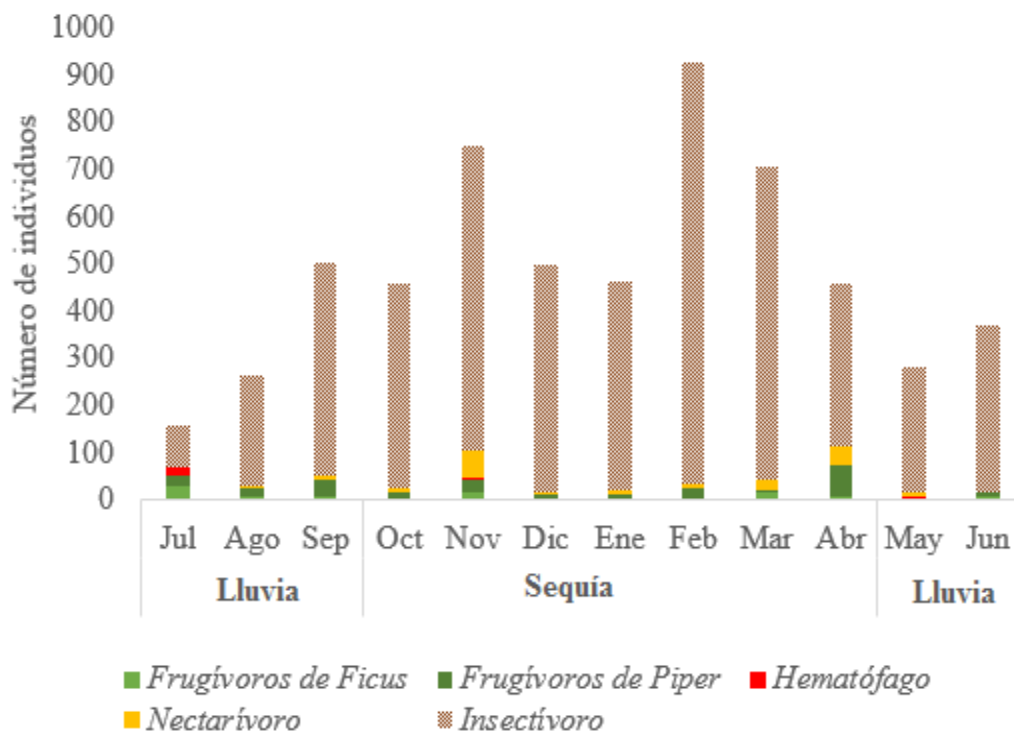


Figura 19. Abundancias mensuales de los gremios tróficos presentes en los tres refugios.



Cuadro 9. Porcentaje de biomasa representada en cada gremio trófico de las especies registradas en tres refugios en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco.

Especie	Abundancia	Peso promedio (g)	Gremio trófico	Biomasa	Biomasa %
<i>A. jamaicensis</i>	17	45.36	Frugívoro	771.12	0.92
<i>A. toltecus</i>	76	14.77	especialista en	1,122.52	1.33
<i>A. watsoni</i>	7	13.10	<i>Ficus</i>	91.00	0.11
<i>C. perspicillata</i>	228	17.59	Frugívoro	4,012.52	4.77
<i>S. hondurensis</i>	8	18.25	especialista en <i>Piper</i>	146.00	0.17
<i>D. rotundus</i>	19	33.93	Hematófago	644.67	0.77
<i>G. soricina</i>	182	13.24	Nectarívoro	2,409.68	2.86
<i>B. plicata</i>	1	8.00		8.00	0.01
<i>M. keaysi</i>	6	6.75		40.50	0.05
<i>M. megalophylla</i>	845	17.68	Insectívoro	14,939.60	17.76
<i>N. mexicanus</i>	208	4.30		894.40	1.06
<i>P. davyi</i>	2,369	7.80		18,478.20	21.96
<i>P. Parnellii</i>	1,868	21.71		40,554.28	48.21
<i>P. personatus</i>	2	9.00		18.00	0.02
Total	5,836			84,128.49	100.00%

Cuadro 10. Matriz de gremios tróficos y masa corporal de las especies registradas en este estudio. Las letras corresponden a la letra inicial del nombre de cada una de las especies enlistadas en el Cuadro 3.

Gremio trófico	Masa corporal					Total
	0-5 g	6-10 g	11-20 g	21-40 g	41-80 g	
Frugívoro especialista en <i>Ficus</i>			At, Aw		Aj	3
Frugívoro especialista en <i>Piper</i>			Cp, Sh			2
Hematófago				Dr		1
Insectívoro	Nm	Bp, Mk, Pd, Pe	Mm	Pp		7
Nectarívoro			Gs			1
Número de especies por intervalo	1	4	6	2	1	14



6.2. Captura y recaptura.

De los 5,836 individuos capturados, el 15.92% se capturaron en el mes de febrero y el mes con el menor número de capturas fue julio con el 2.71%. En promedio, en la temporada de sequía se capturaron el 65.92% de los individuos y el 34.08% en la temporada de lluvia. El 53.48% fueron machos y 46.52% hembras. Se recapturaron 344 individuos de nueve especies (29.94% de *P. parnellii*, 28.77% de *M. megalophylla*, 27.61% de *P. davyi*, 7.26% de *C. perspicillata*, 3.19% de *A. toltecus*, 1.45% de *N. mexicanus*, 0.87% de *G. soricina*, 0.58% de *A. watsoni* y 0.29% de *M. keaysi*), lo que representa un porcentaje de recaptura de 5.89%.

El 22.09% (76) de los individuos presentaron actividad reproductiva en el momento de la recaptura, el 57.89% fueron hembras gestantes de siete especies (*C. perspicillata*, *A. toltecus*, *A. watsoni*, *G. soricina*, *M. megalophylla*, *P. davyi*, *P. parnellii*) y el 6.57% hembras lactantes de cuatro especies (*A. watsoni*, *P. parnellii*, *C. perspicillata*, *M. keaysi*). El 35.52% restante correspondió a machos con testículos escrotados de *C. perspicillata*, *A. toltecus*, *M. megalophylla*, *P. davyi* y *P. parnellii*.

El mayor número de recapturas ocurrió en febrero (24.70%) y marzo (19.47%), mientras que el porcentaje más bajo fue en mayo (Figura 20). Al menos 19 individuos de cinco especies fueron recapturados dos veces y dos individuos fueron recapturados hasta tres veces. El 81.39% de las recapturas ocurrieron en la cueva El Apanguito, el 14.53% en la mina y el 4.06% en la cueva Cerro Huatulco. El número más alto de recapturas en la cueva El Apanguito ocurrió en febrero (78) y la especie con mayor número de recapturas en este sitio fue *M. megalophylla* (33.92%). En la mina también se presentaron en febrero (12) teniendo a *C. perspicillata* como la especie con mayor número de recapturas y en la cueva Cerro Huatulco ocurrieron más recapturas en enero (35.71%).

Las especies que se mencionan a continuación no presentaron movimientos entre sitios, es decir, las recapturas se registraron en el mismo sitio de captura, por lo que los datos que se recabaron no fueron analizados mediante modelos multi-estado, pero se mencionan los aspectos más importantes de las recapturas (Cuadro 10).



Para *A. toltecus* se recapturaron el 14.47% (11) de los organismos marcados, todas se registraron en la mina y todos los organismos fueron adultos. De ellos, ocho fueron machos (cuatro inactivos y cuatro activos en septiembre, noviembre y febrero) y tres hembras (dos gestantes en enero y abril y una inactiva en junio). De los individuos marcados en la cueva Cerro Huatulco no se obtuvieron recapturas. Un individuo fue recapturado dos veces (capturado en septiembre y recapturado en noviembre y enero) y uno en tres ocasiones (capturado en octubre y recapturado en noviembre, diciembre y febrero).

Para *A. watsoni* se recapturaron dos (28.57%) de los cinco individuos que fueron marcados. La primera recaptura correspondió a una hembra lactante en el mes de febrero y la segunda a una hembra gestante en marzo. De los 228 individuos marcados de *C. perspicillata*, se recapturaron el 10.96% (25). De ellos, el 60.00% fueron machos y el 40.00% hembras. El 28.00% fueron individuos que estuvieron en periodo de reproducción y el mes en que hubo mayor número de recapturas de esta especie fue en la temporada de sequía en el mes de noviembre (28.00%). Cuatro individuos fueron recapturados dos veces y uno más tres veces.

De los 182 individuos que se capturaron de *G. soricina* en la mina y Cerro Huatulco, solo el 1.64% fueron recapturados en la mina. En diciembre se recapturó una hembra y un macho adultos inactivos y en marzo una hembra gestante. Para *M. keaysi* se marcaron cinco individuos en la mina y se recapturó una hembra lactante en junio que fue marcada en marzo.



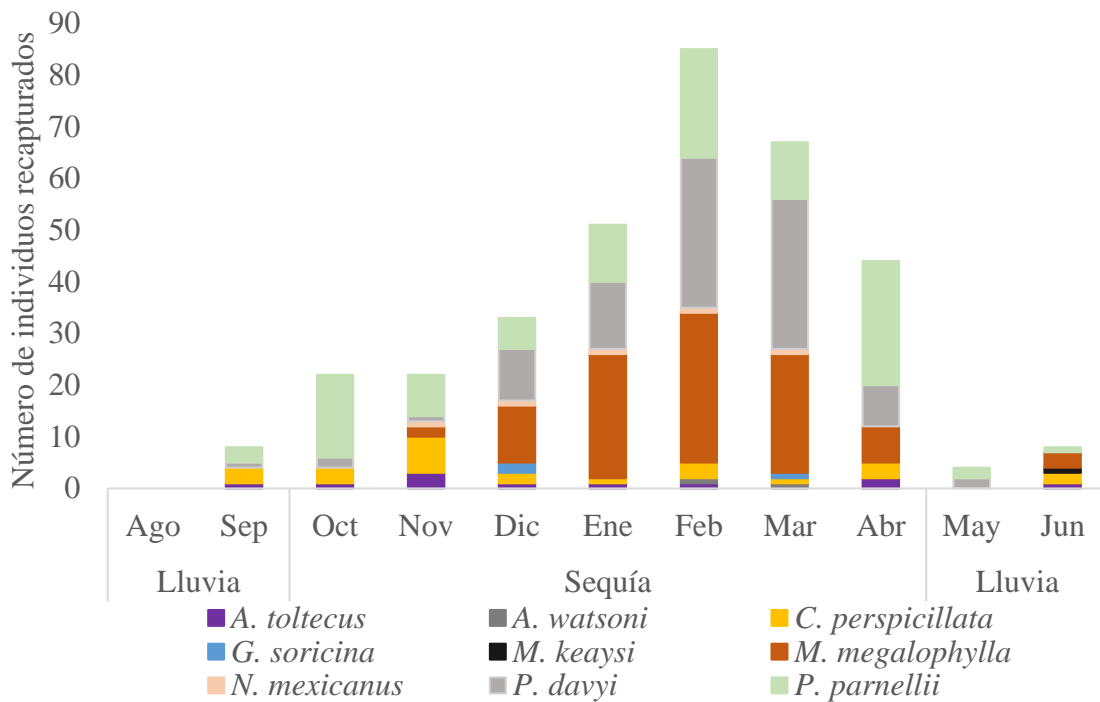


Figura 20. Número de individuos recapturados de nueve especies de murciélagos a lo largo del periodo de muestreo.

Cuadro 11. Numero de capturas y recapturas de las especies que no realizaron movimientos entre refugios. A: Adulto.

Especie	Capturas	Recapturas	% recaptura	Sexo		Edad
				Hembras	Machos	
<i>A. toltecus</i>	76	11	14.47	3	8	A
<i>A. watsoni</i>	7	2	28.57	2	0	A
<i>C. perspicillata</i>	228	25	10.96	10	15	A
<i>G. soricina</i>	182	3	1.64	2	1	A
<i>M. keaysi</i>	6	1	16.66	1	0	A



6.3. Dinámica de ocupación de refugios.

6.3.1. Probabilidad de supervivencia, recaptura y movimiento.

De las 344 recapturas, el 17.15% (59) se registraron en un sitio diferente al sitio de captura. 54 de ellos fueron realizados entre meses distintos y cinco de ellos se presentaron en el mismo periodo de muestreo. Los movimientos se registraron en cuatro especies, la especie que mayor número de movimientos realizó es *P. davyi* con el 57.62% (34), seguida por *P. parnelli* con 18 (30.50%), *M. megalophylla* con el 8.47% (5) y *N. mexicanus* con el 3.38% (2). En cuanto al número de individuos de sexos, 30 han sido machos (tres con actividad reproductiva) y 29 hembras (cinco gestantes y una lactante). Los meses con mayor número de movimientos fueron febrero (25.42%) y marzo (18.64%) (Figura 21).

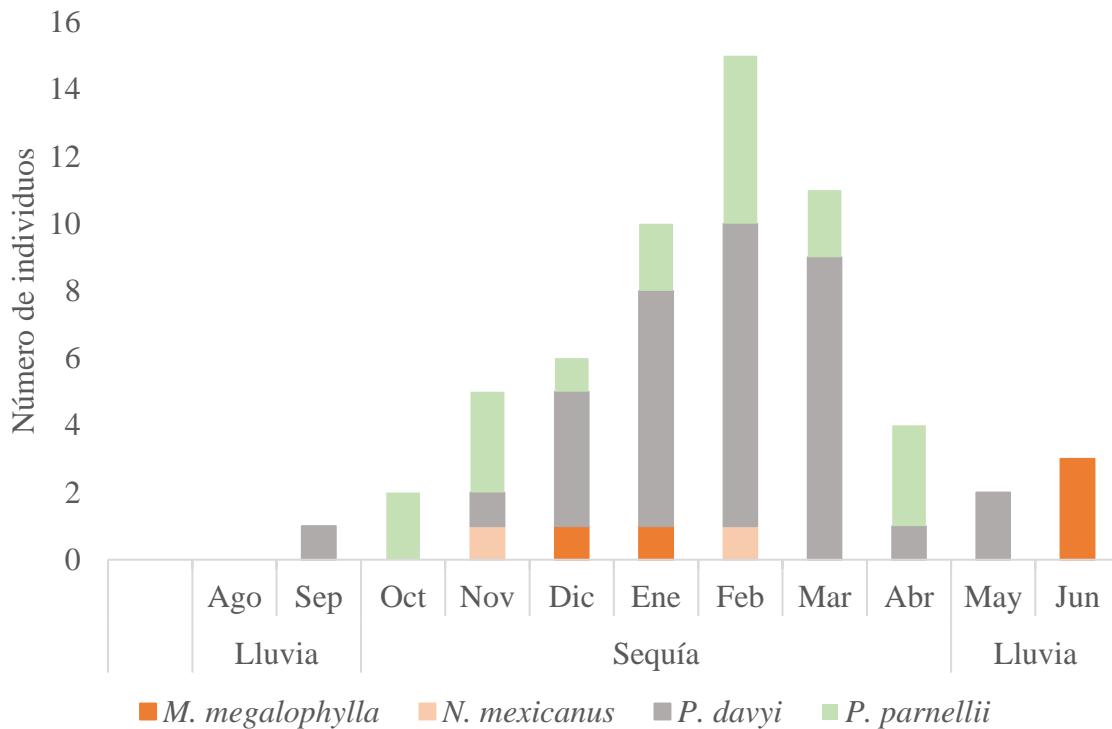


Figura 21. Número de movimientos realizados por cuatro especies de murciélagos a lo largo del periodo de muestreo.



6.3.1.1. *Pteronotus davyi*.

Para esta especie se obtuvo un porcentaje de recaptura de 4.01%. De 95 recapturas, 34 fueron movimientos entre refugios (35.78%) y solo uno fue realizado por un individuo juvenil. La diferencia no fue significativa entre sexos ($t=1.43$, $g.l.=10$, $P=0.181$), el 55.88% fue realizado por machos (17 inactivos y dos con testículos escrotados) y el 44.12% por hembras (13 inactivas y dos gestantes). El 82.35% de los movimientos fueron de organismos que se marcaron en la cueva Cerro Huatulco y recapturados en la cueva El Apanguito, cinco más de manera inversa y uno de la cueva Cerro Huatulco hacia la mina. Los meses en que hubo un mayor número de movimientos fueron febrero y marzo con el 26.47% cada uno (18 movimientos). Tres movimientos no se consideraron para el análisis de modelos ya que fueron realizados en el mismo periodo de muestreo.

De 71 modelos candidatos para la especie, el mejor modelo fue $S_{A(.)}S_{B(.)}S_{C(.)}P_{A(t)}P_{B(.)}P_{C(.)}\Psi_{A-B(t)}\Psi_{A-C(.)}\Psi_{B-A(.)}\Psi_{B-C(.)}\Psi_{C-A(.)}\Psi_{C-B(.)}$, donde la supervivencia es constante en los tres refugios, la probabilidad de captura depende del tiempo en la cueva El Apanguito y es constante en cueva Cerro Huatulco y mina, y donde solo la probabilidad de movimiento El Apanguito-Cerro Huatulco depende del tiempo, en el resto es constante. Este modelo tuvo un valor de AICc de 128.4419, el $\Delta AICc$ fue de 0.0, un peso normalizado de 0.015 e incluye siete parámetros (Anexo 1).

El valor de supervivencia más alto para *P. davyi* es en la cueva El Apanguito (59.30%). La probabilidad de captura en la cueva El Apanguito en la temporada de lluvia es del 100.00% mientras que en sequía es prácticamente cero. La probabilidad más alta de captura en la cueva Cerro Huatulco es en la temporada de lluvia (11.60%). En la mina la probabilidad de captura resultó casi cero. La probabilidad de movimiento más alta se encontró de la cueva Cerro Huatulco hacia la cueva El Apanguito (98.30%) en la temporada de sequía (Cuadro 11).



Cuadro 12. Estimación de los parámetros de supervivencia (S), probabilidad de captura (p) y probabilidad de movimiento entre refugios (Ψ) del mejor modelo (SA(.).SB(.).SC(.).pA(t)pB(.).pC(.). Ψ A-B(t) Ψ A-C(.). Ψ B-A(.). Ψ B-C(.). Ψ C-A(.). Ψ C-B(.)) para *Pteronotus davyi*. A: Cueva El Apanguito. B: Cueva Cerro Huatulco. C: Mina. Ll: Lluvia. Se: Sequía. ES: Error Estándar.

Parámetro	Valor promedio	ES
S _A	0.593	1.29
S _B	0.020	3.42
S _{C Ll}	0.225	959.87
S _{C Se}	0.0001	0.14
p _{A Ll}	1	0
p _{A Se}	0	0
p _{B Ll}	0.116	10.99
p _{B Se}	0.014	5.27
p _C	0	0
Ψ _{A-B, Ll}	0	0
Ψ _{A-B, Se}	0.877	330.59
Ψ _{A-C, Ll}	0.003	21.72
Ψ _{A-C, Se}	0.264	12.74
Ψ _{B-A, Ll}	0.940	155.40
Ψ _{B-A, Se}	0.983	145.75
Ψ _{B-C}	0.084	927.20
Ψ _{C-A, Ll}	0.371	2076
Ψ _{C-A, Se}	0.292	2232
Ψ _{C-B, Ll}	0.227	1000
Ψ _{C-B, Se}	0.005	80.43

6.3.1.2. *Pteronotus parnellii*.

El porcentaje de recaptura para esta especie fue de 5.51%. De 103 recapturas, 18 fueron movimientos entre las tres cuevas y el 94.44% fue realizado por organismos adultos, el 61.11% (11) fue realizado por hembras (tres gestantes, una lactante y siete inactivas) y el 38.89% por machos inactivos. El mes con mayor número de movimientos fue febrero (27.77%). El 38.84% de los movimientos fueron de la cueva Cerro Huatulco hacia la cueva El Apanguito, el 33.33% de la mina hacia la cueva El Apanguito, 11.11% de El Apanguito a la mina, y otro 11.11% a Cerro Huatulco y el 5.55% de Cerro Huatulco a la mina. Un macho inactivo juvenil que fue marcado en marzo en la cueva El Apanguito se recapturó el mismo mes en la cueva Cerro Huatulco, pero por representar un movimiento en el mismo mes de muestreo no se consideró para el análisis de modelos multi-estado.



De 47 modelos candidatos para *P. parnellii*, el mejor fue $S_{A(t)}S_{B(t)}S_{C(t)}p_{A(.)}p_{B(.)}p_{C(.)}\Psi_{A-B(.)}\Psi_{A-C(.)}\Psi_{B-A(.)}\Psi_{B-C(.)}\Psi_{C-A(.)}\Psi_{C-B(.)}$, donde la supervivencia en cada refugio se ve influenciada por el tiempo, mientras que la probabilidad de captura y movimiento se mantienen constantes. El modelo tuvo un valor AICc de 332.0463, el Δ AICc fue de 0.0, el peso normalizado fue 0.03376 e incluye 13 parámetros (Anexo 2).

El valor de supervivencia más alto se encuentra en la cueva El Apanguito en la temporada de lluvia (37.90%). La probabilidad de captura fue constante en los tres refugios y el valor más alto resultó en la cueva El Apanguito (100.00%), siguiéndole la mina con el 68.60%. La probabilidad de movimiento más alta se encontró entre la cueva Cerro Huatulco hacia la cueva El Apanguito (100.00%) en la temporada de lluvia (Cuadro 12).

Cuadro 13. Estimación de los parámetros de supervivencia (S), probabilidad de captura (p) y probabilidad de movimiento entre refugios (Ψ) del mejor modelo ($S_{A(t)}S_{B(t)}S_{C(t)}p_{A(.)}p_{B(.)}p_{C(.)}\Psi_{A-B(.)}\Psi_{A-C(.)}\Psi_{B-A(.)}\Psi_{B-C(.)}\Psi_{C-A(.)}\Psi_{C-B(.)}$) para *Pteronotus parnellii*. A: Cueva El Apanguito. B: Cueva Cerro Huatulco. C: Mina. Ll: Lluvia. Se: Sequía. ES: Error Estándar.

Parámetro	Valor promedio	ES
$S_{A Ll}$	0.379	186.61
$S_{A Se}$	0.008	4.15
$S_{B Ll}$	0.111	0.06
$S_{B Se}$	0	0
$S_{C Ll}$	0.088	36.94
$S_{C Se}$	0	0
p_A	1	0
p_B	0.008	8.27
p_C	0.686	454.22
Ψ_{A-B}	0.707	145.36
Ψ_{A-C}	0.014	21.02
$\Psi_{B-A Ll}$	1	0
$\Psi_{B-A Se}$	0.506	46.93
$\Psi_{B-C Ll}$	0	0
$\Psi_{B-C Se}$	0.075	246.69
$\Psi_{C-A Ll}$	0.644	211.87
$\Psi_{C-A Se}$	0.589	559.93
$\Psi_{C-B Ll}$	0	0
$\Psi_{C-B Se}$	0.313	375.41



6.3.1.3. *Mormoops megalophylla*.

Se obtuvo un porcentaje de recaptura de 11.71%. El 69.69% fueron machos y 39.39% hembras. De 99 individuos recapturados, cinco de ellos fueron movimientos y el 80.00% fueron realizados por individuos adultos. El 80.00% fue realizado por machos (tres inactivos y uno activo). El 80.00% de los movimientos fueron de la cueva El Apanguito hacia la cueva Cerro Huatulco y el 20.00% en la dirección contraria. Un macho activo que fue marcado en enero en la cueva El Apanguito se recapturó el mismo mes en la cueva Cerro Huatulco, pero por representar un movimiento en el mismo mes de muestreo no se consideró para el análisis de modelos.

De 22 modelos candidatos para esta especie, el mejor modelo fue $S_{A(.)}S_{B(.)}p_{A(t)}p_{B(.)}\Psi_{A-B(.)}\Psi_{B-A(.)}$, donde la supervivencia en cueva El Apanguito y Cerro Huatulco es constante, la probabilidad de captura en El Apanguito varía con el tiempo y en Cerro Huatulco es constante y la probabilidad de movimiento es constante en ambos casos. El modelo tuvo un valor AICc de 72.3201, el Δ AICc fue de 0.0, el peso normalizado fue 0.09931 e incluye 5 parámetros (Anexo 3). El valor de supervivencia más alto se encuentra en la cueva El Apanguito (48.30%). La probabilidad de captura más alta es en la cueva El Apanguito (100.00%) en temporada de lluvia. La probabilidad de movimiento más alta se encontró de la cueva El Apanguito hacia la cueva Cerro Huatulco (68.30%) (Cuadro 13).

Cuadro 14. Estimación de los parámetros de supervivencia (S), probabilidad de captura (p) y probabilidad de movimiento (Ψ) entre refugios del mejor modelo ($S_{A(.)}S_{B(.)}p_{A(t)}p_{B(.)}\Psi_{A-B(.)}\Psi_{B-A(.)}$) para *Mormoops megalophylla*. A: Cueva El Apanguito. B: Cueva Cerro Huatulco. Ll: Lluvia. Se: Sequía. ES: Error Estándar.

Parámetro	Valor promedio	ES
S_A	0.483	150.39
S_B	0.55	0
$p_{A\ Ll}$	1	0
$p_{A\ Se}$	0.16	0
p_B	0.012	5.69
Ψ_{A-B}	0.683	98.45
$\Psi_{B-A\ Ll}$	0.405	1698.43
$\Psi_{B-A\ Se}$	0.441	1609.23



6.3.1.4. *Natalus mexicanus*.

Se obtuvo un porcentaje de recaptura de 2.43% y dos correspondieron a movimientos. El primero por una hembra inactiva marcada en la mina y recapturada en la cueva El Apanguito y el segundo también por una hembra inactiva que se movió de Cerro Huatulco hacia cueva El Apanguito.

Se obtuvieron 37 modelos candidatos para esta especie y el mejor modelo fue $S_{A(.)}S_{B(.)}S_{C(.)}p_{A(t)}p_{B(.)}p_{C(.)}\Psi_{A-B(.)}\Psi_{A-C(.)}\Psi_{B-A(t)}\Psi_{B-C(.)}\Psi_{C-A(t)}\Psi_{C-B(t)}$, donde la supervivencia es constante en los tres refugios, la probabilidad de captura en El Apanguito varía con el tiempo y en Cerro Huatulco y la mina es constante, la probabilidad de movimiento de El Apanguito-Cerro Huatulco y Cerro Huatulco-mina son constantes y de Cerro Huatulco hacia El Apanguito, de la mina hacia El Apanguito y de la mina hacia Cerro Huatulco varían con el tiempo. El modelo tuvo un valor AICc de 22.4376, el $\Delta AICc$ fue de 0.0, el peso normalizado fue 0.02703 e incluye cinco parámetros (Anexo 4).

El valor de supervivencia más alto se encuentra en la cueva El Apanguito (77.00%). La probabilidad de captura más alta es en la cueva El Apanguito en lluvias (99.30%). La probabilidad de movimiento más alta se encontró de la mina hacia El Apanguito en la temporada de lluvias (99.40%) (Cuadro 14).



Cuadro 15. Estimación de los parámetros de supervivencia (S), probabilidad de captura (p) y probabilidad de movimiento (Ψ) entre refugios del mejor modelo (SA(.).SB(.).SC(.).pA(t)pB(.).pC(.). Ψ A-B(.). Ψ A-C(.). Ψ B-A(t). Ψ B-C(.). Ψ CA(t). Ψ C-B(t)) para *Natalus mexicanus*. A: Cueva El Apanguito. B: Cueva Cerro Huatulco. C: Mina. Ll: Lluvia. Se: Sequía. ES: Error Estándar.

Parámetro	Valor promedio	ES
S _A	0.770	0
S _B	0.004	0
S _{C Ll}	0.532	0
p _{A Ll}	0.993	0
p _{A Se}	0	0
p _B	0	0
p _C	0	0
Ψ _{A-B}	0.967	0
Ψ _{A-C}	0	10.41
Ψ _{B-A Ll}	0.450	932.12
Ψ _{B-A Se}	0.008	.001
Ψ _{B-C}	0.611	0
Ψ _{C-A Ll}	0.994	933.51
Ψ _{C-A Se}	0.158	1295.89
Ψ _{C-B Ll}	0.257	629.20
Ψ _{C-B Se}	0.239	629.20

6.3.2. Estimación de tamaño poblacional.

Para *P. davyi* el tamaño poblacional estimado más alto se alcanzó en la temporada de sequía en la cueva Cerro Huatulco (41,643 individuos). Para *P. parnellii* el tamaño poblacional estimado más alto se encontró en la cueva Cerro Huatulco (9,250) y el más bajo en la mina (163). Para *M. megalophylla* el valor estimado más alto fue en la cueva El Apanguito en sequía (4,719) y el más bajo en la cueva El Apanguito en lluvias (24). Por último, para *N. mexicanus* se calculó una población estimada de 47 individuos en la cueva El Apanguito en la temporada de lluvia (Cuadro 15).

El valor más alto de individuos estimados se obtuvo en la cueva Cerro Huatulco con 54,913 individuos. En la cueva El Apanguito se estiman 6,663 murciélagos y el valor más bajo se encontró en la mina con 639 individuos estimados.



Cuadro 16. Estimación de tamaño poblacional de las especies de murciélagos que realizaron movimientos entre refugios. p: Probabilidad de captura, N: Tamaño poblacional estimado. A: Cueva El Apanguito. B: Cueva Cerro Huatulco. C: Mina. Ll: Lluvia. Se: Sequía.

Parámetro	Capturas	p	N
<i>Pteronotus davyi</i>			
p _{A Ll}	191	1	191
p _{A Se}	1418	0	0
p _{B Ll}	175	0.116	1,509
p _{B Se}	583	0.014	41,643
p _C	2	0	0
<i>Pteronotus parnellii</i>			
p _A	1682	1	1,682
p _B	74	0.008	9,250
p _C	112	0.686	163
<i>Mormoops megalophylla</i>			
p _{A Ll}	24	1	24
p _{A Se}	755	0.16	4,719
p _B	29	0.012	2,417
<i>Natalus mexicanus</i>			
p _{A Ll}	47	0.993	47
p _{A Se}	152	0	0
p _B	5	0	0
p _C	4	0	0



7. DISCUSIÓN

7.1. Esfuerzo de muestreo y número de especies

El mayor esfuerzo de muestreo fue aplicado en la cueva El Apanguito (432 m²red*hora) con 24 noches de trabajo y se registraron cuatro especies alcanzándose la asíntota que predice el estimador no paramétrico de Jackknife. La asíntota pudo haberse alcanzado debido a las características que presenta la cueva (Figura 9) ya que al poseer una única entrada de diámetro pequeño (1.20 m de alto por 1.15 m de ancho) permitió que la trampa de arpa (1.5 m de ancho por dos metros de alto) pudiera abarcar toda el área de la entrada y así evitar que un menor número de individuos pudiera escapar o evadir la trampa.

En la cueva Cerro Huatulco se aplicó un esfuerzo de 414 m²red*hora, se registraron 12 especies, pero no se alcanzó la asíntota. Esto pudo deberse a dos razones: la primera por las características mismas de la cueva, pero de manera inversa a lo que sucede en la cueva El Apanguito, ya que esta cueva presenta una entrada de mayor tamaño a la de El Apanguito por lo que la trampa de arpa no puede cubrir toda el área de la entrada y los organismos pueden fácilmente evadir la trampa y no ser capturados. La segunda razón sería por la rareza de las especies. En esta cueva el 41.66% de las especies fueron raras por lo que se esperaría que las especies que faltan por registrar son de esta misma clase, ya que se ha reportado que mientras más especies raras presente un sitio, mayor será el número de especies por registrar (López-Gómez y Williams-Linera, 2006).

El menor esfuerzo de muestreo fue aplicado en el túnel de la mina (22 noches, 396 m²red*hora), como se mencionó antes, no fue posible realizar el muestreo en el mes de mayo ya que las lluvias provocaron una cantidad considerable de derrumbes lo que imposibilitó el acceso al sitio. Para el túnel de la mina, se registraron el 90.00% de las especies predichas por el estimador no paramétrico de Jackknife por lo que hay una especie por registrar. Se cree que la especie por añadir en este refugio podría ser *A. jamaicensis*, ya que cuando se hizo la búsqueda de refugios potenciales en el mes de abril de 2016, antes de iniciar el periodo de muestreo formal, se realizó un pequeño muestreo de tres horas para confirmar la presencia de murciélagos en el sitio y se capturaron dos individuos



hembras adultos de *A. jamaicensis*, por lo tanto, dada su baja abundancia en ese momento y su ausencia en el periodo de muestreo formal podría ser una especie rara y que visita la mina de manera ocasional.

7.2. Diversidad alfa

Las 14 especies de murciélagos registradas en este estudio representan el 15.05% de la quiropteroфаuna reportada para el estado de Oaxaca (Santos-Moreno, 2014). Los resultados obtenidos muestran que la cueva Cerro Huatulco y la mina poseen una riqueza de especies^(0D) alta (mayor a siete especies) con 12 y 9 especies, respectivamente. La importancia se pone de relieve ya que solo el 10% de las cuevas en México llegan a albergar seis o más especies de murciélagos (Arita, 1993). Por lo tanto, la riqueza y abundancia observada y estimada en los tres refugios estudiados sugieren una diversidad alta de murciélagos y una importancia elevada para la conservación.

La diferencia en la riqueza de especies en los tres refugios puede ser explicada por varios factores, principalmente por las características propias de cada sitio. Para la cueva Cerro Huatulco, que fue el sitio con la mayor riqueza (12 especies efectivas), características como una configuración estructural más compleja (variedad de formaciones, cavidades, fisuras) en comparación con el resto de los sitios podrían ser entre los factores principal en las diferencias de especies presentes en cada sitio. Una configuración estructural compleja se traduce en una mayor disponibilidad de sitios de percha para las especies debido a las diferencias microclimáticas que se crean en el interior y que hace posible la coexistencia de varias especies (Tuttle y Stevenson, 1982; Hill y Smith, 1984; Torres-Flores *et al.*, 2012). Esta cueva, además, tiene mayor número de cámaras que se refleja en una mayor area disponible y que permite una mejor repartición del espacio por las especies de murciélagos y con ello una menor competencia interespecífica. Un patrón similar ha sido reportado anteriormente por Brunet y Medellín (2001) quienes encontraron una correlación positiva entre la superficie disponible en las cavernas y la riqueza de especies. Estudios que pretendan analizar la correlación entre la riqueza de especies con la complejidad en la configuración estructural de las cuevas podría ayudar apoyar o contrastar los resultados de este estudio.



Por otro lado, la alta riqueza de especies presente en la mina (nueve especies) podría estar influenciada por la disponibilidad de alimento cercana que el sitio ofrece a los murciélagos, ya que es el sitio con la vegetación más conservada alrededor y donde se pudo observar que hay una mayor abundancia de frutos a lo largo del año, lo que explicaría también la alta abundancia de *C. perspicillata*, un murciélago frugívoro que se alimenta principalmente de frutos del género *Piper*, los cuales presentan un periodo de fructificación constante a lo largo del año (Fleming, 1991; Estrada *et al.*, 1993). Otro factor que puede estar influyendo en la presencia de las especies son las fuentes cercanas de agua, ya que este refugio se encuentra inundado a lo largo del año y a unos 100 metros aproximadamente se encuentra un arroyo con corriente de agua casi todo el año. En este sitio, además, se presenta la menor variación de temperatura (min 20°C, max 23.5 °C) a lo largo de los meses. El valor más bajo de diversidad de orden cero se presentó en la cueva El Apanguito (cuatro especies), que presenta las temperaturas y humedad relativa más altas (max 26.5°C, 94%), además tiene menor número cámaras y de tamaño más pequeñas que el resto de los sitios. Lo anterior puede indicar que la riqueza en cada sitio puede estar influenciada por diversos factores, siendo las características estructurales, número de cámaras y área disponible como las principales.

La familia mejor representada en la mina y cueva Cerro Huatulco fueron los filostómidos con el 55.55% y 50.00% respectivamente, siguiéndole los mormópidos con el 22.22% y 33.33% respectivamente y en menor porcentaje estuvieron presentes las familias Natalidae, Emballonuridae y Vespertilionidae. La asociación entre estas familias compartiendo el mismo sitio en un tiempo determinado ha sido observado anteriormente (Bateman y Vaughan, 1974; Escalona-Segura *et al.*, 2002; Vásquez-Pérez *et al.*, 2010; Torres-Flores *et al.*, 2012).

Por otro lado, en la cueva El Apanguito el 75.00% de las especies son mormópidos y el 25.00% natálidos. Patrones similares han sido observados en otras cuevas del país (Bateman y Vaugghan, 1974, Arita y Vargas, 1995; Escalona-Segura *et al.*, 2002; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010; Torres Flores *et al.*, 2012). Estos patrones podrían deberse



a los requerimientos especiales de las especies, ya que la selección de refugios depende de varios factores. Aunque se ha mencionado a la temperatura, humedad y flujo de aire como los de mayor influencia (Briggler y Prather, 2003; Ávila-Flores y Medellín, 2004; Glover y Altringham, 2008), los resultados del presente estudio parecen dirigirse más hacia las características (configuración estructural compleja, número de cámaras y área disponible) de los sitios y que hace que los murciélagos prefieran unas más que otras. Aunque factores como la temperatura, humedad y flujo de aire pueden estar relacionadas directamente con la presencia y abundancia de las especies en los refugios estudiados sería necesario llevar a cabo una medición más sistemática a lo largo del año de estos parámetros para corroborar si el patrón se cumple o difiere de lo reportado en otros estudios (Tuttle y Stevenson, 1982; Kunz, 1982; Hill y Smith, 1984; Briggler y Prather, 2003; Glover y Altringham, 2008).

Otro factor a tomar en cuenta es que las especies de mormópidos y natálidos presentes en la cueva El Apanguito son especies cavernícolas estrictas y gregarias, por lo que pueden llegar a formar colonias grandes de miles de individuos y de estar presentes otras especies de murciélagos como *A. toltecus*, *A. watsoni*, *A. jamaicensis*, *C. perspicillata* que se refugian en cuevas, pero no forman colonias tan grandes (Goodwin y Grenhall, 1961; Tuttle, 1976; Fleming *et al.*, 1972) comparadas con los mormópidos, habría una fuerte presión de competencia y los organismos serían desplazados. Otra razón de la coexistencia de estas especies son las diferencias en la dieta. Aunque todas son especies insectívoras y que indica una alta interacción entre las especies en la búsqueda y obtención de alimento, factores como la especificidad en sus dietas, estrategias y tamaño de área de forrajeo podrían explicar cómo las especies pueden coexistir en un tiempo determinado. De acuerdo con la similitud en tamaños, la competencia sería más fuerte entre *P. parnellii* y *M. megalophylla* y entre *P. davyi* y *N. mexicanus*, esta diferencia en tamaños limitaría el tamaño de presas a la cual cada una puede acceder por lo que *P. davyi* y *N. mexicanus* se alimentan de insectos de menor tamaño comparados con los que consume *P. parnellii* y *M. megalophylla*. Las diferencias en las llamadas de ecolocación entre *P. parnellii* y *M. megalophylla* también difieren lo cual podría indicar que ambas especies forrajeen en sitios diferentes, por ejemplo *P. parnellii* forrajea en espacios con muchos obstáculos



(Neuweiler, 2000) mientras que *M. megalophylla* lo hace en corredores, brechas, entre dosel y cerca de peñascos (Torres-Flores *et al.*, 2012). Lo anterior se refleja en las dietas de cada especie, ya que *M. megalophylla* se alimenta de lepidópteros (polillas), dermápteros (tijerillas), coleópteros (escarabajos) y dípteros (moscas y mosquitos) mientras que *P. parnellii* es altamente selectivo en especies de lepidópteros y coleópteros (Boada *et al.*, 2003). Por otro lado, aunque *P. davyi* y *N. mexicanus* son especies de menor tamaño comparadas con *P. parnellii* y *M. megalophylla*, existen diferencias entre ellas, *N. mexicanus* es considerada una especie muy pequeña no llegando a sobrepasar una masa corporal de 5 gramos mientras que *P. davyi* puede llegar a pesar hasta 10 gramos, lo que podría indicar que *N. mexicanus* se alimenta de presas de menor tamaño que *P. davyi*. Además, ambas especies forrajean en sitios distintos, por ejemplo *P. davyi* utiliza sitios abiertos, debajo del dosel, en corredores, brechas, margen de vegetación y cerca de cuerpos de agua por lo que caza insectos aéreos que cazan en pleno vuelo mientras que *N. mexicanus* tienen un vuelo más lento, forrajea entre la vegetación y es probable que se alimente de insectos de sustrato o insectos aéreos de poca movilidad (Bateman y Vaughan, 1974; O-Farell y Miller, 1997; Torres-Flores *et al.*, 2012). Por lo anterior, factores como la especialización en la alimentación, estrategias y tamaño de área de forrajeo podrían explicar cómo las especies pueden coexistir en un tiempo determinado minimizando la competencia interespecífica (Kalko, 1998).

Debido a las diferencias encontradas en la diversidad alfa de orden cero (0D), uno (1D) y dos (2D), se puede inferir que la diversidad en los refugios está determinada por diversos factores y que se debe principalmente a las diferencias que presentan los tres sitios, desde las características mismas de los refugios, las diferencias en altitud, temperatura, tipo de vegetación y el grado de intervención humana como se ha mencionado anteriormente. La alta diversidad de orden uno y dos en la mina indica que las especies comunes tienen una mayor equidad en sus abundancias en comparación con la cueva Cerro Huatulco y El Apanguito. Por otro lado, la baja diversidad observada en la cueva Cerro Huatulco se debe a que en esta cueva se encontró una especie altamente dominante (*P. davyi*) que representó el 78.95% de las capturas totales en el sitio a lo largo del periodo de muestreo, valor que



además se vió reflejado en el alto grado de inequidad (7.61) comparado con el resto de los sitios (2.40 en la cueva mina y 1.32 en la cueva Cerro Huatulco).

El número de capturas en cada sitio (cueva El Apanguito 73.78% de los organismos, cueva Cerro Huatulco 16.45% y mina 9.78%) presentó variaciones a lo largo del año. Si bien esta variación está dada por los cambios en las abundancias de las especies, hay otros factores que podrían estar influyendo en el número de capturas, entre ellos, los meteorológicos y antropogénicos. Se ha reportado que la precipitación fluvial afecta negativamente en la actividad de los murciélagos (Erkert, 1982; Erickson y West, 2002). En este estudio, las abundancias más bajas se presentaron en mayo y junio en la mina y cueva Cerro Huatulco que coincidió con la presencia de lluvia en los días de muestreo por lo que la lluvia parece ser un factor que determina, o al menos, limita el número de capturas y como consecuencia el número de recapturas.

Es probable que los bajos niveles de captura en la mina en los meses de diciembre a febrero se debieron al disturbio humano ya que en esos meses se estuvieron realizando trabajos en el interior del túnel de la mina por parte de la empresa minera lo que ocasionó que los murciélagos se movieran a otros túneles cercanos durante esos meses pero que regresaron en el mes de abril cuando comenzaron los apareamientos por parte de varias especies, lo cual se vió reflejado con el incremento de casi cuatro veces más la abundancia que en los meses cuando hubo perturbación. Por su parte, en la cueva El Apanguito en los meses de julio y agosto se presentaron bajas abundancias que pudieron ser consecuencia también de disturbio humano ya que en esos meses se observaron indicios de extracción de guano en el interior de la cueva, además, cabe mencionar que un posible efecto a este tipo de perturbación es que los murciélagos retrasen la hora de salida del refugio, ya que en esos meses la salida de los organismos fue casi dos horas después (20:35 pm) de la hora a la que regularmente salían de la cueva (18:40-18:50 pm). Por lo que los organismos podrían haber esperado una menor iluminación que representaría un menor grado de depredación, al menos, por los humanos. Sin embargo, esta observación no puede asegurar que exista un efecto directo por lo que tendrían que realizarse estudios a largo plazo para corroborar las observaciones. En la cueva Cerro Huatulco, en octubre y enero también se observaron



indicios de extracción de guano y realización de rituales (presencia de llantas quemadas, botes de plástico y veladoras), factores que pudieron influenciar en las bajas abundancias de las especies en esos meses. Se ha documentado que el disturbio humano representa uno de los factores más importantes en la disminución de las poblaciones de los murciélagos que habitan cuevas (McCracken, 1989), lo cual coincide con los resultados obtenidos en este estudio.

Las altas abundancias *P. davyi* y *P. parnellii* en la cueva El Apanguito y Cerro Huatulco no es algo raro de observar si se considera que son especies cavernícolas estrictas que pueden llegar a formar colonias de miles de individuos (Villa, 1967; Medellín y López-Forment, 1986; Torres-Flores *et al.*, 2012). La alta abundancia de *P. davyi* concuerda con otros reportes donde se menciona que con frecuencia es una de las especies más abundantes y rara vez se refugia solo en los sitios que ocupa (Villa, 1967; Bateman y Vaughan, 1974; Adams, 1989; Torres-Flores *et al.*, 2012). En ambos refugios, los mormópidos representaron entre el 90.00% y 95.37% de las capturas, formando colonias relativamente grandes (mayor a 1000 individuos). Esta asociación de mormópidos ha sido encontrada anteriormente en algunas cuevas y minas de México (Bateman y Vaughan, 1974; Arita, 1993; Arita y Vargas, 1995; Escalona-Segura *et al.*, 2002). Algo que si es raro de observar es que *P. parnellii* y *P. davyi* no sean las más abundantes en la mina, lo cual puede deberse a factores ambientales como la temperatura y abundancia de alimento. Diversos estudios han coincidido que los mormópidos tienen preferencia por utilizar refugios donde las temperaturas llegan a ser mayores a 30 °C, presentan entradas reducidas en sentido horizontal al nivel del suelo las cuales restringen el flujo del aire (Arita y Vargas, 1995; Martino *et al.*, 1997), características que no se cumplen en la mina (temperatura máx. 23.5 °C, entrada reducida al nivel del suelo pero con gran cantidad de agua a lo largo del año, flujo de aire no restringido) y que explicarían porque los mormópidos no forman grandes colonias de miles de individuos en la mina. Otro factor para tomar en cuenta es la disponibilidad de alimento en la mina, si la cantidad de insectos no es abundante en los alrededores no podría abastecer la demanda de alimento por colonias más grandes de insectívoros por lo que podrían ocupar la mina para refugiarse, pero tendrían que desplazarse a mayor distancia para forrajear lo que implica un mayor



gasto de energía para los organismos. Probablemente por ello la colonia de *P. parnellii* no llega a ser tan grande (115 individuos) como en la cueva El Apanguito (más de 1,000 individuos). Estudios enfocados en conocer la relación entre la abundancia de alimentos a lo largo del año y abundancia de murciélagos serviría para esclarecer esta especulación.

En la mina, las especies más abundantes fueron *C. perspicillata* (39.82%) y *G. soricina* (22.80%). Las altas capturas de *C. perspicillata* podrían deberse a factores como la disponibilidad de alimento que el sitio le ofrece a la especie, si consideramos que el elemento principal y de mayor importancia en su dieta son frutos del género *Piper* y *Solanum*, los cuales presentan un periodo de fructificación constante a lo largo del año (Fleming, 1991; Estrada *et al.*, 1993), lo que le permite a la especie utilizar la mina como refugio principal sin tener que trasladarse a otros sitios. Por otra parte, se sabe que *G. soricina* utiliza cuevas como refugio alternativo y pueden llegar a encontrarse colonias de hasta 2,000 individuos (Arita, 1993; Hall y Dalquest, 1963), en la mina no supera los 150 individuos, pero se presenta como la segunda especie más abundante, además, a menudo se encuentra asociado a un elevado número de especies de mormópidos y filostómidos (Álvarez *et al.*, 1991; Arita y Vargas, 1995; Vásquez-Pérez *et al.*, 2010; Torres-Flores *et al.*, 2012), patrón que coincide con lo observado en el presente estudio.

7.3. Diversidad beta

Los índices de similitud utilizados difieron en los resultados, ya que la mayor similitud en el índice de Jaccard se presentó entre la mina y la cueva Cerro Huatulco (0.50), mientras que en el índice de Morisita-Horn la mayor similitud se encontró entre las cuevas El Apanguito y Cerro Huatulco (0.68). Las diferencias en los resultados entre los dos índices podrían deberse al tipo de datos que utiliza cada uno. Por ejemplo, el índice de Jaccard utiliza datos de tipo cualitativo, es decir, toma en cuenta la presencia o ausencia de especies, mientras que el índice de Morisita-Horn ocupa datos de tipo cuantitativo (abundancia de cada especie, medida como número de individuos) por lo que es este último índice es sensible a la abundancia de la especie más abundante (Wilson y Schmida, 1984; Marrugan, 1988), si tomamos en cuenta este criterio, eso explicaría porque en el índice de Morisita-Horn la mayor similitud se encuentra entre los sitios donde



la abundancia de la especie más abundante es similar (*P. davyi* con 1,609 individuos en la cueva El Apanguito y 758 en la cueva Cerro Huatulco) y en el índice de Jaccard que solo toma la presencia o ausencia de especies en los sitios se presenta entre la mina y cueva Cerro Huatulco (0.50). Se ha mencionado que de las técnicas para determinar similitud, las de tipo cuantitativo han resultado más satisfactorias que las de tipo cualitativo (Marrugan, 1988), sin embargo, cuando se cuenta con datos tanto de presencia/ausencia como de abundancia, es importante utilizar ambas técnicas ya que los patrones obtenidos no siempre pueden ser los mismos, como es el caso de este estudio.

Las especies *P. parnellii*, *P. davyi* y *N. mexicanus* se encuentran presentes en los tres refugios, aunque sus abundancias y presencia en los tres refugios fueron variables a lo largo del año, mientras que *A. jamaicensis*, *D. rotundus*, *P. personatus* y *B. plicata* son especies exclusivas de Cerro Huatulco y *A. watsoni* y *M. keaysi* se encuentran solamente en la mina. La presencia exclusiva de las especies antes mencionadas está influenciada por diversos factores siendo específicos para cada especie.

Se sabe que *A. jamaicensis* puede refugiarse en cuevas, pero esta especie es de tipo generalista para seleccionar los sitios que habita pues también se le puede encontrar descansando en el follaje de árboles, agujeros de troncos, edificios abandonados y túneles (Goodwin y Grenhall, 1961; Ortega y Castro-Arellano, 2001), por lo cual su presencia temporal en la cueva Cerro Huatulco y bajas abundancias llegando a representar solo el 1.77% de los individuos en la cueva en los meses de mayo, junio y julio podría deberse a que esta especie se refugia en otros sitios alternos. Este patrón difiere al encontrado por Tlapaya-Romero *et al.* (2015) donde *A. jamaicensis* fue la especie más abundante y altamente dominante en la comunidad. Se ha mencionado que las hembras utilizan las cuevas en mayor grado que los machos (Kunz *et al.*, 1983; Morrison, 1979; Morrison y Morrison, 1981), patrón que coincide con los resultados obtenidos en este estudio.

La exclusividad *D. rotundus* en la cueva Cerro Huatulco puede estar influenciada por el tipo de alimentación de la especie, que consisten básicamente en la sangre de ganado bovino (Goodwin y Grenhall, 1961; Villa, 1966; Suzán, 2005), por lo que generalmente



se refugia en sitios cercanos a potreros o donde se practica ganadería bovina extensiva, actividad que no se practica en los alrededores de la mina por lo que sería poco probable registrarlo en este sitio. Otro factor que puede influir en la presencia de esta especie en los refugios es su preferencia por sitios con poca variación de temperatura y humedad. Los resultados mostraron que la mayor variación de estos parámetros sucede en la cueva El Apanguito, con temperaturas que van de 21 °C a 26.5°C a lo largo del año, lo que podría explicar la ausencia de la especie en esta cueva y aunque en este sitio si se practica la ganadería en los alrededores, su presencia en la cueva El Apanguito representaría una fuerte competencia con los mormópidos y natálidos por lo que tiene que refugiarse en otros sitios alternos. Se sabe que *D. rotundus* prefiere refugiarse en sitios oscuros y en la parte intermedia de las cuevas (Ceballos y Oliva, 2005; Torres-Flores *et al.*, 2012), patrón que difiere al observado en este estudio, donde se observaron colonias tanto en las cámaras internas que son más oscuras como en las cavidades acampanadas en la entrada de la cueva con grupos de 2-5 individuos. Lo anterior puede inferir dos cosas, la primera es la competencia por el espacio en el interior de las cámaras por especies con mayor abundancia que la desplaza a la entrada de la cueva donde hay abundancia de cavidades acampanadas que al presentar una profundidad aproximadamente de un metro por 20-50 cm de ancho las convierte en sitios de percha que *D. rotundus* puede aprovechar, o, la segunda es, que las características de las cavidades acampanadas mencionadas anteriormente representen un microhábitat ideal para la especie que la haga preferir percharse en la entrada y no en la parte media como comúnmente se ha registrado. Estudios con mayor profundidad en el comportamiento de esta especie podrían ayudar a corroborar o refutar estas hipótesis.

La exclusividad de *P. personatus* en la Cueva Cerro Huatulco se debe a la altitud en que se le puede encontrar. Aunque es una especie que se distribuye desde el sur del estado de Sonora en México, hasta la costa atlántica en Brasil (De la Torre y Medellín, 2010) no se le ha registrado más allá de los 400 msnm (Handley, 1976), dado que la cueva El Apanguito y la mina se encuentra a 695 y por arriba de los 1,000 msnm respectivamente, la probabilidad de registrarlo en estos sitios es baja. Se sabe que esta especie junto con *P. davyi* es con frecuencia una de las más abundantes en los refugios que ocupa llegando a



formar colonias de miles de individuos (Villa, 1967; Torres-Flores *et al.*, 2012), sin embargo, este patrón difiere al encontrado en este estudio ya que representa a una de las especies raras en Cerro Huatulco y que visita la cueva solo de manera ocasional. Una respuesta a esta rareza puede ser la disponibilidad de otros refugios en altitudes más bajas donde sus abundancias pueden ser mayores (Handley, 1976).

Si bien *B. plicata* se refugia en cuevas también puede utilizar otros sitios como minas abandonadas, túneles, debajo de los puentes, alcantarillas, oquedades de árboles, huecos de árboles, peñascos, grietas (Alvarez, 1968; Starrett y Casebeer, 1968; Ramírez-Pulido *et al.*, 1977; Arrollo-Cabrales y Jones, 1988) y en algunos casos casas habitadas (Obs. Pers.) y puede llegar a formar colonias de hasta 2,000 individuos (López-Forment, 1981; Bradbury y Veherencamp, 1976), en este estudio su abundancia fue baja y su presencia en la cueva Cerro Huatulco fue ocasional. Este patrón es similar con el obtenido por Torres-Flores *et al.* (2012), donde representó apenas el 0.11% de las capturas. Debido a las observaciones realizadas de un grupo de 15 individuos aproximadamente que ocupa una casa como sitio de descanso nocturno indica que sus colonias descansan en el día en sitios aledaños a la zona de estudio. Otro factor que explicaría la baja abundancia de esta especie en el sitio es su sensibilidad al disturbio humano, de ahí que la cueva no sea un lugar ideal para el establecimiento de colonias grandes. Los resultados para esta especie pudieron verse sesgados por los hábitos de percha, ya que esta especie se le suele encontrar en la entrada de las cuevas donde hay mucha luz (Arroyo-Cabrales y Jones, 1988; Ávila Flores y Medellín, 2004), comportamiento que pudo ser corroborado en la cueva, observándose individuos descansando a una altura de ocho-diez metros en la entrada de la cueva pero como la trampa de arpa era colocada justo por debajo de donde se encontraban perchados los individuos por lo que pudieron no ser capturados más que las especies que descansan en áreas más profundas de la cueva.

La presencia ocasional en la mina por parte de *A. watsoni* puede deberse a que esta especie utiliza cuevas solo como refugio alternativo (Arita, 1993) ya que esta especie se refugia principalmente en tiendas hechas con hojas de plantas (Stoner, 2000; Gutiérrez-Sanabria, 2015), además de que es considerado como una especie rara a lo largo de su distribución



(Davis y Rusell, 1954). Debido a las capturas que se realizaron de la especie con frutos de *Ficus* podría indicar que la especie utiliza la mina solo para alimentarse durante la noche, pero no la usa como refugio de descanso diurno.

De esta manera, la presencia de las especies en ciertos refugios puede estar determinada por diversos factores específicos para cada especie, resaltando la amplitud de sitios que algunas de ellas tienen para refugiarse, así como la disponibilidad de alimento en el caso de *D. rotundus* y a la altitud a la que se distribuyen como ocurre en *B. plicata*.

7.4. Actividad reproductiva

La actividad reproductiva de los murciélagos parece estar sincronizada con la abundancia de recursos alimentarios, con la fructificación y una mayor abundancia de insectos, por lo que la precipitación parece ser factor principal que favorece el inicio de los periodos reproductivos de las especies de murciélagos neotropicales. Esta estrategia reproductiva es común tanto en especies que basan su dieta en frutos como en insectos (Bradbury y Veherencamp, 1976; Cummin y Bernard, 1977; Racey, 1982; Racey y Entwistle, 2000), lo cual se demuestra con los resultados obtenidos en el presente estudio, en el que el ciclo reproductivo comienza a finales de la temporada de sequía con los apareamientos y gestación para que los nacimientos de las crías ocurran con el inicio de la temporada de lluvia, donde la hembras lactantes requieren una mayor cantidad de energía por lo que tienen que forrajear alimentarse más intensamente y así satisfagan la demanda de energía para favorecer el desarrollo e independencia de los organismos juveniles después del destete, lo que se traduce en una mayor probabilidad de supervivencia para las crías (Racey, 1982; Dinerstein, 1986; Fleming *et al.*, 1972; Estrada y Coates-Estrada, 2001). En este estudio la mayor abundancia para las especies insectívoras fue en la temporada de lluvias en mayo, junio, julio y agosto. La influencia por la estacionalidad no esta tan marcada en los filostómidos como *G. soricina* y *C. perspicillata* debido al patrón de reproducción que muestran estas especies en donde se registraron individuos reproductivos la mayor parte del año con picos de reproducción tanto en la temporada de lluvia como en sequía. Este patrón ha sido reconocido en otros estudios (Fleming *et al.*, 1972; Ramírez-Pulido *et al.*, 1993), aunque los picos de reproducción podrían ocurrir solo



en la temporada de sequía (Zortea, 2003) lo que indica que estas especies tienen una amplia capacidad adaptativa para ajustar sus ciclos reproductivos, que podría deberse en parte, por el tipo de alimentación generalista (dieta basada en néctar y polen pero puede ser complementada con frutos e insectos) en el caso de *G. soricina* (Gardner, 1977) y a la disponibilidad de frutos de *Piper* a lo largo del año (Fleming, 1991; Estrada *et al.*, 1993) para *C. perspicillata*.

El alto porcentaje de especies que presentaron actividad reproductiva a lo largo del año en la mina (77.77%) y en la cueva Cerro Huatulco (50.00%), pone de manifiesto la importancia de estos refugios como sitio de apareamiento, maternidad y en menor grado, de lactancia, aunque los cambios más evidentes en la dinámica poblacional de las especies se presentaron en la cueva El Apanguito, donde se observó la formación de colonias de maternidad de miles de hembras y segregación de sexos en algunas especies. *P. parnellii* utiliza la cueva El Apanguito de manera permanente, patrón que se ha observado con anterioridad en otros estudios (Vásquez-Pérez *et al.*, 2010; Torres-Flores *et al.*, 2012; García *et al.*, 2015). Los apareamientos para esta especie suceden entre noviembre y enero, mismo mes en que inicia la gestación y las hembras comienzan a dominar el refugio en el mes de abril, llegando a representar el 90% de los individuos presentes en la cueva, el resto de las hembras pertenecieron a *P. davyi* y *N. mexicanus*. En ese mismo mes se forman colonias de maternidad para completar la gestación y la crianza mientras que los machos abandonan la cueva por completo mostrándose así una segregación de sexos en este periodo, resultado que coincide con otros estudios para esta especie (Bateman y Vaughan, 1974; Bradbury, 1977; Torres-Flores *et al.*, 2012) y donde se menciona que los machos llegan a formar colonias en cuevas cercanas a las colonias de maternidad y que vuelven a reunirse con las hembras una vez que suceden los nacimientos. Torres-Flores *et al.* (2012) mencionan que una explicación de la segregación sexual se debe a que las hembras son menos tolerantes hacia los machos en la temporada de reproducción, mecanismo para disminuir la competencia intraespecífica por el espacio y el alimento. Aunque este comportamiento pudo ser observado en este trabajo. Estudios a largo plazo podrán ayudar a corroborar si el patrón se cumple a través del tiempo.



Para *M. megalophylla*, la actividad reproductiva está relacionada con la sequía, donde al inicio de la temporada machos y hembras se reúnen en la cueva El Apanguito para llevar a cabo los apareamientos y la gestación, pero a partir de mayo la colonia abandona totalmente el refugio y se mueve a otros sitios alternos para llevar a cabo los nacimientos y la lactancia. Dado que algunos individuos machos marcados en la cueva El Apanguito pudieron ser recapturados en la cueva Cerro Huatulco en los meses de mayo y junio y que además la colonia en esta última cueva se encuentra conformada exclusivamente de machos se podría inferir que la especie puede llegar a presentar segregación de sexos durante la lactancia ya que este comportamiento ha sido reportado para la especie en otros lugares (Bonaccorso *et al.*, 1992; Boada *et al.*, 2003), mientras que en selvas secas se ha observado que la especie no llega a abandonar totalmente el refugio y es utilizado principalmente para el apareamiento (Torres-Flores *et al.*, 2012), lo cual indica un ajuste en las estrategias reproductivas de acuerdo al hábitat, a la disponibilidad de alimento o también por la competencia con especies más abundantes tal como mencionan Torres-Flores *et al.* (2012) al proponer que cuando la especie más abundante en la cueva comienza su periodo reproductivo ocupa mayor área de percha y desplaza a otras especies, cuyas abundancias disminuyen drásticamente. Si *P. parnellii* abandonara la cueva después de los apareamientos, el área de percha sería utilizado inmediatamente por especies con menor abundancia. Como eso no sucede, las especies como *M. megalophylla* y *N. mexicanus* se ven obligadas a abandonar la cueva para llevar a cabo los nacimientos y lactancia en otros refugios alternos. Estudios enfocados en la reproducción de esta especie podrían ayudar a comprender mejor lo que sucede una vez que la colonia abandona el refugio y porque el abandono sucede en tiempos distintos en base a lo reportado por este y otros estudios.

Pteronotus davyi también utiliza la cueva para reproducción, apareamiento y en menor medida para la crianza, patrón que coincide con Torres-Flores *et al.* (2012). Por su parte, *N. mexicanus* utiliza la cueva El Apanguito como sitio de descanso y gestación principalmente, la ausencia de machos con testículos escrotados indica que los apareamientos y la lactancia suceden en otro sitio, ya que en mayo la colonia abandona la cueva y permanecen solo unas cuantas hembras lactantes. Debido a que no se mostraron



diferencias significativas en cuanto al número de hembras y machos a lo largo del año, la especie no muestra segregación sexual en la cueva. Aunque este comportamiento si ha sido observado en cuevas durante la gestación y la lactancia (Torres-Flores *et al.*, 2012), sería necesario ubicar las cuevas que ocupa la especie durante la gestación y lactancia para corroborar este comportamiento y conocer que factores influyen para que pueda ocupar un sitio para la gestación y lactancia.

7.5. Gremios tróficos

Debido al número de especies (50.00%), la alta abundancia de individuos (90.78%) y la representatividad de biomasa (89.07%) del gremio trófico de los insectívoros, es necesario resaltar la importancia de este grupo por las funciones ecosistémicas que cumplen, al tener un control sobre las plagas, principalmente a las poblaciones de lepidópteros, coleópteros, homópteros y hemípteros (McNab, 1982; Palmeirim y Rodrigues, 1991) que atacan a los cultivos causando grandes pérdidas económicas. Por ejemplo, *Tadarida brasiliensis* al alimentarse de polillas que son plagas de cultivos de algodón y maíz en México y Estados Unidos que causan pérdidas millonarias a la agricultura representan un aliado para la economía (Gándara *et al.*, 2006). Algunas especies insectívoras llegan a consumir entre el 50% y 150% de su peso corporal cada noche (Hutson *et al.*, 2001). Estos murciélagos también proporcionan beneficios económicos, al disminuir el uso de plaguicidas, sociales y de salud, al consumir especies que son vectores de diversas enfermedades.

Por otro lado, el alto traslape de especies de acuerdo con su masa corporal y gremio trófico en especies insectívoras que pesan entre seis y 10 gramos (*B. plicata*, *M. keaysi*, *P. davyi* y *P. personatus*) podría indicar una fuerte competencia por el alimento entre estas especies (McNab, 1971), sobre todo en la cueva Cerro Huatulco (donde tres de las cuatro especies se encuentran presentes), sin embargo, existen diferencias que permiten minimizar o evitar la competencia. En primera, la diferencia en las abundancias temporales entre ellas (unos cuantos individuos en *B. plicata*, *M. keaysi* y *P. personatus* y miles para *P. davyi*) hace que la competencia por el alimento se minimice notablemente. Además, aunque son especies ecomorfológicamente similares (pueden acceder al mismo tamaño de presas similares), diferencias en la preferencia por el uso de hábitats y actividad de forrajeo en



áreas más abiertas podrían disminuir aún más la competencia y permitiría una mejor repartición del alimento y del espacio tal como ha sido mencionado en otros estudios (Bradbury y Vehrencamp, 1976; O'Farrell y Miller, 1997; Schnitzler y Kalko, 2001; Villa y Cervantes, 2003; Torres-Flores *et al.*, 2012).

7.6. Recaptura.

El porcentaje de recaptura que se obtuvo de 7.11% (344) fue relativamente bajo, aunque se encuentra dentro del rango que ha reportado en otros estudios (Ramírez-Pulido y Armella, 1987; Cruz-Lara *et al.*, 2004; García-García *et al.*, 2010) e indica el constante movimiento de los organismos entre sitios, algunos no incluidos entre los refugios considerados en este estudio. Se ha mencionado que tasas altas de recaptura (mayores al 15%) sugieren áreas de alimentación limitadas y una alta fidelidad hacia los refugios (Griffin, 1970; Trajano, 1996; Fleming, 1988; O'Donell, 2001; Vonhof y Fenton, 2004). En este estudio solo para *A. toltecus* se obtuvieron tasas de recaptura cercanas a 15%, lo que indicaría que esta especie presenta áreas de alimentación limitadas y que, además, dado que no se registraron movimientos entre los refugios estudiados, guarda fidelidad hacia la mina. Se esperaría que a un mayor número de individuos marcados aumentaría la probabilidad de recaptura bajo el supuesto de que los organismos permanezcan en el mismo sitio donde fueron marcados, pero este patrón no pudo observarse en este estudio. Sin embargo, dado que el mayor número de recapturas ocurrió en la temporada de sequía en los meses de febrero (24.70%) y marzo (19.47%), la precipitación parece ser el factor que más influye, determina, o al menos limita el número de recapturas. Este factor ha sido reportado con anterioridad por García-García *et al.* (2010).

Para *C. perspicillata* se obtuvo un porcentaje de recaptura de 10.96%, un porcentaje mayor al obtenido por Trajano (1996) (6.12%) pero menor al observado por Bianconi *et al.* (2006) para esta especie. Las dobles y triples recapturas de algunos individuos de esta especie muestran que algunos individuos podrían utilizar la mina a lo largo de todo el año, como es el caso de la hembra que fue marcada en julio de 2016, se recapturo gestante en febrero y poslactante en junio de 2017. La permanencia de la especie por largos periodos de tiempo en un solo refugio puede ser debido a una abundancia constante de especies del



género *Piper*, alimento principal en su dieta, por lo que no necesita moverse a grandes distancias o entre diferentes sitios para encontrar alimento (Bernard y Fenton, 2003; Bianconi *et al.*, 2006). Para *G. soricina* se obtuvo un porcentaje de recaptura de 1.64%, un resultado bastante bajo comparado con el observado por Ramírez-Pulido y Armella (1987) en Guerrero (11.60%) y Torres-Flores *et al.* (2012) en Colima (4.10%), aunque debido a que la especie estuvo presente a lo largo del periodo de muestreo se le consideró como una especie fiel a la cueva. Debido a que *G. soricina* permaneció en la mina de septiembre a abril y en la cueva cerro Huatulco solo en algunos meses (julio-diciembre, abril y mayo) se considera una especie poco fiel a los sitios.

Por lo tanto, un factor importante que podría estar influyendo en las tasas de recaptura es el ámbito hogareño que cada especie presenta, ya que especies con ámbito hogareño amplio se mueven en un mayor número de sitios y por tanto la probabilidad de ser recapturado es menor que la de especies que presentan un ámbito hogareño más reducido (Griffin, 1970; O'Donnell, 2001; Vonhof y Fenton, 2004).

7.7. Dinámica de ocupación de refugios.

El porcentaje de movimientos que se observó fue de 17.15% (59), el cual, se encuentra dentro del rango reportado por otros autores (Papadatou *et al.*, 2009; Norquay *et al.*, 2013). Para ninguna de las cuatro especies de las que se registraron movimientos en este estudio se tenía conocimiento que presentarían este comportamiento, por lo que es la primera vez que se documentan datos para la familia Mormoopidae y Natalidae.

P. davyi fue la especie que realizó el mayor número de movimientos. Debido a que no se encontraron diferencias significativas entre sexos, la probabilidad de movimiento en esta especie no depende del sexo, sin embargo, si podría deberse a la condición reproductiva. Si bien solo el 11.76% de los organismos recapturados y que representaron un movimiento entre sitios presentó indicios de actividad reproductiva, se podría inferir que fueron organismos que acudieron a la cueva El Apanguito para el apareamiento, ya que los meses con mayor número de movimientos coincide con los meses en que la especie estuvo en periodo reproductivo. Se ha mencionado que la actividad reproductiva es uno de los cuatro



factores principales que influyen en la permanencia o transición hacia otros sitios (Kunz y Lumsden, 2003).

Otro factor para tomar en cuenta en la probabilidad de movimiento es la distancia que hay entre sitios. Para esta especie, el 83.35% y 14.70% de movimientos sucedieron entre la cueva Cerro Huatulco y El Apanguito y viceversa, que son los sitios más cercanos entre sí (2 km) y de la cueva Cerro Huatulco hacia la mina (11 km de distancia) solo se registró una transición, por lo que no es descabellado pensar que a menor distancia entre sitios mayor número de movimientos podrá haber. Algunos autores mencionan que la abundancia de otros refugios en los alrededores puede aumentar las probabilidades de movimiento entre sitios (Trajano, 1985; Trajano, 1996; Lewis, 1995; Torres-Flores *et al.*, 2012; Humphrey y Oli, 2015), por lo que al parecer, *P. davyi* al tener una mayor disponibilidad de refugios alternos y en una distancia relativamente corta donde se concentren colonias grandes de individuos de su especie para llevar a cabo los apareamientos, implicaría una mayor probabilidad de encontrar pareja, es decir, aumentaría el éxito de reproducción a un bajo costo de energía, al menos, para trasladarse a los sitios.

Otro factor menos observado y quizás menos probable es la perturbación humana. Dado que se registraron tres movimientos (dos hembras y un macho inactivo) en el mismo periodo de muestreo (la recaptura ocurrió un día después del marcaje) podría indicar que la especie es sensible a la perturbación humana, como has sido reportado para los quirópteros en otros estudios (Kunz, 1982; Lewis, 1995; Trajano, 1996; Raghuram *et al.*, 2006; Glover y Altringham, 2008; Burns y Broders, 2010; Humphrey y Oli, 2015), pero que además, a los individuos les cuesta menos de 24 horas encontrar un nuevo sitio, o, es que ya tienen bien identificados los sitios cercanos y ante un evento de perturbación pueden moverse con facilidad (Lewis, 1995; Winkelmann *et al.*, 2000; Reckardt y Kerth, 2006). Estudios enfocados en estudiar los factores de mayor influencia en los murciélagos podrán ayudar a dilucidar estas incógnitas.



Para la especie *P. parnellii* el factor que mayor peso tiene en la probabilidad de movimiento es el sexo debido a la diferencia entre los dos grupos (61.11% hembras y 38.89% machos). Se ha mencionado que este factor puede influir en la permanencia de la especie en un solo refugio (Kunz y Lumsden, 2003). La distancia entre sitios no parece tener ventaja sobre esta especie, ya que el 38.84% y 11.11% de los movimientos fueron entre las cuevas más cercanas y entre el 33.33% y 11.11% entre las más lejanas, sin embargo el periodo reproductivo si podría estar influyendo, ya que el 72.72% de ellos fueron realizados hacia la cueva El Apanguito a partir del comienzo de la temporada de sequía con un máximo en febrero, mismos que coinciden con el inicio del periodo de reproducción de esta especie. Por lo que ambos sexos, en su mayoría hembras, se reúnen en la cueva El Apanguito para llevar a cabo los apareamientos y la gestación, algunas hembras ya gestantes llegan también a la cueva en abril para la formación de colonias de maternidad. Por anterior, la actividad reproductiva parece ser el factor que más influye en la probabilidad de movimiento en esta especie.

Para el caso de *M. megalophylla*, debido a que el 80.00% de los movimientos fueron realizados por machos de la cueva El Apanguito hacia la cueva Cerro Huatulco en el mes de junio, parece indicar que el sexo junto con la distancia entre sitios pueden ser los factores que mayor influyen en el movimiento entre diferentes sitios en esta especie. Además, dado que se trata de individuos machos, parece indicar que corresponden a machos que abandonaron la cueva El Apanguito y se dirigieron hacia la cueva Cerro Huatulco, donde la colonia que ahí se encuentra está conformada exclusivamente por machos, por lo que parece indicar que esta especie presenta segregación sexual durante la lactancia, mientras los machos se anexan a la colonia en Cerro Huatulco las hembras se deben refugiar en sitios alternos en este periodo.

Debido al bajo número de movimientos que *N. mexicanus* presentó no se podrían hacer inferencias respecto al comportamiento, sin embargo, se ha reportado que la especie no guarda fidelidad a su refugio y que podría realizar movimientos y migraciones temporales a otros sitios (Torres-Flores y López-Wilchis, 2010; Torres-Flores *et al.*, 2012). Algunos autores mencionan que factores como la disponibilidad de alimento y la abundancia de



otros refugios en los alrededores (Trajano, 1985; Trajano, 1996; Lewis, 1995; Torres-Flores *et al.*, 2012; Humphrey y Oli, 2015) representan factores importantes en los movimientos. En el área de estudio se tiene conocimiento de al menos otras dos cuevas más, por lo que este factor podría explicar los porcentajes bajos de recapturas y movimientos en estas especies. Debido a que este comportamiento no pudo ser observado con claridad en esta especie para poder aseverarlo, es necesario realizar estudios enfocados en comprender este comportamiento en *N. mexicanus* y poder conocer los factores que están determinando la probabilidad de movimiento.

Por lo anterior, en este estudio los factores que parecen influir en mayor grado en los movimientos que los mormópidos y natalidos realizan es la actividad reproductiva, seguida por el sexo y la distancia entre refugios principalmente. Los modelos multi-estado mostraron que la cueva El Apanguito es un sitio de gran importancia ya que les permite a las especies llevar a cabo sus procesos reproductivos, además de que les ofrece las probabilidades más altas de supervivencia, por lo que se vuelve necesario la implementación de estrategias que aseguren la permanencia tanto de los murciélagos como de los refugios.

7.8. Estimación de tamaño poblacional.

El número más alto estimado de individuos para *P. davyi* y *P. parnellii* ocurren en la cueva Cerro Huatulco mientras que para *M. megalophylla* y *N. mexicanus* es en la cueva El Apanguito. El tamaño poblacional estimado supera los 43,000 individuos en los tres refugios para *P. davyi* y los 11,000 para *P. parnellii*, concentrándose principalmente en la cueva Cerro Huatulco. Aunque se han realizado estimaciones de tamaños poblacionales para estas dos especies entre 1,000 individuos (Torres-Flores *et al.*, 2012) hasta cerca de 100,000 individuos en el caso de *P. davyi* (Cajas-Castillo *et al.*, 2015), las cifras estimadas en este estudio resultan razonables, sin embargo es necesario tener un mayor conocimiento de las características de los refugios, en especial de la profundidad que presenta cada uno de los sitios para poder asegurar que los tamaños estimados por los modelos son posibles o si se está haciendo una sobreestimación de los mismos. Debido a que la estimación más alta sucede en la cueva Cerro Huatulco (55,000 individuos aproximadamente) pero es muy



alta a lo observado (960 individuos), se podría pensar que esta alta estimación es debida a la presencia y alta dominancia de *P. davyi*, además por el tamaño grande de la entrada (10X15 m aproximadamente) de la cueva, la trampa no podía cubrir toda el area y como consecuencia una mayor cantidad de individuos no podía ser capturada, a diferencia de la cueva El Apanguito donde la trampa si podía cubrir toda el area de la entrada, lo que podría inferir por qué en esta cueva la estimación de murciélagos (6,663 individuos) no es tan distinta de lo observado (4,306 individuos), además de que, como se pudo observar en campo, es una cueva con menor area disponible y una estimación más alta como la de Cerro Huatulco sería casi imposible porque habría una fuerte competencia entre especies por el espacio. Algunos estudios han demostrado que la grabación de la salida de murciélagos del refugio a través de cámaras de video (Escalona-Segura *et al.*, 2002; Vargas-Contreras *et al.*, 2012; Cajas-Castillo *et al.*, 2015) y grabación acústica (Klopper *et al.*, 2016) es una importante técnica para una mejor estimación de tamaño poblacional de los refugios por lo que estudios posteriores a través de estas técnicas pueden ayudar a complementar y hacer una mejor estimación de los murciélagos que habitan los refugios y así tener más herramientas para poder establecer criterios de prioridad para la conservación de refugios y murciélagos en la zona.



8. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El presente estudio muestra los primeros resultados de riqueza, abundancia, dominancia, diversidad, actividad reproductiva, gremios tróficos, dinámica de uso y estimación de tamaño poblacional en tres refugios por murciélagos en los municipios de Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco en el sureste del estado de Oaxaca, México, mostrando que los tres refugios evaluados mantienen una alta diversidad tanto de especies como de abundancia de individuos importante, destacando la cueva Cerro Huatulco (12 especies observadas y casi 55,000 individuos estimados) y la cueva El Apanguito al ofrecer los porcentajes más altos (100.00%) de supervivencia y funcionar como sitio de maternidad para los mormópidos y natálidos, razones por la cual ambos sitios representan refugios de importancia para la conservación de los murciélagos del estado de Oaxaca.

La importancia de los refugios se pone de relieve cuando el 50.00% de las especies y el 90.78% de los individuos que habitan estos sitios son especies insectívoras gregarias, lo cual representa un importante controlador de las poblaciones de insectos y que, sin este control, podrían convertirse en plagas con importantes daños a la economía de la región. Las especies frugívoras, que representaron el 35.71% de especies, también resultan de gran importancia al cumplir su función como dispersores de semillas y regeneradores de los ecosistemas.

Dadas las amenazas que enfrentan los refugios que fueron observadas en campo (extracción de guano, realización de rituales, acceso no regulado por ninguna entidad de protección y en la mina la reactivación de la misma) y por la importante función que representan al albergar colonias de miles de individuos que ahí realizan sus principales actividades (reproducción, descanso diurno y nocturno y alimentación), es necesario la implementación de un plan de manejo que ayude a contrarrestar estos riesgos y que asegure la permanencia de las poblaciones de murciélagos a largo plazo.

Se recomienda el seguimiento de estudios con réplicas de cuevas en diferentes tipos de vegetación y con un tiempo de mayor duración para poder establecer patrones generales



de movimiento en los murciélagos de México y saber qué factores influyen en las probabilidades de movimiento. Además, son necesarios estudios enfocados en conocer los efectos del disturbio humano y como este afecta en los horarios de actividad (salida del refugio) de los murciélagos.

Es importante también conocer el estado de salud de los organismos que habitan los refugios, en especial en las minas de titanio, ya que durante el estudio se registraron individuos con características anómalas (ceguera, alopecia y heridas en la piel). Es necesario un plan de manejo que se ejecute a la brevedad y que incluya quizá la disposición de refugios alternos otorgados por las mismas empresas mineras dada la perturbación que estas pueden ocasionar a las poblaciones de murciélagos.



9. LITERATURA CITADA

- Adams, J. K. (1989). *Pteronotus davyi*. *Mammalian Species*, 346,1-5.
- Aguirre, L. F., Lens, L. y Matthysen, E. (2003). Patterns of roost use by bats in a Neotropical savanna: implications for conservation. *Biological Conservation*, 111, 435-443.
- Alcock, J. (1989). *Animal Behavior*. Sinauer, Sunderland: MA.
- Altenbach, J. S. (1998). Abandoned Mines as Bat Hábitat. U. S. National Park Service. Cultural Resource Management Magazine, No.7. USA
- Altringham, J. D. (1996). *Bats: Biology and Behavior*, Oxford, Inglaterra.
- Álvarez, J., Willing, M. R., Jones, J. K. y Webster, W. D. (1991). *Glossophaga soricina*. *Mammalian Species*, 379, 1-7.
- Alvarez, T. (1968). Notas sobre una coleccion de mamíferos de la region costera del Río Balsas entre Michoacan y Guerrero. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 29,21-35.
- Álvarez-Castañeda, S. T., Álvarez, T. y González-Ruiz, N. (2015). Guía para la identificación de los mamíferos de México en campo y en laboratorio. Centro de investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Asociación Mexicana de Mastozoología A. C.
- Arita, H. (1993). Conservation biology of the caves bats of Mexico. *Journal of Mammalogy*, 74, 693-702.
- Arita, H. T. y Vargas, J.A. (1995). Natural history, interspecific association, and incidence of cave bats of Yucatan, México. *Southwestern Naturalist*, 40, 29-37.
- Arnason, A. N. (1972). Parameter estimates from mark-recapture experiments on two populations subject to migration and death. *Population Ecology*, 13, 97-113.
- Arnason, A. N. (1973). The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Population Ecology*, 15, 1-8.
- Arroyo-Cabrales, J. y Jones Jr., J.K. (1988). *Balantiopteryx plicata*. *Mammalian Species*, 301, 1-4.
- Ávila-Flores, R. y Medellín, R. (2004). Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by Mexican Bats. *Journal of Mammalogy*, 85, 675 687.



- Barragan, F., Consuelo-Lorenzo, Moron, A., Briones-Salas, M. A. y López S. (2010). Bat and rodent diversity in a fragmented landscape on the istmus of Tehuantepec, Oaxaca, México. *Tropical Conservation Science*, 3, 1-16.
- Bateman, G. C. y Vaughan, T. A. (1974). Nightly activities of mormoopid bats. *Journal of Mammalogy*, 55, 45-65.
- Bernard, E. y Fenton, M. (2003). Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 35, 262-277.
- Bianconi, G. V., Mikich, S. B. y Pedro, W. A. (2006). Movements of bats (Mammalia, Chiroptera) in Atlantic Forest remnants in southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoología*, 23(4), 1199-1206.
- Bligger, J. y Prather, J. (2003). Seasonal use selection of caves by the Eastern Pipistrelle bat (*Pipistrellus subflavus*). *The American Midland Naturalist*, 149(2), 406-412.
- Boada, C., Burneo, S., De Vries, T. y Tirira, D. (2003). Notas ecológicas y reproductivas del murciélago rostro de fantasma *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en San Antonio de Pichincha, Pichincha, Ecuador. *Mastozoología Neotropical*, 10(1), 21-26.
- Bonaccorso, F. J., Arends, A., Genoud, M., Canton, D. y Morton, T. (1992). Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. *J. Mammal*, 73, 365-378.
- Boulanger, J., Cattet, M., Nielsen, S. E., Stenhouse, G. y Cranston, J. (2013). Use of multi-state models to explore relationships between changes in body condition, hábitat and survival of grizzli bears *Ursus arctos horribilis*. *Wildlife Biology*, 19, 274-288.
- Bradbury, J. W. y Veherencamp, S. L. (1976). Social organization and Foraging in emballonurid bats. Field Studies. *Behavioural and Ecological Sociobiology*, 1, 337-381.
- Bradbury, J. W. (1977). Social organization and communication. En W. A. Wimsatt. (Ed.), *Biology of bats* (pp. 1-72). Nueva York, USA: Academic.
- Brigham, R. M., Vonhof, M. J., Barclay, R. M. R. y Gwilliam, J. C. (1997). Roosting behavior and roost-site preference of forest-dwelling California bats (*Myotis californicus*). *Journal of Mammalogy*, 78, 1231-1239.



- Briones-Salas, M., Sánchez-Cordero, V., y Santos-Moreno, A. (2004). Diversidad de murciélagos en el gradiente altitudinal de la Sierra Mazateca, Oaxaca, México. En V. Sánchez-Cordero y R. A. Medellín. (Eds.), *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa* (pp. 65-74). Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México.
- Brose, U., Martínez, N. D. y Williams, R. J. (2003). Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology*, *84*, 2364-2377.
- Brown, J. H. y Kodric-brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: effects of immigration and extinction. *Ecology*, *63*, 391-400.
- Brown, M. B. y Brown, C. R. (2009). Blood Sampling Reduces Annual Survival in Cliff Swallows (*Petrochelidon Pyrrhonota*). *The Auk*, *126*(4), 853-861.
- Brunet, A. K. y Medellín, R. A. (2001). The species-area relationships in bat assemblages of tropical caves. *Journal of Mammalogy*, *82*(4), 1114-1122.
- Buenrostro-Silva, A., Antonio-Gutiérrez, M. y García-Grajales, J. (2013). Diversidad de murciélagos de la cuenca baja del Río Verde, Oaxaca. *Therya*, *4*(2), 361-376.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. New York, USA: Springer-Verlag.
- Burns, L. y Broders, H. G. (2010). Structure and movements of bat populations among hibernacula in Atlantic Canadá. Progress Report For The Nova Scotia Species at Risk Conservation Fund.
- Cajas-Castillo, J. O., Echeverría, J. L. y Trujillo, L. (2015). Murciélagos del Parque Nacional Cuevas del Silvino, Izabal, Guatemala. *Boletín de la Red Latinoamericana para la Conservación de los murciélagos*, *6*(1), 4-8.
- Calderón-Patrón, J. M., Briones-Salas, M. y Moreno, C. E. (2013). Diversidad de murciélagos en cuatro tipos de bosque de la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Therya*, *4*(1), 121-137.
- Cam, E., Oro, D., Pradel, R. and Jimenez, J. (2004). Assessment of hypotheses about dispersal in a long-lived seabird using multistate capture–recapture models. *Journal Animal Ecology*, *73*, 723-736.
- Campbell, N. A. y Reece, J. B. (2007). *Biología*. Ed. Médica Panamericana.



- Ceballos, G. y Arroyo-Cabrales, J. (2012). Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología (nueva época)*, 2, 27-80.
- Ceballos, G. y Oliva, G. (2005). *Los mamíferos silvestres de México*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad, Fondo de cultura Económica.
- Chaverri, G. y Kunz, T. H. (2006). Rosting ecology of the tent-rostin bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostominae) in southwestern Costa Rica. *Biotropica*, 38, 77-84.
- Colwell, R. K. (2013). Estimates: Statical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Versión 9.1.0. University of Connecticut, USA.
- Cox, P. A., Elmqvist, T., Pierson, E. D., y Rainey, W. E. (1992). Flying foxes as pollinatorand seed dispersers in Pacific Island ecosystems. En D. E. Wilson y M. G. L. Graham. (Eds.), *Pacific Island Flying Foxes: Proceedings of an International Conservation Conference* (pp. 18-23). Washington, USA.
- Cruz-Lara, L. E., Lorenzo, C., Soto, L., Naranjo, E. y Ramírez, N. (2004). Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 20(1), 63-81.
- Cumming, G. S. y Bernard, R. T. F. (1997). Rainfall, Food abundance and timing of parturition in African bats. *Oecologia*, 111, 309-317.
- Davis, W. B. y Rusell, Jr., R. J. (1954). Mammals from the Mexican state of Morelos. *Journal of Mammalogy*, 35, 63-80.
- De la Torre, J. y Medellín, R. (2010). *Pteronotus personatus* (Chiroptera: Mormoopidae). *Mammalian Species*, 42(1), 244-250
- De Lisle, S. y Grayson, K. L. (2011). Survival, breeding frecuency, and migratory orientation in the Jefferson Salamander, *Ambystoma jeffersonianun*. *Herpetological Conservation and Biology*, 6(2), 215-227.
- De Paz, O., Benzal, J. y Fernández, R. (1990). Criterios de valoración de refugios para murciélagos: aplicación al inventario nacional. *Ecología*, 4, 191-206.
- Devillard, S. y Bray, Y. (2009). Assesing the effect on survival of natal dispersal using multistate capture-recapture models. *Ecology*, 90(10), 2902-2912.
- Dinerstein, E. (1986). Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18, 307-318.



- Erickson, J. L. y West, S. D. (2002). The influence of regional climate and nightly weather conditions on activity patterns of insectivorous bats. *Acta Chiropterologica*, 4, 17-24.
- Erkert, H. (1982). Ecological aspects of bat activity rhythms. En: T. H. Kunz (Ed.), *Ecology of bats*. Plenum Press, New York.
- Escalona-Segura, G., Vargas-Contreras, J. A. y Sosa, L. (2002). Registros importantes de mamíferos para Campeche, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 6, 99-103.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (2001). Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, México. *Journal Tropical Ecology*, 17, 626-646.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Meritt, D. (1993). Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural hábitats at Los Tuxtlas, México. *Ecography*, 16, 309-318.
- Fleming, T. H., Hooper, E. T. y Wilson, D. E. (1972). Three Central American Bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology*, 53, 555-569.
- Fleming, T. H. (1988). The short-tailed fruit bat. Chicago, The University of Chicago Press.
- Fleming, T. H. (1991). The relationship between body size, diet and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 72, 493-501.
- Gándara, G., Correa, A. N. y Hernández, C. A. (2006). *Valoración económica de los servicios ecológicos que prestan los murciélagos Tadarida brasiliensis como controladores de plagas en el norte de México*. Monterrey, México: EGAP
- Galindo-Leal, C. (2004). La Guelaguetza de la Biodiversidad. En *Biodiversidad de Oaxaca* (pp. 15-16). Instituto de Biología. UNAM-Fondo Oaxaqueño Para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. Mexico.
- García, F. J., Araujo-Reyes, D., Vasquez-Parra, O., Brito, H. y Machado, M. (2015). Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) asociados con una cueva en el Parque



- Nacional Yurubí, Sierra de Aroa, Estado Yaracuy, Venezuela. *Caldasia*, 37(2), 381-391.
- García-García, J. L., Alfaro, A. M. y Santos-Moreno, A. (2006). Registros notables de murciélagos en el estado de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 10, 88-91.
- García-García, J. L., Santos-Moreno, A. y Rodríguez-Alamilla, A. (2010). Population dynamics of bats *Dermanura tolteca* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a tropical forest in México. *Revista Biología Tropical*, 58(4), 1323-1334.
- García-García, J. L. y Santos-Moreno, A. (2014a). Variación estacional en la diversidad y composición de ensamblajes de murciélagos filostómidos en bosques continuos y fragmentados en Los Chimalapas, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 228-241.
- García-García, J. L. y Santos-Moreno, A. (2014b). Efectos de la estructura del paisaje y de la vegetación en la diversidad de murciélagos filostómidos (Chiroptera: Phyllostomidae) de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 62, 217-240.
- García-Grajales, J. y Buenrostro-Silva, A. (2012). Revisión al conocimiento de los murciélagos del estado de Oaxaca. *Therya*, 3(3), 277-293.
- Gardner, A. L. (1977). Food habits. En: R. J. Baker, J. K. Jones y D. C. Carter (Eds.), *Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae*, part II. (pp. 293-350). The Museum, Texas Tech University, Lubbock.
- Geluso, K. N. y Best, T. L. (2017). Selection of a remote maternity roost by fringed Myotis (*Myotis thysanodes*) in Carlsbad Cavern, New México. *The Southwestern Naturalist*, 62(2), 113-120.
- Glover, A. M. y Altringham, J. D. (2008). Cave selection and use by swarming bat species. *Biological conservation*, 141, 1493-1504.
- Goodwin, G. G. y Greenhall, A.M. (1961). A review of the bats of Trinidad y Tobago. *Bulletín of the American Museum of the Natural History*.
- Griffin, D. R. (1970). Migration and homing of bats. En W. A. Wimsatt. (Ed.), *Biology of bats* (pp. 233-264). New York, USA: Academic Press.
- Gutiérrez-Sanabria, D. R. (2015). Selección de hojas de *Carludovica palmata* como refugio por el murciélago toldero *Dermanura watsoni* en la estación Biológica



- Piro, Península de Osa, Costa Rica. *Revista Biodiversidad Neotropical*, 5(1), 23-28.
- Hall, E. R. y Dalquest, W.W. (1963). The Mammals of Veracruz. University of Kansas Publications, *Museum of Natural History*, 14, 165-362.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, D. P. (2001). PAST: Paleontological Statistics, version 3.16.
- Handley, C. O. Jr. (1976). Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. Brigham Young University Science Bulletin, *Biological Series*, 20, 1-90.
- Handley, C. O. Jr., Wilson, D. E. y Gardner, A. L. (1991). Demography and natural history of the common fruit bat *A. jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panamá. Smithsonian. *Contributions to Zoology*, 511, 1-1733.
- Hestbeck, J. B., Nichols, J. D. y Malecki, R. (1991). Estimates of movement and site fidelity using mark-resight data of wintering Canada geese. *Ecology*, 72, 523-533.
- Hill, J. E. y Smith, J. D. (1984). *Bats: a natural history*. Austin, USA: University of Texas Press
- Howarth, F. (1980). The zoogeography of specialized cave animals: a bioclimatic model. *Evolution*, 34, 394-406.
- Humphrey, S. R. (1975). Nursery roosts and community diversity of Nearctic bats. *Journal of Mammalogy*, 56, 321-346.
- Humphrey, S. R. y Oli, M. K. (2015). Population dynamics and site fidelity of the cave bat, *Myotis velifer*, in Oklahoma. *Journal of Mammalogy*, 96, 946-956.
- Hutson, A. M., Mickleburghy, S. P. y Racey, P. A. (2001). Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Jones, C., Lawton, J. y Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78, 1946-1957.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *OIKOS*, 113(2), 363-375.
- Kalko, E. (1998). Organization and diversity of tropical bat communities through space and time. *Review Zoology*, 101, 281-297.
- Keller, L. F. y Waller, D. M. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 230-241.



- Kelly, A. C., Mateus-Pinilla, N., y Douglas, M. (2010). Utilizing disease surveillance to examine gene flow and dispersal in whitetailed deer. *Journal of applied Ecology*, 47, 1189-1198.
- Kendall, W. L., Hines, J. E. y Nichols, J. D. (2003). Adjusting multi-state capture–recapture models for misclassification bias: Manatee breeding proportions. *Ecology*, 84, 1058-1066.
- Kerth, G. (2008). Causes and Consequences of Sociality in Bats. *Bioscience*, 58, 737-746.
- Kloepper, L. N., Linnenschmidt, M., Blowers, Z., Branstetter, B., Ralston, J. y Simmons, J.A. (2016). Estimating colony sizes of emerging bats using acoustic recordings. *Royal Society open Science*, <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160022>
- Kraker-Castañeda, C., Santos-Moreno, A. y García-García, J. L. (2013). Riqueza de especies y actividad relativa de murciélagos insectívoros aéreos en una selva tropical y pastizales en Oaxaca, México. *Mastozoología Neotropical*, 20(2), 255-267.
- Krebs, C. J. (1989). *Ecological methodology*. Harper Collins Publication.
- Kunz, T. H. (1982). Roosting ecology of bats. En T. H. Kunz. (Ed., *Ecology of bats* (pp. 1-55). New York, USA: Plenum Press.
- Kunz, T. H. (1996). Methods of marking bats. En D. E. Wilson, J. Nichols, R. Rudrin, R. Cole y M. Foster. (Eds.), *Measuring and monitoring Biological diversity standard methods for mammals* (pp. 304-310). Washington, USA: Smithsonian Institution Press.
- Kunz, T. H., August, P. V. y Burnet, C.D. (1983). Harem social organization in cave roosting *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica*, 15, 133-138.
- Kunz, T. H., y Lumsden, L.F. (2003). Ecology of cavity and foliage roosting bats. En T. H. Kunz y M. B. Fenton (Eds.), *Bat ecology* (pp. 3-89). Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Lebreton, J. D., Almeras, T. y Pradel, R. (1999). Competing events, mixtures of information and multistrata recapture models. *Bird Study*, 46, 39-46.
- Lebreton, J. D. y Pradel, R. (2002). Multistate recapture models: Modeling incomplete individual histories. *Journal Applied Statistics*, 29, 353-369.



- Lewis, S. E. (1995). Roost fidelity of bats: a review. *Journal Mammalogy*, 76, 481-496.
- Lira-Torres, I., Camacho-Escobar, E. M. A., y Hernández-Sánchez, C. (2008). Mamíferos de la bahía y Microcuenca del río Cacaluta municipio de Santa María Huatulco, Oaxaca. En Dominguez-Licona (Ed.), *Diagnostico de los Recursos Naturales de la Bahía y Microcuenca del río Cacaluta municipio de Santa María Huatulco, Oaxaca*. (pp. 267-280). Mexico: Universidad del Marr. SEMARNAT. CONACYT.
- López, A., Consuelo-Lorenzo, Barragán, F. y Bolaños, J. (2009). Mamíferos terrestres de la zona lagunar de Tehuantepec, Oaxaca, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80(2), 491-505.
- López-Forment, R. W. (1981). Algunos aspectos ecológicos del murciélago *Balantiopteryx plicata* Peters, 1867 (Chiroptera: Emballonuridae) en México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología*, 50, 673-699.
- López-Gómez, A. M. y Williams-Linera, G. (2006). Evaluación de métodos no paramétricos para la estimación de riqueza de especies de plantas leñosas en cafetales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 78, 7-15.
- López-González, C. y Torres-Morales, L. (2004). Use of abandoned mines by long-eared bats, genus *Corynorhinus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Durango, México. *Journal of Mammalogy*, 85(5), 989-994.
- López-González, C. (2005). Use of abandoned mines by a community of temperate bats in Durango, México. *Acta chiropterologica*, 7(2), 285-292.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Seamans, M. E. y Gutierrez, R. J. (2009). Modeling species occurrence dynamics with multiple states and imperfect detection. *Ecology*, 90(3), 823-835.
- Marescot, L., Forrester, T. D., Casady, D. S. y Wittmer, H. U. (2015). Using multistate capture-mark-recapture models to quantify effects of predation on age-specific survival and population growth in black-tailed deer. *Population Ecology*, 57, 185-197.
- Marrugan, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton Univ. Press.



- Martino, G. A., Aranguren, J. y Arends, A. (1997). Chiropterans associated to Piedra Honda cave (Paraguana Peninsula, Venezuela): Its importance as biological reserve. *Acta Científica Venezolana*, 48, 182-187.
- McCrahen, G. F. (1989). Cave conservation: special problems of bats. *Bulletin of the National Speleological Society*, 51, 47-51.
- McCrahen, G. F. y Bradbury, J. W. (1981). Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8, 1-34.
- McCrea, R.S. y Morgan, B. J. (2010). Model comparison and assessment for multi-sate capture-recapture-recovery models. *Journal Ornithology*. DOI10.1007/s10336-010-0611-z
- McNab, B. (1971). The structure of tropical bat faunas. *Ecology*, 52, 353-358.
- McNab, B. (1982). Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. En T. H. Kunz (Ed.), *Ecology of bats* (pp. 151-196). New York, USA: Plenum Publishing Co.
- Medellín, R. A. (1993). Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. En R. A. Medellín y G. Ceballos (Eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (pp. 353-354). D.F., México: Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C.
- Medellín, R. A. y López-Forment, W. (1986). Las cuevas: un recurso compartido. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoología*, 56, 1027-1034.
- Medellín, R. A., Arita, H. y Sánchez, O. (1997). *Identificación de los murciélagos de México: clave de campo*. México: Talleres Offset.
- Medellín, R. A., Arita, H. y Sánchez, O. (2007). *Identificación de los murciélagos de México, clave de campo*. Segunda edición. Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Meyer, C. F. J. y Kalko, E. K. V. (2008). Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: Land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*, 35, 1711-1726.
- Mickleburgh, S., Hutson, A. y Racey, P. A. (2002). A review of the global conservation status of bats. *Orix*, 36, 18-34.



- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza, España: MyT-Manuales y Tesis SEA.
- Moreno, C., Barragán, F., Pineda, E. y Pavón, N. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 1249-1261.
- Morin, P. J. (1999). *Community Ecology*. Blackwell Science, Malden, M.A.
- 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. (1980). Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *Journal of Mammalogy*, 61, 20-29.
- Morrison, D. W. y S.H. Morrison. (1981). Economics of harem maintenance by a neotropical bat. *Ecology*, 62, 864-866.
- Name, H. (2004). *Las minas abandonadas como hábitat de murciélagos (Chiroptera) en la región de Guanaceví, Durango* (Tesis de Maestría). Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de ciencias Biológicas, México.
- Neuweiler, G. (2000). *The Biology of Bats*. New York: Oxford University Press.
- Nichols, J. D. y Pollok, K. H. (1993). Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recapture Studies. *Journal of Mammalogy*, 62, 253-260.
- Nichols, J. D., Hines, J. E., Pollock, K. H., Hinz, R. y Link, W. (1994). Estimating breeding proportions and testing hypotheses about costs of reproduction with capture-recapture data. *Ecology*, 75, 2052-2056.
- Nisbet, I. C. T. y Cam, E. (2002). Test for age-specificity in survival of the common tern. *Journal of applied Statistics*, 29, 65-83.
- Norquay, K. J. O., Martínez-Núñez, F., Dubois, J. E., Monson, K. M. y Willis, C. K. R. (2013). Long-distance movements of Little Brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy*, 94(2).
- Nowak, R. M. (1999). Walker's Mammals of the world. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- O'Donnell, C. F. y Sedgely, J. A. (1999). Use of roosts by the long-tiled bat, *Chalinobus tuberculatus*, in temperate rainforest in New Zealand. *Journal of Mammalogy*, 80, 913-923.



- O'Donnell, C. F. (2001). Home range and use of space by *Chalinolobus tuberculatus*, a temperate rainforest bat from New Zealand. *Journal of Zoological London*, 253, 253-264.
- Ortega, J. y Castro-Arellano, I. (2001). *Artibeus jamaicensis*. *Mammalian Species*, 662, 1-9.
- Palacios-Romo, T. M., Sánchez-Vázquez, A., Contreras-Díaz, R. G. y Pérez-Lustre, M. (2012). Inventario de mamíferos en sistemas cafetaleros de sombra en la cuenca baja del río Copalita en el estado de Oaxaca, México. *Therya*, 3(3), 303-310.
- Palmeirim, J., y Rodrigues, L. (1991). Estatus y conservación de los murciélagos en Portugal. En J. Benzal y O. Paz. (Eds.), *Monografías del ICONA, Colección Técnica* (pp.163-179).
- Papadatou, E., Butlin, R. K., Pradel, R. y Altringham, J. (2009). Sex-specific roost movements and population dynamics of the vulnerable long-fingered bat, *Myotis capaccinii*. *Biological conservation*, 142, 280-289.
- Patterson, B. D., Willig, M. R., y Stevens, R. D. (2003). Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. En T. H. Kunz y Fenton, M. B. (Eds.), *Bat Ecology* (pp. 536-579). Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Patterson, B. D., Dick, C., Katterson, B. D., Dick, C. W. y Dittmar, K. (2007). Roosting habits of bats affect their parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae). *Journal of Tropical Ecology*, 23, 177-189.
- Petit, S. (1997). The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curaçao. *Biotropica*, 29, 214-223.
- Pielou, E. C. (1975). *Ecological diversity*. New York. USA: John Willey y Sons
- Plan de desarrollo municipal sustentable (PDMS) Pluma Hidalgo Pochutla. 2008-2010
- Plan municipal de desarrollo Santa María Huatulco (PMD). 2014-2016.
- Pradel, R. (2005). Multievent: An extension of multistate capture–recapture models to uncertain states. *Biometrics*, 61, 442-447.
- Pradel, R. (2009). The stakes of capture–recapture models with state uncertainty. En D. L. Thomson, E. G. Cooch y M. J. Conroy (Eds.), *Modeling Demographic*



Processes in Marked Populations Environmental and Ecological Statistics. New York, USA: Springer.

- Pryde, M. A., O'donnell, C. F. J. y Barker, R. J. (2005). Factors influencing survival and long-term population viability of new zealand long-tailed bats (*Chalinolobus tuberculatus*): Implications for conservation. *Biological conservation*, 126, 175-185.
- Racey, P. A. (1982). Ecology of bat reproduction. En: T. H. Kunz (Ed.), *Ecology of bats*. (pp. 57-104). Plenum Press, New York.
- Racey, P. A., y Entwistle, A. C. (2003). Conservation Ecology of bats. En T. H. Kunz y M. B. Fenton (Eds.), *Ecology of bats* (pp. 680-722). Chicago and London, USA: University of Chicago Press.
- Raghuram, H., Chattopadhyay, B., Thiruchenthil, P. y Sripathi, K. (2006). Sex ratio, population structure and roost fidelity in a free-ranging colony of Indian false vampire bat, *Megaderma lyra*. *Current science*, 91, 965-968.
- Ramírez-Pulido, J., Armella, M. A. y Castro-Campillo, A. (1993). Reproductive patterns of three neotropical bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Guerrero, México. *Southwestern Naturalist*, 38, 24-29.
- Ramírez-Pulido, J., Martínez, A. y Urbano, G. (1977). Mamíferos de la costa grande de Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoología*, 48, 243-292.
- Ramírez-Pulido, J. y Armella, M. A. (1987). Activity patterns of neotropical bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Guerrero, México. *The Southwestern Naturalist*, 32, 363-370.
- Reckardt, K. y Kerth, G. (2006). The reproductive success of the parasitic bat fly *Basilina nana* (Diptera: Nictერიბიidae) is affected by the low roost fidelity of its host, the Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Journal of parasitology research*, 98, 237-243.
- Redmond, L. J. y Murphy, M. T. (2011). Multistate Mark-recapture analysis reveals no effect of blood sampling on survival and recapture of Eastern Kingbirds (*Tyrannus tyrannus*). *The Auk*, 128(3), 514-521.



- Rhodes, M. (2007). Roost fidelity and fission-fusion dynamics of white-striped free-tiled bats (*Tadarida australis*). *Journal of Mammalogy*, 88, 1252-1260.
- Ricklefs, R. E. y Miller, G. L. (2000). *Ecology*. New York, USA: Freeman
- Rodríguez-Durán, A. (1998). Nonrandom aggregations and distribution of cave-dwelling bats in Puerto Rico. *Journal of Mammalogy*, 79, 141-146.
- Rzedowski, J. (1994). *Vegetación de México*. México: Limusa y Noriega Eds.
- Sánchez-Cordero, V. (2001). Elevational gradients for bats and rodents. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 63-76.
- Santos-Moreno, A., Ruiz-Velásquez, E. y Sánchez-Martínez, A. (2010). Efecto de la intensidad de la luz lunar y de la velocidad del viento en la actividad de murciélagos filostómidos de Mena Nizanda, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 839-845.
- Santos-Moreno, A. (2014). Los mamíferos del estado de Oaxaca. *Revista Mexicana de Mastozoología (nueva época)*, 4(2), 18-32.
- Schinitzler, H. U. y Kalko, E. K. V. (2001). Echolocation by insect-eating bats. *BioScience*, 51, 557-569.
- Seber, G. A. F. y Schwarz, C. J. (2002). Capture-recapture: Before and after EURING (2000). *Journal Applied Statistics*, 29, 5-18.
- Starrett, A. y Casebeer, R. S. (1968). Records of bats from Costa Rica. Los Ángeles Country Museum, *Contributions in Science*, 148, 1-21.
- Stoner, K. E. (2000). Leaf selection by the tent-making bat *Artibeus watsoni* in *Asterogyne martiana* palms in southwestern Costa Rica. *Journal of tropical Ecology*, 16, 151-157.
- Storz, J. F., Balasingh, J., Nathan, P. T., Emmanuel, K. y Kunz, T. H. (2000). Dispersion and site Fidelity in a tent-roosting population of the short-nosed fruit bat (*Cynopterus sphinx*) in the southern India. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 117-131.
- Suzán, G. (2005). *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy 1810). En G. Ceballos y G. Oliva (Coords). *Los mamíferos de México* (pp. 193-194). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica, México.



- Tlapaya-Romero, L., Horváth, A., Gallina-Tessaro, S., Naranjo, E. J. y Gómez, B. (2015). Prevalencia y abundancia de moscas parásitas asociadas a una comunidad de murciélagos cavernícolas en La Trinitaria, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 377-385.
- Torres-Colín, R. (2004). Tipos de vegetación. En A. J. García-Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas (Eds.), *Biodiversidad de Oaxaca* (pp. 105-117). D.F., México: Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la conservación de la naturaleza-World Wildlife Fund.
- 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, 191-213.
- 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. *Revista Biología Tropical*, 60(3), 1369-1389.
- Trajano, E. (1985). Ecología de populações de morcegos cavernícolas em uma região cárstica do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 5, 255-320.
- Trajano, E. (1996). Movements of Cave Bats in Southeastern Brazil, with Emphasis on the Population Ecology of the Common Vampire Bat, *Desmodus rotundus* (Chiroptera). *Biotropica*, 28, 121-129.
- Trajano, E. y Giménez, E. A. (1998). 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.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G. y Richardson, D. M. (2005). The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11: 173- 181.
- Trejo, I. (2004). Clima. En A. J. García-Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas (Eds.), *Biodiversidad de Oaxaca* (pp. 67-85). D.F., México: Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la conservación de la naturaleza-World Wildlife Fund.



- Tuttle, M. D. (1976). Collecting techniques. En R. J. Baker, J. K. Jones Jr. y D. C. Carter. (Eds.), *Biology of bats of the new world family Phyllostomidae. Part 1* (pp. 71-88).
- Tuttle, M. D. y Stevenson, D. (1982). *Growth and survival of bats*.
- Vargas-Contreras, J. A., Escalona-Segura, G., Arroyo-Cabrales, J., Von Osten J. R. y Navarro, L. (2012). Conservación de murciélagos en Campeche. *Therya*, 3(1), 53-66.
- Vásquez-Pérez, E. U., Roque-Velázquez, J. A. y Velázquez-Velázquez, E. (2010). Diversidad alfa y beta en murciélagos cavernícolas de la Depresión Central, Chiapas, México. *Lacandonia*, 4(4), 47-54.
- Villa, R. B. (1966). *Los murciélagos de México* (Tesis doctoral). UNAM, México.
- Villa, R. B. (1967). Los murciélagos de México. Su importancia en la economía y la salubridad. Su clasificación sistemática. Instituto de Biología, UNAM.
- Villa, R. B. y Cervantes, F. A. (2003). *Los mamíferos de México*. México: Grupo Editorial Iberoamérica.
- Vonhof, M. J. y Barclay, R. M. R. (1996). Roost-site selection and roosting ecology of forest dwelling bats in southern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 74(10), 1797-1805.
- Vonhof, M. J. y Fenton, M. B. (2004). Roost availability and population size of *Tyrotetra tricolor*, a leaf-roosting bat, in north-eastern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 20, 291-305.
- Watson, J., Hamilton-Smith, E., Gillieson, D. y Kiernan, K. (1997). Guidelines for cave and karst protection. IUCN, Gland y Cambridge.
- White, G. C. y Burnham, K. P. (1999). Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46, 120-139
- Wilkinson, G. S. (1985). The social organization of the common vampire bat. II. Mating system, genetics, structure and relatedness. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17, 123-134.
- Willi, Y., Van Buskirk, J. y Hoffmann, A. A. (2006). Limits to the adaptive potential of small populations. Annual review of Ecology. *Evolution and Systematics*, 37, 433-458.



- Williams, E. S., Yuill, T., Artois, M., Fischer, J. y Haigh, S. A. (2002). Emerging infectious diseases in wildlife. *Review of Science and Technology (International Office of Epizootics)*, 21, 139-157.
- Winkelmann, J. R., Bonaccorso, F. J y Strickler, T. L. (2000). Home range of the southern blossom bat, *Syconycteris australis*, in Papua New Guinea. *Journal Mammalogy*, 81, 408-414.
- Zipkin, E. F., Sillett, T. S., Cambell, E. H., Chandler, R. B. y Royle, J. A. (2014). Inferences about population dynamics from count data using multistate models: a comparison to capture-recapture approaches. *Ecology and Evolution*, 4(4), 417-426.
- Zortea, M. (2003). Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Biology*, 63, 159-168.



{S A:CA(.) S B:CB(t) S C:CC(t) p A:CA(t) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(t) Psi B to A(.) Psi B to C(.) Psi C to A(t) Psi C to B(t)}	128.6563	0.2144	0.01360	0.8983	7	0.2323
{S A:CA(.) S B:CB(t) S C:CC(t) p A:CA(t) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(t) Psi B to A(.) Psi B to C(t) Psi C to A(.) Psi C to B(.)}	128.6563	0.2144	0.01360	0.8983	7	0.2323
{S A:CA(.) S B:CB(t) S C:CC(t) p A:CA(t) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(t) Psi B to A(.) Psi B to C(t) Psi C to A(.) Psi C to B(t)}	128.6563	0.2144	0.01360	0.8983	7	0.2323
{S A:CA(.) S B:CB(t) S C:CC(t) p A:CA(t) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(t) Psi B to A(.) Psi B to C(t) Psi C to A(t) Psi C to B(.)}	128.6563	0.2144	0.01360	0.8983	7	0.2323
{S A:CA(.) S B:CB(t) S C:CC(t) p A:CA(t) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(t) Psi B to A(t) Psi B to C(.) Psi C to A(.) Psi C to B(.)}	128.6563	0.2144	0.01360	0.8983	7	0.2323
{S A:CA(.) S B:CB(t) S C:CC(t) p A:CA(t) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(t) Psi B to A(t) Psi B to C(.) Psi C to A(.) Psi C to B(t)}	128.6563	0.2144	0.01360	0.8983	7	0.2323
{S A:CA(.) S B:CB(t) S C:CC(t) p A:CA(t) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(t) Psi B to A(t) Psi B to C(.) Psi C to A(t) Psi C to B(.)}	128.6563	0.2144	0.01360	0.8983	7	0.2323
{S A:CA(.) S B:CB(t) S C:CC(t) p A:CA(t) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(t) Psi B to A(t) Psi B to C(.) Psi C to A(t) Psi C to B(t)}	128.6563	0.2144	0.01360	0.8983	7	0.2323
{S A:CA(.) S B:CB(t) S C:CC(t) p A:CA(t) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(t) Psi B to A(t) Psi B to C(.) Psi C to A(t) Psi C to B(t)}	128.6563	0.2144	0.01360	0.8983	7	0.2323
{S A:CA(.) S B:CB(t) S C:CC(t) p A:CA(t) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(t) Psi B to A(t) Psi B to C(t) Psi C to A(t) Psi C to B(.)}	128.6563	0.2144	0.01360	0.8983	7	0.2323
{S A:CA(.) S B:CB(t) S C:CC(t) p A:CA(t) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(t) Psi B to A(t) Psi B to C(t) Psi C to A(t) Psi C to B(t)}	128.6563	0.2144	0.01360	0.8983	7	0.2323



Anexo 2. Modelos candidatos y selección del mejor modelo con datos de captura-recaptura para *Pteronotus parnellii* en tres refugios en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco.

Model	AICc	Delta AICc	AICc Weight	Model Likelihood	No. Par.	Deviance
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(.) Psi B to C(.) Psi C to A(.) Psi C to B(.)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(.) Psi B to C(.) Psi C to A(.) Psi C to B(†)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(.) Psi B to C(.) Psi C to A(†) Psi C to B(.)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(.) Psi B to C(.) Psi C to A(†) Psi C to B(†)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(.) Psi B to C(†) Psi C to A(.) Psi C to B(.)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(.) Psi B to C(†) Psi C to A(†) Psi C to B(†)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(†) Psi B to C(†) Psi C to A(†) Psi C to B(.)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(†) Psi B to C(†) Psi C to A(†) Psi C to B(†)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(†) Psi B to C(.) Psi C to A(.) Psi C to B(†)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(†) Psi B to C(.) Psi C to A(†) Psi C to B(†)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(†) Psi B to C(.) Psi C to A(†) Psi C to B(†)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(†) Psi B to C(†) Psi C to A(.) Psi C to B(.)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(†) Psi B to C(†) Psi C to A(†) Psi C to B(.)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(†) Psi B to C(†) Psi C to A(†) Psi C to B(†)	332.0463	0.0000	0.03376	1.0001	13	0.4282
{S A:CA(.) S B:CB(.) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(†) Psi B to A(†) Psi B to C(.) Psi C to A(.) Psi C to B(†)	332.4567	0.4104	0.02750	0.8146	12	2.8802
{S A:CA(.) S B:CB(.) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(†) Psi B to A(†) Psi B to C(.) Psi C to A(†) Psi C to B(†)	332.4567	0.4104	0.02750	0.8146	12	2.8802
{S A:CA(.) S B:CB(.) S C:CC(†) p A:CA(†) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(†) Psi B to A(†) Psi B to C(.) Psi C to A(†) Psi C to B(†)	332.4567	0.4104	0.02750	0.8146	12	2.8802
{S A:CA(.) S B:CB(†) S C:CC(.) p A:CA(†) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(†) Psi B to A(†) Psi B to C(.) Psi C to A(.) Psi C to B(†)	332.5321	0.4858	0.02648	0.7844	12	2.9556
{S A:CA(.) S B:CB(.) S C:CC(†) p A:CA(†) p B:CB(†) p C:CC(.) Psi A to B(†) Psi A to C(.) Psi B to A(†) Psi B to C(†) Psi C to A(†) Psi C to B(†)	333.8485	1.8022	0.01371	0.4061	14	0.1856
{S A:CA(.) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(†) p B:CB(†) p C:CC(.) Psi A to B(†) Psi A to C(†) Psi B to A(†) Psi B to C(†) Psi C to A(†) Psi C to B(.)	333.8485	1.8022	0.01371	0.4061	14	0.1857
{S A:CA(†) S B:CB(.) S C:CC(†) p A:CA(†) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(†) Psi A to C(.) Psi B to A(.) Psi B to C(†) Psi C to A(†) Psi C to B(.)	333.8603	1.8140	0.01363	0.4038	14	0.1974
{S A:CA(†) S B:CB(.) S C:CC(.) p A:CA(†) p B:CB(†) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(†) Psi B to A(†) Psi B to C(.) Psi C to A(.) Psi C to B(†)	333.8850	1.8387	0.01346	0.3987	14	0.2221
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(.) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(.) Psi B to C(.) Psi C to A(†) Psi C to B(.)	333.9716	1.9253	0.01289	0.3818	14	0.3087
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(.) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(.) Psi B to C(†) Psi C to A(†) Psi C to B(.)	333.9716	1.9253	0.01289	0.3818	14	0.3087
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(.) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(†) Psi B to C(.) Psi C to A(†) Psi C to B(.)	333.9716	1.9253	0.01289	0.3818	14	0.3087
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(.) Psi B to C(.) Psi C to A(.) Psi C to B(.)	333.9716	1.9253	0.01289	0.3818	14	0.3087
{S A:CA(†) S B:CB(†) S C:CC(†) p A:CA(.) p B:CB(.) p C:CC(.) Psi A to B(.) Psi A to C(.) Psi B to A(.) Psi B to C(.) Psi C to A(.) Psi C to B(†)	333.9716	1.9253	0.01289	0.3818	14	0.3087



Anexo 3. Modelos candidatos y selección del mejor modelo con datos de captura-recaptura para *Mormoops megalophylla* en dos refugios en Santa María Huatulco.

Model	AICc	Delta AICc	AICc Weight	Model Likelihood	No. Par.	Deviance
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) Psi A to B(.) Psi B to A(.)}	71.3201	0.0000	0.09931	1.0000	5	0.2541
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) Psi A to B(.) Psi B to A(t)}	71.3201	0.0000	0.09931	1.0000	5	0.2541
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(.) p B:Cueva B(.) Psi A to B(t) Psi B to A(.)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(.) p B:Cueva B(.) Psi A to B(t) Psi B to A(t)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(t) Psi A to B(t) Psi B to A(.)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(t) Psi A to B(t) Psi B to A(t)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) Psi A to B(t) Psi B to A(.)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) Psi A to B(t) Psi B to A(t)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(t) Psi A to B(.) Psi B to A(.)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(t) Psi A to B(t) Psi B to A(.)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(t) Psi A to B(t) Psi B to A(t)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(t) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(.) p B:Cueva B(.) Psi A to B(t) Psi B to A(.)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(t) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(.) p B:Cueva B(.) Psi A to B(t) Psi B to A(t)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(t) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(t) Psi A to B(.) Psi B to A(.)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(t) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(t) Psi A to B(t) Psi B to A(.)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(t) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(t) Psi A to B(t) Psi B to A(t)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(t) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) Psi A to B(.) Psi B to A(.)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(t) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) Psi A to B(t) Psi B to A(.)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(t) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(t) Psi A to B(t) Psi B to A(.)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(t) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(t) Psi A to B(t) Psi B to A(t)}	73.1337	1.8136	0.04010	0.4038	6	0.0345
{S A:Cueva A(t) S B:Cueva B(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) Psi A to B(.) Psi B to A(t)}	73.1680	1.8479	0.03942	0.3969	6	0.0688



{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(t) S C:Cueva C(t) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) p C:Cueva C(.) Psi A to B(t) Psi A to C(t) Psi B to A(.) Psi B to C(.)}	22.4376	0.0000	0.02703	1.0001	5	0.0000
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(t) S C:Cueva C(t) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) p C:Cueva C(.) Psi A to B(t) Psi A to C(t) Psi B to A(.) Psi B to C(.)}	22.4376	0.0000	0.02703	1.0001	5	0.0000
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(t) S C:Cueva C(t) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) p C:Cueva C(.) Psi A to B(t) Psi A to C(t) Psi B to A(.) Psi B to C(t)}	22.4376	0.0000	0.02703	1.0001	5	0.0000
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(t) S C:Cueva C(t) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) p C:Cueva C(.) Psi A to B(t) Psi A to C(t) Psi B to A(.) Psi B to C(t)}	22.4376	0.0000	0.02703	1.0001	5	0.0000
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(t) S C:Cueva C(t) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) p C:Cueva C(.) Psi A to B(t) Psi A to C(t) Psi B to A(t) Psi B to C(.)}	22.4376	0.0000	0.02703	1.0001	5	0.0000
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(t) S C:Cueva C(t) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) p C:Cueva C(.) Psi A to B(t) Psi A to C(t) Psi B to A(t) Psi B to C(.)}	22.4376	0.0000	0.02703	1.0001	5	0.0000
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(t) S C:Cueva C(t) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) p C:Cueva C(.) Psi A to B(t) Psi A to C(t) Psi B to A(t) Psi B to C(t)}	22.4376	0.0000	0.02703	1.0001	5	0.0000
{S A:Cueva A(.) S B:Cueva B(.) S C:Cueva C(.) p A:Cueva A(t) p B:Cueva B(.) p C:Cueva C(.) Psi A to B(t) Psi A to C(.) Psi B to A(.) Psi B to C(t)}	22.4376	0.0000	0.02703	1.0001	5	0.0000



