

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE
CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

Fenología y sitios de percha por murciélagos en
cuevas de la Depresión Central de Chiapas, México.

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO
**EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS
TROPICALES**

PRESENTA

Jhonnatan Enrique González Figueroa

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

08/08/2024



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE
CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

Fenología y sitios de percha por murciélagos en
cuevas de la Depresión Central de Chiapas, México.

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO
EN **CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS
TROPICALES**

PRESENTA

Jhonnatan Enrique González Figueroa

DIRECTOR

Dr. Esteban Pineda Diez de Bonilla

ASESORES

M. en C. Luis Arturo Hernández Mijangos

Dr. Ernesto Velázquez Velázquez

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

08/08/2024





UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

AUTÓNOMA

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas a 08 de agosto de 2024
Oficio No. SA/DIP/0548/2024
Asunto: Autorización de Impresión de Tesis

C. Jhonnatan Enrique González Figueroa
CVU: 1177770
Candidato al Grado de Maestro en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación de Ecosistemas Tropicales
Instituto de Ciencias Biológicas
UNICACH
P r e s e n t e

Con fundamento en la opinión favorable emitida por escrito por la Comisión Revisora que analizó el trabajo terminal presentado por usted, denominado **Fenología y sitios de percha por murciélagos en cuevas de la Depresión Central de Chiapas, México** cuyo Director de tesis es el Dr. Esteban Pineda Diez de Bonilla (CVU: 93047) quien avala el cumplimiento de los criterios metodológicos y de contenido; esta Dirección a mi cargo autoriza la impresión del documento en cita, para la defensa oral del mismo, en el examen que habrá de sustentar para obtener el **Grado de Maestro en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales**.

Es imprescindible observar las características normativas que debe guardar el documento impreso, así como realizar la entrega en esta Dirección de un ejemplar empastado.

Atentamente
"Por la Cultura de mi Raza"


Dra. Carolina Orantes García
Directora



C.c.p. Dra. Alma Gabriela Verdugo Valdez, Directora del Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.
Dr. José Antonio De Fuentes Vicente, Coordinador del Posgrado, Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento
Archivo/minutario.

RJAG/COG/hxt/igp/gtr

2024 Año de Felipe Carrillo Puerto
BENEMÉRITO DEL PROLETARIADO,
REVOLUCIONARIO Y DEFENSOR DEL MAYAB.



Secretaría Académica
Dirección de Investigación y Posgrado
Libramiento Norte Poniente No. 1150
Colonia Lajas Maciel C.P. 29039
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México
Tel:(961)6170440 EXT.4360
investigacionyposgrado@unicach.mx

Dedicatoria

A los pasos de los demás que hicieron ver mi camino, a sus aprendizajes y pasiones que me motivaron a buscar los míos. A aquellos que me acompañaron entre los verdes senderos y el fro del mundo subterráneo. A quien estuvo presente en todo momento y en los momentos más efímeros, a la familia con la que nací y la que conocí en el camino.

Agradecimientos

A CONACYT por la beca otorgada para el estudio de la maestría con No:814982. A Idea Wild por el equipo proporcionado para la investigación.

A mi director de tesis, Esteban Pineda, por su constante apoyo, paciencia y guía que me brindó en mi formación como biólogo desde la licenciatura hasta mi maestría. A mis asesores, Arturo Mijangos y el Dr. Ernesto Velázquez, por sus comentarios para mejorar el trabajo de campo y de gabinete.

Al profesor Náyber Solis Solis, fundador y encargado de “Grutas de Monte Cristo A.C.” por facilitar el acceso a las cuevas y su amistad brindada. A los miembros del Grupo Espeleológico Ak’bal, Josúe Luna, Luis Aguilar y Ramiro Tapia, así como mis demás amigos, José Luis y Lenin por el apoyo constante en los muestreos en las cuevas a pesar de las dificultades que se presentaban.

A mi familia que siempre me apoyó y motivó a no renunciar.

Contenido

Resumen	8
Introducción	10
Marco teórico.....	12
Cuevas kársticas.....	12
Vida en las cuevas	13
Las cuevas como refugios de los murciélagos.....	14
Árboles de regresión múltiple.....	16
Antecedentes.....	17
Hipótesis.....	18
Objetivos.....	18
Método	19
Resultados.....	23
Condiciones ambientales en cuevas de El Parral	23
Composición y distribución de especies	24
Uso de sitios de percha.....	26
Discusión	29
Conclusiones	31
Recomendaciones	31
Literatura citada.....	33

Índice de figuras

figura 1. Ejemplo de un MRT	16
figura 2. Localización de las cuevas de estudio, en el municipio de El Parral, Chiapas. La distancia de las cuevas a la localidad es de 8 km. El conjunto de cuevas se encuentra relativamente cercanas (distancia máxima, 1.5 km).....	20
figura 3. Variación de los factores ambientales al interior de la cueva El Aguajón. a) variación de temperatura (°C), b) Variación de porcentaje de humedad (H%) y c) variación de la concentración de dióxido de carbono (CO ₂).	23
figura 4. Variación de los factores ambientales al interior de la gruta Monte Cristo. a) variación de temperatura (°C), b) Variación de porcentaje de humedad (H%) y c) variación de la concentración de dióxido de carbono (CO ₂).	24

Resumen

Las cuevas son sitios que pueden albergar una gran diversidad de especies debido a su heterogeneidad física y ambiental, ofreciendo una variedad de condiciones ambientales para su uso. Dentro de ellas, pueden estar presentes especies de forma permanente o especies que pueden hacer uso como refugio de manera temporal, como sucede con los murciélagos. Los murciélagos encuentran grandes ventajas en este tipo de refugios, y el uso de sitios al interior de las cuevas con diferentes características de hábitats dependerá de varios factores ambientales y fenológicos. En este trabajo se determinó qué factores ambientales del interior de las cuevas están influyendo en el uso de distintos sitios de percha en dos cuevas del municipio de El Parral, Chiapas. Se realizó una descripción tanto de la topografía de las cuevas, como de la variación de las variables ambientales de temperatura, porcentaje de humedad y concentración del dióxido de carbono como variables determinantes del uso diferencial de las cuevas, posteriormente se estimó la frecuencia en los usos de sitios de percha por las distintas especies, así como los estados fenológicos (reproductivos) que presentaban. Se realizaron árboles de regresión multivariados (MTR) para determinar cómo interactuaban las variables ambientales con la fisiología de las especies, para determinar la importancia del uso diferencial que hacen los murciélagos de las cuevas como refugios temporales para la reproducción. Se encontraron tres especies en la cueva Grutas de Monte Cristo: *Desmodus rotundus*, *Diphylla ecaudata*, y *Glossophaga mutica*, para las cuales se observó que las hembras son las que hacen un uso del refugio más específico con respecto al microclima a diferencia de los machos. En la cueva del Aguajón se encontraron seis especies: *Desmodus rotundus*, *Glossophaga mutica*, *Natalus mexicanus*, *Artibeus jamaicensis*, *Pteronotus mesoamericanus*, y un solo individuo de *Myotis pilosatibialis*, cada especie tuvo un uso de sitio con microclima específico.

Palabras clave

Cuevas, murciélagos cavernícolas, ecología de refugios, árboles de regresión.

Abstrac

Caves are sites that can house a great diversity of species due to their physical and environmental heterogeneity, offering a variety of environmental conditions for their use. The species may be present permanently or use it as a temporary refuge, as is the case with bats. Bats find advantages in this type of roost, and the use of sites within caves will depend on several environmental and phenological factors. In this work, it was determined which environmental factors inside the caves can influence the use of different roosting sites in two caves in the El Parral, Chiapas. A description was made of both the topography of the caves and the variation of the environmental variables of temperature, percentage of humidity and carbon dioxide concentration as determining variables of the differential use of the caves; Subsequently, the frequency of use of roosting sites by the different species was estimated, as well as the phenological (reproductive) states they presented. Multivariate regression trees (MTR) were performed to determine how environmental variables interacted with the physiology of the species, to determine the importance of the differential use of caves by bats as temporary refuges for their reproduction. Three species were found in the Gruta de Montecristo cave: *Desmodus rotundus*, *Diphylla ecaudata* and *Glossophaga mutica*, of which it was observed that the females are the ones that make more specific use of the shelter with respect to the microclimate, unlike the males. In the Aguajón cave, six species were found: *Desmodus rotundus*, *Glossophaga mutica*, *Natalus mexicanus*, *Artibeus jamaicensis*, *Pteronotus mesoamericanus* and a single individual of *Myotis pilosatibialis*. Each species had a site use with a specific microclimate.

Key words

Cave, bats, shelter ecolog, regression trees

Introducción

Los murciélagos son mamíferos pertenecientes al orden Chiroptera, y son los únicos mamíferos capaces de volar; debido a ello, han colonizado gran parte del mundo (Siles, 2002; Tuttle, 1997). Es el segundo orden más diverso de los mamíferos, siendo representada por más de 1,300 especies a nivel mundial (Nuñez, 2018). Los murciélagos presentan diversos gremios tróficos, como insectívoros, nectarívoros, frugívoros, carnívoros, hematófagos y piscívoros (Kalko, 1997). Debido a su variedad de gremios, tienen diferentes requerimientos de hábitat a lo largo de su ciclo de vida y cumplen varias funciones en la restauración y mantenimiento de los ecosistemas, como dispersores de semillas, controladores de otras poblaciones de mamíferos e insectos, y polinizadores de diversas plantas (Meyer y Kalko, 2008; Mickleburgh *et al.*, 2002), además de proveer materia orgánica para el sustento de otros organismos del interior de las cuevas.

En México existen seis familias de murciélagos, (Emballonuridae, Noctilionidae, Mormoopidae, Phyllostomidae, Vespertilionidae y Molossidae), de las cuales los Phyllostomidae es la familia con mayor diversidad en la región Neotropical, con 224 especies en 60 géneros (Morales *et al.*, 2021). Los murciélagos presentes en el trópico pueden usar una variedad de tipos de refugios (Altrigham, 1996); que van desde huecos de árboles, grietas, casas, puentes, minas abandonadas y cuevas (Hill y Smith, 1984; Tuttle, 1997). Estas últimas, constituyen uno de los principales lugares de refugio para un gran número de especies de murciélagos en el mundo, y en la zona neotropical se han reportado más de 10 especies en una sola cueva formando colonias muy numerosas (Trajano y Giménez, 1998). En México, 60 de las 139 especies reportadas en el país, usan las cuevas como refugio, y de ellas, 55 especies hacen uso de las cuevas en Chiapas (Arita, 1993). En algunas cuevas se pueden encontrar especies con pocos individuos, o también puede haber cuevas que alberguen miles de individuos de distintas especies (Kunz, 1982; Peñuela, 2014).

La composición de murciélagos en el interior de las cuevas puede estar influenciada por factores extrínsecos como el clima, la disponibilidad de refugios, la abundancia y disponibilidad de los recursos alimenticios, y por factores intrínsecos como la

organización social, edad, sexo, y estado fenológico de los organismos (Ferreyra, *et al.*, 2018; Vleut *et al.*, 2019). Los refugios como las cuevas se encuentran en su mayoría disponibles y estables durante todo el año, a comparación de refugios externos, como los troncos de los árboles o hojas modificadas, que están sujetos a los cambios de las condiciones climáticas (Cocourel, 2003).

Debido a que el uso de los refugios es indispensable para la supervivencia de los murciélagos (López-Wilchis, 1989), y que en México la gran mayoría de ellos utilizan las cuevas como refugios (Arita y Vargas, 1996), es indispensable generar información acerca de los factores que influyen en el uso de los refugios en ambientes fragmentados de la región Neotropical de México donde es común que existan cuevas disponibles para que los murciélagos lleven a cabo actividades reproductivas (Torres *et al.*, 2012) y con ello poder realizar mejores propuestas de conservación de los refugios, así como también, se puede lograr entender de mejor manera la ecología de las distintas especies presentes en las cuevas.

Marco teórico

Las cuevas son cavidades subterráneas naturales (White y Culver; 2012), formadas en varios tipos de roca debido a la erosión (Moldovan, *et al.*, 2018). Las cuevas más comunes son las formadas por lava solidificada y las formadas por los sistemas de tipo karst, estas últimas han sido de las más estudiadas debido a que son las más abundantes (Moldovan, *et al.*, 2018; Hoffmann, *et al.*, 1986).

Cuevas kársticas

El karst son los suelos compuestos principalmente de rocas calizas (Jennings, 1971), el nombre proviene del lugar donde fue descrito por primera vez: Karst, Eslovenia (Ćalić, 2007). Las cuevas kársticas se forman por la disolución de la roca por medio del agua cargada de dióxido de carbono de la atmosfera (Cicourel, 2003), el agua se mueve por medio de las fisuras de la roca aumentando el proceso de disolución y generando más el ensanchamiento de las fisuras, creando una red de sistemas subterráneos (Larios, 2000). Dentro de las cuevas, el dióxido de carbono (CO₂) juega un papel importante para la formación o disolución de la calcita, pues el CO₂ en los ríos subterráneos favorecen la disolución de la roca, y el CO₂ en el aire de las cuevas favorecen la formación de los espeleotemas (Larios, 2000).

En México, se cuenta con 391,000 Km² de suelo kárstico, que corresponde al 20% de toda la superficie de la República Mexicana, concentrados en la península de Yucatán, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental y en los sistemas Montañosos de Chiapas (Gutiérrez, 2008). La superficie geológica de Chiapas consta más de la mitad de karst cubriendo la zona centro y noreste del estado, (Jackson e Irving, 1960), por lo cual cuenta con muchas cuevas, que pueden ser utilizadas como refugios por diversas especies de murciélagos.

Los factores físicos y químicos que se presentan en las cuevas kársticas se pueden diferenciar en dos grupos, las cuevas de las regiones templadas del planeta y las cuevas de regiones tropicales. Las que se encuentran en las regiones templadas presentan grandes fluctuaciones ambientales en el transcurso del año, llegando en algunas cuevas a puntos de congelación en el interior durante la temporada invernal; mientras que las cuevas tropicales, las variaciones ambientales son más estables a lo largo del año. La temperatura es el factor físico que más se diferencia en las cuevas tropicales de las templadas (White y Culver, 2012), la temperatura en el interior de muchas de estas cuevas suele tener un valor medio de la temperatura anual cercano al de la temperatura externa de la región (Hoffmann, *et al.*, 1986).

Vida en las cuevas

Las cuevas se consideran sistemas semicerrados, ya que dependen de aportes energéticos del exterior para mantenerse (Parraga y Possos, 2018). Hay muchos organismos que pueden habitar en las cuevas, desde organismos que acceden a las cuevas de manera accidental, hasta los especializados para habitar los medios subterráneos (Howard y Moldovan, 2019). Se han clasificado a los organismos dependiendo su incidencia en las cuevas en tres categorías: 1) los *trogloxenos*, que son especies que no hacen uso de las cuevas y sin embargo se han introducido al interior de estas por distintos factores, como arrastre por corrientes de agua y caídas desde entradas verticales o para buscar alimento; 2) los *troglofilos*, que son especies que frecuentan las cuevas y hacen uso de ellas como refugio, pasan parte de su ciclo de vida en el interior de las cuevas, de estas se desprende otra categoría, los eutroglofilos, que son especies que tienen poblaciones cavernícolas y no cavernícolas (Trajano, 2012); y 3) los troglobios, que son especies que viven estrictamente en las cuevas y que han sufrido modificaciones morfológicas para desarrollarse en el medio subterráneo, las especies troglobias que viven únicamente en los cuerpos de agua se les conoce como estigobiontes (Ortigosa, 2018).

Uno de los recursos abióticos indispensables en los ecosistemas es la energía solar, y esta no se encuentra presente en todo el desarrollo de una cueva. Como un gradiente de la presencia de energía lumínica en las cuevas, se puede clasificar el interior en tres zonas: la zona de entrada, que corresponde a donde los pocos rayos lumínicos puedan incidir en la cueva, en esta zona es muy común encontrar especies troglógenas; la zona de penumbra, en donde ya no hay energía lumínica de forma directa, pero aún no hay una oscuridad total, las especies troglófilas se encuentran principalmente en esta zona; y la tercera zona es la de total oscuridad, que representa a la zona más profunda de los ambientes subterráneos, donde el microclima es mucho más estable y se pueden encontrar tanto organismos troglófilos como troglobios (Hoffmann, *et al.*, 1986).

La entrada de fuentes de recursos como aporte de energía para la biota se da de distintas formas: 1) corrientes de agua al interior de las cuevas, 2) por filtración de agua en los techos y paredes de las cuevas y 3) depósitos de guano por parte de los murciélagos (Howard, 1983). En las cuevas que no presentan corrientes de agua, la entrada de recursos se da principalmente por medio del tercer tipo y debido a esto, los murciélagos son especies claves en los ecosistemas subterráneos (Culver y Pipan, 2009).

Las cuevas como refugios de los murciélagos

Varios factores influyen sobre el uso que las colonias de murciélagos les dan a las cuevas, siendo la localización geográfica y la altitud factores importantes, pues con esto se crean variaciones microclimáticas dentro y entre las cuevas, que son aprovechadas por murciélagos con requerimientos específicos (Cicourel, 2003; Tuttle y Stevenson, 1977). Las cuevas en su interior presentan características diferentes a los demás refugios, como: humedad y temperatura poco fluctuantes, baja luminosidad, flujo de aire relativamente constante, además, la topografía de las cuevas puede ofrecer distintos sitios de percha con condiciones microclimáticas ambientales diferentes para cada especie (Hernández, 2017; Hill y Smith, 1984).

Un microclima adecuado puede optimizar los gastos energéticos, ya que la temperatura puede afectar las tasas metabólicas, la termorregulación e influir en el desarrollo de los embriones, lactancia, el cuidado parental e interacción social (Bonaccorso, *et al.*, 1992; Kunz, 1982; Torres, *et al.*, 2012). Los requisitos para el uso de sitios de percha pueden variar entre especies, y dentro de estas, dependiendo del sexo, la edad, el estado reproductivo y el uso que se le da al refugio (Humphrey, 1975; Stebbings, 1995). El sexo puede influir en el uso del refugio debido a que los requerimientos ambientales pueden llegar a ser diferentes, por diferencias en el tamaño corporal como dimorfismo sexual, por estados fenológicos como la espermatogénesis en machos y por la gestación en las hembras (Cryan, *et al.*, 2000). De igual forma, la capacidad de termorregulación limita el uso de refugios por parte de distintas especies, debido a que las especies con mayor capacidad de termorregulación pueden tolerar ambientes con mayores variaciones en temperatura, y los individuos con menor capacidad de termorregulación optarán por ambientes más estables (Ávila y Medellín, 2004). Otro aspecto que influye en el uso de sitios de refugio es el número de individuos de la colonia, ya que los murciélagos que se refugian en grupos tienden a perder menos calor que los murciélagos solitarios (López-Wilchis, 1989).

Los ciclos fenológicos de los murciélagos son diferentes para cada especie, lo cual puede generar un uso temporal diferente de los refugios entre especies y sexos. Por ejemplo, los murciélagos frugívoros sincronizan el final de su gestación con el inicio de la temporada de lluvias, llegando a aumentar la disponibilidad de alimentos para las hembras lactantes (Durant, *et al.*, 2013). En murciélagos nectarívoros, la etapa reproductiva está relacionada con la época de floración de la mayoría de las especies (Stoner, *et al.*, 2003). Por ello, el uso de los refugios puede variar dependiendo del estado fenológico de las distintas especies.

Árboles de regresión múltiple

Entre los métodos multivariados para establecer correlaciones entre variables ecológicas de los organismos, se conoce a los árboles de regresión múltiple (MRT), que son una alternativa al análisis tradicional de regresión, pero a diferencia de esta, los MRT dan como resultado una respuesta multivariada (De'ath, 2002) y son adecuados para el análisis de datos ecológicos con relaciones no lineales, valores faltantes e interacciones complejas (De'ath y Fabricius, 2000). Los MRT analizan los datos de la comunidad y pueden usarse para la exploración, descripción y predicción

Los árboles de regresión realizan divisiones binarias de los datos siendo acomodados de manera jerárquica para obtener una predicción de la variable dependiente, para cada individuo o valor que cumple con las condiciones de cada bifurcación (Preatoni, *et al.*, 2005). A esta jerarquía se le llama árbol y cada segmento se conoce como nodo, y a los nodos finales se le denominan hojas (figura 1).

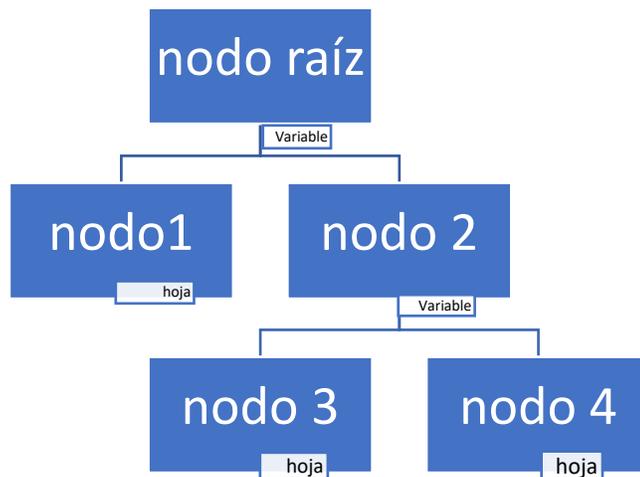


figura 1. Ejemplo de un MRT

Los MRT se pueden utilizar para exploración, descripción y predicción de las variables de respuesta en función de las variables independientes, Los valores que resultan del análisis del MRT: es el error residual, el error relativo de validación cruzada (CVRE) que es una estimación del árbol para predecir nuevos datos, la proporción de la varianza explicada es igual a 1 menos el error residual (1-Error). El árbol más parsimonioso será

el que tenga menos nodos y un CVRE similar o más bajo al CVRE más chico de los árboles posibles (Villafañez, 2022).

Antecedentes

Los estudios acerca del uso de los sitios de percha han sido diversos, los que exploran la influencia de la actividad antrópica en el paisaje circundante de las cuevas o las visitas humanas que se dan en el interior de estas (Bustillo y Paladín, 2018; Cajaiba *et al.*, 2021; Párraga y Possos, 2018), los que estudian la selección de los refugios de las especies de murciélagos para la hibernación (Ayala-Berdon y Solís-Cárdenas, 2017; Smirnov y Vekhnik, 2011) hasta los que buscan explicar las variables que podrían estar influyendo esta selección en el interior de las cuevas o entre distintas cuevas (Arita y Vargas, 1995; Ayala-Téllez *et al.*, 2018; Phelps *et al.*, 2016; Ribadeneira, 2017; Siles, 2002; Torres, *et al.*, 2012).

Uno de los artículos referentes acerca de los murciélagos que ocupan las cuevas es el de Arita (1993), quien, con base en revisiones bibliográficas, realizó una clasificación de las especies que tienden a ocupar las cuevas como refugios: 1) alternativas, especies que frecuentan las cuevas, pero no son el principal refugio; 2) principales, aquellas especies que usan las cuevas como el principal refugio. Además, clasificó a las especies mexicanas de acuerdo con su incidencia: integracionistas, especies que tienden a ocupar cuevas con una alta riqueza de especies; segregacionistas, especies que ocupan cuevas con una baja riqueza de especies; e indiferentes, que aparentemente son indiferentes a la riqueza de especies.

Brunet y Medellín (2001), realizaron un estudio de la relación de la riqueza de especies de murciélagos asociados a 20 cuevas en diversos municipios de la Sierra Madre Oriental de México; evaluaron distintos factores físicos de las cuevas: área total de la cueva; índice de Avon, (presencia de depresiones que se localizan en el techo de las cuevas), índice de complejidad (indica la heterogeneidad de la cueva), y distintas variables ambientales: índice de humedad relativa, temperatura y precipitación. Encontraron que las cuevas con mayor área y humedad presentan una mayor riqueza de especies.

La abundancia de los murciélagos puede modificar el microclima del interior de las cuevas. Martínez-Coronel *et al.* (2010), midieron la variación de la temperatura y humedad a lo largo del día, y la relación que hay con los murciélagos en la cueva “Los Laguitos”, ubicada en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Encontraron que las variaciones de temperatura y humedad pueden estar influenciadas por la actividad de los murciélagos, debido a que registraron variaciones en estas variables en distintos puntos de la cueva entre el momento de la salida de los murciélagos y el de llegada a las cuevas, así como también la tendencia a estabilizarse estos parámetros en el momento en que los murciélagos disminuyen su actividad.

Hipótesis

Las variables microambientales de temperatura, porcentaje de humedad y concentración de bióxido de carbono al interior de dos cuevas del municipio El Parral, tendrán influencia en el uso de los sitios de percha de murciélagos, por lo que los requerimientos de las especies variarán de acuerdo con su estado fenológico. Debido a la heterogeneidad espacial microambiental al interior de las cuevas, se espera encontrar un uso diferenciado de sitios de percha para cada especie y estas van a variar a lo largo del tiempo de acuerdo con su fenología.

Objetivos

General:

Evaluar el uso de sitios de percha de los murciélagos de acuerdo con su estado fenológico y a las características ambientales en dos cuevas de la Depresión Central de Chiapas.

Específicos:

1. Determinar la distribución de las especies de murciélagos en el interior de las cuevas.

2. Determinar el estado fenológico de cada colonia de murciélagos en los sitios de percha.
3. Determinar la variación espacial de los parámetros microambientales en el interior de las cuevas.
4. Correlacionar la distribución y la fenología de las especies de murciélagos en los sitios de percha con la heterogeneidad microambiental en el interior de las cuevas.

Método

Zona de estudio

Las cuevas de estudio se encuentran ubicadas en el municipio de El Parral, Chiapas. El municipio se encuentra a una altura de 620 msnm aproximadamente (Comité Estatal de Información Estadística y Geográfica de Chiapas, 2017; Figura 2). Los meses de lluvia comprenden de mayo a octubre, siendo los meses de junio a septiembre donde se concentra la mayor precipitación (CONAGUA, 2020). La vegetación comprende en su mayoría selva baja caducifolia; las cuevas se encuentran rodeadas de parches de esta vegetación, además de vegetación inducida como cultivos y zonas de pastoreo.

La geología del lugar se encuentra compuesta de roca caliza perteneciente al cretácico inferior, además de que en la parte norte del municipio recorre una fractura y una falla geológica de aproximadamente 20 km y 4 km respectivamente (INEGI, s.f.).

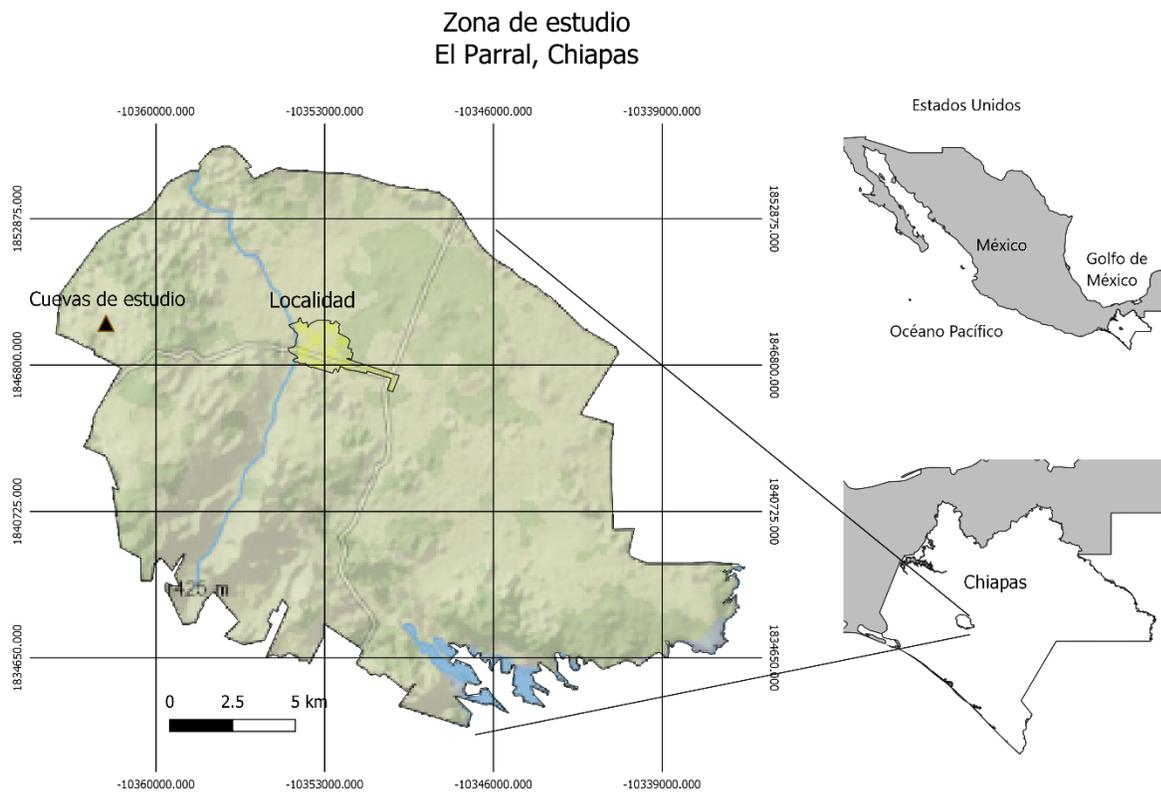


figura 2. Localización de las cuevas de estudio, en el municipio de El Parral, Chiapas. La distancia de las cuevas a la localidad es de 8 km. El conjunto de cuevas se encuentra relativamente cercanas (distancia máxima, 1.5 km).

Las dos cuevas de estudio son kársticas, una de ellas es “El Aguajón”, y por introspecciones anteriores se ha visto que es la que tiene un mayor desarrollo, además de cuerpos de agua. La otra cueva pertenece a “Grutas de Monte Cristo A.C.”, un Área Destinada Voluntariamente a la Conservación.

Caracterización de las cuevas y toma de variables

En la primera visita se realizó el levantamiento topográfico con la ayuda de un distanciómetro laser (TRUPER MELA-40), clinómetro (Suunto PM-5/360PC) y brújula. Después de obtener los datos, se ingresaron al programa Visual Topo (Versión 5.04) para tener un archivo digital del perfil y la planta topográfica (Gamboa, 2010).

Después de obtener la topografía de las cuevas, se establecieron los puntos de muestreo para la toma de datos de las variables ambientales de temperatura (°C en adelante),

humedad relativa (%HR) y dióxido de carbono (CO₂). Se consideraron siete puntos de muestreo, de los cuales dos correspondían al inicio y al final de la cueva, los demás puntos se establecieron considerando los cambios de dirección (derecha, izquierda) en el desarrollo de la cueva, cambios repentinos altura y/o ancho de la cueva, ya que estos cambios podrían crear un comportamiento diferente de las variables ambientales a considerar.

Composición de especies y estructura poblacional

Se realizaron visitas mensuales con una duración de dos días en cada cueva, de diciembre del 2022 a mayo del 2023 para la obtención de datos ambientales y biológicos. En cada visita a las cuevas, se utilizaron luces tenues para evitar ahuyentar a los individuos. Para la estimación de la estructura poblacional se realizaron capturas de individuos con redes de golpeo o entomológicas, redes de niebla o trampas de harpa, dependiendo de las condiciones de la cueva y la dificultad de captura (Galindo y Quijano, 2004; Kunz, 1982). Se identificaron las especies con la clave de campo *Identificación de los murciélagos de México* (Medellín, et al., 2007), y se registró el sexo de los individuos, y la edad fue considerada por medio de la observación de la fusión epífisis-diáfisis de la cuarta articulación metacarpal-falangeal (Anthony, 1988). El estado reproductivo de los machos se determinó por la posición de los testículos y el de las hembras por la observación de las mamas y presencia de signos de preñez por medio de la palpación del vientre (Racey, 1988).

Análisis estadísticos

Para determinar si existe variación de las variables ambientales entre los distintos puntos de las cuevas a lo largo del muestreo, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis debido a que los datos no presentaban una normalidad (García, 2011).

Se realizaron árboles de regresión multivariante (MRT) para describir la relación de la abundancia por sexo y el estado reproductivo de cada especie presente para cada visita asociada a cada sitio de percha con las condiciones ambientales presentes. Se utilizó el

software *R studio*, versión 4.2.1 (R Core Team, 2022) y el paquete *Mvpart* (Terneaeu y atkinson, 2014) para evaluar que variables ambientales son las que están más correlacionadas con las variables del estado fenológico de las especies.

Resultados

Condiciones ambientales en cuevas de El Parral

La cueva del Aguajón fue la cueva más grande, con un desarrollo de 281 m y un desnivel de -47m, la entrada era una sima de 20m² aproximadamente. Presentaba una galería grande del lado izquierdo con una altura de 16m. El mayor desarrollo se encontraba hacia el lado derecho, en donde a los 67m se iniciaba un túnel de 30m que posteriormente se agrandaba poco a poco. A los 195m de la entrada se encontraba una pequeña poza de agua y hasta los 280m se encontraba un arroyo.

La cueva del Aguajón presentó variación en las condiciones ambientales en el desarrollo de la cueva (Figura 3). El punto 7 fue el más cálido con una media de 27.5°C, y el punto más frío fue el 3, con una media de 21.5°C. El punto 1, con una temperatura media de 24.25°C, fue el punto con mayor variación ($\pm 3.9^\circ\text{C}$) a lo largo del muestreo, caso contrario el punto 7 presentó la temperatura más estable ($\pm 0.44^\circ\text{C}$). La humedad presentó el mismo patrón, fue más estable conforme se llegaba al fondo de la cueva, y era más variable en la zona de la entrada (Fig. 3b). El dióxido de carbono presentó un patrón distinto, fue más estable en la entrada y varió más hacia el fondo, con 310 ppm hasta 550 ppm (Figura. 3c).

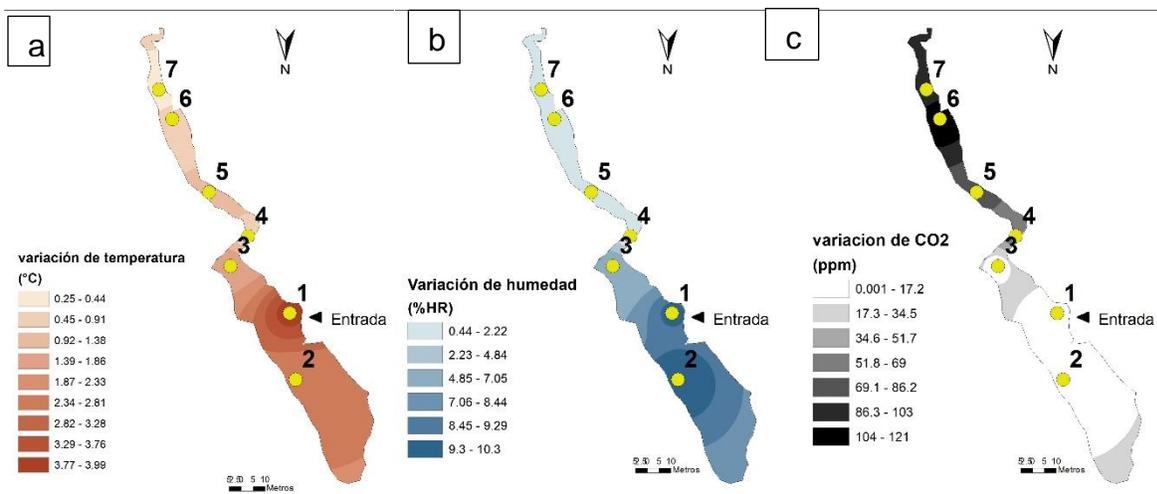


figura 3. Variación de los factores ambientales al interior de la cueva El Aguajón. a) variación de temperatura (°C), b) Variación de porcentaje de humedad (H%) y c) variación de la concentración de dióxido de carbono (CO₂).

Grutas de Monte Cristo tenía un desarrollo de 55m y un desnivel de -12m. La cueva tenía una galería pequeña a los 5m de la entrada en donde el acceso era complicado. Ambas cuevas tuvieron siete puntos de toma de variables ambientales, estos puntos se determinaron por la topografía resultante.

Las variables ambientales en Grutas de Monte Cristo fueron diferentes a lo largo del desarrollo de la cueva y en el tiempo de muestreo. La temperatura fue más estable en los últimos dos puntos que se encontraban en el fondo de la cueva: el punto 6 con 24.72 ± 0.27 °C, y el punto 7 con 25 ± 0.65 °C. La entrada de la cueva presentó la mayor variación de temperatura 28.32 ± 4.73 °C. (Figura 4). De igual forma, la entrada tuvo mayor variación de humedad, llegando a disminuir con forme se llegaba a la zona profunda. El CO₂ no presentó un patrón, la mayor variación fue en el punto 2 con 440 ± 50 ppm y la entrada tuvo un valor estable de 385 ppm.

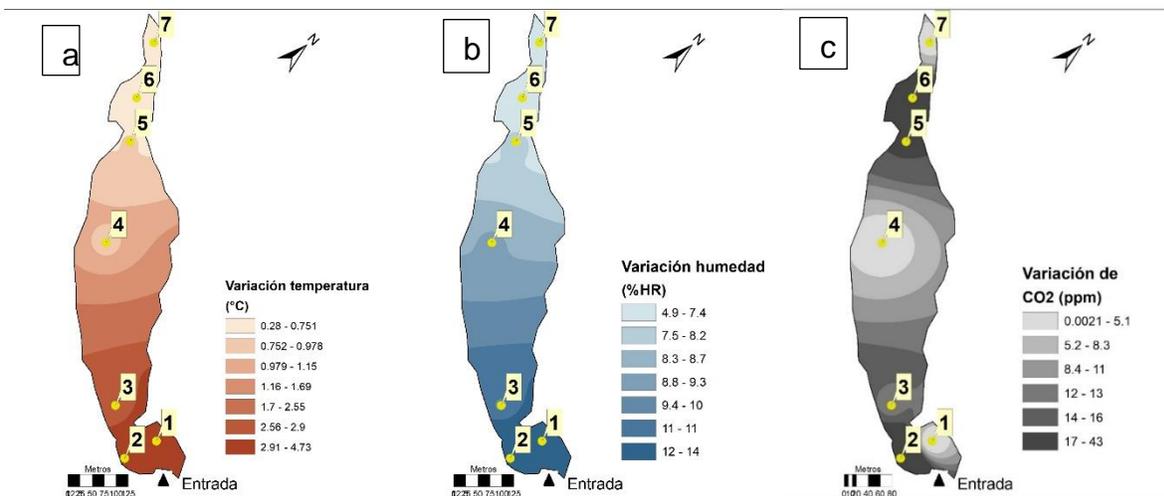


figura 4. Variación de los factores ambientales al interior de la gruta Monte Cristo. a) variación de temperatura (°C), b) Variación de porcentaje de humedad (H%) y c) variación de la concentración de dióxido de carbono (CO₂).

Composición y distribución de especies

En el Aguajón, se encontraron seis especies, una frugívora: *Artibeus jamaicensis* (36 hembras y 51 machos), una nectarívora (48 machos y 36 hembras), una hematófaga: *Desmodus rotundus* (dos hembras y cuatro machos), y tres insectívoras: *Natalus*

mexicanus (55 machos y 14 hembras), *Pteronotus mesoamericanus* (5 machos y una hembra), y *Myotis pilosatibialis* (un macho). Debido a que solo hubo un registro de *M. pilosatibialis* no se consideró para los análisis de MRT.

En la cueva del Aguajón las especies se encontraban del punto cuatro al siete. El murciélago *D. rotundus* sólo estaba en el punto 4, los individuos eran juveniles (dos machos) y adultos no reproductivos (dos hembras y dos machos). *Artibeus jamaicensis* (37 hembras y 51 machos) ocupaba dos sitios de percha (6 y 7), uno en donde solo se encontraban adultos y juveniles no reproductivos (24 adultos y 19 juveniles), y otro en donde se encontraban machos escrotados (17 individuos), y hembras preñadas (13 individuos) y lactantes (14 individuos). Se capturaron 84 individuos (48 machos y 36 hembras) de *G. mutica* en tres sitios de percha (4, 6 y 7), en donde se podían encontrar adultos machos y hembras, adultos y juveniles sin alguna distinción. *N. mexicanus* tuvo dos sitios más (5 y 7), ocupados por adultos no reproductivos. *Pteronotus mesoamericanus* solo se encontraba en un sitio (6), y era ocupado por adultos no reproductivos.

En Grutas de Monte Cristo se encontraron tres especies, una nectarívora: *Glossophaga mutica* (dos machos y 17 hembras), y dos hematófagas: *Desmodus rotundus* (16 machos y 12 hembras) y *Diphylla ecaudata* (tres machos y tres hembras). Se observó una distribución marcada para dos de las tres especies de murciélagos presentes de acuerdo con su estado fenológico. *D. rotundus* se encontró en dos puntos, en el cual uno de ellos se encontraba a 10 m de la entrada (punto 2) pero era de difícil acceso, y era ocupado únicamente por cuatro hembras lactantes y dos juveniles, el segundo punto donde se encontraban era el 4, con presencia de adultos no reproductivos (nueve machos y cinco hembras), y cuatro machos escrotados. *D. ecaudata* solo se encontró en dos puntos: el cuatro, con un macho escrotados y el punto seis con dos hembras no reproductivas y una preñada, y dos machos, un escrotado y uno no reproductivo. *G. mutica*, se encontraba en varios sitios de la cueva, sin aparentemente una distinción clara de alguna edad o estado reproductivo, solo hubo dos machos no reproductivos en el punto cuatro, hembras lactantes en el punto tres y seis, así como también una preñada.

Uso de sitios de percha

El análisis de árbol de regresión múltiple en la cueva El Aguajón hizo una primera separación por medio de la temperatura (mayor a 24.65 °C y menor a 24.65 °C). Los individuos de *A. jamaicensis* con algún estado reproductivo (escrotados, lactantes o preñadas) se encontraban en condiciones ambientales de una temperatura mayor a 24.65 °C, y una cantidad de CO₂ menor a 623 ppm. La mayoría de los individuos *N. mexicanus* se encontraban en sitios con una temperatura mayor a 24.65 °C, estos individuos eran adultos. Los individuos capturados de *P. mesoamericanus*, *D. rotundus* y *G. mutica* no presentaron mucha especificidad de condiciones ambientales. Esto puede deberse a que se capturaron únicamente seis individuos de *D. rotundus* y *P. mesoamericanus* y no fueron suficientes para el análisis. En el caso de *G. mutica*, se capturaron 84 individuos en El Aguajón, 80 sin algún estado reproductivo y cuatro escrotados.

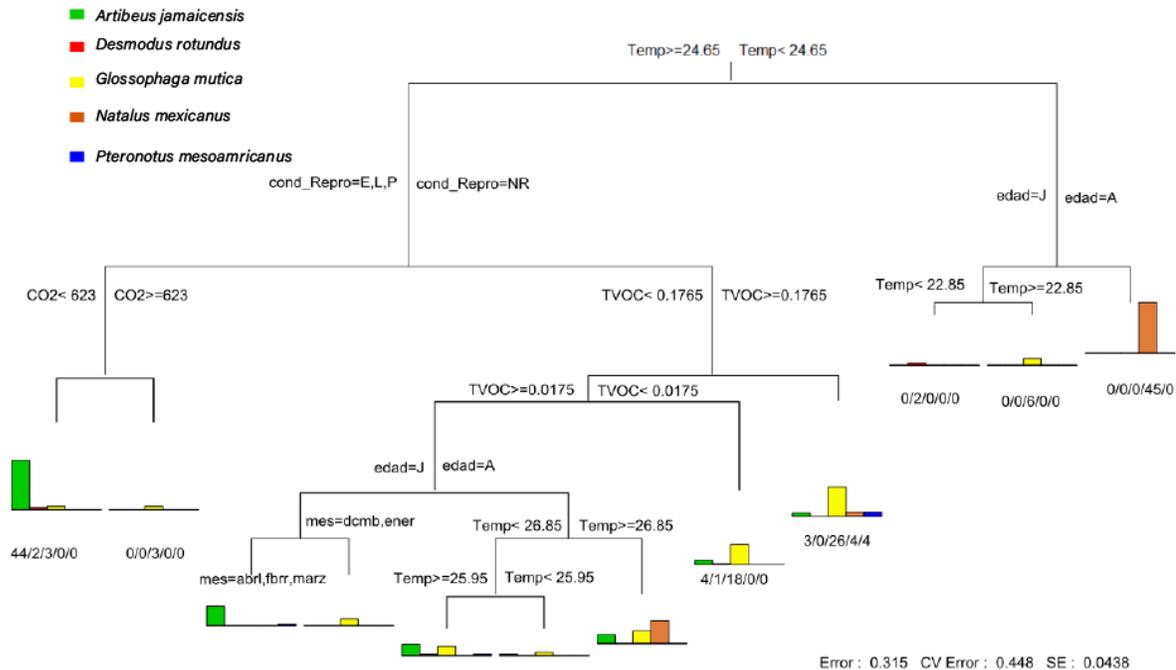


Figura 6. Análisis MRT en la cueva del Aguajón de las especies por las variables de edad (A= adulto, J= juvenil), condición reproductiva (cond_Repro, L= lactante, Nr= no reproductivo, P= preñada, E= escrotado) con las variables ambientales de temperatura (Temp), concentración de bióxido de carbono (CO₂) porcentaje de humedad (%HR) y meses (abr= abril, fb= febrero, marz= marzo, ener= enero) en Parral, Chiapas. La varianza explicada por el modelo es de 68.5% (1- 0.315).

El análisis de árbol de regresión para Grutas Monte Cristo, realizó la primera separación por medio del sexo, para los machos realizó dos separaciones más, una por la fecha y otra por la edad. Para el caso de las hembras, se realizaron más separaciones, la primera por la cantidad de CO₂, seguida por la temperatura y el estado reproductivo. Las hembras no reproductivas y preñadas de *D. ecaudata* se encontraban en sitios donde el CO₂ era mayor a 427.5 ppm, mientras que las hembras de *G. mutica* estaban en condiciones donde el CO₂ era mayor a 427.5 ppm. El valor explicativo del análisis fue de 0.68 (1- Error).

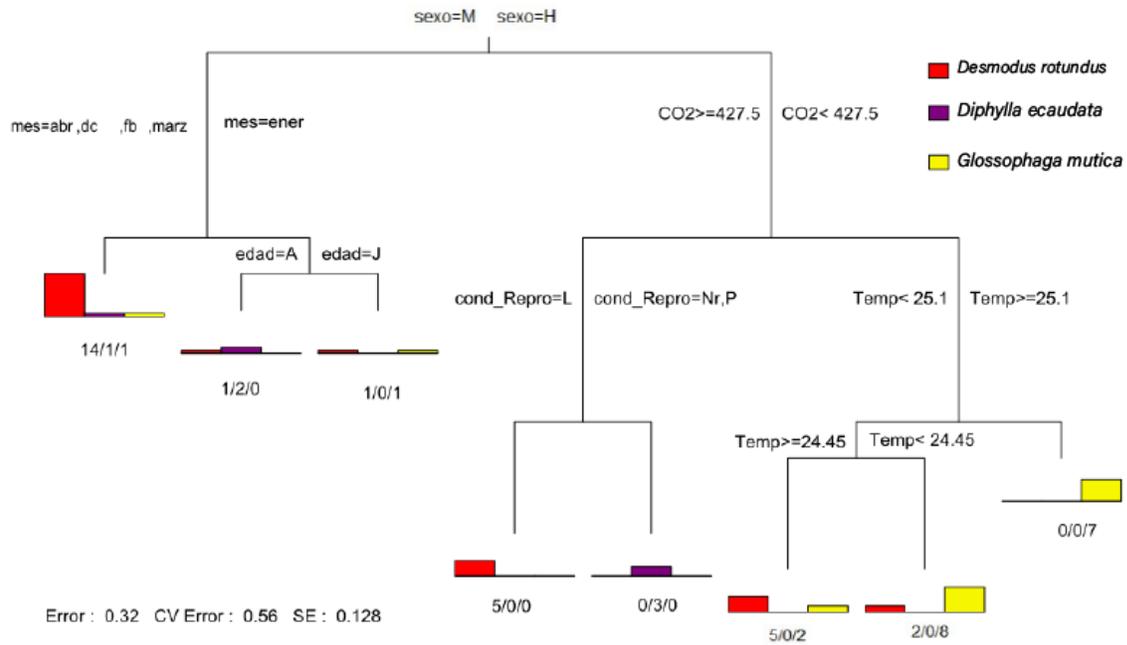


Figura 5. Análisis MRT de la abundancia por edad (A= adulto, J= juvenil), sexo (M= macho, H= hembra) y condición reproductiva (cond_Repro, L= lactante, Nr= no reproductivo, P= preñada) de las tres especies presentes en la Grutas de Monte Cristo con las variables ambientales de temperatura (Temp), concentración de bióxido de carbono (CO2) porcentaje de humedad (%HR) y meses (abr= abril, fb= febrero, marz= marzo, ener= enero) en Parral, Chiapas. La varianza explicada es de 68% (1-0.32).

Discusión

Se determinó que las cuevas de estudio difieren en sus condiciones ambientales de manera espacial y temporal. A pesar de considerarse las cuevas como ambientes aislados, estas variaciones ambientales pueden estar influenciadas por factores externos. Tuttle y Stevenson (1977) mencionan dos factores que pueden influir en esta variación: 1) morfología de las cuevas, esto se debe a que galerías grandes que están conectadas a otras o al exterior por medio de túneles estrechos, pueden almacenar calor y diversos gases, creando ambientes diferentes, algo similar en la cueva del Aguajón, en donde los puntos 4 y 5 eran túneles que llegaban a los puntos 6 y 7, que es donde se registró una mayor temperatura; 2) La entrada de agua, que puede crear variación temporal y espacial, manteniendo mayor humedad y temperatura más baja cuando hay presencia de cuerpos de agua. Las variaciones ambientales en las cuevas influyen en el uso de refugios por parte de los murciélagos y estos varían de acuerdo al estado fenológico de cada especie (Brigham y Fenton, 1986).

La edad influyó en el uso de refugio en *D. rotundus*, ya que sólo se encontraron juveniles junto a hembras lactantes en uno de los puntos de la Grutas de Monte Cristo, el punto era un espacio reducido de difícil acceso, probablemente asegurando la protección de las crías y la temperatura del sitio era de los más elevados y con poca variación de los 25 a los 27 °C.

El estado reproductivo también influyó en la variación en el uso de refugios entre las especies. Los individuos de *A. jamaicensis* presentes en la cueva el Aguajón tuvo dos puntos de uso para percha, uno con machos no reproductivos y otro punto con machos escrotados y hembras con signos de algún estado reproductivo o no. Esta especie suele agruparse por harén, con una proporción de 5 hembras por un macho (Ortega y Arita, 2002), llegando haber grupos de hasta 4 machos. En el caso de los individuos capturados en el Aguajón, se obtuvo una proporción de 1:2.5 M-H. Morrison y Hedley (1991) mencionan que el número y el tamaño del harén son determinadas por el tipo de sitio de percha. Los adultos dominantes suelen permanecer más tiempo en los grupos debido a que deben proteger el harén de otros machos (Ortega, 2000).

El sexo influyó de mayor manera en el uso de refugios en las cuevas de estudio. Brigham y Fenton (1986) mencionan que el uso de refugios no aptos afecta el éxito de reproducción, sobre todo en las zonas templadas. Esto podría explicar porque las hembras fueron las que tenían una mayor especificidad de variables ambientales. La temperatura puede influir en las tasas metabólicas de los individuos y en el desarrollo de las crías (Tuttle y Stevenson, 1982), se podría inferir que, debido a ello, los individuos de *A. jamaicensis* con algún estado reproductivo se encontraban agrupados en sitios donde la temperatura era mayor a 24.65 °C en la cueva El Aguajón.

La humedad también juega un papel importante, ya que en porcentajes óptimos facilita la gestación y termorregulación, pero en porcentajes elevados promueve la deshidratación (Kunz y Lumdsen, 2003), en nuestros análisis, la humedad no fue un factor que estuviera representado, esto pudo deberse a que en la mayoría de la cueva se presentó un porcentaje de humedad mayor al 90%, sin embargo, Ortiz-Ramírez *et al.* (2006) hicieron un estudio de refugios en grietas de árboles en Chiapas, y encontraron que *Artibeus lituratus* se encontraba en refugios con mayor grado de humedad y pocas fluctuaciones a lo largo del año.

En Grutas de Monte Cristo, el árbol de regresión mostró más ramas para las hembras, con variables ambientales para los diversos nodos, esto debido a que las hembras suelen tener requerimientos más específicos en cuestión de sitios de descanso, en particular para las lactantes, pues deben asegurar una mayor optimización de los gastos energéticos para la subsistencia de las crías (Racey y Speakman, 1987).

Las especies como *G. mutica* y *N. mexicanus* se encontraban en diferentes sitios dentro de la cueva de El Aguajón, en el cual algunos eran ocupados por juveniles y machos adultos, y otros únicamente por hembras. Este comportamiento suele darse en muchas especies de murciélagos (Senior, *et al.*, 2005), ya que las hembras y los machos tienen requerimientos específicos diferentes (Solick y Barclay, 2006). En algunos casos existen colonias mixtas, y esto ocurre cuando la abundancia de la colonia es relativamente baja, por lo cual agruparse es una buena opción para mantener los refugios calientes y poder protegerse (Park, *et al.*, 1998).

Conclusiones

Los murciélagos hacen uso de diferentes secciones de la cueva para percharse. En la cueva del Aguajón los murciélagos se agrupan por especies y por algún estado reproductivo, como en el caso de *Artibeus jamaicensis*, que había colonias de machos no reproductivos y otra de macho escrotados y hembras con y sin algún estado reproductivo. También se agrupan por sexos, como el caso de *Glossophaga. mutica* y *Natulus mexicanus*, en el que había un sitio de percha usado únicamente por hembras de ambas especies.

En Grutas de Monte Cristo, también se encontraron colonias de una única especie y alguna condición reproductiva. Como en el caso del segundo sitio, en el cual había hembras lactantes y juveniles.

Se encontró que las hembras, sobre todo en la cueva de Monte Cristo, tienen requerimientos más específicos que los machos, aunque no se logró determinar qué estado reproductivo podría estar influenciando el uso diferenciado de los sitios de percha.

Recomendaciones

El análisis MRT no logró identificar los requerimientos dados por los estados reproductivos de todas las especies, esto podría deberse a que los datos obtenidos no fueron lo suficientemente robustos para el análisis, por lo cual, extender los muestreos podrían ayudar a un mejor resultado.

Uno de los factores que también podrían estar influenciando en el uso de sitios de percha es la altura del sitio de percha y concentraciones de gas Radón, por lo cual agregarlos en estos tipos de estudios podría proveer de una mejor comprensión del uso de los refugios.

Los estudios no incluyeron análisis de paisaje, pero estos podrían influenciar la presencia de especies debido a la proximidad que pueden tener las especies para obtener alimento.

De igual forma, las visitas antrópicas con fines recreativos podrían influenciar la presencia de ciertas especies, como el caso de Grutas de Monte Cristo, que es de carácter turístico,

por lo cual considerarlo podría ayudar a comprender más el uso de distintas cuevas como refugio por parte de los murciélagos.

Literatura citada

- Anthony, E. 1988. Age determination in bats. En: Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. Kunz, T. Smithsonian Institute, Washington D.C., E.U. pp. 47-58.
- Arita, H. 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. *Journal of Mammalogy*. 74: 693-702.
- Arita, H. y Vargas, H. 1996. Natural history, interspecific association, and incidence of the cave bats of Yucatán, México. *The Southwestern Naturalist*. 40(1): 29-37.
- Ávila, R. y Medellín, R. 2004. Ecological, taxonomic, and physiological correlates of cave use by Mexican bats. *Journal Mammalogy*. 85(4): 675-687.
- Ayala-Berdon, J. y Solís-Cárdenas, V. 2017. New record and site characterization of a hibernating colony of *Myotis velifer* in a mountain ecosystem of central Mexico. *Theyra*. 8(2): 171-174.
- Ayala-Téllez, H., Iñiguez-Dávalos, L., Olvera-Vargas, M., Vargas-Contreras, J. y Herrera-Lizaola, O. 2018. Bats associated to caves in Jalisco, México. *Theyra*. 9(1): 29-40.
- Bonaccorso, F., A. Arends, M. Genoud, D. Cantoni, y T. Morton. 1992. Thermal ecology of moustached and ghost-faced bats (Mormoopidae) in Venezuela. *Journal of Mammalogy* 73: 365–378.
- Brigham, R. y Fenton, M. 1986. The influence of roost closure on the roosting and foraging behavior of *Eptesicus fuscus* (Chiroptera, Vesperilionidae). *Canadian Journal of Zoology*. 64: 1128-1133.
- Brunet, A. y Medellín R. 2001. The species-area relationship in bat assemblages of tropical caves. *Journal of Mammalogy*. 82: 1114-1121.
- Bustillo, K. y Paladin, D. 2018. Anthropogenic Impacts on Cave-roosting Bats: A Call for Conservation Policy Implementation in Bukidnon, Philippines. *Suan Sunandha Science and Technology Journal*. 5(1): 28-35.
- Cajaiba, R., Périco, E., Barreto, W., Bernardi, T., Barbosa, F. y Santos, M. 2021. Are neotropical cave-bats good landscape integrity indicators? Some clues when

- exploring the cross-scale interactions between underground and above-ground ecosystems. *Ecological indicators*. 141: 1-11.
- Ćalić, J. 2007. Karst research in Serbia before the time of Jovan Cvijić. *Acta carsologica*. 36(2): 315-319.
- Cicourel, V., 2003. Diversidad de murciélagos cavernícolas de la depresión central del estado de Chiapas, tesis de grado. Licenciatura, Universidad Autónoma Metropolitana, México.
- Comité Estatal de Información Estadística y Geográfica de Chiapas. 2017 obtenido en: <https://web.archive.org/web/20170618052354/http://www.chiapas.gob.mx/gobierno-municipales/el-parral>.
- CONAGUA, 2020. Inventario de registro por década año. Estación climática de Villaflores, Chiapas. Obtenido en: <https://smn.conagua.gob.mx/tools/REOURCES/Estadistica/7132.pdf>
- Cryan, P., Bogan, M. y Altenbach, J. 2000. Effect of elevation on distribution of female bats in the Black Hills, South Dakota. *Journal Mammal*. 81: 719-725.
- Culver, D. y Pipan, T. 2009. *The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats*. Oxford University Press, New York.
- De'ath, G. y Fabricius, K. 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for the analysis of complex ecological data. *Ecology*. 81: 3178-3192.
- De'ath, G. 2002. Multivariate regression trees: A new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology*. 83 (4): 1105-1117.
- Durant, K, Hall, R., Cisneros, M., Hyland, M. y Willig, R. 2013. Reproductive phenologies of phyllostomid bats in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*. 6: 1438-1448.
- Fernández, S. 2022. Métodos de regresión y clasificación basado en árboles. Tesis de grado. Ingeniería. Departamento de estadística e investigación operativa. Universidad de Valladolid. Valladolid. España

- Ferreira, D., Saldaña, R. y Schondube, J. La estacionalidad climática no afecta la fenología de murciélagos cavernícolas con dieta omnívora. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 89: 488-496.
- Gamboa R., Ramírez, M. 2010. Topografía de la cueva “mediceos”, Ixtaxochitla, Puebla. *Mundos Subterráneos*. 21: 70-74.
- Galindo, C., Sánchez, A. y Quijano, R. 2004. Population dynamics of a resident colony of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in central Mexico. *Biotropica*, 36: 382–391.
- García, A. 2011. Dinámica de uso de cuevas por murciélagos cavernícolas de zonas áridas y semiáridas del norte de Venezuela e islas vecinas. Tesis de grado. Maestría. Centro de Estudios Avanzados, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Altos de Pipe. Venezuela.
- Gutiérrez, R. 2008. Compilation and Production of a Karst map of Mexico. *American Geophysical Union, Fall Meeting Abstracts*. 21: 854.
- Hernández, D. 2017. Dinámica de ocupación de refugios por murciélagos en Pluma Hidalgo y Santa María Huatulco, Oaxaca. Tesis de grado. Maestría. Centro interdisciplinario de investigación para el desarrollo integral Unidad Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca. México.
- Hill, J. y Smith, J. 1984. Bats a natural history. University of Texas Press. U.S.A. 243 p.
- Hoffmann, A. Palacios-Vargas, J. y Morales-Malacara, J. 1986. Manual de bioespeleología. Universidad Autónoma de México. Ciudad Universitaria. México D. F.
- Howarth, F. 1983. Ecology of cave arthropods. *Annual Review of Entomology*. 28: 365-389.

- Howard F. y Moldovan O. 2019. Where caves animals live. En: Cave ecology. Ed. Ecological studies. Australia.
- Humphrey, S. 1975. Nursery roosts and community diversity of Nearctic bats. *Journal of Mammalogy*. 56:321–346.
- INEGI. S.F. Conjunto de datos vectoriales Geológicos serie I. Tuxtla Gutiérrez. Carta geológica. Obtenido el 2 de septiembre, 2022. De:https://www.inegi.org.mx/contenidos/productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/geografia/tematicas/Geologia_hist/1_250_000/702825674670.pdf.
- Jackson, E. y Irving, E. 1960. Comité de la carta geológica de México, “Mineral deposits of Central America”. *Geological Survey*. U.S. 1034.
- Jennings, J. 1971. Karst: An introduction to systematic geomorphology. En: The M. LT. Press Cambridge, Massachu.
- Kalko, E. 1997. Diversity in tropical bats. En: Tropical biodiversity and systematics. Ulrich , H. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems. Pp. 13 – 43.
- Kunz, T. 1982. Roosting ecology of bats. Pp 1-55 in Ecology of Bats (Kunz, T. H. ed.). Boston University. Boston, U. S. A.
- Kunz, T. y Lumsden, L. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. In Bat ecology, T. H. Kunz y M. B. Fenton. University of Chicago Press, Illinois. pp.156-189.
- Larios, J. 2000. Geología para espeleólogos. En: Técnica y formación en espeleología. Cuenca, J., Fernández, J., González, M., Larios, J., López, M., Membrado, J., Ogando, E., Palacios, S., Ramírez, F., y Téllez, A. Federación Española de espeleología. España.

- López-Wilchis. 1989. Biología de *Plecotus mexicanus*. (Chiroptera:Vespertilianidae), en el estado de Tlaxcala, México. Tesis de grado. Doctoral. Universidad Autónoma de México. Ciudad de México. México.
- Martínez-Coronel, M., García, E., Müdespacher-Zihel, C. y Torres, A. 2010. El microclima de la cueva de “Los Laguitos” y su relación con los murciélagos. *Mundos Subterráneos*. 21:74-89. Pp 160-171.7
- Meyer, C., y Kalko, E. 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. 2002. A review of the global conservation status of bats. *Orix*, 36: 18-34.
- Moldovan, O., Kovác, L., y Halse, S. 2018. Cave ecology. Springer. Switzerland. 536pp.
- Morales, D., Rodríguez, M. y Ramírez, H. 2021. A new cryptic species of yellow-eared bat *Vampyressa melissa* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia. *Journal of Mammalogy* 102(1): 90-100.
- Morrison, D. y Handley, C. 1991. Roosting behavior. En: Demography and Natural History of the Common Fruit Bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panama (Handley, C. Wilson, D. y Gardner, A. Smithsonian Contrib. Zool. Washington. Pp: 131-163.
- Nuñez, E. 2018. Murciélagos. *National Geographic*. Obtenido en: <https://www.nationalgeographic.com/animals/mammals/facts/bats/>
- Ortega, J., y Arita, H. 2000. Defence of females by dominant males of *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ethology*. 106: 395-407.
- Ortigosa, J. D. 2018. Cenotes vemos, estigobiontes no sabemos. Cienciorama. <http://cienciorama.unam.mx/#!titulo/595/?cenotes-vemos--estigobiontes-no-sabemos>
- Ortiz-Ramírez, D., Lorenzo, C., Naranjo, E., y León-Paniagua, L. 2006. Selección de refugios por tres especies de murciélagos frugívoros (Chiroptera: Phyllostomidae)

- en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 77(2): 261-270.
- Park, K., Masters, E. y Altringham, J. 1998. Social structure of three sympatric bat species (Vespertilionidae). *Journal zoology*. 244: 379-389.
- Párraga, M. y Possos, C. 2018. Comunidades de murciélagos en cavernas del Altiplano Cundiboyacense colombiano (Cogua y Tocancipá) frente a un paisaje cambiante, retos de conservación desde la educación ambiental. Tesis de grado. Maestría. Facultad de Ciencias ambientales e ingeniería. Universidad de Bogotá, Jorge Tadeo Lozano. Bogotá, D.C.
- Peñuela, M. 2014. Interacciones sociales y patrón comportamental en los sitios de percha de harenas de *Carollia perspicillata* en la cueva Macaregua, Santander, Colombia. Tesis de grado. Maestría. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá. Colombia.
- Phelps, K., Reizl, J., Labonite, M. y Kingston, T. 2016. Correlates of cave-roosting bat diversity as an effective tool to identify priority caves. *Biological Conservation*. 201: 201-209.
- Preatoni, D., Nodari, M., Chirichella, R., Tosi, G., Wauters, L. y Martinoli, A. 2005. Identifying bats from time-expanded recordings of search calls: Comparing classification methods. *The Journal of Wildlife Management*. 69: 1601-1614.
- R Core Team 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Racey, P. y Speakman, J. 1987. The energy costs of pregnancy and lactation in heterothermic bats. *Symposia of the zoological Society of Londres*. 57: 107-125.
- Racey, P. 1988. Reproductive assessment in bats. En: *Ecological and Behavioural Methods for the Study of Bats*. Kunz T. (ed.). Smithsonian Institute, Washington D.C., E.U. pp. 31-45.
- Ribadeneira, A. 2017. Caracterización de la riqueza y diversidad de murciélagos en cuevas de la provincia del Napo, mediante llamadas de ecolocación. Tesis de

grado. Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas. Pontificia Universidad Católica de Ecuador. Quito. Ecuador.

Senior, P., Bultin, R., y Altringham. 2005. Sex and segregation in temperate bats. *Proceedings of the Royal Society*. 272(1580): 2467-73.

Smirnov, D. y Vekhnik, V. 2011. Abundance and Community Structure of Bats (Chiroptera: Vespertilionidae) Hibernating in Artificial Caves of Samarskaya Luka. *Russian Journal of Ecology*. 42: 71-79.

Siles, L. 2002. Algunos patrones de uso por murciélagos en las cavernas del Repechon (Parque Nacional Carrasco Cochabamba). Tesis de grado. Licenciatura. Facultad de Ciencias y Tecnología. Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba. Bolivia.

Solick, D. y Barclay, R. 2006. Thermoregulation and roosting behaviour of reproductive and nonreproductive female western long-eared bats (*Myotis evotis*) in the Rocky Mountains of Alberta. *Canadian Journal of Zoology*. 84(4): 589-599.

Stebbing, R. an1995. Why should bats be protected? A challenge for conservation. *Biological Journal of Linnean Society*. 56: 103 – 118.

Stoner, K., Salazar, A., Fernández, R. y Quesada M. 2003. Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: implications for conservation. *Biodiversity and conservation*. 12: 357-373.

Therneau, T. y Atkinson, B. 2014. _Mvpart: Multivariate partitioning. R package version 1.6-2. <https://CRAN.R-project.org/package=mvpart>.

Torres F., López, R., y Soto, R. 2012. Dinámica poblacional, selección de sitios de percha y patrones reproductivos de algunos murciélagos cavernícolas en el oeste de México. *Biología Tropical*. 60 (3). 1369-1389.

Trajano, E. y Giménez E. 1998. Bat community in a cave from eastern Brazil, including a new record of *Lionycteris* (Phyllostomidae, Glossophaginae). *Stud. Neotrop. Fauna Environ*. 33: 69-75.

- Trajano, E. 2012. Ecological classification of subterranean organisms. En: White, W. y Culver, D. 2012. Composition and diversity of subterranean fauna. In Encyclopedia of caves. (2nd edición). Pp 275-277.
- Tuttle, M. 1997. America's Neighborhood Bats. University of Texas Press. U.S.A. 96 p.
- Tuttle, M. y Stevenson D. 1977. Variation in the cave environment and its biological implications. *National Cave Management Symposium Proceedings*. 108-121.
- Tuttle, M. y Stevenson. D. 1982. Growth and survival of bats. In T.H. Kunz, Ecology of bats. Plenum, Nueva York, EEUU. p. 105-150.
- Vleut, I., Carter, G. y Medellín, R. 2019. Movement ecology of the carnivorous woolly false vampire bat (*Chrotopterus auritus*) in southern Mexico. *PloS One*, 14 (7).
- White, W. y Culver, D. 2012. Composition and diversity of subterranean fauna. In Encyclopedia of caves. (Segunda edición). Pp 230-234.
- Wilson, M. 2012. Recreational caving. En: Composition and diversity of subterranean fauna. In Encyclopedia of caves. (Segunda edición). White, W. y Culver, D. 2012. Pp 641-648.